

А.Г. ВАСИЛЬЕВ, И.А. ВАСИЛЬЕВА

**ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
морфологических структур
и эпигенетическая дивергенция
таксонов: основы
популяционной мерономии**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

А. Г. Васильев, И. А. Васильева

**ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР
И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ТАКСОНОВ:
ОСНОВЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2009

УДК 575.26 : 591.492 : 599.32
ББК 28.66 : 28.693.36

Васильев А. Г., Васильева И. А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 511 с.

В монографии обобщены итоги многолетних исследований в области изучения закономерностей гомологической изменчивости морфологических структур скелета млекопитающих и оценки их эволюционной дивергенции методами фенетики и кладистики. На основе изоморфии оригинальной концепции "эпигенетического ландшафта популяции" понятие "архетипа" как совокупности "меронов" С.В. Мейена вводятся представления о новом научном направлении - популяционной мерономии и ее роли в эволюционной экологии и систематике. Впервые на примере более чем 60 видов и внутривидовых форм трех подсемейств грызунов (*Cricetinae*, *Arvicolinae* и *Murinae*) разработаны методы оценки уровня эпигенетической дивергенции между таксонами разного иерархического ранга на базе многомерного изучения гомологичных вариаций неметрических пороговых признаков скелета (фенов) и их композиций. Выявлены параллельные изменения частот гомологичных признаков у видов со сходной экологической специализацией. Многомерный анализ встречаемости фенов и индивидуальных фенетических композиций обеспечивает высокую эффективность индивидуальной диагностики инбредных линий, видов-двойников и представителей спорных таксонов (процедура фенотипирования). Обсуждается возможность реконструкции генеалогических, филогеографических и филогенетических связей близких форм на основе феномена транзитивного полиморфизма С.В. Мейена.

Книга представляет интерес для эволюционистов, систематиков, морфологов, фенетиков, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов, а также широкого круга читателей, для которых важны проблемы эволюционной экологии, биологии развития и морфологии.

Табл. 28, Рис. 89, Библиограф. 565 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук И.М. Хохуткин

Рецензенты:
профессор, доктор биологических наук Г.И. Таршиц
доктор биологических наук И.Я. Павлинов

Материалы монографии подготовлены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 07-04-00161_a), Президиума РАН (программа "Биологическое разнообразие"), программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программы Президиума УрО РАН по интеграционным и междисциплинарным проектам УрО, СО и ДВО РАН.

ISBN 978-5-87317-618-2

© ИЭРиЖ УрО РАН, текст, 2009
© А.Г. Васильев, И.А. Васильева, текст, 2009
© Т-во научных изданий КМК, издание, 2009

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

URAL DIVISION

Institute of Plant and Animal Ecology

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

**HOMOLOGICAL VARIABILITY
OF MORPHOLOGICAL STRUCTURES
AND EPIGENETIC DIVERGENCE AMONG TAXA:
PRINCIPLES OF POPULATION MERONOMY**

KMK Scientific Press LTD.

Moscow ❖ 2009

Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A. Homological variability of morphological structures and epigenetic divergence among taxa: Principles of population meronomy. M.: KMK Sci. Press LTD., 2009. 511 p. Tabl. 28. Ill. 93. Bibl. 565.

The book contains an integration of results of long-term investigations on regularities in homological variability of morphological structures in mammalian skeleton as well as estimation of evolutionary divergence of mammals by means of phenetic and cladistic methods. Based on isomorphism of original concept of "epigenetic population landscape" with Meyen's concept of archetype as a complex of merons, a new scientific direction - population meronomy - is developed, and its role in evolutionary ecology and systematics is discussed. For the first time on example of more than sixty species and intraspecific forms belonging to three rodent subfamilies (Cricetinae, Arvicolinae and Murinae) the authors suggested a number of methods for estimation of epigenetic divergence levels among taxa of various hierarchic ranks using multivariate analysis of homologous variations in non-metric threshold skeletal characters (phenes) and their compositions. Within species groups of similar ecological specialization some parallel trends in frequencies of homologous non-metric characters were found. Multivariate analysis of phenes and individual phenetic compositions provided the high effectiveness of individual identification in inbred strains, sibling-species and representatives of disputable taxa (phenotyping procedure). The possibility of reconstruction of genealogical, phylogeographic, and phylogenetic relations of closely relative forms on the base of Meyen's transitive polymorphism phenomenon is discussed.

The book is addressed to biologists specialized in the evolutionary theory, systematics, morphology, phenetics, ecology as well as to the lecturers and students of biological faculties in universities and other researchers interested in the problems of evolutionary ecology, developmental biology and morphology.

Editor-in-chief: Prof. *I.M. Khokhutkin*

Reviewers:

Prof. *G.I. Tarshis*

Prof. *I. Ya. Pavlinov*

Collecting materials for the book was supported by RFBR (grant 07-04-00161_a), Project "Biological diversity" of Presidium of RAS, Project of Leading Science Schools 1022.2008.4 and Science-Education Centers (contract 02.740.11.0279) as well as by Integrative and Interdisciplinary Projects of Presidium of Ural Division of RAS jointly with Siberian and Far East Divisions of RAS.

ISBN 978-5-87317-618-2

© IPAE Ural Div. RAS, 2009

© A.G. Vasil'ev, I.A. Vasil'eva, 2009

© KMK Scientific Press LTD., 2009

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	13
ВВЕДЕНИЕ	17
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ ГОМОЛОГИИ	28
1.1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ГОМОЛОГИИ И АНАЛОГИИ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И МОРФОЛОГИИ	29
1.2. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ГОМОЛОГИИ И АНАЛОГИИ	36
1.3. КОНЦЕПЦИИ ГОМОЛОГИИ	40
1.4. ПРОБЛЕМА ТОЖДЕСТВЕННОСТИ ПРИЗНАКОВ ПРИ СРАВНЕНИИ РАЗНЫХ ВИДОВ И КРИТЕРИИ ГОМОЛОГИЗАЦИИ	46
ГЛАВА 2. НОМОТЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПРОБЛЕМЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ	51
2.1. ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ Н.И. ВАВИЛОВА	52
2.2. ЗАКОН РОДСТВЕННЫХ ОТКЛОНЕНИЙ, ИЛИ ПРАВИЛО Н.П. КРЕНКЕ	55
2.3. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	58
2.4. МОРФОСТРУКТУРА И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК	66
2.5. МЕРОН, РЕФРЕН И ТРАНЗИТИВНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ С.В. МЕЙЕНА	70
ГЛАВА 3. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ЧЕРЕПА ГРЫЗУНОВ	74
3.1. ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЩЁЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК	75
3.2. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГРЫЗУНОВ	100
3.2.1. Проблемы гомологизации неметрических признаков у грызунов	103
3.2.2. Каталогизация неметрических признаков грызунов	140

ГЛАВА 4. ЭПИГЕНЕТИКА, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ПРОБЛЕМЫ ФЕНЕТИКИ	148
4.1. ОТ ЭПИГЕНЕЗА КАСПАРА ВОЛЬФА К ЭПИГЕНЕТИКЕ КОНРАДА УОДДИНГТОНА	148
4.2. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ М.А. ШИШКИНА	151
4.3. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ П. ОЛБЕРЧА	159
4.4. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ ПОПУЛЯЦИИ	163
4.5. ПОРОГОВЫЕ НЕМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, ФЕНЫ И ИХ КОМПОЗИЦИИ	167
4.6. ОСОБЕННОСТИ НУМЕРИЧЕСКОЙ, РОССИЙСКОЙ И АНГЛИЙСКОЙ ВЕТВЕЙ ФЕНЕТИКИ	174
4.7. ПРОБЛЕМА СВЯЗИ ГЕН – ПРИЗНАК И РЕКУРСИВНАЯ ПРОГРАММА ОНТОГЕНЕЗА	180
4.8. СОВРЕМЕННАЯ ФЕНЕТИКА И ЭПИГЕНЕТИКА	185
ГЛАВА 5. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭПИГЕНЕТИКА	193
ГЛАВА 6. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ ГОМОЛОГИЧНЫХ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СКЕЛЕТА НА ПРИМЕРЕ ЛИНЕЙНЫХ МЫШЕЙ	215
ГЛАВА 7. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕРОНОМИИ ...	240
7.1. ИСТОКИ МЕРОНОМИИ	240
7.2. ПЕРСПЕКТИВЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ	244
7.3. АРХЕТИП И МЕРОН	249
7.4. МЕРОНОМИЯ И ЭПИГЕНЕТИКА	254
7.5. ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОНЯТИЙ ИНТРА-, ЭКСТРА-, ОНТО- И ФИЛОКРЕОДОВ	263
ГЛАВА 8. ВИЗУАЛИЗАЦИЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА И АРХЕТИПА ТАКСОНА	272
8.1. АРХЕТИПЫ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ	272
8.2. СТРУКТУРА АРХЕТИПА И ЕГО РЕАЛИЗОВАННАЯ И ЛАТЕНТНАЯ ЧАСТИ	280
8.3. РОЛИ ФЕНЕТИКИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ В ТАКСОНОМИИ	289

ГЛАВА 9. ФЕНОТИПИРОВАНИЕ	299
9.1. ФЕНОТИПЫ, ПРОБЛЕМА ИХ КЛАССИФИКАЦИИ И ИДЕЯ ФЕНОТИПИРОВАНИЯ	299
9.2. ПРОЦЕДУРА НЕМЕТРИЧЕСКОГО ФЕНОТИПИРОВАНИЯ КАК МНОГОМЕРНЫЙ МЕРОНОМИЧЕСКИЙ ПОДХОД К РЕШЕНИЮ ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ДИАГНОСТИКИ	304
9.3. ФЕНОТИПИРОВАНИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ДИАГНОСТИКА (АПРОБАЦИЯ ТЕХНОЛОГИИ)	309
9.3.1. Идентификация видов-двойников обыкновенных полевков... ..	309
9.3.2. Фенотипирование таксономически спорных форм подрода Neodon	316
9.3.3. Эпигенетическая дивергенция двух форм лемминговидных полевков	322
ГЛАВА 10. МЕРОНОМИЯ, СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЕНЕТИКА И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ГРЫЗУНОВ: ОТ ПОДВИДОВ ДО ПОДСЕМЕЙСТВ	328
10.1. ФЕНЕТИКО-МЕРОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ ФОРМ ГРЫЗУНОВ РАЗНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ РАНГОВ	329
10.1.1. Корреляционный анализ эпигенетических связей между таксонами	330
10.1.2. Многомерная ординация таксонов методом главных компонент	337
10.1.3. Кластерный анализ эпигенетических отношений между таксонами	342
10.2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЕНЕТИКА: МНОГОМЕРНАЯ ОРДИНАЦИЯ И ВИЗУАЛИЗАЦИЯ «ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТОВ» ТАКСОНОВ ПО КОМПОЗИЦИЯМ ГОМОЛОГИЧНЫХ ФЕНОВ	352
10.3. ОЦЕНКА ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ МЕТОДАМИ КЛАДИСТИКИ	378
10.3.1. Реальность надвидовых таксонов разного ранга	378
10.3.2. О методах кладистики	381
10.3.3. Опыт кладистического анализа неметрических признаков грызунов	387

ГЛАВА 11. ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ФЕНОВ: ОТ ПОПУЛЯЦИЙ ДО НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ	398
11.1. ПАРАЛЛЕЛИЗМ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ГРЫЗУНОВ ПРИ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ХРОНИЧЕСКОГО РАДИОАКТИВНОГО ОБЛУЧЕНИЯ	399
11.2. ПАРАЛЛЕЛИЗМ В ПРОЯВЛЕНИИ ФЕНОВ У СЕВЕРНЫХ И ЮЖНЫХ ПОДВИДОВ РАЗНЫХ ВИДОВ ПОЛЕВОК.....	403
11.3. ПАРАЛЛЕЛИЗМ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ В ГРУППАХ ВИДОВ СО СХОДНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ	408
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	413
SYNOPSIS	425
СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ	428
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	442
УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ	474
ПРИЛОЖЕНИЯ	481

CONTENTS

FOREWORD	13
INTRODUCTION	17
CHAPTER 1. THEORETICAL ANALYSIS OF HOMOLGY PROBLEM	28
1.1. SHORT HISTORY ESSAY OF DEVELOPMENT OF HOMOLGY AND ANALOGY CONCEPTS IN COMPARATIVE ANATOMY AND MORPHOLOGY	29
1.2. CURRANT CONDITION OF VIEWS ON HOMOLGY AND ANALOGY	36
1.3. CONCEPTS OF HOMOLGY	40
1.4. THE PROBLEM OF CHARACTER IDENTITY UNDER COMPARISONS OF DIFFERENT SPECIES AND CRITERIA OF HOMOLOGATION	46
CHAPTER 2. NOMOTHETICAL APPROACHES TO THE PROBLEM OF VARIABILITY	51
2.1. THE LAW OF HOMOLOGOUS SERIES IN VARIATION BY N.I. VAVILOV	52
2.2. THE LAW OF RELATIVE'S DEVIATIONS BY N.P. KRENKE (KRENKE'S RULE)	55
2.3. HOMOLOGICAL VARIABILITY	58
2.4. MORPHOSRUCTURE AND MORPHOLOGICAL CHARACTER	66
2.5. MERON, REFRAIN AND TRANSITIVE POLYMORPHISM BY S.V. MEYEN	70
CHAPTER 3. HOMOLOGICAL VARIABILITY IN MORPHOLOGICAL STRUCTURES OF RODENT SKULL	74
3.1. HOMOLOGOUS SERIES IN MOLAR CROWN VARIATIONS AMONG VOLES	75
3.2. HOMOLOGICAL VARIABILITY IN NON-METRIC CHARACTERS AMONG RODENTS	100
3.2.1. The problem of non-metric characters homologation among rodents	103
3.2.2. Cataloging of non-metric characters in rodents	140

CHAPTER 4. EPIGENETICS, EPIGENETIC EVOLUTIONARY THEORY AND PROBLEMS OF PHENETICS	148
4.1. FROM CASPAR WOLF'S EPIGENESIS TO CONRAD WADDINGTON'S EPIGENETICS	148
4.2. EPIGENETIC EVOLUTIONARY THEORY BY M.A. SHISHKIN	151
4.3. EPIGENETIC CONCEPTION BY P. ALBERCH	159
4.4. EPIGENETIC VARIABILITY AND EPIGENETIC LANDSCAPE OF POPULATION	163
4.5. THRESHOLD NON-METRIC CHARACTERS, PHENES AND THEIR COMPOSITIONS	167
4.6. PECULIARITIES OF NUMERICAL, RUSSIAN'S AND ENGLISH'S BRANCHES OF PHENETICS	174
4.7. THE PROBLEM OF GENE - CHARACTER CORRELATION AND RECURSIVE ONTOGENESIS PROGRAM	180
4.8. CONTEMPORARY PHENETICS AND EPIGENETICS	185
CHAPTER 5. MOLECULAR EPIGENETICS	193
CHAPTER 6. EXPERIMENTAL ANALYSIS OF STABILITY IN EXPRESSION OF HOMOLOGOUS NON-METRIC CHARACTERS PHENES OF SKELETON IN INBRED STRAINS OF MICE AS AN EXAMPLE	215
CHAPTER 7. EPIGENETIC FOUNDATIONS OF MERONOMY	240
7.1. THE ORIGINS OF MERONOMY	240
7.2. PROSPECTS OF POPULATION MERONOMY	244
7.3. ARCHETYPE AND MERON	249
7.4. MERONOMY AND PHENETICS	254
7.5. INTERRELATIONS OF CONCEPTS OF INTRA-, EXTRA-ONTO-, AND PHYLOCREODS	263
CHAPTER 8. VISUALIZATION OF EPIGENETIC LANDSCAPE AND TAXON'S ARCHETYPE	272
8.1. ARCHETYPES AT VARIOUS LEVELS OF TAXONOMIC HIERARCHY	272
8.2. ARCHETYPE STRUCTURE AND ITS REALIZED AND LATENT COMPONENTS	280
8.3. THE ROLES OF PHENETICS AND POPULATION MERONOMY IN TAXONOMY	289

CHAPTER 9. PHENOTYPING	299
9.1. PHENOTYPES, THE PROBLEM OF THEIR CLASSIFICATION, AND THE PHENOTYPING IDEA	299
9.2. PROCEDURE OF NON-METRIC PHENOTYPING AS A MULTIVARIATE MERONOMIC APPROACH TO SOLVING THE PROBLEM OF TAXONOMIC DIAGNOSTICS	304
9.3. PHENOTYPING AND TAXONOMIC DIAGNOSTICS (TECHNOLOGY TESTING)	309
9.3.1. The identification of sibling species among common voles	309
9.3.2. The phenotyping of taxonomically discussed forms in the subgenus <i>Neodon</i>	316
9.3.3. Epigenetic divergence between two forms of lemming voles	322
CHAPTER 10. MERONOMY, COMPARATIVE PHENETICS END EPIGENETIC DIVERGENCE AMONG RODENTS: FROM SUBSPECIES TO SUBFAMILIES	328
10.1. PHENETIC ANALYSIS OF EPIGENETIC DIVERGENCE AMONG RODENT FORMS OF VARIOUS TAXONOMIC RANKS	329
10.1.1. Correlation analysis of epigenetic relations among taxa	330
10.1.2. Principal Components Analysis ordination	337
10.1.3. Cluster analysis of epigenetic interrelations among taxa	342
10.2. COMPARATIVE PHENETICS: MULTIVARIATE ORDINATION AND VISUALIZATION OF TAXA EPIGENETIC LANDSCAPES ACCORDING TO COMPOSITIONS OF HOMOLOGOUS PHENES.....	352
10.3. ESTIMATION OF EPIGENETIC DIVERGENCE AMONG SUPERSPECIFIC TAXA BY MEANS OF CLADISTIC'S METHODS	378
10.3.1. Reality of superspecific taxa of various ranks	378
10.3.2. On cladistic's methods	381
10.3.3. The experience of cladistic analysis of non-metric characters among rodents	387

CHAPTER 11. EVOLUTIONARY-ECOLOGICAL ANALYSIS OF REGULARITIES IN HOMOLOGICAL VARIABILITY OF PHENES EXPRESSION: FROM POPULATIONS TO SUPERSPECIFIC TAXA	398
11.1. PARALLELISM IN PHENES EXPRESSION IN NATURAL RODENT POPULATIONS UNDER CHRONIC RADIATION TREATMENT OF VARIOUS INTENSITY	399
11.2. PARALLELISM IN PHENES EXPRESSION BETWEEN NORTHERN AND SOUTHERN SUBSPECIES OF DIFFERENT SPECIES OF VOLES	403
11.3. PARALLELISM IN PHENES EXPRESSION AMONG SPECIES WITHIN GROUPS OF SIMILAR ECOLOGICAL SPECIALIZATION	408
CONCLUSION	413
SYNOPSIS	425
GLOSSARY OF PRINCIPAL TERMS	428
REFERENCES	442
AUTHOR INDEX	474
APPLICATION	481

ПРЕДИСЛОВИЕ

*«...наиболее рациональный
и целесообразный метод исследования
разнообразия растений и животных ...
проходит через установление
параллелизма и гомологических
рядов изменчивости»*

Н.И. Вавилов

Уважаемый коллега! Появление настоящей книги вполне закономерно, поскольку в ней предпринята попытка развить и обосновать конкретными фактами представления о новом научном направлении – популяционной мерономии, контуры которой были намечены в монографии одного из авторов – А.Г. Васильева – «Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии» (2005). Новая книга является итогом многолетних совместных исследований, размышлений и дискуссий авторов, которым посчастливилось не только стать мужем и женой еще в студенческие годы, но и оказаться в науке единомышленниками. Сегодня невозможно разделить авторство тех или иных идей или разделов книги, поскольку это сплав общих замыслов и их практическая реализация. Более 30 лет понадобилось авторам, чтобы придти к тем положениям, которые здесь изложены. Из этого вовсе не следует, что наши материалы устарели. Получить основную часть материалов одному из авторов – И.А. Васильевой – удалось буквально за четыре последних года. И хотя трудно поверить, но это действительно совершенно новые данные. Заметим, что научное мировоззрение не возникает на пустом месте, и авторам пришлось долго (вероятно, почти всю свою жизнь) готовиться к этой работе. Очевидно, что такой объем работы невозможно выполнить без присутствия «научного азарта» в хорошем его понимании. Действительно, первая попытка применить технологию фенотипирования, о которой много написано в этой книге, к индивидуальной диагностике двух видов-двойников обыкновенной полевки (см. главу 9) оказалась настолько многообещающей, что И.А. Васильева с нетерпением ожидала каждого нового рабочего дня для проведения фенетической классификации все новых и новых коллекций по десяткам видов грызунов. Материалы по каждому новому виду стремительно обрабатывались и включались в общую систему таксономических отношений, и почти каждый раз положение вида в системе соответствовало интуитивно ожидаемому. Только за первую половину 2005 г. И.А. Васильева изучила более 30 видов и внутривидовых форм. Каждый новый объект придавал все

большую уверенность в правильности гомологизации фенев неметрических признаков грызунов, но очень часто у вида обнаруживались новые признаки и их фены, и приходилось вновь просматривать уже проклассифицированные ранее материалы по предыдущим видам и формам. В свою очередь такая постоянная итерация коллекций позволяла все точнее и надежнее классифицировать материал, оттачивая особое морфологические «видение объекта», о котором писал еще Жоффруа Сент-Илер. Потребовалось много лет на формирование такого морфологического «зрения» и всего несколько недавних лет на создание информационной базы для монографии.

Обсуждая почти ежедневные «микрооткрытия», которые делала И.А. Васильева, соавтор данной монографии – А.Г. Васильев – постепенно разработал эпигенетические основы популяционно-мерономической концепции фенетики. В свою очередь И.А. Васильева пошла дальше и применила эту концепцию для фенетического решения задач микроэволюции и систематики, а также предложила использовать технологию многомерного фенотипирования при индивидуальной диагностике форм. Постепенно, шаг за шагом, выстроилась общая картина взаимоотношений современной фенетики, эпигенетики и популяционной мерономии, описать которую и было основной целью нашей книги.

Перед авторами книги стояла задача показать, что в основу фенетики следует помещать не геноцентрические и редуционистские представления синтетической теории эволюции (СТЭ), а положения холистической эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ) М.А. Шишкина (1987, 2006) и не противоречащие им аспекты номогенеза, которые ведут к обоснованию эпигенетической природы транзитивного полиморфизма С.В. Мейена и предложенной им мерономии. Другая важная задача заключалась в том, чтобы попытаться на достаточно большом фактическом материале обосновать важность сочетания редуционистских (аналитических) и композиционистских (синтетических) подходов при решении задач фенетики и систематики. Наконец, в рамках данной монографии предполагалось в русле популяционной мерономии продемонстрировать возможность косвенно решать не только задачи эволюционной биологии развития (Evo-Devo), но и связанные с ними эволюционно-экологические проблемы, которые следует отчасти отнести к недавно провозглашенному С.Ф. Гилбертом (Gilbert, 2003; Gilbert, Bolker, 2003) направлению – экологической эволюционной биологии развития (Eco-Devo). Все это позволяет перейти от исключительно редуционистского рассмотрения изменчивости отдельных морфологических структур к визуализации «эпигенетического ландшафта таксонов», многомерности мерона и морфопространства, целостному композиционистскому изучению таксономических и фи-

летических отношений, используя новые многомерные технологии фенетики и популяционной мерономии.

Время идет вперед и приносит новые факты, изменяющие и корректирующие теоретические представления, поэтому взгляды авторов несколько трансформировались за последние пять лет. С этой целью в книге помещены некоторые переработанные и уточненные разделы из книги А.Г. Васильева (2005), в которых сформулированы ключевые представления о фенетике и популяционной мерономии. Дополнена новым материалом и глава, посвященная проблемам молекулярной эпигенетики.

Авторы надеются, что идеи, материалы и новые методы, изложенные в книге, позволят расширить исследовательские границы фенетики от традиционного внутривидового уровня и привычного редукционизма до композиционного и холистического решения задач надвидовой систематики и эволюционной экологии.

Благодарности. Выражаем глубокую признательность директору ИЭРиЖ УрО РАН академику В.Н. Большакову за постоянную поддержку наших научных устремлений, а также сотрудникам лаборатории эволюционной экологии за совместные исследования и полезные дискуссии. Особую благодарность выражаем д.б.н. М.А. Шишкину за доброжелательное отношение к нашим попыткам интерпретировать полученные результаты с позиций созданной им эпигенетической теории эволюции и теплые слова, высказанные в наш адрес. Мы благодарим члена-корр. РАН, проф. А.В. Яблокова и члена-корр. РАН, проф. В.М. Захарова за постоянный интерес и внимание к нашим фенетическим исследованиям, а также за доброжелательную критику и полезные советы.

Благодарим за проявленное внимание к нашей работе, критические замечания и конструктивное обсуждение отдельных важных аспектов академика РАН С.Г. Инге-Вечтомова, академика РАСХН В.А. Драгавцева, члена-корр. РАН, проф. Н.Г. Смирнова, д.б.н., проф. А.С. Северцова, д.б.н., проф. Н.В. Глотова, д.б.н., проф. М.В. Мину, д.б.н., проф. Н.С. Ростову, д.б.н. И.Я. Павлинова, В.С. Лебедева, д.б.н., проф. Ю.И. Новоженова, д.б.н., проф. О.А. Жигальского, д.б.н., проф. Г.В. Шляхтина, д.б.н., проф. Н.М. Любашевского, д.б.н. В.И. Стариченко, д.б.н., проф. Г.И. Таршис, д.б.н. Л.Г. Таршис, к.б.н. А.С. Баранова, к.б.н. А.В. Валецкого, Ю.К. Галактионова, д.б.н. В.М. Ефимова, д.б.н. В.И. Фалеева, д.б.н., проф. Ю.С. Равкина, к.б.н. Н.И. Абрамсон, д.б.н., проф. Ф.В. Кряжмского, д.б.н., проф. В.С. Безеля, д.б.н. В.Д. Богданова, д.б.н. Е.Л. Воробейчика, д.б.н. В.Г. Монахова, д.б.н. Г.В. Оленева, к.б.н. Е.Б. Григоркину, д.б.н. Я.Л. Вольперта, д.б.н. Е.Г. Шадрину, д.б.н., проф. В.П. Старикова, д.б.н., проф. Д.Б. Гелашвили, д.б.н. М.Г. Нифонтову, д.б.н. В.Н. Позолотину, д.б.н. А.В. Трапезникова, д.б.н. И.М. Хохуткина, д.б.н. В.Г. Ищенко, к.б.н. П.И. Юшкова, к.б.н. В.А. Обидину, к.б.н. К.И. Бердюгина, к.б.н. Н.Г. Евдокимова, к.б.н. А.В. Бо-

родина, к.б.н. П.А. Косинцева, к.б.н. И.А. Кузнецову, Г.В. Быкову, Т.П. Коурову, к.б.н. Л.Е. Лукьянову, к.б.н. Н.С. Корытина, к.б.н. Ю.Л. Вигорова, к.б.н. М.В. Чибирияка, к.б.н. Е.Ю. Захарову, к.б.н. Л.Л. Войта, к.б.н. Н.В. Синеву, к.б.н. М.Н. Ранюк и многих других коллег, чьи полезные советы и дружеская поддержка помогли осуществить нашу работу.

Считаем своим долгом высказать самые искренние слова благодарности в адрес рано ушедших от нас академика С.С. Шварца, члена-корр. РАН С.А. Мамаева, д.б.н. Л.Ф. Семерикова, к.б.н. А.В. Покровского, к.б.н. В.В. Короны, д.б.н., проф. Э.А. Гилевой, д.б.н., проф. Н.И. Лариной, д.б.н., проф. М.Я. Марвина, д.б.н. О.А. Лукьянова, д.б.н. В.Г. Кривошеева, д.б.н., проф. В.Е. Сергеева, д.б.н. Ю.Г. Швецова, д.б.н., проф. А.Г. Малеевой.

Мы благодарны нашим добровольным помощникам – студентам и аспирантам, чей труд во многом содействовал подготовке материалов для этой книги. За любезно предоставленные коллекционные материалы для исследований, полезные комментарии и советы благодарим д.б.н., проф. А.И. Шепеля (Пермский госуниверситет), д.б.н. Ю.В. Ревина, к.б.н. Ю.А. Луковцева, д.б.н. И.М. Охлопкова (Институт биологии криолитозоны ЯНЦ СО РАН), д.б.н. В.А. Костенко (БПИ ДВО РАН), к.б.н. А.А. Цветкову (Филиал ИПЭЭ РАН, Саратов), д.б.н. Л.Н. Трут, д.б.н. А.В. Осадчука и д.б.н. Л.В. Осадчук (ИЦИГ СО РАН), к.б.н. А.В. Бобрецова (Печоро-Ильчский биосферный заповедник), Н.С. Проскурину и Е.А. Гайворонскую (Сохондинский госзаповедник), австрийских коллег доктора Франца Сухентрунка (Dr. F. Suchentrunk), доктора Фридрику Шпиценбергер (Dr. F. Spitzenberger) и Национальный музей Естественной истории Австрии (Naturhistorisches Museum, Wien, Osterreich), доктора Анну Ванач (Dr. A. Vanach) из Варшавского университета (Варшава, Польша), а также проф., доктора Германа Анзорге (Dr. H. Ansorge) из Музея естественной истории Герлица (Герлиц, Германия). Благодарим сотрудников Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологического музея Московского университета, Зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН и лично д.б.н. Е.И. Жолнеровскую за доброжелательную поддержку и ряд очень важных коллекционных материалов, любезно предоставленных нам для исследований.

Материалы монографии подготовлены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 07-04-00161_а), Президиума РАН (программа «Биологическое разнообразие»), программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программы Президиума УрО РАН по интеграционным и междисциплинарным проектам УрО, СО и ДВО РАН.

*С уважением,
Ирина и Алексей Васильевы*

ВВЕДЕНИЕ

*«Изменчивость есть бесконечный
источник многообещающих вопросов»*

Эрнст Майр

*«Теории никогда не строятся
из фактов, но наоборот, факты
получают освещение в свете теории»*

А.А. Любищев

На наших глазах в XXI в. стремительно накопились и продолжают накапливаться открытия в разных областях биологии, что неизбежно заставляет пересматривать многие теоретические конструкции, включая основы доминирующей версии синтетической теории эволюции. Начиная с 40-х годов XX в. с появлением «Современного синтеза» (The Modern Synthesis) – синтетической теории эволюции (СТЭ), или неodarвинизма, произошли существенная подмена и модификация основ теории Дарвина. 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). Конрад Хэл Уоддингтон (1970) задолго до сегодняшнего обрушения здания СТЭ обратил внимание на это обстоятельство и, в частности, писал: «Следует, однако, заметить, что современный ортодоксальный неodarвинизм, используя ту же фразеологию, изменил смысл почти всех слов, так что в результате получилось нечто, существенно отличающееся от представлений, развивавшихся Дарвином» (с. 26).

После того, как направление неodarвинизма утратило свои традиционно лидирующие позиции, которые сохраняло вплоть до конца XX в., среди оппонентов усилились линии номогенеза (см. Чайковский, 2006, 2008) и неоламаркизма (см. Стил и др., 2002; Яблонка, Лэмб, 2003). Начиная с 1998 – 2000 гг. 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, 2000; Gilbert, 2003; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2004). К сожалению, традиционное стремление опираться на геноцентрический редукционизм и детерминизм характерно и для большинства сторонников Evo-Devo, которые стремятся искать жесткие причинные связи в цепочке ген – признак, например используя метод «нокаута генов», или пытаются строить детерминистские цепочки в виде концепции генных сетей. До сих пор системные представления в этой области знания только пытаются пробить себе дорогу и весьма неохотно принимаются научным сообществом.

Наряду с этими главными направлениями современной эволюционистики существует предложенная М.А. Шишкиным (1984, 1987, 1988, 2006) системная эпигенетическая теория эволюции. Эта теория вытекает из представлений К.Х. Уоддингтона и И.И. Шмальгаузена и сближается со взглядами П. Олберча (Alberch, 1980, 1982). Эпигенетическая теория обращает особое внимание на целостность онтогенеза и его устойчивость, эквифинальность – способность преодолевать действие широкого круга возмущающих факторов как внешней, так и внутренней природы. Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ) резко критикует СТЭ, хотя и опирается на многие дарвиновские положения, в частности предполагает творческую роль естественного отбора в перестройке эпигенетической системы. В последнее время появляется все больше сторонников ЭТЭ (Васильев, 1988, 2005; Гродницкий, 2001а, б; 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). При этом, однако, молекулярные эпигенетики по роду своей деятельности неизбежно используют редуционные методы исследований и традиционно исповедуют геноцентрические взгляды, унаследованные от молекулярных биологов XX в.

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 предлагаемой нами английской транскрипции – General Evolutionary Theory (GET).

Очевидно, что неodarвинизм как исторически сложившаяся система взглядов в русле СТЭ, основанная на популяционно-генетических представлениях, по-прежнему сохраняет за собой ведущие позиции в мировой науке. Сторонники этого направления либо «не замечают» критики в свой адрес, либо игнорируют работы оппонентов, а в лучшем случае удачно модифицируют идею генного детерминизма, порождая, как уже отмечалось, такие позитивные редуционистские идеи, как генные сети (Bergman, Seigal, 2003; Суслов и др., 2004). Прогресс молекулярной биологии и становление современной эволюционной биологии развития (Evo-Devo), предсказанные еще в середине прошлого века Б.Л. Астауровым (1965, 1967), показывают, что преодоление парадигмы «геноцентрического детерминизма» уже достаточно близко.

Новые времена приносят и новые открытия, и постепенно одна идея сменяет другую. Представляется, что каждое время закономерно порождает свои научные концепции, и в борьбе идей, как правило, побеждают те из них, которые больше соответствуют существующей в представлениях современников «картине мира» (Жерихин, 1991; Чайковский, 2006; Шишкин, 2006). Совсем недавно эмбриология, по Т.Х. Моргану, сводилась к науке, изучающей, всего-навсего, изменение экспрессии генов, а эволюция, по Ф.Г. Добржанскому (Т. Dobzhansky), представляла собой лишь изменение частот генов. Сегодня это кажется удивительным, но эти «концепции» вполне серьезно воспринимались настроенными на эту мировоззренческую волну современниками и привели к длительному господству редукционистской генетики и подавлению биологии развития (Гилберт и др., 1997) и, как ни странно, до сих пор продолжают доминировать в мировоззренческом отношении.

Интересно, что логика победы редукционистской идеи «гена» над холистической идеей «морфогенетического поля» в известной борьбе Т.Х. Моргана с эмбриологами в 20 – 30-х годах прошлого века (см. Гилберт и др., 1997) была «вполне оправдана» логикой развития науки. Идея «гена» как простое объяснение организующего фактора развития вполне соответствовала редукционистской причинно-следственной картине мира первой половины XX в. и в известном смысле была порождена детерминистской идеей существующей каузальной «механики развития» на рубеже начала прошлого века. Именно в это время возникли квантовая механика и ядерная физика, а в обыденном сознании школьников 1960-х годов доминировали представления об элементарных частицах, элементарных процессах, структурах и явлениях, подкрепленные реальным созданием атомных электростанций и ядерного оружия. Холистическая, системная идея «морфогенетического поля» во времена возникновения хромосомной теории наследственности была просто обречена на поражение. Однако редукционистский оптимизм, связанный с поиском молекулярной природы «гена», явно способствовал быстрому дальнейшему развитию молекулярной генетики и молекулярной биологии, что в результате и обрушило значительную часть здания СТЭ.

После открытия альтернативного сплайсинга, мобильных элементов генома, систем эпигенетической наследственности, а также переоткрытия идеи «морфогенетического поля» эукариотический «ген» на рубеже XXI в. сузился до «транскрипционной единицы» (Сингер, Берг, 1998). Важно заметить, что сегодня идея «гена» материализовалась в виде реального фрагмента молекулы ДНК. Следует только радоваться тому, что при этом сам ген, под знаменем которого прошел XX век, пока не исчез, не растворился полностью в геноме.

Современный возврат к холистической парадигме индивидуального развития в русле «Evo-Devo» с одновременным сохранением редукционистских подходов отражает важный методологический аспект. Для того чтобы понять, как устроено «нечто целое», нужно сначала разобрать целое на части, а потом попытаться вновь эти части воссоединить, собрать воедино. Очевидно, что без аналитического компонента исследования, или редукции, нет возможности осуществить синтез, или холистическое видение объекта. Поэтому методологически важно сочетать оба эти подхода, избегая крайностей, т.е. уклонения в чистый редукционизм или холизм (Жерихин, 2003). С этой точки зрения генетический редукционизм в виде идеи «гена» (молекулярного гена), должен, по-видимому, сочетаться и сосуществовать с холистической идеей «морфогенетического поля» биологии развития на основе эпигенетических представлений (Гилберт и др., 1997).

Редукционно-холистическая концепция «эпигенотипа» и «эпигенетики» К.Х. Уоддингтона (1964, 1970), несомненно, является удачным примером конструктивного объединения этих идей в качестве познавательного инструмента. Позднее мы специально остановимся на данных аспектах и рассмотрим их подробнее с позиций примата системных представлений о процессе индивидуального развития (Шишкин, 2006). Сказанное выше тоже является некоторым сознательным упрощением ситуации, так как, скорее всего, редукционный и холистический подходы не комплементарны, полярны и несоединимы на практике. Разумным выходом является осознание возможности применить принцип дополнительности Нильса Бора, хорошо известный физикам (квант есть и волна и частица одновременно, не будучи при этом ни частицей, ни волной), о чем писал В.В. Жерихин (1991, 2003), но обсуждение этой интересной проблемы, к сожалению, лежит уже за пределами нашей книги.

Фенетика популяций, появившаяся в нашей стране в 70-е годы прошлого века, главным образом благодаря представлениям популяционной генетики, была сначала типичным редукционным подходом к изучению морфологической изменчивости, используя представление о «фенах» как элементарных, далее «не подразделимых» на достаточно большом материале, дискретных вариациях признаков (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Предполагалось, что если гены во многом ответственны за формирование признаков, то элементарные дискретные морфологические вариации и есть тот материал, который позволяет косвенно судить о частотах генотипов в популяции. Исходя из этих представлений, сравнивая частоты встречаемости фенов, можно было таким образом косвенно осуществлять генетическое сравнение популяций, не проводя специальных

скрещиваний. Идея лежала в русле СТЭ, была заманчива, проста в исполнении, легко приобщала неопитов к популяционной генетике и давала богатую почву для различных спекуляций в области эволюционной теории.

Аналогичная точка зрения возникла несколько раньше и у английских генетиков школы Г. Грюнеберга (Grüneberg, 1963), которые, однако, хорошо осознавали эпигенетическую природу проявления фенотипов, называя их мелкими вариациями (minor variants). Грюнеберг открыл пороговую (threshold) природу проявления подобных дискретных морфологических вариаций (Grüneberg, 1951). Он предложил особый термин – «квази-непрерывная изменчивость» (quasi-continuous variation) для обозначения того, что в основе проявления порогового признака лежит количественная изменчивость, на которую накладываются пороговые эпигенетические ограничения. Позднее в классической работе Р. Берри и А. Сирля (Berry, Searle, 1963) для характеристики данного явления был предложен термин «эпигенетический полиморфизм», причем эпигенетическая трактовка явления была основана на представлениях К.Х. Уоддингтона (Waddington, 1957) – основателя эпигенетики.

В книге мы кратко коснемся эпигенетических основ фенетики, что было подробно рассмотрено ранее на большом числе примеров в монографии одного из авторов – А.Г. Васильева (2005), которая была специально посвящена этой проблеме.

Изучение эпигенетического полиморфизма скелета у млекопитающих оказалось эффективным инструментом выявления популяционной структуры видов, внутривидовой дифференциации и реконструкции историко-генетических связей между внутривидовыми единицами, аналогичным современному филогеографическому подходу (Berry, 1963, 1964, 1986; Berry et al., 1978; Васильев, 1988, 2005; Васильева и др., 2008; и др.). Обнадеживающие результаты получены при анализе таксономических взаимоотношений между близкими формами спорного и неясного таксономического ранга (Hartman, 1980; Васильева, Васильев, 1984, 1992; Vasil'eva, 1999; Васильева, 2000, 2002, 2006; Васильева и др., 2008).

Широкое распространение явлений эпигенетического полиморфизма скелета у млекопитающих (см. обзор Bauchau, 1988) позволяет предполагать существование гомологических рядов изменчивости неметрических признаков на разных уровнях таксономической иерархии – от близких видов до подсемейств и семейств. Одновременно при этом может быть решена проблема визуализации эпигенетического ландшафта. Ключевую роль играет решение вопроса о случайном или закономерном характере изменчивости как внутри вида, так и при

сравнении близких видов. Популяционная морфология и фенетика через групповой анализ морфологической изменчивости метрических и неметрических признаков у близких форм (Яблоков, 1968, 1982; Alberch et al., 1979; Воробьева, Медведева, 1980; Maynard Smith et al., 1985; Захаров, 1987; Васильев, 1988, 2005; Воробьева, Хинчлифф, 1991; Zakharov, 1992) позволяют приблизиться к пониманию феногенетических процессов становления гомологичных признаков в онтогенезе.

Развитие кладистики, филогенетики и молекулярной филогеографии постепенно привели многих исследователей, с одной стороны, к осознанию недостаточности только молекулярно-генетических подходов при решении таксономических и эволюционных задач в русле этих дисциплин, а с другой, – к пониманию необходимости дополнить их классическими и новейшими морфологическими подходами. Вновь актуальными становятся дискуссии о природе гомологии морфологических признаков. Сегодня в мировой науке активно обсуждаются природа морфологического признака, методы его выделения, проблема фенотипической пластичности и стабильности развития, способы описания морфопространства (morphospace) и морфологического разнообразия (morphological disparity). Поэтому перед рассмотрением собственно феномена гомологической изменчивости морфологических структур в книге будут кратко изложены современные представления о гомологии и гомологизации морфологических признаков в связи с указанными выше проблемами.

Поскольку традиционно важная для таксономистов и эволюционистов проблема архетипа неизбежно притягивает к себе внимание всех исследователей, которые занимаются теоретическими и прикладными таксономическими и филетическими исследованиями, мы отдельно коснемся и этого крайне не простого вопроса. Архетип будет рассмотрен одновременно в свете популяционных мерономических и эпигенетических представлений, что, с нашей точки зрения, позволит приблизиться к пониманию фундаментальной природы мейеновских «рефренов», «мерона» и «транзитивного полиморфизма». Представляется также, что это дает возможность мерономии проникнуть в новую потенциальную область исследований морфологического разнообразия и морфопространства, переведя ее из разряда традиционно умозрительных представлений в категорию инструментальной науки. Двигаясь в этом направлении, можно представить коллизию сформулированного С.В. Мейеном мероно-таксономического несоответствия с эпигенетических, феногенетических и морфогенетических позиций, а следовательно, рассматривать их в эволюционно-развитийном контексте, приближаясь к области интересов «Evo-Devo», т.е. в конечном счете к решению задач эволюционной теории (эволюционики = эволюционистики).

Кладистика, как и генетика в начале XX в., почти полностью исключила процесс развития из своего арсенала. При этом кладистика предпочитает «не работать» с изменчивыми и регулярно полиморфными признаками, полагая, что полиморфизм в эволюционном процессе это краткое и преходящее явление, когда одна морфа быстро фиксируется или замещается другой (Felsenstein, 1982, 2004). Это принципиально важно для кладистики, исходно исповедующей «принцип наибольшей экономии» (парсимонии) и опасющейся проявления «гомоплазии» при построении филетической классификации. В то же время фенетика и популяционная мерономия опираются на феномен транзитивного полиморфизма, т.е. на длящийся во времени полиморфизм, обусловленный исторически формирующимися эпигенетическими связями и расстановкой эпигенетических порогов, о чем дальше пойдет речь в книге.

Персистирование транзитивного полиморфизма обеспечивает потенциальную возможность параллельных однонаправленных и закономерных (с эволюционно-экологических позиций) изменений у эволюционно отделившихся таксонов, т.е. ведет к постоянному генерированию гомоплазий. Мы постараемся показать, что фенетика, используя феномен транзитивного полиморфизма, по иерархии гомологичных морфологических структур все же способна проследить иерархию систем развития таксонов разных рангов: от внутривидового до уровня семейства/подотряда. В отличие от кладистики фенетика, опираясь на эпигенетические представления и результаты морфогенеза, активно преодолевает мероно-таксономическое несоответствие. Просим строгих приверженцев методов кладистики на этом месте не закрывать книгу. Безусловно, предлагаемый нами подход, включая «процедуру фенотипирования», о чем в дальнейшем пойдет разговор, это не «панacea» для решения филетических задач.

Следует честно отдавать себе отчет в том, что существует немало сложностей, из которых основная проблема состоит в правильности гомологизации морфологических структур у таксонов, принадлежащих к филетически отдаленнымкладам. Далеко не всегда, как хорошо известно, сходство говорит о родстве (Мейен, 1975, 1988; Павлинов, 2005). Однако в данном случае, – при использовании методов фенетики и популяционной мерономии, как и в консервативных геномных сиквенсах при использовании РСR-метода, баланс развитийных процессов настолько устойчив, что сходство гомологичных морфоструктур гораздо чаще указывает на родство таксонов, чем позволяет в этом ошибаться. В свете недавних открытий в области молекулярной генетики и эпигенетики стало очевидно, что трудно ожидать полностью нейтральных как генетических, так и морфологических структур. Все

они в итоге своего исторического формирования представляют собой продукт исторического многоуровневого структурно-функционального баланса на разных уровнях биологической организации: от молекул и клеток до организма и сообщества в целом. То, что может показаться нейтральным или неактивным сейчас, было выработано раньше и, несомненно, было актуальным, а также еще может быть полезным при других условиях. Таким образом, при изучении морфологических структур от молекул до целых организмов среди них нет избранных и безупречных «летописцев» филогении.

Все морфоструктуры в той или иной степени функциональны и несут на себе экологический отпечаток, а также сложную историю перестроек и деформаций, поэтому искажают записи «летописи» в свою пользу. Единственный способ уловить филогенетический сигнал и нащупать правильный филетический путь – это привлечение в сравнительный анализ многих морфоструктур (генов, морфологических признаков) и поиск наиболее правдоподобных филогений на их основе. Собственно, при построении филетических деревьев в последние годы неслучайно все чаще используются увеличивающиеся массивы разнородных данных и вероятностный метод наибольшего правдоподобия (*maximum likelihood*).

В результате отмеченного выше бурного развития молекулярной генетики и генетики развития за последнее десятилетие произошли революционные изменения представлений о системе и эволюции живых организмов в целом. Возникли новые научные направления: молекулярная систематика (геносистематика) и молекулярная филогенетика (генофилетика) (Антонов, 2000, 2002; Павлинов, 2004, 2005; Банникова, 2004; Шаталкин, 2005). Полученные филогенетические реконструкции оказались во многом неожиданными даже в отношении таких хорошо изученных групп, как насекомые и млекопитающие. Назрела, как уже отмечалось, необходимость объединения результатов, полученных новыми методами с традиционными, классическими, главным образом морфологическими методами (Гилберт и др., 1997; Павлинов, 2005; Шаталкин, 2002, 2005; Rudel, Sommer, 2003; Абрамсон и др., 2004; Воробьева, 2005). Несомненный интерес представляет и современное понимание роли структурно-функциональной организации биологических сообществ в процессе морфологической эволюции (Смирнов и др., 1986; Чернов, 1991; Сергеев, Ильяшенко, 1991; Сергеев, 2003; Поздняков, Литвинов, 1994; Foote, 1997). В этой связи появляются возможности для новой эколого-морфологической интерпретации палеонтологических данных и нового понимания макроэволюционных явлений при заполнении таксонами морфопространства (Раутиан, Жерихин, 1997; Жерихин, 2003; Марков, Наймарк, 1998; Moune, Neige, 2007).

Вместе с тем в последние десятилетия происходит реабилитация типологических подходов (Мейен, 1988а; 1990; Шаталкин, 1988, 1995, 1996, 2002; Васильева Л.Н., 1992, 1998, 2003; Любарский 1996а, 1998; Гоманьков, 2001; Раутиан, 2001а, в), обосновывающих представление об объективном существовании таксономических категорий не только видового, но и надвидового уровня (Черных, 1986) и естественности иерархической системы организмов в целом, причем «естественность» в этом случае не связывается с непосредственным генеалогическим родством групп организмов и указанием на филогенетические связи между ними. Последняя точка зрения возрождает взгляды В.Н. Беклемишева (1964) и А.А. Любищева (1982), неоднократно подчеркивавших значение номотетических аспектов в систематике и теории эволюции. Как известно, наиболее последовательно закономерный характер эволюционного процесса отстаивал еще в начале XX в. Л.С. Берг (1922) в развиваемом им учении о номогенезе – эволюции на основе закономерностей, которое противопоставлялось дарвинизму как эволюции на основе случайностей. В свою очередь Берг большое значение придавал закону гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированному Н.И. Вавиловым (1920).

По мнению А.А. Любищева, именно закон гомологических рядов Н.И. Вавилова послужил началом выяснения номогенетического компонента эволюции и открыл широкие перспективы для изучения закономерностей, лежащих в основе эволюционного процесса. Несмотря на разнообразие подходов и взглядов на механизмы, лежащие в основе формообразования, общим итогом всех этих воззрений стало понимание того, что морфологические закономерности, существование которых допускал и Дарвин, играют в эволюции органического мира несравненно большую роль, чем это принимает ортодоксальный дарвинизм (Любищев, 1982; Мейен, 1974, 1975; Мамкаев, 2004).

Номогенетические аспекты морфологической изменчивости специально разрабатывались С.В. Мейеном, который также указывал на огромное методологическое значение закона гомологических рядов Н.И. Вавилова и дополняющего его правила родственных отклонений Н.П. Кренке (1933–1935), обобщающего опыт автора по изучению феногенетической изменчивости. После работ Вавилова и Кренке изменчивость перестала казаться безграничной, а это в свою очередь возродило представления о направленности, канализованности эволюции в целом (Мейен, 1988б; Воронцов, 1999).

Очевидно, что дальнейшее понимание природы гомологической изменчивости морфологических структур и возможностей их использования для решения задач систематики и эволюционики, включая проблему вида, должно опираться на детальные сравнительные исследова-

дования гомологических рядов морфогенетических структурных вариаций у близкородственных таксонов (Alberch, 1980; Oster, Alberch, 1982; Kluge, Strauss, 1985; Rudel, Sommer, 2003; Васильева, 2006).

Таким образом, для решения указанных выше проблем становится очевидной необходимость проведения сравнительного изучения морфологической изменчивости близкородственных таксонов разного ранга – от внутривидовых форм, включая популяции, инбредные линии лабораторных животных и подвиды, до аллопатрических форм спорного ранга (вид/подвид), а также симпатрических видов-двойников, близких видов одной группы (подрода) и, наконец, видов, относящихся к разным родам, трибам, подсемействам и разным семействам.

В этой связи основная тематическая направленность предлагаемой книги заключалась в попытке популяционно-мерономического анализа закономерностей гомологической изменчивости морфологических структур и последующей оценке эволюционной дивергенции форм разного уровня таксономической иерархии: от внутривидовых группировок до таксонов надвидового ранга в свете эпигенетических и эволюционно-экологических представлений.

В книге сформулированы основы популяционной мерономии, изложено авторское видение проблемы соотношения архетипа, мерона и рефрена с позиций эпигенетической теории эволюции, кратко очерчены современные эпигенетические и эпигеномные представления, а также связанные с этим концепции фенотипической пластичности, внутрииндивидуальной феногенетической изменчивости, морфоразнообразия и морфопространства.

Наибольший интерес представляло проведение теоретического анализа проблем гомологической изменчивости морфологических структур на основе сведений об истории и современном состоянии представлений о гомологии и аналогии в морфологии, систематике и эволюционной теории. Рассмотрена процедура гомологизации неметрических признаков черепа на примере представителей отряда грызунов (Rodentia) в пределах подсемейств Arvicolinae и Cricetinae, а также некоторых представителей мышинных (Muridae). Важно было выявить внутривидовые и межвидовые параллельные ряды (рефрены) гомологической изменчивости морфотипов зубов и фенотипических признаков черепа грызунов. Составлен каталог и дана единая номенклатура гомологичных неметрических признаков скелета грызунов, которые используются для оценки уровня эпигенетической дивергенции сравниваемых форм.

Особое значение для определения возможностей обсуждаемого в книге методического подхода имело проведение на примере генетически однородных инбредных линий мышей сравнительного эксперимен-

тального анализа устойчивости проявления разных категорий морфологических признаков, характеризующих размеры, форму и структуру, к средовым воздействиям в процессе развития. И.А. Васильевой предложена процедура фенотипирования близких таксонов на примере многомерного фенетического анализа эпигенетической дивергенции видов-двойников обыкновенной полевки и ряда близких форм грызунов спорного таксономического ранга (подроды *Neodon* и *Aschizomys*).

В книге также выполнен анализ уровней эпигенетической дивергенции грызунов разных таксономических рангов – от подвидов до подсемейств – на примере представителей Arvicolinae и Cricetinae. На одних и тех же объектах сопоставлена эффективность методов фенетического и кладистического анализа при оценке таксономических отношений надвидовых таксонов ранга род/подрод. В завершающей главе книги авторы проанализировали эволюционно-экологические закономерности морфологической дивергенции видов с разной экологической специализацией.

Таким образом, основная цель книги состояла в попытке существенно расширить границы фенетики популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985) до популяционной мерономии (Васильев, 2005), объединив в нее все области современной популяционной фенетики, фенетики популяций, популяционной морфологии и нумерической фенетики, используя эпигенетические представления при объяснении дискретности морфоструктур и флуктуирующей асимметрии проявления неметрических признаков и их состояний – фенев. Важно было показать и методические преимущества популяционной мерономии как новой научной дисциплины в решении целого ряда актуальных популяционных и эволюционных проблем.

Многие вопросы в книге только поставлены и ждут своего решения, часть аспектов морфологического анализа (в частности, геометрическую морфометрию) мы сознательно не затронули, однако большинство высказанных идей опирается на значительный фактический материал, а предложенные нами методы вполне доступны и не требуют дорогостоящего оборудования. Поэтому мы искренне надеемся, что намеченный нами путь найдет среди читателей своих первопроходцев.

Удачи Вам, дорогой коллега!

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ ГОМОЛОГИИ

*«Лишь когда знание форм поднимается
до познания их, лишь когда
рассмотрение форм (Gestalten)
поднимается до объяснения их, лишь
когда из пестрого хаоса форм выявятся
законы их образования, лишь тогда
низкое искусство морфографии сможет
превратиться в возвышенную науку
морфологию»*

Эрнст Геккель

Аналогия и гомология – ключевые понятия морфологии как науки и составляют теоретическую (методологическую) базу сравнительной и эволюционной биологии. Существует глубокий параллелизм между проблемой вида и проблемой гомологии (Беклемишев, 1994; Мейен, 19886; Wagner, 1996; Brigandt, 2002). Обе касаются фундаментальных естественнонаучных обобщений, но концепция вида относится к группам организмов, а понятие гомологии группирует их части (Brigandt, 2002). Следует отметить, что интерес к ним не ослабевал на протяжении всей многовековой истории морфологических и систематических исследований и вновь возрос во второй половине XX в. в связи с появлением «нумерической таксономии» (Sneath, Sokal, 1963) и «филогенетической систематики» (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Farris, 1983). Широкое распространение фенетических и кладистических подходов (Sokal, Sneath, 1973; Platnick, 1979; Patterson, 1980, 1982; Павлинов, 1990, 2005) и революционные открытия последних лет в области молекулярной генетики и генетики развития привели к «переоткрытию» и переосмыслению этих понятий применительно к новым категориям биологических структур и признаков (Гилберт и др., 1997; Шаталкин, 2002; Павлинов, 2004, 2005).

Привлечение новых данных и прогрессирующее развитие методов их анализа породило большое разнообразие методологических подходов, теоретических концепций и терминологии, отражающих специфику каждой области исследований. Так, например, принято считать, что фенетики-нумеристы выступают за исключительно операциональный (инструментальный, алгоритмический) подход к гомологии, не отягощенный теоретическими предположениями. Трансформационные (типологические) подходы принимают во внимание исключительно эволюционное изменение морфоструктур и обычно выявляют гомологии путем выстраивания трансформационных серий через

ряд переходных форм – от общего предкового состояния к продвинутому. Таксические (кладистические) подходы определяют гомологию с помощью распределения признаков на филогенетических деревьях и суживают понятие гомологии до синапоморфии. Распространение концепции гомологии на молекулярный и ультраструктурный уровни выявило ряд новых проблем. В настоящий момент идет также дискуссия о принципиальной возможности применять гомологию к изучению физиологических, развитийных процессов и поведения.

1.1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ГОМОЛОГИИ И АНАЛОГИИ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И МОРФОЛОГИИ

В обзорах А. Бойдена (Boyden, 1943, 1947), А. Ремане (Remane, 1955, 1956), И.И. Канаева (1963, 1966, 1970, 2000), М.С. Гилярова (1964), Л.Я. Бляхера (1965, 1976), а также А. Панчена (Panchen, 1994) прослежена история развития представлений о гомологиях и аналогиях от воззрений Платона, которому принадлежит идея «общего типа», и его ученика Аристотеля (автора термина «аналогия») до второй половины XX в. Смысл, который вкладывали разные мыслители, философы и натуралисты в данные понятия, непрерывно менялся на протяжении всей истории развития морфологии и сравнительной анатомии, и этот процесс продолжается в наши дни. Показателен терминологический словарь определений понятий аналогии и гомологии, составленный Л.Я. Бляхером (1965), который включает 45 позиций, отражающих смысловые оттенки и нюансы понимания принципов морфологического соответствия разными школами морфологов. В последние годы этот список был дополнен Ю.В. Мамкаевым (2001) еще 10 позициями с учетом методологических замечаний, высказанных В.Н. Беклемишевым (1994).

Наиболее полно истоки представлений о морфологических соответствиях изложены в обзоре Л.Я. Бляхера (1965). Слово «гомологичный» этимологически происходит от греческого «ομοιογος» – называющийся одним и тем же словом, или одноименный. В научной сравнительно-анатомической литературе первоначально использовалось слово «аналогичный» (от греческого «αναλογος» – соответствующий, соразмерный), которое включало в себя и «гомологию» в более позднем понимании. Так, Аристотель в труде «О частях животных» называл «аналогами» части тела, «обладающие той же силой», т.е. имеющие одно и то же значение для организма, в современном понимании – функцию. При этом «аналогия» Аристотеля частично охватывала не только функциональное, но и морфологическое соответствие, которое впоследствии и получило название «гомологии».

Хорошо известно, что еще Гален (II в. н.э.) в сочинении «Об употреблении частей человеческого тела» проводил сопоставление строения руки и ноги человека, а также сравнивал конечности человека с конечностями животных. Соответствия органов человека и животных не могли остаться незамеченными такой разносторонне развитой и художественно одаренной личностью, как Леонардо да Винчи (XV в.). Это совершенно четко прослеживается как на его рисунках, так и в естественнонаучных произведениях, однако рукописи последних были опубликованы лишь в XX в. и не были известны современникам. Очевидно поэтому первой образной иллюстрацией принципа гомологии как величайшего обобщения в анатомии считаются рисунки Пьера Белона (XVI в.), на которых демонстрируется сопоставление скелетов человека и птицы, изображенных в одинаковом масштабе и в одной и той же позе, хотя сам Белон и не употреблял этого термина (Бляхер, 1965).

Многие философы и естествоиспытатели эпохи Возрождения – Френсис Бэкон в «Новом органоне», Марко Аврелио Северино в «Демокритовой зоотомии» (XVII в.), Жорж-Луи Бюффон в «Естественной истории» (середина XVIII в.), Петрус Кампер в многочисленных статьях о врачевании и Феликс Вик д' Азир в «Трактате по анатомии ...» (конец XVIII в.), Жорж Кювье в «Лекциях по сравнительной анатомии» (рубеж XVIII и XIX вв.) – в той или иной форме отмечали морфологическое подобие человека и различных видов животных, очень близко подходя к выражению принципа гомологии, однако дальше всех продвинулись в этом направлении Иоганн Вольфганг Гёте и Этьен Жоффруа Сент-Илер. В частности, Гёте принадлежит открытие межчелюстной кости у человека, сыгравшее впоследствии большую роль в доказательстве его родства с миром животных.

Историки науки считают, что введение собственно гомологического метода в сравнительную анатомию является заслугой Этьена Жоффруа Сент-Илера (Амлинский, 1955, Канаев, 1963, 1966, 2000; Бляхер, 1965, 1976). На основе собственных сравнительно-анатомических и эмбриологических исследований скелета, и особенно черепа разных классов позвоночных, Жоффруа Сент-Илер пришел к пониманию скрытого сходства между органами, выражающегося не в их внешнем виде и не в их функции, а в более глубоком структурном подобии и постоянстве топографических отношений между ними. Эти обобщения, вошедшие в историю как «теория аналогов» и «принцип связей», были сформулированы им в ряде специальных статей, а затем вошли в двухтомную «Философию анатомии» (Geoffroy St.-Hilaire, 1818, 1822). И.Е. Амлинский (1955) справедливо отмечает, что Жоффруа Сент-Илер называл аналогией то, что впоследствии получило наименование гомологии. При этом сравнение однородных частей у различных жи-

вотных Сент-Илер называл «наукой аналогий», а сравнение сходных или повторяющихся частей у одного и того же животного – «наукой гомологий», т. е. он пытался с помощью терминов аналогия и гомология разграничить понятия, которые позднее Р. Оуэн назвал частной и сериальной гомологией. Однако Гёте и Сент-Илер считаются лишь предтечами понятия гомологии.

Отчетливое противопоставление понятий аналогии и гомологии произошло в конце первой половины XIX в. и принадлежит Ричарду Оуэну. В словаре терминов, приложенном к «Лекциям по сравнительной анатомии и физиологии беспозвоночных», он впервые дал следующие определения аналогии и гомологии: «Аналогия. Часть или орган у одного животного, которые обладают той же самой функцией, как часть или орган другого животного»; «Гомология. Один и тот же орган у различных животных при любом разнообразии его формы и функции» (Owen, 1843, цит. по Бляхер, 1965, с. 145).

Гомологию Оуэн подразделил на *общую*, *специальную* и *сериальную*.

«Общая гомология – структурное сходство той или иной отдельной части или органа с воображаемым или идеальным типом (*архетипом*) таких частей организма.

Сериальная гомология, или гомотипия, – структурное соответствие частей, расположенных вдоль осей тела одного индивидуума.

Частная гомология – структурное совпадение соответствующих частей тела разных организмов» (Там же).

Р. Оуэн пришел к заключению, что в основе частных гомологий лежит общая гомология, т. е. наличие идеального образца, или «архетипа», всех позвоночных животных, при этом он разделял идею неизменности живых существ и отрицал возможность каких-либо эволюционных преобразований. По этой причине его воззрения историками науки отнесены к идеалистическому периоду развития морфологии вообще и понятия гомологии в частности (Канаев, 1963; Бляхер, 1965). Идеи Р. Оуэна о гомологии получили дальнейшее развитие в трудах таких крупных морфологов, как Генрих Бронн, Карл Гегенбаур и Эрнст Геккель (Bronn, 1858; Gegenbaur, 1859; Naeckel, 1866; цит. по: Беклемишев, 1994). Например, Г. Бронн предложил свою трактовку терминов и назвал *гомонамными* органы, построенные по единому плану (гомотипии Оуэна), *гомотипными* – антимеры, лежащие по обе стороны от плоскости симметрии, *гомонимными* – метамеры. Э. Геккель в свою очередь разделил гомотипии на *гомодинамии* – части одной особи, расположенные вдоль продольной оси тела, и *гомонимии* – вокруг поперечной оси или иной, побочной оси тела. К. Гегенбаур также выделял общую и специальную гомологию, но иначе, чем Р. Оуэн. Общей гомологией он называл подобие частей внутри одного и того же организма и подразделил ее на четы-

ре формы: *гомотипию*, *гомодинамию*, *гомонию* и *гомонию*. Гомотипию Гегенбаур вслед за Бронном понимал уже, чем Оуэн, распространяя ее лишь на сходство антимерных структур (Беклемишев, 1994; Лаубихлер, Майеншайн, 2004). Гегенбауровская гомотипия составляет лишь частный случай оуэновской. Он выделил также специальную гомологию, где объединял гомологии, относящиеся к сравнению разных организмов, и включил сюда понятия *полной* и *неполной* гомологии. Полная гомология подразумевает присутствие всех частей органа, даже функционально измененных. При неполной специальной гомологии орган может иметь либо дополнительные (аугментативная гомология), либо отсутствующие (дефектная гомология) части.

Следующий период в развитии представлений о гомологии и аналогии связан с творчеством Чарльза Дарвина и внедрением в биологию эволюционных идей. По мнению Дарвина, гомологичное сходство органов разных видов (специальная гомология по Оуэну) и их соответствие «общему плану» (общая гомология) объясняются общностью их происхождения, или «кровным» родством. При этом Дарвин отмечал, что для установления непосредственного родства важны не приспособительные органы, обнаруживающие функциональное сходство друг с другом, а, напротив, органы, часто функционально несходные или даже практически нефункционирующие – рудиментарные. Обращаясь к примерам «аналогичных свойств», Дарвин подчеркивает их приспособительный характер: «Конечно, животные, принадлежащие к весьма различным линиям происхождения, могли оказаться приспособленными к сходным условиям и поэтому приобрести большое внешнее сходство, но такого рода сходство не указывает на кровное родство, а, скорее, скрывает его» (Дарвин, 1991, с. 368).

Дарвин принимал и существование сериальной гомологии при сравнении разных частей и органов у одной и той же особи и объяснял ее возникновение с позиций учения о естественном отборе. По его мнению, сериальные органы развиваются из множественных закладок, сходных по строению, и представляют материал для приспособления к различным функциональным потребностям. Множественные органы, несмотря на специфику выполняемых функций, все же сохраняют сходство в основных чертах, так как они развились из клеток, обладающих одними и теми же наследственными особенностями. «Такие части, изменившись более или менее, но не утратив еще следов своего общего происхождения, стали частями сериально гомологичными» (Дарвин, 1991, стр. 378.).

Интересно, однако, что Дарвин проницательно отмечает относительный характер отличий гомологичных образований от аналогичных, так как первые указывают на непосредственное, достаточно близкое родство,

а последние свидетельствуют о сходных путях приспособления систематически далеких форм, что в свою очередь тоже может быть объяснено родством, хотя и более отдаленным. В частности, Дарвин (1991, с. 369) пишет: «...члены одного и того же класса, хотя связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в их строении, что способны под влиянием сходных побуждающих причин и изменяться сходным образом, а это, очевидно, будет способствовать приобретению путем естественного отбора частей или органов, весьма похожих друг на друга, независимо от прямой унаследованности от общего предка». Как известно, в последующем эволюционисты, в частности Эрнст Геккель и Карл Гегенбаур, вслед за Дарвином объясняли гомологичное сходство генеалогическим родством и считали гомологичными те органы, которые «восходят к соответствующему органу общих предков».

Признание эволюции потребовало дополнить понятие «гомология» новыми понятиями и ввести новые термины. Здесь прежде всего необходимо упомянуть английского зоолога Рея Ланкестера и его статью «Об употреблении термина гомология» (Lankester, 1870; цит. по: Канаев, 1966, с. 115), в которой он предложил заменить старый термин «гомология» двумя новыми – «гомогенез» и «гомоплазия». Гомогенетическими, по мнению Ланкестера, могут быть названы «структуры, которые генетически связаны, в том смысле, что у общего предка они были представлены одним органом» (Там же). В качестве примеров он приводит четыре конечности всех позвоночных, легкие млекопитающего и плавательный пузырь рыбы и т.д. Гомопластическим сходством Ланкестер называет случаи, «когда идентичные, или очень похожие, факторы или же окружающие условия действуют на две или большее число частей организма, которые в точности или приблизительно похожи, и получающиеся изменения разных частей будут точно или приблизительно похожи» (Там же). Примерами гомоплазий служат желудочки сердца птиц и млекопитающих: правый желудочек птицы не гомогенетичен, а лишь гомопластичен правому желудочку млекопитающего, так же как и левый желудочек птицы – левому желудочку млекопитающего. Сопоставление высказываний Дарвина и Ланкестера дает основание заключить, что аналогичное сходство у Дарвина соответствует гомопластическому сходству Ланкестера – в обоих случаях речь идет о сходстве, возникающем на основе *отдаленного* родства. Это прямо признает и сам Дарвин в XIV главе «Происхождения видов ...» (Дарвин, 1991, с. 378).

Однако критики и противники эволюционизма усматривали в рассуждениях его сторонников порочный круг – *circulus vitiosus*: с одной стороны, гомология объясняется общностью происхождения, а с другой – о происхождении как раз и судят на основании гомологии, гораздо

более важной им представлялась разработка критериев определения гомологий (Boyden, 1947). По мнению немецкого анатома Адольфа Ремане (Remane, 1956), не стоит смешивать теоретическое «объяснение» понятия с методическими критериями выявления гомологий.

С развитием сравнительной эмбриологии наступил качественно новый этап, когда важнейшим критерием гомологии стал онтогенез, которому начали придавать большое значение при выяснении филогенеза. Показательны слова Геккеля, что «истинная гомология может иметь место лишь между такими двумя частями, которые возникли из одинакового первоначального зачатка (Anlagen) и в течение времени благодаря дифференциации удалились друг от друга» (Haeckel, 1866, Bd. I, S. 314; цит. по: Канаев, 1966). Итак, если основополагающим признаком оуэновского понимания гомологии считалось относительно одинаковое место органа у двух организмов, построенных по единому плану, то для геккелевского понимания гомологии важнейшим критерием стало развитие из равнозначных зачатков, имевшихся у общего предка (Канаев, 1966).

Новый кризис понятия гомологии возник на грани XIX и XX вв. в связи с развитием механики развития, каузально изучающей процессы образования органов и частей животных. Яркими представителями этого направления были Ганс Шпеман и Каспар Фридрих Вольф. Причинный способ рассмотрения явлений повлиял и на понимание природы гомологического сходства. В это время стали известны результаты опытов Вольфа по регенерации хрусталика в глазу тритона на месте удаленного, когда новый хрусталик возникал не из роговицы, как в процессе нормального развития, а из совершенно иного исходного материала – края радужной оболочки. Описано много фактов, подобных упомянутому выше случаю регенерации хрусталика, которые указывали на замену в органах одних структурных материалов другими без нарушения гомологии органов, как, например, исследования В.М. Шимкевича (1908 г.) о замене энтодермы эктодермой в кишечнике у разных животных – явление меторизиса. Множество фактов субституции, т.е. подстановки или замены одних образований другими, подробно разобрано П.Г. Светловым (1959). Эти примеры показали относительность онтогенетического критерия гомологизации: каузальный метод привел морфологию в тупик, ибо в данном случае понятие гомологии «как бы растаяло и исчезло» (Spemann, 1915; цит. по: Канаев, 1966, с. 120). По мнению И.И. Канаева, это связано с тем, что изначально понятие гомологии возникло из рассмотрения организма как целостной системы, в которой гомологичные части занимают определенное место, а материал, из которого построены эти части, не имеет решающего значения для понимания существа гомологии.

Дальнейшее развитие понятие гомологии получило в теоретических трудах крупнейшего российского зоолога В.Н. Беклемишева. Взяв за основу оуэновскую классификацию гомологий, он акцентирует внимание на понятии серийной гомологии, или гомотипии, и считает, что она также должна быть подразделена на общую и частную: «гомотипия, так же как и гомология, может быть и специальной, и общей; части одного организма, как и части различных организмов, могут быть подведены под определенные таксономические понятия – это общая гомотипия, но можно также подчеркнуть специальное сходство между двумя определенными компонентами одного целого – это будет специальная гомотипия» (Беклемишев, 1994, с. 148). Критерием общей гомотипии он считает принадлежность объекта к определенному типу или классу конструктивных единиц, которую можно установить только на основании оценки суммы сходств и отличий всей совокупности признаков. Гомотипия может быть выражена в разной степени: чем ниже порядок таксономической группы (речь идет о классах морфологических структур), к которой относятся сравниваемые объекты, тем теснее проявляется их гомотипия. В.Н. Беклемишев писал: «...всякие две клетки гомотипичны, но гомотипия двух нейронов – теснее, а двух клеток Пуркинье – теснее того» (Там же, стр. 146). Кроме того, он считал, что понятие гомотипии также должно распространяться не только на части *одного* организма, но и на сходство частей *разных* организмов. Однако в этом случае при сравнении конструктивно сложных объектов он предложил различать *тектологический* и *архитектонический* аспекты.

В тектологическом аспекте однотипные по своему строению («гомотипичные» в понимании Оуэна) объекты интересуют исследователя только сами по себе или как составные части сравниваемых конструкций, без учета их положения в целой конструкции, частями которой они являются. Позднее Ю.В. Мамкаев (2001) назовет этот этап исследования аналитическим: объекты разлагаются на составные части, которые сравниваются и сортируются по своим специфическим особенностям, классифицируются по типам и выясняются связи между ними. Состав элементов и набор связей между ними определяют *структуру* объекта.

Напротив, с архитектурной точки зрения главную роль играет именно определение места, которое занимают эти части в конструкции, рассматриваемой как целое, т.е. это синтетическая операция, когда целое реконструируется из частей, на которые оно было мысленно расчленено на предыдущем этапе. Этот подход призван выявить и сопоставить планы строения объектов, их принципиальную схему, или *архитектуру*. Таким образом, в отличие от Р. Оуэна, который считал, что гомотипия является одним из частных случаев гомологии вообще, В.Н. Беклемишев несколько смещает акценты и, наоборот, рассматри-

вает собственно гомологию как частный случай гомотипии, а именно, как «архитектоническую гомотипию».

По В.Н. Беклемишеву (1994), гомотипичными бывают части в пределах ближайшего принимаемого во внимание целого, например пальцы обеих рук. В этом смысле общей гомотипией обладают даже все пальцы обеих пар конечностей. Однако при сравнении целой руки с целой ногой пальцы каждой из них будут уже не гомотипичны, а гомологичны друг другу. При этом для двух сходных целых мыслимо не только полное тектологическое, но и полное архитектурное сходство двух сравниваемых частей, тогда как в пределах одного и того же целого полное архитектурное сходство при идентичности положения свелось бы к простому тождеству обеих частей. Эти принципы были использованы в дальнейшем для классификации морфологических соответствий и сходств Ю.В. Мамкаевым (2001).

1.2. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ГОМОЛОГИИ И АНАЛОГИИ

Современная дискуссия по проблемам гомологии концентрируется на онтологических и эпистемологических (гносеологических) аспектах. По-прежнему актуальны вопросы: что такое гомологии, как их можно выявить? В частности, Ю.В. Мамкаев (2001) развивает дальше приведенную выше систему взглядов В.Н. Беклемишева о морфологических соответствиях. Он разделяет «конструктивно-морфологический» и «исторический» аспекты рассмотрения объектов и приводит оригинальные версии систематизации терминов и понятий для каждого из них.

В основу конструктивно-морфологической классификации Ю.В. Мамкаев, как и В.Н. Беклемишев, также помещает понятие гомотипии, выделяя среди них тектологические и архитектурные гомотипии, которые в свою очередь подразделяет на общие и специальные. *Общая гомология* определяется как «общая гомотопная архитектурная гомотипия – топографическое соответствие единиц рассматриваемого объекта тождественным единицам обобщенной схемы организации, характеризующей данный объект – единицам его плана строения, морфологического типа». «*Специальная гомология – специальная гомотопная архитектурная гомотипия* – соответствие, обозначающее одинаковое положение конструктивно тождественных единиц в сравниваемых объектах» (Мамкаев, 2001, с. 42, 43).

Кроме того, Ю.В. Мамкаев учитывает возможность изменения положения элемента в общей схеме целой конструкции. Соответственно среди архитектурных гомотипий наряду с гомотопными он выделяет гетеротопные.

С другой стороны, в аспекте исторического рассмотрения, связанного с объяснением причин возникновения сходств и соответствий, Ю.В. Мамкаев ранжирует понятия, уже введенные в научный обиход к настоящему времени, по степени отражения ими «эволюционной общности сравниваемых конструкций». Под последней он понимает «разное соотношение в их эволюции двух отрезков проделанного ими исторического пути: отрезка, пройденного совместно, и отрезка, пройденного ими независимо друг от друга» (Там же, с. 43). В итоге выстраивается ряд терминов от «полной гомологии» до «чистой аналогии».

На наш взгляд, эти два варианта классификаций, скорее, отражают феноменологический (описательный) и каузальный (объяснительный) подходы к проблеме. Именно это различие подчеркивал А. Ремане (Remane, 1956).

Обращаясь к этой теме и анализируя современную ситуацию, А.И. Шаталкин (2002) вслед за Паттерсоном (Patterson, 1982) предлагает методологически разделять два принципиально различных понимания гомологии: *структурно-морфологическое*, или *трансформационное*, имеющее дело с гомологией *морфологических структур*, и *филогенетическое*, или *таксическое*, рассматривающее гомологию *признаков*. В первом случае гомологичными считаются *различающиеся* морфологические структуры у разных видов, представляющие одну и ту же часть организма, во втором – *одинаковые* признаки, унаследованные таксонами от общего предка. В какой-то мере это подразделение перекликается с уже упоминавшимся выше противопоставлением гомологии по Оуэну и гомогении по Ланкестеру. Тот же принцип лежит в основе разделения гомологий на топографические и филогенетические (Rieppel, 1980, 1988, 1990, 2007), первичные и вторичные (de Pinna, 1991). К первой категории Де Пинна относит классические оуэновские гомологии, ко второй – признаки, прошедшие «тест конгруэнтности» в процессе филогенетического анализа. Последнее утверждение будет более подробно обсуждено в разделе, посвященном практическим критериям гомологизации.

Логическим продолжением представлений первого типа было введение понятия *архетипа* как целого, составленного из гомологичных частей. Именно архетип сохраняет конструктивную устойчивость при сопоставлении разных таксонов и в этом смысле он является инструментом сравнения видов. Понятие архетипа дает возможность рассматривать организм с точки зрения составляющих его эволюционно автономных частей. По мнению А.И. Шаталкина (2002), идея архетипа в формулировках Гёте и Оуэна стала отражением атомистических воззрений в биологии. В современном истолковании гомологичные части могут рассматриваться в качестве своего рода «морфологических атомов» или «модулей» (Remane, 1955; Rieppel, 1988; Шаталкин, 2002).

Очень близки по содержанию представления С.В. Мейена (1975, 1988), который ввел понятие «мерона». Совокупность меронов по Мейену позволяет реконструировать архетип как целое из частей. Архетип – структура отношений частей, через которую «оформляются» виды или «проходит непрерывный ряд видов» (Шаталкин, 2002, с. 281). Однако нельзя представлять его статически, так как организм является динамической системой, по В.Н. Беклемишеву (1994) – это «морфопроецесс». А.И. Шаталкин связывает понятие архетипа с теоретическими представлениями о модульной структуре живых организмов, которые в последние годы развиваются специалистами в области генетики развития (Raff, 1996; Wagner, 1996; Gilbert, et al., 1996; Инге-Вечтомов, 2004). Согласно концепции модулярной организации живых систем, модули образуют сложную, иерархическую структуру, включающую морфогенетические поля, клеточные линии и генетические системы (генные сети). Именно в области соприкосновения теоретической морфологии и молекулярной генетики развития А.И. Шаталкин (2002, 2005) видит перспективы дальнейшего развития эволюционной биологии через наполнение классических понятий новым смыслом и содержанием.

Второй филогенетический, или таксический, аспект, по мнению А.И. Шаталкина, имеет дело исключительно с гомологией признаков и их состояний. Именно это понимание гомологии лежит в основе филогенетической систематики, которое стало интенсивно развиваться после выхода работы немецкого энтомолога Вилли Хеннига (Hennig, 1966). Предметом филогенетики является реконструкция филогении групп организмов путем выдвижения и проверки гипотез о гомологии и направлениях эволюции признаков (Павлинов, 1990, 2004, 2005). Филогенетическая систематика широко использует кладистические подходы, акцентирующие внимание на характере (паттерне) ветвления филетических линий. В современной филогенетике выдвигаются и тестируются кладистические гипотезы, содержанием которых являются суждения о кладистической истории – кладогенезе как совокупности последовательных кладистических событий и о порождаемой ею иерархии монофилетических групп, выражаемой в виде филогенетических деревьев, которые ранее предпочитали называть кладограммами.

Одним из ключевых методологических принципов кладистического анализа является *принцип синапоморфии* (Wiley, 1981; Павлинов, 1990, 2005). Согласно этому принципу, только на основании сходства производных (апоморфных) признаков, называемого синапоморфным, можно выявить монофилию таксономической группы, т.е. обосновать ее происхождение от единого общего предка, и только это сходство можно считать гомогенетическим. Напротив, сходство по исходному (плезиоморфному) состоянию признака – симплезиоморфия – этого

сделать не позволяет. Такое сходство считается гомопластическим. Оно может быть обусловлено тремя причинами: параллелизмом, или независимым приобретением этих признаков относительно близко родственными таксонами, реверсией – обратным развитием признака из производного состояния в исходное, а также чисто внешним сходством в состоянии признаков в результате развития в сходных условиях среды или выполнения тождественной функции – конвергенцией (Sanchez-Villagra, Williams, 1998).

В последние годы методы кладистического анализа вместе с нумерическими (фенетическими) и вероятностно-статистическими алгоритмами оказались востребованными для систематизации огромного количества данных молекулярной генетики, которая в настоящий момент испытывает период «взрывного» развития, что привело к обособлению новейших направлений филогенетики: кладистики, нумерической филетики и генофилетики (Павлинов, 2004). Интересно, что «генофилетика, поначалу претендовавшая на роль арбитра в запутанных вопросах филогенетических реконструкций, постепенно пришла к необходимости решения тех же проблем методологического характера, с которыми имеют дело исследователи, работающие с морфологическим материалом» (Павлинов, 2004, с. 353). Среди них две классические проблемы – «что такое гомология» и «что такое признак» на молекулярно-генетическом уровне.

До последнего времени в молекулярной генетике в качестве единственного критерия гомологизации используется «степень сходства между последовательностями нуклеиновых кислот разных видов», как было предложено Бриттенем и Коэном (Britten, Kohen, 1968; Hillis, 1994; Гилберт и др., 1997). Фитч (Fitch, 1970) ввел специфические для молекулярной генетики термины для обозначения гомологии генов и других участков генома: «ортология», совпадающая по смыслу с частной гомологией, или гомогенией, и применяющаяся для сравнения нуклеотидных последовательностей разных организмов и видов, и «паралогия», соответствующая серийной гомологии в классическом понимании и относящаяся к сравнению последовательностей, образовавшихся в результате дупликаций генов внутри генома одного организма.

Многие авторы отмечают, что различие между ортологичными и паралогичными генами не всегда очевидно, существует опасность спутать ортологичные (исходно гомологичные, образовавшиеся в ходе кладогенеза) гены с паралогичными, которые при сильном изменении могут превращаться в псевдогены (Балакирев, Айяла, 2004; Банникова, 2004). Кроме того, для аминокислотных и нуклеотидных последовательностей проблемы выделения и гомологизации признаков, видимо, должны решаться по-разному ввиду их неполного взаимнооднозн-

начного соответствия, связанного с открытиями последнего времени: альтернативного сплайсинга РНК и редактирования транскрипционных продуктов (Wheeler, 2001; Павлинов, 2004).

Для полноты терминологической картины следует упомянуть также еще один термин, специфичный для молекулярного уровня, – «ксенология» (Gray, Fitch, 1983), обозначающий сходство или различие между участками генома, возникшее в результате горизонтального переноса генетической информации внутри и между организмами всеми известными способами – мобильными элементами, трансфекционным путем, при различного рода симбиозах и вариантах паразитизма. Паттерсон (Patterson, 1988) рассматривает ксенологию в качестве молекулярного эквивалента параллелизма, или гомоплазии. В то же время Де Пинна (de Pinna, 1991) не видит необходимости специально выделять ксенологию в отдельное понятие, так как, по его мнению, многие морфологические гомоплазии на молекулярном уровне могут быть вызваны именно горизонтальным переносом генетической информации, как это предполагалось Сиваненом (Syvanen, 1985).

Исходя из сказанного выше, терминология молекулярной генетики в целом логически эквивалентна классическим понятиям сравнительной морфологии, и во избежание терминологической путаницы Де Пинна (de Pinna, 1991) призывает пользоваться унифицированной терминологией во всех областях биологии. Остается добавить, что иногда используется понятие так называемой «массовой» гомологии (mass homology), детализирующее понятие сериальной гомологии для случаев высокой степени множественности – метамеров. Примерами могут служить волосы млекопитающих, перья птиц, реснички эпителия, листья растений, множественные тандемные повторы фрагментов генома многоклеточных.

1.3. КОНЦЕПЦИИ ГОМОЛОГИИ

В итоге продолжительного развития представлений о гомологиях в соответствии с рассмотренными выше подходами к настоящему времени в биологии сформировались несколько совершенно определенных концепций гомологии, имеющих соответствующие исторические корни и опирающихся на последние достижения разных биологических дисциплин. Как уже говорилось выше, такая ситуация в некоторой степени напоминает таковую с понятием о виде и «концепциях вида» (Brigandt, 2002; Rieppel, 2007). Итак, можно выделить следующие концепции гомологии.

Концепция операциональной гомологии, развиваемая школой нумерической таксономии, или фенетики в западном понимании, кото-

рую основал Роберт Сокэл. Для нее характерен чисто операциональный подход к гомологизации, свободный от каких-либо теоретизирований по поводу источников происхождения гомологий. Основная задача – сравнить OTU (operational taxonomic units – операциональные таксономические единицы) по *сравнимому* набору большого числа признаков (Sokal, Sneath, 1973), а затем выделять таксоны по степени их сходства между собой. В качестве критерия гомологии выбирается простое сходство. Здесь явно прослеживается аналогия с номиналистской концепцией вида, которую, по мнению Э. Майра (1971), и разделяют представители фенетической школы. Операциональная концепция сталкивается с проблемой стабильности получаемых классификаций (Brigandt, 2002).

Трансформационная, или типологическая, концепция гомологии.

Разделяется сторонниками типологической концепции вида. Исторически восходит к оуэновскому пониманию гомологии через «архетип». Признак рассматривается как *часть* организма, гомологизируются структуры, а не свойства организма. Определение гомологии тоже оуэновское: «гомология – один и тот же орган у разных организмов при любых изменениях его формы и функции», т.е. в основе лежит *соответствие* структур. При этом «структуры» необязательно должны быть морфологическими. Две структуры считаются гомологичными, если они выводятся из общего архетипа, сходны с ним. Проблема состоит в том, как определить архетип. Если понимать под ним нечто общее в гомологичных структурах, то возникает порочный круг. Поскольку традиционно этот подход подвергался обвинениям в идеализме и метафизичности, то его явных сторонников нет. Однако понятие архетипа продолжает развиваться (Любарский, 1996а) и делаются попытки наполнить его новым содержанием в свете последних достижений молекулярной генетики и генетики развития (Шаталкин, 2002).

Традиционная (историческая) концепция гомологии практически является общепринятой. Определения гомологии с позиции этой концепции представлены в современных энциклопедиях и словарях, различного рода учебных пособиях, вплоть до школьных учебников. В упрощенном общем виде оно гласит: «гомология – сходство, вызванное общим происхождением», или другой вариант – «сходство, унаследованное от общих предков». Аналогия понимается как «независимо приобретенное сходство». Исторически данная концепция восходит к воззрениям эволюционистов последарвиновского периода – Ланкестера, Геккеля, Гегенбаура, хотя сам Дарвин придерживался, скорее, трансформистской концепции. Она характерна также для большинства сторонников биологической концепции вида и синтетической теории эволюции, наиболее яркими представителями которой, безусловно, являются Джордж Симпсон (1948, 2006) и Эрнст Майр (1968).

Филогенетическая, таксическая, или кладистическая, концепция гомологии. Развивается представителями «филогенетической систематики», начиная с Вилли Хеннига (Hennig, 1966). Признак понимается не как *часть*, а как *свойство* организма, кладистический признак – как гипотеза о сегогенезе. Гомология приравнивается к «апоморфии» – свойству, которым обладают члены некоторой таксономической группы, отличающему ее (группу) от других таких групп. Два апоморфных признака считаются гомологичными, если этими признаками обладал ближайший общий предок, т.е. если структуры являются синапоморфными. С другой стороны, если два апоморфных признака происходят от плезиоморфного признака ближайшего предка, мы имеем дело с гомоплазией, обусловленной конвергентной, или параллельной, эволюцией.

Информационная концепция гомологии. Исходит из предположки, что общей причиной сходства черт взрослого организма с его потомками является в самом общем виде «биологическая информация». Основатель данной концепции Л.М. Ван Вален дал следующее определение гомологии: «...гомология это соответствие, порождаемое непрерывностью (длительностью) информации» (Van Valen, 1982, p. 305). К числу его сторонников принадлежат многие биологи (Roth, 1988, 1994; Minelli, Peruffo, 1991 и др.), однако другие настроены к ней скептически (Sarkar, 1996; Wagner, 1989a). Конечно, фактически речь идет прежде всего о генетической информации. Однако в последние годы появились данные, что явно гомологичные структуры могут зависеть от функционирования разных генов, и наоборот, а соответствие морфологических и молекулярных структур далеко не прямое и однозначное.

Развитийная концепция гомологии. Ее сторонники считают необходимым компонентом гомологии «общность траектории развития» (Roth, 1984). Первоначально требование общности развитийной траектории было достаточно строгим, но под давлением фактов, свидетельствующих о том, что явно гомологичные структуры могут возникать в результате отличающихся развитийных процессов, оно было смягчено. Можно привести примеры формирования хрусталика глаза у близких видов амфибий на основе разных развитийных траекторий: с индукцией и без нее. Генетики развития получили парадоксальные результаты о том, что негомологичные друг другу морфологические структуры у позвоночных и беспозвоночных животных возникают на основе работы гомологичных генных систем (Gilbert et al., 1996).

В результате подобных работ возникло убеждение, что гомологии не транслируются прямо с одного уровня организации на другой (Striedter, Northcutt, 1991; Bolker, Raff, 1996; Abuheif et al., 1997). Брайан Халл (Hall, 1992, p. 194) пришел к заключению о том, что «...гомоло-

гия – это утверждение о паттерне и не должно смешиваться с концепциями о процессах и механизмах». Это означает, что у разных видов структуры, считающиеся тождественными, могут возникать путем развитийных процессов, которые таковыми *не считаются*. Гарин де Бир (de Beer, 1971) обосновал, что гомологии могут быть обязаны своим происхождением различным развитийным процессам и не нуждаться в контроле идентичными генами, что не исключает возможности принятия трансформационного взгляда, допускающего *гомологию развитийных процессов*, при условии, что они могут быть преобразованы один в другой. Следовательно, сами развитийные процессы, создающие гомологичные структуры, могут быть гомологизированы *в целом*, но не каждый ген, участвующий в обеспечении процесса развития одной структуры, должен обязательно быть гомологичен каждому гену другого гомологичного процесса. В итоге была сформулирована «биологическая концепция гомологии».

Биологическая концепция гомологии. Гюнтер Вагнер (Wagner, 1989a,б) давая определение гомологии, полагал, что структуры можно считать гомологичными, если они возникают в результате действия некоторого набора развитийных ограничений, вызываемых локально действующими саморегуляторными механизмами дифференцировки органов. Данные структуры, по его мнению, являются «развитийно индивидуализированными частями фенотипа». Главной причиной сомнительной гомологии может быть именно отсутствие генетической и развитийной индивидуализации структур. Под ограничениями, порождающими индивидуализацию структур, в данном случае понимается зарегулированность (дискретность) траекторий развития. Из-за этих ограничений (зарегулированности) одна и та же структура будет появляться в ряду поколений и может быть законсервирована в эволюции. Это и есть развитийный источник непрерывности, или преемственности. В свою очередь будучи развитийно ограниченными структурами, гомологии приобретают и филогенетическую индивидуальность. Таким образом, биологическая концепция не ссылается на общих предков прямо, но в ней прослеживается откровенно синтетический характер: явно выражено влияние трансформационной, информационной и развитийной концепций, в неявном виде подразумевается и общность происхождения, поддерживаемая традиционной и филогенетической концепциями. Поскольку операциональность присуща всем без исключения концепциям гомологии, то этот аспект присутствует и в данном случае.

Концепция «гомологии в широком смысле». Развитием биологической концепции гомологии является так называемая «концепция гомологии в широком смысле» – «broad-sense homology» (West-Eberhard, 2003). От других концепций, особенно от кладистической, она отличает-

ся тем, что допускает параллелизмы и повторение черт, ранее утраченных в филогении. По мнению автора «концепции гомологии в широком смысле», она включает в себя кладистическую концепцию как частный случай. Вместе биологическая и кладистическая концепции представляют «комплементарный (взаимодополняющий) подход к пониманию эволюции» (West-Eberhard, 2003). Действительно, их утверждения могут оказаться конгруэнтными, если механизмы, лежащие в основе развития соответствующих структур, так сложны, что повторное их появление в эволюции маловероятно (Shubin, 1994). По мнению авторов концепции, несмотря на то, что в рамках биологической концепции невозможно отличить гомологию от гомоплазии, сходство паттернов генной экспрессии и развитийных траекторий может быть использовано для поддержки гипотез кладистической концепции.

Эпигенетическая концепция гомологии восходит к идее «эпигенетического ландшафта» Конрада Уоддингтона (Waddington, 1957) и пытается скомбинировать филогенетический и развитийный подходы (Striedter, 1998). Эпигенетический ландшафт топологически представляется в виде холма с серией ветвящихся долин. Процесс развития фенотипа моделируется движением шара вдоль этих долин к подножию, где оно может заканчиваться в различных (альтернативных) конечных точках. Форма ландшафта детерминирована комплексом факторов и ресурсов, включая генетические. Процесс развития в целом моделируется как сложная динамическая система. Предполагается, что развитие канализовано и зарегулировано по отношению к слабым возмущениям, например воздействиям среды. Вводится понятие «энергии ландшафта», которое связывается с наличием ряда стабильных состояний, или более точно – траекторий в виде «желобов». При наличии возмущений самой разной природы сложность процесса развития допускает его «течение» по измененному «маршруту». Точки на дне «долин» характеризуются локальными энергетическими минимумами, называемыми «аттракторами». При захождении системы в область «бассейна» аттрактора развитие независимо от специфики действующего фактора будет скатываться по соответствующему желобу, что в результате приведет к конвергенции.

На основе описанной модели развития, во многом почерпнутой у К.Х. Уоддингтона, Г. Стриедтер (Striedter, 1998, p. 224) дает следующее определение эпигенетической гомологии: «...признаки, представляющие соответствующие аттракторные траектории эпигенетических ландшафтов двух или более организмов, гомологичны, если они непрерывно (постоянно) возобновляются в онтогенезах индивидуальных организмов с тех пор, как они появились в популяции предкового организма». Преимущество концепции Стриедтера состоит в том, что она фокусирует внимание на онтогенетическом осуществлении струк-

тур в филогенетическом времени и объясняет механизмы возможного возникновения гомологичных структур разными развитийными путями. Тем не менее проблема практической идентификации и визуализации ландшафтов разных форм в этой концепции остается недостаточно разработанной (Расницын, 2002; Brigandt, 2002).

Как уже отмечалось нами, в начале 80-х годов прошлого века более глубокие и основательные представления, связанные с использованием идеи эпигенетического ландшафта Уоддингтона, были положены в основу оригинальной эпигенетической теории эволюции, развиваемой российским ученым М.А. Шишкиным. Согласно его взглядам, «развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов, ... и 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).

Опираясь на теоретические положения К. Уоддингтона и созвучные с ними представления И.И. Шмальгаузена, а также на их развитие М.А. Шишкиным, А.Г. Васильев (1988, 1992, 2005, 2009) предложил понятия «эпигенетический ландшафт популяции» и «популяционный онтогенез». Под «популяционным онтогенезом» понимается «общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования» (Васильев, 1988, с. 159). Это уточнение позволило через групповой анализ популяционной изменчивости по набору альтернативных состояний неметрических пороговых признаков – фенотипов – и частот их встречаемости приблизиться на практике к визуализации эпигенетических ландшафтов форм разного уровня дивергенции – от популяций до надвидовых таксонов (Васильев, Васильева, 2005; Васильева, 2006). Таким образом, именно эпигенетическая концепция гомологии в сочетании с биологической представляется нам наиболее методологически близкой, приемлемой и приложимой для реализации практических задач нашего исследования.

Структуралистская концепция гомологии. Согласно этому подходу, гомология отражает некие особые отношения между естественными формами, к объяснению которых их историческое происхождение не имеет отношения (Goodwin, 1982, 1984; Webster, 1984). В какой-то степени в данной концепции возрождается додарвиновский подход к гомологии путем группирования структур согласно «морфогенетическим законам» (Brigandt, 2002). При этом сторонники структурализма для их описания часто прибегают к математическому моделированию структур с помощью систем уравнений. Предполагается, что, изменяя параметры

уравнений, можно описать видоизменения морфологических структур, например, «тетраподных» конечностей у разных видов (Goodwin, 1984). Критики подхода считают, что понятие «морфогенетический закон» трактуется структуралистами слишком буквально: для каждого класса структур предполагается «свой закон», что входит в противоречие с требованиями фундаментальности и универсальности, предъявляемыми к естественнонаучным законам (Brigandt, 2002).

Отчасти разделяя это мнение, все-таки нельзя не поддержать стремления к подчеркиванию закономерного, неслучайного характера гомологического сходства. По-видимому, к этому направлению приближались представители *теоретической морфологии*, разрабатывавшие оригинальные математические модели спирально закрученных раковин брюхоногих моллюсков (Raup, 1966; Рауп, Стэнли, 1974).

Морфометрический подход к гомологии. В последние годы интенсивно развиваются статистические многомерные морфометрические и геометрические подходы к анализу размеров и формы биологических объектов и предлагаются пути их приложения для решения задач систематики и филогении (Bookstein, 1986; Rohlf, 1998; Павлинов, 2000; Morphology ..., 2002). Традиционно считается, что количественные признаки, проявляющие непрерывную и перекрывающуюся изменчивость, отражают лишь фенетическое сходство, т.е. смесь гомологического и гомопластического сходств (Simpson, 1944; Sokal, Sneath, 1973; Felsenstein, 1981; Cheverud et al., 1985), и по этой причине не перспективны для решения филогенетических задач (Farris, 1983). В то же время в ряде исследований (Zelditch et al., 1995, 2000; Swiderski et al., 1998) показано, что они могут выявлять естественные группы организмов и в определенной степени отражать генеалогические отношения между ними, т.е. содержать «филогенетический сигнал». При этом считается, что иерархию взаимоотношений между группами задают наборы сочетаний гомологичных состояний признаков, образующие своеобразные «паттерны», или «морфотипы». Таким образом, гомология в морфометрии понимается как сложное взаимодействие топографических соответствий и различий между таксонами по размерам и форме морфологических структур, возникшее в результате онтогенетических и филогенетических преобразований (Hamphrie, 2002; Cole III et al., 2002).

1.4. ПРОБЛЕМА ТОЖДЕСТВЕННОСТИ ПРИЗНАКОВ ПРИ СРАВНЕНИИ РАЗНЫХ ВИДОВ И КРИТЕРИИ ГОМОЛОГИЗАЦИИ

Как известно, признаки принадлежат к числу самых основополагающих, фундаментальных сущностей, которые изначально использова-

лись для систематизации вещей в окружающем мире. Понятие признака ведет свое начало от самых истоков происхождения человечества и возникновения языка. Оно зародилось у наших предков как мысль, что организмы состоят из естественных единиц (частей), которые могут быть идентифицированы у разных особей и даже особей разных видов (представления о видах при этом, естественно, отличались от современных). Отсюда и возникла идея гомологии. В самом общем методологическом смысле проблема признаков в биологии – вопрос о том, какие фундаментальные единицы играют каузальную роль в изучаемых процессах (Wagner, 2001), т.е. главный вопрос состоит в том, как распознать истинные (естественные) признаки, а не навязанные извне, которые, скорее, скроют от нас то, что мы хотим понять. Как правильно провести первичный набор признаков для исследования?

В монографии, специально посвященной обсуждению концепции признака в эволюционной биологии (*The Character Concept...*, 2001), дается следующее определение признака – часть организма, которая может быть с достаточной определенностью идентифицирована и играет определенную роль в некоторых биологических процессах (Wagner, 2001). Однако нам представляется совершенно справедливым замечание И.Я. Павлинова (2005) о том, что признак как базовый элемент описания объекта не следует отождествлять со свойством (атрибутом, частью, аспектом). Безусловно, между этими понятиями нет взаимнооднозначного соответствия, так как в них по-разному сочетаются элементы объективности и субъективности знания. Как известно, одно и то же свойство можно описать разными способами.

Утверждение о гомологии двух признаков у двух видов означает, что с биологической точки зрения эти виды характеризуются одним и тем же признаком, т.е. эти признаки у них равны. В определенном смысле гомологизация сводится к процедуре выделения признаков (Шаталкин, 2002), или меронов (Мейен, 1988б). Поэтому мы уделили особое внимание методам установления гомологического сходства, или операциональным критериям гомологизации.

В середине прошлого века вышли обзоры А. Ремане (Remane, 1955, 1956), специально посвященные этой проблеме. Он рассматривает три основных морфологических критерия гомологии – одинаковое положение сравниваемых органов – «критерий положения», их одинаковое строение – «критерий специального качества» и наличие переходных форм между сопоставляемыми органами – «критерий непрерывности».

Как было показано выше, морфологическая гомология основана главным образом на критерии положения частей в целом, причем и в случаях значительных смещений частей относительно друг друга их

все же можно гомологизировать. Общеизвестно, что интуитивная способность к гомологизации на обыденном уровне присуща не только взрослым людям, но и совсем маленьким детям (хотя следует все же упомянуть, что результат при этом далеко не всегда совпадает с научным). Очевидно, главную роль в данном процессе играет выделение взаиморасположения частей в целом объекте и учет связей между ними. Именно такие связи имел в виду Жоффруа Сент-Илер, предложивший «принцип коннексий». Современные авторы называют это «структурным подобием», или конструктивным сходством (Мамкаев, 2001, 2004; Корона, 2002; Шаталкин, 2002; Корона, Васильев, 2007).

Под «специальным качеством» понимаются особенности внешней формы, внутреннего строения и вещественного состава органов и частей организмов. В современной молекулярной генетике именно второй критерий – простое сходство нуклеотидных последовательностей ДНК – употребляется как единственный прием гомологизации участков генома, при этом локализация фрагментов может варьировать, как и количество копий (Рэфф, Кофмен, 1986; Гилберт и др., 1997, Сингер, Берг, 1998). Этот критерий, безусловно, играет ведущую роль и в палеонтологии, когда приходится иметь дело с изолированными фрагментами тел или даже их отпечатками (Мейен, 1977, 1988; Татаринев, 1987).

Из трех перечисленных выше критериев «критерий непрерывности», или наличия переходных форм, по важности ставится Ремане на первое место, как наиболее наглядный и убедительный. Возможность заполнить «разрыв» между различающимися объектами серией переходных форм может быть реализована в разных вариантах. Во-первых, непосредственно при анализе палеонтологического материала на последовательных стратиграфических «хроносрезах» предок – потомок, и это уже будет палеонтологический критерий (Симпсон, 1983). Если используются стадии эмбрионального развития или возрастные этапы постнатального онтогенеза, то мы приходим к онтогенетическому критерию. Очень плодотворным в этом плане представляется изучение рудиментарных органов, о которых много писал Дарвин, выявление аномалий, уродств и так называемых «родственных отклонений» (Кренке, 1933-1935). И, наконец, анализ параллельной внутривидовой изменчивости у близких таксонов, на перспективность которого указывал и Ч. Дарвин, и позднее Н.И. Вавилов. К данному перечню, на наш взгляд, безусловно, следует добавить подходы, связанные с изучением внутрииндивидуальной изменчивости как на организмах с модульной структурой (Мамаев, 1973), так и с билатеральной симметрией (Васильев, 1988, 2009; Корона, Васильев, 2007).

Помимо трех основных морфологических критериев, Ремане приводит также ряд дополнительных, или вспомогательных, которые

касаются так называемых «простых» структур. По-видимому, речь идет о структурах, для которых трудно использовать основные критерии, особенно второй – «специального качества» – из-за их относительно простого строения. По его мнению, встречаемость таких относительно простых структур у большого числа близких видов может указывать на их гомологию. При этом вероятность гомологизации возрастает, если одновременно учитывается много простых структур. Однако если признаки обнаруживаются у далеких в систематическом отношении видов, то вероятность их гомологизации снижается.

А. Ремане обсуждает также и критерии аналогии. Это, прежде всего, показатели, альтернативные критериям гомологии. Нетрудно видеть, что последний из группы вспомогательных критериев указывает на нее прямо. Дополнительными критериями, свидетельствующими о независимости приобретения сходства, считаются сходная среда обитания, сходный образ жизни, а также единство функции. Из отечественных биологов наибольшее внимание аналогиям уделял В.А. Догель (1938), который видел перспективу в изучении аналогий в качестве «инструмента» для распознавания «формирующего влияния среды в чистом виде», без маскирующего влияния филогенетической обусловленности.

Помимо критериев гомологизации в филогенетических исследованиях, т.е. при таксическом подходе к проблеме гомологизации, о котором говорилось выше, предложен также ряд «тестов оценки гомологии» (Patterson, 1982; de Pinna, 1991), с помощью которых можно проверять истинность или, напротив, ложность гипотез о гомологии тех или иных признаков. В соответствии с итогами тестирования гипотеза может быть либо принята, либо отвергнута. Предлагается оценивать истинность гипотез о гомологии после проведения трех тестов: *сходства, конъюнкции и конгруэнции*.

Сходство как тест оценки гомологии. Как известно, понятие сходства в морфологии крайне расплывчато. О роли сходства в процедуре гомологизации нет единого мнения: одни (Stevens, 1984, p. 403) признают, что «при отсутствии сходства нечего и мечтать о гомологии», другие (Cracraft, 1981) считают, что отсутствие сходства еще не позволяет отвергнуть гипотезу о гомологии. Имеется и промежуточный вариант: самое первое, что заставляет заподозрить возможность гомологии, – это именно наличие сходства (Vock, 1977). По-видимому, сходство не может рассматриваться в качестве теста для оценки гомологии, так как оно само по себе является источником предположения о первичной гомологии (de Pinna, 1991).

Тест на конъюнкцию, или совпадение, предложен Паттерсоном (Patterson, 1982) для фальсификации предположений о гомологии при-

знаков в пределах организма одной особи. Считается, что если две структуры обнаруживаются одновременно в одном организме, то они не могут быть признаны гомологичными (естественно, что речь идет не о сериальной гомологии). Логическим продолжением этого утверждения является предположение Ридля (Riedl, 1979) об «анатомической единственности». Паттерсон (Patterson, 1982, 1988) приводит образный пример для иллюстрации данного принципа, который гласит, что «утверждение о гомологии рук человека и крыльев птиц было бы опровергнуто, если бы было доказано существование ангелов». В связи с этим имеет смысл различать «признаки» и «состояния признаков» (Eldredge, Stascraft, 1980). Говорить о «состоянии признака» следует в случае, если можно трансформировать одну структуру в другую через ряд переходных стадий, для самостоятельных признаков предполагается независимость друг от друга. Отсюда вытекает следствие: если два свойства (структуры) найдены у одного и того же организма, они не могут представлять «фрагменты одной трансформационной серии», а это значит, что либо они представляют собой разные признаки, либо гомологизация должна быть признана ошибочной (de Pinna, 1991). Таким образом, тест на конъюнкцию призван выявить возможные случаи путаницы между использованием независимых признаков и их состояний.

Тест на конгруэнтность. Конгруэнтность – один из фундаментальных принципов филогенетической систематики. Он возник с появлением кладистики, когда основатель этого направления В. Хенниг (Hennig, 1966) обсуждал эффект «взаимной иллюминации» признаков, отражающий их взаимную согласованность. Два апоморфных признака считаются конгруэнтными, если совпадают выделяемые ими группы. Наиболее последовательным способом определения конгруэнтности считается метод «строгой парсимонии» (Farris, 1983), так как он не зависит от предположений об эволюционной модели или темпах эволюции признаков. Другой метод – анализ совместимости, или так называемый «клик-анализ» (Meacham, Estabrook, 1985), менее широко распространен. По итогам этого теста предпочтение отдается той модели взаимоотношений между таксонами, которую поддерживает самый большой набор совпадающих признаков, называемый «наибольшей кликой», несовпадающие признаки при этом исключаются из дальнейшего анализа либо все сразу, либо постепенно, по результатам повторных сеансов тестирования. Если признаки распределяются по таксонам неконгруэнтно, то клик-анализ окажется мало пригодным для выявления паттерна кладистической истории. При удалении большого числа признаков становится уже трудно судить о том, какие сходства являются результатом гомоплазии, а какие нет (Farris, Kluge, 1979). Следует заметить также, что при этом не выявляются параллелизмы и реверсии.

ГЛАВА 2. НОМОТЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПРОБЛЕМЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ

*«Дальнейшие исследования более точно
устанавливают закон гомологической
изменчивости у растений и животных,
и может появиться возможность
приведения тех же рядов в
математическое выражение»*

Н.И. Вавилов

Стремление к поиску наиболее общих законов, управляющих естественным разнообразием, и математически точному описанию морфологических закономерностей было свойственно многим российским биологам: здесь нельзя не упомянуть работы таких авторов, как Н.И. Вавилов (1920), Л.С. Берг (1922; цит. по: Берг, 1977), А.А. Любищев (1925, 1982), Н.П. Кренке (1933-1935), В.Н. Беклемишев (1944, 1994), В.А. Догель (1954), П.В. Терентьев (1959), С.В. Мейен (Meуen, 1973, 1978), В.В. Корона (1987), И.Ю. Попов (2008).

Многие исследователи вели поиски закономерностей в разнообразии биологических объектов параллельно с выходом в свет трудов Д.И. Менделеева, касающихся создания периодической системы химических элементов и формулировки периодического закона. В частности, американский палеонтолог Э. Коп выявил, что существуют параллелизмы в строении многих биологических групп животных, которые он называл гомологическими рядами. Наряду с этим он выделял и гетерологические ряды. Не исключено, что позднее именно на терминологию Э. Коп опирался Н.И. Вавилов.

Николай Иванович Вавилов стремился упорядочить разнообразие видов по проявлениям изменчивости, что вылилось в формулировку «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Вавилов, 1920). Н.И. Вавилов проанализировал многочисленные указания систематиков на закономерности и параллелизмы изменчивости в отдельных группах растений и животных, что свидетельствовало о широкой распространенности этого явления. Например, он ссылаясь на Дарвина, который в свою очередь упоминает работы ботаника Нодена на тыквенных и установленный энтомологом Уолшем закон уравнительной, или равнозначной, изменчивости (law of equable variability). Этот закон отражает общие тенденции в проявлении изменчивости у родственных видов насекомых и сформулирован следующим образом: «Если какой-либо признак изменчив в одном виде данной группы, то он будет проявлять тенденцию к изменению и в других родственных видах; и если какой-либо признак совершенно константен в одном виде данной группы, он будет стремиться

быть константным у родственных видов» (Walsh, 1863; цит. по: Вавилов, 1965, с. 222). Сам Дарвин (1991, с. 136) пишет: «Различные виды представляют аналогичные (параллельные. – Авт.) вариации, вследствие чего разновидность какого-либо вида нередко приобретает признак, свойственный родственному виду, или возвращается к некоторым признакам более раннего предка». Однако он не придавал этим фактам большого значения и распространял явления параллелизма только на виды одного рода. По мнению А.А. Любищева (1982), придание параллелизму более общего характера вошло бы в противоречие с дивергентным характером эволюции, признаваемым Дарвином.

Н.И. Вавилов приводит многочисленные опубликованные примеры параллельной изменчивости у животных. Он ссылается на данные В.М. Шимкевича по пантоподам и его периодическую систему классификации, которая дала возможность предположить существование еще не известных форм в этой группе, параллельные ряды у ископаемых головоногих (гониатитов), установленные Д.Н. Соболевым и многие другие. Богатейший личный опыт Н.И. Вавилова по изучению огромного числа видов и родов в пределах отдельных систематических групп растений в сочетании с анализом литературных данных позволил ему обнаружить у них общие, параллельные тенденции в изменчивости, повторяющиеся от семейства к семейству.

2.1. ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ Н.И. ВАВИЛОВА

Николай Иванович Вавилов на основе огромного фактического материала по параллельной изменчивости морфологических и физиологических признаков дикорастущих и культурных растений впервые поставил задачу интегрирования и систематизации явлений внутривидового полиморфизма и сформулировал выявленные закономерности в «Законе гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Вавилов, 1920; Vavilov, 1922; цит. по: Вавилов, 1965). По его мнению, при сравнении генетически близких видов и родов каждый из них может быть охарактеризован комплексом неварьирующих признаков, присущих всем формам и особям, входящим в состав данного вида. Для условного описания этого комплекса признаков, постоянных в пределах вида или рода и отражающих его морфологическую, физиологическую и генетическую специфику, но отличающих его от других видов или родов, Н.И. Вавилов предложил понятие «радикал» и ввел соответствующие буквенные обозначения. Радикалы родов он обозначил латинской буквой G (от латинского genus – род), видов – L (от названия «линнеон», введенного Лотси для полиморфных видов). Варь-

ирующие признаки видов и родов обозначены в скобках строчными латинскими буквами, а их состояния – цифровыми индексами.

В оригинальном тексте Вавилова закон представлен в виде следующей формулы:

$$L_1(a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...),$$

$$L_2(a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...),$$

$$L_3(a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...),$$

где L_1, L_2, L_3 – это радикалы, различающие линнеоны один от другого; $a, b, c \dots$ – варьирующие признаки: окраска, форма чешуй, листьев, стеблей и т. д. Различные выражения этих признаков автор закона обозначил цифрами: $a_1, a_2, a_3, \dots, b_1, b_2, b_3$ и т. д. В последующие годы Н.Н. Воронцов (1966) предложил модифицированную схему записи закона гомологических рядов изменчивости в виде таблицы, включающей незаполненные в данный момент у отдельных видов клетки, что подчеркивало прогностическое значение вавиловского закона.

Понятие «радикала» линнеонов и родов при извечной недостаточности соответствующих знаний в значительной мере является логическим выводом, абстракцией, напротив, варьирующая часть формулы может быть охарактеризована со всей определенностью для конкретных таксономических групп. В частности, у растений в качестве примеров проявлений параллельной изменчивости Н.И. Вавилов перечисляет альбинизм и пестролистность, карликовость и гигантизм, фасциации (расширения) различных органов, форму корней, листьев, плодов, окраску цветков и плодов, плотность соцветий, опушенность стеблей и листьев, наличие плодных пленок и чешуй, а также размеры органов и произвольные градации качественных состояний. Принципиальных препятствий для включения «в скобки» градаций физиологических признаков также нет. Кроме того, анализируется изменчивость кариотипа. В случаях фиксации каких-либо состояний признаков и утраты ими полиморфизма признаки выводятся «за скобки» и становятся частью радикала, что указывает на относительность границы между этими двумя состояниями признаков.

В итоге Н.И. Вавилов (1965, с. 203) приходит к следующей формулировке закона:

«1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

Начав с описания фенотипической изменчивости, постепенно Николай Иванович подводит к мысли, что за гомологией фенотипов стоит гомология на уровне генов: «Исходя из подавляющего числа фактов сходства в наследственной изменчивости у близких видов и родов, из сходства мутаций у близких родов и видов, из данных генетики, пока фрагментарных, и, наконец, исходя из общей эволюционной концепции родства и единства в развитии, нам представляется вероятной приложимость Закона гомологических рядов в основном и к генотипам» (Там же, с. 207).

В последующем генетическая и молекулярная природа явлений гомологической изменчивости специально обсуждалась многими авторами (Кренке, 1933–1935; Воронцов, 1966, 1967; Медников, 1981, 1987; Воробьева, 1987; и др.). Н.Н. Воронцов (1966) на основании приведенных фактов, свидетельствующих об обратимости мутаций и возможности возникновения обратных мутаций у особей с несходным генотипом, приходит к выводу о том, что возможно возникновение тождественных по данному признаку организмов в результате разных процессов на уровне генома. Причем такие признаки, по его мнению, вполне могут считаться гомологичными. Эти предположения подтвердились последующим развитием молекулярной генетики и генетики развития (Гилберт и др., 1997; Дондуа, 1997).

Закон Вавилова был высоко оценен современниками (Филиппенко, 1925; Гайдуков, 1926; Troll, 1928; Кренке, 1933–1935; Синская, 2002). В последующем его неоднократно сравнивали по значению с периодической системой химических элементов Д.И. Менделеева (Воронцов, 1966; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Любищев, 1982; Яблоков, Ларина, 1985; Чайковский, 1990, 2006, 2008). Особенно часто можно встретить указания на его прогностическую ценность. В частности, именно на основании закона его автор, учитывая факт существования разновидности пшеницы, листья которой не имели «язычка» (безлигульной), предположил возможность обнаружения безлигульной ржи, которая вскоре действительно была найдена.

По мнению А.А. Любищева (1982), морфологические закономерности, обобщенные Н.И. Вавиловым в законе гомологических рядов, положили начало выяснению номогенетического компонента эволюции (преобладание закономерностей) в противовес тихогенетическому (преобладание случайностей), характерному для традиционного дарвинизма. Кроме того, А.А. Любищев видел заслугу Н.И. Вавилова в том, что он с определенной точки зрения указал на самостоятельность систематики как науки, покончив с признанием ее второстепенной, подчиненной роли по отношению к эволюционной теории.

2.2. ЗАКОН РОДСТВЕННЫХ ОТКЛОНЕНИЙ, ИЛИ ПРАВИЛО Н.П. КРЕНКЕ

Изучая изменчивость признаков расчлененности листовой пластинки, Н.П. Кренке (1933–1935) ввел понятие «феногенетической изменчивости». На основе анализа «феногенетических рядов», отражающих последовательность появления листьев определенной формы и расчлененности в процессе онтогенеза побега, у большого числа видов растений ему удалось выявить ряд закономерностей. В пределах отдельного побега расчлененность листьев, как правило, возрастает от основания к середине, а затем снова уменьшается к верхушке. Эти данные были в дальнейшем обобщены им в «теории циклического старения и омоложения растений» (Кренке, 1940). В процессе анализа феногенетических рядов была вскрыта еще одна закономерность, заключающаяся в непрерывности переходов феногенетических рядов листьев одних видов в ряды других. Этому явлению автор дал название «Закона родственных отклонений». В научной литературе этот закон более известен как «правило родственных отклонений Кренке», или еще более кратко – «правило Кренке» (Мейен, 1988б; Корона, 1987; Корона, Васильев, 2007). В формулировке автора оно звучит следующим образом: «Каждый индивидуум данной естественной систематической единицы, в своей модификационной и мутационной изменчивости, может (но не обязательно должен) выявить один или несколько признаков, не характерных для данной единицы, но специфичных для родственной систематической единицы – того же самого или даже высшего порядка. Обратное: по определенным отклонениям можно предполагать существование соответствующих родственных единиц, хотя бы они не были известны. Явление это основано на общности происхождения рассматриваемых единиц, при неполном эволюционном их расхождении. Большая степень родственности двух разных единиц способствует указанному, естественному или экспериментальному, захождению их признаков» (Кренке, 1933-1935, с. 379).

Сопоставляя свой закон родственной изменчивости с законом гомологических рядов Н. И. Вавилова и близкими обобщениями, высказанными задолго до него (имеются в виду «аналогическая изменчивость» Дарвина и «равнозначная изменчивость» Уолша), Н.П. Кренке пишет, что его обобщение относится к изменчивости индивидуума, тогда как Н.И. Вавилов и его предшественники говорят о групповой изменчивости видов и родов. По мнению Кренке, групповая изменчивость, т.е. образование рас, видов, первично происходит от соответствующего изменения одного или нескольких индивидуумов. На этом основании он считает, что в основе законов аналогической изменчиво-

сти по Дарвину и гомологичной групповой изменчивости Вавилова лежит закон «родственной индивидуальной изменчивости», так как *характер проявления* изменчивости в обоих случаях одинаков. Отсюда он делает вывод о том, что именно «родственная индивидуальная изменчивость» обуславливает явления родственного параллелизма в групповой изменчивости, которые имеет в виду Вавилов.

Здесь необходимо пояснить, что Кренке, говоря об индивидуальной изменчивости, имеет в виду феногенетическую изменчивость, т.е. морфологические отклонения, возникающие в процессе развития, вне зависимости от того, какими причинами они вызваны – наследственными факторами или влиянием условий среды. Редкие состояния признаков у одних форм, т.е. являющиеся для них «аномалиями», могут быть совершенно нормальными, обычными, представленными с высокой частотой или даже фиксированными у близких видов, а возможно, и более отдаленно родственных форм. Это приводит автора к выводу об относительности «радикала» и изменчивой части, «нормы» и «уродства», и то и другое он сводит к проявлениям все той же феногенетической изменчивости. Кроме того, состояния, которые у одних видов появляются лишь как определенные стадии онтогенетического цикла, а значит, относятся к проявлению именно феногенетической изменчивости, могут фиксироваться у родственных форм, т.е. «детерминируются генетически». Такие случаи автор рассматривает на близких ему примерах с гетерофильными и гомофильными растениями, и в итоге дает обобщающую формулировку, названную им «законом родственной изменчивости». В этой формулировке имеется лишь небольшое уточнение: «Каждый индивидуум данной естественной систематической единицы, в своей модификационной (возрастной, особых форм и др. ...) и наследственной (соматические и генеративные мутации) изменчивости может выявить признаки, тождественные или подобные систематическим признакам тех или иных родственных единиц, того же самого или даже высшего порядка» (Кренке, 1933–1935, с. 380).

Обобщения Н.П. Кренке не были так широко известны научному сообществу, как закон гомологических рядов, однако все же не остались незамеченными. Об их значении неоднократно упоминали С.В. Мейен (Meuен, 1973; Мейен, 1975, 1988) и В.В. Корона (1987). Высоко оценивая эти два закона и развивая дальше идею параллельной изменчивости родственных таксонов, С.В. Мейен ввел понятия «мерон», о чем уже говорилось, а также «рефрен» (Мейен, 1978; Meuен, 1978). Под рефреном он понимал не простое повторение набора состояний конкретных признаков в гомологических рядах Вавилова, а их упорядоченность в соответствии с «некоторыми правилами преобразования», что явно просматривается в «трансформационных» феногенетических рядах Кренке.

С.В. Мейен определяет «мерон» как упорядоченное полиморфическое множество. При этом в соответствии с правилом Кренке о родственных отклонениях картина должна быть дополнена частотным наполнением состояний признаков. Суть параллелизма он видел именно в сохранении (инвариантности) правил преобразований от таксона к таксону, т.е. в рефренах. Именно в этом заключается прогностическое значение закона Вавилова и «единственный реальный путь к номотетизации систематики» (Мейен, 1988б). Тем самым С.В. Мейен предостерегал от слишком упрощенного толкования параллелизма как прямого следствия филогенетического родства. В настоящее время становится все более очевидным, что «глубокий смысл изучения феногенетической изменчивости состоит в расшифровке механизмов формообразования» (Корона, Васильев, 2007). В дальнейшем мы вновь вернемся к обсуждению мерона и феногенетической изменчивости.

С.В. Мейен указывает также на ряд следствий, вытекающих из правил Кренке. Одно из них гласит: «...отклонение в одной систематической единице является характерным (средним) признаком другой родственной единицы» (Кренке, 1933–1935, с. 381). Сам Кренке этим объясняет случаи «захождения» признаков одних видов в область изменчивости других, т.е. явления трансгрессии. Это означает, что различия между таксонами по многим признакам, если не по большинству, носят чисто статистический характер. Отсюда, по мнению Мейена, появляется возможность конкретизировать понятия дивергенции, конвергенции и параллелизма. Дивергенцию можно представить как расхождение признаков (или частот их состояний) в признаковом пространстве, соответственно конвергенцию – как сближение (Мейен, 1988б).

Особо следует остановиться на понятии «транзитивный полиморфизм», под которым понимается множественность состояний гомологичных признаков (меронов), передаваемая в чреде поколений (Мейен, 1988б). Это определение прямо вытекает из «гомологических рядов» Вавилова или «рефренов» самого Мейена. Транзитивный, возобновляющийся в каждом следующем поколении полиморфизм достаточно трудно отличить от необратимых дивергентных изменений. Однако, поскольку признаков много, то сохранение частот одних признаков будет сопровождаться направленным изменением других, что сделает процесс дивергенции в целом необратимым ввиду его сложности. Об этом, в частности, писал Н.Н. Воронцов (1966, 1967).

В качестве примера транзитивного полиморфизма можно рассматривать регулярно повторяющиеся мелкие вариации гомологичных неметрических признаков скелета, описанные школой Г. Грюнеберга (Grüneberg, 1963) у линейных мышей. Эти мелкие морфологические структуры с разной частотой встречались в разных линиях, а

также в природных популяциях домовых мыши. Такие гомологичные вариации описаны Р. Берри и А. Сирлем (Berry, Searle, 1963) у нескольких видов грызунов трех подотрядов (в главе 3 мы вернемся к рассмотрению этого материала). Авторы предложили назвать это явление *эпигенетическим полиморфизмом* исходя из представлений Уоддингтона. Подобный полиморфизм прослеживается транзитивно у разных таксонов грызунов, и мы полагаем, что он прямо иллюстрирует феномен транзитивного полиморфизма С.В. Мейена.

При рассмотрении морфологии растений в номотетическом аспекте С.В. Мейен (Meuен, 1973 цит. по: С.В. Мейен: палеоботаник ..., 2007) обращал внимание на эпигенетические механизмы морфогенеза. Он писал, что: «...Различия ... видов состоят не в отсутствии или присутствии каких-либо модальностей, а в частоте их проявления. Иными словами, различия следует ожидать не столько в геноме, сколько в эпигенетических механизмах, т.е. в тех путях, которые ведут от генома к фенотипу» (с. 195).

Поскольку основной материал нашей книги связан с эпигенетическим полиморфизмом мелких вариаций строения черепа грызунов (ранее мы уже поясняли, что неодинаковое проявление фенотипов на левой и правой сторонах тела обусловлено именно эпигенетическими причинами), это явление специально будет рассмотрено в следующей главе. Здесь только подчеркнем, что все эти повторяющиеся внутрииндивидуальные и индивидуальные мелкие вариации в строении скелета грызунов полностью подходят под понятие фенотипической изменчивости Н.П. Кренке применительно к другим биологическим объектам. Так как сходные вариации были обнаружены и в природных популяциях мышей, и у большого числа других видов грызунов и представителей других отрядов млекопитающих, мы считаем возможным говорить о гомологической изменчивости этих структур, что несколько расширяет толкование закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.

2.3. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Гомологическая изменчивость является ключевым понятием нашего исследования, поэтому в данном разделе кратко коснемся ее сущности, а в последующих главах подробно рассмотрим многие из тех важных аспектов, которые будут здесь затронуты. Прежде чем дать определение гомологической изменчивости, постараемся сначала кратко определить сущность и природу «изменчивости» как таковой, а также понятий «морфологическая структура (морфоструктура)» и «признак».

Изменчивость – неодинаковость определенного свойства организмов/организма, которая наблюдается на одном и том же этапе он-

тогенеза, степень проявления данного свойства. Если в одном массиве данных (выборке) одновременно сравнивать проявление определенной структуры на пренатальной и постнатальной стадиях развития (сопоставлять друг с другом объекты с незавершенным и завершенным морфогенезом), то это не будет являться изучением изменчивости данной структуры. В этом случае речь будет идти лишь о морфогенетических событиях: «новообразованиях», изменениях и возрастных трансформациях. Изменчивость как таковую можно обнаружить лишь у сходных по возрасту или фазе развития организмов, поскольку объединенные аллохронные серии особей характеризуют не изменчивость, а смесь возрастных изменений с проявлениями феномена изменчивости на разных этапах онтогенеза. Поэтому «возрастная изменчивость» характеризует различия в величине и структуре изменчивости на разных этапах развития, а не различия между этими этапами. Безусловно, программа морфогенеза это нелинейный процесс, нелинейная программа, да и программой в строгом смысле слова она не является, скорее, ее можно представить в виде ситуационно запрограммированного ветвящегося потока. Изменчивость представляет собой как бы срез этого потока, в котором различия между сопоставимыми по возрасту или фазе развития особями оцениваются по одному признаку.

Изменчивость всегда характеризует один признак (свойство, структуру, переменную). Многомерный анализ нескольких признаков-переменных неизбежно приводит к многомерной классификации объектов, т.е. позволяет на основе сочетанной изменчивости нескольких переменных провести их ординацию и агрегирование по классам сходства. Тем самым многомерный подход позволяет от изменчивости и неодинаковости объектов перейти к оценке их разнообразия, т.е. выявлению сходства внутри выделившихся агрегаций или классов объектов и оценке различий между этими классами. Изменчивость связана с одномерной характеристикой объектов, а разнообразие – с многомерной. Поскольку и в пределах одной переменной возможно выделение нескольких классов сходных объектов (полимодальное распределение), то понятия изменчивость и разнообразие часто отождествляются, что в принципе неверно.

Хорошо известна классификация изменчивости по типам, формам и проявлениям, предложенная А.В. Яблоковым (1966). По Ю.А. Филипченко (1977, 1978), изменчивость следует рассматривать как процесс и как результат. Все эти аспекты изменчивости многократно обсуждались, и их подробное рассмотрение не входит в нашу задачу.

Как известно, изменчивость может быть межгрупповая (в качестве единицы наблюдения используются группы – популяции или внутривидовые таксоны), индивидуальная (сравниваются разные осо-

би) и внутрииндивидуальная (сравниваются модульные метамерные и антимерные структуры у особи). Межгрупповая изменчивость, или проявление межгрупповых различий, относится к категории изменчивости с некоторой натяжкой, причем только в пределах потенциально скрещивающейся совокупности особей – внутри вида. Если нам удалось гомологизировать определенную структуру, которая характеризуется одним признаком у разных таксонов, то данное межгрупповое сравнение формально также соотносится с изучением межгрупповой изменчивости. Если мы сравниваем изменчивость в одной группе особей, скажем, на двух этапах онтогенеза, то фактически проводится изучение «межгрупповой» изменчивости, хотя и внутри той же самой группы. Имеем ли мы право, сравнивая изменчивость гомологичных признаков у разных видов и надвидовых таксонов, говорить о межгрупповой изменчивости, зная, что изменчивость – это внутривидовая категория? Это не простой вопрос, равно как и другой: можно ли при этом таксономические межгрупповые различия приравнять к межгрупповой изменчивости?

Поскольку система развития (морфогенеза) крайне консервативна, и ее устойчивость выше, чем у того генетического субстрата, с которым традиционно связывают наследственность, то при видообразовании многие анцестральные черты морфогенеза сохраняются почти в неизменном виде и параллельно преобразуются у веера новых таксонов. Еще И.И. Шмальгаузен (1940) подчеркивал это обстоятельство, указывая на то, что «механизм индивидуального развития обеспечивает у высших животных через сложную систему корреляций известную стойкость организации, а аппарат наследственности (с его мутациями), т.е. структура генома, гарантирует достаточную ее пластичность в процессе эволюции» (с. 365). При этом он отчетливо понимал парадоксальность данной ситуации для геноцентрических представлений, доминировавших в то время, и специально уточнял: «Этим я вовсе не хочу перевертывать на голову все существующие представления. Конечно, и система корреляций до известной степени пластична, и она перестраивается в процессе эволюции. С другой стороны, я не отрицаю и того, что наследственный аппарат относительно весьма устойчив» (Там же, с. 365). Однако он все же решился выступить против бытующих представлений и далее подчеркивал: «... Нельзя всю стойкость организации объяснять стойкостью наследственной субстанции и, в частности, генов. Такое «объяснение» решительно ничего не дает. Я убежден, что дальнейшие исследования покажут неизмеримо большую их лабильность, чем это принято думать на основании изучения видимых мутаций, которые все представляют собой результаты сдвигов реакций за пределы их порогового значения. Все изменения, не выхо-

дящие за пределы реактивности тканей, просто ускользают пока от нашего анализа» (Там же, с. 365).

Поэтому, когда мы гомологизируем структуры и морфогенетические процессы у разных, но близких по происхождению видов, мы имеем право говорить именно о межгрупповой изменчивости и особенностях ее структуры у разных таксонов. Для гомологичных структур свойства изменчивости во многом должны сохраняться у близких таксонов, происходящих от общей предковой группы.

Другой проблемный момент касается изучения закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости структур, которые можно проанализировать лишь при внутрииндивидуальном сравнении разных особей, т.е. на основе проведения группового сравнения. В пределах одной особи антимеры структурных признаков являются гомотипными элементами (по В.Н. Беклемишеву), т.е. их сериальная гомология выражена всегда больше, чем у гомономных структур. Например, пальцы верхней и нижней конечностей у приматов построены по одинаковому принципу и могут содержать равное число элементов, но являются лишь гомонимными (одноименными), и если сравнивать их между собой, то это не будет изучением их изменчивости, а позволит выявить лишь особенности сериально-гомологичных структур. Поэтому, изучая изменчивость морфоструктур, следует сравнивать только сравнимое, т.е. специальные гомотипные архитектурные гомотипии (по терминологии Ю.В. Мамкаева) – морфологически тождественные структуры и их элементы у разных особей. На первый взгляд отсюда вытекает, что при сравнении билатеральных структур следует использовать материалы лишь по одной из сторон тела. Однако нас интересует именно внутрииндивидуальная изменчивость билатеральных структур, которая предполагает, в частности, сравнение асимметричных проявлений одних и тех же структур на разных сторонах тела. Поскольку в основе всех материалов для данной книги лежит именно групповой анализ проявлений изменчивости билатеральных структур – антимеров, рассмотрим эту ситуацию наиболее детально.

Билатерально-симметричные антимерные структуры формально являются гетеротипными, будучи зеркальным отражением друг друга, и имеют киральное сходство. В случае асимметричного проявления антимерных структур их сложно рассматривать в качестве гомотипных, поскольку они проявляются, скорее, как «гетеротипные» части. Рассмотрим конкретный пример такой ситуации при сравнении определенной гомологичной структуры у нескольких видов. Например, пусть у особи одного вида слева на черепе проявилось удвоенное подъязычное отверстие, а справа – одиночное. У особи другого вида с обеих сторон выражено лишь одиночное отверстие, а у особи третьего

вида с обеих сторон проявились удвоенные отверстия. Усложним пример тем, что первый вид будет иметь как асимметричные, так и симметричные проявления данной структуры (индивидуальный и внутрииндивидуальный полиморфизм), а у двух других видов она будет соответствующим образом фиксирована и всегда симметрична: у второго вида будет всегда одно отверстие, а у третьего – два отверстия с обеих сторон. Если бы мы имели материал только по второму и третьему видам, то гомологизация данной структуры была бы затруднена. Наличие у первого вида одновременно двух альтернативных состояний признака (фенов) на разных сторонах тела позволяет считать эти фены не только гомотипичными, но и гомологичными, а также связать в единую группу по данному признаку все три вида. Последнее становится возможным осуществить даже при мономорфизме (отсутствии изменчивости) структур у второго и третьего видов.

Таким образом, мы можем сформулировать новый критерий для установления гомологии, вытекающий из свойств сериальной гомотипии антимеров. Критерий гомологии *асимметричных антимеров* заключается в том, что *асимметрия антимерных структур одного таксона подтверждает специальную гомологию фиксированных альтернативных состояний, встреченных у других близких таксонов*. Поэтому классификацию форм гомологии, предложенную Ю.В. Мамкаевым (2001), можно дополнить новой формой – *специальной антимерной архитектурной гомотипией*.

Мы полагаем, что изменчивость – явление разной потенциально допустимой морфогенетической реализации структуры, формы и размера, а также любого иного свойства интересующей нас части фенома у данной естественной группы – обусловлена развитием процессами и всегда в той или иной степени отражает феногенетическую изменчивость (Васильев, 2009). В основе феномена изменчивости лежит функционирование единой эпигенетической системы, параметризующей веер допустимых морфогенетических траекторий – путей развития, главным из которых является аттрактивный и наиболее зарегулированный путь – креод (термин предложен, как известно, К.Х. Уодингтоном). Другие возможные альтернативные пути, имеющие меньшую вероятность проявления, мы обозначаем как «субкреоды» (Васильев, 2005). Каждый креод и субкреод зарегулированы эпигенетическими порогами таким образом, что у каждого организма имеется потенциальная возможность реализовать весь допустимый (витальный и субвитальный) веер путей развития в соответствии с заданными пороговыми ограничениями (вероятностями) в конкретной группе (популяции).

Поскольку морфогенез нелинейно «запрограммирован» и представляет собой эпигенез (по К.Ф. Вольфу), т.е. развитие осуществляет-

ся с новообразованием, то программа морфогенеза, возникающая как регулятивное свойство функционирующей эпигенетической системы, должна быть рекурсивной, вложенной и ситуационной (Васильев, 2005). При достижении той или иной конstellляции и последовательности событий морфогенеза эпигенетическая система может «включить» ту или иную подпрограмму и вероятно «выбрать» следующий шаг развития, преодолевая те или иные ситуационно формирующиеся эпигенетические пороги. Определенный в ходе этого «выбора» новый путь создает новую ситуацию, которая вероятно запускает одну из следующих вложенных рекурсивных подпрограмм, которые ранее были исторически выработаны, встроены и зарегулированы в эпигеноме. Остановки на том или ином этапе морфогенеза и формируют неодинаковость морфологических структур, разную степень их выраженности, т.е. *изменчивость*. Как уже упоминалось выше, Н.П. Кренке прослеживая такие ряды изменчивости гомологичных структур внутри особи на примере листьев растений, определил этот феномен как фенотипическую изменчивость, которая характеризует проявления неодинаковости развития гомологичных структур – будь то метамеры или антимеры.

Морфологическая структура (*морфоструктура*) – это определенная часть организма, которая закладывается в развитии как подобие некоего частного целого, входящего, однако, в состав общего целого (организма или его части). Внутренняя целостность и скоррелированность элементов части всегда выше по сравнению с окружающими элементами других частей или общим целым (McShea, Venit, 2001; Zwick, 2001). Для некоторой унификации понятий любую естественную структуру, которая формируется в морфогенезе, будем определять как *морфоструктуру*, подразумевая при этом, что она имеет соответствующие размеры и форму, а не только соответствующие типы, число и отношения (связи) входящих элементов.

В свою очередь гомология структур предполагает их общее историческое происхождение, топологическую корреляцию с другими структурами, в том числе у билатеральных структур зеркальную симметрию одноименных сериальных элементов, а также сходную морфогенетическую последовательность их закладки и развития. Поэтому Н.П. Кренке, выявивший внутрииндивидуальные ряды заведомо гомологичных и повторяющихся метамерных и антимерных структур растений, во многом опирался на известный феномен вавилонских гомологических рядов в наследственной изменчивости. Фенотипическая изменчивость по Кренке, однако, характеризует особые ряды внутрииндивидуальной изменчивости и связана с морфогенетическими процессами. Заметим, что гомологические ряды Н.И. Вавилова представ-

ляют собой множества разных морфологических состояний определенных частей особи, но изменчивость метамерных и билатеральных структур (внутрииндивидуальная изменчивость) в таких случаях обычно не рассматривается.

А.Г. Васильев (2009) определил феногенетическую изменчивость как реализацию обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных морфоструктур и обсуждал ее с позиций эпигенетической теории М.А. Шишкина и представлений С.В. Мейена о мероне. Феногенетическая изменчивость содержит две компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную). Организующая составляющая – эпигенетическая изменчивость (Васильев, 1988) – канализованная компонента морфогенеза, обусловленная структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная – реализационная изменчивость (Астауров, 1974; Струнников, Вышинский, 1991) – стохастическая компонента морфогенеза, позволяющая спонтанно переключать программы развития (Васильев, 2009). Поскольку условия развития особи и ее геном для левой и правой сторон организма или его метамеров в норме практически одни и те же (Астауров, 1974), то феногенетическая изменчивость – это внутрииндивидуальная изменчивость, которая обусловлена отклонениями в индивидуальном развитии, т.е. эпигенетическими причинами (Васильев, 2005). Мы будем неоднократно возвращаться к обсуждению этих важных вопросов в последующих главах книги.

Гомологическая изменчивость как понятие была введена в 1920 г. Н.И. Вавиловым (1965), который иногда называл свой закон гомологических рядов в наследственной изменчивости сокращенно «законом гомологической изменчивости». Термин «гомологическая изменчивость» без сочетания со словом «закон» впервые был использован, по видимому, Н.Н. Воронцовым (1966), который исходил при этом из классической для своего времени геноцентрической доктрины в рамках СТЭ. Позднее термин использовали А.Ю. Розанов (1973) и Р. Ангерманн (1973), которые также опирались на закон Н.И. Вавилова. В частности, Р. Ангерманн описывала с помощью этого закона явление повторяющегося разнообразия строения морфотипов жевательной поверхности щечных зубов у близких видов полевок. Данный феномен С.В. Мейен мог бы определить как наличие рефренов, а Н.И. Вавилов рассматривал бы в качестве гомологических рядов изменчивости.

Поскольку морфотипическая изменчивость зубов полевок (Большаков и др., 1980; Васильева, 2006) и других групп животных (Suchentrunk, 1993) на практике представляет собой одновременно и внутрииндивидуальную изменчивость антимеров, т.е. слева и справа у одной и той же особи могут проявляться разные в структурном отно-

шении морфотипы, то этот феномен достаточно строго подходит под описание феногенетической изменчивости, обнаруженной Н.П. Кренке. Исходя из предложенного нами критерия гомологии асимметричных антимеров, можно полагать, что групповая внутрииндивидуальная феногенетическая изменчивость, обусловленная главным образом эпигенетическими факторами в развитии, в то же время может рассматриваться и как проявление гомологической изменчивости.

Необходимо подчеркнуть еще один важный аспект внутрииндивидуальной изменчивости антимерных структур, который связан с возможностью на ее основе получить критерий *естественности* выделяемого гомологичного структурного состояния (модальности признака). К сожалению, очень часто морфологические структуры и их описания, необходимые для классификации таксонов, в значительной степени произвольны и искусственны, что может приводить к снижению надежности результатов и их филогенетических интерпретаций. В этой связи возникает проблема критерия естественности выделения признака и его состояний. Такой критерий мы обнаружили при работе с дискретными пороговыми состояниями билатеральных неметрических признаков. Он заключается в том, что в случаях нарушения строгой гомотипии антимеров, т.е. проявлении внутрииндивидуальных различий между антимерными одноименными структурами, разные реализованные их структурные состояния (модальности признака) можно считать естественными состояниями, которые допустимы в процессе морфогенеза. Критерием естественности выделения модальности (фена) билатерального признака является проявление гетеротипии антимерной структуры.

Внутрииндивидуальная гомологическая изменчивость может проявиться как у разных метамеров особи, если таковые имеются, так и на левой и правой сторонах тела (или метамеров), т.е. у гомотипичных антимеров. Поэтому при рассмотрении тех или иных антимерных элементов у организмов с метамерной структурой 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 еще раз подчеркнем, что внутрииндивидуальная изменчивость может быть проанализирована только на основе группового изучения антимеров и/или выборки гомотипных метамеров. В любом случае внутрииндивидуальная изменчивость приводит к появлению сериальных гомотипных билатеральных гомологов, причем это касается не только отдельных структур и их элементов, но также одновременно отражает гомологию рядов структурогенеза данной части (модуля, мерона) организма. Таким образом, гомология распрост-

раняется от самих структур и их элементов на процесс их морфогенеза. Гомологичной оказывается уже сама последовательность шагов структурогенеза, трансформационного ряда состояний признака.

Изучая упорядоченность внутрииндивидуальной гомологической изменчивости, можно выявить особенности структурогенеза и сопоставить их у разных таксонов. Такой подход соответствует мейеновской технологии процессуальной реконструкции. Вполне возможно, однако, что гомотипные структурные элементы у разных таксонов могут формироваться в разном порядке, а пути их развития могут иметь разные вероятности реализации.

2.4. МОРФОСТРУКТУРА И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Каждая самостоятельная морфоструктура, т.е. часть организма, с позиции морфологии и биологии развития может быть определена как «структурный модуль» (Raff, 1996; Корона, Васильев, 2000, 2007; Kim, Kim, 2001). Такой модуль Р. Рэфф (Raff, 1996) определил как субъединицу целого. В настоящее время многочисленными исследованиями, в частности с применением методов геометрической морфометрии, показано, что модуль внутренне интегрирован, т.е. входящие в него структурные элементы связаны между собой сильнее, чем с другими элементами, относящимися к другим модулям. При сравнительном анализе процессов развития модуль выступает как элемент морфогенеза организма, часть организма.

При таксономическом рассмотрении структур на первый план выходит аспект гомологии данной естественной структуры-модуля и наделение ее свойством некоего критерия классификации объектов, т.е. морфологического признака, который будет «представлять» данную структуру. К содержательному разделению понятий «морфоструктура» и «признак» пришел также И.Я. Павлинов, который придерживается понимания признака как базового элемента описания объекта. Он полагает, что сам «признак не следует отождествлять со свойством (атрибутом, частью, аспектом) сравниваемых объектов, как это нередко делается» (Павлинов, 2005, с.175).

Строго говоря, морфоструктура еще не есть биологический признак, но признак вполне может быть структурой. Признаком является то, что позволяет различать объекты, т.е. вложенный критерий их классификации. Морфоструктура как некий строительный модуль организма представляет собой естественный природный объект, выполняет те или иные функции, ее проявление в морфогенезе данной таксономической группы представляет собой продукт длительной эволюции,

а развитие зарегулировано эпигенетической системой. Мы можем провести сравнительный морфологический анализ, выделить и гомологизировать определенную морфоструктуру у представителей сопоставляемых таксономических групп. При этом она будет по-прежнему оставаться морфоструктурой, являясь модулем или «строительным блоком», из которых в процессе морфогенеза формируется организм. Если мы воспользуемся данной морфоструктурой как неким критерием определения общности или разделения таксономических групп, тогда мы и наделим ее свойствами признака. Обычно на практике такое мысленное разделение не проводится, и морфоструктура, прошедшая процедуру гомологизации, сразу рассматривается как потенциально полезный или бесполезный признак.

Длительное господство СТЭ и геноцентрической доктрины привело к некоторому искажению понятия признак во всех биологических науках. У генетиков признак полностью совместился с морфоструктурой или иным свойством организма (включая элементы поведения) как фенотипический результат (продукт) работы определенных генов. Считалось, а также продолжает считаться, что каждый морфологический признак генетически детерминирован, а фенотип (обычно подразумевается морфоструктура) есть результат взаимодействия генотипа и среды. Связка фен (=фенотип) и ген (=генотип) при проведении генетических скрещиваний обычно опирается на фенотипически различимые морфоструктуры или иные естественные свойства частей организма, которые отождествляются генетиками с понятием «признак». Конечно, признак как описание не может быть детерминирован, и речь идет не о признаках, а о вариациях естественных частей (модулей, морфотипов, структур, свойств). Морфоструктура становится признаком лишь тогда, когда мы ее используем как критерий для классификации особей или таксонов.

На наш взгляд, эти обстоятельства породили прагматический и утилитарный подход к содержанию понятия признак в биологии. По словам Колле (Colless, 1985), признак может рассматриваться тройко: а) как *атрибут* (различающий атрибут, качество, свойство структуры, форма, субстрат, функция); б) как *особенность* (часть, характерная черта некой физической природы, но являющаяся в целом абстрактной); в) как *переменная* (набор данных, представленных в виде логической или математической переменной). Поскольку отождествление морфоструктуры и признака в практике морфологических и таксономических исследований является, скорее, нормой, чем исключением, в дальнейшем мы будем чаще всего придерживаться этой «практической нормы», но осознавать искусственность такого отождествления двух понятий. В противном случае придется разрабатывать специальную новую тектологическую терминологию, что пока не входило в наши задачи.

При этом следует подчеркнуть, что если естественных морфоструктур (модулей) существует очень большое, но все же ограниченное конечное число, то признаков как способов описаний и критериев сравнения объектов может быть бесконечно много. Поэтому понятие «признак» является более широким по сравнению с морфоструктурой, не ограничивается только их описанием, может включать любые характеристики и свойства организмов и их сочетания, в том числе функциональные, физиологические, этологические и экологические. Признак представляет собой краткое, обычно «шаржированное» описание, необходимое для классификации объектов, и, как правило, не нацелен на изучение строения или природы того свойства или структуры, которые описывает и характеризует, т.е. можно говорить об относительной независимости признака и характеризуемого им свойства. Относительная независимость признака от естественной структуры или иного свойства организма и потенциальная бесконечность выбора способов и критериев сравнения делают его удобным инструментарием не только для таксономического и филогенетического исследования, но и для морфологического и эволюционно-морфологического анализа.

Примечательно, что сочетание терминов «гомологичный признак» сразу приводит к ограничению количества таких признаков до числа выявленных гомологичных естественных структур или свойств. Таким образом, гомологическая изменчивость морфологических структур означает соответствие числа гомологичных признаков и их состояний количеству рассмотренных морфоструктур во всем их конечном разнообразии в пределах изучаемых таксонов. Следовательно, термины «гомологическая изменчивость морфоструктур» и «гомологическая изменчивость признаков» вполне синонимичны и тождественны, т.е. в данном случае не возникает рассмотренная выше семантическая коллизия между признаком и морфоструктурой. В подобной ситуации трансформационный и таксический подходы, о противоположности которых писал А.И. Шаталкин (2002), в случае гомологической изменчивости морфоструктур и признаков перестают быть полностью контраверсными.

Различия между билатеральными противоположащими антимерными структурами у одной и той же особи могут быть довольно велики, но если они проявились, то, следовательно, допустимы (разрешены) в процессе развития, являясь, несмотря на частую разную комплектацию и компоновку, биологическими изомерами или подобием биоизомеров. Строгая изомерия возможна лишь при равном числе и качестве структурных элементов, но разных способах их связывания друг с другом.

На групповом уровне может проявиться все допустимое для данной исторически сложившейся группы особей (популяции, таксона)

разнообразие антимерных (односторонних) морфоструктур, которые будут гомологичными изомерами. Если расположить такие структуры по степени сложности, то в этом ряду можно будет увидеть постепенное становление морфоструктуры, которое наблюдается в процессе морфогенеза при формировании наиболее сложной ее конфигурации. Пример такой внутрииндивидуальной феногенетической изменчивости феноантимеров и их композиций, характеризующих формирование структуры овального и круглого отверстий черепа грызунов, был описан А.Г. Васильевым (2005) на примере прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi*). Более детально он будет рассмотрен в главе 7.

Если связать друг с другом все билатеральные несовпадения антимерных структур, которые обусловлены эпигенетическими факторами, в тех случаях, когда они проявляются одновременно у одних и тех же особей, но на разных их сторонах, то в результате можно построить некоторое морфологическое пространство, характеризующее эпигенетический паттерн (термин заимствован у А.А. Позднякова), или, что более точно – феногенетическое морфопространство (phenogenetic morphospace), в основе формирования которого лежит эпигенетический ландшафт популяции данного таксона (Васильев, 1988, 2005, 2009). Феномен эпигенетического ландшафта популяции и пути его визуализации мы более подробно обсудим в дальнейших главах. Добавим также, что потенциальная структура морфопространства в данном случае задается эпигенетической системой конкретной естественно-исторической группы (популяции, таксона) и для билатеральных структур представлена их феногенетической изменчивостью.

Поскольку единицей наблюдения при изучении групповой внутрииндивидуальной изменчивости являются разные структурные состояния гомологичной антимерной морфоструктуры (модальности признака), то эпигенетические факторы, контролирующие их проявление, фактически регулируют и поддерживают устойчивость структуры феногенетического морфопространства. Если рассматривается все воображимое множество признаков (морфоструктур, модулей, меронов), что по содержательному объему приближается к архетипу соответствующего таксона, то морфопространство будет отражать многообразие архетипа. Напомним, что ранее мы пришли к тому, что групповая внутрииндивидуальная гомологическая изменчивость конгруэнтна феногенетической изменчивости. Поэтому многомерный анализ проявлений внутрииндивидуальной гомологической изменчивости различных признаков (морфоструктур, модулей, меронов) у таксонов с разной степенью эволюционной дивергенции позволяет, во-первых, оценить устойчивость проявлений феногенетической изменчивости гомологичных морфоструктур и их представ-

ленность у отдельных таксонов, а во-вторых, построить многомерное мерономическое морфопространство модулей и их состояний, в идеале соответствующее архетипическому потенциалу.

2.5. МЕРОН, РЕФРЕН И ТРАНЗИТИВНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ С.В. МЕЙЕНА

Мерономическая природа внутрииндивидуальной гомологической изменчивости проявляется в гомологичных рефренах. С.В. Мейен (1978, стр. 501) так определял понятие рефрена: «... повторяющуюся, подчиненную одному правилу преобразования последовательность состояний мерона назовем рефреном». Присутствующее в определении требование о правиле преобразования мы, вслед за Ю.В. Чайковским (2008), будем понимать в широком смысле, т.е. как общее свойство мерона изменяться в определенном направлении, включая множественный параллелизм. Следует согласиться с Л.Н. Васильевой (1997) в том, что именно рефрены отражают гомологическую изменчивость, описанную Н.И. Вавиловым. Гомологические ряды Вавилова и представляют собой рефрены Мейена. Рефрены являются по своему содержанию меронами (Мейен, 1990), но представляют собой последовательные трансформации мерона как модуля или части в том или ином направлении. Для нас представляет интерес только тот класс рефренов, которые характеризуют реализацию полноты гомологических рядов (множеств признаков и их модальностей) у разных таксонов. При этом мы не рассматриваем аналогические рефрены, обусловленные отражением общих конструктивных законов построения разнообразия, как проявление аналогии морозных узоров на окнах по отношению к форме листовых пластинок папоротников. С нашей точки зрения, также не имеет смысла изучение специальных трансформаций «мерона как части» между таксонами, например «мерона парных конечностей» по Ю.В. Чайковскому (2008), когда у разных позвоночных он принимает такие значения как «плавники, лапы, лапы, крылья, ноги, руки». Как конечности позвоночных все эти структуры гомологичны, но это не рефрен. Рефрены появляются только в том случае, если сравнивать трансформации гомологичных элементов конечностей, например у динозавров и млекопитающих: бегающих, прыгающих, плавающих, летающих, лазающих и т.д.

Рефрены повторяются в разных таксонах, сохраняя закономерности трансформационного перехода из одного состояния признака в другое, а также параллелизм этих состояний, их соответствие между таксонами. Рефрен проявляется лишь при межгрупповом сопоставлении разнообразия мерона у таксонов, отражая их «внутритаксонное»

разнообразию и характеризуя его повторяемость у разных таксонов. Отсюда возникает возможность оценить полноту воспроизведения рефренов в разных таксонах, что в свою очередь позволяет использовать гомологическую изменчивость для оценки такой полноты, а следовательно, выявить степень мерономического и, в идеале, архетипического перекрывания (трансгрессии рефренов) таксонов и таксономических групп разного ранга. С.В. Мейен (Meуen, 1973 цит. по: С.В. Мейен: палеоботаник ..., 2007), рассматривая формулу закона гомологических рядов Н.И. Вавилова пришел к выводу о необходимости ее уточнения в части выделения модальностей (состояний) гомологических признаков и предложил следующий вариант записи формулы:

$$\begin{aligned} &L_1 (a_1, a_2, a_3 \dots a_n) + (b_1, b_2, b_3 \dots b_n) + \dots, \\ &L_2 (a_1, a_2, a_3 \dots a_n) + (b_1, b_2, b_3 \dots b_n) + \dots, \\ &L_3 (a_1, a_2, a_3 \dots a_n) + (b_1, b_2, b_3 \dots b_n) + \dots. \end{aligned}$$

Такая запись демонстрирует повторение не только признаков, но и их состояний у разных видов. С.В. Мейен особое внимание обращал на рефрены, т.е. стремился учесть структурные законы преобразования модальностей.

Нам представляется оправданным включить в формулу закона Н.И. Вавилова не только перечень набора параллельно варьирующих признаков, как это было записано в оригинале, но также отразить собственно гомологические ряды их состояний – рефрены по С.В. Мейену. С учетом сказанного выше рассмотренная Н.И. Вавиловым ситуация для трех видов одного рода точнее может быть выражена в виде следующих формул:

$$\begin{aligned} &G (L_I + L_{II} + L_{III}) \\ &GL_I (a_{1-k} + b_{1-k} + c_{1-k} + d_{1-k} + e_{1-k} + f_{1-k} + \dots + n_{1-k}); \\ &GL_{II} (a_{1-k} + b_{1-k} + c_{1-k} + d_{1-k} + e_{1-k} + f_{1-k} + \dots + n_{1-k}); \\ &GL_{III} (a_{1-k} + b_{1-k} + c_{1-k} + d_{1-k} + e_{1-k} + f_{1-k} + \dots + n_{1-k}); \end{aligned}$$

где G – радикал рода; GL_I, GL_{II}, GL_{III} – радикалы видов/линеонов; $a, b, c, d, e, f \dots n$ – гомологические признаки видов (n – число признаков); $1, 2, 3, \dots, k$ – состояния признаков (k – число состояний, или *полнота* мейеновского рефрена). Эта система является трехмерной, так как включает три измерения разнообразия: таксонов, признаков как меронов, состояний (модальностей) признаков. Транзитивный полиморфизм состояний признака/признаков задает рефренную структуру разнообразия, т.е. гомологические ряды изменчивости.

Рефрен может отчетливо проявляться и в виде внутрииндивидуальной сериальной гомологии, и подобные рефрены нетрудно обнаружить на практике. Позднее мы вернемся к обсуждению этого вопроса. Повторяющиеся внутри особи и у разных особей фенетические композиции антимеров гомологичных признаков с разной степе-

нюю полноты воспроизводят особенности организации развития и эпигенетической системы данного таксона. На уровне отдельных структур и их модальностей (фенов) можно проследить рефрены у таксонов разного уровня: от внутривидовых форм до представителей разных подотрядов. Возможно, что это реально и для более высоких таксономических уровней, но авторы книги еще не пытались это систематически осуществить.

Множества фенетических композиций (фенокомпозиций) разных неметрических признаков, о которых в основном пойдет речь в книге, при многомерном анализе и ординации в пределах конкретных таксонов могут определять основу для скрининга рефренов. С.В. Мейен (1990) так определял общую стратегию такого анализа: «Поскольку каждый признак изменчив и эта изменчивость в разных таксонах всегда может быть организована в рефрены, то задачей таксономии станет определение таксона не в пространстве точечных состояний признаков, а в многомерной решетке из траекторий разных рефренов. Это, по-видимому, единственная возможность перевести содержательную таксономию на математический язык, сделать ее номотетической» (с. 6). В тех случаях, когда мерономического перекрытия почти нет, рефрены выражены крайне слабо, а при большой степени перекрытия гипероблаков рассеивания ординат они проявляются отчетливо, и степень взаимного мерономического перекрытия, основанного на рефренах, отражает степень сходства проявлений гомологической изменчивости у сравниваемых таксонов.

В нашем случае феногенетическое морфопространство, сформированное индивидуальными фенетическими композициями представителей разных таксонов, должно быть структурировано таким образом, что подобласть размещения ординат особей каждого таксона займет в морфопространстве свое определенное место, а между таксонами должны появиться зоны разреженности ординат. В силу действия правила родственных отклонений Н.П. Кренке мерономические множества могут быть значительно шире таксонов, что и определяет феномен мероно-таксономического несоответствия. Повторы состояний признаков – рефрены – могут как единичные ситуации (редкие аберрации) встречаться даже у отдаленных по происхождению таксонов. Такую ситуацию «расползания» мерона по разным таксонам, т.е. проявление у них соответствующего маркирующего рефрена, можно рассматривать как сохранение инерции предковой развитийной системы. Порождаемый при этом и повторяющийся у разных таксонов полиморфизм, прослеживающийся от предковых до современных форм, С.В. Мейен, как уже отмечалось, определял как транзитивный полиморфизм. Из сопоставления феномена транзитив-

ного полиморфизма с гомологическими рядами фенотипической изменчивости становится очевидной связь между этими понятиями. В обоих случаях имеются гомологичные состояния признака, общее происхождение, а в основе лежат феноменология мерономических рефренов и эпигенетические фундаментальные системные механизмы развития. Следовательно, транзитивный полиморфизм – это и есть проявление гомологической изменчивости морфоструктур. В дальнейшем мы более подробно рассмотрим мерономические и архетипические аспекты гомологической изменчивости.

Завершая обзор проблем изучения гомологии и гомологической изменчивости, подчеркнем следующее. Представляется оправданным в качестве методологической основы дальнейшего исследования сочетать принципы биологической, эпигенетической концепций гомологии, а также концепции гомологии «в широком смысле» (West-Eberhard, 2003) с мерономическими представлениями С.В. Мейена, что позволяет приблизиться к номотетическому рассмотрению явлений, связанных с гомологической изменчивостью антимерных структур. При этом целесообразно перейти от редуccionного этапа морфологического исследования отдельных структур к многомерному построению их композиций, включая групповое (популяционное) изучение внутрииндивидуальной изменчивости антимеров. Поскольку в дальнейшем мы будем рассматривать дискретные альтернативные состояния (фены) неметрических пороговых признаков в основном на примере морфоструктур скелета грызунов и изменчивость их проявления у разных таксонов, то рассмотренные выше подходы позволят, опираясь на явления транзитивного полиморфизма, основанного на эпигенетической преемственности морфопроееса в онтогенезе, приблизиться к пониманию закономерностей гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах их эволюционной дивергенции.

ГЛАВА 3. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ЧЕРЕПА ГРЫЗУНОВ

*«...нельзя стать музыкантом,
прослушав одну хорошую песню.
Этим можно овладеть только после
длительного и основательного
обучения»*

М. Монтень

На основе теоретического анализа понятий и современных концепций гомологии, предпринятого в первой и второй главах, представляется необходимым сформулировать основные методологические принципы, которые мы использовали в работе, опираясь на теоретические представления о гомологических рядах изменчивости Н.И. Вавилова, правило родственных отклонений Н.П. Кренке, а также на их развитие в форме признания широкой распространенности транзитивного полиморфизма и «рефренной структуры разнообразий» С.В. Мейеном. Важную роль играет обоснование Б.Л. Астауровым и Г. Грюнебергом существования случайной изменчивости, характерной для особого класса морфологических признаков, имеющих пороговую природу. Такие признаки проявляются в альтернативных состояниях, поэтому они названы неметрическими. Они будут служить основным материалом и «инструментом» в данном исследовании.

Один из наших методологических принципов – разграничение признаков и их состояний (фенов). Вслед за Н.И. Вавиловым мы также будем различать условно константную часть фенотипа, или «радикал», и его изменчивую, полиморфную часть, представленную определенным набором фенов неметрических признаков (разным в каждом конкретном случае именно из-за перехода части признаков в константное, фиксированное состояние, т.е. в радикал). Именно «отклонения» от радикала, даже очень редкие – аномалии или даже 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». При этом гомологичными будут считаться, прежде всего, состояния одного мерона-признака, а следовательно, и сами признаки у разных видов – рефрены, как проявление специальной гомологии.

Гомологизация состояний позволяет сравнивать таксоны разного ранга по частотам их проявления и тем самым оценивать дивергенцию между ними. При таком 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 фенов вовлекается часть свойств радикалов видов, играющих в данном случае роль своеобразных таксономических (малоизменчивых) признаков. Возможны даже крайние случаи привлечения признаков с фиксацией противоположных, альтернативных состояний при условии, что одновременно сравниваются и таксоны с полиморфным состоянием исследуемого признака.

Как уже отмечалось, особенно важным свидетельством гомологии является одновременное проявление альтернативных состояний на разных сторонах тела одной и той же особи – «антимерная архитектурная гомотипия». Гомологизация фенов у разных организмов рассматривается нами как «специальная архитектурная гомотипия» в понимании В.Н. Беклемишева и Ю.В. Мамкаева. Если анализ выполняется для особей одной популяции, нам представляется возможным говорить о «внутрипопуляционной архитектурной гомотипии», в рамках одного вида – о «внутривидовой архитектурной гомотипии», для разных видов – о «межвидовой архитектурной гомотипии». Соответствие общей топологии расположения фенов неметрических признаков на черепе определяется нами как «общая архитектурная гомотипия», или общая гомология.

3.1. ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЩЁЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК

Зубная система грызунов демонстрирует множество примеров параллелизмов (Воронцов, 1966, 1967; Агаджанян, 1976, 2003; Шевырева, 1976). Гомологичные ряды изменчивости зубов проявляются у многих таксонов. В частности, Н.Н. Воронцов (1967) выделял их внутри семейства *Cricetidae* между представителями подсемейств *Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Nesomyinae*, *Microtinae* (*Arvicolinae*), *Myospalacinae*, а также в семействе *Muridae* между подсемействами *Murinae*, *Hydromyinae*, *Dendromyinae*, *Cricetomyinae*. Определенная степень параллелизма в строении зубов наблюдается и между самими семействами *Cricetidae* и *Muridae*, хотя возникают сложности в гомологизации их морфологических структур (Воронцов, 1966).

В этой связи следует подчеркнуть, что в последние годы появляются молекулярно-генетические работы, нацеленные на изучение морфогенетических процессов, которые позволяют преодолевать сложности гомологизации элементов зубов представителей разных семейств грызунов. Например, Юкка Джернволл и Исаак Салазар-Циудад с коллегами (Jernvall

et al., 2000; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002, 2004) впервые осуществили компьютерное моделирование морфогенеза зубов мышей и полевок. Они использовали ГИС-технологии для того, чтобы картировать паттерны генной экспрессии в формирующихся зачатках зубов, уподобляя бугорки зубов горным вершинам, как это принято при построении ГИС. Показано, что по паттернам экспрессии генов (концентрациям молекулярных продуктов) можно предсказать локализацию бугорков зубов и что именно различиями в паттернах генной экспрессии можно объяснить особенности протекания морфогенеза зубов полевок и мышей.

Как известно, для мышей характерно супротивное и параллельное расположение бугорков, а для полевок их диагональный сдвиг, приводящий к альтернативному чередованию призм зуба – тениодонтии. Здесь следует добавить, что внутри семейства Muridae, представленного огромным числом современных и вымерших родов, также встречаются формы с выраженной тениодонтией (Шевырева, 1976).

Салазар-Циудад и Джернволл (Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002) на примере первого нижнего щечного зуба m1 показали, что до 16-го дня беременности у мышей и полевок морфогенез зуба эмбриона протекает одинаково, но на 16-й день у полевок наблюдается диагональный сдвиг зачатков бугорков, сопровождающийся заметным продольным вытягиванием зуба. Напротив, у мышей в это время те же бугорки расположены почти параллельно, и зачаток зуба выглядит более коротким. Все бугорки закладываются последовательно, а сам процесс начинается с переднего края зуба. Так, на 15-й день развития у мыши на зубе m1 формируется только один бугорок, причем по характеру экспрессии (интенсивности окраски участков зуба молекулярным зондом, маркирующим белки) ключевых генов (Fgfs и Shh), которые участвуют в формировании эмали зуба, вполне можно предсказать появление второго бугорка. В этот же период зуб полевок тоже имеет один сформированный бугорок, однако паттерн экспрессии генов (по интенсивности свечения молекулярного зонда) показывает, что следующий бугорок уже будет смещен по отношению к первому по диагонали. Таким образом, специально окрашенные генные продукты намечают в зачатке зуба будущее место формирования нового бугорка, что позволяет использовать этот феномен для визуализации специфики протекания морфогенеза зубов у разных таксонов.

Салазар-Циудад и Джернволл (Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002) разработали математическую модель морфогенеза зуба, согласно которой небольшие перестройки и изменения работы генной сети через взаимодействие экспрессии генов BMP и Shh позволили описать и объяснить появление различий в морфологии дефинитивных зубов мышей и полевок (рис. 3.1).

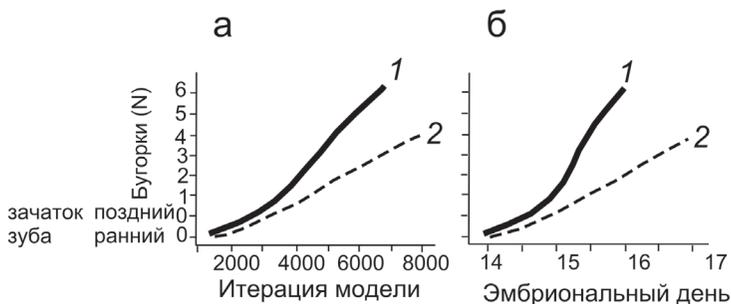


Рис. 3.1. Сравнение предсказанных моделью генной экспрессии (а) и эмпирически наблюдаемых зависимостей морфогенеза бугорков зубов (б) у полевок (1) и мышей (2) в эмбриогенезе

С помощью такой модели можно генерировать разную морфологию зубов путем изменения скоростей диффузии соответствующих белков. Небольшого приращения скорости роста лингвального элемента за счет большего локального связывания ингибитора роста достаточно для коренного изменения морфогенеза зуба полевок по сравнению с мышами. Крупные морфологические изменения могут быть получены за счет небольших изменений начальных условий, т.е. нелинейно.

Другой вывод из данной модели заключается в том, что все клетки могут начать процесс развития с одним и тем же набором «инструкций», но в результате взаимодействия клеток возникают специфические инструкции. Модель также предсказывает, что некоторые типы зубов должны претерпевать определенные эволюционные трансформации с большей вероятностью, чем другие. Данный подход весьма интересен и перспективен и может способствовать решению многих проблем гомологизации тех или иных структур, опираясь на изучение паттернов экспрессии генов и моделирование на этой основе морфогенетических явлений.

В дефинитивном состоянии щёчные зубы полевок отличаются сложной структурой, состоят из дентино-эмалевых призм, но при прорезывании, подобно зубам других млекопитающих, имеют бугорчатое строение. После перехода к самостоятельному питанию в процессе стирания вершин бугорков на жевательной поверхности образуется сложный рисунок, состоящий из концевых эмалевых петель и чередующихся треугольников. Особенности строения разных зубов являются диагностическими признаками многих видов подсемейства. Однако общеизвестна морфотипическая изменчивость, характерная в большей степени для первого нижнего (m1) и третьего верхнего (M3) моляров (Rörig, Börner, 1905; Hinton, 1926; Огнев, 1950; Zimmermann, 1956; Ma-

леева, 1972, 1976; Ангерманн, 1973; Еремина, 1976; Васильева, 1978а, б; Смирнов, Васильев, 1978, 1979; Большаков и др., 1980; Круковер, 1989; Поздняков, 1993, 2003; Поздняков, Литвинов, 1994; Ковалева и др., 2002; и др.). Заметим, что в данном случае и в дальнейшем мы будем придерживаться буквенно-цифрового кода для обозначения щечных зубов полевок, принятого А.С. Тесаковым (2004).

При описании изменчивости разные авторы стремились по-своему упорядочить наблюдаемое разнообразие формы и структуры зубов. Начиная с работ Рёрига и Бёрнера (Rörig, Börner, 1905), для описания изменчивости третьего верхнего зуба (М3) выделяют ряд качественных типов жевательной поверхности, отражающих ее относительную сложность: формы *simplex*, *typica*, *duplicata* и *variabilis*. При этом учитывается усложнение последней непарной петли зуба («пятки», или талона) за счет формирования дополнительных зубцов на ее внутренней (лингвальной) и наружной (буккальной) сторонах. Реальное разнообразие рисунка М3 обычно не исчерпывается этими четырьмя классическими вариантами, поэтому каждый исследователь для описания наличного разнообразия, как правило, вводит дополнительные классы, кодируемые специальными числовыми формулами, отражающими общее число выступающих и входящих «углов» с обеих сторон зуба. Помимо общей сложности жевательной поверхности, отражающей суммарную длину режущего края эмали за счет формирования входящих и выступающих углов, изменчивость зуба проявляется также в различных комбинациях слияний и разделений дентиновых пространств, ограниченных эмалевым бордюром.

При описании изменчивости других зубов в общем применяются те же критерии. Для первого нижнего зуба (m1) известна конфигурация «maskii», характеризующаяся «отшнуровкой» головки передней непарной петли в результате развития глубоких симметрично развитых на наружной и внутренней сторонах зуба входящих углов и соприкосновения их эмалевых стенок. В ряде случаев просто используются названия вариантов, характерных для отдельных видов: «*agrestis*» и «*radnensis*» – для М2, «*gud*», «*nivalis*» и «*oeconomus*» для m1, «*exul*» для М1. Некоторые из этих особенностей строения также применяются как таксономические признаки, например «*oeconomus*» или «питимисное слияние», однако с невысокой частотой они встречаются и у других близких видов. Поскольку характерные для одних видов формы зубов встречаются и у других таксонов, действительно можно говорить о существовании параллельных гомологических рядов изменчивости зубов у полевок.

Установлены как географические, так и временные тренды морфотипической изменчивости у разных видов. В то же время неоднок-

ратно подчеркивалось, что в силу большой функциональной нагрузки, связанной с процессом механического измельчения больших объемов клетчаткового корма, структура зубов подвержена параллельным эволюционным изменениям (Воронцов, 1967; Шевырева, 1976; Novacek, 1992; Sanchez-Villagra, Williams, 1998; Агаджанян, 2000).

Разные виды и роды полевок демонстрируют параллельные ряды морфотипической изменчивости зубов, причем ее системный характер обуславливает возможность находить закономерные повторения у разных таксонов в виде рефренов транзитивного полиморфизма С.В. Мейена (1988). По нашему мнению, в данном случае параллелизм изменчивости свидетельствует не о конвергентном сходстве, а о сохранении системных свойств развития при дивергенции форм, основанном на унаследовании ими исходно общей эпигенетической системы.

Одним из первых прямых указаний на существование именно гомологических рядов в изменчивости строения щечных зубов полевок, в понимании Н.И. Вавилова, стала упомянутая нами ранее статья Р. Ангерманн (1973). В этой работе рассмотрены в сравнительном плане варианты строения жевательной поверхности почти всех щечных зубов у ряда видов полевок близких родов *Microtus* и *Chionomys* и обнаружены сходные проявления структурной изменчивости (параллелизм) у разных видов. Полученные количественные данные позволили сделать вывод о том, что редкие для одних форм варианты, обычны для других. По нашему мнению, в этой работе фактически были продемонстрированы проявления двух закономерностей, которые следует связать с законами гомологической изменчивости Н.И. Вавилова и Н.П. Кренке в их истолковании С.В. Мейеном (см. главы 1, 2). С одной стороны, можно вычленить несколько сходных структурных состояний в спектре изменчивости конкретного зуба, выступающего в данном случае в качестве отдельного признака, и построить ряд его структурных трансформаций (мерон), а с другой, обнаружить параллельные ряды структурных композиций гомологичных зубов (рефрены), представленные с разной полнотой и частотой встречаемости у разных видов. В целом показано, что виды полевок отличаются не столько наборами вариантов жевательной поверхности, сколько перераспределением их частот и специфичностью доминирующих форм. Этим был продемонстрирован количественный характер различий между разными видами.

При описании изменчивости зубов принято выделять «морфотипы», под которыми обычно понимаются определенные варианты их строения или композиции элементов структуры их жевательной поверхности (Малеева, 1972, 1976; Большаков и др., 1973, 1975, 1980; Васильева, 1978а,б; Круковер, 1989; Поздняков, 1993). При этом фор-

ма жевательной поверхности рассматривается как сочетание относительно независимых вариаций признаков, часть из которых имеет количественную природу изменчивости, а другая может быть представлена дискретными структурами (Васильева, 1978а,б). Сочетание разных количественных рядов варьирования может обеспечить для конкретных зубов проявление дискретностей второго порядка – морфотипов (Большаков и др., 1980). По степени скоррелированности признаков можно оценить, является ли проявление морфотипов случайным сочетанием вариаций признаков (тогда корреляция будет пренебрежимо мала) или, напротив, при неслучайном сочетании признаков морфотип может рассматриваться как «морфа». В последнем случае морфотип сам становится единицей наблюдаемой изменчивости, а не сочетанием случайных тенденций разных признаков. В наших исследованиях мы не сталкивались с тем, чтобы морфотипы в строгом смысле являлись «морфами», то есть жестко скоррелированными сочетаниями вариаций признаков (Большаков и др., 1973; Васильева, 1978а,б; Большаков и др., 1980). Чаще встречается близкое к случайному проявлению наложение тенденций изменчивости разных признаков. Тем не менее такие композиции (комбинации состояний разных признаков), нельзя признать полностью случайными сочетаниями.

При сравнении теоретических и эмпирических частот морфотипов МЗ, построенных по сочетаниям (композициям) замкнутых дентиновых полей у лемминговидной полевки *Alticola lemmingus* из окрестностей г. Певек, нами были обнаружены некоторые отклонения от случайной комбинаторики признаков. Для каждого зуба ($n = 79$) мы анализировали композиции мест смыкания (перемычек) эмали, разделяющих дентиновые поля, для каждой перемычки были вычислены вероятности проявления ($p = k/n$, где k – число зубов с данной перемычкой, а n – число изученных зубов) и не проявления ($q = 1 - p$) шести возможных в данном случае перемычек. Произведение вероятностей проявления и не проявления конкретного набора из шести перемычек для определенной их композиции позволило вычислить теоретическую вероятность проявления отдельных морфотипов как случайное сочетание данного набора перемычек (морфотипа). Сравнивая реальную и теоретическую вероятности проявления конкретных морфотипов в выборке, можно было оценить степень их соответствия друг другу.

Расчеты показали, что для многих морфотипов теоретическая и эмпирическая вероятности хорошо согласуются. Например, вариант с пятью первыми перемычками МЗ и слиянием оставшихся элементов талона в одно дентиновое поле (морфотип с формулой I–II–III–IV–V), теоретически должен был проявиться в 9.7 случаев, а встретился у 10 экземпляров зубов. Морфотип с четырьмя первыми перемычками I–II–

III–IV, имеющий слитое общее дентиновое поле талона, теоретически должен был проявиться у 18.6 зубов, а встречен у 19. Морфотип с тремя первыми перемычками I–II–III теоретически ожидался у 11.4 зубов, а обнаружен у 13. Однако в ряде случаев обнаружено рассогласование теоретических и эмпирических вероятностей проявления морфотипов. Так, вариант I–II–III–IV–V–VI с полной отшнуровкой всех семи дентиновых полей теоретически должен был быть у 3.96 зубов, а найден у 12, т.е. проявлялся в 3 раза чаще. Напротив, морфотип I–II–III–IV–VI с отсутствием пятой перемычки теоретически должен был проявиться у 7.63 зубов, а найден у 4, то есть почти в 2 раза реже. Всего в этой выборке было найдено 16 морфотипов, выделенных как композиции взаимного расположения замкнутых дентиновых полей. Сравнение теоретических и эмпирических частот морфотипов по критерию хи-квадрат выявило статистически значимые различия между ними ($\chi^2 = 27.3$; d.f. = 7; $p < 0.001$). Это означает, что, несмотря на хорошее, на первый взгляд, соответствие теоретических и эмпирических частот морфотипов, трактуемое как случайное наложение вероятностей проявления признаков, иногда наблюдается либо повышенная, либо заниженная их реализация.

При аналогичном сравнении эмпирических и теоретически вычисленных частот морфотипов МЗ у полевки-экономки, построенных по тому же принципу, оказалось, что они также во многих случаях хорошо соответствуют друг другу (тенденция случайного наложения состояний признаков). Однако, как и в предыдущем случае, число эмпирически наблюдаемых зубов определенного морфотипа иногда превышает теоретически возможное (тенденция к проявлению морфотипа как «морфы»), а в других случаях, напротив, наблюдаемое в реальности число зубов отдельных морфотипов оказывается ниже теоретического (тенденция к подавлению проявления морфотипа как «морфы»). В целом различия между теоретическими и эмпирическими частотами морфотипов по критерию хи-квадрат оказались также статистически значимыми ($p < 0.01$).

Таким образом, в обоих случаях наблюдается некоторая зарегулированность фенотипической реализации морфотипов. Наблюдаемые отклонения от случайного проявления могут быть обусловлены регуляторными факторами морфогенеза. Определенные морфотипы оказываются несколько более «предпочтительными» композициями в ходе морфогенеза, а другие, напротив, реализуются реже, чем при случайном процессе, в соответствии с исходными заданными вероятностями проявления элементарных структурных вариаций. Это указывает на неслучайный в целом характер сочетанной изменчивости признаков, но в то же время недостаточно закономерный и устойчивый для того, чтобы считать морфотипы разными морфами, а не случайными сочетаниями вариаций признаков.

В этой связи представляется возможным говорить о проявлении «аттрактивных», «депрессивных» и «супрессивных» морфотипов. Частота проявления *аттрактивных* морфотипов существенно выше, чем при случайной реализации, а *депрессивных* – существенно ниже. При резком изменении внутренних и внешних условий развития иногда могут появиться морфотипы, которые в нормальных условиях никогда не проявятся, т.е. *супрессивные* (запрещенные) морфотипы. Имеются, следовательно, и *комбинативные* морфотипы, отражающие случайное сочетание и наложение вариации одних признаков на другие, которые, как показывают наши предварительные расчеты, численно заметно преобладают в выборках у разных видов.

Мысль о необходимости построения комбинативной решетки признаков для описания разнообразия меронов неоднократно высказывалась С.В. Мейеном (1978, 1988) и далее развивалась Ю.В. Чайковским (1990) и Ю.В. Мамкаевым (2004). Эта же идея сочетания вариации разных признаков для сравнительного описания изменчивости была независимо сформулирована Е.Е. Коваленко и И.Ю. Поповым (1997) как «новый подход к анализу свойств изменчивости» и оценки полноты реализации сочетаний признаков. Мы ранее (Васильева, 1978а) также предлагали использовать решетку сочетания двух признаков: складчатости и числа замкнутых дентиновых полей по отношению к морфотипам зубов.

Следует отметить, что все эти схемы наглядны и удобны для сравнения степени реализации разнообразия фенотипов как сочетаний признаков. Однако, как нам представляется, это лишь первый этап в сочетанной характеристике морфотипов. Двумерной схемы, по-видимому, недостаточно для удовлетворительного решения этой задачи, поскольку требуется не двумерная, а многомерная ординация изменчивости признаков. В дальнейшем в последующих главах мы подробно остановимся именно на этом многомерном подходе применительно к характеристике сочетанной композиционной изменчивости проявления фенотипов неметрических признаков черепа.

Таким образом, изменчивость щечных зубов полевок можно оценивать по нескольким независимым направлениям или «меронам» по С.В. Мейену. Первое из них – общая сложность, или «складчатость» (термин предложен нами совместно с В.Н. Большаковым). Складчатость жевательной поверхности в свою очередь распадается на две компоненты: внутренней и наружной сторон. Третье направление связано с качественными изменениями рисунка в зависимости от фиксации местоположения точек сближения эмалевых стенок зуба, приводящего к специфической конфигурации объединения дентиновых полей. Каждое положение возможного смыкания эмали и появления перемычки, разделяющей дентиновые поля, является соответствующим

признаком, а само смыкание эмали или отсутствие такового может рассматриваться как состояние признака – фен.

Для МЗ в изменчивости внутренней стороны можно выделить несколько градаций (классов или состояний) в зависимости от размаха изменчивости и целей конкретного исследования. Изменчивость наружной стороны, как правило, сводится к появлению дополнительного (четвертого) выступающего угла, что соответствует форме «*duplicata*» Рёрига и Бёрнера (Rörig, Börner, 1905), однако у некоторых форм может формироваться еще один (пятый) выступающий угол на наружной стороне зуба. Слитость дентиновых полей может быть охарактеризована при учете случаев слияний и разделений по гомологизированным точкам (архитектонически индивидуализированным). При таком подходе система морфотипов становится многомерной.

Так, если расположить выделенные морфотипы на плоскости, где по одной оси (X) учитывать складчатость лингвальной стороны, по второй (Y) – буккальной, а по вертикали (Z) – слияние замкнутых дентиновых пространств, то получится нечто вроде прямоугольного слоеного пирога. При этом для адекватного описания морфотипического разнообразия трехмерного пространства окажется также недостаточно, так как точки «пережима» жевательной поверхности варьируют относительно независимо друг от друга в комбинативном режиме, что приводит к возрастанию мерности морфотипического пространства и невозможности его непосредственной полной визуализации.

Если использовать данную модель для выделения шести градаций складчатости внутренней стороны (от несколько более простой, чем $f. simplex$ – $ultrasimplex$, до $f. complex$) и двух – с наружной (наличие признака $f. duplicata$ и его отсутствие), то число «морфотипов складчатости» будет равным 12.

При полностью случайном комбинировании точек пережима – перемычек, которых при максимальном проявлении сложности МЗ полевков можно насчитать шесть (при этом они соответственно будут разделять семь замкнутых дентиновых пространств), число сочетаний будет определяться как $2^6 = 64$. Следовательно, максимальное теоретически возможное общее число разных морфотипов можно вычислить как произведение $12 \times 64 = 768$. Выявляя морфотипы МЗ у конкретного таксона, можно оценить как спектр их качественного разнообразия, так и степень реализации морфотипов по сравнению с теоретически возможным их набором. Необходимость и возможность оценки степени (уровня) реализации фенотипа неоднократно подчеркивала в своих работах также и И.В. Еремина (1978, 1988).

Имеющиеся у нас данные (Васильева, 1978а; Большаков и др., 1980) свидетельствуют о том, что общее число реально обнаруженных

морфотипов оказывается как минимум на порядок меньше максимального числа. Безусловно, первой причиной обнаруженного несовпадения эмпирического и теоретически возможного числа морфотипов можно считать невыполнение самого условия полностью случайного комбинирования признаков складчатости и слияния дентинных пространств.

Формирование композиций разных элементов структуры зубов (их комбинаторика) осуществляется не независимо, а на основе определенных частот исходных элементарных состояний (фенов), и не представляет собой полностью случайное и хаотическое комбинирование вариантов со случайным наполнением частот.

Как уже отмечалось выше, между признаками есть определенная, но очень слабая корреляция: более складчатые зубы несколько чаще имеют и большее число замкнутых пространств. Коэффициент корреляции между степенью складчатости зубов на внутренней и внешней сторонах МЗ у полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) для правых зубов составил $r = 0.13$ и незначимо отличался от нуля ($p = 0.236$), а для левых $r = 0.08$ ($p = 0.465$). Объемы наблюдений в обоих случаях составили 100 экз. зубов. Коэффициент корреляции между степенью складчатости буккальной и лингвальной сторон для первого нижнего щечного зуба m1 ($n = 107$) у той же полевки-экономки оказался равен для правых зубов $r = 0.03$ ($p = 0.780$), а для левых $r = 0.11$ ($p = 0.270$). Тем не менее можно полагать, что при относительной независимости варьирования состояний признаков наружной и внутренней сторон на внутривидовом уровне, при сравнении разных таксонов, в силу разных закономерностей морфогенеза зубов внутри них, на межвидовом уровне будут проявляться различия в доминировании тех или иных морфотипов. Сочетание признаков морфотипа зуба позволяет с достаточной полнотой охарактеризовать сопряженную изменчивость (паттерн) конкретного таксона.

Количественная природа проявления складчатости зубов при изучении их изменчивости интуитивно ощущается каждым исследователем. Представляло интерес оценить это более строгими методами. Ранее Н.Г. Смирновым и А.Г. Васильевым (1978, 1979) на примере m1 водяной полевки была доказана количественная природа изменчивости формы параконидного отдела. Мы провели такой же специальный анализ на других модельных видах, в частности на примере МЗ полевки-экономки (Большаков и др., 1980).

Как и в случае с водяной полевкой, нами были обнаружены одновершинные распределения угловых величин. Например, при измерении угловых показателей (рис. 3.2), характеризующих складчатость МЗ у полевки-экономки, был построен вариационный ряд по последнему γ -углу (рис. 3.3).

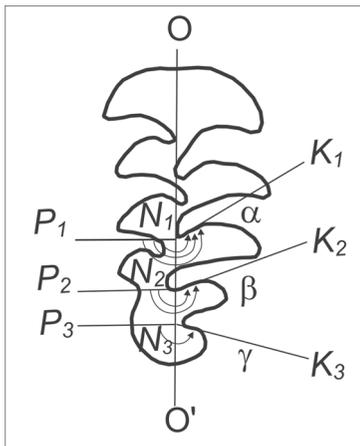


Рис. 3.2. Схема измерений углового показателя складчатости лингвальной стороны МЗ у полевки-экономки:

OO' – ось зуба; $N_{1,3}P_{1,3}$ – перпендикуляры, принятые за начало отсчета; $N_{1,3}K_{1,3}$ – касательные к передним граням выступающих углов; Выступающие углы: α ($P_1N_1K_1$) – верхний (первый) выступающий угол талона; β ($P_2N_2K_2$) – промежуточный (второй) выступающий угол талона; γ ($P_3N_3K_3$) – нижний (третий) выступающий угол талона

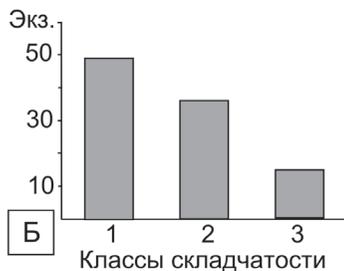
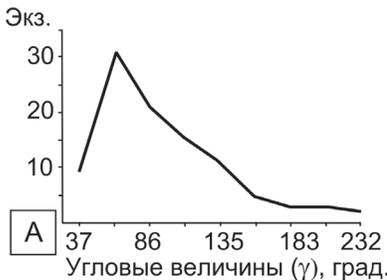


Рис. 3.3. Сравнение количественных (А) и качественных (Б) характеристик складчатости жевательной поверхности МЗ на примере одной и той же выборки зубов полевки-экономки ($n = 100$).

Пояснения даны в тексте. Схема измерения углового показателя приведена на рис. 3.2

При сравнении его с гистограммой, характеризующей распределение «дискретных» классов складчатости для той же выборки, наблюдается их хорошая согласованность. Коэффициент корреляции Спирмена составил в этом случае $r_s = 0.88$ ($n = 100$; $p < 0.001$). Таким образом, количественная природа явления складчатости зубов формально подтверждается и в этом случае. Верхний угол α , имеет самую низкую вариабельность и фактически фиксирован. Промежуточный угол β , который может быть крайним нижним в случае варианта f. tyrica, име-

ет промежуточную по величине дисперсию значений и приближен по этому показателю к верхнему первому. Нижний угол γ , варьирует на порядок сильнее и определяет общую картину изменчивости складчатости в выборке. Последнее обстоятельство может быть обусловлено разным временем их закладки в эмбриогенезе и спецификой последующего морфогенеза элементов зуба (Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002).

Независимость варьирования количественных по своей природе признаков складчатости внутренней и внешней сторон зуба, сочетание которых формирует дискретность морфотипов, приводит к тому, что возникает проблема надежности их классификации. Тем не менее сочетание этих признаков с местоположениями перемычек эмали, разъединяющих дентиновые поля, позволяет более строго разделять морфотипы зубов. Как уже неоднократно подчеркивалось, для представления спектра изменчивости морфотипов сравниваемых таксонов мы использовали три описанных выше показателя: складчатость лингвальной и буккальной сторон зуба и число замкнутых дентиновых полей с учетом вариантов их слияния и объединения. Применение данного способа анализа морфотипической изменчивости зубов позволило нам сравнить разнообразие гомологичных морфотипов у близких таксонов и соотнести рефрены их морфотипической изменчивости.

Для оценки сходства качественного и количественного спектра реализованной морфотипической изменчивости мы предложили специальный коэффициент морфотипического сходства K_{sm} (Васильева, 1978а,б; Большаков и др., 1980), который фактически является мерой перекрытия мерона у сравниваемой пары таксонов или полноты трансгрессии рефрена морфотипической изменчивости конкретного зуба. Этот коэффициент вычисляли по следующей формуле:

$$K_{sm} = \sum_{i=1}^k \frac{(c_{i1} + c_{i2})}{n_1 + n_2} \cdot 100,$$

где k – число морфотипов, общих для обеих выборок; i – номер морфотипа из числа общих, $i = 1, 2, \dots, k$; c_{i1}, c_{i2} – количество экземпляров зубов i -го морфотипа в первой и второй выборках; n_1, n_2 – объемы сравниваемых выборок (число исследованных зубов).

При сравнении двух подвидов полевки-экономки (*Microtus oeconomus oeconomus* и *M. o. hahlovi*) были выделены следующие три класса складчатости (по лингвальной стороне):

I. На лингвальной стороне МЗ четыре выступающих угла, разделенных тремя входящими (соответствует f. *typica* у обыкновенной полевки).

II. Количество выступающих углов такое же, как в предыдущем случае, но имеется четвертый входящий угол (переходное строение от *typica* к *variabilis*).

III. На лингвальной стороне пять выступающих углов, разделенных четырьмя входящими (*f. variabilis*).

Складчатость буккальной стороны характеризовали двумя крайними вариантами: наличием или отсутствием четвертого выступающего угла (*f. duplicata*). Сравнение двух подвидов полевки-экономки (*Microtus oeconomus oeconomus* и *M. o. hahlovi*) позволило выделить 24 морфотипа, 20 из которых были общими, а по два у каждой формы оказались специфичными. У северного подвида (*M. o. hahlovi*) не обнаружен морфотип с отсутствием третьей по местоположению перемычки в сочетании с переходным строением между *typica* и *variabilis*, а также морфотип с сочетанием пятой перемычки и *f. variabilis*. У южного подвида не найдены морфотипы с полным набором перемычек (с семью замкнутыми пространствами). Примечательно, что при гибридизации этих подвидов встречены два дополнительных морфотипа с максимально высокой складчатостью и полным набором перемычек. При сравнении наборов морфотипов у двух подвидов полевки-экономки коэффициент морфотипического сходства составил $K_{sm} = 99.3$ (Васильева, 1978а). Поскольку наблюдаемое перекрытие спектров гомологических рядов морфотипической изменчивости зубов в этом случае весьма высокое, а специфичные варианты представлены малым числом экземпляров, можно заключить, что это весьма близкие формы с высокой полнотой трансгрессии рефрена морфотипической изменчивости.

Изменчивость *m1* у полевки-экономки изучали многие исследователи (Малеева, 1971, 1972; Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; Смирнов и др., 1986; Поздняков, Литвинов, 1994; Ковалева и др., 2002; Фадеева, Смирнов, 2008), которые использовали разные подходы к ее описанию. Мы выделяли три класса складчатости для характеристики изменчивости буккальной стороны и четыре класса – для лингвальной (рис. 3.4). Сравнение лабораторных колоний южного и северного подвидов полевки-экономки не выявило различий по частотам классов складчатости лингвальной стороны, однако для складчатости структур буккальной стороны различия между виварными колониями подвидов выражены достаточно отчетливо (рис. 3.5).

Если у южного подвида доминируют наименее сложные морфотипы, то у северного преобладают зубы среднего класса складчатости, у которых еще только намечается дополнительный пятый выступающий угол в параконидном отделе. Интересно, что у гибридов от скрещивания подвидов отчетливо проявляется такое же соотношение частот классов складчатости, как и у зверьков южного родительского подвида. Возможно, такое доминирование в первом поколении может косвенно свидетельствовать о происхождении северной формы от южной, что подтверждает анализ гомологических структур *m1*. Поскольку

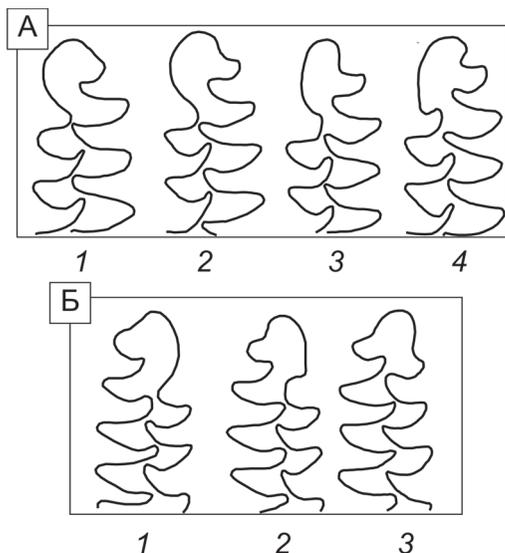


Рис. 3.4. Изменчивость проявления складчатости (1–4) на лингвальной (А) и буккальной (Б) сторонах первого нижнего щечного зуба у полевки-экономки

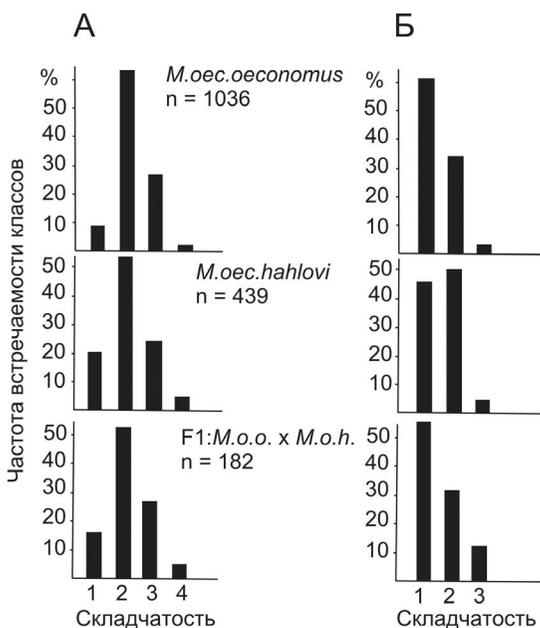


Рис. 3.5. Частоты встречаемости классов складчатости (1–4, см. рис. 3.4) жевательной поверхности $m1$ на лингвальной и буккальной сторонах зуба у южного (*Microtus oesopnotus oeconotus*) и северного (*M. oes. hahlovi*) подвидов полевки-экономки и гибридов первого поколения (F1)

происхождение северных полевых-экономок от южных форм вида может быть принято как более правдоподобная версия (Фадеева, Смирнов, 2008), чем обратное утверждение, этот случай можно рассматривать как один из примеров, допускающих подобную трактовку в качестве заведомо правильной версии.

С другой стороны, представляет интерес сравнение заведомо разных форм, видовой статус которых в настоящее время подтвержден и не вызывает сомнения. Одним из таких примеров можно считать сопоставление морфотипического разнообразия у восточноевропейской (*Microtus levis*) и илийской (*M. ilaeus*) полевых. Для этой пары видов коэффициент морфотипического сходства составил $K_{sm} = 20.9$ (Большаков и др., 1980), т.е. был крайне невелик. Несмотря на некоторое перекрывание варьирования каждой из всех учитываемых компонент изменчивости, общая количественная трансгрессия рефрена морфотипической изменчивости оказалась незначительной. У каждого вида нами было выделено по 8 морфотипов МЗ, причем общим у них оказался только один. Он представляет собой сочетание II класса складчатости с пятью замкнутыми пространствами. По классификации Рёрига и Бёрнера (Rörig, Börner, 1905), этот вариант соответствует f. *typica*. На имеющемся у нас материале на его долю приходится у восточноевропейской полевки 11.2%, а у илийской – 29.3% от общего числа изученных зубов.

Принцип построения двумерных схем гомологических рядов морфотипов зубов и реализация их рефренов при попарном сравнении ряда форм полевых приведены в книге В.Н. Большакова, И.А. Васильевой и А.Г. Малеевой (1980). В наших таблицах (Васильева, 1978а) подход к составлению схемы размещения морфотипов зубов принципиально соответствует тому, который значительно позднее предложили Е.Е. Коваленко и И.Ю. Попов (1997). Морфотипы расположены в двухмерную схему с учетом двух составляющих изменчивости: а) складчатости внутренней и внешней сторон зуба; б) числа замкнутых пространств на его жевательной поверхности. По вертикали обозначено число замкнутых пространств в порядке убывания от максимального до минимального числа (например, у полевки-экономки от 6 до 2), по горизонтали морфотипы расположены в порядке изменения структуры зуба по степени нарастания складчатости лингвальной и буккальной сторон. Морфотипы одного класса складчатости с одинаковым числом замкнутых пространств по различным вариантам их слияния помещали в одну клетку схемы.

Рассмотрим в качестве примера двухмерную схему морфотипической изменчивости для двух этих видов (рис. 3.6). В данном случае толщина эмали не учитывалась и приведена схематично, позволяя лишь проследить варианты замкнутости дентиновых полей. В целом у

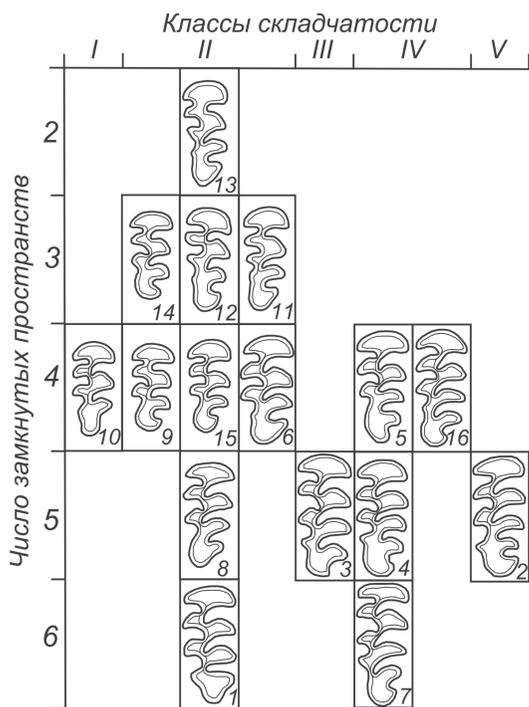


Рис. 3.6. Изменчивость рисунка жевательной поверхности МЗ у илийской и восточноевропейской полевки и их гибридов (Большаков и др., 1980). 1–16 – номера морфотипов зубов

восточноевропейской полевки рисунок жевательной поверхности менее сложен. На изученном материале у этой формы число замкнутых пространств варьирует от двух по пяти, причем чаще встречаются три-четыре замкнутых пространства (рис. 3.7). У *M. levis* в отличие от *M. ilaeus* отмечается большее разнообразие вариантов слияния зубных полей. У отдельных экземпляров сливаются второе и третье поля – морфотипы 9 и 14, третье и четвертое – 10 и 15, четвертое и пятое – 12 и 14, третье, четвертое и пятое – 12, второе, третье и четвертое – 11; второе и третье, четвертое и пятое – 14 и, наконец, все четыре зубных поля сливаются в одно общее, а число замкнутых пространств сокращается до двух – 13. При большей вариабельности числа замкнутых пространств складчатость зуба изменчива в меньшей степени, чем у илийской полевки. Однако у восточноевропейской полевки оказался встречен морфотип, относящийся к *f. simplex*, т.е. для нее характерна тенденция к упрощению структуры МЗ – слияние замкнутых пространств, наличие *f. simplex*.

Из рисунка 3.6. видно, что морфотипы, принадлежащие *M. levis*, сосредоточены преимущественно в левой верхней части схемы. Для илийской полевки, напротив, можно отметить тенденцию к усложне-

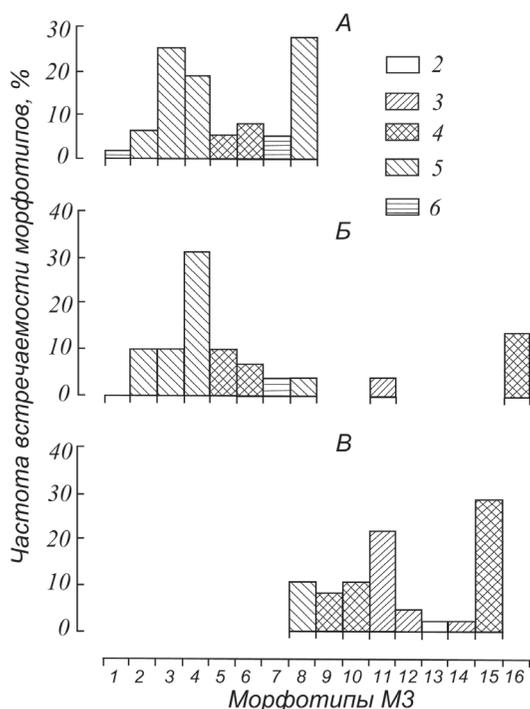


Рис. 3.7. Встречаемость морфотипов МЗ у илийской (А) и восточноевропейской (В) полевок и их гибридов (Б) (по: Большаков и др., 1980). 2–6 – число замкнутых пространств

нию структуры третьего моляра верхней челюсти, что проявляется, с одной стороны, в усилении складчатости зуба, с другой – в увеличении числа замкнутых пространств (варьирует от 4 до 6), причем наиболее обычны морфотипы с 5 замкнутыми пространствами. Если у восточноевропейской полевки часто встречаются слияния дентиновых полей, то у некоторых экземпляров илийской полевки талон разделен на два замкнутых пространства, а их общее число увеличено до шести. Признак складчатости у илийской полевки варьирует в большем диапазоне – у нее встречены МЗ II, III, IV и V классов складчатости. Усложнение рисунка зуба *M. ilaeus* на схеме отражает расположение ее морфотипов в правой нижней части.

Межвидовые гибриды по характеру изменчивости третьего верхнего щёчного зуба обнаруживают значительное сходство с илийской полевкой. У них число замкнутых пространств варьирует от 3 до 6 и так же, как и у илийской полевки, проявляется тенденция к усилению складчатости. Гибриды имеют 7 общих морфотипов с илийской полевкой (2–8) и всего два – с восточноевропейской (8 и 11). Заметим, что у гибридов появляется новый морфотип (16), не встреченный ни у одной из родительских форм. Этот вариант имеет четыре замкнутых простран-

ства и сочетает в себе слияние третьего и четвертого зубных полей (признак восточноевропейской полевки) со сложной структурой зуба, соответствующей IV классу складчатости (признак илийской полевки).

Если у подвидов полевки-экономки было обнаружено практически полное совпадение качественного многообразия сочетаний признаков рисунка МЗ, то у илийской полевки мы видим противоположную картину. Качественный набор морфотипов МЗ илийской полевки существенно отличается от их набора у восточноевропейской, а единственный общий для них вариант встречается почти у всех представителей рода (Ангерманн, 1973).

Таким образом, морфологическая дивергенция сравниваемых форм полевок проявляется в специфических тенденциях морфотипической изменчивости рисунка жевательной поверхности МЗ. Уровень обнаруженных различий в сочетании с репродуктивной изоляцией илийской и восточноевропейской полевок подтверждает их видовую самостоятельность.

В заключение рассмотрим возможность практического использования гомологических рядов (рефренов) изменчивости состояний признаков зубов полевок в их сочетаниях (композициях) для описания специфики таксонов разного иерархического ранга на примере некоторых изученных форм.

Поскольку повторяющиеся структурные гомологические ряды у разных таксонов, как было показано в начале раздела на примере работ Салазара-Циудата и Джернвалла (Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002), даже при сравнении представителей Muridae и Cricetidae, основаны на сходном функционировании генных сетей и последующих эпигенетических взаимодействиях, то гомологичные морфологические структуры вполне могут быть привлечены для оценки эпигенетической дивергенции таксонов. Морфотипы зубов полевок могут быть гомологизированы с высокой степенью надежности, поэтому представляют особый интерес для использования их при оценке эволюционных явлений и решении вопросов таксономии.

Мы сравнили проявления гомологической изменчивости признаков зубов у двух рассмотренных выше подвидов полевки-экономки, относительно близкого к ней вида – полевки Миддендорфа, трех представителей подрода *Neodon*: памирской, арчевой полевки (включая резко дифференцированную форму из заповедника Аксу-Джабаглы с Таласского Алатау), восточноевропейской полевки, а также двух сильно дифференцированных алтайского и забайкальского подвидов большеухой полевки. Такое сравнение позволило сопоставить друг с другом представителей Arvicolini (подроды *Neodon*, *Microtus*, *Alexandromys* и *Pallasinus*) и трибы Prometheomyini (род *Alticola*) (по: Павлинов,

2006). Для всех этих форм у нас имелись подробные данные о частотах встречаемости определенных морфотипов, что позволило получить необходимые характеристики по 13 фенам морфотипических признаков, включающим данные о частотах встречаемости классов складчатости лингвальной и буккальной сторон зубов, а также проявления или не-проявления определенных перемычек, обусловленных сжатием эмали, которые разделяют замкнутые дентиновые поля.

Следует заметить, что классы складчатости представляют собой, как можно было убедиться выше, ранжирование непрерывно варьирующих свойств формы талона M3 и параконида m1 и лишь с большой натяжкой формально могут рассматриваться как состояния неметрических признаков – фены. Напротив, перемычки (смыкания эмали при сдвигах эмалевых треугольников относительно друг друга) вполне соответствуют представлениям о неметрических пороговых признаках, а их состояния (проявление или не проявление) можно рассматривать в качестве типичных фенов неметрических признаков. При сравнении складчатости зубов у представителей разных родов на качественном уровне можно построить их ряды, которые выступают по отношению друг к другу как рефрены (рис. 3.8).

Несмотря на отчетливо разную форму зубов у представителей *Microtus* и *Alticola*, хорошо видно, что в их структурном разнообразии наблюдается явный параллелизм: классы складчатости зубов в этих рядах закономерно повторяют друг друга и могут рассматриваться как гомологичные рефрены. В этом проявляется транзитивный полиморфизм, общий для таксонов обоих родов. Однако количественная представленность того или иного фена, как это видно из приведенной на рис. 3.8 сопряженной таблицы частот, у каждого таксона может быть совершенно разной, как и полнота воспроизведения рефренов морфотипической изменчивости.

Кластерный анализ частот встречаемости 13 фенов у 9 взятых таксонов был проведен методом UPGMA с использованием сопряженного двустороннего подхода: направление Q – группирование в кластеры таксонов по частотам фенов зубов, направление R – группирование в кластер фенов по сходству таксонов. На рис. 3.8 хорошо видно, что в случае Q-направления кластерного анализа таксоны сгруппировались по родам, которые относятся к разным трибам: *Prometheomyini* и *Arvicolini* (по: Павлинов, 2006). В пределах рода *Microtus* выделились два больших субкластера. Один объединил всех представителей подрода *Neodon*, среди которых наибольшее сходство проявили памирская и арчевая полевки. Несколько особое положение в этом субкластере занимает таласская форма «арчевой» полевки из заповедника «Аксу-Джабаглы» (в главе 10 таксономические отношения между этими фор-

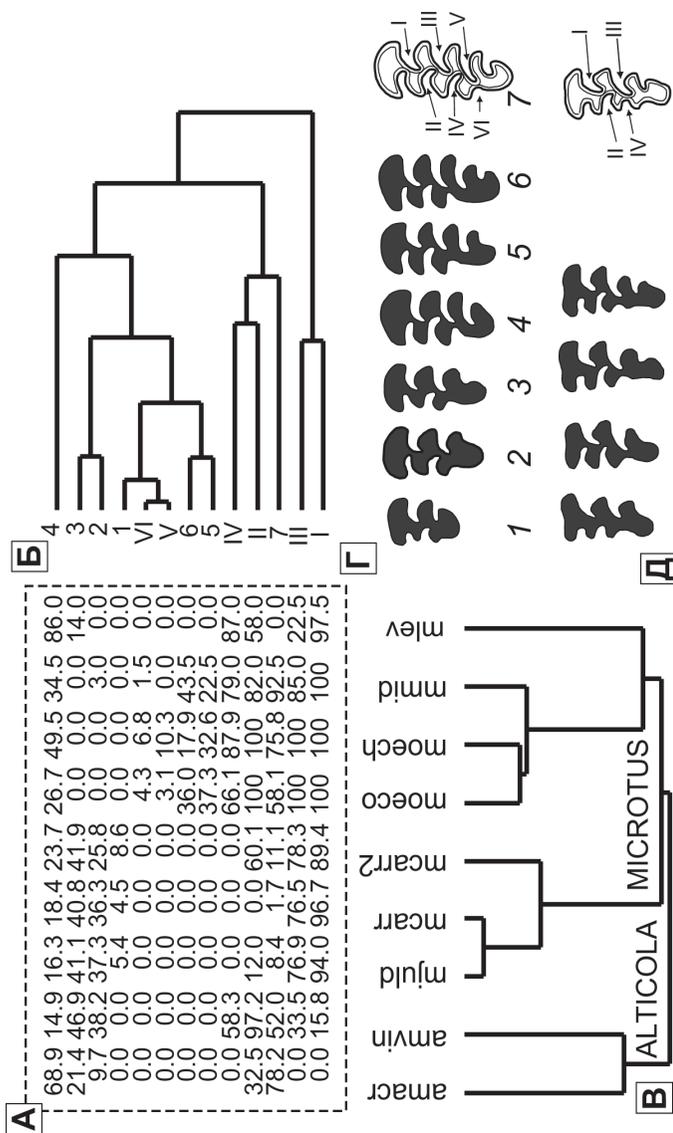


Рис. 3.8. Гомологическая изменчивость строения МЗ у полевок *Microtus* и *Alticola*.

А – частота составных признаков в выборках 9 таксонов; Б – кластер взаимосвязей составных признаков МЗ; В – фенограмма иерархического сходства таксонов (UPGMA); Г, Д – рефрены складчатости МЗ: 1 – форма ultrasimplex; 2 – f. simplex; 3 – переход от simplex к turica; 4 – f. turica; 5 – переход от turica к variabilis; 6 – f. variabilis; 7 – f. duplicata + variabilis; I–VI – варианты разделения дентиновых полей

мами будут рассмотрены более детально). Второй субкластер тоже разделился на два: в один вошла восточноевропейская полевка (подрод *Microtus*), а в другом объединились представители двух близких видов – полевка-экономка (подрод *Pallasiinus*) и полевка Миддендорфа (подрод *Alexandromys*). Видно, что два подвида полевки-экономки, как и при сравнении двух форм памирской полевки, объединились в субкластер самого нижнего уровня иерархии, т.е. проявили наибольшее сходство друг с другом по комплексу фенотипов МЗ. Некоторое повышенное своеобразие зубов двух дифференцированных подвигов большеухой полевки: забайкальского *Alticola macrotis macrotis* и алтайского *A. m. vinogradovi*, на наш взгляд, обусловлено действительно резкими различиями в проявлении некоторых фенотипов у этих форм – отсутствие перемычек I и III у забайкальской формы и наличие у алтайской (см. рис. 3.8), а главное, вероятными возрастными эффектами, которые проявляются у представителей *Alticola* сильнее, чем у *Microtus*.

Второй аспект кластерного анализа (R-направление), проведенный сопряженно с первым, представляет собой мерономическую структуру данной группы таксонов подсемейства Arvicolinae по проявлениям гомологической изменчивости морфотипов МЗ. Видно, что наиболее контрастные различия между родами *Alticola* и *Microtus* проявились по самому уклонившемуся мерономическому субкластеру, включающему фены проявления перемычек I и III. У большинства серых полевок размыкание первой перемычки – явление чрезвычайно редкое. В лабораторной колонии полевки-экономки мы обнаружили лишь несколько случаев из более чем 1000 изученных зубов МЗ. Напротив, у многих *Alticola* слияние передней непарной петли с первым треугольником – это характерная черта, которая иногда нарушается лишь у алтайского подвида большеухой полевки и чукотских лемминговидных полевок, а также с невысокой частотой встречается у других *Alticola*, включая серебристую и плоскочерепную полевок.

Таким образом, имеются основания полагать, что именно сочетание и взаимное пересечение многих гомологических рядов морфотипической изменчивости зубов позволяет уловить различия в структуре составляющих их меронов и выявить таксономическую иерархию, опираясь на частотную представленность элементов их морфотипических рефренов.

Р. Ангерманн (1973) провела на примере нескольких видов трибы Arvicolini качественный и количественный анализ гомологических рядов морфотипической изменчивости не только для МЗ, но и для М1, М2, m1, m2 и m3. Опираясь на полученные Р. Ангерманн результаты, включая табличные данные из ее работы, мы применили рассмотренный выше подход сопряженного морфотипического анализа для оценки близости изученных ею таксонов полевок по разнообразию морфо-

типов всей зубной системы. В таблицах 1 и 2 (Ангерманн, 1973, с. 107 и с. 113) показано качественное разнообразие морфотипов, кроме того указывается, какие из них встречаются очень часто, редко или полностью отсутствуют (помечено специальными значками). Специально отмечены и те случаи, когда частоты доминирующих вариантов строения зубов приблизительно равны по представленности в выборках.

Эти материалы позволили нам ранжировать проявление тех или иных вариантов зубов и отдельных состояний признаков в интервале от 0 до 3. Ранги отражали не только качественную представленность тех или иных вариантов, но и их относительную частоту встречаемости, т.е. допускали количественный аспект рассмотрения данных. По аналогии с нашими предыдущими расчетами для МЗ, используя полученные по данным Ангерманн ранговые оценки для всех верхних и нижних щечных зубов, мы вычислили евклидовы расстояния между 10 таксонами полевок двух родов – *Chionomys* и *Microtus*. По вычисленной матрице расстояний провели кластерный анализ методом невзвешенного попарного среднего связывания UPGMA (рис. 3.9).

Результаты двухстороннего кластирования представлены на рис. 3.9. Верхний кластер характеризует мерономические отношения, оцененные по разнообразию таксонов. Видно, например, что второй, считая сверху, субкластер объединяет тенденции наличия у видов слитости третьего и четвертого треугольников $m3$ ($m3$ III-), слитости первого и второго треугольников $m2$ ($m2$ II-), а также слитости третьего и четвертого треугольников этого зуба ($m2$ III-). По отсутствию этих свойств, т.е. наличию перемычек, и разделению соответствующих треугольников $m3$ и $m2$ от других видов полевок четко отделяются полевка-экономка, пашенная и обыкновенная полевки, что хорошо видно на нижнем «таксономическом» кластере. Здесь выделились два больших субкластера. Один объединил представителей подродов *Pallasiinus* (*M. oeconomus*) и *Microtus* (*M. arvalis*, *M. agrestis*), а другой – представителей подродов *Terricola* (*M. majori*, *M. subterraneus*, *M. shelkovnikovi*) и *Sumeriomys* (*M. socialis*), которые образуют отдельный субкластер, а также видов рода *Chionomys* (*Ch. gud*, *Ch. roberti*, *Ch. nivalis*), объединенных в самостоятельную группу.

Полученные нами результаты в целом согласуются с существующими в настоящее время представлениями о взаимных таксономических отношениях всех этих форм в пределах трибы Arvicolini (Павлинов, 2006). Единственное исключение – положение в кластере *M. socialis*, которая объединилась с *M. majori*. В главе 10 мы вновь вернемся к обсуждению вопроса об эпигенетической близости *Terricola* и *Sumeriomys*, которая была обнаружена и по комплексу фенотипических признаков черепа.

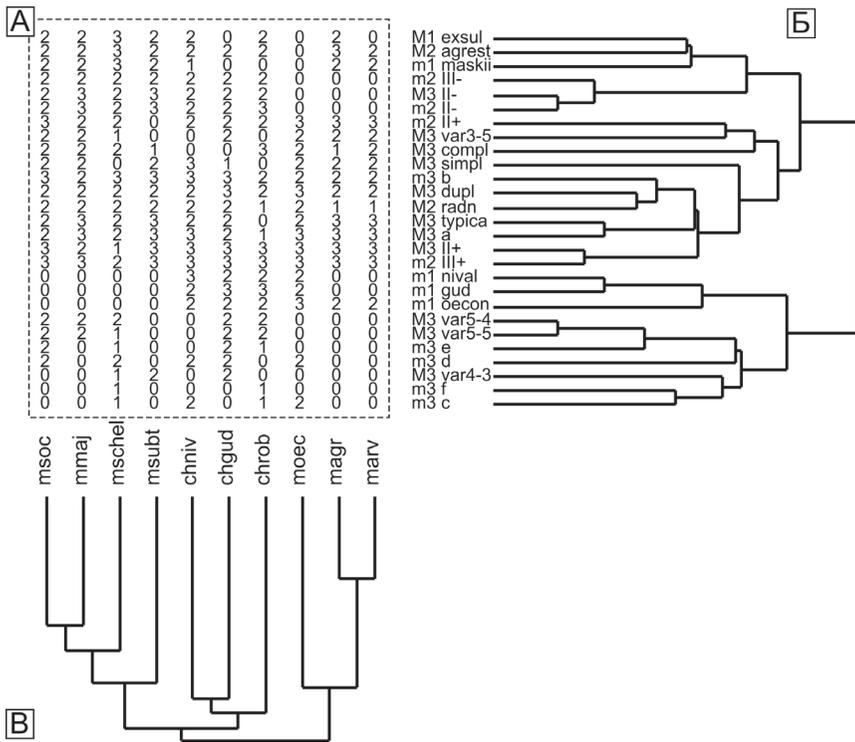


Рис. 3.9. Гомологическая изменчивость строения МЗ у полевок подсемейства Arvicolinae.

А – ранговые характеристики зубов полевок; Б – структура мерономических отношений таксонов по строению зубной системы; В – кластерный анализ таксономических отношений по гомологическим рядам морфотипической изменчивости зубов между 10 видами полевок подродов *Pallasinus* (*moec* – *M. oeconomus*), *Microtus* (*marv* – *M. arvalis*, *magr* – *M. agrestis*), *Terricola* (*mmaj* – *M. majori*, *msubl* – *M. subterraneus*, *mschel* – *M. shelkovnikovi*), *Sumeriomyis* (*msoc* – *M. socialis*) и рода *Chionomys* (*chniv* – *Ch. nivalis*, *chgud* – *Ch. gud*, *chrob* – *Ch. roberti*) и их мероно-таксономические отношения (рассчитано по: Ангерманн, 1973)

В таблице 3 из той же работы (Ангерманн, 1973, с. 114) приведены данные о частотах встречаемости всех выделенных ею морфотипических вариаций по всем щёчным зубам у 8 таксонов полевок. Анализ этих данных показал, что доминирующие у одних видов варианты строения зубов у других таксонов могут быть редкими. Например, строение зуба, характерное для *Microtus agrestis* (наличие дополнительной петли на М2), которое является диагностическим признаком с частотой встречаемости, близкой к 100%, встречено

как вариант со средней частотой у *M. socialis* (19.8–36.2%), *M. majori* (32.1%) и *M. subterraneus* (54.1%), а также с низкой частотой у снежных полевок: *Chionomys gud* (2.3%), *Ch. roberti* (9.2%) и *Ch. nivalis* (4.0%). Вариант строения m1 «nivalis» встречается у снеговой полевки *Ch. nivalis* с частотой 78.5%, а у полевки-экономки он достаточно редок – 8.8%. Характерный волнообразный изгиб эмали второго треугольника на лингвальной стороне M2 – «radnensis» – встречен с невысокой частотой у 8 видов полевок. Во всех этих случаях отчетливо проступает и подтверждается правило Н.П. Кренке, основанное на явлении транзитивного полиморфизма, описанного С.В. Мейеном.

В этой связи важно напомнить результаты исследований А.Г. Малеевой (Малеева, Воробьева, 1970; Большаков и др., 1980) динамики состава и соотношения морфотипов m1 в процессе постепенного перехода (филетической эволюции) *Lagurus transiens* в *L. lagurus* от плейстоцена до современности. Она выявила направленный процесс смены доминирования одних морфотипов над другими и их замены во времени. При этом часть морфотипов прошлого исчезает («вымирает»), а ближе к современности начинают появляться новые морфотипы которых, в прошлом не было. На каждой стадии существования фратрии *L. transiens*, а затем и в пределах *L. lagurus* наблюдается полиморфизм в строении m1, который наследуется и передается с достаточной полнотой от одной стадии к другой. В данном случае можно его рассматривать как типичный транзитивный полиморфизм Мейена. Часть древних морфотипов *L. transiens*, которые были сначала сравнительно редкими и могли рассматриваться как новшества (А.Г. Малеева называет их «резервными» морфотипами), в последующем постепенно, через промежуточную стадию «потенциально-основных», имеющих среднюю частоту встречаемости, перешли в разряд «основных», т.е. доминирующих по частоте на начальных стадиях возникновения *L. lagurus*. Затем, по мере становления современной степной пеструшки, эти морфотипы становятся «потенциально-резервными», т.е. вновь резко снижается частота их встречаемости, и, наконец, они вновь переходят в разряд «резервных» крайне редких, но теперь уже архаических морфотипов. Следующий этап – исчезновение или «вымирание» соответствующих морфотипов. А.Г. Малеева считает, что данная «схема подчеркивает значение сохранения видами полиморфности во времени для процесса формообразования» (Большаков и др., 1980, с. 121). По ее мнению, надежным критерием появления нового вида является полная смена основных морфотипов.

Таким образом, транзитивный полиморфизм может сохранять во времени достаточно большое разнообразие гомологических морфо-

типов у близких видов. Основной морфотип, характерный, например, для *M. agrestis* в разобранный выше примере из работы Р. Ангерманн, может считаться потенциально-основным (по терминологии А.Г. Малеевой) у *M. majori* и относиться к категории резервных у всех видов снежных полевков.

Мы использовали материалы таблицы 3 из работы Р. Ангерманн для вычисления матрицы евклидовых расстояний между таксонами. Кластерный анализ был проведен методом Уорда, рассчитанным на выявление агрегаций таксонов высоких уровней иерархии, а не самых нижних (в последнем случае обычно используется метод поиска ближайшего соседа). Результаты кластерного анализа, представленные на рис. 3.10, показывают, что и в этом случае сочетание признаков и их состояний позволяет оценить степень дивергенции таксонов полевков по морфотипическому разнообразию гомологичных структур всей зубной системы. Выделились два крупных субкластера, один из которых объединил всех представителей рода *Microtus*, а другой, – рода *Chionomys*. Примечательно, что две внутривидовые формы общественной полевки *Microtus socialis* объединились в общий субкластер на самом нижнем уровне иерархии и присоединились к полевке-экономке. В данном варианте сравнения представители *Sumeriomys* и *Terricola* вновь находятся в общем большом кластере, что, по-видимому, отражает определенное сходство в морфогенезе их зубной системы. Интересно заметить также, что представители разных подродов рода *Microtus* интегрировались в общий субкластере.

Итоги проведенных сравнений позволяют заключить, что подход, использующий сочетание гомологичных состояний признаков зубов, достаточно эффективен при сравнении таксонов разного уровня эволюционной дивергенции. Необходимо также подчеркнуть, что при таксономическом использовании отдельно взятых признаков, например показателей складчатости, имеющих количественную природу варьирования, затруднительно проводить сопоставление и диагностику таксонов. В этом случае следует согласиться с Р. Ангерманн (1973) в том, что «явление гомологической изменчивости заставляет с осторожностью относиться ко всем выводам, сделанным на основе формы отдельных зубов» (с. 114). Однако если выявленную Р. Ангерманн гомологическую изменчивость зубов рассматривать многомерно во всех ее проявлениях, то, напротив, возникает возможность проводить эффективное групповое сравнение таксонов. По сочетанию признаков, характеризующих морфотипическую изменчивость зубов, становится реальным оценивать как направления, так и степень эволюционной дивергенции сравниваемых таксонов.

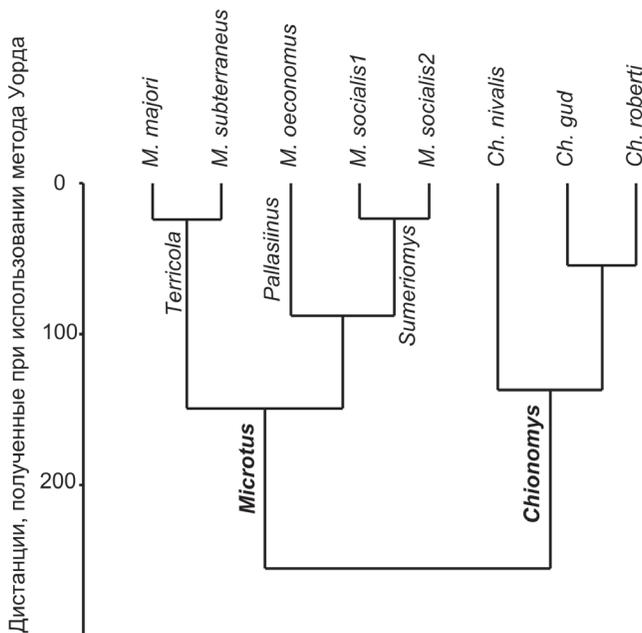


Рис. 3.10. Кластерный анализ (метод Урда) морфотипического разнообразия 8 таксонов по частотам встречаемости (%) состояний признаков зубной системы (по: Ангерманн, 1973, табл. № 3)

3.2. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГРЫЗУНОВ

Мелкие дискретные вариации в строении черепа млекопитающих издавна были известны анатомам и зоологам. Исторически наиболее известным примером такого рода изменчивости является знаменитая «кость инков» – обособленный костный элемент чешуи затылочной кости, встречающийся с довольно большой частотой у черепов из археологических памятников Южной Америки (Быстров, 1967; Рычков, Мовсесян, 1972). Как уже говорилось, большое количество дискретных признаков скелета («minor skeletal variants») было, описано и детально изучено на линейных мышах английскими генетиками (Grüneberg, 1950, 1952a,б, 1955, 1963; Searle, 1954a,в,с; Deol, 1955; Deol, Truslove, 1957; Truslove, 1961). При этом первоначально считалось, что данный вид изменчивости характерен только для лабораторных линейных животных и связан с их высокой гомозиготностью, которая в свою очередь имеет следствием снижение гомеостаза развития (Lerner, 1954). Однако к тому

времени уже были известны работы Вебера (Weber, 1950), который показал существование различий в частотах скелетных вариаций между природными популяциями домовых мышей и заключил, что эти варианты могут служить «инструментом» экологических исследований, особенно при определенной степени изоляции популяций как репродуктивных единиц. С тех пор целый ряд диких популяций мышей в различных частях света был изучен в этом отношении: в Северной Америке (Deol, 1958), в Перуанских Андах (Harland, 1958 цит. по: Berry, Searle, 1963), в Англии (Berry, 1963). Грюнеберг (Grüneberg, 1961), изучив частоты подобных признаков в популяциях черных крыс на зерновых складах в Дели (Индия), интерпретировал свои данные как доказательства генетического дрейфа. А. Сирль (Searle, 1960) также описал квази-непрерывную изменчивость для скелетов мышей, зубов кошек и собак в Сингапуре. На основании всех этих данных Р. Берри и А. Сирль (Berry, Searle, 1963) высказали мысль о том, что квази-непрерывная изменчивость, которую они отнесли к особой категории полиморфизма, названного ими «эпигенетический полиморфизм», не ограничивается только одним видом – домовою мышью, а может быть обнаружен и у других видов грызунов. Они провели целенаправленный поиск и сравнительный анализ скелетных вариаций у 10 видов грызунов, относящихся к трем подотрядам – *Sciuromorpha*, *Muomorpha* и *Hystricomorpha* (систематика по: Simpson, 1945).

Описав более 50 дискретных вариаций в строении черепа и посткраниального скелета, Берри и Сирль обнаружили, что некоторые признаки могут встречаться у разных представителей грызунов, но ни один признак не встретился у всех видов. Установлено также, что у ряда видов признаки могут быть фиксированы, т.е. иметь частоту встречаемости 100%, тогда как у других их проявление может варьировать. Нередки случаи фиксации альтернативных состояний даже у близкородственных видов. Эта работа сыграла очень большую роль в последующем развитии популяционно-морфологических исследований млекопитающих. После ее выхода очень многие зоологи на разных видах млекопитающих пытались использовать данные признаки для описания внутривидовой изменчивости, связанной с географическими или экологическими факторами, или для выявления популяционной структуры видового населения и решения проблем внутривидовой систематики.

В библиографическом обзоре Баучо (Bauchau, 1988), насчитывающем 97 публикаций, вышедших с начала 50-х годов XX в., приведен список уже из 40 видов млекопитающих, в том числе 24 видов грызунов, на которых были проведены исследования с использованием неметрических признаков скелета. Однако следует отметить, что в этом списке очень слабо представлены исследования русскоязычных авто-

ров. В последние два десятилетия число подобных работ как в мире, так и в нашей стране продолжает расти.

В русле фенетического направления, интенсивно развиваемого отечественными зоологами в 1970–1990-е годы (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1978, 1980; Большаков и др., 1980; Васильев, 1984, 1988, 1992, 1996, 2005; Яблоков, Ларина, 1985), появились публикации по целому ряду видов млекопитающих, причем большая часть из них посвящена грызунам (Большаков, Васильев, 1975; Еремина, 1976; 1978; Лапшов, 1976; Васильев, 1984, 1992, 1996; Васильева, Васильев, 1984, 1992; Большаков и др., 1985; Лисин, Васильев, 1985; Васильев и др. 1986, 1996а, 1999, 2000, 2003; Ларина, Еремина, 1988; Галактионов и др., 1991; Vanach et al., 1995; Васильев и др., 1996б; Васильев, Васильева, 1997, 2005; Кораблев и др., 1997; Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Vasil'eva, 1999; Песков, Емельянов, 2000; Васильева и др., 2003, 2005, 2008). Проводились также исследования насекомыхядных (Zakharov et al., 1991, 1997; Большаков и др., 1996), хищных (Бурдин, Маминов, 1988; Глушкова, Кораблев, 1997; Кораблев, Алексеева, 1997; Монахов, 2001; Васильев и др., 2004; Ansorge et al., 2009), включая ластоногих (Berry, 1969; Валецкий, 1978; Zakharov et al., 1997), китобразных (Яблоков, 1966; Evans, Yablokov, 2004), а также парнопалых (Громов, Скулкин, 1986; Кораблев, 1997).

Первая попытка систематизировать накопившуюся информацию и создать каталог фенетических признаков черепа для отряда грызунов в целом была предпринята Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988). На основе собственных материалов и изображений черепов грызунов в определителях и сводках они составили проспективный каталог встречаемости неметрических вариаций черепа и зубной системы для 63 родов грызунов из 17 семейств, включая ископаемые формы. При этом авторы стремились описать вариации максимально полно и подробно, доводя их до самых мелких нюансов дискретной изменчивости числа черепных отверстий, формы отдельных костей и швов, а также особенностей жевательной поверхности зубов. Это, однако, в последующем затруднило их практическое использование другими исследователями, и, кроме того, иногда встречались явно ошибочные решения. Например, на рисунке 1 (Ларина, Еремина, 1988) височное отверстие малой лесной мыши под номером 21 приведено в соответствии с постгленоидным отверстием у обыкновенного сурка. Безусловно, оба отверстия расположены на чешуйчатой кости, но не могут быть идентифицированы в качестве одного и того же признака.

Несмотря на то, что в этой большой и интересной работе встречаются противоречия и отдельные случаи ошибочно проведенной гомологизации некоторых признаков, авторы показали принципиальную возможность обнаружения параллельных вариаций у разных таксонов,

что позволило наметить общие принципы и подходы к каталогизации этих структур. В целом следует отметить, что после работы Р. Берри и А. Сирля (Berry, Searle, 1963) это наиболее обстоятельная и наиболее полная сводка на русском языке по данной проблеме до настоящего времени, и именно она была принята нами за основу при разработке рабочего каталога неметрических признаков.

По нашему мнению, этим значение двух данных публикаций не исчерпывается. Второй не менее важный аспект состоит в том, что в них совершенно определенно обращено внимание на параллелизм в изменчивости дискретных признаков скелета разных видов млекопитающих и принципиальную возможность их гомологизации. Одновременно с этим возникла и вышла на первый план проблема корректной гомологизации неметрических признаков скелета при сравнительных исследованиях разных видов грызунов, как наиболее изученной в этом отношении группы млекопитающих.

3.2.1. Проблемы гомологизации неметрических признаков у грызунов

Во многих случаях для правильной гомологизации структур достаточно простого визуального сравнения местоположения (локализации) и внешнего вида вариации. Нетрудно заметить, что при этом происходит подсознательное применение первых двух критериев по Ремане (Remane, 1955), а именно: «критерия положения» и «критерия специального качества». Как правило, без особых затруднений на интуитивном уровне удается гомологизировать вариации наличия-отсутствия или изменения числа большинства черепных отверстий для прохождения сосудов и нервов, редукции или, наоборот, появления дополнительных костных структур. В случае затруднений приходится прибегать к третьему из упоминавшихся критериев гомологизации – «критерию серии переходных форм». В некоторых ситуациях гомологизация становится возможной только после тщательного анализа внутригрупповой изменчивости состояний конкретного признака у всех сравниваемых видов. Особую роль при этом играет учет асимметричности выражения признаков на левой и правой сторонах черепа. Собственно, именно асимметричное выражение дискретных признаков на разных сторонах тела и послужило дополнительным практическим критерием отнесения их к категории «эпигенетического полиморфизма», т.е. к так называемым «квазинепрерывным» морфологическим признакам, имеющим пороговую природу.

Примеры «очевидной», интуитивной, гомологизации состояний одноименных признаков у разных видов грызунов в изобилии приве-

дены в упомянутых работах Р. Берри и А. Сирля, а также Н.И. Лариной и И.В. Ереминой. Мы также обсуждаем ряд подобных примеров визуальной гомологизации неметрических признаков и их состояний – фенов: FHgsi и FHgdu, FeMs, FeBs*, RxMo(-), FFr, FEtdu, FsFrfm*, FTm, MeTm, FnPa*, OsIpbi*, FPodu, FMxzm, MgPlpolc, FMtacan, FMbacsu и FMbacif, M3(-), m3(-) и др. Полные названия признаков и фенов приведены в каталоге (табл. 3.1). Безусловно, все случаи здесь указать просто невозможно как из-за обилия признаков (более 120), так и из-за большого числа сравниваемых таксонов (более 60). Авторами выполнено свыше 600 цифровых микрофотографий фенов для большинства проанализированных признаков и создана справочная база иллюстративных материалов («Атлас фенов неметрических признаков грызунов» на CD) для проведения сравнительного фенетического анализа.

Однако приходится признать, что в отдельных случаях процедура визуальной гомологизации становится проблематичной. Поясним это на примере из той же статьи Р. Берри и А. Сирля (см. Berry, Searle, 1963), где на рисунках 7 и 8 изображены вариации в строении овального отверстия у четырех видов грызунов: морской свинки, каролинской белки, норвежского лемминга и темной полевки. Рассмотрим эти рисунки, специально изменив их расположение. Изображения в данном случае были развернуты в одну и ту же сторону (рис. 3.11 А, Б, рис. 3.12 А, Б). У каждого вида Берри и Сирль выделили по два состояния овального отверстия: одиночное (вверху) и удвоенное (внизу). Во всех этих случаях действительно рассматривается область овального и круглого отверстий и их подразделенность костными элементами. Однако нам представляется, что в данном случае гомологизация элементов алисфеноида (*os alisphenoideum*) была некорректной, поскольку речь идет о наличии (внизу) и редукции-отсутствии (вверху) трех разных, негомологичных друг другу элементов структуры крылоклиновидной кости: у каролинской белки показана редукция боковой крыловидной пластинки (см. рис. 3.11), у норвежского лемминга варьирует проявление другого элемента – алисфеноидного столбика, а у темной полевки – вентральной части медиального столбика алисфеноида, разделяющего овальное и круглое отверстия изнутри (см. рис. 3.12). У морской свинки, как и у темной полевки, варьирует проявление медиального столбика, но его дорзальной части (см. рис. 3.11). В связи с этим, по нашему мнению, процедура гомологизации отдельных элементов структуры овального отверстия, как и всего крылоклиновидного (алисфеноидного) отдела черепа, у разных видов грызунов заслуживает проведения специального сравнительно-морфологического исследования.

Таблица 3.1. Каталог фенов неметрических признаков черепа грызунов подсемейств Arvicolinae, Cricetinae, Murinae.

№ признака	Название кости и признака	Фен (состояние признака)	Код фена	№ фена	Рисунки
1	2	3	4	5	6
Хондральные кости черепа					
1.	Затылочная кость (Os occipitale)				
1.1.	Foramen condylare superius. Верхнее мышечковое отверстие	Отсутствие Наличие Удвоенное	FCnsu(-) FCnsu FCnsudu	1 2 3	9.1 8.1
1.2.	Foramen condylare inferius. Нижнее мышечковое отверстие	Отсутствие Наличие	FCnif(-) FCnif	4 5	9.5
1.3.	Foramen nervi hypoglossi. Отверстие подъязычного нерва	Одиночное Удвоенное Утроенное Учетверенное	FHgsi FHgdu FHgtr FHgqu	6 7 8 9	3.25
1.4.	Foramen nervi hypoglossi laterale. Боковое подъязычное отверстие	Отсутствие Наличие	FHgla(-) FHgla	10 11	9.1
1.5.	Foramen fossae occipitali. Отверстие на затылочной кости в сочленовой ямке	Одиночное Умноженное	FFsOcsi FFsOcmx	12 13	9.8
2.	Сосцевидная часть каменной кости (Pars mastoidea ossis petrosi)				
2.1.	Fenestra mastoidea. Окно на сосцевидной части каменной кости	Отсутствие Наличие Удвоенное	FeMs(-) FeMs FeMsdu	14 15 16	6.1 3.26 6.1
2.2.	Coalitio partis mastoidei ossis petrosi et ossis tympanici. Срастание мастоидной части каменной кости и барабанной кости	Отсутствие Наличие	CoMsTp(-) CoMsTp	17 18	
3.	Основная клиновидная кость (Os basisphenoidum)				
3.1.	Fenestra basisphenoidalis. Окно на вентральной стороне основной клиновидной кости	Отсутствие Наличие	FeBs (-)* FeBs*	19 20	3.24
3.2.	Foramen basisphenoidale medium. Срединное отверстие на основной клиновидной кости	Отсутствие Наличие	FBsme(-)* Fbsme*	21 22	3.24
3.3.	Foramen basisphenoidale laterale. Боковое отверстие на вентральной поверхности основной клиновидной кости	Отсутствие Наличие	FBsla(-) Fbsla	23 24	3.24
4.	Крылоклиновидная кость (Os alisphenoidum)				
4.1.	Lamina lateralis processus pterygoidi. Боковая крыловидная пластинка, формирующая латеральный край крыловидной ямки (fossa pterygoidea)	Редуцирована Нормально развита	LmPtla(-) LmPtla	25 26	6.1 3.11 3.14

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
4.2.	Stylus alisphenoideus posterior. Задний столбик алисфеноида	Редуцирован Нормально развит	StAspo(-) StAspo	27 28	3.14
4.3.	Stylus alisphenoideus. Собственно алисфеноидный столбик, имеющий вид косой костной пластинки или «балки», разделяющей области овального и круглого отверстий с латеральной стороны алисфеноида	Отсутствие Наличие	StAs(-) StAs	29 30	3.11 3.14
4.4.	Stylus alisphenoideus medialis. Медиальный алисфеноидный столбик, формирующий фрагмент внутренней (дорзо-медиальной) стенки алисфеноидного канала и разделяющий овальное и круглое отверстия с дорзальной стороны алисфеноида	Редуцирован Нормально развит	StAsme(-) StAsme	31 32	3.11 3.14
4.5.	Stylus alisphenoideus lateralis. Латеральный алисфеноидный столбик, участвующий в формировании внешней стенки алисфеноидного канала в области общей впадины овального и круглого отверстий	Отсутствие Наличие	StAsla(-) StAsla	33 34	3.14
4.6.	Trabecula alisphenoidea obliqua. Косая костная перемычка, соединяющая алисфеноидный столбик (StAs) и дорзальную часть медиального столбика (StAsme) между овальным и круглым отверстиями	Отсутствие Наличие	TbAsob(-) TbAsob	35 36	3.14
4.7.	Trabecula alisphenoidea transversa. Поперечная костная перемычка, соединяющая медиальный столбик (StAsme) между овальным и круглым отверстиями и алисфеноидный столбик (StAs)	Отсутствие Наличие	TbAstv(-) TbAstv	37 38	3.14
4.8.	Trabecula alisphenoidea ventralis. Вентральная алисфеноидная перегородка, формирующая вентральный край овального отверстия и оральный край медиального рваного отверстия (foramen lacerum mediale)	Редуцирована Нормально развита	TbAsve(-) TbAsve	39 40	3.12 3.14
4.9.	Incisura dorsalis foraminis ovalis. Вырезка дорзального края овального отверстия	Отсутствие Наличие	Icdo(-) Icdo	41 42	3.21

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
4.10.	Incisura ventralis foraminis ovalis. Вырезка вентрального края овального отверстия в медиальном направлении	Отсутствие Наличие	Icve(-) Icve	43 44	3.22
4.11.	Foramen rotundum minutum. Редукция круглого отверстия при смещении медиального столбика (StAsme) в оральном направлении	Отсутствие Наличие	FRtmn(-) FRtmn	45 46	3.21
4.12.	Foramen columellatum. Отверстие в основании медиального алисфеноидного столбика (StAsme) с латеральной стороны, которое просматривается в общем углублении овального и круглого отверстий	Отсутствие Наличие Удвоенное	FCm(-) FCm FCmdu	47 48 49	9.1
4.13.	Foramen pterigoideum ventrale. Отверстие на вентральной стороне боковой крыловидной пластинки (LmPtla)	Отсутствие Наличие	FPtve(-) FPtve	50 51	6.1 11.1
4.14.	Foramen ovale duplicatum. Удвоенное овального отверстия с вентральной стороны.	Отсутствие Наличие	FPtvedu(-) FPtvedu	52 53	
4.15.	Foramen ovale accessorium superius. Отверстие над f. ovale	Отсутствие Наличие	FOvacsu(-) FOvacsu	54 55	3.23
4.16.	Foramen alisphenoideum dorsale. Отверстие на орально-дорзальной части алисфеноида	Отсутствие Наличие	FAsdo(-) FAsdo	56 57	8.1
4.17.	Foramen rotundum accessorium superius. Дополнительное отверстие над круглым отверстием	Отсутствие Наличие	FRtacsu(-) FRtacsu	58 59	11.1
4.18.	Foramen rotundum accessorium anterius. Отверстие впереди от f. rotundum	Отсутствие Наличие	FRtacan (-) FRtacan	60 61	9.1
4.19.	Foramen ovale accessorium posterius I. Отверстие позади f. ovale – I	Отсутствие Наличие	FOvacro-I(-) FOvacro-I	62 63	9.1
4.20.	Foramen ovale accessorium posterius II. Отверстие позади f. ovale – II	Отсутствие Наличие	FOvacro-II(-) FOvacro-II	64 65	
4.21.	Foramen rotundum accessorium inferius I. Отверстие снизу от f. rotundum – I	Отсутствие Наличие	FRtacf-I(-) FRtacf-I	66 67	9.1
4.22.	Foramen rotundum accessorium inferius II. Отверстие снизу от f. rotundum – II	Отсутствие Наличие	FRtacf-II(-) FRtacf-II	68 69	11.1

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
4.23.	Ponticulus infraorbitalis. Костный мостик в нижней части глазницы в области альвеолярного бугра, образованный соединением выростов орального края крыла алисфеноида и верхней челюсти, формирует дорзальную стенку крыльного отверстия (f. alare)	Отсутствие Наличие	PnIo(-) PnIo	70 71	3.20 9.1
4.24.	Foramen alare superius. Верхнее положение выхода крыльного отверстия	Отсутствие Наличие	FAls(-) FAls	72 73	8.1
4.25.	Foramen pterigoideum. Отверстие под крыловидным отростком	Одиночное Удвоенное	FPtsi FPtd	75 76	6.1
5.	Переднеклиновидная кость (Os praesphenoidium)				
5.1.	Fissura infraorbitalis. Нижнеглазничная щель – промежуток между глазничной частью переднеклиновидной кости и лобной костью в нижней части глазницы	Отсутствие Наличие	Fslo(-) Fslo	77 78	
5.2.	Incisura praesphenoidalis lateralis. Боковая вырезка на теле переднеклиновидной кости, видимая с вентральной стороны	Отсутствие Наличие	IcPsla(-) IcPsla	79 80	
5.3.	Radix metopticus. Заднеглазничный корешок переднеклиновидной кости, ограничивающий дорзальный край зрительного отверстия	Редуцирован Нормально развит	RxMo(-) RxMo	81 82	6.1
Покровные кости черепа					
6.	Носовая кость (Os nasale)				
6.1.	Sutura nasofrontalis. Форма лобно-носового шва	Вогнутый Выпуклый	SuNfcv* SuNfcx*	83 84	9.5
6.2.	Foramen nasale. Парные отверстия в средней части носовой/ых кости/ей	Отсутствие Наличие	FNs(-) FNs	85 86	8.1
6.3.	Foramen nasale medium. Непарное отверстие в средней части носовой кости в области медиального шва	Отсутствие Наличие	FNsme(-)* FNsme*	87 88	
7.	Лобная кость (Os frontale)				
7.1.	Foramen frontale orale. Оральное отверстие лобной кости в области лобно-предчелюстного шва	Отсутствие Наличие	FFror(-) FFror	89 90	
7.2.	Foramen frontale medium. Срединное (медиальное) отверстие на дорзальной поверхности лобной кости	Отсутствие Наличие	FFrme(-)* FFrme*	91 92	

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
7.3.	Foramen frontale medium anterius. Медиальное отверстие в передней трети лобной кости	Отсутствие Наличие	FFrmean(-))* FFrmean*	93 94	
7.4.	Foramen frontale dorsale anterius. Переднее дорзальное лобное отверстие	Отсутствие Наличие	FFrdoan(-) FFrdoan	95 96	9.5
7.5.	Foramen frontale dorsale posterius. Заднее дорзальное лобное отверстие	Отсутствие Наличие	FFrdopo(-) FFrdopo	97 98	
7.6.	Foramen frontale anterius. Переднелобное отверстие	Отсутствие Наличие	FFran(-) FFran	99 100	6.1
7.7.	Foramen frontale. Лобное отверстие	Отсутствие Наличие Удвоенное	FFr(-) FFr FFrdu	101 102 103	9.8 6.1
7.8.	Foramen frontale accessorium anterius. Дополнительное лобное отверстие впереди основного	Отсутствие Наличие	FFracan(-) FFracan	104 105	9.5
7.9.	Foramen frontale accessorium inferius. Дополнительное лобное отверстие ниже основного	Отсутствие Наличие	FFracif(-) FFracif	106 107	
7.10.	Foramen frontale accessorium posterius. Дополнительное лобное отверстие сзади основного	Отсутствие Наличие	FFracpo(-) FFracpo	108 109	11.1
7.11.	Foramen orbitale anterius. Переднее орбитальное отверстие	Отсутствие Наличие	FOran(-) FOran	110 111	9.5
7.12.	Foramen orbitale inferius. Нижнее орбитальное отверстие.	Отсутствие Наличие	FOrif(-) FOrif	112 113	11.1
7.13.	Foramen ethmoidale. Решетчатое отверстие	Отсутствие Наличие Удвоенное	FEt(-) FEt FEtdu	114 115 116	9.8
7.14.	Foramen ethmoidale accessorium inferius. Нижнее дополнительное решетчатое отверстие	Отсутствие Наличие	FEtacif(-) FEtacif	117 118	
7.15.	Foramen ethmoidale accessorium anterius. Переднее дополнительное решетчатое отверстие	Отсутствие Наличие	FEtacan(-) FEtacan	119 120	8.1
7.16.	Foramen ethmoidale accessorium posterius. Нижнее дополнительное решетчатое отверстие	Отсутствие Наличие	FEtacro(-) FEtacro	121 122	8.1
7.17.	Coalicio osseus frontalis. Срастание лобных костей: относительная длина межлобного шва в отношении к длине кости	≤ 50 % ≥ 50 %	CoOsFr* CoOsFr(-)*	123 124	11.1
7.18.	Ossiculum interfrontale. Вставочная межлобная кость	Отсутствие Наличие	Oclf(-)* Oclf*	125 127	6.1
7.19.	Ossiculum interfrontale posterius. Вставочная межлобная кость в аборальной части лобного шва	Отсутствие Наличие	Oclfpo(-)* Oclfpo*	128 129	3.27

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
7.20.	Fissura frontalis fusiformis. Веретеновидное расширение межлобного шва	Отсутствие Наличие	FsFrfm(-)* FsFrfm*	130 131	6.1 3.27
7.21.	Fonticulus frontalis. Лобная фонтанель в виде «звезды» (передний родничок)	Отсутствие Наличие	FnFr(-)* FnFr*	132 133	3.27 6.1
7.22.	Fenestra frontalis lateralis. «Окно» в аборальной части лобной кости в области лобно-теменного шва	Отсутствие Наличие	FeFrla(-) FeFrla	134 135	9.1
7.23.	Fenestra frontalis. «Окна» в средней части лобной кости	Отсутствие Наличие	FeFr(-) FeFr	136 137	
8.	Чешуйчатая кость (Os squamosum)				
8.1.	Foramen temporale. Височное отверстие	Отсутствие Наличие Удвоенное	FTm(-) FTm FTmdu	138 139 140	9.1 6.1 9.5
8.2.	Foramen temporale accessorium anterius. Переднее дополнительное височное отверстие	Отсутствие Наличие	FTmacan(-) FTmacan	141 142	9.1
8.3.	Foramen temporale accessorium superius. Верхнее дополнительное височное отверстие	Отсутствие Наличие	FTmacsu(-) FTmacsu	143 144	9.1
8.4.	Foramen temporale accessorium inferius. Нижнее дополнительное височное отверстие	Отсутствие Наличие	FTmacif(-) FTmacif	145 146	9.1
8.5.	Foramen temporale accessorium posterius. Заднее дополнительное височное отверстие	Отсутствие Наличие	FTmacpo(-) FTmacpo	147 148	9.1
8.6.	Meatus temporalis. Височный ход	Отсутствие Наличие Удвоенный	MeTm(-) MeTm MeTmdu	149 150 151	9.5
8.7.	Foramen squamosum orbitale. Орбитальное отверстие чешуйчатой кости	Отсутствие Наличие	FSqor(-) FSqor	152 153	9.5
9.	Теменная кость (Os parietale)				
9.1.	Fenestra parietalis lateralis. Окно в области височно-теменного шва	Отсутствие Наличие	FePala(-) FePala	154 155	
9.2.	Fonticulus posterior. Фонтанель в области теменного шва (задний родничок)	Отсутствие Наличие	FnPa(-)* FnPa*	156 157	3.27
9.3.	Ossiculum interparietale. Медиальная вставочная косточка в теменном шве	Отсутствие Наличие	OcPa(-)* OcPa*	158 159	3.28
9.4.	Fragmentum mediale ossis parietalis. Обособление фрагмента теменной кости в межтеменном шве	Отсутствие Наличие	FgPame(-) FgPame	160 161	6.1

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
10.	Межтеменная кость (Os interparietale)				
10.1.	Os interparietale bipartitum. Разделение межтеменной кости швом	Отсутствие Наличие	OsIpbi(-)* OsIpbi*	162 163	3 28
10.2.	Foramen interparietale. Отверстие на межтеменной кости	Отсутствие Наличие	FIp(-) FIp	164 165	8.1
10.3.	Foramen interparietale medium. Медиальное отверстие на межтеменной кости	Отсутствие Наличие	FIPme(-)* FIPme*	166 167	8.1
10.4.	Foramen interparietale laterale. Боковое отверстие на межтеменной кости	Отсутствие Наличие	FIPla(-) FIPla	168 169	8.1
10.5.	Ossiculum parieto-interparietalis. Вставочная косточка в шве между теменной и межтеменной костями	Отсутствие Наличие	OcPalp(-) OcPalp	170 171	3 28 9.1
11.	Предчелюстная кость (Os praemaxillare)				
11.1.	Foramen praeorbitale. Предглазничное отверстие	Отсутствие Наличие Удвоенное	FPo(-) FPo FPodu	172 173 174	9.1 6.1
11.2.	Foramen praeorbitale anterius. Переднее предглазничное отверстие на боковой поверхности предчелюстной кости	Отсутствие Наличие	FPOan(-) FPOan	175 176	9.5
11.3.	Foramen praemaxillare medium. Срединное отверстие на вентральной поверхности предчелюстной кости	Отсутствие Наличие	FPMme(-)* FPMme*	177 178	9.1
11.4.	Foramen praemaxillare medium anterius. Переднее медиальное предчелюстное отверстие на вентральной поверхности	Отсутствие Наличие	FPMmean(-)* FPMmean*	179 180	9.5
11.5.	Foramen praemaxillare medium posterius. Заднее медиальное предчелюстное отверстие на вентральной поверхности	Отсутствие Наличие	FPMmepo(-)* FPMmepo*	181 182	9.1
11.6.	Foramen praemaxillare ventrale anterius. Переднее вентральное предчелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FPMvean(-) FPMvean	183 184	8.1
11.7.	Foramen praemaxillare ventrale posterius. Заднее вентральное предчелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FPMvepo(-) FPMvepo	185 186	8.1
11.8.	Foramen praemaxillare laterale anterius. Переднее боковое предчелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FPMlaan(-) FPMlaan	187 188	9.1
11.9.	Foramen praemaxillare laterale. Боковое предчелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FPMla(-) FPMla	189 190	9.1
11.10.	Foramen praemaxillare laterale posterius. Заднее боковое предчелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FPMlpo(-) FPMlpo	191 192	9.5

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
11.11	Fovea praemaxillaris. Предчелюстная ямка навентральной поверхности в области шва с верхней челюстью	Отсутствие Наличие	FvPm(-) FvPm	193 194	
12.	Верхнечелюстная кость (Maxilla)				
12.1.	Foramen maxillare zygomaticum. Верхнечелюстное отверстие на скуловом отростке	Отсутствие Наличие	FMxzm(-) FMxzm	195 196	6.1
12.2.	Foramen maxillare zygomaticum laterale. Боковое верхнечелюстное отверстие на скуловом отростке	Отсутствие Наличие	Fmxzmla(-) Fmxzmla	197 198	9.5
12.3.	Foramen maxillare zygomaticum orale. Переднее отверстие на скуловом отростке верхней челюсти	Отсутствие Наличие	Fmxzmor(-) Fmxzmor	199 200	8.1
12.4.	Foramen maxillare laterale. Боковое верхнечелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	Fmxla(-) Fmxla	201 202	9.1
12.5.	Foramen maxillare. Верхнечелюстное отверстие	Отсутствие Наличие Удвоенное	FMx(-) FMx Fmxdu	203 204 205	6.1 9.1
12.6.	Foramen maxillare palatinum anterius. Отверстие на нёбной части верхней челюсти в области первого верхнего щёчного зуба (M1)	Отсутствие Наличие	FmxPlan(-) FmxPlan	206 207	9.1
12.7.	Foramen maxillare palatinum mediale. Медиальное отверстие на нёбной части верхней челюсти	Отсутствие Наличие	FmxPlme(-) FmxPlme	208 209	
12.8.	Foramen maxillare palatinum. Отверстие на нёбной части верхней челюсти в области второго щёчного зуба (M2)	Отсутствие Наличие	FMxPI(-) FMxPI	210 211	9.1
12.9.	Fenestra maxillo-palatina. «Окно» на нёбной части верхней челюсти	Отсутствие Наличие	FeMxPa(-) FeMxPa	212 213	
12.10.	Foramen maxillare incisivum. Отверстие на вентральной поверхности верхней челюсти в латеральной части углубления большого резцового отверстия	Отсутствие Наличие	Fmxic(-) Fmxic	214 215	6.1
12.11.	Третий верхний щёчный зуб (M3)	Отсутствие Наличие	M3(-) M3(+)	216 217	6.1
12.12.	Дополнительный верхний щёчный зуб («M4»)	Отсутствие Наличие	M4(-) M4(+)	218 219	
13.	Нёбная кость (Os palatinum)				
13.1.	Foramen palatinum duplicatum. Удвоенное нёбное отверстие	Одиночное Удвоенное	Fplsi Fpldu	220 221	3.24
13.2.	Foramen palatinum minus. Малое нёбное отверстие	Отсутствие Наличие	FPlmn(-) FPlmn	222 223	3.24

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
13.3.	Margo palatinus posterior. Задний край нёбной пластинки	Не замкнут Замкнут	MgPpIolc MgPpIocn	224 225	9.1
13.4.	Coalitio palatini et maxillae. Срастание нёбной кости с верхнечелюстной	Отсутствие Наличие	CoPIMx(-)* CoPIMx*	226 227	
14.	Нижняя челюсть (Mandibula)				
14.1.	Foramen mentale accessorium anterius. Переднее дополнительное подбородочное отверстие	Отсутствие Наличие	Fmtacan(-) Fmtacan	228 229	6.1
14.2.	Foramen mentale accessorium superius. Верхнее дополнительное подбородочное отверстие	Отсутствие Наличие	Fmtacsu(-) Fmtacsu	230 231	11.1
14.3.	Foramen mentale accessorium posterius. Заднее дополнительное подбородочное отверстие	Отсутствие Наличие	Fmtacpo(-) Fmtacpo	232 233	11.1
14.4.	Foramen mentale paraincisivum. Отверстие на дорзальной поверхности рецзовой части нижней челюсти вблизи альвеолы резца	Отсутствие Наличие	Fmtrpic(-) Fmtrpic	234 235	8.1
14.5.	Foramen mentale paraincisivum laterale. Отверстие на боковой поверхности рецзовой части нижней челюсти вблизи альвеолы резца	Отсутствие Наличие	Fmtrpicla(-) Fmtrpicla	236 237	9.5
14.6.	Foramen mentale dorsale anterius. Переднее отверстие на дорзальной поверхности рецзовой части нижней челюсти	Отсутствие Наличие	Fmtdoan(-) Fmtdoan	238 239	9.8
14.7.	Foramen mentale dorsale. Отверстие на дорзальной стороне рецзовой части нижней челюсти перед альвеолой m1	Отсутствие Наличие	Fmtdo(-) Fmtdo	240 241	9.5
14.8.	Foramen mentale linguale. Отверстие на лингвальной поверхности щечной части нижней челюсти в области альвеолы первого нижнего щёчного зуба (m1)	Отсутствие Наличие	FMtlg(-) FMtlg	242 243	9.8
14.9.	Foramen mandibulae linguale. Отверстие на лингвальной поверхности нижней челюсти в области второго нижнего щёчного зуба (m2)	Отсутствие Наличие Удвоенное	FMblg(-) FMblg Fmblgdu	244 245 246	11.1 11.1

Окончание таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6
14.10.	Foramen mandibulae linguale posterius. Отверстие на лингвальной поверхности нижней челюсти в области третьего нижнего щёчного зуба (m3)	Отсутствие Наличие	Fmblgpo(-) Fmblgpo	247 248	11.1
14.11.	Foramen massetericum. Отверстие на массетерной площадке нижней челюсти выше linea obliqua	Отсутствие Наличие	FMas(-) FMas	249 250	9.1
14.12.	Foramen mandibulare articulare. Отверстие на лингвальной стороне сочленовного отростка нижней челюсти вблизи мышцелка	Отсутствие Наличие	FMbat(-) FMbat	251 252	9.5
14.13.	Foramen mandibulare accessorium superius. Верхнее дополнительное нижнечелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FMbacsu(-) FMbacsu	253 254	9.5
14.14.	Foramen mandibulare accessorium inferius. Нижнее дополнительное нижнечелюстное отверстие	Отсутствие Наличие	FMbacif(-) FMbacif	255 256	8.1
14.15.	Foramen mandibulare accessorium anterius. Переднее дополнительное нижнечелюстное отверстие, расположенное на резцовом валике	Отсутствие Наличие	FMbacan(-) FMbacan	257 258	9.5
14.16.	Foramen mandibulare accessorium posterius. Заднее дополнительное нижнечелюстное отверстие, расположенное в области сочленовно-угловой вырезки	Отсутствие Наличие	FMbacpo(-) FMbacpo	259 260	6.1 8.1
14.17.	Третий нижний щёчный зуб (m3)	Отсутствие Наличие	m3(-) m3(+)	261 262	
Посткраниальный скелет					
15.	Бедренная кость (<i>Femur</i>)				
15.1.	Foramen femoralis proximale. Отверстие на бедренной кости в области шейки	Одиночное Удвоенное	FFmpxsi FFmpxdu	263 264	6.1
15.2.	Foramen femoralis distale. Отверстие на бедренной кости в области диафиза	Отсутствие Наличие	FFmnds(-) FFmnds	265 266	6.1

Клиновидный отдел черепа грызунов изучен очень неполно и неравномерно для разных семейств. Некоторая информация имеется в сводке С.И. Огнева (1950), в книгах П.П. Гамбаряна и Н.М. Дукельской (1955), Н.Н. Воронцова (1982) по низшим хомякообразным, Н.И. Лариной с соавт. (1982) по восточноевропейской полевке. Особый интерес представляет статья Е.Г. Потаповой (1988), специально посвященная сравнительно-морфологическому исследованию клиновидного отдела черепа у представителей разных семейств грызунов. Именно на

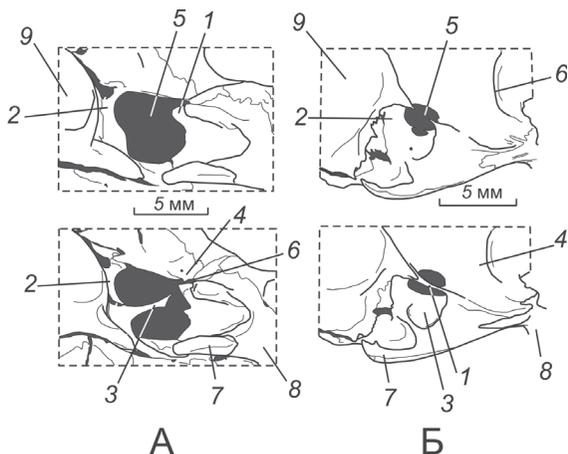


Рис. 3.11. Гомологизация элементов структуры алисфеноидного отдела черепа в области овального и круглого отверстий у морской свинки *Cavia porcellus* (А) и каролинской белки *Sciurus carolinensis* (Б) на основе рисунков из работы Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963) с изменениями (см. текст). 1 – боковая крыловидная пластинка, 2 – вентральная алисфеноидная перегородка, 3 – медиальный столбик алисфеноида, 4 – алисфеноидный столбик, 5 – *f. ovale*, 6 – *f. rotundum*, 7 – *processus pterigoideus*, 8 – зёбная кость, 9 – слуховая капсула

эту работу мы опирались при решении проблем гомологизации данных структур и отчасти – их номенклатуры.

У грызунов, как и у других млекопитающих, крылоклиновидная, или алисфеноидная пластинка, образующая боковую стенку мозговой капсулы в аборальной части глазницы, отходит от основной клиновидной кости латерально (Потапова, 1988). Она формирует алисфеноидный и поперечный каналы, по которым проходят кровеносные сосуды, образует крыловидную ямку, в которой крепится крыловидный мускул. Через отверстия алисфеноида выходят три ветви тройничного нерва (*nervus trigeminus*): глазничная (*n. ophthalmicus*) – через верхнюю глазничную щель, верхнечелюстная (*n. maxillaris*) – через круглое отверстие (*foramen rotundum*) и нижнечелюстная (*n. mandibularis*) – через овальное отверстие (*f. ovale*).

Представители разных семейств грызунов различаются по архитектонике клиновидного отдела, особенно по степени разобщенности овального и круглого отверстий. Последнее обстоятельство зависит от наличия или редукции ряда костных элементов, разделяющих эту пару отверстий и смежные с ними отверстия черепа: боковое (*foramen lacerum laterale*) и медиальное (*foramen lacerum mediale*) рваные отверстия. Часть этих элементов описана Е.Г. Потаповой, в упомянутой выше

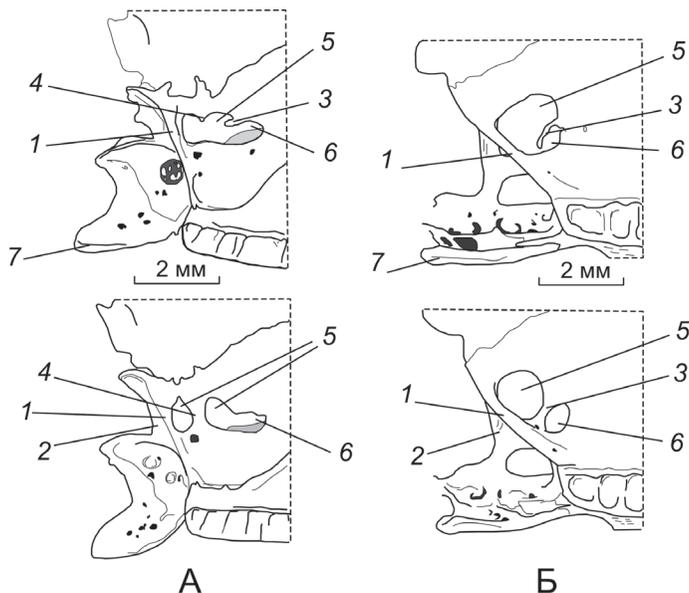


Рис. 3.12. Изменчивость структуры и гомологизация элементов алисфеноида в области овального и круглого отверстий у норвежского лемминга *Lemmus lemmus* (А) и темной полевки *Microtus agrestis* (Б) на основе рисунков из работы Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963) с изменениями (см. текст).

1 – боковая крыловидная пластинка, 2 – вентральная алисфеноидная перегородка, 3 – медиальный столбик алисфеноида, 4 – алисфеноидный столбик, 5 – *f. ovale*, 6 – *f. rotundum*, 7 – *processus pterigoideus*

работе (рис. 3.13). Прежде всего, она отмечает в пределах отряда большое разнообразие в степени развитости так называемого алисфеноидного столбика (*stylus alisphenoideus*) – костной пластинки, соединяющей вентральный и дорзальный края алисфеноида (рис. 3.13, 12). Поскольку автором в данной работе приведены только русские названия всех костных элементов, латинская номенклатура дается нами как максимально близкий по смыслу перевод названий с русского языка на латынь.

Е.Г. Потапова проводит сопоставление архитектоники клиновидного отдела миоморфных и сциуроморфных грызунов. Несмотря на то, что в нашу непосредственную задачу не входило изучение сциуроморфных грызунов, мы также просмотрели небольшие выборки пяти видов беличьих из трех подсемейств – *Sciurinae*, *Pteromyiinae* и *Marmotinae* исключительно в целях ознакомления с их морфологическими особенностями по сравнению с миоморфными грызунами. Дополнительно для сравнения были привлечены также материалы по ряду дру-

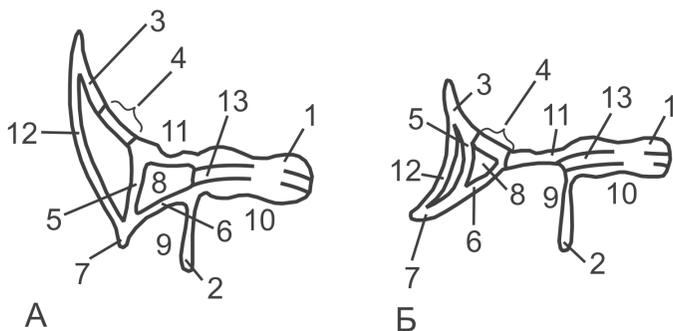


Рис. 3.13. Клиновидный отдел черепа грызунов (по: Потапова, 1988):

А – сем. *Sciuridae*; Б – подотряд *Myomorpha* (*Cricetidae*, *Muridae*).

1 – основная клиновидная кость; 2 – крыловидная пластинка основной клиновидной кости; 3 – крылоклиновидная пластинка основной клиновидной кости; 4 – отверстия для выхода нервов (овальное и круглое отверстия); 5 – передний столбик алисфеноида (боковая стенка алисфеноидного канала); 6 – дно алисфеноидного канала; 7 – боковая крыловидная пластинка; 8 – собственно алисфеноидный канал; 9 – крыловидная ямка; 10 – межкрыловидное пространство; 11 – корень алисфеноида; 12 – алисфеноидный столбик; 13 – поперечный канал основной клиновидной кости

гих семейств. Мы полагали, что такой сравнительно-морфологический подход позволит составить более полное представление об «архетипе» рассматриваемого отдела и даст возможность более надежно гомологизировать конкретные структуры у хомяковых.

По данным Е.Г. Потаповой, у беличьих алисфеноидный столбик очень хорошо развит и представляет собой довольно широкую плоскую пластинку, дорзально и орально от которой располагается круглое отверстие *f. rotundum*, вентрально и каудально – овальное отверстие *f. ovale*. У всех изученных нами представителей беличьих, включая обыкновенную белку, летягу, бурундука и два вида сусликов (большого и берингийского), алисфеноидный столбик является мощным элементом, напоминающим диагонально расположенную плоскую широкую костную «балку», как и у каролинской белки (*Sciurus carolinensis*) на рис. 3.11 (см. выше), взятом из работы Р. Берри и А. Сирля (Berry, Searle, 1963, p. 589). Не отмечено ни одного случая примеров редукции, что вполне согласуется с мнением Е.Г. Потаповой о фиксации (отсутствии полиморфизма) этого костного элемента в архетипе алисфеноидного отдела черепа большинства беличьих. Аналогичным образом фиксирован и передний столбик алисфеноида, соединяющий боковую стенку мозговой капсулы с верхнечелюстной костью и образующий боковую стенку алисфеноидного канала (рис. 3.11; рис. 3.13, 5).

В то же время для беличьих характерна относительно небольшая глубина крыловидной ямки. При этом боковая крыловидная пластинка *lamina lateralis processus pterygoidei* (рис. 3.11; рис. 3.13, 7), ограничивающая крыловидную ямку с латеральной стороны и разделяющая *f. ovale* на две части с вентральной стороны, у них представлена достаточно тонкой, изящной и склонной к редукции костной перемычкой. В качестве примера на рис. 3.11 (внизу) для каролинской белки, где это состояние обозначено как двойное овальное отверстие (*f. ovale double*), так как эта перемычка действительно делит овальное отверстие на две части с вентральной стороны. На просмотренном нами материале лишь у берингийского суслика из четырех изученных черепов только у одного она была сформирована полностью с обеих сторон и у одного – только на правой стороне черепа. У остальных экземпляров берингийского суслика и четырех других видов беличьих аборальный фрагмент этой перемычки в той или иной степени редуцирован, варьируя от сохранения остаточного элемента в виде свободно висящего костного отростка до полного отсутствия. Это состояние признака также изображено для каролинской белки (см. рис. 3.11, вверху) и обозначено как одиночное овальное отверстие (*f. ovale single*).

Внутри мозговой камеры овальное и круглое отверстия разделены костным столбиком, идущим с медиальной стороны алисфеноидного канала «параллельно» алисфеноидному столбику, расположенному латерально. Мы назвали его медиальным столбиком *stylus alisphenoideus medialis*. Этот элемент у беличьих достаточно хорошо развит, случаев его редукции на просмотренном материале не было обнаружено.

Вентральная пластинка, ограничивающая овальное отверстие с аборальной стороны и *foramen lacerum mediale* с оральной, у беличьих также очень хорошо развита и представляется фиксированной (не «склонной» к полиморфизму). Мы обозначили ее как *trabecula alisphenoidea ventralis*. Таким образом, для беличьих, по-видимому, полиморфное состояние характерно именно для аборального фрагмента боковой крыловидной пластинки, хотя, разумеется, нельзя исключить возможность обнаружения полиморфизма и других перечисленных структур при просмотре более многочисленного материала по указанным видам и тем более во всем видовом разнообразии *Sciuromorpha*.

Анализ строения клиновидного отдела в подотряде *Glirimorpha* на примере небольших выборок представителей семейства *Muoxidae* (лесной и садовой сонь) показал, что алисфеноидный столбик у них также хорошо развит, но имеет меньшую относительную ширину, что приводит к более выраженному сближению овального и круглого отверстий. Боковая крыловидная пластинка также, как правило, редуцирована.

У мышинных (сем. Muridae) алисфеноидный столбик выражен и фиксирован у *Apodemus*, *Sylvaemus*, *Mus* и *Micromys*, но отсутствует у *Rattus* и *Nesokia*, т.е. отмечена фиксация альтернативных состояний признака. Это дает основание предполагать, что при изучении большего по объему материала как в первом, так и во втором случаях возможно обнаружение таксонов, проявляющих полиморфизм.

Для песчанок (сем. Gerbillidae) родов *Meriones* и *Rombomys* также характерно наличие хорошо развитого алисфеноидного столбика, имеющего сигарообразную форму. Интересно, что у обоих видов – полуденной и большой песчанок – обнаружена практически полная редукция аборального фрагмента боковой крыловидной пластинки, так что крыловидная ямка с латеральной стороны ограничена не боковой крыловидной пластинкой, а самим алисфеноидным столбиком. При этом вентральная пластинка часто утрачивает связь с задним столбиком и непосредственно примыкает к барабанной капсуле. В наибольшей степени специфика этой группы проявляется в редукции вентральной костной пластинки, в результате чего происходит слияние овального отверстия с медиальным рваным.

У хомяковых (сем. Cricetidae) развитие рассматриваемых костных элементов изменчиво как между подсемействами, так и внутри последних. У трех изученных нами, уже на более многочисленном материале, представителей подсемейства Cricetinae – обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*) и серый хомячок (*Cricetulus migratorius*) – обнаружен развитый алисфеноидный столбик, причем ни одного случая редукции не отмечено, что позволяет предполагать фиксацию у них этого состояния (отсутствие полиморфизма). Для всех этих видов характерен отчетливый полиморфизм боковой крыловидной пластинки, хотя и выражен в разной степени: у серого хомячка она присутствует у большинства особей, случаи редукции очень редки – 2.3%; у сирийского хомяка, наоборот, этот элемент, как правило, редуцирован – 88.6%; для обыкновенного хомяка характерен полиморфизм – 73.7% «нормально» развитых и 26.3% с редукцией. Следует отметить, что у некоторых особей серого хомячка и сирийского хомяка имеется одна дополнительная, «поперечная», перегородка, названная нами *trabecula alisphenoidea transversa*, соединяющая алисфеноидный и медиальный столбики в их средней части. Кроме того, у сирийского хомяка обнаружен еще один элемент – костная перемычка, ответвляющаяся от алисфеноидного столбика и соединяющая алисфеноидный столбик и дорзальную часть медиального столбика, в результате чего происходит подразделение наружного (латерального) выхода круглого отверстия. Она названа нами «косой перегородкой» (*trabecula alisphenoidea obliqua*). Перегородка наружного выхода

круглого отверстия обнаружена также и на некоторых черепах обыкновенной летяги (*Pteromys volans*).

В подсемействе полевочных (Arvicolinae) проявляется очень большое разнообразие в строении алисфеноида. В основном это касается наличия или редукции уже перечисленных элементов, а также проявления полиморфизма некоторых других структур, не обнаруженных у рассмотренных выше таксонов. Наиболее выраженный полиморфизм костных структур в области овального и круглого отверстий отмечен нами у прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi*). Ранее этот факт уже отмечался А.Г. Васильевым (2005). У данного вида полиморфизму подвержены все пять упомянутых выше элементов: боковая крыловидная пластинка, вентральная перегородка, собственно алисфеноидный столбик, косая и поперечная перегородки. Кроме того, у прометеевой полевки при изучении выборки большого объема выявлено несколько случаев редукции медиального столбика алисфеноида, т. е. число варьирующих элементов возросло до шести.

У разных родов полевок встречаются разнообразные комбинации случаев полиморфизма и фиксации этих шести элементов в полном соответствии с законом гомологических рядов Вавилова и правилом Кренке. Однако у полевок родов *Lagurus*, *Clethrionomys*, *Alticola*, *Chionomys* и некоторых видов *Microtus* встречена еще одна костная пластинка, которая первоначально не была обнаружена нами у изученных представителей подсемейства хомячьих, как и у других семейств грызунов. Перегородка соединяет дорзальную часть медиального столбика алисфеноида с боковой крыловидной пластинкой, изменчива по размерам – от очень тонкой дугообразной перемычки у *Lagurus* и *Clethrionomys* до широкой костной пластинки, закрывающей общее углубление овального и круглого отверстий с латеральной стороны, подобно алисфеноидному столбику белчих. Это крайнее выражение состояния последнего признака отмечено нами только у одной из географических форм лемминговидной полевки, обитающей на Крайнем Севере Якутии, причем с очень высокой частотой. При более тщательном анализе мы все-таки пришли к решению о наличии у обыкновенного хомяка элемента, морфологически сходного с латеральным столбиком алисфеноида, хотя и с очень невысокой частотой. Аналогичная ситуация возникла при изучении этого элемента структуры алисфеноида у обыкновенной слепушонки. Применение для его гомологизации критериев «положения» и «специального качества» представлялось затруднительным из-за изменения взаимного положения основных элементов, в частности медиального столбика, который смещен вперед и практически прикрыт стенкой переднего столбика. В результате круглое отверстие становится практически невидимым на латеральной

поверхности алисфеноида, а латеральный столбик очень близко при-
мыкает к аборальной части переднего столбика. Лишь «выстраивание»
ряда промежуточных форм от *Ellobius* через *Chionomys* и *Lagurus* до
Clethrionomys и *Alticola* позволяет гомологизировать эти морфологи-
чески и топографически различающиеся состояния признака.

Еще одним аргументом в пользу правильности решения о гомо-
логизации данных состояний свидетельствует то, что они ни разу не
были встречены одновременно на одной стороне тела у одной особи,
т.е. тест Паттерсона на «совпадение» в данном случае дает отрицатель-
ный результат (см. главу 1, раздел 1.3). По результатам этого теста за-
мечено также, что латеральный столбик на всем изученном материале
ни разу не совпал на индивидуальном уровне ни с косой, ни с попереч-
ной перегородками. Этот факт также можно было истолковать в
пользу того, что латеральный столбик является производным состоя-
нием от одной из перегородок. Однако для подобной ситуации нам не
удалось подобрать достаточно полный ряд промежуточных форм, что-
бы показать их трансформацию из одного состояния в другое, поэтому
было принято решение на данном этапе рассматривать их как разные
структурные признаки.

Итак, с помощью сравнительно-морфологического анализа нами
установлен транзитивный полиморфизм семи костных элементов
алисфеноидного отдела черепа грызунов, которые достаточно надежно
гомологизированы у представителей всех рассмотренных таксонов
грызунов разного ранга – от видов до подотрядов. В итоге была со-
ставлена общая схема архитектоники фрагмента клиновидного отдела
в области расположения овального и круглого отверстий (рис. 3.14).
По нашему мнению, фенетическое разнообразие этого комплекса мор-
фологических структур в пределах семейства хомяковых описывается
комбинаторикой семи выделенных элементов. В наиболее полном виде
их набор представлен у протетеевой полевки (рис. 3.15).

Качественное разнообразие композиций этих элементов, реально
встреченных в выборках 41 вида и внутривидовых форм крицетин,
представлено в форме спектров их встречаемости (рис. 3.16). Для каж-
дой композиции составлена ее «фенетическая формула», представляю-
щая собой перечень номеров костных элементов, зарегистрированных
одновременно на одной стороне черепа особи (левой или правой). Циф-
ры соответствуют условным обозначениям на схеме. С другой стороны,
наиболее распространенной композицией оказалась композиция «123»,
обнаруженная у всех арвиколин, кроме настоящих и лесных леммингов
и обыкновенной слепушонки. Именно такое сочетание элементов пред-
ставляет собой «стандартное» для полевок «овальное отверстие», вклю-
чающее нормально сформированные (нередуцированные) боковую кры-

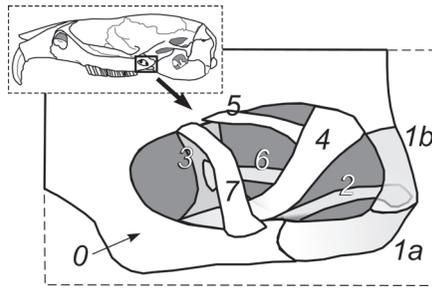


Рис. 3.14. Схема строения алисфеноида грызунов в области овального и круглого отверстий.

Структурные элементы, подверженные внутрииндивидуальной изменчивости:
 0 – боковая крыловидная пластинка алисфеноида (*Lamina lateralis processus pterygoidei* – *LmPtl*a); 1a – аборальный фрагмент боковой крыловидной пластинки *LmPtl*a (-); 1b – задний столбик алисфеноида (*Stylus alisphenoideus posterior* – *StAspo*); 2 – вентральная алисфеноидная перегородка (*Trabecula alisphenoidea ventralis* – *TbAsve*); 3 – медиальный столбик алисфеноида (*Stylus alisphenoideus medialis* – *StAsme*); 4 – собственно алисфеноидный столбик (*Stylus alisphenoideus* – *StAs*); 5 – косая алисфеноидная перегородка (*Trabecula alisphenoidea obliqua* – *TbAsob*); 6 – поперечная алисфеноидная перегородка (*Trabecula alisphenoidea transversa* – *TbAstv*); 7 – латеральный алисфеноидный столбик (*Stylus alisphenoideus lateralis* – *StAsla*)

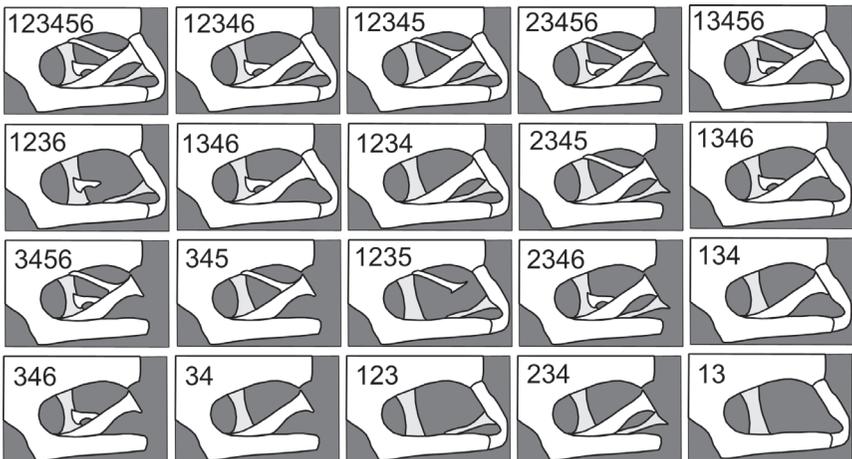


Рис. 3.15. Изменчивость композиций элементов структуры алисфеноидного отдела у протемеевой полевки. В левом верхнем углу каждого рисунка приведены цифровые формулы композиций фенотипов.

1–6 – варьирующие костные элементы в области овального и круглого отверстий

Композиция Вид	123456																													
	23456	13456	12346	12345	3456	2346	2345	1346	1345	1245	1236	1235	1234	346	345	234	145	136	134	124	123	34	14	13	12	127	137	1237	12347	
<i>P.schaposch</i>	■																													
<i>M.agrestis</i>																														
<i>M.ilaeus</i>																														
<i>M.orcadensis</i>																														
<i>M.arvalis</i>																														
<i>M.levis</i>																														
<i>M.socialis</i>																														
<i>M.gregalis</i>																														
<i>M.pennsylv.</i>																														
<i>M.transcasp.</i>																														
<i>M.oeconom.</i>																														
<i>M.middend.</i>																														
<i>M.maximow.</i>																														
<i>C.roberti</i>																														
<i>C.gud</i>																														
<i>M.juldaschi</i>																														
<i>M.j.carruth.1</i>																														
<i>M.j.carruth.2</i>																														
<i>L.brandti</i>																														
<i>M.majori</i>																														
<i>A.terrestris</i>																														
<i>C.rufocanus</i>																														
<i>C.rutilus</i>																														
<i>C.glareolus</i>																														
<i>C.gapperi</i>																														
<i>A.strelzowi</i>																														
<i>A.argentatus</i>																														
<i>A.m.macrotis</i>																														
<i>A.m.vinogr.</i>																														
<i>A.lemm.(T.)</i>																														
<i>A.lemm.(П.)</i>																														
<i>A.fetisovi</i>																														
<i>L.lagurus</i>																														
<i>O.zibethicus</i>																														
<i>D.torquatus</i>																														
<i>M.schisticol.</i>																														
<i>L.sibiricus</i>																														
<i>E.talpinus</i>																														
<i>C.cricetus</i>																														
<i>C.migrator.</i>																														
<i>M.auratus</i>																														

Рис. 3.16. Встречаемость композиций элементов структуры алисфеноидного отдела черепа в области круглого и овального отверстий у грызунов подсемейств Arvicolinae и Cricetinae. Численно преобладающие варианты строения для видов выделены более темным цветом. Обозначения элементов структуры и их изображения см. на рис. 3.14

ловидную пластинку (1), вентральную перегородку (2) и медиальный столбик алисфеноида (3), разделяющий овальное и круглое отверстия внутри мозговой камеры. Данная композиция доминирует и по частоте встречаемости (выделена более интенсивным цветом).

Неожиданным оказалось, что единственной выборкой полевок, у которой не обнаружена эта самая распространенная композиция, стала внутривидовая форма лемминговидной полевки из северной Якутии, обитающая на Хараулахском хребте (окрестности г. Тикси). Однако при специальном изучении выборки значительно большего объема, использованной для анализа популяционной изменчивости, данная композиция все-таки была обнаружена, но в единичном экземпляре.

Как можно видеть из таблицы на рис. 3.16, указанная композиция не отмечена ни у одного из изученных видов хомяков, для которых характерны сочетания «234», «1234», а для сирийского хомячка, кроме того, «2346» и «23456». Инвариантным сочетанием для хомяков является композиция «234», отличающаяся наличием нормально развитого алисфеноидного столбика и редукцией аборального фрагмента боковой крыловидной пластинки.

В свою очередь для настоящих и лесных леммингов наиболее характерны композиции «124» и «14». Это означает, что у них нормально развиты боковая крыловидная пластинка и алисфеноидный столбик при сохранении полиморфизма вентральной перегородки. Изредка у настоящих леммингов и некоторых видов *Microtus* встречается косая алисфеноидная перегородка (*Trabecula alisphenoidea obliqua* – TьAsob), обозначенная цифрой 5 (рис. 3.17).

В этой связи хотелось бы акцентировать внимание на том, что у настоящих и лесных леммингов идентификация алисфеноидного столбика и его гомологизация с одноименным элементом хомяковых или беличьих представляет нетривиальную задачу. Из-за изменения угла поворота боковой крыловидной пластинки у леммингов алисфеноидный столбик принимает почти перпендикулярное положение по отношению к плоскости зубного ряда, оставаясь при этом параллельным боковой крыловидной пластинке. Поэтому вполне возможно ошибочно принять его за медиальный столбик, который у этих форм, как правило, не выражен. В частности, в работе Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963, p. 590, Fig. 8A), где сравниваются структуры овального отверстия норвежского лемминга и темной полевки (см. рис. 3.12), у темной полевки изображены состояния (фены) медиального столбика и приводится пример его редукции.

Таксоны с полиморфным состоянием алисфеноидного столбика встречаются во всех трибах арвиколин, кроме *Ellobiini*, у которых он нами не обнаружен. Наиболее часто он встречается у прометеевой полевки (96.2%), в качестве редкого варианта – у гудаурской, рыжей и красной полевок, а также у степной и желтой пеструшек (единственный изученный нами экземпляр последнего вида имел именно эту композицию на обеих сторонах черепа). Среди полевок рода *Microtus*

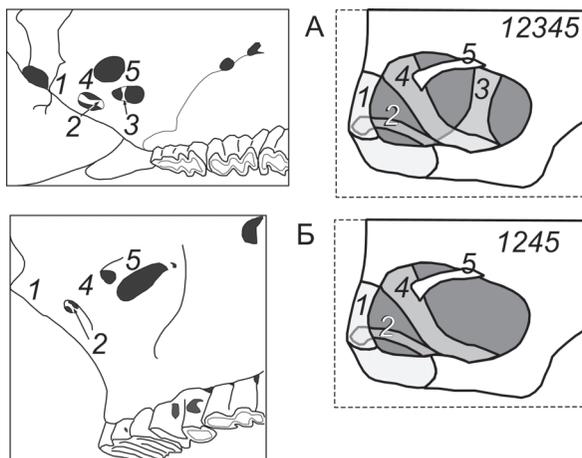


Рис. 3.17. Гомология элементов алисфеноида (1–5) у дагестанской полевки *Microtus daghestanicus* (А) и сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Б)

также выделяются несколько видов, у которых достаточно регулярно встречается алисфеноидный столбик в композиции «1234». Очень высока (82.7%) частота алисфеноидного столбика у кустарниковой полевки (рис. 3.18). На небольших сериях дагестанской и подземной полевки, имевшихся в нашем распоряжении, это сочетание также доминировало. Кроме того, довольно обычна такая композиция у полевки-экономки (рис. 3.19) и как редкий вариант встречается у обыкновенной, восточноевропейской полевки и одной из форм *Neodon*. При этом морфологически алисфеноидный столбик полевки отличается от такового хомяков и, особенно, белчих гораздо меньшей массивностью – это довольно тонкая, хрупкая костная перемычка, легко ломающаяся при очистке черепа от мягких тканей. Во всех изученных выборках нами наблюдались стадии неполного проявления, или редукции, элемента, когда выражены лишь зачаточные фрагменты. Композиция «13» отличает полевку подрода *Aschizomys*, которым вообще свойственна редукция вентральной перегородки, разделяющей овальное и медиальное рваное отверстия. И, наконец, композиции, маркированные присутствием седьмого элемента (латерального столбика), встречаются у полевки родов *Clethrionomys* и *Alticola*, степной пеструшки, а среди серых полевки – у полевки подрода *Neodon*, пенсильванской полевки и полевки-экономки. Как уже отмечалось выше, наибольшая частота и степень выраженности латерального столбика характерны для одной из форм лемминговидной полевки. При этом его внешний

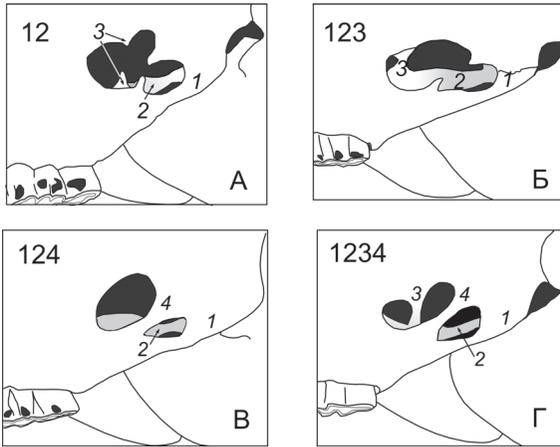


Рис. 3.18. Изменчивость строения алисфеноидного отдела в области овального (*f. ovale*) и круглого (*f. rotundum*) отверстий у кустарниковой полевки (*Microtus majori*).

1-4 – номера костных перемычек, разделяющих овальное и круглое отверстия.
 А–Г – реально встреченные композиции фенов. В левом верхнем углу каждого рисунка приведены цифровые формулы композиций фенов. На А и Б изображены примеры неполного проявления перемычек. Типичным вариантом строения является вариант строения 1234 (Г)

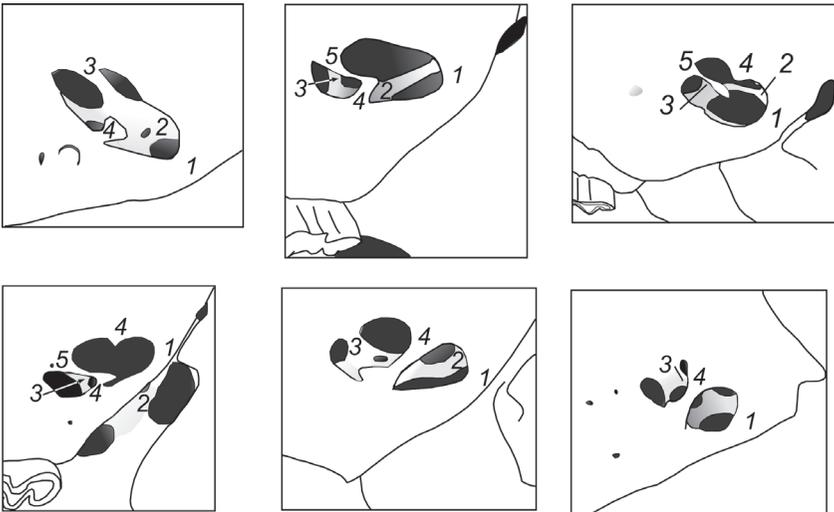


Рис. 3.19. Изменчивость структуры элементов алисфеноида (1–5) в области овального и круглого отверстий у полевки-экономки (левая сторона черепа)

вид приобретает черты конвергентного сходства с негомологичным ему «собственно» алисфеноидным столбиком хомячьих и беличьих. Нельзя исключить, что причины такого сходства могут базироваться на функциональной основе, и в данном случае данный костный элемент принимает на себя функцию ограничения этой области алисфеноида с латеральной стороны, свойственную алисфеноидному столбику. Некоторая тенденция в том же направлении к расширению данного элемента отмечена нами и у горных полевок подрода *Neodon*.

Интересно, что у водяной полевки, ондатры и копытного лемминга обнаружен только «стандартный» набор элементов «123». У некоторых видов при редукции медиального столбика овальное и круглое отверстия сливаются в одно (например, у узкочерепной полевки, полевок подрода *Neodon* и двух видов снежных полевок), образуя сочетание «12». Та же композиция возникает и у лесного лемминга при редукции алисфеноидного столбика. Этот случай примечателен тем, что наглядно демонстрирует один из путей появления гомопластического сходства. Одна и та же композиция может возникнуть в не близкородственных таксонах разными путями, но на общей морфологической (гомологической в широком смысле) основе.

Таким образом, проведенный сравнительно-морфологический анализ позволил нам решить еще одну собственно морфологическую проблему – проблему неоднозначной гомологизации овального и круглого отверстий у миоморфных грызунов вообще и у полевоцких, в частности. Как известно, по данному вопросу в литературе существовало две точки зрения. М. Диол (Deol, 1955), впервые описавший вариации в этой области черепа на примере линейных лабораторных мышей, у которых овальное и круглое отверстия довольно сближены, считал возможным анализировать их как единую морфологическую структуру, обозначив ее как «овальное отверстие», и различал его подразделение на одиночное (f. ovale single) и удвоенное (f. ovale double). В случае редукции его задней стенки М. Диол писал об «открытом» овальном отверстии (f. ovale open). Р. Берри и А. Сирль (Berry, Searle, 1963) распространили эти свойства на другие виды грызунов. Н.И. Ларина с соавт. (1982) на примере полевок, опираясь на морфологические описания С.И. Огнева (1948–1950 гг.), пришла к заключению, что у полевок все-таки имеются оба отверстия, разделенные костным столбиком, который она назвала *columna ossis alisphenoidale*. Переднее из них соответствует круглому отверстию, а заднее – овальному.

По нашим данным, вторая точка зрения более соответствует морфологическим реалиям, но также верна лишь отчасти. Ключевым моментом в процедуре гомологизации этих морфологических структур у *Muomorph* выступает наличие алисфеноидного столбика. Если он вы-

ражен, отверстие, расположенное орально и дорзально от него, гомологично круглому отверстию, а отверстие, расположенное вентрально и каудально, – овалному отверстию беличих и других млекопитающих. Эту ситуацию можно наблюдать у хомяков, домовых, лесных и полевых мышей, настоящих и лесных леммингов, прометеевой полевки, полевок подрода *Terricola*. При отсутствии алисфеноидного столбика открывается и становится доступной обозрению с латеральной (наружной) стороны внутреннее устройство рассматриваемого фрагмента алисфеноида. В связи с этим становится видимым внутренний медиальный столбик, разделяющий круглое и овальное отверстия изнутри. И в этом смысле С.И. Огнев и Н.И. Ларина совершенно справедливо писали о наличии не только овального, но и круглого отверстия у полевоцых, только речь в данном случае идет о внутреннем выходе отверстий. В тех случаях, когда у полевок редуцируется медиальный столбик, овальное и круглое отверстия полностью сливаются в одно общее. У леммингов, не имеющих медиального столбика, овальное и круглое отверстия разделены только снаружи алисфеноидным столбиком. При его редукции овальное и круглое отверстия также сливаются в одно общее, так как перегородок не остается ни внутри, ни снаружи.

Таким образом, как уже говорилось выше, один и тот же морфологический результат в разных филетических линиях достигается разными морфогенетическими путями. По-видимому, на этом примере мы видим частный случай проявления «правила аристокенеза» Осборна (Osborn, 1934), объясняющего структурное единство параллельно и независимо возникающих гомопластических сходств на основе «латентной», или «потенциальной», гомологии (Раутиан, 1988).

Процедура гомологизации, описанная выше для клиновидного отдела черепа изученных видов грызунов, была проведена нами для всех изученных морфологических структур и их вариаций для признаков, расположенных как на хондральных костях, так и на покровных. Далее кратко рассмотрим другие примеры гомологизации фенев.

Одним из признаков, который проявляет в разных таксонах как полиморфизм, так и альтернативный мономорфизм, является строение нижней части глазницы в области альвеолярного бугра, где может появляться фен *ponticulus infraorbitalis* (рис. 3.20). Этот фен представляет собой наличие костного мостика в нижней части глазницы, который формирует дорзальную стенку крыльчатого отверстия (*foramen alare*). Данная структура образована соединением выростов орального края крыла алисфеноида и верхнечелюстной кости. Нами обнаружено, что выход алисфеноидного канала в область глазницы у полевоцых (*Arvicolinae*) реализуется в двух альтернативных вариантах. В первом случае алисфеноидный канал открывается непосредственно в глазнич-

ную щель, без образования специального выходного отверстия, во втором месте его выхода смещено в вентральном направлении в область клиновидно-верхнечелюстного (сфеномаксиллярного) шва с образованием крыльного отверстия. В итоге формируется дорзальная стенка отверстия в виде костного «мостика», который соединяет оральный край переднего столбика алисфеноида с валиком альвеолярного бугра второго верхнего щечного зуба (M2) в вентрально-аборальной части глазницы (см. рис. 3.20).

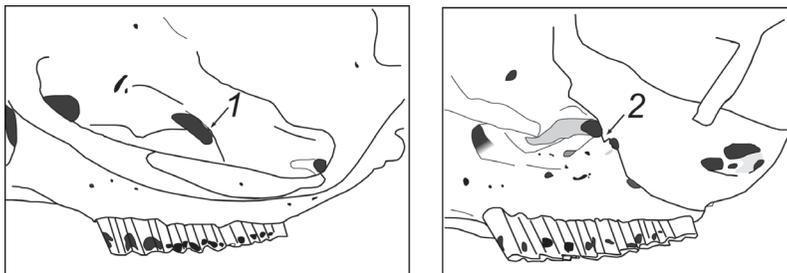


Рис. 3.20. Проявление (справа) у обыкновенной полевки *Microtus arvalis* фена *Ponticulus infraorbitalis* (PnIo) – костного мостика в нижней части глазницы в области альвеолярного бугра, образованного соединением выростов орального края крыла алисфеноида и верхнечелюстной кости (2), и отсутствие (слева) его проявления (1)

Нами обнаружено, что часто близкие внутривидовые формы и виды, причем в разных родах и трибах, могут очень резко различаться по частоте встречаемости фена *ponticulus infraorbitalis*. Так, например, у довольно большого числа видов на всем просмотренном материале данный мостик полностью отсутствует. Однако он встречен у всех видов рода *Clethrionomys*, а также обыкновенной слепушонки, копытного лемминга, прометеевой полевки и полевки Максимовича. Очень низкая частота встреч мостика у ондатры, полевки-экономки (не во всех изученных выборках) и полевки Миддендорфа. Интересная ситуация наблюдается в роде *Alticola*: у плоскочерепной, серебристой и лемминговидной полевок он полностью отсутствует, а у номинативного подвида большеухой полевки, как и у полевки Фетисова, встречается с очень высокой частотой (98.0% и 88.3% соответственно). При этом у алтайского подвида большеухой полевки *Alticola macrotis vinogradovi* фен очень редок – 3.7%. При гибридизации алтайского и забайкальского подвигов большеухой полевки, осуществленной в виварных условиях, у гибридного потомства отмечена промежуточная частота (около 50%).

У представителей обширного рода *Microtus* данный признак также распределен очень мозаично. У части видов, к которым относятся

все виды подрода *Neodon*, а также кустарниковая и узкочерепная полевки, зафиксировано альтернативное состояние признака (частота встречаемости составляет 100%). У других видов частота встречаемости *ponticulus infraorbitalis* также достаточно высока – от 75% у закаспийской полевки до 91.1% у обыкновенной и 96.4% у восточноевропейской. При этом близкородственный вид из той же группы обыкновенных полевков – илийская полевка – имеет в двух изученных выборках (природной и лабораторной) довольно низкую частоту встречаемости фена – соответственно 3.4% и 8.8%. Добавим также, что полученные в виварии ИЭРиЖ УрО РАН гибриды восточноевропейской и илийской полевков имели промежуточную по отношению к родительским формам частоту встречаемости фена – 61.3%. У темной полевки *Microtus agrestis* признак проявляет полиморфизм, встречаясь с частотой от 17.2 до 22.9%, причем при его наличии, проявляет заметную вариацию по толщине (ширине), т.е. по экспрессивности.

Среди представителей других родов *Arvicolinae* также встречаются случаи полной фиксации данного признака. Это характерно, например, для водяной полевки, степной пеструшки и двух видов рода *Chionomys*. В трибе *Lemmini* у сибирского лемминга признак не обнаружен, а у лесного лемминга его частота оказалась довольно высокой (более 90%). В то же время у изученных нами видов хомячьих этот фен практически почти отсутствует и, только у серого хомячка он отмечен с частотой встречаемости 2.3%.

В настоящее время мы затрудняемся объяснить такую мозаичность проявления данной структуры у близких таксонов. Если обратить внимание на географическое положение ареалов видов и форм, имеющих и не имеющих *ponticulus infraorbitalis*, то, за немногими исключениями, оказывается, что таксоны с «восточными» ареалами и пришедшие с востока обычно имеют его, а у «западных», напротив, он достаточно часто не встречается. Ю.В. Чайковский (1990) вслед за А.А. Любищевым называл подобные явления географическим «стилем» в морфологии, приводя в качестве примера случаи частых встреч животных, способных к планирующему полету, но из разных в систематическом отношении таксонов в Юго-Восточной Азии, которые лишь изредка встречаются в других регионах. Не исключено, что и в нашем случае наблюдаются «восточный» и «западный» стили в появлении данного фена.

Определенный интерес представляют характерные вырезки овального отверстия. Вырезка дорзального края овального отверстия – *Incisura dorsalis foraminis ovalis* (Icdo) наиболее ярко выражена у полевков изученных видов рода *Chionomys* и практически является диагностическим признаком подрода (рис. 3.21). Однако с небольшой частотой

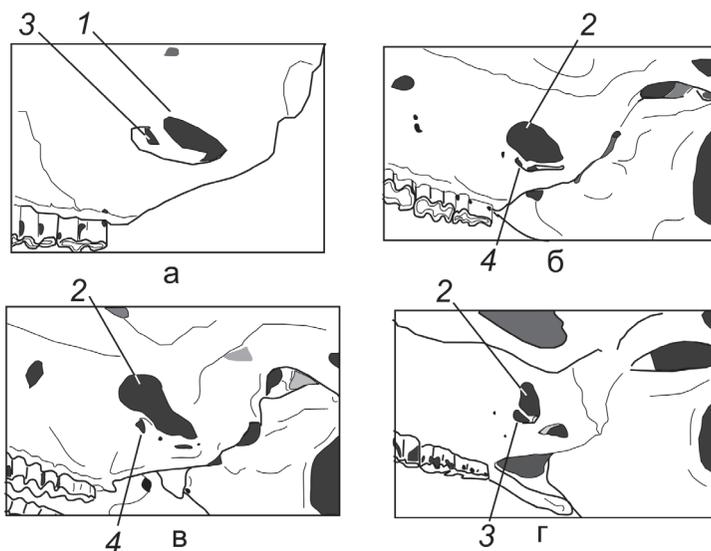


Рис. 3.21. Изменчивость дорзального края овального отверстия и выраженности круглого отверстия у гудаурской полевки *Chionomys gud* (а–б), полевки Роберта *Chionomys roberti* (в) и кустарниковой полевки *Microtus (Terricola) majori* (г).

Фены: 1 – отсутствие вырезки дорзального края овального отверстия – *Icdo(-)*; 2 – наличие вырезки – *Icdo*; 3 – нормальное состояние круглого отверстия – *FRtn*; 4 – редукция круглого отверстия – *FRtmn*

она встречается также и у темной, закаспийской, монгольской и афганской полевков, что позволило нам рассматривать ее как неметрический признак и использовать в общем сравнительно-фенетическом анализе.

Одновременно с развитием дорзальной вырезки овального отверстия у снежных полевков происходит смещение медиального столбика *stylus alisphenoides medialis* в оральном направлении и сокращение видимой снаружи части круглого отверстия. Эта ситуация классифицировалась нами как «уменьшение круглого отверстия» – *foramen rotundum minutum (FRtmn)*. Помимо снежных полевков, со средней частотой фен встречается у кустарниковой полевки и степной пеструшки, а с низкими частотами – у копытного лемминга, полевки Брандта и горных полевков подрода *Neodon*.

Вырезка вентрального края овального отверстия, ориентированная в медиальном направлении, – *Incisura ventralis foraminis ovalis (Icve)* – в основном распространена у представителей трибы *Arvicolini*, где наиболее часто встречается у полевки-экономки, полевки Максимовича, закаспийской, малоазийской и пенсильванской полевков (рис. 3.22) и с несколько

меньшей частотой – у гудаурской и кустарниковой полевок. Однако в виде редкой вариации эта вырезка обнаружена у красно-серой полевки и копытного лемминга.

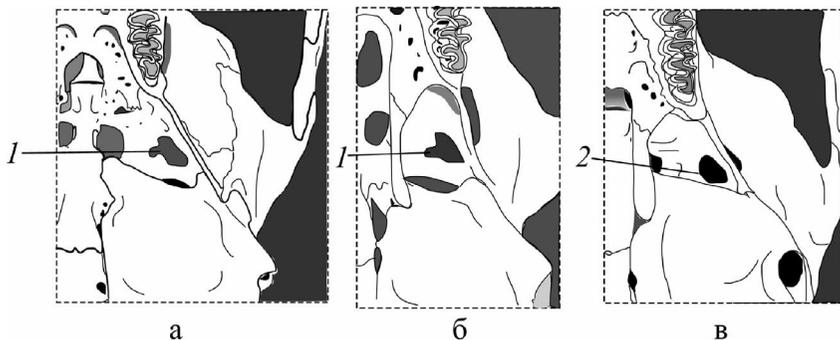


Рис. 3.22. Изменчивость вентрального края овального отверстия на примере полевки-экономки (а), полевки Роберта (б) и закаспийской полевки (в). Фены: 1 – вырезка вентрального края foramen ovale – *Icve*; 2 – нормальный край *f. ovale* – *Icve(-)*

На крылоклиновидной кости имеется довольно много варьирующих по проявлению отверстий с относительно постоянной локализацией у разных видов и тем самым довольно надежно гомологизируемых по «критерию положения». Данная серия отверстий, сопровождающих овальное и круглое отверстия, имеет практически «сквозное» распространение на всем изученном нами множестве таксонов с довольно широким диапазоном варьирования частот встречаемости. Для таких широко распространенных фенов отдельные случаи их полного отсутствия в конкретных выборках, по нашему мнению, могут быть отнесены на счет причин, связанных со случайностью выборки.

К категории широко распространенных фенов относятся: отверстие в основании медиального столбика алисфеноида (*Foramen columellatum*), верхнее (*Foramen rotundum accessorium superius*), переднее (*Foramen rotundum accessorium anterius*) и одно из нижних (*Foramen rotundum accessorium inferius I*) отверстий, сопровождающих круглое отверстие (*Foramen rotundum*), а также одно из отверстий (*Foramen ovale accessorium posterius I*), сопровождающих овальное в области заднего столбика. Отверстие, расположенное несколько дорзальнее предыдущего (*Foramen ovale accessorium posterius II*), оказалось специфичным только для плоскочерепной полевки, у которой его частота довольно высока. Из всех других изученных таксонов, кроме лемминговидной полевки (вида из того же рода *Alticola*), этот фен не встречен.

Одно из этой группы отверстий, названное нами Foramen ovale accessorium superius (FOvacsu), имеет явно преимущественное распространение, как и наиболее оформленное фенотипическое (морфологическое) выражение, у представителей крицетин (рис. 3.23). На основании применения критерия положения мы считаем, что именно этот фен встречается также и у довольно большого числа видов арвиколин, хотя его фенотипическое выражение («специфическое качество») несколько отличается. Так, если у хомяков это довольно крупное отверстие, то у полевоочьих оно достаточно мелкое по размерам. При этом у одного из видов полевок – *Alticola fetisovi* – как величина отверстия, так и его частота приближаются к уровню, характерному для хомяковых.

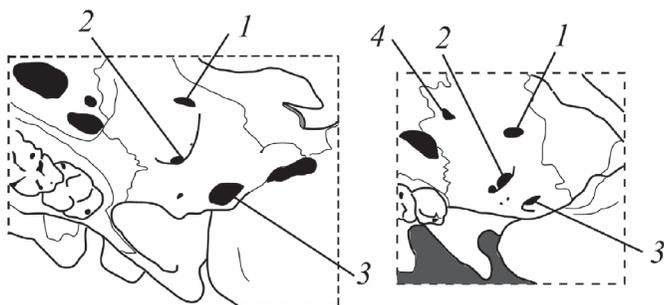


Рис. 3.23. Отверстия в области foramen ovale у сирийского хомяка *Mesocricetus auratus* и серого хомячка *Cricelutis migratorius*.
 1 – верхнее сопровождающее отверстие f. ovale (FOvacsu); 2 – f. rotundum;
 3 – f. ovale; 4 – дорзальное алисфеноидное отверстие (FASdo)

Специфичным только для всех трех видов хомяков оказалось одно из отверстий клиновидной кости - дорзальное алисфеноидное отверстие - FASdo (рис. 3.23, 4), хотя ни у одного из них частота его не достигает 100%. Данное отверстие присутствовало также на всех изученных нами черепах беличьих и соневых и было отмечено Дж. Хиллом (Hill, 1935) как "клинолобное" отверстие (foramen sphenofrontale) при описании краниальных отверстий грызунов. У видов подсемейства Arvicolinae, даже в качестве очень редкой aberrации, оно нами не обнаружено.

На вентральной поверхности тела основной клиновидной кости имеются медиальное и латерально расположенные отверстия, а также медиальная фонтанель. Парные латеральные отверстия встречаются с той или иной частотой у большинства изученных таксонов, достигая наибольшей частоты встречаемости у серого хомячка. Медиальное отверстие основной клиновидной кости (Foramen basisphenoidale

medium), отмеченное еще в работах на линейных мышах (Диол, Сирль и Берри) в целом распространено более ограниченно и его частота встречаемости меньше. Хотя у таких видов, как водяная полевка и сибирский лемминг, отмечено наличие этого фена у трети особей.

Признак – окнообразная округлая фотанель на вентральной поверхности базисфеноида (*Fenestra basisphenodalis*) интересен тем, что встречается у малого числа видов: у прометеевой полевки и нескольких видов полевок родов *Alticola* и *Clethrionomys*, а также у *Lemmus sibiricus* и *Mesocricetus auratus*, причем с небольшой частотой (рис. 3.24). Однако он, по-видимому, является фиксированным признаком у обыкновенного хомяка (по крайней мере, в изученной нами оренбургской популяции его частота составила 100%). В данном случае мы имеем еще один типичный пример проявления правила Кренке.

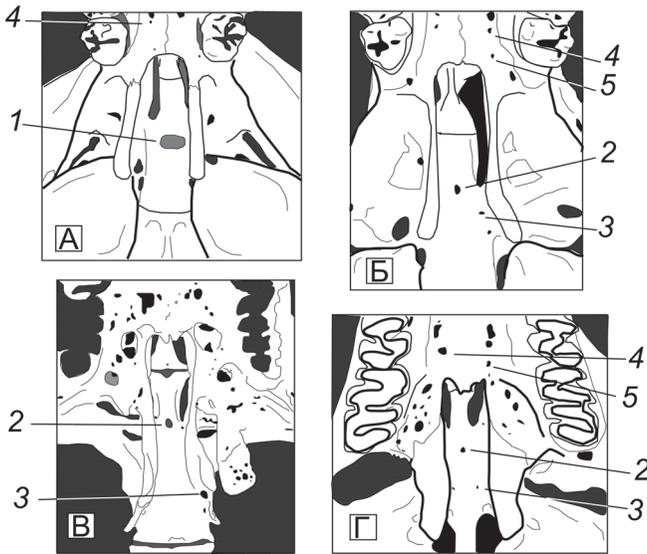


Рис. 3.24. Гомологичные фены основной клиновидной и небной костей на примере обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* (А), серого хомячка *Cricetulus migratorius* (Б), копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (В) и лесного лемминга *Myopus schisticolor* (Г).

Фены: 1 – окно на вентральной стороне основной клиновидной кости – *fenestra basisphenodalis* (FeBs); 2, 3 – отверстия на вентральной поверхности основной клиновидной кости: 2 – наличие медиального – *foramen basisphenoidale medium* (FBsme), 3 – наличие бокового – *f. basisphenoidale laterale* (FBsla); 4, 5 – отверстия на небной кости: 4 – удвоенное небное отверстие – *foramen palatinum duplicatum* (FPldu), 5 – наличие малого небного – *f. palatinum minus* (FPlmn)

Начиная с работ английских генетиков Диола, Грюнеберга и Берри, на передней клиновидной кости линейных мышей известно варьирование переднего *radix praeorbiticus* и, особенно, заднего *radix metorbiticus* корешков, окружающих зрительное отверстие *foramen orbiticum*, однако нам удалось эффективно использовать этот признак только на лабораторных линейных мышах. На музейном материале и выборках, собранных в полевых условиях, эти хрупкие структуры сохраняются весьма фрагментарно, поэтому выполнить их сквозную классификацию для всех изученных нами таксонов оказалось практически невозможным.

На основной части затылочной кости традиционно учитывается вариация числа отверстий для прохождения подъязычного нерва (*nervus hypoglossus*). В пределах рассматриваемого множества таксонов были встречены несколько состояний признака – от одного до четырех отверстий. Мы рассматривали их как относительно независимые пороговые признаки, не распределяя вариации по классам, а разделяя альтернативные состояния. Так, удвоенным состоянием считали такие, когда проявилось больше одного отверстия, т.е. сюда вошли и все те, которые имели три и четыре отверстия. Аналогично вариант утроенного отверстия включает учетверенное. Тем самым мы старались исключить непосредственную дополнителность состояний, которая привела бы к отрицательной корреляции между ними. Учет умноженных состояний подъязычного отверстия был важен, так как именно они выделяют трибу *Clethrionomyini* (в объеме И.М. Громова). При чем наибольшей частотой утроенного подъязычного отверстия резко выделяется один из видов высокогорных полевок *Alticola fetisovi*.

На примере подъязычных отверстий можно наиболее наглядно продемонстрировать, что собственно черепные отверстия в определенной мере являются вторичными признаками, отражающими особенности архитектоники сосудистой и нервной систем. Умножение отверстий, по-видимому, происходит вследствие сдвига точек разветвления (узлов) пучков нервных волокон подъязычного нерва (*nervus hypoglossus*) внутрь черепа относительно дорзальной (внутренней) поверхности основной затылочной кости – «дна черепа». На рис. 3.25 представлена модель, позволяющая описать разнообразие вариантов строения *foramen nervi hypoglossi*.

Согласно этой модели, в случае, если разветвление нерва происходит после его выхода из черепной коробки, мы видим одно отверстие в черепе, а если ветвление происходит до выхода нерва, то таких отверстий может быть несколько, соответственно могут встречаться варианты с 2, 3 и даже 4 отверстиями. Модель отражает наиболее вероятные пути ветвления нерва. Возможно, что наблюдаемое разнообра-

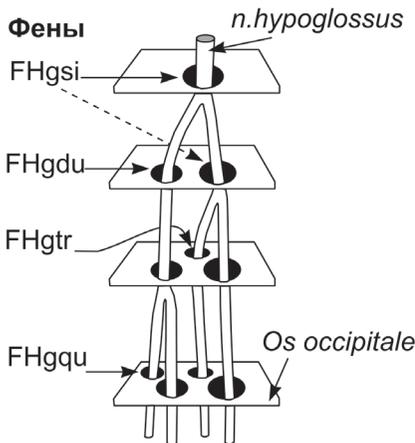


Рис. 3.25. Модель фенетического ряда последовательного усложнения структуры ветвления подъязычного нерва (*n. hypoglossus*), отраженного в строении подъязычного отверстия (*f. n. hypoglossi*) на затылочной кости (*os occipitale*) большеухой полевки (*Alticola macrotis*). Фены строения подъязычного отверстия: FHgsi – одиночное; FHgdu – удвоенное; FHgtr – утроенное; FHgqu – учетверенное

зие фенев (FHgsi, FHgdu, FHgtr, FHgqu) зависит от разной высоты черепа или разной толщины самой костной пластинки в месте прохождения нерва. Практически у всех изученных видов встречается боковое подъязычное отверстие Foramen nervi hypoglossi laterale.

Представляет интерес рассмотреть проявление особого фена, представляющего собой окнообразное «выпадение» фрагмента сосцевидной части каменистой кости – fenestra mastoidea (FeMs). Этот вариант строения показан на рис. 3.26 для *Cricetulus migratorius*, *Clethrionomys rufocanus*, *Alticola strelzowi* и *Micromys minutus*. У последнего вида по данным Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963), этот фен фиксирован, т.е. составляет 100%. Берри и Сирль в англоязычной транскрипции называют его «fenestra flocculi». По нашим данным, этот фен не встречен у представителей трибы Arvicolini, но часто проявляется у Clethrionomyini (по: Громов, Поляков, 1977) в родах *Clethrionomys* и *Alticola* и у всех изученных нами Cricetinae. Берри и Сирль также обнаруживали этот фен с высокой частотой у белонного хомячка (*Peromyscus maniculatus*), а нами он был обнаружен с частотой (26%) в выборке *Ondatra zibethicus* и в качестве очень редкого варианта (3.8%) у прометеевой полевки *Prometheomys schaposchnikovi*. Таким образом, можно предположить, что данный фен сохраняет у ряда представителей Arvicolinae черты, характерные для анцестральных форм, еще близких к древним Cricetinae. Изредка обнаруживается удвоение окнообразного выпадения фрагмента кости на больших сериях черепов у линейных мышей СВА, а также у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). С низкой частотой мы обнаружили этот вариант строения у красносерой и серебристой полевков, а также у сирийского хомяка.

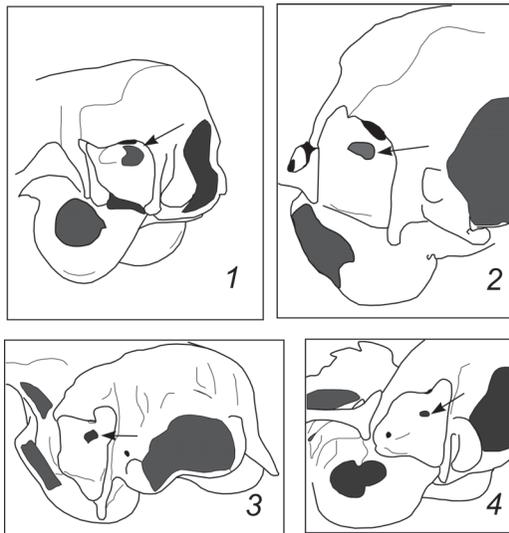


Рис. 3.26. Гомология фена *Fenestra mastoidea* (FeMs) – окно на сосцевидной части каменистой кости у грызунов разных семейств и подсемейств: 1 – мышь-малютка *Microtus minutus* (сем. Muridae); 2 – серый хомячок *Cricetulus migratorius* (подсем. Cricetinae); 3 – красно-серая полевка *Clethrionomys rufocanus*; 4 – плоскочерепная полевка *Alticola strelzowi* (подсем. Arvicolinae). У Берри и Сизла (Berry, Searle, 1963, Fig. 6) фен описан для *Peromyscus maniculatus* (сем. Sigmodontidae) и *Microtus minutus* и назван в англоязычной форме – «fenestra flocculi»

На покровных костях черепа нам также удалось гомологизировать большинство признаков. Прежде всего, к ним относится целый ряд отверстий на лобной кости. Кроме того, у нескольких видов обнаружены так называемые «роднички» – остающиеся не окостеневшими участки стыка парных лобных и парных теменных костей (передний родничок), а также в области контакта парных теменных костей с непарной межтеменной костью (задний родничок). Нам представляется, что передний родничок *Fonticulus frontalis* может быть гомологичен так называемой звездообразной лобной фонтанели, описанной для линейных мышей (Deol, Truslove, 1957; Васильев и др. 1986). Оказалось, что эти состояния (фены) с довольно высокой частотой (около 30%) встречаются также у копытного лемминга и степной пеструшки (рис. 3.27), а также изредка могут быть обнаружены у сирийского хомяка и некоторых видов серых полевок. У этих же видов обнаружен и задний родничок *Fonticulus posterior*. Как известно, у линейных мышей описано так называемое веретеновидное расширение лобного шва (Deol, Truslove, 1957; Васильев и

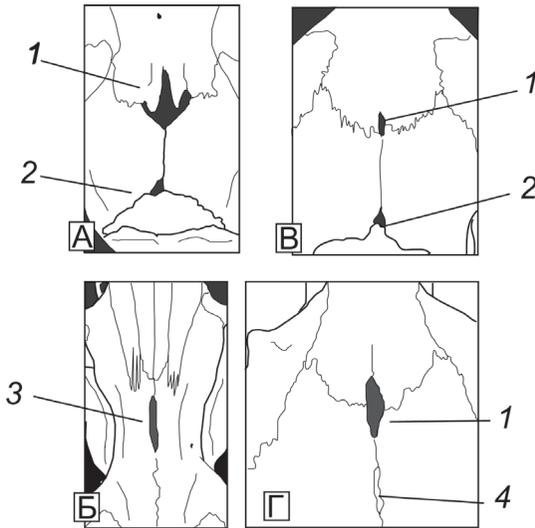


Рис. 3.27. Гомологичные фены:

1 - *FnFr** (*Fonticulus frontalis*) - наличие лобной фонтанели (передний "родничок"),
 2 - *FnPa** (*Fonticulus parietalis*) - наличие теменной фонтанели в области теменного шва (задний "родничок"), 3 - веретенновидное расширение межлобного шва - *FsFrfm* (*Fissura frontalis fusiformis*), 4 - *OcIfpo* (*Ossiculum interfrontale posterius*) - вставочная межлобная кость в аборальной части лобного шва у *Mesocricetus auratus* (А-Б), *Dicrostonyx torquatus* (В), *Lagurus lagurus* (Г)

др. 1986). Этот фен также обнаружен нами с небольшой частотой у степной пеструшки и у всех видов хомяков, причем у *Mesocricetus auratus* он оказался фиксированным (см. рис. 3.27).

Отмечена также тенденция появления дополнительных костных элементов в виде вставочных шовных косточек. Наиболее известно развитие межлобной кости у многих инбредных линий лабораторных мышей *Mus musculus*. Однако этот признак оказался очень редким и, помимо домашней мыши, встречен только у двух видов – пашенной и восточноевропейской полевки в качестве редкого варианта (5 – 6%). В то же время обнаружены и другие варианты вставочных косточек. Одна из них *Ossiculum intercalare sutura parietalis* расположена в шве между теменными костями. Этот дополнительный костный элемент с наибольшей частотой (более 30%) встречен нами у одного из видов-двойников обыкновенных полевок – *Microtus levis*.

При этом вставочная косточка может быть сдвинута к переднему или заднему концу среднего шва, а также располагаться в его средней части. И, наконец, были встречены особи, у которых эта косточка простиралась на всю длину шва. Примеры показаны на рис. 3.28.

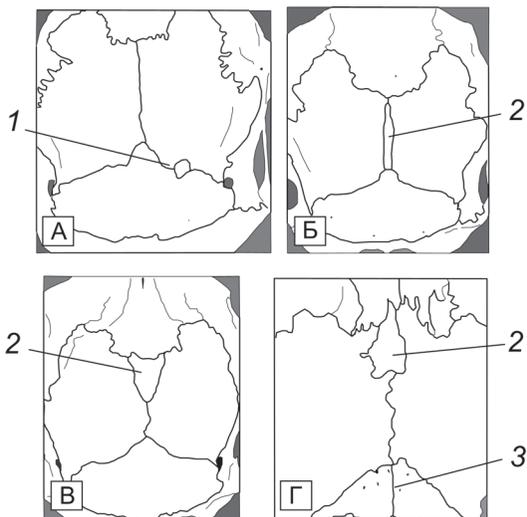


Рис. 3.28. Фены покровных костей крыши черепа у восточноевропейской полевки *Microtus levis* (А–В) и обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* (Г): 1 – *OcPaIp* (*Ossiculum intercalare parietointerparietalis*) – вставочная косточка в теменно-межтеменном шве; 2 – *OcPa* (*Ossiculum suturapatietalis intercalare*) – вставочная косточка в теменном шве; 3 – *OsIpbi* (*Os interparietale bipartitum*) – разделение межтеменной кости швом

Гомологичные шовные косточки примерно с также часты у обыкновенного хомяка. Изредка они встречаются и у других видов крицетид, причем без какой-либо связи с принадлежностью к определенным трибам. У той же восточноевропейской полевки обнаружены парные интеркалярные косточки в шве между теменными и межтеменной костями, иногда представленные асимметрично (см. рис. 3.28). Эти фены также с низкой частотой были встречены и у ряда других видов.

Довольно распространенным явлением оказалось подразделение межтеменной кости дополнительным медиальным швом. Эта вариация встречена нами у 8 видов крицетид, причем у прометеевой полевки более половины особей имеют подразделенную межтеменную кость. У двух изученных нами черепов *Nesokia indica* межтеменная кость была подразделена двумя дополнительными швами на три фрагмента.

Далее мы считаем необходимым остановиться на гомологизации височных отверстий у представителей двух изученных нами подсемейств. Руководствуясь «критерием положения», мы предположили, что височное отверстие крицетин, расположенное ближе к оральному краю чешуйчатой кости, трудно поставить в соответствие (гомологизи-

ровать) височному отверстию арвиколин, у которых оно расположено ближе к аборальному краю этой кости. При более тщательном анализе как у полевок, так и у хомяков были обнаружены случаи «совпадения», т.е. одновременного обнаружения на одной из сторон черепа и переднего и заднего височных отверстий. Таким образом, «тест на совпадение» (см. раздел 1.3) оказался положительным, а это означает, что данные структурные элементы следует считать разными неметрическими признаками. На основании этого анализа височное отверстие полевоцких рассматривалось нами как собственно височное отверстие – *Foramen temporale*, а височное отверстие хомяковых как переднее височное отверстие – *Foramen temporale accessorium anterius*. При этом лишь у сирийского хомяка было обнаружено только переднее височное отверстие. У двух других видов хомяков, как и у разных видов полевоцких, встречаются разнообразные варианты комбинаций проявления этих фенев.

3.2.2. Каталогизация неметрических признаков грызунов

Таким образом, решив ряд проблем, связанных с гомологизацией состояний неметрических признаков (фенев) у разных видов грызунов, можно приступить к составлению их общего рабочего каталога. К сожалению, до настоящего времени общепринятой латинской номенклатуры для неметрических признаков не существует. В англоязычной литературе обычно используется латинизированная английская номенклатура. Русскоязычные авторы, как правило, прибегают к комбинированному подходу, сочетающему использование общепринятых латинских названий костных элементов (отверстий, фонтанелей, отростков) с уточняющими анатомическими терминами на латинском языке для описания состояния структуры-признака или ее локализации. При таком подходе к описанию признаков и их состояний – фенев, происходит применение все тех же критериев гомологизации: «критерия специального качества» (наличие – отсутствие, нормальное развитие – редукция, одиночный – умноженный и др.) и «критерия положения», т.е. топографической «привязки» к базовым морфологическим структурам (отделам и «областям» черепа, или отдельным костям). Мы пошли по второму пути, руководствуясь общими принципами построения каталога фенев, ранее предложенными Н.И. Лариной и И.В. Ереминой (1988) и уже апробированными нами (Васильев и др., 2000).

Описание признаков проведено дифференцированно для различных костей: сначала перечислены хондральные кости, затем – покровные (табл. 3.1). Признакам даны полные латинские названия и краткие пояснения локализации соответствующих морфоструктур. На основе латинских названий составлены сокращенные условные буквенные

обозначения (коды), которые включают аббревиатуру слов названия признака с добавлением окончания для обозначения состояний – фенов. Поскольку в большинстве случаев набор состояний повторяется у разных признаков, то перевод их латинских эквивалентов в таблице не приводится. В случае наличия признака (нормального развития морфоструктуры) название фена совпадает с названием признака.

Для других состояний нами приняты следующие сокращенные окончания: если морфоструктура редуцирована или отсутствует, добавляется окончание – (-), представлена в единственном числе (одиночная) – si (simplex), удвоена – du (duplicatus), утроена – tr (triplicatus), «учетверена» – qu (quadruplicatus), умножена – mx (multiplex). В дальнейшем в таблицах и на рисунках в разных разделах работы будут фигурировать только коды фенов. Звездочками помечены унитарные медиальные признаки, расположенные вдоль оси симметрии тела (черепа). В последней графе таблицы даются ссылки на рисунки и фотографии, на которых изображены соответствующие фены. Каталог содержит описание более 100 признаков, обнаруженных при изучении представителей сем. Cricetidae.

Принцип построения каталога позволяет расширять и дополнять его новыми признаками и фенами при дальнейших морфологических и фенетических исследованиях грызунов. В связи с этим в каталог включены признаки, изученные нами у линейных мышей, куда вошли признаки строения не только черепа, но и бедренной кости. Кроме того, в него были добавлены некоторые признаки, обнаруженные при изучении природных популяций домового мыши *Mus musculus*, а также популяций малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis*, не использовавшиеся нами при сравнительно-фенетическом анализе хомяковых. Общее число описанных гомологичных признаков составило 126, а их состояний – фенов – 266. Для сравнительно-фенетического анализа видов Cricetidae было отобрано 107 признаков, для всех изученных внутривидовых форм и видов грызунов были найдены, идентифицированы и гомологизированы в целом более 2500 фенов – дискретных устойчивых состояний неметрических признаков скелета. Основными моделями для проведения мерономического анализа послужили 46 выборок, представляющих 39 видов, из которых 36 относятся к подсемейству Arvicolinae, а в качестве внешней группы использованы три вида подсемейства Cricetinae: обыкновенный хомяк, сирийский хомяк и серый хомячок, относящиеся к разным родам (Приложение, табл. 3.2). Часть политипических видов представлена, как уже отмечалось, дифференцированными внутривидовыми формами. Это узкочерепная полевка, полевка-экономка, закаспийская и илийская, памирская и лемминговидная полевки.

Для оценки качественного фенетического разнообразия таксонов провели анализ характера распределения фенов, кодированных цифрами «0» и «1», 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. Метод позволяет обеспечить ассоциацию матрицы по строкам (таксонам) и колонкам (признакам). Процедура сериации обеспечивает реорганизацию расстановки данных в матрице таким образом, что проявление признаков концентрируется вдоль диагонали матрицы настолько это возможно осуществить. Разработаны два алгоритма оптимизации данных: ограниченный условиями (constrained) и не ограниченный условиями (unconstrained). В первом случае только строчные данные – данные по таксонам – подвергаются свободной реаранжировке и свободно перемещаются, при втором способе нефиксированной сериации как строчные данные по таксонам, так и данные по столбцам, т.е. по признакам, свободно могут перемещаться в соответствии с требованиями алгоритма. В нашей работе мы применяли второй способ для оценки возможной «зонированности» таксонов по проявлению альтернативных признаков. Результаты этой процедуры отражены на рис. 3.29.

Как видно из рисунка, распределение фенов по таксонам и зависящее от него распределение таксонов по представленности фенов оказалось не случайным. В центральной части рисунка на представленном спектре проявлений признаков встречены только 8 гомологичных фенов, которые имеются у всех изученных видов грызунов: FFr, FPldu, FMxzm, FHgdu, FIp, FMxla, FRtacan, FPlmn, а также отсутствующие только у одного вида: FMxzmor, FMas, FIpla, FBsla, FPoan. Эти вариации признаков топологически достаточно широко разбросаны по костям черепа и расположены на лобной, нёбной, верхнечелюстной, предчелюстной, межтеменной, затылочной, основной клиновидной костях и нижней челюсти. Другие фены и признаки встречаются крайне редко и характеризуют всего несколько таксонов. Например, главным образом у снежных полевок *Chionomys* встречается характерная вырезка дорзального края овального отверстия *Incisura dorsalis foraminis ovalis* (Icdo), которая встречена также у *Microtus agrestis* и *Microtus transcaspicus* как очень редкий фен. Специфичным для *Ellobius talpinus* является *Fenestra maxillopalatina* – окнообразное истончение нёбной кости (FeMxPa), формирующееся при приближении альвеолярной части верхних резцов к нёбной пластинке. Особое положение на представленной диаграмме имеют такие фены, альтернатива которых является широко распространенной для большинства изученных видов, а появление данного фена – довольно редким: *Fenestra parietalis lateralis* – окно в области височно-теменного шва, *Foramen*

basisphenoidale medium – срединное отверстие на основной клиновидной кости. Отсутствие проявления этих фенев является нормой для большинства таксонов. Фен – задний родничок *Fonticulus posterior* – фонтанель в области теменного шва встречен только у четырех таксонов: *Microtus ilaeus*, *Lagurus lagurus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Mesocricetus auratus*. Это очень редкий гомологичный фен, но на дополнительно изученном материале возможно его проявление и у большего числа видов.

Часть признаков и их фенев специфичны для родов или триб. Например, *Foramen columellatum duplicatum* – удвоенное отверстие в основании медиального алисфеноидного столбика (*StAsme*) с латеральной стороны, которое просматривается в общем углублении овального и круглого отверстий. Оно встречено у большинства видов рода *Alticola* и нехарактерно для других родов. Фен *Fenestra mastoidea* – окно на сосцевидной части каменистой кости – не встречен у представителей трибы *Arvicolini*. Такие фены как *FTmacsu*, *FRtan*, *FeFrla*, *Icve*, *StAsme(-)*, напротив, характерны для этой трибы, но не обнаружены у других таксонов. На диаграмме хорошо прослеживается совершенно отчетливый тренд смещения встречаемости фенев 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 (2006). При чтении колонки названий видов сверху вниз видно, что виды разных триб следуют одна за другой: *Arvicolini*, *Lemmini*, *Ellobini*, *Prometheomyini*, с очень небольшим наложением друг на друга, которое можно отнести на счет случайных причин, что, на наш взгляд, неизбежно при сопоставлении такого большого массива данных. При этом изученные виды и внутривидовые формы «выстроились» в определенном порядке: снизу – более древние формы: хомяки, прометеяева полевка, лемминги, а вверху – эволюционно продвинутые: представители трибы *Arvicolini*. По частотной наполненности того же спектра фенев у изученных таксонов установлено, что те фены, которые являются общими для всех изученных видов, в большинстве случаев имеют и максимальную частоту встречаемости.

На наш взгляд, выявленная закономерность в качественном и количественном фенетическом разнообразии 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 с использованием других количественных методов анализа встречаемости фенев.

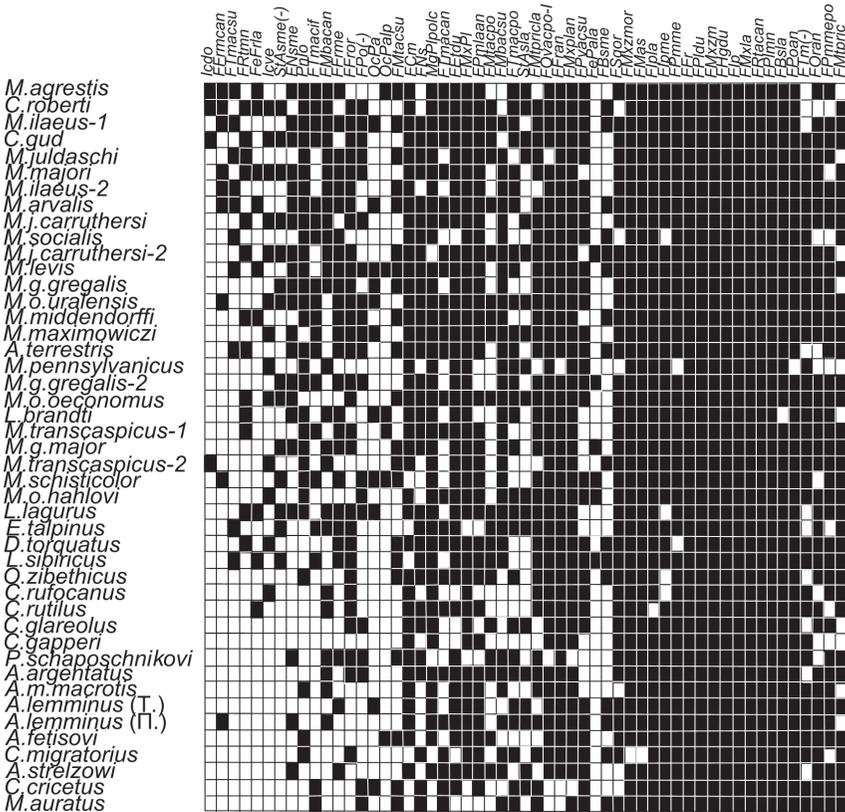
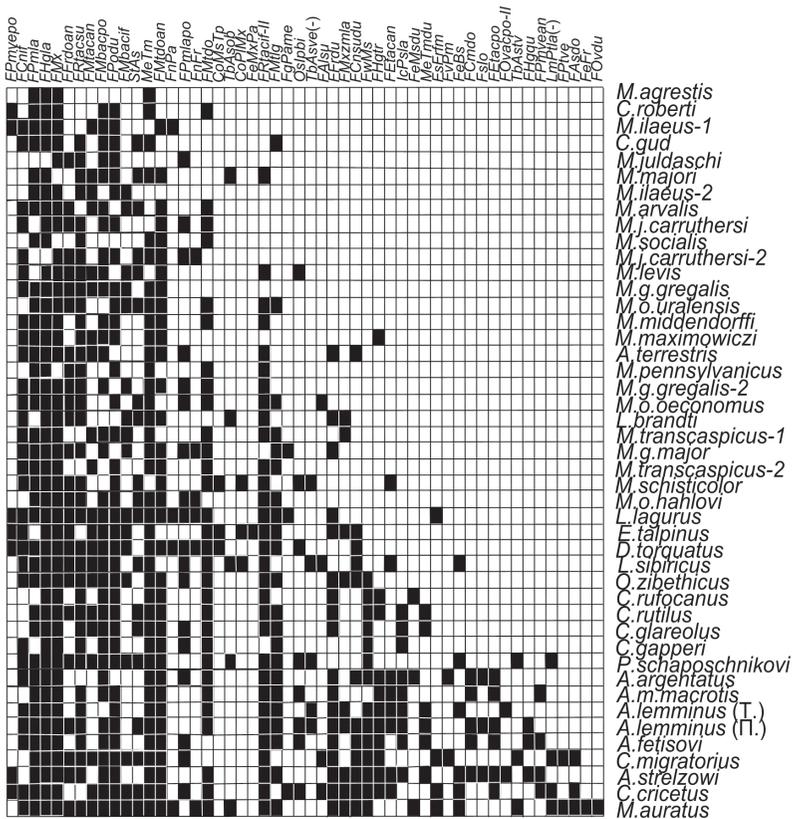


Рис. 3.29. Распределение фенотипов 107 неметрических пороговых признаков черепа по таксонам грызунов после выполнения процедуры многомерной нефиксированной сериации (unconstrained seriation) соотношений таксон-признак методом Броуэра-Кайла. Расшифровка обозначений признаков приведена в табл. 3.1, а условные сокращения названий таксонов – в таблице 3.2 (Приложение)

Предварительную попытку оценки уровней эпигенетической дивергенции с использованием частот неметрических признаков мы провели на основе данных, приведенных в работе Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963) о частотах встречаемости фенотипов 49 неметрических признаков (около половины из них относятся к посткраниальному скелету) в 11 выборках 10 видов грызунов. Среди них имеются представители трех подотрядов (по: Simpson, 1945): Sciuromorpha, Hystriomorpha и Muromorpha, и двух семейств в рамках миоморфных грызунов: Muridae и Cricetidae. Кроме того, представлены разные подсемейства, трибы,



Продолжение рис. 3.29.

роды, виды и даже внутривидовые формы. Видимо, авторы неслучайно подбирали такую выборку таксонов грызунов именно с целью обоснования широкой распространенности явлений эпигенетического полиморфизма в пределах отряда. Эта подборка видов вполне отвечает и поставленной нами задаче. Для оценки уровней эпигенетической дивергенции указанного набора форм мы применили кластерный анализ частот на основе вычисления невзвешенных средних (UPGMA). Полученная дендрограмма (рис. 3.30) в целом хорошо согласуется с современными представлениями о таксономических и филогенетических отношениях этих таксонов.

Наиболее своеобразна в эпигенетическом отношении морская свинка *Cavia porcellus*. На следующем уровне иерархии обособляется каролинская белка *Sciurus carolinensis*. Все миоморфные грызуны объединены в общий кластер, в котором в свою очередь разделяются пред-

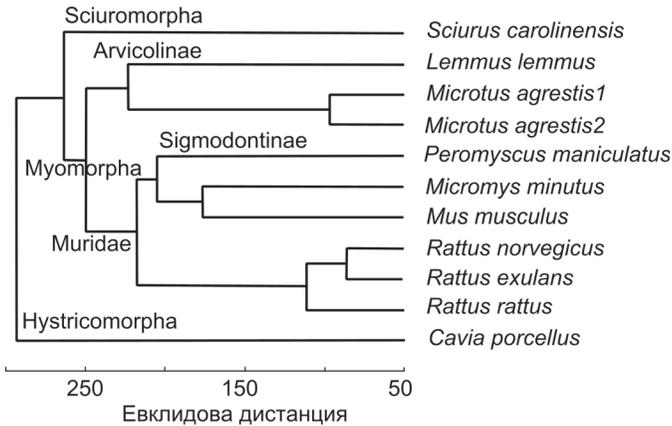


Рис. 3.30. Кластерный анализ (UPGMA) таксонов высокого ранга, принадлежащих разным семействам и даже подотрядам, по частотам встречаемости 49 гомологичных неметрических признаков скелета грызунов (по данным: Berry, Searle, 1963)

ставители мышиных и полевокых. Положение белоногого хомячка *Peromyscus maniculatus* представляется несколько нарушающим общую картину соответствия структуры кластера современной систематике рассмотренных таксонов. Однако современные авторы выделяют хомяков Нового Света в отдельное семейство Sigmodontidae (см. Павлинов, 2006). Поэтому, поскольку белоногий хомячок в структуре кластера иерархически достаточно далек от Muridae, т.е. имеет длинную ветвь, его положение, скорее, отражает своеобразие семейства, чем сходство с Muridae. Все три вида рода *Rattus* образовали отдельный кластер, а две внутривидовые географические формы *Microtus agrestis* также проявляют довольно большое сходство друг с другом.

Таким образом, нам удалось показать явно не случайное, а закономерное распределение гомологичных фенов неметрических признаков у представителей большого числа видов грызунов. При этом интегральные оценки степени эпигенетической дивергенции таксонов на основе частотных характеристик фенов коррелируют с уровнями их таксономической иерархии. Это дает основание предполагать, что данные признаки содержат «филогенетический сигнал». Следовательно, сочетания всего 49 гомологичных фенов, описанных Берри и Сирлем, оказалось достаточно для выявления общей структуры таксономических отношений в пределах трех подотрядов грызунов. Поэтому, как и при использовании комплекса фенов щечных зубов полевок (по на-

шим данным и данным Ангерманн), в данном случае также по проявлениям гомологичных фенотипов оказалось возможным отобразить общую структуру иерархических отношений между таксонами. Полученные результаты дают основания пересмотреть распространенное представление о том, что встречаемость фенотипов способна характеризовать только внутривидовую специфику. Исходя из полученных данных, дальнейшее проведение многомерного анализа гомологичных фенотипов может позволить различить таксоны надвидового уровня: от близких видов до подотрядов.

Следовательно, при использовании композиций гомологичных фенотипов у разных таксонов можно выявить не только уровни эпигенетической дивергенции между изучаемыми формами видового и надвидового ранга, но и приблизиться к пониманию их иерархических и филогенетических взаимоотношений. В дальнейшем мы постараемся проверить эти предположения на основе многомерного сравнения большого числа таксонов грызунов заведомо разного ранга по фенотипам более чем 100 гомологичных признаков скелета.

ГЛАВА 4. ЭПИГЕНЕТИКА, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ПРОБЛЕМЫ ФЕНЕТИКИ

*«Может быть, уповая на одну лишь
молекулярную биологию, мы порой
уподобляемся археологу, который
пытается прочесть неведомые
письмена, разглядывая буквы в
микроскоп?»*

С.В. Мейен

Эпигенетику сегодня связывают обычно с регуляцией функционирования генома и внутриклеточных молекулярных процессов, а также с явлениями тканевой дифференцировки, канцерогенеза и др. Однако в исходном толковании эпигенетика понималась значительно шире и наряду с молекулярно-клеточными аспектами характеризовала организацию и механизмы осуществления морфогенеза (Уоддингтон, 1970). Попытаемся рассмотреть эту далеко не простую область эпигенетических исследований применительно к фенетике.

4.1. ОТ ЭПИГЕНЕЗА КАСПАРА ВОЛЬФА К ЭПИГЕНЕТИКЕ КОНРАДА УОДДИНГТОНА

Термин «эпигенетика» предложил Конрад Хэл Уоддингтон в 1947 г., который следующим образом определяет это направление: «...я ввел термин эпигенетика, произведя его от аристотелевского «эпигенеза» – слова, которое почти вышло из употребления, – и предложил называть эпигенетикой ветвь биологии, изучающую причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип» (Уоддингтон, 1970, с. 18).

Поиск истоков понятия «эпигенез» действительно уводит к труду Аристотеля «О возникновении животных». Отчетливая антитеза преформации и эпигенеза, действительно высказанная Аристотелем, впоследствии породила известный спор между сторонниками преформизма и эпигенеза. Наиболее активной полемика была во второй половине XVIII в. в Германии. Сторону эпигенеза представлял Каспар Фридрих Вольф – будущий член Российской академии наук и один из основателей экспериментальной эмбриологии. К.Ф. Вольф в своей диссертации «Теория зарождения», вышедшей на латыни в 1759 г., и в одноименном ее переиздании на немецком языке в 1764 г. показал на примере кровеносной системы и кишечника цыпленка, что развитие

протекает с новообразованием, т.е. действительно представляет собой *эпигенез*. Вероятно, он одним из первых употребляет сам термин «эпигенез» вслед за Вильямом Гарвеем. Однако Гарвей не считал эпигенез, который он приписывал только высшим животным, универсальным способом развития. Поэтому именно К.Ф. Вольф является истинным автором термина «эпигенез», впервые экспериментально доказавшим реальность этого явления.

Спор между приверженцами «преформизма» и «эпигенеза» завершился, как известно, компромиссной формулой великого Карла фон Бэра, определившего, что индивидуальное развитие есть преформированный эпигенез. В дальнейшем эта мысль была подхвачена как эмбриологами, так и, позднее, генетиками (Камшилов, 1974).

Если онтогенез с современных позиций широко понимать как совокупность событий новообразования и самосборки организма, регламентированных системными эпигенетическими отношениями, то *эпигенез* можно рассматривать как *системный механизм осуществления онтогенеза* (Васильев, 1996, 2005). В таком понимании современный термин «эпигенез», происходящий в данном контексте от комплекса понятий, связанных с представлением об эпигенотипе Уоддингтона, поразительно хорошо вписывается в свою первоначальную область применения. Пройдя длительный исторический путь – от идеи Аристотеля (возникшей за 400 лет до нашей эры) до экспериментального подтверждения К.Ф. Вольфом (за век до публикации теории Ч. Дарвина) – термин «эпигенез», обозначавший *развитие с новообразованием*, дожил до наших дней. Термин возродился в середине XX в., как уже отмечалось, благодаря К.Х. Уоддингтону, но совершенно на другой основе и парадоксально сохранил область своего применения в биологии развития, хотя кардинально изменилось его содержание и возросла смысловая емкость термина.

Основные интересы эпигенетики Уоддингтон связывал с регуляцией развития, ведущей к созданию фенотипа, хотя и полагал, что при этом должен проводиться и поиск молекулярных механизмов осуществления развития. Он видел две стороны эпигенетики: изменение клеточного строения, включая тканевую дифференцировку, и изменение формы, т.е. морфогенез, считая, что развивающийся «фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси». По его представлениям, существует огромный разрыв между молекулярными процессами, приводящими к формированию третичной структуры белков и, например, образованием в развивающейся конечности пяти пальцев разной формы и длины. Заметим, что и сегодня, кроме некоторых первоначальных успехов в области изучения гомеобокса (Нох-ге-

нов) и их связи с членением организма в ходе развития (Gehring, 1987), этот разрыв не преодолен, а единой теории морфогенеза по-прежнему не создано.

Уоддингтон подчеркивал, что эпигенетические траектории канализованы в силу своей забуференности. На это указывают явления эквивиальности развития (Дриш, 1915), способность компенсировать и регулировать негативные воздействия, при которых изменения генотипа могут компенсироваться и не вызывать изменений фенотипа. В 1930-х годах Н.В. Тимофеев-Ресовский отметил важное обстоятельство: существенная генотипическая изменчивость, характеризующая природные популяции, вовсе не сопровождается высокой изменчивостью фенотипов. Еще одно свидетельство канализованности развития – явление гомеореца, описанное Уоддингтоном для характеристики устойчивости процесса развития во времени по аналогии с явлением гомеостаза – устойчивости одного из состояний системы. Поскольку в ходе онтогенеза существуют области притяжения траекторий развития, Уоддингтон (1970, с. 21) ввел понятие «креод» и так определил его: «Для такой канализованной траектории (*развития*. – Курсив наш), которая притягивает близлежащие траектории, был предложен термин *креод*». Далее он заключает: «Если какие-либо взаимодействия между компонентами нелинейны, т.е., грубо говоря, связаны с пороговыми явлениями, то появление каких-то креодов неизбежно» (Там же, с. 21).

Уоддингтон наметил общий контур будущих исследований в области эпигенетики, полагая, что именно фенотипическая изменчивость, отражающая регуляционные свойства развития, должна быть областью повышенного интереса. Он считал, что случайность генотипической изменчивости вовсе не означает случайности изменчивости фенотипической, и развитие эпигенетики позволяет проникнуть в то, что лежит в основе фенотипической изменчивости. При этом он видел возможность встречного пути анализа развития со стороны молекулярной биологии и изучения фенотипической изменчивости. Из двух встречных путей исследования проблемы эволюции индивидуального развития: от молекулярной биологии к морфогенезу, с одной стороны, и от фенотипической изменчивости к пониманию законов морфогенеза и развития, с другой, Уоддингтон больше склоняется к последнему как более перспективному.

Несколько раньше выхода в свет работ К.Х. Уоддингтона в СССР были опубликованы теоретические исследования И.И. Шмальгаузена (1937, 1938). В своей работе, посвященной стабилизирующему отбору, он подчеркивает, что Дарвин описал только ведущую форму отбора, а стабилизирующая форма отбора и ее созидательная творческая роль не были описаны: «Лишь недавно на прогрессивную роль естественно-

го отбора было обращено внимание в ряде моих работ (1939, 1941, 1945, 1946; и др.) и в работах Уоддингтона (1942, 1952, 1953)» (Шмальгаузен, 1983, с. 349). Шмальгаузен утверждает, что «любая адаптивная модификация является выражением нормы реакций, прошедшей длинный путь исторического развития в меняющихся условиях существования. Она связана с выработкой «каналов», по которым идет развитие той или иной модификации (Waddington говорит о «канализации» развития)» (Там же, с. 350). При этом внешний фактор среды только вызывает переключение развития «в один из существующих каналов». Постепенно стабилизирующий отбор элиминирует неудачные «преждевременные» модификационные реакции на случайные колебания среды и заменяет их более «надежными» устойчивыми ответами. В итоге работы стабилизирующей формы отбора снижается детерминирующее значение внешних факторов индивидуального развития и возрастает значение внутренних, наследственных факторов. На основе этого создаются все более автономные, не зависящие от внешних раздражителей механизмы развития.

Поскольку работы И.И. Шмальгаузена являются классическими и хорошо известны, нет смысла их подробно пересказывать. Однако подчеркнем, что теория стабилизирующего отбора и идея прогрессирующей автономизации развития, предложенные Шмальгаузенем, не только существенно дополняют эпигенетические представления Уоддингтона, но и имеют определенный научный приоритет.

4.2. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ М.А. ШИШКИНА

Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ) была сформулирована Михаилом Александровичем Шишкиным в 80-х годах XX в. (1984, 1986, 1987, 1988). В ее основе лежит представление о том, что эволюционный процесс рассматривается как преобразование системы развития, которая определяет характерное для вида потенциальное пространство возможных фенотипов. Теория утверждает, что эволюция фенотипов не может быть описана в терминах генов и их частот, как полагал в свое время Ф.Г. Добржанский. Это вытекает из того, что любые из осуществимых путей развития воспроизводятся как целостная реакция системы развития или эпигенетической системы (креодов по Уоддингтону) и не могут быть сведены к действию каких-либо отдельных ее элементов. Эпигенетическая система содержит информацию о главном пути развития – адаптивной норме (креоде) и абберративных путях (субкреодах. – Авт.), т.е. создает динамическое равновесное состояние системы и общее пространство всех возможных откло-

нений от него – флуктуаций. Причем наиболее устойчивым будет развитие фенотипов, являющихся нормой. В этом отношении теория М.А. Шишкина опирается и на взгляды К.Х. Уоддингтона, и на представления И.И. Шмальгаузена, который рассматривал наследственные изменения фенотипа не как прямые эффекты мутаций, а как результат длительного процесса фиксации естественным отбором целостных онтогенетических процессов (реакций) – стабильных морфозов.

Согласно представлениям М.А. Шишкина (1988, 2006), устойчивое воспроизведение из поколения в поколение «нормальных» фенотипов и есть их наследование. Такие устойчиво наследующиеся главные пути развития (нормальные фенотипы) благодаря регуляции эпигенетической системы обладают способностью при наличии у вида нескольких «норм» воспроизводить «правильные» менделевские числовые соотношения. Тогда редкие аберративные отклонения развития, которые со времен Дарвина рассматриваются как неопределенная изменчивость, задают пространство флуктуаций развитийной (эпигенетической) системы и являются сырым материалом эволюции. Важно, однако, пояснить, что случайным (неопределенным) будет лишь то, какая из аберрантных вариаций развития реализуется в фенотипе, а само пространство потенциально возможных путей развития будет детерминированным (определенным) эпигенетической системой. Мы полагаем, что существование системы альтернативных путей развития обуславливает дискретное проявление целого ряда неметрических пороговых признаков и их устойчивых состояний – фенов, что еще неоднократно будет обсуждаться в других главах книги.

М.А. Шишкин (1988, с. 155) подчеркивает: «Ограниченность и значительная дискретность пространства аберраций, вскрываемая феногенетикой, столь же очевидна и на эмбриологическом уровне, где она особенно наглядно демонстрируется поведением эксплантатов зародышевых тканей, способных дать в каждом случае лишь определенный набор дифференцировок», и далее: «...дискретность фенотипических изменений, вызываемых мутациями одного и того же хромосомного локуса, выражает не свойства его аллельных состояний как таковых, а специфику реагирования всей системы развития, способной отвечать качественно различным образом на разные степени повреждающего воздействия».

К.Х. Уоддингтон (1947) предложил, как известно, модель эпигенетического ландшафта для описания регуляции и канализованности развития организма, направленность которого по его представлениям напоминает ландшафт в виде русла реки с разветвленной системой протоков, а также термин «креод» для обозначения направленности и «эквифинальности» (термин Г. Дриша) главного пути развития. М.А.

Шишкин полагает, что места ветвления «долин» в этой трехмерной модели ландшафта соответствуют понижениям стенок креода, где эпигенетические пороги невысоки и в так называемые чувствительные периоды возможно проявление неустойчивости развития и возможность «переключения» развития на альтернативный аберрантный путь. Поскольку весь эпигенетический ландшафт представляет собой «фазовый портрет» целостной системы взаимодействий элементов генома и является «свойством высшего порядка», то спонтанное происхождение такой сложной системы нереально, и его нельзя приписать действию отдельных случайных мутаций. Система успешно преодолевает эти случайные изменения внешней и внутренней среды, что отмечал еще К.Х. Уоддингтон (1964).

По мнению М.А. Шишкина (1988, с. 154), накапливающиеся мутационные изменения в системе «либо забуффериваются ею, либо меняют в ней выбор реализуемой онтогенетической траектории, но они не способны изменить исторически сложившуюся структуру самой системы». Регуляторные свойства морфогенеза по мере развития снижаются: чем старше организм, тем меньше и выбор возможных вариантов адаптивной перестройки его развития. Поэтому, как полагает Шишкин, чем сильнее будут воздействия внешней и внутренней среды на процесс развития, тем более ранний из слабо регулируемых (чувствительных) участков креода (на схеме Шишкина (рис. 4.1) в этих местах возможен переход в боковую аберративную долину) будет задет этим воздействием, соответственно тем больше развитие уклонится от нормы и будет представлять собой реализованный дискретный путь развития. В результате в фенотипе может возникнуть необычный элемент дискретной структуры – редкий фен, если рассматривать эти события по отношению к фенетике.

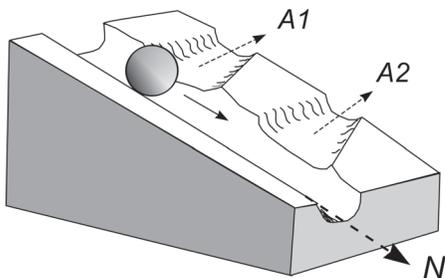


Рис. 4.1. Эпигенетическая система, канализующая адаптивную норму: «креод» (N) – нормальный путь развития и «субкреоды» (A1, A2) или аберрантные пути развития. Движение шара вдоль желоба символизирует направленность и канализованность развития (по: М.А. Шишкин (1988), с дополнениями)

Ряд примеров, на которые опирается М.А. Шишкин, касаются экспериментов по шокowym стрессующим воздействиям, в которых и были обнаружены чувствительные периоды онтогенеза. В настоящее время во многих случаях доказано, что при этом участвуют мобильные элементы генома (МГЭ или ТЭ) – транспозоны и другие мобильные элементы (Васильева и др., 1995 а, б; Васильев, 2005; Чересиз и др., 2008). В такие экстремальные для существования организма периоды само функционирование эпигенетической системы перестраивается, в частности, на производство специфических *белков-шаперонов*, позволяющих снизить повреждение клеток при действии шокового температурного и других стресс-факторов (Tomala, Korona, 2008). Сегодня серьезно обсуждаются, и мы об этом уже говорили, реальные молекулярные сценарии эпигенетической наследственности, а идеи Ламарка из области бывшей научной «мифологии» вновь вошли в пространство актуальной научной аргументации (Jablonka, Lamb, 1998; Животовский, 2003).

Поэтому интерпретация, например опытов К. Уоддингтона (Waddington, 1953, 1954) по «генетической ассимиляции признака», на которые опирался М.А. Шишкин при аргументации своей теории, скорее всего, может быть несколько иной (более эпигенетической), но в главном он оказался прав. Поскольку активное функционирование мобильных элементов и их перемещение в геноме, т.е. эпигенетическая перестройка, чаще всего происходят в напряженных или экстремальных для выживания вида экологических условиях, М.А. Шишкин полагает, что разные типы шоков, воздействующие на один и тот же чувствительный момент онтогенеза, могут вызвать появление одних и тех же аномалий развития. Напротив, одно и то же по природе шоковое воздействие может в различные периоды онтогенеза и при неодинаковой его интенсивности привести к проявлению совершенно разных аномалий.

Р. Гольдшмидт обнаруживал частые случаи фенкопирования множества известных наследственных нарушений (ему принадлежат термины «фенкопия» и «генокопия»). Параллелизм таких явлений позволил ему сделать важный вывод о неспецифичном воздействии гена на систему развития. Более того, как полагает М.А. Шишкин (1988), эти опыты показали, что «при исследовании индивидуального развития мы имеем дело с системным объектом, обладающим устойчивым поведением, т.е. ограниченным набором возможных конечных состояний» (с. 152). По его мнению, развитие представляет собой систему с ограниченным набором возможных результатов, а все реализуемые в этих рамках аномалии, независимо от их начальных причин, имеют одну и ту же основу – неспецифические нарушения нормальной координации процессов онтогенеза. Любой из количественных сдвигов, обуславливающий при определенных пороговых значениях

изменение фенотипа (например, рассогласование скоростей реакций, изменение количеств, концентраций и времени взаимодействия реагирующих веществ), может вызываться как мутациями, так и внешними факторами. Другими словами, действие мутаций на развитие выражает не их непосредственную специфику, а свойства самой реагирующей системы (Шишкин, 1988, 2006; Shishkin, 1992).

Пусть движение некоего шара вдоль одной из существующих долин «эпигенетического ландшафта» символизирует процесс направленности развития вдоль определенной онтогенетической траектории, как это было предложено в модели К.Х. Уоддингтона (Waddington, 1957), а затем и М.А. Шишкина (1984, 1988). В данной модели рассмотрены контуры двух параллельных долин эпигенетического ландшафта, разделенных горной грядой, но в одном определенном месте между долинами возможен переход из-за существенного понижения горного массива (рис. 4.2). Потенциально при сильной флуктуации онтогенетической траектории шар может «перескочить» через этот «перевал» в соседнюю долину, что приведет к формированию иного аберрантного фенотипа.

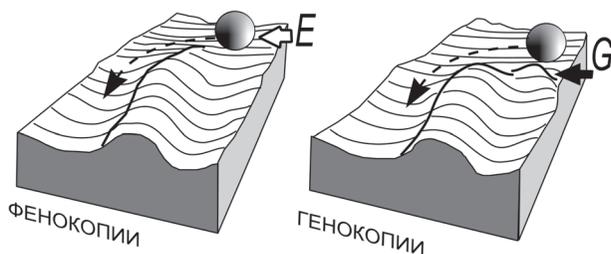


Рис. 4.2. Модель возникновения «генокопий» и «фенокопий» на одной и том же участке эпигенетического ландшафта, параметризующего морфогенез особей (по: Waddington, 1957; Шишкин, 1984, с изменениями)

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

Деформация эпигенетической системы из-за генной мутации приводит к изменению нормальной траектории развития, направленность которой символизирует движение шара. В результате в «крити-

ческий»/«чувствительный» период развития мутация, представленная в модели «бугорком», вызывает отклонение, которое перебрасывает «шар» в соседнюю «долину», что в конечном итоге приводит к развитию определенного аберрантного фенотипа – «генокопии». Такой же аномальный фенотип – «фенокопия» – будет получен и как модификация при перебросе в соседнюю «долину» при сильном средовом воздействии в тот же самый «критический» момент онтогенеза. При нормальном протекании развития его регуляция такова, что в «критический» период развития, т.е. там, где снижаются пороги, разделяющие параллельные «долины» эпигенетического ландшафта, траектория, даже при деформации ландшафта, будет проходить по основной или главной «долине», приводя к нормальному фенотипу.

Обе аберрантные структуры, которые возникнут на основе изменений внутренней (наследственной) или внешней среды, будут фенотипически идентичными.

Предполагается и промежуточный случай, когда высота «перевала», соединяющего долины, несколько выше, а условия внешней среды постоянны. В этом случае при большом числе повторов «развития» будут реализовываться оба пути – «нормальный» и «аберрантный», но с разной частотой. Аберрантный фенотип будет воспроизводиться с постоянной вероятностью, но она будет ниже, чем в случае реализации нормального фенотипа. В этой аналогии важна относительная стабильность эпигенетического ландшафта, которая и задает вероятность проявления того или иного пути развития. Очевидно, уоддингтоновская модель прекрасно подходит для объяснения высокой устойчивости встречаемости фенотипов неметрических признаков и должна быть использована фенетикой и популяционной мерономией, о которой пойдет речь в следующих главах, в качестве основополагающей.

Естественный отбор представляется как общий исходный принцип эпигенетической теории, поскольку наследственность не может, по мнению М.А. Шишкина (1988), быть противопоставлена остальным факторам эволюции «как нечто независимое от эволюционного процесса». Критикуя синтетическую теорию эволюции, он подчеркивает, что для нее «вопрос об устойчивости нормального фенотипа и реализующего его онтогенеза вообще не является предметом рассмотрения: эффект всякого генетического изменения по определению считается ею наследственным, т.е. устойчивым», и далее: «Подлинной причиной проявления нового признака считается мутация, а не отбор» (Шишкин, 1988, с. 145).

В качестве аргументов, свидетельствующих о принципиальных заблуждениях сторонников синтетической теории эволюции, он приводит перечень так называемых «вынужденных упрощений» СТЭ, ко-

торые в то же время считаются основополагающими для данной теории. Такими «упрощениями» являются отбор аллелей, оценка их по вкладу в приспособленность, однозначное соответствие генотипа и фенотипа в моделях, возможность судить о геномном составе без учета закономерностей онтогенеза, отрицание роли модификационной изменчивости в эволюции, концепция генетического груза популяции и объяснение движущего отбора как уменьшения генетической дисперсии популяции по приспособленности, а главное – определение эволюции как изменения генотипического состава популяции (по Ф.Г. Добржанскому – частот генов).

Принципиальное значение для любой эволюционной теории имеет решение вопроса о том, «каким образом создается устойчивость онтогенетического осуществления», т.е. она должна «объяснить происхождение устойчивости нормального онтогенеза». В СТЭ этот вопрос вообще не ставится, поскольку «если все признаки независимо определяются генами, то онтогенез можно рассматривать как несущественную промежуточную инстанцию между теми и другими, не представляющую специального интереса» (Шишкин, 1988, с. 143). Эпигенетическая теория в отличие от СТЭ утверждает, что «наследственность и способность к устойчивому развитию составляют одну и ту же проблему», поэтому для нее наследственность – это выражение стабильности целостного индивидуального развития, творчески создаваемого отбором (Шишкин, 2006).

Важным аспектом генетических исследований всегда было стремление избавиться от влияния так называемой модификационной (паратипической) изменчивости и желание противопоставить «мутации» и «модификации» (Филипченко, 1978). М.А. Шишкин (1988), рассматривая явления параллелизма между мутационными и модификационными изменениями, или генокопиями и фенокопиями, высказывает обоснованное предположение о том, что «в обоих случаях пространство aberrаций имеет одни и те же ограничения, т. е. что возможности реализации любого мутантного генома не выходят за пределы, доступные его «нормальным» вариантам» (с. 150). Он подчеркивает, что содержание понятий «мутация» и «модификация» относится в сущности к разным объектам. Если мутации характеризуют особей при их сравнении, то модификации связаны со сравнением возможностей развития конкретной особи. Принято считать, что в природе нет двух полностью идентичных генотипов, поскольку половые и соматические клетки разных особей всегда содержат разные наборы генетических комбинаций и нарушений. Отсюда М.А. Шишкин приходит к простому и ясному утверждению: все сходные или одинаковые фенотипы, а также все остальные фенотипы всегда генетически неидентичны, а поэтому все они могут

рассматриваться даже при полном внешнем сходстве как скрытые «мутанты» по отношению друг к другу, причем независимо от гибридологического анализа. С другой стороны, любой отдельно взятый фенотип, который оценивается как мутантный, представляет лишь одну из допустимых в пределах эпигенетической системы данной зиготы возможностей или альтернатив развития (модификаций).

В.В. Бабков (1985, с. 111) справедливо заметил, что «именно из феногенетических исследований московской школы Шмальгаузен (1937 – 1946) мог почерпнуть важный материал для своей теории». Поскольку именно работы И.И. Шмальгаузена легли в основу эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина, ее опосредованная связь с феногенетическими работами четвериковской генетической школы представляется нам очевидной. Поэтому неудивительно, что, рассмотрев основные требования, предъявляемые к эволюционной теории, М.А. Шишкин (1988, 2006) увидел, что основой такой теории может считаться учение о стабилизирующем (канализирующем) отборе Шмальгаузена–Уоддингтона, которое исходит из представления, что отбор по фенотипам ведет к созданию помехоустойчивого развития, реализующего эти фенотипы. Поскольку в такой теории источником эволюционных изменений признаются отклонения процесса развития, то эта теория заслуживает названия *эпигенетической*. Собственно эти представления эволюциониста, зоолога и морфолога И.И. Шмальгаузена и эволюциониста, эмбриолога и генетика К.Х. Уоддингтона, заложившего основы *эпигенетики*, и составляют теоретический фундамент эпигенетической теории М.А. Шишкина.

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

Механизм эволюционных перестроек, предложенных эпигенетической теорией, в самом кратком виде можно представить следующим образом. Развитие, приводящее к сходному фенотипическому результату, т.е. эквивиальное развитие фенотипа как некоей нормы, проявляется в обычных, традиционных для вида экологических условиях. В результате изменения условий развития, выводящих эпигенетическую систему из равновесия за границы нормальной канализованности, ведет к тому, что у многих особей преодолеваются критические эпигенетические пороги и возникают многочисленные морфозы, информаци-

онно заложенные в возможностях системы. Проявление незарегулированных нюансов и широкого спектра ранее скрытых и зарегулированных нормой путей развития означает проявление «мобилизационного резерва» индивидуальной изменчивости (термин предложен С.М. Гершензоном и широко использован И.И. Шмальгаузенем). Экспериментальные примеры такого резкого увеличения спектра изменчивости в экологически нарушенной среде были выявлены по метрическим и меристическим признакам на сортах пшеницы и линиях дрозофил Н.В. Глотовым (1983). Если изменение экологических условий далее будет сохраняться и в последующих поколениях, то начнется отбор в пользу самого жизнеспособного морфоза, который будет сопровождаться повышением устойчивости и канализованности его воспроизведения. Прежняя норма, оказавшаяся менее жизнеспособной, начнет дестабилизироваться и перейдет в разряд «аберрантной» траектории развития. При дальнейшей стабилизации новой нормы она все больше будет регулировать развитие, предотвращая появление других морфозов, и снизит их реализацию в новых условиях до минимума. На длительном промежуточном этапе существования популяции в измененной среде в ней могут одновременно присутствовать и старая, и новая нормы как две дискретные адаптивные модификации, или полиморфизм. В конечном итоге старая норма может либо исчезнуть, либо превратиться в атактистический аберрантный путь развития. В то же время сохраняемое отклонение становится все более устойчиво наследуемым, превратившись в новую адаптивную норму.

М.А. Шишкин (1988) в итоге приходит к следующему заключению: «Таким образом, созидательная роль отбора, как и каждого творческого процесса, заключается, в конечном счете, в «запоминании случайного выбора» ..., которое выражается в данном случае в выборе одной из относительно равновероятных флуктуаций системы развития и в превращении ее в новую устойчивую норму» (с. 166). Дополнением к эпигенетической теории М.А. Шишкина являются представления, развивавшиеся в работах П. Олберча.

4.3. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ П. ОЛБЕРЧА

Параллельно с М.А. Шишкиным в западной науке к сходным представлениям пришел П. Олберч (Alberch, 1980), который одним из первых осознал важность синтеза биологии развития и теории эволюции: «Я верю, что понимание природы морфологической изменчивости и приемлемая методология для описания онтогенеза необходимы для успешного синтеза между «развитийной» (developmental) и эволюционной теориями» (Alberch, 1980, p. 654). Рассматривая роль разви-

тия в создании ограничений паттернов морфологической эволюции, задающих ее направленность, он полагал, что природа морфологической изменчивости и проявления морфологических новшеств обусловлена эпигенетическими свойствами организма и эпигенетическими ограничениями. Рассмотрение этих свойств является основой для корректировки теорий морфологической эволюции. Развитием ограничения накладываются на градуалистическое действие прямого движущего отбора, и поэтому эволюция должна представлять собой результат дифференциального выживания морфологических новшеств. Тем не менее создание морфологических новшеств на основе развитых программ неслучайно. Морфологическое проявление (экспрессия) генетических мутаций есть эпигенетическое свойство.

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

П. Олберч, опираясь на широко известные работы К.Х. Уоддингтона и Р. Тома, утверждает, что все наблюдаемые биологические формы не хаотичны и представлены типичными формами, которым мы даем названия, поэтому можно утверждать, что они не образуют непрерывный ряд случайных переходов и не генерируются совершенно случайно. Дело в том, что так называемая непрерывная (количественная) изменчивость ограничена (оконтурена) в виде дискретных устойчивых состояний, или «доменов». Их можно легко обнаружить экспериментально, когда направленный отбор какого-либо параметра (числа щетинок, общих размеров, двигательной активности и т.д.) в той или иной группе организмов уже через малое число поколений упирается в некие границы (пределы) изменчивости, и далее отбор обычно не эффективен без проведения специальных скрещиваний, направленных на повышение гетерогенности, или применения мощных мутагенов. При этом изменчивость количественных переменных предполагается генетически контролируемой. Внутри доменов наблюдается унимодальное или полимодальное случайное варьирование значений, образующих сгущения вблизи неких центров, однако между доменами су-

ществуют дискретные разрывы. За пределами доменов реализация фенотипа невозможна из-за определенных морфогенетических и конструкционных ограничений. Существует возможность перехода из одного домена в другой, если данная особь будет превышать или не достигать на том или ином этапе развития некоторых пороговых значений при изменениях внутренней или внешней среды. Таким образом, морфологическое пространство представляется дискретным и состоящим из допустимых в развитии дискретных областей, в пределах которых изменчивость может носить случайный характер.

Домены изменчивости, или устойчивые состояния (steady states), подразумеваются в концепциях канализованности развития Уоддингтона (Waddington, 1957), гомеостаза развития Лернера (Lerner, 1954) и стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1946) и отражают устойчивость фенотипа в ходе развития при изменении внешней и внутренней среды. Роль отбора при этом сводится к нормализации и упрочению тонкой настройки адаптивных черт внутри доменов. Примером доменов могут быть разные таксономические единицы или классы фенотипов. На уровне организма – это различия между разными тканями или органами. Олберч так же, как и Шишкин, для обозначения разных путей индивидуального развития, ведущих в конечном итоге к этим устойчивым состояниям фенотипа, использует предложенный Уоддингтоном термин «креод».

В случаях, когда гомеостатические пороги преодолеваются из-за возмущений во внутренней или внешней среде организма, система может переключать развитие с одного устойчивого состояния на другое. В качестве примеров таких переключений П. Олберч приводит гомеозисные явления, описанные Гольдшмидтом, и мутации, вызывающие нарушения скелета, в частности случаи полидактилии, бескрылости и др., которые рассматриваются как тератологические отклонения. Он подчеркивал, что еще Дарвин указывал на некоторые параллельно возникающие у разных видов аберрации и считал, что это может пролить свет на механизмы их происхождения. Особенность его представлений заключается в том, что перенос развития из одного в другое устойчивое состояние он считал не случайным. Фактически некоторые морфологические новшества выглядят как повторения, которые проявляются чаще, чем другие. В этой связи П. Олберч обращает внимание на факты, доказывающие, что проявление морфологических вариаций неслучайно и может быть интерпретировано с эпигенетических позиций, используя для этого примеры из работ Берри и Сирля, посвященных встречаемости дискретных вариаций неметрических признаков скелета грызунов, исследования Сэвина и Эдмондса по изменчивости структуры отхождения сосудов в области аорты у

кроликов и другие примеры, которые составляют фактологическую основу настоящей книги.

В итоге П. Олберч приходит к двум важным выводам: во-первых, отношения между генами и фенотипом являются непрямыми и в общем нелинейными; во-вторых, прерывистость (дискретность) фенотипического пространства имеет пороговую природу и является эпигенетическим феноменом, поскольку определяется природой развитийной функции. Поэтому эволюция представляет собой результат сдвигов в распределении значений контролирующих развитие параметров. Сложность взаимодействий в течение развития и паттерны морфологической эволюции таковы, что их невозможно редуцировать до проблемы изменения частот генов. Между скоростями структурной генной эволюции и морфологической диверсификации существует очень слабая корреляция. Это доказывает, что именно регуляторные взаимодействия на генетическом и эпигенетическом уровнях контролируют процесс морфологической эволюции. Развитийные ограничения и взаимодействия создают определенные пределы для действия естественного отбора и могут обуславливать филетические тренды. Именно эти тренды на фоне сложного взаимодействия динамики развития, контролирующей появление морфологических новшеств, стабилизирующего отбора и экологических параметров (популяционных размеров, структуры размножения и др.) совместно определяют вероятность «фиксации» новых морфологических решений. Другими словами, макроэволюция рассматривается как продукт взаимодействия между развитием и экологией, но развитие, по мнению П. Олберча, играет здесь ведущую роль, поскольку обуславливает реальные возможности дальнейших преобразований. Он категорически отвергает возможность рассматривать эволюционный процесс в терминах только случайных преобразований, поскольку вклад развития в процесс морфологической трансформации не случаен. В работе, написанной совместно с Дж. Остером (Oster, Alberch, 1982), они приходят к заключению, что эволюционные изменения обусловлены бифуркацией развитийных программ, что во многом перекликается с представлениями Л.В. Белоусова (1987) и его последователей (Черданцев, 2003).

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

4.4. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ ПОПУЛЯЦИИ

Согласно взглядам Уоддингтона, функционирование эпигенотипа 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, 1964, 1970). Однако эта устойчивость небезгранична. Как уже подчеркивалось ранее, наряду с основной траекторией развития – креодом, которая ведет к формированию нормального для популяции или линии фенотипа («дикого типа», стандартного проявления «мутации» и т.д.), имеется набор «субкреодов», направленных в ходе развития на реализацию определенных, отличных от нормы устойчивых фенотипических состояний, или аберрантных фенотипов. Субкреоды вместе с креодом формируют эпигенетическую систему, обеспечивающую поливариантность путей развития.

Рассмотрим в этой связи следующую аналогию. Мы можем представить, что развитие в норме канализовано, жестко направлено и напоминает движение шара вдоль ледяного желоба, структура которого представлена трассой для санного спорта с врезанными в нее ответвляющимися «субжелобами». В местах ветвлений субжелобов глубина креода (главного желоба) меньше, и случайные воздействия могут привести к перебросу шара на другую устойчивую траекторию развития, в другой желоб, который приведет к другому фенотипическому результату, как, например в известном случае гомеозисной мутации *aristopedia*, открытой Е.И. Балкашиной: у дрозофилы вместо антенны на голове возникает подобие конечности. Такие переключения развития широко распространены в природе. На большом материале по различным формам азиатских горных полевок рода *Alticola* И.А. Васильевой была обнаружена уникальная особь, у которой имелись четко сформированные четвертые верхние щечные зубы, хотя в норме у всех представителей целого надсемейства *Muroidea* проявляются только три щечных зуба.

В рамках описанной выше аналогии канализованности развития в виде ледяного ветвящегося желоба воздействие внешней среды, например «резкий боковой порыв ветра», ведущий к изменению траектории развития, или воздействие внутренней среды, «мутация» в виде ледяного бугорка, обеспечивающего поворот движущегося шара в определенный субжелоб, могут привести к формированию одного и того же фенотипа, отличного от нормы. По своей сути это тот же прообраз хорошо известных гено- и фенокopies (Goldschmidt, 1940).

Понятие «эпигенетический ландшафт» Уоддингтон (Waddington, 1957) ввел для описания морфогенеза особи, когда каждая «доли-

на» ведет к формированию того или иного органа или части организма. А.Г. Васильев вводит в этой связи представление об «*эпигенетическом ландшафте популяции*», опираясь на многочисленные эмпирические факты устойчивости, определенности и предсказуемости фенотипа каждой популяции вида как по количественным параметрам, так и по частотам альтернативных вариаций признаков (Васильев, 1988, 1996; Васильев и др., 2000). Сущность этого понятия легко осознать из следующих рассуждений.

Понимая «онтогенез» не только как индивидуальное развитие особи, единичное событие, но и как общую видовую программу развития, легко прийти к третьему его толкованию. «*Популяционный онтогенез*» можно определить как *общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования* (Васильев, 1988, 2009). Очевидно, что «популяционный онтогенез», выражая общие черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет уникален и единичен. *Эпигенетический ландшафт популяции – совокупность альтернативных канализованных путей (траекторий) развития, которые инвариантны для всех особей популяции и формируют характерные черты популяционного онтогенеза.*

Еще К.Х. Уоддингтон (1964, 1970) подчеркивал крайнюю условность представления развития в виде ландшафта и говорил о том, что развитие особи, ее морфогенез, можно представить как траекторию точки в фазовом (многомерном) пространстве. Такую траекторию, как уже отмечалось, называют иногда «онтогенетической траекторией» (Alberch, 1980). Если воспользоваться моделью-аналогией стеклянной горы, развитие можно представить вслед за К.Х. Уоддингтоном в виде траектории движения шарика по рельефному ландшафту, но этот ландшафт – стеклянная гора, будет сначала совершенно не виден из-за своей прозрачности (идея прозрачной стеклянной горы подсказана В.М. Ефимовым). Прослеживая движение шарика, катящегося с вершины горы, что символизирует процесс развития, и мысленно прорисовывая его траекторию, мы постепенно, раз за разом, от попытки к попытке, нарисуем контуры этой исходно невидимой горы, причем характерная основная траектория движения (креод) будет видна наиболее отчетливо. Каждая особь имеет свои детали онтогенетической траектории, но если «заставить» ее прожить множество жизней, то этот ландшафт, «прорисованный» от нее, будет в значительной степени напоминать ландшафт, «полученный» из онтогенетических траекторий всех особей ее популяции. Каждая особь на всех этапах онтогенеза будет иметь главные (инвариантные) черты, присущие всем особям данной популяции.

Это, однако, не означает, что все особи имеют совершенно сходный набор возможных путей развития (равную норму реакции), напротив, каждая особь по определению генетически уникальна, и условия ее развития повторимы лишь в идеале, а следовательно, фенотип особи тоже уникален. Это означает лишь то, что у каждой особи система регуляции развития имеет общие популяционные черты, которые на всех этапах онтогенеза при хорошей технике анализа могут быть выявлены, а следовательно, особь будет диагностирована как относящаяся именно к данной популяции. Другими словами, на каждой особи лежит морфологический «отпечаток» ее принадлежности к своей популяции, так как ее развитие обусловлено в значительной степени общим *эпигенетическим ландшафтом популяции*.

Каждая зигота (особь) в ходе развития может реализовать любой из имеющихся в конкретной популяции путей развития, однако с определенной, заданной для данной популяции вероятностью их осуществления, т.е. каждая особь содержит инвариантную информацию об едином для популяции эпигенетическом ландшафте. Это не противоречит, как уже говорилось, тому, что генотип каждой особи уникален, так как по определению эпигенетическая система устойчиво преодолевает различного рода помехи не только внешней, но и внутренней среды в ходе разворачивания онтогенетического креода. Поэтому фенотип отдельной особи можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции поливариантной эпигенетической модели. Анализ множества особей популяции, принадлежащих одной и той же генерации, позволяет статистически рассмотреть основной контур эпигенетического ландшафта популяции.

А.Г. Васильев (2005) на модельных видах позвоночных и беспозвоночных животных, а также растений показал реальность существования единой эпигенетической системы популяции. Порождаемую этой системой закономерную (ограниченную эпигенетическими порогами) изменчивость в протекании развития следует назвать эпигенетической изменчивостью (Васильев, 1988, 2005). 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, мы будем называть вслед за М.А. Шишкиным (1984) аберрантными траекториями, понимая, что большинство из них являются нормальными атрибутами реализации эпигенетического ландшафта популяции, но имеющими лишь низкую вероятность своего осуществления.

Рассмотрим в этой связи предложенную М.А. Шишкиным общую схему эволюционных преобразований эпигенетической системы,

поскольку это важно для дальнейшего изложения (рис. 4.3). Согласно его схеме, при изменении условий может наблюдаться дестабилизация развития, и основной его путь – креод (N_1), характерный для нормальных исходных условий, может оказаться неэффективным. Это приведет к тому, что возникнет веер возможных абберантных путей развития, из которых будет выбран и в ходе естественного отбора углублен («накатан») новый креод (N_2), который приведет к иному фенотипическому решению. Важно подчеркнуть, что по теории М.А. Шишкина «накатывание» нового креода одновременно приводит к общей деформации эпигенетической системы и порождает, с одной стороны, возможность появления новшеств (новых субкреодов или деформации старых), а с другой – необратимость и поступательный характер эволюционных перестроек.

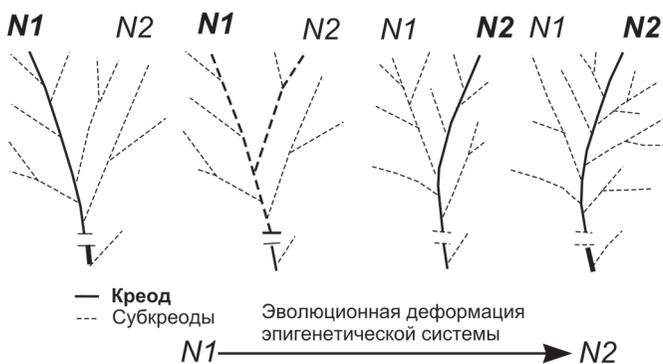


Рис. 4.3. Схема эволюционных преобразований эпигенетической системы (по: М.А. Шишкин (1988), с изменениями). Пояснения см. в тексте

Таким образом, можно сделать вывод о том, что разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут эпигенетически различными. Смежные, соседние, популяции будут обладать сходным, но всегда не тождественным эпигенетическим ландшафтом. Эти представления позволяют говорить о возможности становления тесно связанных друг с другом особых областей исследований – популяционной феногенетики и популяционной мерономии, которые опираются на явление феногенетической изменчивости, имеющей эпигенетическую природу (см. гл. 1).

Популяционная феногенетика нацелена на сравнительное изучение внутривидовых процессов развития, анализ эпигенетической и реализационных компонент феногенетической изменчивости,

предсказание редких феноконпозиций, поиск внутривидовых структурно-функциональных групп – биотипов (Васильев, 2005), оценку стабильности развития (Zakharov, 1992; Захаров, Кларк, 1993), решения проблем эволюционной экологии, а также задач популяционной экологии и биомониторинга (Васильев, Васильева, 2009).

Популяционная мерономия, как будет показано в дальнейшем, 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. В основе обоих направлений лежат эпигенетические системные процессы морфогенеза и сравнительное внутри- и межвидовое изучение процессов развития на популяционном (групповом) уровне, т.е. групповой анализ внутрииндивидуальной изменчивости морфогенетической реализации гомологичных антимерных и метамерных морфологических структур. Ключевыми объектами в этом случае, как и в фенетике, являются фены гомологичных неметрических признаков и их комбинативные сочетания (феноконпозиции), о которых речь пойдет в следующем разделе. В дальнейшем мы неоднократно будем возвращаться к проблемам популяционной фенетики и мерономии и более подробно рассмотрим их методы и прикладные возможности.

4.5. ПОРОГОВЫЕ НЕМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, ФЕНЫ И ИХ КОМПОЗИЦИИ

Представляет интерес утверждение М.А. Шишкина (1984), во многом созвучное мыслям П. Олберча (Alberch, 1980), о том, что развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов и что все они имеют одну и ту же основу – количественные пороговые нарушения нормальной координации процессов онтогенеза.

В этой связи сначала коротко остановимся на важных для нашего дальнейшего обсуждения результатах экспериментальных исследованиях по фенетике *Drosophila melanogaster*, полученных Б.Л. Астауровым в середине 20-х годов прошлого века в лаборатории С.С. Четверикова. Объектом исследования была рецессивная мутация *tetraptera* с неполным проявлением, которая затрагивала развитие галтеров (жужжалец), в норме представляющих собой рудименты второй пары крыльев. У мутантных мух на месте жужжалец развивалась вторая пара крыльев, однако при этом был очень высок процент особей с асимметрич-

ным выражением признака. Статистический анализ материала привел Б.Л. Астаурова к убеждению о полной независимости развития мутантного признака на левой и правой сторонах тела особи, несмотря на идентичность генотипа и совпадение условий внешней среды, в которых происходило их развитие. На основе этих материалов, дополненных исследованием других билатерально проявляющихся мутаций у дрозофилы и изучением гомодинамичных органов у многощетинковых червей, а также после тщательного анализа литературы он пришел к выводу (Астауров, 1974), что изменчивость развития не обусловлена только разнообразием генотипа и среды. Для гомотипичных структур, в частности для антимерных, всегда можно обнаружить «случайную изменчивость развития», не зависящую ни от генотипа, ни от внешней среды, так называемый «развитийный шум».

Причину этой изменчивости Б.Л. Астауров видел в колебаниях микроусловий внутренней среды в локально-ограниченных участках системы развивающегося организма. В результате процесс фенотипической реализации структур может идти по-разному на разных сторонах тела одной и той же особи. В случаях, когда для проявления структуры необходимо достижение некоторых пороговых значений, может наблюдаться альтернативная изменчивость: с одной стороны признак проявится, с другой – нет. Обоснование независимости проявления признаков на левой и правой сторонах тела позволяет для билатеральных признаков с пороговым механизмом проявления *в качестве единицы учета изменчивости* рассматривать *не особь* в целом, *а ее половину*.

Другой важный феномен, который следует особо подчеркнуть – пороговый характер проявления билатеральных и медиальных дискретных морфоструктур. В этой связи вновь напомним, что английские генетики (Grüneberg, 1950, 1963; Searle, 1954a, б; Truslove, 1961) в 50-60-х годах XX в. экспериментально обосновали представление о *пороговых признаках* (threshold characters) и явлении эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963). Обсудим лишь основные итоги исследований.

Существует множество альтернативно варьирующих неметрических признаков, которые на самом деле имеют скрытую количественную основу варьирования. В ходе развития на их становление и 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).

В монографии «Патология развития» Г. Грюнеберг приводит пример, описанный Дэнфортом (Danforth, 1958 цит. по: Grüneberg, 1963), когда после обработки ипритом в колонии лабораторных мышей по-

явились особи, имеющие дополнительную пару резцов – признак, характерный для другого отряда млекопитающих – зайцеобразных (*Lagomorpha*). Эти «сверхкомплектные» зубы демонстрировали асимметричность проявления и сильную вариабельность по размерам. Несмотря на явно наследственную природу этого феномена, характер наследования представлялся очень сложным и не предсказуемым. Было высказано предположение о пороговой природе этой изменчивости: в тех случаях, когда зачатковый элемент («эмалевый орган») дополнительного резца не достигал определенной пороговой величины, зуб вообще не развивался.

Г. Грюнеберг проанализировал также противоположный пример – отсутствия последнего в ряду третьего щёчного зуба как в верхней, так и в нижней челюсти некоторых инбредных линий *Mus musculus*, хотя наличие трех коренных зубов в каждой половине верхней и нижней челюстей является таксономическим признаком надсемейства *Muroidea*. Это явление редукции последних зубов было обнаружено им (Grüneberg, 1951) и его коллегами (Searle, 1954 б; Deol, Truslove, 1957) параллельно в трех инбредных линиях, но с различной частотой: в линии СВА – 17.9%; А – 2.3%; С57 BL – 0.1% (Grüneberg, 1963). Автор тщательно изучил морфометрические данные по изменчивости размеров зубов в этих трех линиях, включая результаты межлинейных скрещиваний и оценку влияния физиологического состояния материнского организма, и пришел к выводу, что эффект отсутствия зуба является результатом срабатывания порогового механизма. Это было на эмбриологическом материале подтверждено Грьюэлом (Grewal, 1962), который показал, что развитие третьих моляров определяется размерами эмалевого органа зуба на определенной критической стадии развития – 4–5-й день после рождения. В случаях, когда к этому времени размеры зачатка не достигают необходимой пороговой величины, он претерпевает регрессивное развитие.

Для ситуаций прерывистого фенотипического выражения признака, возникающего как результат «экстремума непрерывного распределения», т.е. имеющего «полигенную природу», Грюнеберг ввел понятие *квази-непрерывных вариаций* – quasi-continuous (Grüneberg, 1952a), ссылаясь на термин «квази-непрерывное наследование», использованный ранее Сьюэлом Райтом для описания характера наследования полидактилии у морских свинок. Эти данные стали классическим примером обоснования пороговой природы так называемых неметрических вариаций в строении скелета млекопитающих, число которых в настоящее время многократно возросло.

Проявившись в фенотипе, пороговый признак варьирует как обычный количественный признак. Если в процессе эмбриональной

закладки структуры ее размер не достиг определенного порогового уровня, то признак вообще не проявится в фенотипе, хотя наследственно его появление достаточно жестко детерминировано. Наши опыты (Васильева и др., 1988) по резкой разбалансировке материнской диеты, проведенные на мышах линии СВА, приводили к сильному уменьшению размеров тела потомков, что сопровождалось трехкратным увеличением экспрессии этой аномалии: частота фена – отсутствие третьего щёчного зуба возрастала – с 2–3% в контроле до 9–10% в экспериментальной группе. И.А. Васильевой на значительном материале по полевкам *Alticola* была обнаружена особь, у которой также отсутствовал третий щёчный зуб. Хорошо известно появление у человека с возрастом так называемого «зуба мудрости», который тоже является типичным примером порогового признака.

Наряду с генетической и средовой компонентами изменчивости Г. Грюнеберг, как и Б.Л. Астауров, указывает на «остаточную» компоненту, которую называет «случайной изменчивостью» (*chance variation*). К этому выводу он приходит на том основании, что признаки часто проявляются асимметрично на сторонах одной и той же особи. Изучение корреляций между признаками не выявило значимых тесных связей между ними (Truslove, 1961). Авторское объяснение этого факта состоит в том, что эти признаки представляют собой результаты «крайнего предела действия генетической детерминации» и в очень большой степени зависят от случайностей развития. Асимметричное выражение признаков связывается с тем, что одна из сторон тела может в своем развитии опережать другую (Deol, Truslove, 1957).

Вслед за Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым и Н.В. Готовым (1973) мы называем такие дискретные альтернативные структурные вариации неметрических признаков *фенами*. Именно асимметричные и симметричные ситуации проявления фенов на разных сторонах тела и были обнаружены на линейных мышах английским генетиком Г. Грюнебергом при изучении дискретных структур скелета.

Поскольку характерными свойствами, которые позволяют отнести данную вариацию неметрического признака к категории *фен*, являются дискретность и *пороговость* его структурного проявления, то для билатеральных признаков простым и надежным критерием выделения фена является обнаружение асимметричных билатеральных композиций признака и наличие четырех типичных билатеральных сочетаний антимерной морфоструктуры. Поясним, что если кодировать проявление признака знаком «+», а отсутствие – знаком «-», то для типичных фенов билатеральные композиции будут представлены набором сочетаний в проявлении признака на разных сторонах тела: «+/+», «+/-», «-/+» и «-/-». Примерами фенов билатеральных неметрических признаков мо-

гут служить вариации в проявлении структуры рисунка пигментированности тела (рис. 4.4), структурных элементов скелета, в частности отростки позвонков (рис. 4.5), и других структур. В случае, когда фен обусловлен проявлением в фенотипе небилатеральной (медиальной, унитарной) дискретной структуры, то критерием его обнаружения является количественная природа варьирования, на которую накладываются пороговые ограничения. Пример такого «медиального» фена – проявление у многих видов полевок и хомяков непарного медиального отверстия на вентральной стороне основной клиновидной кости. У части особей фен не выражен, а при его наличии отверстие количественно варьирует от крайне малых до относительно больших размеров.

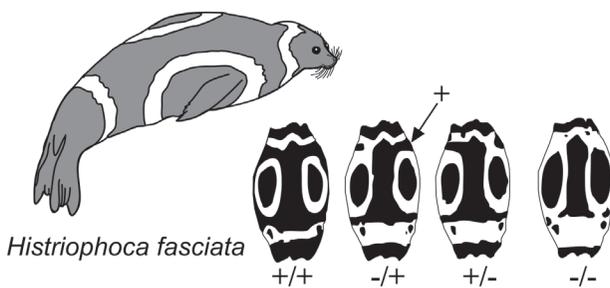


Рис. 4.4. Билатеральные композиции проявления фена – плечевой полосы – в пигментном рисунке кожи полосатого тюленя, или крылатки *Histriophoca fasciata*, выявленные по рисункам из монографии Е.И. Соболевского (1988)

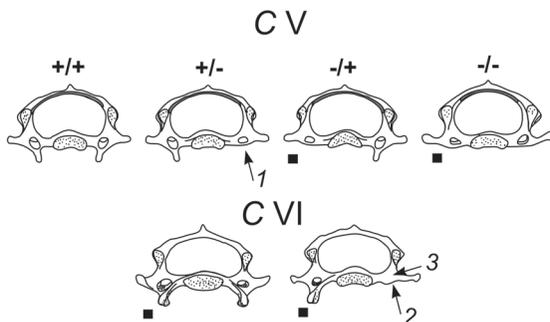


Рис. 4.5. Вариация в строении пятого и шестого позвонков у белоногого хомячка *Peromyscus maniculatus* (no: Berry, Searle, 1963).

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

На черепе млекопитающих может быть обнаружено довольно много неметрических признаков, и пороговая «квази-непрерывная» изменчивость приводит к проявлению многих десятков дискретных вариаций структур – фенов. Эти структурные aberrации не хаотичны и при определенном опыте и навыке работы «легко» узнаются. Они могут быть представлены различными вариациями числа и расположения отверстий для прохождения определенных кровеносных сосудов и нервов, наличием или выпадением определенных костных структур, врожденными сращениями костей, дополнительными парными и непарными костными структурами (например, кость инков у человека), проявлением и не проявлением зубов и многими другими (рис. 4.6).

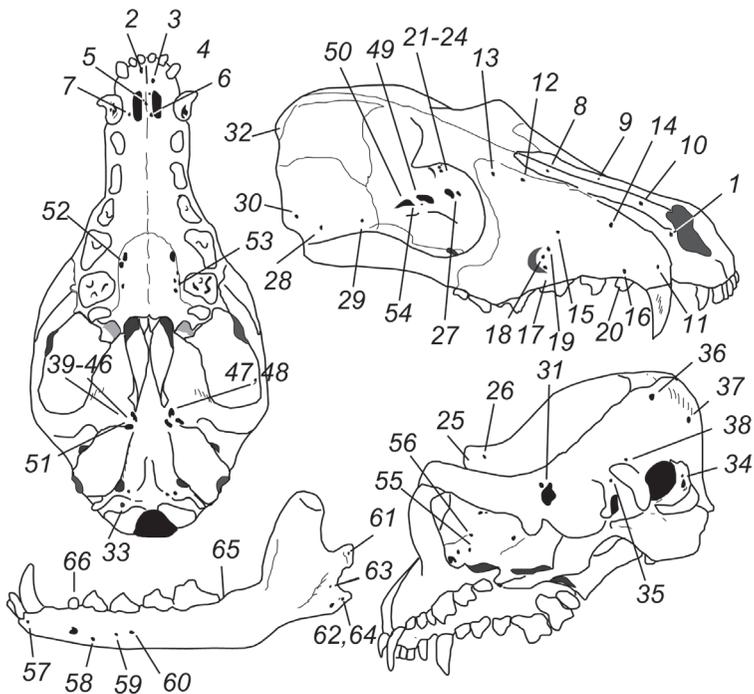


Рис. 4.6. Схема размещения фенов неметрических пороговых признаков черепа лисы *Vulpes vulpes* (по: Васильев и др., 2004).

1–66 – номера фенов

Один и тот же пороговый признак в ходе количественного варьирования может иметь несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, при преодолении которых он качественно изменяется. Большинство таких морфологически хорошо различимых и дискретных

устойчивых состояний пороговых признаков на практике рассматриваются как фены. Действительно, есть все основания понимать *фен как устойчивое состояние (модальность) порогового неметрического признака* (Васильев, 1988, 1996). Следует подчеркнуть, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений, ранее пришел М.В. Мина (1986).

Местоположение эпигенетических порогов на некоей количественной шкале варьирования признака достаточно жестко сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в разных группах (линиях, популяциях). Именно на этом основан, как мы его называем (Васильев и др., 2000), метод оценки «фенетических дистанций» по комплексу неметрических пороговых признаков, который широко использовался Берри (Berry, 1963, 1964, 1986) и его последователями. В нашей книге этот метод является ключевым и универсальным при проведении фенетического анализа популяций, внутривидовых форм, видов и надвидовых таксонов.

Необходимо различать фены и их композиции. Довольно часто на практике путают истинные фены – устойчивые состояния признака и композиции – как сочетания фенов разных признаков. Композиции фенов представляют собой дискретности второго порядка. Например, морфотип рисунка жевательной поверхности щёчного зуба полевок определяется многими характеристиками, важнейшими из которых считаются складчатость буккальной и лингвальной сторон, 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. 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, скоррелированно проявляться в их определенной аранжировке и вполне могут рассматриваться в качестве аналога фена. Возможно, что именно таким устойчивым композициям фенов соответствует термин «морфа», а сочетание свойств формируется как особый путь развития, или «морфоз». Поэтому анализ сочетанных композиций фенов разных неметрических признаков (фенокомпозиций) – «морфозов» – позволяет обнаружить в популяции реализованные альтернативные пути развития, отражающие структуру ее эпигенетического ландшафта (см. выше).

Классификация структурных фенов пока еще только намечается, поэтому можно предложить лишь самую общую ее схему. Фены бывают

положительные, когда добавляется та или иная определенная дискретная структура, и *отрицательные*, когда структура не закладывается на том месте, где в норме таковая имеется. В отношении связности фены бывают *конъюнктивные* и *дизъюнктивные*. Конъюнктивные фены отражают слияние частей (структурных элементов), например феном является слияние костных элементов в одно целое – часть или слияние отверстий в одно. Дизъюнктивные фены представляют собой случаи разъединения целого структурного элемента на отдельные части, например удвоение отверстий, удвоение костных элементов, разделение кости швом, умножение элементов. Имеются также *персистентные* и *имплекативные* фены. Персистентные фены – не предполагают многоступенчатого разветвления структур. Имплекативные фены формируются как вторичные структурные элементы, например после образования костного столбика на нем формируется боковая костная балка.

В завершение отметим, что фенетический анализ в традиционном понимании является редуccionистским подходом, нацеленным на рассмотрение отдельных дискретных элементарных вариаций признаков – фенов, по частотам которых в 70-е годы XX в. предпринималась попытка косвенно оценить генетические различия между популяциями (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). После того как мы выяснили, что проявление фенов обусловлено эпигенетическими пороговыми ограничениями, а их частота характеризует в первую очередь особенности регуляторной эпигенетической системы и организации морфогенеза в конкретной популяции, трактовка выявляемых различий становится несколько иной. По частотам фенов – устойчивых состояний пороговых неметрических признаков, или их индивидуальным сочетаниям – фенетическим композициям, становится возможным косвенно оценивать особенности пороговой организации и структуры эпигенетической системы популяций.

4.6. ОСОБЕННОСТИ НУМЕРИЧЕСКОЙ, РОССИЙСКОЙ И АНГЛИЙСКОЙ ВЕТВЕЙ ФЕНЕТИКИ

Поскольку наряду с российской ветвью фенетики в мире существовали и существуют другие одноименные биологические направления, следует вернуться к вопросу о том: где, когда и как она возникла и чему посвящена? Ответ на вопрос о времени и месте появления фенетики далеко не прост, так как только в отечественной биологической науке представлены два совершенно не связанных друг с другом направления под одним и тем же названием «фенетика». В мировой науке таких направлений, которые по праву могут быть отнесены к фенетике, было, по крайней мере, три. Условно определим эти направления

как «нумерическая», «английская» и «российская» линии фенетики. Начнем с нумерической фенетики – второго направления, если учитывать время его появления. Оно так и называлось – «фенетика» (phenetics) и представляло собой прикладную область систематики. В настоящее время именно эта область в большинстве таксономических работ сохраняет за собой такое название.

Данное направление фенетики возникло в 60-е годы XX в., и было связано с работами, лежащими в русле «Numerical Taxonomy» – нумерической, или количественной, таксономии. Основные идеи, принципы и подходы количественной таксономии были впервые компактно изложены в книге Т. Снита и Р. Сокэла «Принципы нумерической таксономии» («Principles of Numerical Taxonomy»), изданной в 1963 г. в США, а затем расширенной и переизданной в 1973 г. под другим названием – «Нумерическая таксономия. Принципы и практика нумерической классификации» («Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification») (Sneath, Sokal, 1963; Sokal, Sneath, 1973).

В настоящее время эти методы, включая многомерный статистический анализ, являются нормой практически любого современного таксономического исследования. В практике подобных исследований большинства современных систематиков и популяционистов, как уже говорилось, фигурируют термины «фенетика» (phenetics) и фенетический анализ, под которыми обычно подразумевается морфометрическая характеристика того или иного таксона, часто основанная на методах многомерной статистики. Несмотря на то, что в наши дни систематика и филогенетика все шире опираются на методы молекулярной биологии, молекулярной генетики и цитогенетики, ведущими методами таксономического анализа по-прежнему остаются морфологические, т.е. изучение фенотипического разнообразия и поиск фенотипических маркеров, наиболее устойчиво характеризующих данный таксон.

Р. Сокэл и Ф. Снит вводят в обиход систематиков операциональные таксономические единицы – ОТЕ (OTU – operational taxonomic unit) – элементарные единицы классификации. Вслед за этим Э. Майр (1968, 1974) и многие его последователи вводят «феноны» (phenon), т.е. группы (выборки) однородных по происхождению и сходных в фенотипическом отношении особей, классификация которых позволяет относить их к тем или иным таксонам (taxon). Однако нумерическая таксономия не привязана к какому-либо иерархическому уровню организации вида, и большинство ее методов успешно могут применяться на любом из них. В качестве единиц классификации (ОТЕ) могут быть взяты и особи, и популяции, и даже высшие таксоны. В этом отношении методы нумерической таксономии являются просто методами формальной классификации.

В настоящее время исследователи далеко не всегда строго следуют изначальному фенетическому формализму нумерических таксономистов, но активно применяют в своей практической работе статистические методы классификации. Нумерическая таксономия в приложении к эволюционистике, если так называть науки, ориентированные на изучение процесса биологической эволюции, и популяционной биологии мало отличается от особого направления, которое, по-видимому, сформировалось именно в российской науке – популяционной морфологии. Практически одновременно и параллельно о сущности этого направления популяционных морфологических и морфофизиологических исследований написали в своих работах С.С. Шварц и А.В. Яблоков. Позднее А.В. Яблоков весьма удачно назвал это направление популяционная морфология, которая с его точки зрения входит как составная часть в сферу популяционно-биологических наук (Яблоков, 1987).

Если не сужать задачи нумерической таксономии до решения конкретных таксономических проблем, а использовать накопленный ею методический арсенал, то на практике становится трудно провести четкую грань между ней и современной популяционной морфологией. В русле популяционной морфологии лежит решение как типичных таксономических и эволюционных задач, так и применение, например, метода морфофизиологических индикаторов для решения проблем эволюционной и популяционной экологии (Шварц и др., 1968).

В последние годы в мировой «популяционной морфологии» все большее применение находят методы геометрической морфометрии (Rohlf, 1990, 1999; Bookstein, 1991; Павлинов, 2000; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004). Преимущество и бурное развитие этого направления в последние годы обусловлены тем, что геометрическая морфометрия дает возможность избавляться от влияния общих размеров объектов и сравнивать не только их форму, но и закономерности ее групповой изменчивости. Данный подход основан на многомерном сравнительном анализе изменчивости формы заранее оцифрованных изображений биологических объектов.

Отсюда можно заключить, что большая часть нумерической таксономии, популяционной морфологии и геометрической морфометрии основана на методах популяционного (группового) анализа и статистических методах исследования. В то же время в пределах этих направлений существуют подходы, которые нельзя отнести к популяционной морфологии как по объектам исследования, так и по методам. Однако все эти направления морфологических исследований связаны с изучением результатов морфогенеза, в основе которого лежат фенотетические процессы, приводящие к формированию тех или иных фенотипов.

Российская ветвь фенетики связана с именами Н.В. Тимофеева-Ресовского и А.В. Яблокова (1973), которые предложили использовать мелкие дискретные элементарные вариации отдельных признаков, или фены, в качестве косвенных маркеров генотипического состава популяции без проведения специальных исследований «характера их наследования».

Начиная с пионерных работ Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.В. Яблокова и Н.В. Глотова, под фенетикой в нашей стране понималось особое научное направление, лежащее почти строго в русле популяционной генетики и связанное с распространением генетических подходов и принципов на виды, непосредственное генетическое изучение которых затруднено или невозможно (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Методологией фенетики, как указывали А.В. Яблоков и Н.И. Ларина (1985, с. 5), было «выявление и изучение дискретных вариаций любых признаков (морфологических, физиологических и др.), маркирующих своим присутствием генетические особенности разных групп особей внутри вида».

По общему определению, данному А.В. Яблоковым (Яблоков, Ларина, 1985, с. 6), «фенетика популяций – это междисциплинарное направление в популяционной биологии, сущностью которого является распространение генетических подходов и принципов на формы, собственно генетическое изучение которых затруднено или невозможно». Как уже говорилось, отличительной чертой этой линии фенетики изначально было стремление использовать в качестве маркеров генотипического состава популяций элементарные дискретные вариации признаков – фены.

«Фен» – это ключевое понятие фенетики популяций, поэтому важно привести первое эмпирическое определение, данное ему А.В. Яблоковым и Н.И. Лариной (Яблоков, Ларина, 1985, с. 6): «Фены – это дискретные, альтернативные вариации какого-то признака или свойства, которые на всем имеющемся (обязательно многочисленном) материале далее неделимы без потери качества. Фены отражают генотипическую конституцию особи, а частота их встречаемости – генетические особенности группы особей». Таким образом, предполагалось, что если гены в той или иной степени детерминируют признаки фенотипа, то можно найти мельчайшие дискретные вариации признаков, которые далее качественно уже не подразделяются (не редуцируются) даже на очень большом материале, приближающемся к генеральной совокупности (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980).

В соответствии с замыслом основателей фенетики по своеобразию частот фенов, которые, в данном случае рассматривались в качестве косвенных и прямых маркеров генотипического состава популя-

ций, можно было в общих чертах судить о генетическом своеобразии сравниваемых группировок. Неоднократно подчеркивалось, что предметом изучения фенетики популяций является «внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения ... фенев», а методы заключались в выявлении и использовании фенев при изучении природных группировок, опираясь на качественный и количественный анализ «их разнообразия, концентрации и динамики» (Яблоков, Ларина, 1985).

Авторы российского направления фенетики основывались на большом числе примеров из географии растений и животных, полученных популяционными генетиками на диких популяциях и селекционерами на сортах культурных растений. В качестве примеров они использовали и неоднократно цитировали исследования английских генетиков 50–60-х годов школы Г. Грюнеберга.

Работы английской школы генетиков мы относим к первой по времени возникновения английской линии фенетики, хотя данное направление исследований никогда так не называлось, однако по существу и направленности очень близко к российской фенетике. Английские генетики провели на линейных мышах множество специальных исследований дискретных вариаций так называемых неметрических пороговых признаков скелета (Grüneberg, 1950, 1952a, б, 1963, 1964; Truslove, 1961; Grewal, 1962). Обобщая этот цикл исследований, Грюнеберг (Grüneberg, 1963) предположил, что мелкие дискретные вариации в строении скелета (*minor variants*) могут косвенно маркировать генетическую специфику популяций млекопитающих, так как их частоты коррелируют с крупными мутациями в разных линиях. Поэтому сравнивая частоты встречаемости пороговых неметрических признаков, можно косвенно оценить величину генетических различий между природными популяциями. Очевидно, что в таком варианте российская и английская линии фенетики оказываются почти тождественными. Если не брать в расчет теоретической подоплеки обоих направлений, то они представляют собой и феноменологически, и по интерпретации результатов практически одно и то же (Васильев, 2005).

Огромный вклад в популяризацию английской версии «фенетики» в мировых исследованиях внесли работы английского зоолога Р. Берри и его коллег (Berry, 1963, 1964, 1986; Berry, Searle, 1963; Berry, Jakobson, 1975; и др.). Они исследовали природные популяции различных видов млекопитающих с использованием неметрических признаков скелета. Р. Берри и А. Сирль (Berry, Searle, 1963), обобщив полученные на десятке видов млекопитающих результаты, предложили называть дискретное проявление неметрических признаков скелета «эпигенетическим полиморфизмом», отчетливо понимая эпигенети-

ческую природу этой дискретности и опираясь на представления К. Уоддингтона (1964, 1970) об эпигенетическом ландшафте и эпигенотипе. Позже мы вновь вернемся к представлениям Уоддингтона и обсуждению его терминологии. Важно, что впервые об эпигенетической природе проявления неметрических признаков в фенотипе было сказано именно в работе Р. Берри и А. Сирля (Berry, Searle, 1963).

Большое сходство английской концепции и представлений российской фенетики популяций подчеркивали А.В. Яблоков и Н.И. Ларина (1985). Однако, несмотря на их значительную общность, английский вариант фенетики отличается от российского. Его своеобразие состоит в том, что он рассматривается как один из прикладных методов популяционной генетики, причем разработанный главным образом для неметрических пороговых признаков скелета млекопитающих, включая человека. Попыток европейских или американских ученых сделать то же самое с учетом изменчивости пороговых неметрических признаков, но на других группах животных или растений, известно немного (см. обзор Vauchau, 1988). Второй характерный признак – отчетливое понимание эпигенетической природы наблюдаемых различий в проявлении частот неметрических признаков и связь с эпигенетической концепцией Уоддингтона. Наконец, третья особенность заключается в представлении о пороговой и скрытой количественной (квази-непрерывной) природе дискретных проявлений неметрических признаков в фенотипе. В практическом отношении эти исследования основаны на том же принципе косвенной генетической интерпретации дискретных морфологических различий, но обусловленных эпигенетической регуляцией в ходе развития.

Российскую ветвь фенетики отличает широта охвата биологических объектов – от растений и грибов до животных разных групп, но, к сожалению, при этом часто недостаточно разработаны критерии отбора признаков и их проявлений, что приводит к некоторой эклектичности в ряде сравнений. Иногда отчетливо популяционно-генетические сравнения рассматриваются как фенетические, и наоборот. Существующий принцип поиска дискретности или альтернативности как косвенной метки генетической обусловленности проявления вариаций данного признака, скорее всего, правилен только как способ выявления фенотипов, но не как объяснение их природы. Есть все основания полагать, что дискретное проявление фенотипических признаков связано с дискретностью реализации альтернативных программ развития, имеет скрытую количественную природу и обусловлено расстановкой эпигенетических порогов. Поэтому для таких структурных морфологических признаков правильнее использовать английский вариант понимания эпигенетической пороговой природы дискретных проявлений

изменчивости неметрических признаков, но распространять эти принципы и на другие группы живых существ наряду с млекопитающими, как это делает российская ветвь фенетики (Васильев, 2005).

В дальнейшем мы попытаемся показать, что объединяющей основой обоих направлений фенетики, а также популяционной морфологии и феногенетики является эпигенетическая теория (Шмальгаузен, 1937, 1946; Waddington, 1957, 1962; Alberch, 1980; Шишкин, 1984, 1988), объясняющая порождение фенетического разнообразия в широком смысле слова и позволяющая использовать его как инструмент выявления биологического разнообразия на самых разных уровнях организации.

4.7. ПРОБЛЕМА СВЯЗИ ГЕН – ПРИЗНАК И РЕКУРСИВНАЯ ПРОГРАММА ОНТОГЕНЕЗА

Функционирование эпигенетической системы особи с момента образования зиготы обеспечивает эпигенез – сложнейший процесс самосборки организма с возможностью определенного выбора путей развития на каждом его иерархическом этапе относительно независимо на всех уровнях организации. Такая постановка проблемы предполагает существование ситуационной рекурсивной эпигенетической программы развития с возможностью многочисленных разветвлений, путей продолжения и регулирования протекания всех процессов функционирования клеток.

Эпигенез в отличие от преформистской модели развития (преформизма) является «развитием с новообразованием», т.е. каждый этап развития строится ситуационно, и появляются всегда новые, а не заложенные изначально структуры. Несмотря на это, повторяемость, иерархичность, эквифинальность и предсказуемость эпигенеза позволяют рассматривать его в некотором отношении как *рекурсивную программу* онтогенеза. Рекурсивный принцип создания компьютерных программ типичен, например, для тех, которые написаны на языках TurboPascal, Си+, Java и многих других. В таких программах заранее создается иерархия вложенных подпрограмм, которые формируются не как линейная последовательность действий, а как заранее ожидаемая возможность неких процедур, которые могут возникнуть при определенных обстоятельствах и сами будут причиной включения или выключения других подпрограмм.

В данном случае программированность морфогенеза хорошо согласуется с представлением о том, что эпигенез, являющийся основой морфогенеза, представляет собой именно рекурсивно функционирующую, но иерархическую программу развития и самосборки, т.е.

программированность развития вовсе не означает его жесткую детерминированность, а лишь общее направление и возможность оптимального выбора «адекватных решений». При функционировании таких рекурсивных программ ожидается «эквивинальность» (по Г. Дришу) результата их работы, но заранее трудно планировать конкретный путь включения и весь набор включающихся и используемых подпрограмм. Следует подчеркнуть, что это процесс активного поиска развивающимся организмом морфогенетических компромиссов, позволяющих строить такую его конструкцию, которая для данных условий будет близка к оптимальной. Это и есть оптимальный фенотип для данной особи, однако он далеко не всегда будет оптимальным для популяции. В популяции может быть не один, а несколько оптимальных фенотипов (адаптивных норм по И.И. Шмальгаузену), которые обеспечат за счет стабилизирующего отбора поддержание соответствующих им дискретных путей развития. Более того, для популяции это может быть выгодно, поскольку позволит как экономить недостающие, так и тратить избыточные ресурсы. В дальнейшем этот вариант или варианты осуществленной программы (если онтогенез достиг генеративной стадии, и особь успешно участвовала в размножении) смогут быть зафиксированы отбором. Постепенно сформируется общий для популяции спектр возможных путей развития (рекурсивных подпрограмм морфогенеза) с одной или несколькими адаптивными нормами.

Миф о том, что конкретный ген порождает конкретный признак взрослого организма, весьма живуч. Однако до сих пор, несмотря на многочисленные примеры определенного влияния изменений строения тех или иных генов на структуру и функцию белков, некоторые свойства клеток и даже морфогенез, существует огромный пробел в понимании связи между генами и морфогенетическими процессами, ведущими к формированию тех или иных фенотипических структур. По словам И.Р. Пригожина и И. Стенгерс (1986, с. 234), «...проблема биологического порядка включает в себя переход от молекулярной активности к надмолекулярному порядку в клетках. Эта проблема далека от своего решения». Далека она от решения и в начале XXI в.

Вполне очевидно, что в целом связь между генами и биологическими структурами, возникающими в процессе индивидуального развития, несомненно, существует (и это обстоятельство вряд ли кто-то оспаривает), однако как осуществляется взаимодействие между генами (транскрипционными единицами генома) и сложными морфогенетическими процессами, а также какова их природа пока не ясно. Известные сегодня модели феноменологичны, наглядны, убедительны, но пока не могут объяснить во всей полноте природу и иерархию линей-

ных и нелинейных связей в морфогенезе (Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002; Черданцев, 2003; Чураев, 2005).

Вероятно, роль эпигенетических процессов в морфогенезе еще предстоит изучить и оценить. Можно полагать, что эта роль велика, поскольку у одной и той же особи на разных сторонах тела могут одновременно и проявиться и не проявиться соответствующие антимерные модульные структуры – фены. Все это позволяет считать, что гены и признаки связаны весьма опосредованно и, как правило, не жестко. Существует довольно много соображений и фактов, доказывающих, с одной стороны, отсутствие жесткой детерминации генотипом фенотипа, а с другой, реальность существования регулирующей (параметризирующей) развитие эпигенетической системы (Васильев, 2005). Рассмотрим некоторые из этих аргументов.

1. *Фенотипическая изменчивость по представлениям многих генетиков существенно меньше генотипической.* Феномен известен со времен работ четвериковской школы московских генетиков и, особенно, из работ Н.В. Тимофеева-Ресовского и вынуждает полагать, что существует регулирующая развитие система (эпигенетическая система), не позволяющая проявиться всему наследственно возможному в фенотипе.

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

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

4. *Факт широкого распространения феномена флуктуирующей асимметрии билатеральных структур сам по себе допускает отсутствие жесткой детерминации генотипом структур в развитии.*

5. Проявление реализационной изменчивости, которая не связана ни с генотипом, ни с условиями внешней среды, а обусловлена, по мнению Б.Л. Астаурова, открывшего это явление в конце 20-х годов XX в., механикой развития. Данное явление прямо указывает на отсутствие однозначной связи между генами и дискретными вариациями признаков и хорошо согласуется с представлениями о существовании эпигенетической системы, которая порождает такого рода внутрииндивидуальную изменчивость.

6. Флуктуирующая асимметрия у однояйцевых и разнояйцевых «близнецов» проявляется практически на том же самом уровне количественной оценки, что подтверждает независимость реализационной изменчивости от генотипа и косвенно указывает на существование регулирующей развитие эпигенетической системы.

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

8. Явление фенкопий и генокопий доказывает первичность эпигенетической системы развития, обуславливающей их реализацию в фенотипе, и вторичность среды и генотипа в процессах регуляции развития.

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

10. При наличии жесткой связи гена и признака или генотипа и фенотипа сложно объяснить эксперименты Г.Х. Шапошникова (1965) по искусственному формированию за один сезон «рас» тлей при культивировании на чужих растениях-хозяевах их клональных потомков. Эксперименты доказывают, что идет отбор активированных морфозов, а не генотипов, так как генотипы практически одинаковы.

11. Многие «хорошие» с точки зрения популяционной генетики мутации при определенных условиях среды в гомозиготных по ним сублиниях полностью или почти полностью могут не проявляться в фенотипе. С точки зрения эмбриолога и/или морфолога выделенные генетиками мутации – это, как правило, морфозы, обычно резко бросающиеся в глаза, т.е. нарушения морфогенеза, проявляющиеся в чистой

линии почти регулярно. Однако при определенных средовых условиях такие морфозы в гомозиготной чистой линии могут почти не проявляться, как, например, известная мутация Ваг при определенной температуре развития.

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

13. *Значительные молекулярно-генетические различия между видами-двойниками сопровождаются их высоким фенотипическим сходством.*

14. *Инвариантность свойств генов при разных вариантах скрещиваний не сохраняется, а свойства генов зависят от их генетического окружения (генетической среды).*

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

16. *Явление пластичности фенотипа – формирование одним и тем же генотипом (геномом) в разных условиях развития разных фенотипов (феномов) и сам факт существования модификаций полностью противоречат идее жесткой детерминации генотипом фенотипа.*

17. *Факты существования альтернативного сплайсинга и посттранскрипционного редактирования мРНК – прямые доказательства реальности существования эпигенетической системы и выполнения ею функциональной роли «хозяина» генома.*

18. *Эффект метилирования ДНК и функционирование на его основе эпигенетической системы наследования (Jablonka, Lamb, 1998, 2008), приводящее к наследованию фенотипических изменений без изменения структуры генома прямо свидетельствуют о важности эпигенетических процессов в функционировании эпигенома и регулировании процесса морфогенеза.*

19. *Генные сети теоретически могут существовать лишь при функционировании системы эпигенетической регуляции их взаимодействий.*

20. *Феномен эквифинальности развития Г. Дриша – достижение в процессе развития определенного конечного морфологического состояния независимо от величины отклонения состояния развивающегося организма на начальных стадиях онтогенеза – полностью противоречит идее последовательной детерминации генотипом фенотипа в процессе индивидуального развития* (аргумент сформулирован М.А. Шишкиным, 2006).

Этот список можно еще продолжать и продолжать, но уже перечисленных аргументов вполне достаточно, чтобы нелинейность отношений между генами и признаками стала очевидной. Однако наибольшая проблема связи гена и признака состоит в том, что геном, исходно одинаковый для всех клеток организма, должен проявить свое параметризующее влияние на морфогенез, который осуществляется как надклеточный макропроцесс, т.е. на иерархически более высоком уровне. Макрофенотип (феном), т.е. то, что характеризует в структурном и размерном отношении весь организм в процессе морфогенеза, с позиций генетики развития, прослеживающей молекулярную основу становления фенотипа, в такой ситуации почти не предсказуем. Отсюда становится окончательно ясно, что связь между генами и фенами неметрических признаков, или геномом и феномом, не является строго линейной и однозначной.

4.8. СОВРЕМЕННАЯ ФЕНЕТИКА И ЭПИГЕНЕТИКА

За более чем 30 лет существования фенетики в нашей стране был накоплен огромный эмпирический материал (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Большаков и др., 1980; Новоженев, 1980; Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985; Захаров, Яблоков, 1985; Мина, 1986; Захаров, 1987; Яблоков, 1987; Васильев, 1984, 1988, 2005; Магомедмирзаев, 1990; и др.), однако до сих пор не прекращаются споры о теоретических основах фенетики, о том, что такое фен и какова его природа. С этим, по-видимому, и связан некоторый скепсис по отношению к фенетике у специалистов смежных отраслей науки. Одни сводят фенетику к рассмотренной выше популяционной морфологии, что на практике выглядит как упрощенное приложение нумерико-таксономического понимания термина фенетика к исследованию популяций. Другие считают фенетику неким суррогатом генетики, особым, но не очень полноценным разделом генетики, так как строго генетические исследования морфологических призна-

ков предполагают обязательное проведение специально организованных скрещиваний. Некоторые, сведущие в кладистике, рассматривают фенетику как устаревший интуитивный филогенетический подход. Многие критикуют фенетиков за недостаточно строгую интерпретацию полученных результатов. Есть, конечно, справедливая критика, но в главном она кажется неверной. Как нельзя описать онтогенез только морфологическими или только молекулярно-генетическими методами, поскольку его глубинное содержание включает в себя, пожалуй, все многообразие явлений, присущих жизни, так и фенетику, в основе которой лежат явления развития, нельзя свести только к популяционной морфологии, нумерической таксономии или разделу генетики. Фенетика имеет «свое лицо», свое направление.

В последние годы все яснее становится, что фенетика основана на популяционном анализе процессов развития (эпигенеза) и является своеобразным «популяционным окном» в онтогенез и морфогенез (Захаров, 1987; Яблоков, 1987; Васильев, 1988, 1996, 2005; Магомедмирзаев, 1990; Zakharov, 1992). Идея необходимости такого «популяционного» или «группового» видения онтогенеза отчетливо угадывается в первых работах по феногенетике Н.В. Тимофеева-Ресовского и Б.Л. Астаурова.

То, что именно эпигенетике принадлежит ведущая роль в развитии фенетики (Васильев, 1988, 1996, 2009), – сегодня уже не голословное утверждение. В последние годы, как уже говорилось, успехи молекулярной биологии позволили установить, что предсказанные Уолдингтоном эпигенетические механизмы реально существуют и активно регулируют функционирование генома и морфогенез (Гилберт и др., 1997; Zuckerkandl, 2002; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2004). Показано, что эпигенетические процессы главным образом определяют канцерогенез и другие морфогенетические нарушения. Обзоры важнейших достижений в этой крайне интересной области современной биологии регулярно появляются в последние годы как в научно-популярной форме (Васильев и др., 2007), так и в профессиональной (Чересиз и др., 2008; Jablonka, Lamb, 2008).

Хорошо известно, что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты (Конюхов, 1986; Zuckerkandl, 2002). Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов собственно и называются *эпигенетическими*. Они и обеспечивают весь сложнейший процесс самосборки организма, т.е. «развитие с новообразованием», или эпигенез, как его определил еще Каспар Фридрих Вольф в 1764 г. Следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, – это свойства «признаков», а не генов, поскольку транс-аллели кодирующих генов на молекулярном

уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977; Конюхов, Нончев, 1981). Функционирование цис-аллелей и некодирующих генов регулируется только эпигенетической системой генома (Суслов и др., 2004). Не вызывает сомнения и тот факт, что явления доминантности и рецессивности признаков макрофенотипа обеспечиваются эпигенетическими механизмами. Таким образом, нам представляется, что именно эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должны строиться современная фенетика и популяционная феногенетика (Васильев, 2005, 2009). По определению А.Г. Васильева (2005, с. 61), «фенетика – это популяционная дисциплина, которая на популяционном (групповом) уровне позволяет изучать развитие (альтернативные пути развития) и дает возможность сравнительного эпигенетического анализа не только популяций и внутривидовых таксонов, но и более высоких таксономических категорий в пространстве и в историческом времени».

Поскольку после появления последних работ молекулярных биологов (Zuckerlandl, 2002; Инге-Вечтомов, 2003, 2004; Jablonka, Lamb, 2008; см. также материалы главы 5) стало ясно, что прямой жесткой связи между генами и признаками не существует даже на молекулярном уровне, то, очевидно, большинство фенотипов не могут считаться непосредственными маркерами генотипического состава популяции как дискретные вариации фенотипа с моно- или олигогенной детерминацией. Однако фены представляют собой «маркеры» особенностей организации процесса развития – «эпигенеза», т.е. могут служить маркерами особенностей эпигенетической системы популяции. Поэтому принцип маркирования наследственно обусловленных (эпигенетических) различий разных популяций на основе сравнения частот фенотипов, исходно предложенный Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым и Н.В. Готовым (1973), несмотря на разрушение основных блоков изначально базисной для фенетики синтетической теории эволюции, оказывается вполне современным и в целом правильным.

В свете развиваемых нами представлений о единой эпигенетической основе морфогенетических процессов нет смысла разъединять ветви фенетики. Современная фенетика в *широком ее понимании* включает все указанные в этой главе направления морфологических исследований, опираясь на эпигенетические механизмы развития и становления фенотипа в морфогенезе, включая проявления феногенетической изменчивости билатеральных и метамерных структур. Фенетика использует не только групповой многомерный анализ внутрииндивидуальной изменчивости дискретных состояний морфологических структур, т.е. особенности структурогенеза, но учитывает размерогенез и формогенез (Корона, Васильев, 2007). Многомерные подходы позволя-

ют получать косвенные оценки эпигенетической дифференциации внутривидовых форм, а также эпигенетической дивергенции видов и надвидовых таксонов (Васильев, 1996, 2009; Васильева и др., 2005; Васильева, 2006). Таким образом, технологической основой исследований в областях популяционной феногенетики и популяционной меронии (о чем пойдет речь в главе 7) по-прежнему является методический арсенал, сложившийся в фенетике в широком ее понимании.

Две фазы фенетического исследования. Если несколько перефразировать классическое определение В. Иоганнсена, то фенотип (феном) можно рассматривать как некий динамический результат эпигенеза (развития с новообразованием), продукт взаимодействия эпигенотипа с условиями развития особи. В таком понимании он относится к характеристике всех структур и функций отдельных особей, является элементом описания индивидуальной изменчивости или элементарного, т.е. в собственном смысле слова, фенотипического разнообразия. Однако очевидно, что как нет двух одинаковых генотипов, так в идеале нет и двух полностью одинаковых фенотипов, включая однойщевых, партеногенетических и клональных «близнецов». Поэтому одновременно уменьшая полноту описания фенотипа до использования отдельных признаков и их вариаций, что обычно и наблюдается на практике, и поднимаясь на уровень группового и межгруппового анализа индивидуальной изменчивости, мы переходим к *фенетическому* описанию популяций, выявлению их фенетического разнообразия.

Таким образом, термины «фенотипический» и «фенетический», хотя на первый взгляд почти и синонимы, отражают два разных аспекта, две разные плоскости проблемы. Фенотип (феном) – это целостное проявление всех свойств особи, полное описание которых почти недостижимая, идеальная задача, но, используя методологию фенетики, по отдельным признакам и их вариациям можно воссоздать многомерное подобие фенотипа, выявить объективно существующие классы/типы сходных особей в популяции (собственно *фенотипы*), сравнить фенотипы между собой и приблизиться к описанию фенотипического разнообразия, что также возможно только на групповом уровне.

Фенетика оперирует признаками и их вариациями на популяционном (групповом) уровне и фактически описывает фенетическое разнообразие как по качественным, так и по количественным признакам. Следовательно, изучение фенетического разнообразия есть реальный путь к описанию фенотипического разнообразия. Образно говоря, это редукционизм на службе у композиционизма. Понятно, что синтез невозможен без анализа: описание целостного фенотипа нереально без разложения на элементарные признаки и их состояния. Исходя из этого в фенетическом исследовании можно выделить две фазы: 1 – анали-

тическую, когда фенотип (феном) для своего описания редуцируется до совокупности отдельных признаков и их состояний; 2 – синтетическую, когда по отдельным признакам делается попытка многомерного воссоздания целостных фенотипов (феномов), которые затем группируются в классы сходных фенотипов по тем или иным биологическим отношениям (морфы, биотипы, структурно-функциональные группы).

Первая (аналитическая) фаза фенетического исследования может не завершаться второй. В этом случае отдельно взятые признаки многослойно маркируют разнообразие фенотипов в популяциях, и при пространственно-географическом анализе возникает так называемая проблема «слоеного пирога», когда разные признаки «помечают» разные совокупности особей. Этот прием анализа, несмотря на сложности практического использования, дает неожиданно интересный эволюционно-экологический «выход»: позволяет выявлять пространственные агрегации родственных особей разного уровня биохорологической иерархии (Яблоков и др., 1981).

Возвращаясь ко второй (синтетической, или композиционной) фазе фенетического исследования – многомерной реконструкции целостных фенотипов и их классификации по естественным классам сходства, мы неизбежно приходим к изучению фенотипического разнообразия, т.е. собственно биоразнообразия на популяционном уровне. Разнообразие фенотипов часто обусловлено в популяции альтернативными путями развития (Васильев, 2005).

Соотношение понятий «изменчивость» и «разнообразие». В главе 2 мы уже коротко останавливались на данной проблеме. На элементарном уровне изучения, т.е. внутри отдельной популяции, хорошо видно, что понятие биологического разнообразия (индивидуального разнообразия фенотипов) сближается с понятием индивидуальной изменчивости, в связи с чем необходимо строго различать эти близкие понятия, характеризующие разные и часто противоположные аспекты неоднородности организмов.

Начиная с исследований Ю.А. Филиппченко в 20-е годы XX в., под изменчивостью обычно понимают «явление некоторого различия между собой даже близко родственными особями и группами особей» (Филиппченко, 1978, с. 8). Известно подразделение изменчивости, предложенное Ю.А. Филиппченко, на изменчивость как процесс и как состояние. Мы намеренно будем рассматривать в данном контексте лишь изменчивость как состояние.

А.В. Яблоков при характеристике изменчивости склоняется к определению, данному Дж. Симпсоном (1948): «наличие различий между особями в пределах скрещивающейся популяции» (Яблоков, 1966, с. 9). При этом он подчеркивает два важных обстоятельства: «Го-

вора об изменчивости выборки или популяции в целом, я везде имею в виду изменчивость только по конкретному исследованному признаку» и далее: «Из определения ясно, что рассматриваемая в таком плане изменчивость проявляется не как свойство организма, а как свойство или характеристика популяции» (Там же, с. 9).

Из определений изменчивости по А.В. Яблокову (1966) вытекает четкий критерий различения собственно изменчивости и биоразнообразия. Наряду со сходством этих понятий как популяционной характеристики между ними существует принципиальная разница. Если изменчивость есть свойство популяции, которое анализируется по отдельному признаку (или, как замечательно определил М.В. Мина (1986): изменчивость – «способность к изменениям!»), то биоразнообразия на популяционном уровне есть проявление разнокачественности групп особей по комплексу признаков. Поэтому феноменологически следует согласиться с определением разнообразия М.В. Мины (1986, с. 12): «Разнообразие – это свойство совокупности объектов, суммарное выражение различий между ними, видимое проявление изменчивости». Многомерность описания индивидуального фенотипа при рассмотрении биоразнообразия на популяционном уровне существенно отличается от одномерного анализа изменчивости. Последовательность многомерной характеристики биоразнообразия в популяции сводится к многомерной ординации, многомерной реконструкции целостного фенотипа и классификации индивидуумов по естественным биологическим отношениям.

Еще одно различие понятий «изменчивость» и «разнообразие» состоит в том, что при описании индивидуальной изменчивости главный интерес состоит в поиске различий между особями по данному признаку. Напротив, при описании разнообразия в популяции идет поиск групп фенотипически сходных между собой особей, а уже потом оцениваются их групповые различия. Само существование биоразнообразия на популяционном уровне предполагает наличие в рассматриваемом множестве изучаемых объектов не менее двух сходных по свойствам и функциям групп особей, которые в то же время отличаются друг от друга при межгрупповом сравнении. Иными словами, атрибутом разнообразия является сочетание внутргруппового сходства выделенных по какому-то основанию классов особей с межгрупповыми различиями этих классов.

Проявление биоразнообразия на уровне популяции эмпирически обычно иллюстрируется многочисленными примерами различных проявлений полиморфизма. Существование «биоразнообразия» в популяции означает наличие в ней двух или более классов однородных фенотипов (например, «морф» по Форду, «фенонов» в понимании

Майра или «биотипов» по Иоганнсену), которые естественным образом выделяются по каким-либо биологическим отношениям. Наиболее общепринято отнесение к категории биоразнообразия на популяционном уровне таких явлений, как полиморфизм (Ford, 1940). Известны разные проявления полиморфизма в популяции, генетическая природа которого не всегда очевидна, но отчетливо проступает эпигенетическая природа этой фенотипической разнокачественности.

При детальном изучении полиморфизма обычно обнаруживается его адаптивный и часто функциональный «экологический» смысл. Таковы примеры классического окрасочного полиморфизма *Adalia bipunctata*, отнесенного Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Ю.М. Свиричевым (1966) к явлению адаптационного полиморфизма. Сходный случай адаптивных колебаний окрасочных морф по сезонам отмечен С.М. Гершензоном у обыкновенного хомяка. Известен и случай «индустриального меланизма» березовой пяденицы в крупных городах Великобритании (при снижении уровня промышленных выбросов в атмосферу к началу XXI в. частота «темной» морфы вновь заметно снизилась). Все эти примеры говорят о четкой «экологической» специализации морф, их важной адаптивной роли для популяции. Элементами биоразнообразия на популяционном уровне могут являться не только различные адаптивные морфы, но и сезонные генерации (r- и K-стратегии), внутривидовые структурно-функциональные группы (мигранты – оседлые, устойчивые к заражению – неустойчивые, толерантные к фактору – нетолерантные, экологически различные классы особей).

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

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

Другой атрибут существования биоразнообразия на популяционном уровне – наличие механизмов поддержания устойчивости и целостности его элементов. По Уоддингтону, таким основным механизмом поддержания устойчивости фенотипа в развитии, как уже отмечалось, является эпигенетический ландшафт, или совокупность альтернативных канализованных путей развития. Следовательно, эпигенетический ландшафт популяции, скорее всего, и есть тот главный фактор, который обуславливает стабильность поддержания и регулярного воспроизведения фенотипов («биотипов») в популяции.

Таким образом, понимая *изменчивость* в общем виде как *реализацию законов возможного (допустимого в морфогенезе) преобразования отдельных признаков* (Васильев, 1996), можно определить *биологическое разнообразие* на популяционном уровне как *многомерное отражение в фенотипах особей альтернативных путей развития, присутствующих эпигенетическому ландшафту популяции* (Васильев, 2005).

При сравнении разных внутривидовых форм, т.е. поднимаясь на более высокий уровень внутривидовой иерархии, элементом биоразнообразия выступает сама популяция, целостность которой также обусловлена ее эпигенетическим ландшафтом. Группы популяций, обладающие сходством развитийных систем, формируют подвиды и расы, которые образуют самостоятельные элементы биоразнообразия. Сравнение представителей одного рода, которые близки и по организации процесса развития, предполагает рассматривать в качестве элемента биоразнообразия вид.

Эпигенетические представления, лежащие в основе фенетики, позволяют перейти от редуccionистских позиций, свойственных ранней ее стадии, к композиционистским холистическим воззрениям, а также к осознанию важности сочетания редуccionизма и композиционизма (анализа и синтеза) в изучении процессов морфогенеза, опираясь на феномены эпигенетического ландшафта популяции и эпигенетической изменчивости.

ГЛАВА 5. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭПИГЕНЕТИКА

*«На смену генетике приходит
эпигенетика»*

У. Гиббс

Информация в данной области пополняется ежегодно и стремительно прибывает. Приводимые здесь материалы должны послужить минимальным справочным материалом при рассмотрении достаточно сложных явлений молекулярной эпигенетики или эпигеномики – области молекулярной биологии, изучающей процессы молекулярной регуляции функционирования генома в ходе клеточной дифференцировки и индивидуального развития (Gilbert, 2003). Сегодня становится ясно, что без понимания фундаментальных молекулярных основ эпигенетики, традиционная эпигенетика, предложенная Уоддингтоном, не может претендовать на объяснение регулятивных процессов морфогенеза, а также на понимание фундаментальных основ гомологии и гомологической изменчивости. Один из ведущих российских специалистов в области молекулярной биологии Б.Ф. Ванюшин (2004) утверждает в этой связи: «... век двадцатый был веком торжества генетики. Нет сомнений в том, что век нынешний по праву – век эпигенетики».

Поскольку эпигенетика и эпигенетические процессы в последние годы из области гипотез перешли на твердую почву изучения реальных молекулярных процессов, причем главным образом за счет усилий молекулярных биологов, то это обстоятельство привело к резкому сужению области эпигенетики до молекулярных процессов. Теперь основными эпигенетическими изменениями считают только те, которые связаны с изменением экспрессии генов без нарушения нуклеотидной последовательности ДНК. Это вполне справедливо, но эпигенетика данными явлениями не исчерпывается. Несомненно, что сфера эпигенетики значительно шире явлений метилирования ДНК, о которых ниже пойдет речь. Молекулярная биология, которая лишь в самом начале XXI в. открыла для себя молекулярную эпигенетику, пока еще не успела переоткрыть для себя уоддингтоновскую эпигенетику, нацеленную на биологию развития, морфологию и гомологическую изменчивость. Эпигенетика объединяет всю совокупность сложнейших процессов регуляции функционирования эпигенома в процессах клеточной дифференцировки и морфогенеза, включая поливариантность морфогенеза на всех его этапах, механику и системные процессы развития, нелинейную термодинамику развития, экологические факторы развития, и тесно связана с эволюционным процессом (Уоддингтон, 1970; Robert, 2001; Gilbert, 2003).

Поскольку молекулярные аспекты эпигенетики уже были ранее в общем виде рассмотрены А.Г. Васильевым (2005), то в данной главе мы изложим только те материалы, которые еще не успели в полной мере попасть в учебники, но крайне важны для дальнейшего обсуждения и интерпретации представленных в книге результатов.

Структура и экспрессия генов. Мы не будем рассматривать структуру двухцепочечной спиральной молекулы ДНК, состоящей из полинуклеотидных последовательностей, составленных комбинациями двух пар комплементарных нуклеотидов. Сейчас общеизвестно, что цепи ДНК, представляющие собой спиральный дуплекс, удерживаются за счет водородных связей между пуриновыми основаниями одной цепи и пиримидиновыми – с другой: аденин связан с гуанином, цитозин с тиминном. Встречаются кольцевые одноцепочечные, кольцевые двухцепочечные и линейные двухцепочечные ДНК. У эукариот ДНК – это линейная двухцепочечная спиральная форма. Хорошо известно, что основная часть ДНК упакована в хромосомах. У эукариот хромосомы состоят из хроматина: двухцепочечной ДНК, образующей комплексное соединение с пятью вариантами белков-гистонов: Н1, Н2А, Н2В, Н3 и Н4. Важно при этом заметить, что гистоны могут быть ацетилированы, фосфорилированы и метилированы, что влияет на степень конденсированности хромосом и доступность генов транскрипционным процессам (Newell-Price et. al., 2000). В дальнейшем эта информация нам будет полезна.

Молекула ДНК «намотана» на гистоновые октамеры, соединенные друг с другом. Хотя гистон Н1 и не входит в состав нукleosомного коря, но обеспечивает сшивку и своеобразную прокладку для тех мест суперспирали, где ДНК начинает навиваться, а затем завершает свой виток на нукleosомном коре. В метафазной хромосоме степень конденсации возрастает и достигает 5000-кратного уплотнения (Сингер, Берг, 1998). Хроматин обеспечивает высокую степень компактности геномной ядерной ДНК, что важно для возможности размещения в ядре громадных молекул ДНК эукариот.

Вероятно, ДНК была эволюционно сформирована на основе кольцевых генов, типичных для многих прокариот, поэтому ДНК эукариот имеет сегментированный характер (Трифонов, 2002). Эпигенетические процессы регуляции транскрипции генов у эукариот связаны с нукleosомной «разметкой» ДНК, поскольку от положения нукleosом зависит доступность тех или иных частей (сайтов) ДНК для регуляторных белков или, напротив, для блокирования доступа к определенным сайтам (Суслов и др., 2004).

Хорошо известно, что наряду с ДНК в клетках присутствуют три типа РНК: рибосомная – рРНК, транспортная – тРНК и матричная –

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

Всем также хорошо известны такие явления, как конвариантная редупликация ДНК, явление рекомбинации между гомологичными участками родительских хромосом при кроссинговере, транскрипция и трансляция информации с помощью РНК, триплетный код и общие черты процесса биосинтеза белков в рибосомах, завершающиеся формированием третичной структуры белка.

Долгое время цепочка передачи молекулярно-генетической информации представлялась в анизотропном виде: ДНК→ДНК→РНК→Белок. В целом она характеризовала логику детерминированного программирования со стороны генома белков и остальных черт фенотипа. Эта схема была названа центральной догмой молекулярной биологии. Затем, были открыты новые пути передачи информации, включая возможность репликации РНК (РНК → РНК) и осуществления обратной транскрипции ретровирусами, ретротранспозонами и ретрогенами (РНК → ДНК), т.е. возможности обратного встраивания РНК в ДНК.

В 1982 г. американский биолог Стенли Прусинер открыл явление *прионизации белков*. Он, обсуждая проблему медленных инфекций, включая «губкообразную энцефалопатию», высказал гипотезу об особых белковых инфекционных частицах, которые назвал «**proteinaceous infections particle**», переставив для удобства произношения буквы в сокращенном названии «**pro-in**» на «**prion**». В дальнейшем гипотеза подтвердилась, и была обнаружена особая структура белковых молекул – прионов, которая вызывает процесс конформационного уподобления себе других гомологичных белков (Белок → Белок). Это происходит лавинообразно и напоминает кристаллизацию, причем рост таких белковых аналогов «кристаллов» – амилоидов – параллельно сопровождается образованием небольших олигомеров, которые служат своеобразными семенами для роста таких же новых структур (Инге-Вечтомов, 2000). Возможность прионизации, т.е. репликации полипеп-

тидов на основе пространственных конформационных белковых матриц, а также явлений обратной транскрипции и авторепликации РНК заставляет пересмотреть традиционную схему центральной догмы молекулярной биологии (Инге-Вечтомов, 2003).

Схему информационных связей между ДНК, РНК и белком в модификации, предложенной С.Г. Инге-Вечтомовым (2003), можно теперь представить иначе (рис. 5.1). Из нее следует, что логика жесткой генетической детерминации белков и классические рассуждения Дж. Бидла и Э. Татума о том, что «один фермент соответствует одному гену», уходят в прошлое. Этому во многом способствовало открытие альтернативного сплайсинга (речь о нем пойдет позднее), позволяющего на одном и том же гене создавать множество вариантов белков. Возникла иная логика рассуждений, согласно которой ДНК существует как основа длительного хранения и передачи информации, т.е. как «генетический склад» или «архив» (Ратнер, 2001). Молекулы РНК представляют собой основные операциональные единицы считывания (транскрипции) и перевода (трансляции) данной информации. Собственно и сами молекулы ДНК, как полагают, эволюционно возникли из РНК.

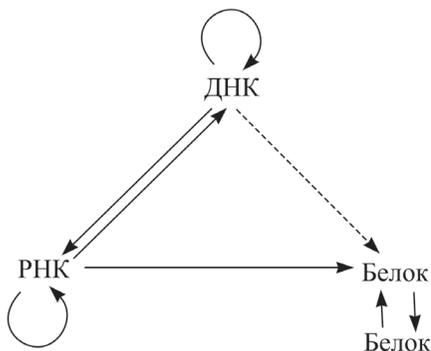


Рис. 5.1. Современная модификация «центральной догмы» молекулярной биологии: нарушена анизотропия изначальной схемы «информационных» связей между ДНК, РНК и белком (по: Инге-Вечтомов, 2003)

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

Особые регуляторные способности молекулярной эпигенетической системы в клетке стали очевидными после открытия прерывистости генов у эукариот. Как стало известно еще в 1970-х годах, у эукариот кодирующие белок гены в отличие от генов большинства прокари-

от могут быть прерывистыми: кодирующие части ДНК прерываются некодирующими. Кодирующие части были названы экзонами, а вставочные некодирующие – интронами. Название интрон произошло от английского словосочетания **intervening zone** – буквально «промежуточная зона», а экзон от **expressing zone**, т.е. «выражающая ген», экспрессируемая часть гена. Это было обнаружено при сравнении мРНК и исходных участков ДНК. Давно известно, что матричная РНК используется как своеобразный «лентопротяжный» механизм при биосинтезе белка: на мРНК нанизывается множество рибосом, которые, перемещаясь вдоль нее, обеспечивают условия для трансляции информации с мРНК, позволяя с помощью тРНК переводить ее с триплетного нуклеотидного кода в последовательность расположения аминокислот в синтезируемом белке. Понятно, что для обеспечения этого процесса биосинтеза должна использоваться только кодирующая часть генома, т.е. экзоны. Было обнаружено, что исходные транскрипты мРНК, полученные с ДНК, – про-мРНК, содержат полную информацию и об экзонах, и об интронах. Однако сразу после исходной транскрипции участки мРНК, соответствующие интронам, удаляются с помощью особого процесса, который называется *сплайсинг* (рис. 5.2).

Зрелые мРНК после сплайсинга содержат только информацию о сшитых друг с другом экзонах. Общая масса ДНК, содержащей интроны, значительно превышает ту ее часть, которая содержит экзоны. Следует еще добавить, что гетерогенная ядерная РНК (гяРНК) является сложным комплексом, включающим и первично транскрибированные участки, еще содержащие информацию об интронах, и зрелые процессированные транскрипты уже после сплайсинга. В цитоплазме клетки цитоплазматические мРНК функционируют только в зрелом виде.

В процессе сплайсинга происходят реакции расщепления с образованием лассообразной структуры интрона (петли) и лигированием (сшивкой) двух экзонов (см. рис. 5.2). Судьба удаляемых интронов пока не выяснена во всех подробностях. Процесс сплайсинга катализирует сложный комплекс, который называется «сплайсингосома» и состоит из самого интрона, с которым связаны до пяти мяРНП (множество ядерных рибонуклеопротеидных комплексов), и вспомогательных белков. Сплайсинг разных типов генов, образующих разные РНК, может отличаться, однако в конечном итоге чаще всего происходит линейное удаление интронов и лигирование экзонов. Наряду с «самосплайсингом» в цис-реакциях (внутримолекулярных) известен и транс-сплайсинг, т.е. процесс лигирования экзонов, принадлежащих разным молекулам РНК. Транс-сплайсинг может давать комбинаторику экзонов в цис- (внутри молекул) и транс-сочетаниях (между молекулами), т.е. обеспечивать существенное разнообразие конечных продуктов трансляции.

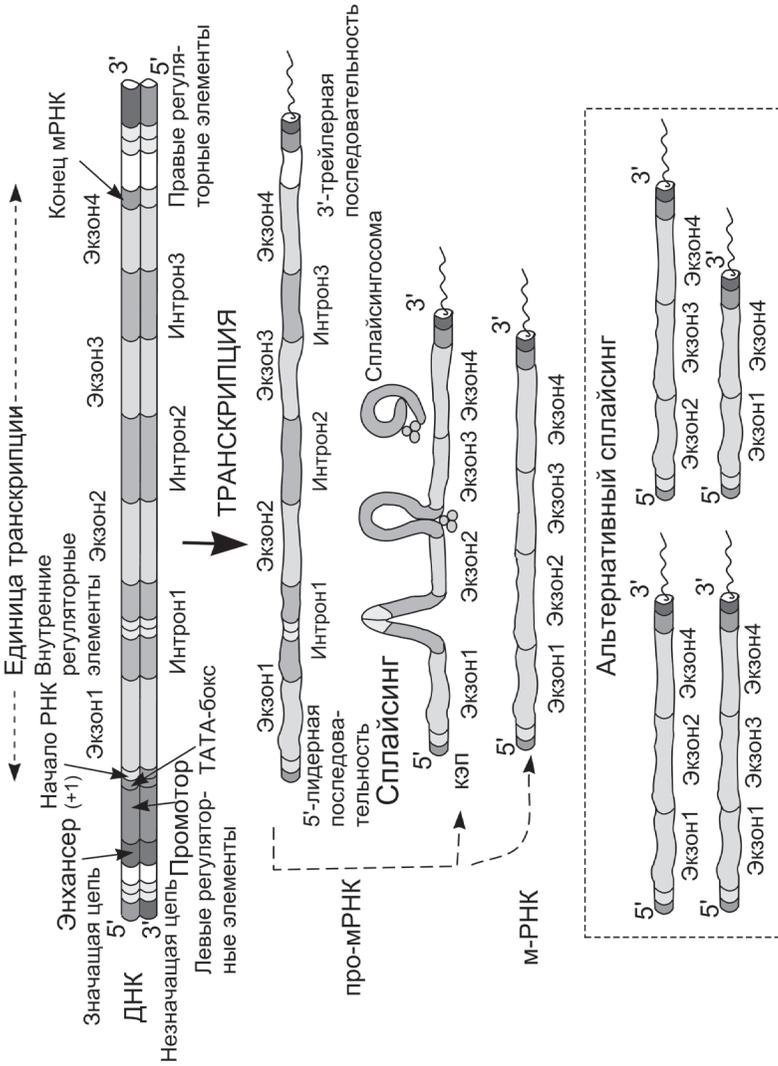


Рис. 5.2. Схема транскрипции и сплайсинга, включая альтернативный сплайсинг транскрипта (по: Васильев, 2005)

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

Экспрессия самих генов – участков ДНК, не может осуществляться без помощи белков-ферментов, т.е. функционирование генов невозможно без эпигенетических (надгенетических) процессов с участием протеинов. Экспрессия генов, как правило, регулируется на этапе образования РНК, однако может осуществляться при трансляции мРНК в белки. Начало транскрипции (инициация экспрессии генов) регулируется двумя известными способами: либо за счет модификации репрессорных белков, изначально блокировавших транскрипцию, либо активаторными белками, которые должны находиться в необходимом функциональном состоянии. Другими словами, либо нужно испортить блокирующее устройство, чтобы машина экспрессии запустилась, либо повернуть тумблер в состояние «запуск машины» (Сингер, Берг, 1998). Иногда сами белки, которые получаются при экспрессии генов, могут регулировать собственное производство, влияя на экспрессию собственного гена. Иногда изменение самой структуры ДНК, например, при перемещении и встраивании так называемых мобильных элементов генома вблизи места начала транскрипции, может влиять на регуляцию экспрессии гена.

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

Известны три типа РНК-полимераз: РНК-полимераза I, транскрибирующая гены рибосомальных РНК; РНК-полимераза II, транс-

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

Модификация центральной догмы молекулярной биологии потребовала изменить представление о гене. По М. Сингеру и П. Берг (1998, с. 9), молекулярным эукариотическим геном можно считать «совокупность сегментов ДНК, составляющих экспрессируемую единицу, которая дает начало одному или нескольким специфическим функциональным продуктам – молекулам РНК либо полипептидам». В отличие от прокариот гены у эукариот моноцистронные, т.е. кодирующие одну РНК или белок, а не полицистронные, кодирующие несколько белков или РНК, как оперон. В структуру гена эукариот входят: 1) единица транскрипции – область транскрибирования, которая содержит интроны, экзоны, 5'-лидирующие (начинающие) и 3'-трейлерные (завершающие) последовательности, расположенные по краям кодирующих последовательностей, а также необходимые регуляторные элементы в составе единицы транскрипции; 2) фланкирующие единицу транскрипции регуляторные последовательности, которые необходимы для экспрессии гена и ее завершения (см. рис. 5.2).

Все транскрипты генов класса II на начальной 5'-лидерной последовательности содержат так называемую *кэп* последовательность (7-метилгуанозин) в мРНК, за которой в формирующейся мРНК извне присоединяется полиаденилатный хвост (poly(A)-хвост) до 300 п.н. (Сингер, Берг, 1998). Установлено, что *кэп*-структура, обладая защитной функцией по отношению к 5'-лидирующей последовательности, специфично взаимодействует с факторами инициации трансляции. Наряду с факторами транскрипции для начала экспрессии гена необходимы так называемые *промоторы* – минимальные базальные последовательности, требующиеся для правильного начала транскрипции, которые расположены непосредственно перед единицей транскрипции. В структуре базальных промоторов, которые весьма сходны у разных организмов, присутствуют характерные повторности нуклеотидных последовательностей, в частности ТАТА-боксы. Такие характерные повторности нуклеотидов встречаются в разных регуляторных элементах генома и называются *мотивами*. Выявлены также особые последовательности-усилители – *энхансеры*, способствующие началу экспрессии гена независимо от расстояния и расположения относительно точ-

ки инициации транскрипции. Эхансеры обычно сосредоточены вблизи промоторных зон. При мутации в одном из элементов последовательности эхансера его активность может снизиться на порядок, но при делеции всего эхансера эффективность транскрипции может снизиться на два порядка, т.е. в сотни раз (Сингер, Берг, 1998).

Относительно недавно было обнаружено особое эпигенетическое явление посттранскрипционного редактирования мРНК, которое заключается в том, что во время процессинга происходит замена одних нуклеотидов на другие и наблюдается транслирование уже иной последовательности, чем была в исходной мРНК. Редактирование осуществляется за счет эпигенетических процессов соответствующими ферментными системами. В результате на основе «исправленной» мРНК осуществляется синтез «правильной» полипептидной цепи, которую нельзя было бы получить без такого редактирования. Таким образом, эпигенетическая система может определить, какие основания нужно удалить, чтобы получился полноценный белок при транслировании, т.е. возможно, что существует механизм сравнения потенциального белка с имеющимися правильными белками. Это позволяет предполагать возможность эпигенетической передачи информации в направлении Белок → мРНК (Животовский, 2003).

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

Важно подчеркнуть, что собственно *мутациями* являются изменения последовательности нуклеотидов в ДНК. В случаях, когда такое изменение (мутация) осуществилась в том месте ДНК, которое обеспечивает транскрипцию мРНК и соответственно синтез белка, может измениться триплетный кодон. Это приведет к замене аминокислоты, которая определяется данным кодоном. Такое явление принято называть точечной или точковой мутацией. Подавляющее число измененных белков функционируют ненормально и теряют свои основные свойства, включая определенную трехмерную конфигурацию, и мутации, приводящие к их образованию, чрезвычайно вредны. Известным примером такого крупного нарушения функции, вызванного всего одной аминокислотной заменой, является феномен серповидноклеточ-

ной анемии, когда нарушается способность гемоглобина переносить кислород. Известно, что молекула гемоглобина является гетеродимером, состоящим из двух α -цепей и двух β -цепей. У больных серповидноклеточной анемией в 6-м положении β -цепи, состоящей из 146 аминокислот, произошла всего одна аминокислотная замена: вместо глутаминовой кислоты помещается валин. Замена приводит к тому, что в гомозиготных по этому гену эритроцитах больных людей, а также в меньшей степени у гетерозиготных, происходит формирование гигантских агрегаций нарушенных молекул гемоглобина, и они сильно деформируют клетку, приводя к характерной серповидности.

При репликации ДНК ферментный ДНК-полимеразный ансамбль способен к редактированию и репарации ошибок. Система копирования работает с поразительной точностью и высокой скоростью: от 500 оснований в секунду у бактерий до 50 оснований у высших позвоночных (Стил и др., 2002). Средняя частота мутаций по разным оценкам, очевидно, около 10^{-10} (всего одна ошибка на 10 миллиардов прочитанных оснований), а максимальная – 10^{-8} . При встрече с ошибочным участком ДНК-полимеразный «ансамбль» узнает его по искажению двойной спирали, затем этот участок (неправильное основание или группа оснований) вырезается и на его место вставляется такая замена, которая должна быть. Репликация ДНК осуществляется за 5-20 часов. Выше число ошибок при копировании, включающем одноцепочечных РНК-посредников, т.е. при превращении РНК в ДНК и наоборот, поскольку ферментные системы РНК-полимеразы, РНК-репликазы и обратной транскриптазы не имеют функций проверки и исправления ошибок (Стил и др., 2002).

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

Эпигенетическая роль белков-шаперонов. Шаперонинг (шейперонинг) молекул исходно был замечен на примере протеинов тяжелого теплового шока (ТТШ) – «heat shock proteins» (Hsps). Эти белки особо многочисленны в клетках, подвергнутых средовому стрессу, в которых они помогают реактивировать дестабилизированные и/или агрегированные после воздействия белки (Parsell, Lindquist, 1993). Большинство шаперонов также имеются и в нормально растущих клетках, где случайные нарушения свертывания белков в трехмерную структуру встречаются аналогично нарушениям, вызванным мутациями, и тем самым уменьшают их структурную стабильность (Tomala, Korona, 2008).

Механизмы действия шаперонов, по-видимому, сходны, независимо от источника их повреждения: в результате средового или мутационного воздействия. Гидрофобные участки полипептида, нормально погруженные внутрь протеина, становятся вывернутыми на поверхность молекулы. Это сигнализирует шаперонам о том, что протеин поврежден. Путем присоединения к дестабилизированному протеину и отсоединения от него, шапероны осуществляют на него свое двойное воздействие: они блокируют нарушенные протеины, соединяясь с гидрофобными опасными частями, и осуществляют исправление их конфигурации на нормальный вариант структуры и свертки белка. Поскольку сигнал о нарушении белка и механизм его восстановления являются универсальными, то универсальны и механизмы восстановления нарушений, возникших при средовом стрессе или при генной мутации. При нарушении нормальной функции шаперонов фенотипические aberrации проявляются значительно чаще, включая частоту протеинов с нарушенной структурой и функцией.

За два последних десятилетия выявлен широкий спектр функций шаперонов в клеточных процессах. Они обеспечивают помощь при укладке (фолдинге) белков как вновь появляющихся, так и уже давно существующих, способствуют перемещению белков, ремоделингу, процессам секреции и деградации протеинов (Tomala, Korona, 2008). Хотя шапероны, участвующие в этих процессах различаются, а также часто негомологичны, все они распознают свои белковые субстраты сходным образом. При нормальном клеточном метаболизме скрепление дестабилизированного протеина шапероном – это первый шаг к дальнейшему процессингу. Затем полипептид может освободиться и продолжить свое сворачивание в третичную структуру. Шапероны могут останавливать этот процесс или поворачивать его вспять, противодействуя его транслокации и модификации. Интересно также, что большинство шаперонов распознают нестабильные протеины и подталкивают их к деградации.

На ранней фазе укладки вновь создаваемых протеинов молекула шаперона Hsp40 присоединяется к рибосоме (rHsp40), активирует

молекулу цитозольного шаперона Hsp70 и направляет ее к протягиваемому полипептиду. Этой стадии ко-трансляционного шаперонинга может быть достаточно для многих белков. В других ситуациях для укладки протеина необходима пост-трансляционная поддержка со стороны шаперона Hsp70. Наконец, шаперон Hsp70 может направлять полипептид к шаперону Hsp90, который инициирует последнюю фазу укладки структуры белка. Комплекс шаперонов Hsp70/ Hsp90 обеспечивает как исправление структуры белка, так и, при невозможности этого, направляет их на протеосомы, где с помощью ко-шаперонов (например, CHIP) идет деградация белков и их разборка.

Шапероны, являясь хелперами во время стресса, могут стать контролерами во время нормального метаболизма. Они могут фенотипически маскировать генетическую разнородность (Rutherford, Lindquist, 1998; Tomala, Korona, 2008). В настоящее время обсуждается, как шапероны могут в этой связи влиять на силу очищающего отбора. В целом шапероны оказывают стабилизирующий эффект на генную сеть и действие мутаций с большой вероятностью забуферивается, когда сеть устойчива, именно благодаря шаперонам. Очевидно, что действие самой системы шаперонов и результат их деятельности могут рассматриваться как особый и эффективный эпигенетический механизм, имеющий важное эволюционное следствие.

Псевдогены и повторяющиеся мобильные элементы генома.

Наряду с генами в геноме имеются псевдогены – такие участки генома, которые близки (иногда почти идентичны) по своей структуре нормальным активным генам, но не являются их аллелями и не кодируют обычные генные продукты. Как правило, псевдогены имеют структурные нарушения в регуляторной и/или кодирующей частях. У них, например, могут быть только частично изменены терминальные регуляторные последовательности, поэтому наряду с молчащими псевдогенами, возможны и такие, которые способны транскрибировать и транслировать дефектные полипептиды. Поскольку псевдогены часто являются фланкируемыми структурами с активными генами, то их происхождение связывают чаще всего с явлением амплификации (умножения) генов, приводящей к тандемным повторам. Псевдогены часто имеют черты, сходные с транскриптами, полученными с активных генов, например полиаденилатные хвосты (poly(A)-хвост), которые присоединяются обычно к 5'-лидирующей последовательности мРНК. Поэтому, скорее всего, такие псевдогены являются продуктом (жертвой) обратной транскрипции РНК и транспозиции.

В структуре генома присутствует также довольно много повторяющихся последовательностей разного типа. В геномах млекопитающих кодирующие функциональные экзоны составляют до 2%, повторяющи-

мися элементами не экзонной природы занято до 50% генома, и только 48% приходится на уникальные последовательности ДНК, большинство из которых произошли от мобильных элементов. Геномы содержат перемежающиеся повторные последовательности, которые амплифицировались при перемещении по геному, т.е. способные к транспозиции элементы. Установлено, что они взаимодействуют с целым геномом и влияют на его эволюцию. В последние годы были открыты так называемые кассеты транспозирующихся элементов (ТЭ) – ТЭ-кассеты (TE-cassetes), что является, по-видимому, нормой, а не исключением (Lorenс, Makalowski, 2003). Обнаружено присутствие ТЭ-кассет у всех позвоночных. Белки, в создании которых играли роль ТЭ-кассеты, обладают всеми основными функциями: белки сшивки нуклеиновых кислот, белки-ферменты, сигнальные трансдукторы, структурные белки, молекулы клеточной адгезии, регуляторы апоптоза, регуляторы работы ферментов, белки-транспортёры, регуляторы клеточного цикла, лигирующие и белки теплового шока – *шапероны*, белки иммунной защиты и многие другие, функция которых пока неясна. А. Лоренц и В. Макаловски (Lorenс, Makalowski, 2003) считают, что геномы используют такие кассеты как готовые для использования мотивы при эволюционных перестройках.

Перестройки генома, связанные с повторяющимися последовательностями, могут быть как случайными, так и запрограммированными. Многие повторяющиеся сегменты ДНК способны к мобильным транспозициям и называются мобильными элементами. После встраивания мобильного элемента в новый сайт может происходить нарушение или изменение свойств регуляции экспрессии генов. Некоторые мобильные элементы содержат регуляторные элементы и обеспечивают новые варианты регуляции генов. Все эти варианты мобильных элементов обуславливают быструю перестройку структуры генома, которая часто сопровождается изменением функционирования генов-мишеней.

Мобильные элементы способные к транспозиции обычно содержат ген или ряд генов, обеспечивающих транспозицию, а на концах имеют характерные инвертированные последовательности, необходимые для осуществления транспозиции. Иногда мобильные элементы содержат гены, обеспечивающие важные свойства при изменении условий, приводящие к мутагенным последствиям после транспозиции. Например, известны мобильные элементы, которые имеют гены, усиливающие устойчивость к антибиотикам. Часть мобильных элементов способна к транспозиции без обратной транскрипции, используя для этого фермент транспозазу. Именно такие ТЭ, обеспечивающие пестроту окраски зерна, были обнаружены в классических исследованиях лауреата Нобелевской премии Барбары Мак-Клинтон у кукурузы и названы «прыгающими генами», или транспозонами.

Если транспозиция происходит при транскрипции и обратной транскрипции ДНК, такие мобильные элементы называются *ретротранспозонами*. Они обладают сегментом, кодирующим обратную транскриптазу. Часть ретротранспозонов имеет концевые повторы, а по своей структуре и способу транспозиции напоминает провирусы ретровирусов, но неспособные иметь активные формы вне клеток, как, например, у ретровирусов. У других ретротранспозонов концевые инвертированные повторы отсутствуют. Необходимо отметить, что все ретротранспозоны имеются лишь у эукариот.

Ретротранспозоны известны двух типов: LTR-транспозоны (от **L**ong **T**erminal **R**epeats – с протяженными терминальными повторами), которые структурно напоминают ретровирусы, но не формируют специальной оболочки за пределами клетки и не-LTR-транспозоны двух характерных семейств: SINE и LINE. Первое семейство – SINE – это сравнительно короткие диспергированные повторы («**S**hort **I**nterspersed **R**epeats»), включающие до 300 п.н. Они не способны к автономной транспозиции без участия других элементов генома. Второе семейство – LINE – относительно длинные диспергированные повторы («**L**ong **I**nterspersed **R**epeats»), в состав которых входит не менее 6 тысяч п.н. Эта группа ретротранспозонов способна к автономной транспозиции.

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

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

Существует еще один класс – *ретропозоны*, или ретрогены, которые не имеют ни кодирующих последовательностей, ни концевых повторов, характерных для транспозонов и ретротранспозонов, но обладают на одном из концов так называемой АТ-богатой последовательностью и транспозируются с помощью РНК посредника. Имеются также эндогенные ретровирусы – ЭРВ (ERVs – **e**ndogenous **r**etro**v**iruses), которые происходят от ретровирусных инфекций герминативных клеток, которые «гомозиготизировались» и стали постоянным генетическим

элементом хромосом потомков. Своеобразной группой ТЭ являются мобильные интроны, способные к транспозиции при сплайсинге после создания РНК-транскрипта. Наконец, были открыты иные по принципу транспозиции мобильные ТЭ – транспозоны, не являющиеся ретроэлементами. Среди них, например, известны миниатюрные транспозирующиеся элементы с обратными повторами – MITE (**M**iniature **I**nverted **R**epeat **T**ransposable **E**lements), а также FB-транспозоны (от **F**oldback – обратная петля), маркированные характерными тандемными обратными терминальными повторами и другие транспозоны.

Все процессы транспозиции мобильных элементов ДНК сопряжены с быстрой перестройкой структуры и функции генома, могут возникать в результате изменения условий среды, управляются и регулируются большим числом белков-ферментов и иных регулирующих эпигенетических факторов. Часть перестроек может приводить к формированию и длительному наследованию так называемых долговременных модификаций фенотипа (Васильева и др., 1995 а, б; Животовский, 2003). Таким образом, мобильные элементы могут играть роль переключателей развития, перестройки генома часто осуществляются в ответ на прямое воздействие среды, а приобретенные эпигенетические изменения, будучи экспериментально обратимыми, способны тем не менее длительно наследоваться в чреде многих поколений, а возможно, и закрепляться в дальнейшем.

Метилирование ДНК и системы эпигенетической наследственности (СЭН). В последнее время основными молекулярными эпигенетическими изменениями считают те, которые связаны с дифференциальными изменениями экспрессии генов и без нарушения нуклеотидной последовательности ДНК устойчиво наследуются в ряду митотических и мейотических делений клетки (Jablonka, Lamb, 1998, 2008). Наиболее известны два таких механизма, которые влияют на экспрессию генов: модифицирование гистонов нуклеосомного кода и метилирование ДНК. Если хроматин конденсирован, то факторы, регулирующие экспрессию генов, не могут действовать на ДНК, поэтому гены находятся в «выключенном» состоянии. Напротив, если хроматин «открыт», то гены могут быть «включены». Существуют ферменты – деацетилазы гистонов (HDAC), которые модифицируют белки гистоны нуклеосомного кода, что изменяет его структуру. Хроматин, содержащий ацетилированные гистоны, является «открытым» и доступен для факторов транскрипции, поэтому потенциально гены могут быть активированы. Противоположное состояние, когда гистоны деацетилированы, вызывает конденсацию хроматина, что приводит к прекращению доступа факторов транскрипции, и гены становятся «молчащими».

Метилирование ДНК считается в настоящее время одним из наиболее изученных эпигенетических механизмов при функционировании

генома. Метилирование – это обратимая ковалентная модификация структуры ДНК у некоторых азотистых оснований, вызванная присоединением метильной группы – CH_3 к углероду. Давно известно, что, кроме четырех обычных азотистых оснований, в ДНК могут присутствовать нетипичные варианты их строения: 5-метилцитозин (m^5C) и N^6 -метиладенин (m^6A), которые были названы минорными из-за редкого их обнаружения. Было установлено, что минорные основания возникают в результате ферментативной модификации, сопровождающейся метилированием обычных оснований.

У эукариот динуклеотид 5'-CG-3', являющийся мишенью в процессе метилирования, встречается в два или пять раз реже, чем его изомер 5'-GC-3'. Известно, что у позвоночных животных при метилировании оснований часто встречается 5-метилцитозин. По данным М. Сингера и П. Берг (1998), более 95% метильных групп в ДНК у позвоночных животных содержится в остатках одного азотистого основания – цитозина (обычно в форме 5-метилцитозина), причем именно у редкой динуклеотидной формы CG, у которой оказываются метилированными более половины динуклеотидов. Метилирование ДНК встречается практически у всех организмов – от бактерий до млекопитающих (Jablonka, Lamb, 1998).

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

Накопление новых фактов привело Еву Яблонку и Марион Дж. Лэмб к объяснению наследования приобретенной эпигенетической изменчивости, а затем к созданию представлений о существовании и функционировании систем эпигенетической наследственности – СЭН, а также гипотезы об их особой роли в эволюционном процессе (Jablonka, Lamb, 1998, 2008). Авторы описали свойства *системы эпигенетической наследственности (СЭН)*, лежащие в основе клеточной памяти и обеспечивающие возможность формирования и передачи в клеточных линиях характерных черт фенотипа, индуцированных внешней или внутренней средой в процессе развития. Особое место в их рассуждениях занимает возможность трансгенерационной эпигенетической наследственности, которая ранее обычно отрицалась или игнорировалась. Последняя позволяет обосновать эпигенетический механизм «наследования приобретенных признаков», т.е. отчасти лежит в области, которая традиционно относилась к ламаркизму. Ю.В. Чай-

ковский (2006) отнес эти исследования к особому направлению в биологии, которое он остроумно назвал *молекулярным ламаркизмом*.

Главная особенность предложенной Е. Яблонкой и М. Лэмб схемы заключалась в том, что картина метилирования благодаря механизмам обычной репликации ДНК может передаваться в чреде клеточных поколений. Сущность СЭН (EIS) они определяют следующим образом. Эпигенетические системы наследственности являются некоей памятью клеточных систем, которая позволяет соматическим клеткам с разными фенотипами, но с идентичными генотипами (например, принадлежат одной особи. – Авт.), передавать свои фенотипы клеткам-потомкам даже в том случае, если стимулы, которые их исходно вызвали, уже отсутствуют. Культуры клеток и их линии сохраняют свои свойства при делении (эпителиальные клетки порождают такие же эпителиальные, а фибробласты, делясь, дают фибробласты).

Е. Яблонка и М. Лэмб полагают, что существуют три типа таких СЭН. Во-первых, это самоподдерживание функционирования генетических систем: однажды, будучи включенным, ген, регулирующий транскрипцию, по принципу обратной петли сохраняет свою транскрипционную активность и после деления клетки. Кроме того, если регуляторный продукт этого гена диффундирует в соседние клетки, то может переключить и их работу по той же унаследованной модели. Во-вторых, существуют структурные системы наследования, к которым могут быть отнесены предсуществующие клеточные структуры, используемые как шаблон для создания новых структур. Например, у таких одноклеточных животных, как парамеция, генетически идентичные клетки могут иметь разные паттерны клеточных ресничек на своей поверхности. Было установлено, что экспериментально измененные структуры передаются от родительских дочерним клеткам. Наконец, в-третьих, это могут быть хроматин-меченые системы, в частности маркировка хроматина метиловыми группами при метилировании ДНК. Низкий уровень метилирования – гипометилирование – приводит обычно к увеличению потенциальной экспрессии гена, а гиперметилирование, напротив, к ее снижению или прекращению. После метилирования одинаковые нуклеотидные последовательности ДНК могут иметь разные паттерны метиляции, которые обеспечивают им разное функциональное состояние. Яблонка и Лэмб предложили называть такие альтернативные паттерны метиляции СG-димеров у одного и того же гена – *эпиаллелями*. Такие эпиаллельные состояния могут устойчиво наследоваться в течение многих клеточных поколений.

Системы эпигенетической наследственности имеют существенную специфику. Во-первых, многие изменения СЭН являются направленными и предсказуемыми, поскольку связаны с изменениями условий сре-

ды. В-вторых, это часто адаптивные изменения. В-третьих, частота таких изменений может широко варьировать – от 0 до 100%. Важной чертой является то, что эпигенетические изменения, индуцированные изменениями среды, возникают координированно в нескольких локусах. Наконец, и это имеет принципиальное значение, эпигенетические системы могут иметь сходные изменения в более чем одной клетке организма и более чем у одного организма. Эпигенетические системы могут продуцировать быстрые, обратимые, скоординированные и наследуемые изменения. Яблонка и Лэмб подчеркивают, что важность эпигенетического наследования для процессов развития на уровне целого организма очевидна уже из результатов исследований геномного импринтинга.

Хорошо известны пионерные работы Барбары Мак-Клинтон, в которых доказана передача через половые клетки эпигенетических вариантов изменения состояний окраски зерен кукурузы за счет мобильных элементов – транспозонов. Установлено, что в этих случаях наследуемые изменения состояний активности и неактивности коррелировали с изменениями паттернов метилирования и зависели от элементов, полученных от родителей, от положения в растении и присутствия других мобильных элементов (Fedorov, 1989). Другой интересный результат был получен на линейных мышах, когда удалось изменить проявление гена «агути» при разной степени метилирования участка ДНК вблизи локализации этого гена: возникли наследуемые в течение ряда поколений различия в окраске меха у мышей, идентичных по нуклеотидным последовательностям ДНК в области этого гена, но отличающихся по степени и структуре метилирования CG-димеров (см. Животовский, 2003). Таким образом, многие известные примеры неменделевского наследования, в частности парамутации, трансгенные свойства, транспозиции и генетический импринтинг, связаны с наследованием изменений хроматина и обусловлены метилированием ДНК и, вероятно, деацетилизацией гистонов (Newell-Price et. al., 2000).

Роль «хламовой ДНК». В самом конце XX века японский ученый Сусумо Оно, пришел к мысли о существовании «хламовой ДНК» – «junk DNA». Он основывался на том, что большая часть генома представлена некодирующими и, как он полагал, нефункциональными последовательностями, в частности сателлитной ДНК – тандемными повторами вблизи центромер, псевдогенами и рассеянными по геному мобильными элементами. Как уже говорилось выше, некодирующая часть генома достигает 95%, поэтому придание ей статуса только «хламовой ДНК» представляется маловероятным.

Однако позднее стало ясно, что считавшиеся ранее нефункциональными мобильные элементы генома, благодаря своей активности либо в качестве транскрибируемых генов, либо цис-действующих повторов SINE

и LINE, являются принципиальными связующими звеньями между генетическими и эпигенетическими процессами (Zuckerkindl, 2002). По мнению Э. Цукеркэндла (Zuckerkindl, 2002) геном эукариот – большая эпигенетическая машина. Как только эукариотическая клетка приобрела ядро, возникли и сложнейшие молекулярные эпигенетические отношения, обеспечивающие структурно-информационный обмен между ядром и цитоплазмой. Открытие ТЭ-кассет – кассет транспозирующихся элементов и их функциональной роли в формировании готовых для использования полипептидных мотивов (Lorenz, Makalowski, 2003), показывает, как важны мобильные элементы в эпигенетических процессах, протекающих в геноме. В последнее время и пассивная роль сателлитной ДНК также оспаривается, и приводятся доказательства ее участия в функционировании генома (Zuckerkindl, 2002; Fedorova, Fedorov, 2003).

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

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

стна также насыщенность интронов мобильными элементами и участие их в формировании самих интронов.

Во всех клетках присутствуют активно работающие гены, которые называют генами «домашнего хозяйства», но в дифференцированных клетках наряду с ними функционируют специальные генные ансамбли, обеспечивающие тканеспецифичные функции. По мере возрастания числа генов, комбинация кодируемых ими протеинов, формирующих сложные совместные функции, растет еще быстрее. Добавление 100 генов к геному человека обеспечит открытие до 3.1 млн. дополнительных пар комбинаций протеинов (Hahn, Wray, 2002). Поэтому даже при небольшом увеличении числа генов может непропорционально возрасти сложность протеома. Существует также большое число белков, обладающих многими функциями одновременно, поэтому малое число генов достаточно для обеспечения, кодируемыми ими белками, весьма большого числа функций. Ситуационно работающий геном может проявить то более сложную, то более простую систему эпигенетически взаимодействующих ансамблей генов, которые называются генетическими сетями (см. ниже).

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

Роль генных сетей. Большим шагом вперед по направлению к холистическому пониманию функционирования эпигенома можно считать концепцию генных сетей эукариот. По словам В.В. Суслова с соавт. (2004, с. 20): «Генная сеть (ГС) – группа координированно функционирующих генов, контролирующая формирование определенного фенотипического признака организма (молекулярно-генетического, биохимического, физиологического, морфологического, поведенческого и т. д.)». Согласно этой концепции, в основе функционирования ГС лежит набор элементарных структур генома – генов, их РНК, белков и т. д. и элементарных событий – взаимодействий между элементарными структурами (биохимических реакций, регуляторных, транспортных событий). Концепция ГС пытается материализовать молекулярные эпигенетические процессы, опираясь на первичность ансамблей генов и транскрипционных факторов регуляции как основы таких взаимодействий.

В каждой генной сети, по представлениям И.Л. Степаненко с соавт. (Stepanenko et al., 2002), имеются следующие важные черты: 1) определенные пути передачи сигналов от клеточных мембран к генам; 2) присутствие центрального регулятора, которым являются определенные транскрипционные факторы, производящие каскадную активацию большой группы генов (одновременная экспрессия определяет работу данной ГС); 3) наличие определенного набора регуляторных

механизмов, которые обеспечивают положительные и отрицательные петли обратной связи. По словам этих авторов, существует четыре класса генных сетей: 1) ГС гомеостаза с доминированием *отрицательных обратных связей* (ООС); 2) ГС циклических процессов (существует баланс ООС и *положительных обратных связей* – ПОС); 3) ГС стрессового ответа, связанные с тем, что ПОС способствуют выведению этого класса ГС из исходного состояния, а ООС приводят к состоянию покоя; 4) ГС морфогенеза, в которых важны ПОС.

Обнаружено большое число иерархически соподчиненных и разветвленных кластеров генных сетей, которые могут ситуационно объединяться и разъединяться. Многочисленные локальные генные сети формируют общие ансамбли, в частности ансамбль эмбриогенеза, представляющий собой сложнейший каскад ГС, работающих на основе положительных обратных связей и увеличивающихся в числе и разнообразии по мере развития эмбриона. Каждый такой каскад ГС и структура ансамбля зависят от функционального состояния клеток, тканей и *всего* организма. Соответственно в разных условиях структура соподчиненных и взаимодействующих ГС может быть различной.

Генные сети верхнего иерархического уровня интеграции объединяются за счет особых генных сетей, получивших название интеграторов (Stepanenko et. al, 2002). На самом верхнем этаже интеграции функционирует глобальная генная сеть – ГГС, которая объединяет и интегрирует работу *всех* генных сетей многоклеточного организма. Нижние уровни иерархии могут влиять на интегративные связи и функционирование ГС на верхних уровнях. Генные сети работают в зависимости от того, каков набор структурно-функциональных элементов (генов, транскриптов, белков и др.), входящих в эту сеть, а также вариантов взаимодействий между ними и определенных констант процессов. Фактически функционирующие «генные сети» – это эпигенетические сети.

Морфогенетические поля и эпигенетические процессы. Идея существования морфогенетического поля в эмбриологии была высказана по аналогии с открытым физиками электромагнитным полем и иными полями эмбриологом Т. Бовери в 1910 г. Более глубокое обоснование идеи принадлежит А.Г. Гурвичу. Детальный анализ истории становления идеи морфогенетических полей и ее временного забвения в конце 50-х годов прошлого XX в. приведен в обзоре Гилберта с соавт. (1997). По П. Вейсу, морфогенетическое поле представляло собой область эмбриональной информации, которая связана с физическим субстратом и функционирует как реальное, а не идеальное явление. При этом все компоненты полей обеспечивают сеть взаимодействий, которые определяют любую клетку ее расположением в соответствующем морфогенетическом поле. Параллельно де Бир и Хаксли высказали представление о модели градиентного поля.

В эмбриологии до конца 1930-х годов морфогенетическое поле как идея, «объясняющая» процесс развития, стала конкурирующей для идеи «гена», который воспринимался как локализованный в хромосомах дискретный фактор, влияющий на проявление фенотипического признака. Собственно, это и привело Т.Х. Моргана, резко порвавшего с эмбриологией и обратившегося к генетике, к категорическому неприятию «морфогенетического поля», поскольку ввиду неясности в то время природы гена и его связи с развитием идея поля теоретически могла возобладать над идеей гена (Гилберт и др., 1997). Морфогенетические поля весьма сложно было как доказать, так и полностью опровергнуть. При этом ген также понимался как фактор, влияющий на морфогенез, и даже как фактор, детерминирующий фенотипический признак. Поэтому неудивительно, что более простая детерминистская идея гена постепенно вытеснила более сложную и несколько аморфную идею морфогенетического поля.

Вновь к идее морфогенетического поля вернулись на другой основе – с позиций молекулярной биологии и биологии развития – в начале 1980-х годов благодаря работам Б. Гудвина. Это была холистическая концепция поля, основанная на негенных механизмах, отрицающая особую роль самих генов в его создании и поддержании. Было установлено, что в почке конечности существуют градиенты Нох-белков (феномен гомеобокса и его роль сейчас хорошо известны и не требуют пояснений), которые могли приводить к индукции образования в определенных местах этого градиента специфичных белков, а те при своем функционировании могли создать некий субстрат поля конечности. При этом образующиеся белки могли устанавливать полярные оси формирующегося органа.

В последние годы, наряду с гомологичными генами были обнаружены и гомологичные пути проведения молекулярных сигналов у представителей разных таксонов позвоночных и, что удивительно, беспозвоночных животных. Оказалось, что совершенно другая по механике развития и путям морфогенеза, а также принципиально по-другому организованная конечность позвоночных индуцируется белками, гомологичными соответствующим белкам насекомых. Те же белки, которые требуются для поляризации осей конечности в морфогенезе насекомых, принимают участие в таких же процессах при формировании конечности позвоночных!

Взаимодействие клеток в морфогенетических полях во многом обусловлено функционированием эпигенотипа и динамически может быть изменено при перенастройке и перестройке эпигенетической системы. Таким образом, фундаментальные молекулярные процессы сформировались исторически на основе отбора и активной самоорганизации, причем эпигенетические регуляторные системы в эволюции организмов, как показывает проведенный обзор, играют ведущую роль.

ГЛАВА 6. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ ГОМОЛОГИЧНЫХ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СКЕЛЕТА НА ПРИМЕРЕ ЛИНЕЙНЫХ МЫШЕЙ

*«Все подходы к анализу развития
приводят к заключению, что оно
направлено на защиту нормального
формообразования»*

М.А. Шишкин

Несмотря на традиционность для биологии использования морфологических данных при решении фундаментальных эволюционных проблем, молекулярно-генетические и эпигенетические аспекты оценки эволюционной дивергенции по морфологическим признакам остаются недостаточно понятными. В целом ряде работ на линейных животных специально изучалась взаимосвязь между временем изолированного существования и степенью морфологической и генетической дивергенции (Bailey, 1959, 1985, Grewal, 1962; Festing, 1973; Wayne, O'Brien, 1986; Zelditch et al., 2004). Во многих работах дается количественная оценка эволюционной дивергенции на молекулярном уровне, но если молекулярные данные сравниваются с эволюционными изменениями на морфологическом уровне, то часто выявляются серьезные противоречия (Sibley, Ahlquist, 1984; Lewin, 1985; Lowenstein, 1985). Остается большое число фундаментальных проблем, связанных с «генетической стоимостью» морфологических различий (Atchley et al., 1988; Zuckerkandl, 2002). В частности, не ясно, какова взаимосвязь между генетической дивергенцией по отдельным локусам на молекулярном уровне организации и дивергенцией, наблюдаемой по морфологическим признакам?

В предыдущей главе указывалось, что размеры генома у позвоночных животных могут различаться более чем в 350 раз, а корреляция между размером генома или числом генов и сложностью фенотипа нарушается из-за кратных различий в размерах генома и числе генов у близких таксонов. Эти парадоксальные явления были названы соответственно *C*- и *G*-парадоксами (Hahn, Wray, 2002). При условии, что гены являются информационной основой построения фенотипа организма, то, чем сложнее и больше геном, тем больше должна быть и сложность кодируемого ими фенотипа. Однако *C*-, *G*-парадоксы, напротив, убеждают в том, что между размерами генома и сложностью

фенотипа, а следовательно, между генотипом и фенотипом нет линейной и однозначной связи, а поэтому и отношения ген – фен далеко не так просты, как казалось в XX в.

Убедительные ответы на эти вопросы не получены до настоящего времени не потому, что они не важны, а, скорее, из-за отсутствия надежных методов анализа для получения ответов. Однако многие авторы считают полезной моделью для получения ответов на поставленные вопросы проведение исследований на линейных мышах (Berry, Searle, 1963; Fitch, Atchley, 1985, 1987; Васильев и др., 1986, 1992; Wayne, O'Brien, 1986; Васильева и др., 1988; Atchley et al., 1988; Стариченко и др., 1993; Debat et al., 2000; Klingenberg, Leamy, 2001).

Для решения поставленных выше проблем инбредные линии обладают целым рядом преимуществ. Прежде всего, точно известная генеалогия от начала XX в. до настоящего времени (Festing, 1979; Staats, 1980, 1981; Wayne, O'Brien, 1986). Во-вторых, высокая наследственная однородность животных, являющаяся следствием системы разведения при стандартизованном поддержании линий в специализированных питомниках (Медведев, 1968; Бландова и др., 1983). В-третьих, возможность обеспечить в лабораторных условиях максимальную однородность большинства внешних факторов, сопутствующих проведению экспериментов, и более четко вычленить на их фоне влияние интересующих исследователя воздействий.

В качестве традиционных источников возникновения генетической дивергенции между уже существующими (сложившимися) линиями мышей обычно называют сохранение исходной остаточной гетерогенности основателей, «новые мутации» (спонтанный мутационный процесс), дрейф генов и невозможность полного исключения генетического загрязнения за счет случайного неконтролируемого скрещивания с представителями других линий или рэндомбредными мышами (Carpenter et al., 1957, Wayne, O'Brien, 1986). Однако, как стало известно относительно недавно, возможны и эпигенетические перестройки генома, которые могут длительно наследоваться в ряду митотических (и, как было показано, мейотических) делений клетки (Jablonka, Lamb, 1998, 2008). Об этих явлениях, а также о формировании особых *систем эпигенетической наследственности* (СЭН), которые были обоснованы Евой Яблонкой и Марион Дж.Лэмб (Jablonka, Lamb, 1998, 2008) и в английском сокращении называются EISs – *epigenetic inheritance systems*, подробно говорилось в предыдущей главе. Напомним также, что именно на линейных мышах неоднократно были продемонстрированы случаи длительного эпигенетического наследования фенотипических признаков на основе механизмов метилирования ДНК (см. Животовский, 2003).

Таким образом, использование модельных линий мышей, достаточно однородных в генетическом отношении, и экспериментальное изменение условий их развития, позволяют приблизиться к решению проблемы относительной роли генетических, эпигенетических и средовых факторов в изменчивости конкретных морфологических признаков. С другой стороны, при этом может быть прояснен вопрос об устойчивости регулятивных свойств эпигенетической системы в ответ на стрессирующие факторы внутренней и внешней среды в процессе эмбрионального развития потомков. И, наконец, на примере линейных мышей может быть оценена принципиальная возможность использования методов фенетического анализа для определения уровня эпигенетической дифференциации разных линий и его пропорциональности времени и степени их генетического расхождения.

Методологически все эти задачи могут решаться путем сопоставления уровней внутрилинейных различий с межлинейными, имеющими заведомо наследственную природу. Если межгрупповые (межлинейные) различия при экспериментальном изменении условий развития будут существенно превышать внутригрупповые (внутрилинейные), можно будет заключить, что эпигенетическая система надежно регулирует процесс развития и устойчива к дестабилизирующему воздействию среды. Поэтому основная цель наших экспериментальных исследований заключалась в проверке ряда гипотез.

Первая пара альтернативных гипотез затрагивала проблему соотношения межлинейных и внутрилинейных различий по разным системам признаков. Мы исходили из того, что для пороговых неметрических признаков должна наблюдаться значительно большая устойчивость к стрессовым факторам внутренней и внешней среды, которые влияют через материнский организм на пренатальный и ранний постнатальный периоды онтогенеза потомков, по сравнению с метрическими признаками. Согласно нашей гипотезе, межлинейные различия по гомологичным фенам неметрических признаков должны быть существенно больше, чем внутрилинейные, вызванные изменением внутренней или внешней среды при экспериментальном воздействии, по сравнению с метрическими признаками. При этом альтернативная нулевая гипотеза предполагала отсутствие преобладания межгрупповых различий над внутригрупповыми для разных систем признаков, т.е. эффекты должны быть сходными или сопоставимыми для метрических и неметрических признаков.

Вторая наша гипотеза состояла в том, что эпигенетическая дифференциация линий, оцененная по комплексу гомологичных фенов неметрических признаков, в силу инерционности регулятивных свойств эпигенетической системы согласуется с их генеалогией и тем самым содержит

некое подобие «филогенетического сигнала» на внутривидовом уровне. Согласно альтернативной нулевой гипотезе, напротив, связь в этом случае не проявляется даже в форме сходства структуры кластеров.

Ответ на поставленные выше вопросы позволяет определить принципиальную возможность использования предлагаемых нами фенетических подходов для получения количественной оценки уровня межгрупповых эпигенетических различий и определения степени ее устойчивости при воздействии средовых факторов, оказывающих стрессовое дестабилизирующее воздействие на процесс развития в условиях эксперимента. С другой стороны, при подтверждении нашей второй гипотезы появляется если не реальная возможность, то некоторая надежда на обнаружение «филогенетического сигнала» при популяционно-мерономических исследованиях таксонов разного уровня иерархии, равно как и на альтернативную возможность выявления эволюционно-экологической компоненты мерономического разнообразия, которая может быть установлена при анализе упорядоченных экологических рядов таксонов.

Структура экспериментальных данных. Для решения поставленных задач мы проанализировали обширные экспериментальные материалы по результатам воздействия ряда средовых факторов на проявление неметрических признаков скелета (главным образом, черепа) у потомков самок мышей линий BALB/cIrae, CBA/Irae, а также гибридной по происхождению линии BC/Irae. Все экспериментальные материалы получены совместно с д.б.н. Н.М. Любашевским и д.б.н. В.И. Стариченко (Васильев и др., 1986, 1992; Васильева и др., 1988; Стариченко и др., 1993) в виварии ИЭРиЖ УрО РАН.

Большая часть опытов была выполнена на мышах линии BALB/c, разводившихся в виварии с 1968 г. (исходный материал получен из питомника лабораторных животных АМН СССР «Столбовая»), а также на мышах линии CBA (из питомника лабораторных животных АМН СССР «Рапполово»). Третья линия – BC/Irae – была создана В.И. Стариченко и Н.М. Любашевским в виварии ИЭРиЖ УрО РАН на основе потомства гибридов второго поколения, полученных в результате скрещивания первых двух линий (BALB/c-самка x CBA-самец) и разводилась в течение 6 лет путем близкородственного скрещивания, почти достигнув состояния генетической однородности, удовлетворяющего требованиям «инбредности» (Стариченко и др., 1993).

Для сопоставления масштабов внутрелинейных различий с межлинейными были изучены представительные выборки интактных животных линий BALB/cJLacSto, C57BL/6JLacSto, CBA/CaLacRap, а также выборка животных стадного разведения – нелинейных из питомника лабораторных животных АМН СССР «Рапполово» (они обозначены нами Rand/Rap). Дополнительно были изучены также неболь-

шие серии черепов трехмесячных самцов 6 линий мышей, среди которых две, представляли особые сублинии уже изучавшихся нами линий – СВА/Icgn, С57BL/6JIcgn, а также линий А/HeIcgn, DD/Icgn, РТ/Icgn и УТ/Icgn из вивария Института цитологии и генетики СО РАН, которые были любезно предоставлены нам д.б.н. А.В. Осадчуком для исследований размаха межлинейной дифференциации.

Шесть серий экспериментов (Васильев и др., 1992; Стариченко и др. 1993) по оценке устойчивости проявления фенотипических признаков скелета были нацелены на изучение влияния изменений нейрогуморального статуса материнского организма за счет факторов внутренней и внешней среды на развитие структурных элементов скелета потомков. Полагая, что структурные морфологические особенности черепа формируются в процессе эмбриогенеза и раннего постнатального периода, воздействия осуществляли на беременных и лактирующих самок, а об его эффективности судили на основе изучения их потомства.

Эксперименты проводили на взрослых, ранее не рожавших самках. Период спаривания продолжался в течение 5 – 7 сут. при соотношении полов 3 самки : 1 самец, после чего самок отсаживали и делили на группы соответственно применяемым воздействиям, – по 20 животных в группе.

При выборе стрессовых факторов руководствовались следующими соображениями. Во-первых, были выбраны факторы, изменяющие нейро-эндокринный статус материнского организма и участвующие в процессах минерального обмена и остеогенеза: введение в диету ингибитора щитовидной железы метилтиоурацила (МТУ); инъекции адренокортикотропного (АКТГ) и паратиреоидного (ПТГ) гормонов. Во-вторых, параллельно из общих соображений изучали также температурный фактор, применяя два режима охлаждения: более жесткий, но менее продолжительный – «холод-1», а также несколько менее жесткий, но более продолжительный – «холод-2». В-третьих, учитывали трофический фактор, поэтому изменяли состав материнской диеты в разные периоды эмбриогенеза и выкармливания потомков мышей (в том числе диета из овса в виде сухих зерен и вода, а также разбалансировка диеты с дефицитом и избытком кальция и белка). Наконец, оценивали влияние химического фактора: инъекции талой снеговой воды с повышенным содержанием фторидов из окрестностей г. Братска, а также непосредственное включение NaF в питьевую воду.

Одна из групп в каждой серии опытов оставалась контрольной. Контрольные группы животных содержали параллельно с экспериментальными. В целях определения смещения оценок за счет сезонных явлений взята дополнительная контрольная группа в другой сезон – «осень». Дополнительным контролем для всех групп с инъекционными воздействиями служила группа самок, получавшая инъекции физи-

ологического раствора – «физиствор». Подробное описание условий проведения экспериментов изложено в специальных работах (Васильев и др., 1986; Васильева и др., 1988; Стариченко и др., 1993).

В качестве основной модели, которую мы будем рассматривать в данной главе, был выбран один из серии опытов по разной продолжительности изменения нормальной диеты матери с переходом на питание сухими зёрнами овса, который поставили параллельно на трех линиях BALB/cГрае, СВА/Грае и ВС/Грае. В каждой из них наряду с контрольной были заложены по две экспериментальные группы: «овес-1» и «овес-2». Одна из них – «овес-1» – получала только овес в виде сухих зёрен в течение всего опыта, т.е. в течение всей беременности и после родов во время вскармливания потомства (до достижения детенышами 45-дневного возраста). Вторая – «овес-2» – содержалась на экспериментальной диете только во время беременности до момента родов, после чего животных снова переводили на нормальный рацион.

Потомство самок контрольных и экспериментальных групп подвергали эвтаназии в 45-дневном возрасте, определяли массу тела и бедренной кости (данные любезно предоставлены В.И. Стариченко). Всего изучено 55 выборок, из них 33 – экспериментальные, 12 – контрольные и для сравнения изучены 10 выборок интактных животных 7 линий, включая упомянутую выше группу нелинейных рэндомбредных мышей. Общий объем изученного материала составил более 2500 экз.

Расчет фенетических MMD-дистанций. Фенетические дистанции (*MMD* – mean measure of divergence) между выборками и их стандартные отклонения (*MSD* – mean standard deviation) рассчитывали по формулам, предложенным С. Хартманом (Hartman, 1980):

$$MMD = \frac{1}{r} \sum_{i=1}^r \left[(\Theta_{1i} - \Theta_{2i})^2 - \left(\frac{1}{(n_{1i} + 0.5)} + \frac{1}{(n_{2i} + 0.5)} \right) \right],$$

где $\Theta = 0.5 \arcsin [1 - 2k / (n + 1)] + 0.5 \arcsin [1 - 2(k + 1) / (n + 1)]$ – преобразованные по Фриману-Тьюки (Freeman, Tukey, 1950) частоты встречаемости фенотипов; k – число сторон черепа (особей, если это медиальный признак), на которых обнаружен данный фенотип; n_{1i} и n_{2i} – число изученных сторон черепа (особей, в случае медиальных признаков) для первой и второй сравниваемых выборок; r – число неметрических признаков.

Усредненные среднеквадратичные отклонения *MSD* (mean standard deviation) рассчитывали по формуле, предложенной Сьевальдом (Sjøvold, 1977).

$$MSD = \sqrt{\frac{2}{r^2} \sum_{i=1}^r \left(\frac{1}{N_{i1}^2 (N_{i1} + 2n_{i1}\varphi_{i1}) + 0.5} + \frac{1}{N_{i2}^2 (N_{i2} + 2n_{i2}\varphi_{i2}) + 0.5} \right)}$$

Здесь N_i – число изученных сторон, n_i – число изученных особей; ϕ – коэффициент ассоциации, который рассчитывается по четырехпольной таблице (2 x 2). Другие обозначения те же, что и для формулы Хартмана. Межгрупповые различия статистически значимы на уровне $p < 0.05$ при $MMD > 2MSD$.

Эффект уменьшения массы и размеров тела у экспериментальных животных. В различных опытах в качестве интегрального показателя реакции животных на примененные воздействия внешней среды использовали массу тела зверьков в 45-дневном возрасте. Наибольший, статистически значимый и однонаправленный эффект резкого снижения массы тела у потомков наблюдали во всех трех линиях (BALB/c, CBA и BC) при кормлении матерей обедненной диетой (сухие зерна овса и вода). При этом масса потомков в экспериментальных группах была почти в 2 раза ниже, чем в контроле. Например, в линии BALB/c масса тела у контрольных животных в двух разных сериях опытов составила 18.56 ± 0.34 и 18.19 ± 0.29 г, а в эксперименте – 8.66 ± 0.40 и 8.62 ± 0.37 соответственно; в линии CBA в контроле – 18.16 ± 0.23 и 16.69 ± 0.25 , а в эксперименте – 10.44 ± 0.23 и 8.08 ± 0.46 соответственно; у «гибридной» линии BC в контроле – 18.01 ± 0.26 , а в эксперименте – 9.98 ± 0.25 соответственно. Аналогичные эффекты резкого снижения массы по итогам проведенных опытов обнаружены В.И. Стариченко с соавт. (1993) для двух других размерно-весовых показателей, прямо характеризующих размеры скелета: массы бедренной кости и массы лопатки.

Точно такое же резкое уменьшение размеров, обнаруженное после эксперимента, наблюдается и по величине размера центроида правой нижней челюсти. Напомним, что размер центроида – параметр, принятый в геометрической морфометрии и представляющий собой квадратный корень из суммы расстояний от геометрического центра нижней челюсти до каждой ландмарки – гомологичной точки или метки на оцифрованных фотографиях объекта исследования, и характеризует общий размер объекта. Двухфакторный дисперсионный анализ влияния принадлежности к линии и градаций длительности питания диетой «овес» на размеры центроида нижней челюсти был проведен по экспериментальным и контрольным группам в трех изученных линиях зверьков (BALB/c, CBA и BC) с учетом взаимодействия этих факторов (табл. 6.1.).

Оба фактора и их взаимодействие оказались статистически высоко значимыми. При этом дисперсия размеров центроидов, обусловленная градациями диеты «овес», оказалась существенно больше, чем межгрупповая дисперсия, связанная с принадлежностью животных к разным линиям. Если доля дисперсии, обусловленной изменениями диеты, к общей дисперсии составляет 54.3%, то дисперсия межлинейных различий – 11.7%. Величина межгрупповой дисперсии, обусловленной взаи-

Таблица 6.1. Двухфакторный дисперсионный анализ размеров центроида нижней челюсти экспериментальных и контрольных групп мышей линий BALB/c, CBA и BC в опыте с градациями по длительности питания диетой «овес»

Источник изменчивости	Сумма квадратов	d. f.	Средний квадрат	F-критерий	Уровень значимости
Межлинейные различия	22657.78	2	11328.89	65.52	$p < 0.001$
Градации диеты «овес»	105460.50	2	52730.25	304.96	$p < 0.001$
Взаимодействие факторов «линия» x «диета»	4832.23	4	1208.06	6.99	$p < 0.001$
Внутригрупповая	61209.64	354	172.92		
Общая	194160.15	363			

модействием факторов «линия» x «диета» (генотип x среда) еще меньше, а ее доля по отношению к общей – 2.5%. В целом доля объясненной факториальной изменчивости для размеров центроидов нижней челюсти составила приблизительно 68.5%. Таким образом, морфогенетическая реакция замедления размерогенеза у всех линий в ответ на изменение диеты матери оказалась почти в 5 раз сильнее, чем проявление размерных особенностей зверьков разных линий. Следовательно, метрические характеристики линий оказались крайне неустойчивыми к влиянию средовых факторов, связанных с материнской диетой.

Поскольку по величине и направлению взаимодействия «генотип» x «среда» можно судить не только о специфике реакции линии в ответ на одни и те же воздействия среды, но и о специфике генотипа линии, то можно заключить, что морфогенетические различия линий в изменении размеров нижней челюсти оказались выраженными весьма слабо. Тем не менее факт значимого взаимодействия «генотип x среда», обнаруженный по размерам нижней челюсти, свидетельствует о том, что у инбредных животных разных линий проявляются регуляторные особенности в реакции на воздействие разных средовых факторов в разные сроки морфогенеза, т.е. размерогенез нижней челюсти у разных линий протекает с разной скоростью на разных этапах морфогенеза. Разная скорость развития разных частей может приводить к аллометрии и, следовательно, изменению формы мандибулы и черепа. Соответственно можно также ожидать, что разные скорости развития могут проявиться в специфике линий и по неметрическим признакам, которые, по данным английских генетиков школы Грюнеберга (Grüneberg, 1963), весьма чувствительны к изменению скоростей развития.

Оценка устойчивости неметрических признаков скелета линейных мышей. Хорошо известно, что неметрические вариации в строении скелета первоначально обнаружены именно на линейных мышах, причем разные линии и сублинии значительно отличаются друг от

друга по частотам многих признаков (Searle, 1954a, б; Carpenter et al., 1957; Deol et al., 1957; Deol, Truslove, 1957; Berry, Searle, 1963; Grüneberg, 1963). Одновременно были получены факты влияния целого ряда средовых факторов, в основном особенностей материнской физиологии, на проявление отдельных неметрических признаков у потомства (Searle, 1954b; Deol, Truslove, 1957). При этом среди изученных относительно большую долю представляли признаки посткраниального скелета, для которых авторами была подтверждена зависимость от общих размеров зверьков.

В 1967 г. В. Хоу и П. Парсонс (Howe, Parsons, 1967) провели специальное исследование по оценке роли генотипа и среды в детерминации мелких вариаций неметрических признаков скелета у линейных мышей на примере линий C57BL, BALB/c и C3H, а также гибридов между ними. Авторами были оценено влияние на потомков таких факторов, как номер помета, возраст самки, размер выводка, совмещение беременности с лактацией. Согласно их точке зрения, все эти средовые факторы не оказывают влияния на проявление неметрических признаков, если признаки рассматривать в совокупности, в то же время отдельные признаки могут изменять частоту встречаемости в ответ на средовые влияния. Поскольку авторы неверно рассчитывали величину *MSD* (в их расчетах среднеквадратичные отклонения были ошибочно завышены в несколько раз), мы пересчитали эти характеристики. Оказалось, что, вопреки точке зрения Хоу и Парсонса, такие средовые факторы, как номер помета и размер выводка, все же значимо оказывают влияние на проявление неметрических признаков в изученных ими линиях. При этом сами различия по абсолютной величине очень малы и при сравнении разных линий ими просто можно пренебречь. Другие характеристики, как, например, возраст матери и дополнительная нагрузка на материнский организм в виде лактации во время новой беременности, действительно не вызывают значимых смещений частот встречаемости неметрических признаков. Поэтому можно заключить, что общие выводы авторов, несмотря на ошибки в расчетах *MSD*, являются вполне обоснованными. Хоу и Парсонс отмечают также связь полученных дистанций по комплексу неметрических признаков с изменением размеров животных, как и многие исследователи до них. Однако в спектре взятых ими признаков около половины составляют признаки посткраниального скелета, которые очень часто связаны с размерами тела (Grüneberg, 1963).

В последующие годы в исследованиях на природных популяциях грызунов стали использоваться в основном черепные неметрические признаки, менее связанные с общими размерами. Мы также в книге в основном используем неметрические признаки осевого черепа и нижней челюсти.

Представляло несомненный интерес оценить эффективность экспериментальных средовых воздействий на появление неметрических пороговых признаков скелета у разных линий мышей. Тем самым мы имели возможность экспериментально оценить относительную роль средовых и генотипических факторов в варьировании неметрических пороговых признаков черепа мышевидных грызунов. Одновременно появлялась возможность экспериментально оценить степень устойчивости проявления фенотипов в ответ на изменение условий протекания морфогенеза.

Наряду с этим, как уже отмечалось выше, перед нами стояла общая задача оценить пригодность фенотипов неметрических признаков для выявления генеалогических связей между линиями, поскольку известно время их формирования, начиная с 1905 г. В этом смысле лабораторных линейных мышей можно использовать в качестве модели для изучения эпигенетической дивергенции и микроэволюционных преобразований природных форм грызунов. При этом мы вслед за английскими генетиками прошлого века (Grewal, 1962; Grüneberg, 1963, 1964; Berry, Searle, 1963), многими современными исследователями (Suchentrunk, 1993; Ventura, Sans-Fuentes, 1997; Lazarova, 1999; Markov, Chasovnikarova, 1999; Uhlikova, 2004) и опираясь на собственные работы (Vasil'eva, 1999; и др.) исходили из того, что по частотам встречаемости фенотипов неметрических признаков черепа можно оценить уровень эпигенетической дифференциации между инбредными линиями мышей по неметрическим признакам скелета. В этой связи также представляло интерес сопоставить уровень «эпигенетической дивергенции» с имеющимися сведениями по «генеалогии» линий.

Череп и бедренные кости зверьков классифицировали по фенотипам 27 неметрических признаков (Васильев и др., 1986). В ряде случаев, когда, например, в линии BALB/c встречались только 20 признаков, внутрилинейные сравнения проводили только по этому числу. «Пустые» признаки (dummy variants), имеющие нулевую частоту во всех группах, при этом не использовали. Расположение фенотипов неметрических признаков на черепе и бедренной кости мыши показано на рис. 6.1. Для всех контрольных и экспериментальных выборок были вычислены частоты встречаемости фенотипов и фенетические дистанции между всеми выборками (мы не приводим в книге эти материалы из-за их большого объема и ограничиваемся только графическим отображением результатов сравнений).

В результате анализа материала было установлено, что температурные, гормональные и химические факторы приводят к отдельным статистически значимым изменениям частот фенотипов некоторых неметрических признаков (в 13% случаев) в экспериментальных выборках по сравнению с контрольными. Однако по величине эти различия выражены слабо, в чем можно убедиться при графическом сравнении их

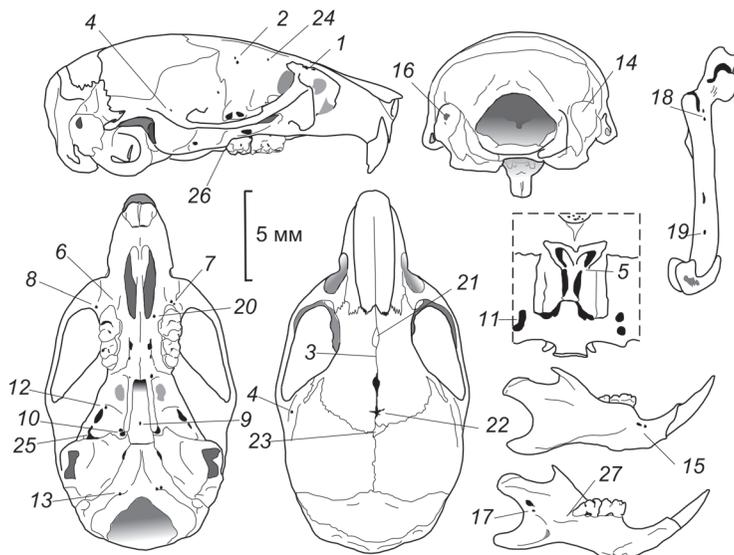


Рис. 6.1. Схема размещения фенов (1–27) неметрических признаков на черепе, нижней челюсти и бедренной кости линейных мышей (по: Васильев и др., 2000).

Фены: 1 – FPodu, 2 – FFrdu, 3 – FsFrfm(-)*, 4 – FTm, 5 – RxMo(-), 6 – FMx(-), 7 – FMxdu, 8 – FMxzm, 9 – FBsme*, 10 – FPtdu, 11 – StAsme(-), 12 – FPTve, 13 – FHgsi, 14 – FeMs(-), 15 – FMtacan, 16 – FeMsd, 17 – FMbacpo, 18 – FFmpxdu, 19 – FFmds, 20 – FeMxic, 21 – OclJ*, 22 – FnFr*, 23 – FgPame, 24 – FFran, 25 – LmPtl(-), 26 – M^P(-), 27 – M^P(-).

фенетических профилей (рис. 6.2), построенных по частотам встречаемости фенов разных признаков для четырех групп в пределах одной линии BALB/c, в то время как графическое сравнение фенетических профилей четырех разных линий наглядно демонстрирует межлинейную несогласованность изменений частот гомологичных фенов (рис. 6.3). Различия между контрольной и экспериментальными выборками, выраженные в единицах средних фенетических дистанций, были обычно почти на порядок величин меньше межлинейных. В наиболее контрастном опыте межлинейные дистанции (MMD) колеблются от 0.459 ± 0.006 до 0.737 ± 0.008 условных единиц, а внутрелинейные между контрольной и экспериментальными группами варьировали от 0.001 ± 0.006 до 0.132 ± 0.013 , т.е. минимальные межлинейные различия в несколько раз превышают максимальные внутрелинейные.

Наряду с традиционным подходом к сравнению изменчивости неметрических признаков на основе вычисления средних фенетических дистанций между линиями и экспериментальными группами при-

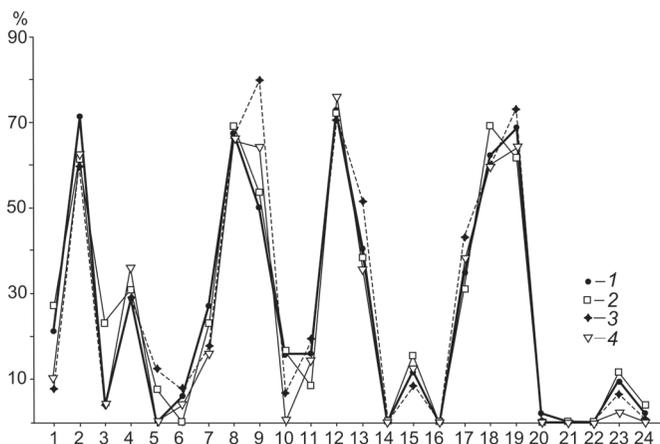


Рис. 6.2. Фенетические профили частот встречаемости фенов 27 неметрических признаков черепа у контрольной (1) и экспериментальных групп (2 – МТУ, 3 – АКТГ, 4 – ПТГ) линии BALB/c

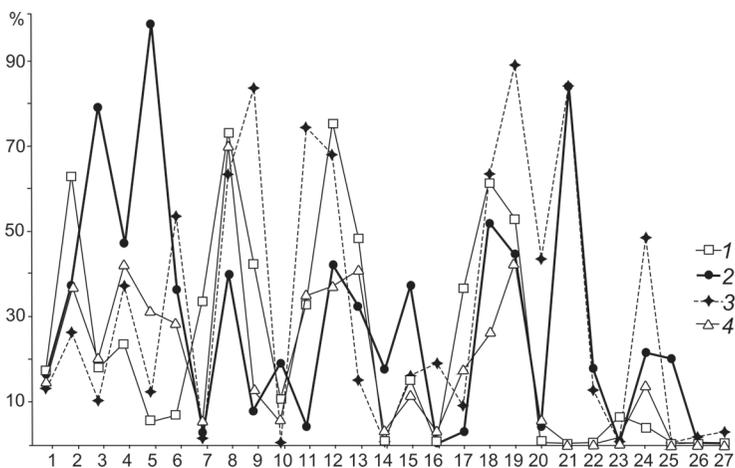


Рис. 6.3. Фенетические профили частот встречаемости фенов 27 неметрических признаков черепа у линий BALB/c (1), C57BL/6J (2), SWA (3) и стока нелинейных мышей (4)

меняли также многомерный анализ индивидуальных фенетических композиций. Предварительно ординированные с использованием метода главных компонент индивидуальные сочетания фенов для каждой линии в дальнейшем сравнивали на основе дискриминантного анали-

за с переходом к канонической системе координат. Данный подход и его обоснование будут подробно рассмотрены в главе 9 при описании процедуры фенотипирования. Он позволяет наглядно представить изучаемые объекты в пространстве канонических переменных (Васильев и др., 2003). Пример такого анализа на основе результатов серии опытов с разной продолжительностью перехода на обедненную диету (контроль, «овес-1», «овес-2») показан на рис. 6.4. Видно, что в данном случае разброс между центроидами контрольных и экспериментальных групп в пределах каждой линии выражен в меньшей степени. В линии ВС он крайне мал и в одном случае различия между контрольной и второй экспериментальной группой «овес-2» статистически недостоверны. Величина MMD между этими группами (BC_{sp} и BC_{oat2}) также оказывается статистически недостоверной. Заметим также, что и матрица обобщенных расстояний Махаланобиса D^2 , вычисленных по исходным значениям главных компонент индивидуальным фенетическим композициям, хорошо согласуется с матрицей дистанций MMD , полученной по частотам встречаемости фенов.

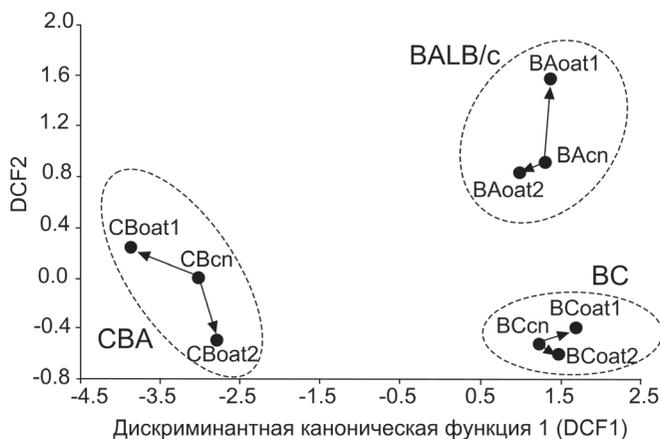


Рис. 6.4. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций контрольных и экспериментальных групп мышей линий BALB/c, CBA и BC в опыте с разной продолжительностью перехода матерей на диету «овес»: cn – контроль, oat1 – «овес-1», oat2 – «овес-2»

Дискриминантный анализ выявил 6 значимых осей из 8. Три первые дискриминантные канонические переменные объясняют 93% межгрупповой дисперсии, что надежно характеризует своеобразие выборок. Поэтому будем рассматривать межгрупповые различия лишь вдоль этих

трех осей. Вдоль первой дискриминантной оси проявляются различия между линиями BALB/c и BC, с одной стороны, и линией CBA, с другой. Вдоль второй оси в основном проявляется своеобразие «гибридной» линии BC. Вдоль третьей оси, как это следует из величин выборочных центроидов (табл. 6.2.), у всех линий наблюдается направленное отклонение групп «овес-1», т.е. различия, обусловленные диетой. Следует заметить также, что значимая корреляция всех шести дискриминантных канонических осей с полом не была выявлена ни в одном случае.

Таблица 6.2. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе главных компонент индивидуальных фенетических композиций у контрольных и экспериментальных групп трех линий мышей BALB/c (1–3), CBA (4–6), BC (7–9) в опыте по влиянию диеты «овес» в разные сроки онтогенеза потомков (cn – контроль, oat1 – «овес-1», oat2 – «овес-2»).

Группы	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
1. BAcn	1.289	0.900	-0.905
2. BAoat1	1.387	1.566	0.482
3. BAoat2	1.039	0.831	-0.332
4. CBcn	-3.008	0.007	-0.214
5. CBoat1	-3.829	0.233	0.653
6. CBoat2	-2.791	-0.501	-0.090
7. BCcn	1.279	-0.528	-0.345
8. BCcoat1	1.668	-0.409	0.782
9. BCcoat2	1.461	-0.596	-0.035
Собственные числа	4.5047	0.4674	0.2475
Каноническая корреляция	0.90	0.56	0.45
Критерий Δ -У или χ^2	0.068	0.377	0.553
Число степеней свободы	192	161	132
Доля дисперсии, %	80.28	8.33	4.41
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Из рис. 6.4 видно, что центроиды линии BC сближены с центроидами линии BALB/c, от самки которой эта линия произошла. Большое сходство животных линии BC с представителями линии BALB/c по частотам встречаемости фенотипических признаков в данном случае, на наш взгляд, неудивительно. Поскольку различия в частотах встречаемости фенотипических признаков характеризуют в первую очередь эпигенетические различия между выборками (Grüneberg, 1963; Berry, Searle, 1963; Suchentrunk, 1993; Ventura, Sans-Fuentes, 1997), а основой развития первых гибридных представителей линии BC стала эпигенетическая система самки BALB/c, то можно предполагать, что именно по этой причине она оказалась ближе к линии BALB/c по организации своей эпигенетической системы, задающей пороговые ограничения при проявлении фенотипических признаков.

Сопоставляя величины внутрилинейных и межлинейных различий по матрице обобщенных расстояний Махаланобиса D^2 , мы ориентировочно оценили и соотнесли размах межлинейных («генотипических») и внутрилинейных («средовых») различий по структурным признакам и их состояниям – фенам. Внутрилинейные дистанции составили в данном случае $D^2 = 2.79$, а межлинейные – $D^2 = 17.55$. Различия вдоль первой и второй дискриминантных осей характеризуют в основном межлинейные различия. На их долю приходится 88.61% межгрупповой дисперсии, а на внутригрупповой разброс, включая прямые средовые эффекты, взаимодействия и случайные по своей природе различия, остается не более 11.39% межгрупповых различий.

Таким образом, анализ материалов позволяет заключить, что неметрические признаки более устойчивы к средовым воздействиям и в большей степени характеризуют наследственную, главным образом эпигенетическую природу межгрупповых различий в структуре черепа. Еще раз поясним, что эпигенетическая природа данной изменчивости определена тем, что единицей наблюдения здесь является половина особи – односторонняя феноккомпозиция, а разное проявление фенов на левой и правой сторонах обусловлено эпигенетическими причинами, так как геном и условия развития для обеих сторон однородны. Безусловно, в данном случае одновременно присутствует как индивидуальная, так и внутрииндивидуальная (феногенетическая) компоненты изменчивости, но проявление фенов пороговых неметрических признаков в обоих случаях контролируется расстановкой системных эпигенетических порогов. Поэтому проявления индивидуальной и феногенетической изменчивости неметрических признаков главным образом обусловлены эпигенетическими регулятивными факторами.

Представляет интерес оценить дискриминационные свойства неметрических признаков при сравнении разных линий. Для этой цели мы провели дискриминантный анализ главных компонент индивидуальных фенетических композиций, используя многомерное сочетание 15 фенов неметрических признаков (рис. 6.5). Черепа самцов трех линий C57BL/6J, SWA/Lac и PT/Icgn были получены нами из ИЦиГ СО РАН. На рисунке хорошо видно, что полигоны рассеивания ординат особей не перекрываются. Поскольку каждая точка на графике является индивидуальной композицией фенов, т.е. характеризует допустимое в ходе индивидуального развития сочетание состояний пороговых неметрических признаков, то можно говорить о том, что в пределах данных полигонов изменчивости реализуется пространство большинства возможных структурных состояний фенотипа. С другой стороны, так как пороговые ограничения эпигенетической системы обуславливают устойчивое воспроизведение частот фенов, то изменчивость в пределах полигонов, та-

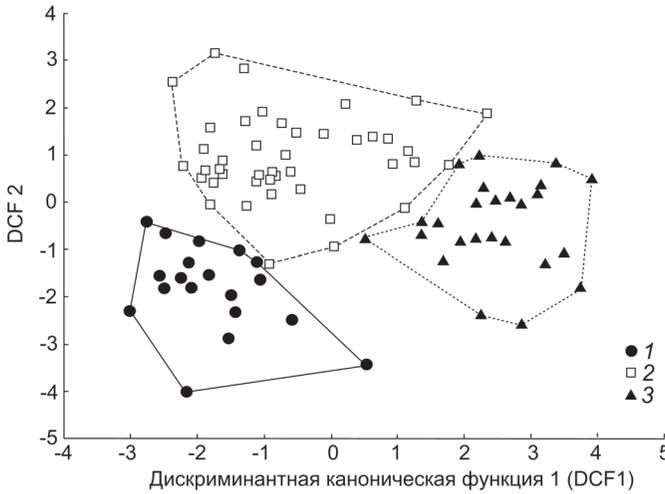


Рис. 6.5. Результаты дискриминантного анализа самцов трех линий мышей C57BL/6J (1), CBA/Lac (2) и PT/Isgrn (3) по главным компонентам индивидуальных фенетических композиций, построенных по сочетаниям 15 фенов (материал для исследования любезно предоставил д.б.н. А.В. Осадчук)

ким образом, позволяет косвенно визуализировать эпигенетический ландшафт данной группы (Васильев, 1996, 2005, 2009). Следовательно, то, что полигоны не перекрываются, указывает на различие эпигенетических ландшафтов сравниваемых линий, а степень их расхождения характеризует уровень межлинейной эпигенетической дифференциации (дивергенции). В таком случае расстояние Махаланобиса D^2 вполне может рассматриваться в качестве косвенной интегральной меры эпигенетической дивергенции сравниваемых групп особей.

Рассмотрим также другой вариант сравнения линий, когда в качестве наблюдений выступают не отдельные особи, а целые выборки. Поскольку нами было изучено большое число разных контрольных и экспериментальных групп трех линий BALB/c, CBA и BC, мы могли провести дискриминантный анализ по этим выборкам одновременно, используя преобразованные частоты встречаемости фенов 27 изученных неметрических признаков. При преобразовании частот использован тот же способ, что и при расчете фенетических *MMD*-дистанций. В результате относительные частоты варьировали не от 0 до 1, а в угловых величинах (радианах) – от -1.570795 ($-\pi/2$) до $+1.570795$ ($+\pi/2$), а дисперсии низких, средних и высоких частот фенов стали сопоставимыми (Sjøvold, 1977). Результаты дискриминантного анализа трех линий по выборочным преобразованным в угловые величины частотам представлены на рис. 6.6.

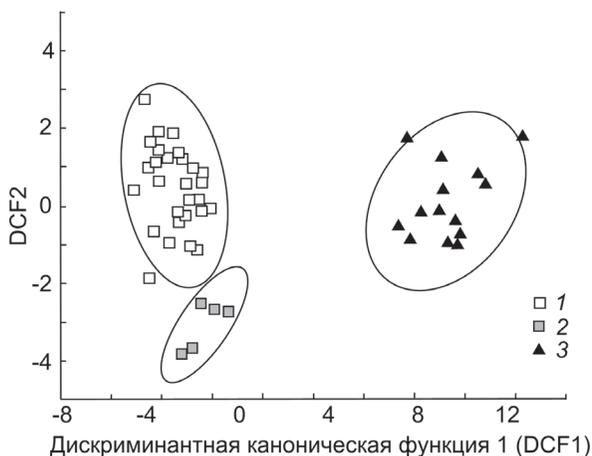


Рис. 6.6. Результаты дискриминантного анализа преобразованных в угловые величины частот фенотипов неметрических признаков контрольных и экспериментальных выборок трех линий мышей BALB/c (1), BC/Grac (2) и CBA (3). Каждая ордината (точка на графике) представляет одну выборку из 45, включенных в сравнение, эллипсоиды включают 95% внутрилинейной дисперсии выборок

Хорошо видно, что эллипсоиды рассеивания индивидуальных ординат линий не перекрываются, т.е. в пределах каждой линии реализуется специфический фенооблик, характеризующий ее эпигенетическое своеобразие. Поскольку наряду с контрольными в анализ был включен большой спектр разнообразных стрессирующих экспериментальных воздействий химической, физической и физиологической природы, то рассеивание точек характеризует диапазон возможных «модификационных» изменений в пределах «нормы реакции» эпигенотипа каждой линии. Несмотря на весьма серьезные средовые воздействия, приводящие в отдельных случаях более чем к двукратному снижению массы тела в экспериментальных группах, линии устойчиво сохраняют специфический паттерн частот фенотипов, что свидетельствует о наследственной природе этих различий, оцененных по комплексу фенотипических признаков черепа.

Все рассмотренные выше примеры показывают, что многомерный анализ частот гомологичных фенотипических признаков является мощным инструментом оценки уровня эпигенетической дивергенции сравниваемых внутривидовых форм. Интересно, что полученные величины межлинейных фенетических *MMD*-дистанций по тому же набору гомологичных неметрических признаков сопоставимы с таковыми при сравнении разных подвидовых форм в естественных природных услови-

ях (Berry, 1964, 1986; Берри, 1977; Hartman, 1980; Васильев, 1996; Васильева, Васильев, 1992; Vasil'eva, 1999; Ansorge, 2001).

Большое количество проведенных нами экспериментальных сравнений позволило осуществить факторный анализ частот встречаемости фенотипов по изученным линиям и экспериментальным группам мышей и попытаться выявить основные тенденции изменчивости неметрических признаков. Мы провели факторный анализ для 55 выборок по частотам 15 фенотипов неметрических признаков, результаты которого представлены в табл. 6.3. и на рис. 6.7. При этом выделились 4 фактора, характеризующих 74.59% общей изменчивости. На первые два фактора приходится 55.48% дисперсии. Из рисунка 6.7. видно, что эти факторы характеризуют межлинейные различия, которые проявляются и вдоль третьего и четвертого факторов. В частности, четвертый фактор объясняет около 8% дисперсии и связан с различиями линии ВС от всех остальных. Внутрилинейные различия, вызванные средовыми воздействиями, не нарушают характерных особенностей линий. Как контрольные, так и экспериментальные выборки BALB/С и СВА локализованы в ограниченной области факторного пространства, которые оконтурены штриховой линией. Это позволяет сделать вывод об относительно большей устойчивости неметрических характеристик скелета по сравнению с морфометрическими показателями.

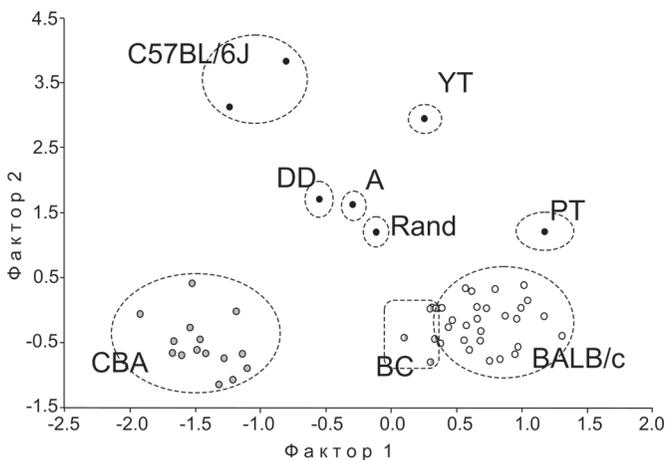


Рис. 6.7. Факторный анализ частот фенотипов неметрических признаков контрольных и экспериментальных групп мышей 8 инбредных линий А/He, BALB/c, ВС/Трае, СВА/Лас, С57BL/6J, DD/Тсгн, РТ/Тсгн, YТ/Тсгн и стока нелинейных рандомбредных (Rand/Rap) мышей.

Штриховой линией объединены центроиды выборок, относящихся к одной линии

Таблица 6.3. Факторный анализ частот встречаемости гомологичных фенотипов неметрических признаков у 55 контрольных и экспериментальных выборок 8 линий мышей (А/He, BALB/c, BC/1rae, CBA/Lac, C57BL/6J, DD/1cgn, PT/1cgn, YT/1cgn) и стока нелинейных мышей Rand/Rap

Гомологичные фены	Факторные нагрузки			
	I	II	III	IV
FPodu	0.432	0.116	0.121	0.566
FTm	-0.618	0.384	-0.323	0.001
RxMo(-)	-0.489	0.772	0.080	-0.017
FMx(-)	-0.919	0.037	0.056	0.223
FMxdu	0.746	-0.185	0.157	-0.296
FMxzm	-0.128	-0.717	0.045	0.304
FBsme*	-0.175	-0.686	0.038	-0.415
FPtdu	0.569	0.157	0.605	0.309
StAsme(-)	-0.838	-0.201	-0.269	0.293
FPtve	0.073	-0.798	0.363	0.230
FHgsi	0.653	0.437	-0.327	0.245
FMtacan	-0.572	0.096	0.592	0.124
FMbacpo	0.603	0.082	-0.329	0.328
FMxic	-0.848	-0.260	-0.083	0.164
LmPtla(-)	-0.296	0.596	0.614	-0.154
Собственные числа	5.212	3.110	1.675	1.191
Доля дисперсии, %	34.74	20.74	11.17	7.94

Анализ факторных нагрузок показывает, что наибольшие различия между линиями BALB/c и CBA, которые проявились вдоль первого фактора, обусловлены различиями в частотах следующих фенотипов: FMx(-) – отсутствие верхнечелюстного отверстия, StAsme(-) – редукция медиального столбика алисфеноида, FHgsi – одиночное подъязычное отверстие, FMxic – отверстие на вентральной поверхности верхней челюсти в латеральной части углубления большого резцового отверстия. Особенности линии C57BL/6J по сравнению с остальными проявились вдоль второго фактора. Исходя из величин факторных нагрузок, эти различия обусловлены изменением частот трех фенотипов: RxMo(-) – редукция заглазничных корней пресфеноида, FPtve – отверстие на вентральной стороне боковой крыловидной пластинки (LmPtla) и FMxzm – наличие скулового верхнечелюстного отверстия. Вдоль третьей оси, где проявляются различия между линиями А/He и C57BL/6J и некоторыми другими, эти различия обусловлены изменением частот следующих фенотипов: LmPtla(-) – редукция боковой крыловидной пластинки и FPtdu – удвоенное отверстие в основании крыловидного отростка. Своеобразие линии BC, проявляющееся вдоль четвертого фактора, связано с различиями по частотам двух фенотипов: FPodu – удвоенное предорбитальное отверстие и FBsme – медиальное отвер-

ствие на основной клиновидной кости. Таким образом, даже неполный набор признаков (15 из 27) при многомерной ординации частот фенов позволяет обнаружить специфические паттерны неметрических признаков, характерные для линий.

В этой связи рассмотрим возможность классификации контрольных и экспериментальных выборок по частотам фенов на основе кластерного анализа. Для этой цели мы использовали 42 контрольные и экспериментальные выборки, представляющие три линии BALB/c, CBA и BC, а также выбранную в качестве контрастирующей внешней группы линию C57BL/6J. Расчеты проводили по частотам встречаемости всех 27 признаков с использованием метода UPGMA невзвешенного парного связывания групп по средним значениям. Результаты кластерного анализа представлены на рис. 6.8.

Кластерный анализ показал, что как контрольные, так и экспериментальные группы объединились строго в соответствии со своей линейной принадлежностью. Наиболее удалена от всех линия C57BL/6J. Все выборки линии BC объединились в один кластер, который занял промежуточное положение между самостоятельными кластерами линий BALB/c и CBA, но иерархически приближен к линии BALB/c. В пределах больших кластеров каждой линии выявляются субкластеры, которые объединяют, хотя и не строго, выборки контрольных групп, а также субкластеры, предпочтительно включающие определенные экспериментальные группы, например с измененной диетой, что наблюдается как у линии BALB/c, так и у линии CBA. Таким образом, с помощью кластерного анализа весьма эффективно разделяются представители разных линий, которые можно приравнять к своеобразным искусственно созданным внутривидовым формам домового мыши *Mus musculus*.

Взяв за основу неожиданно высокую точность разделения линий с помощью кластерного анализа по комплексу фенов неметрических признаков мы попытались построить фенограмму, характеризующую иерархию связей между всеми изученными нами линиями и соотнести ее с их реальной генеалогией. Данные по генеалогии четырех реперных линий C57BL/6J, CBA, A/He и BALB/c с учетом времени их создания были взяты нами из работы Уэйна и О'Брайена (Wayne, O'Brien, 1986). Самыми «старшими» по дате возникновения являются линии C57BL/6J и BALB/c – их создание датируется началом XX в, а линии CBA и A/He ответвились от общего ствола с BALB/c в середине 20-х годов XX века (рис. 6. 9). К сожалению, полной и точной информации по генеалогии трех остальных изученных линий (DD, PT и YT) нам найти не удалось, кроме данных об их сложном гибридном происхождении. Мы смогли только выяснить, что время их возникновения датируется не раньше 1959 г.

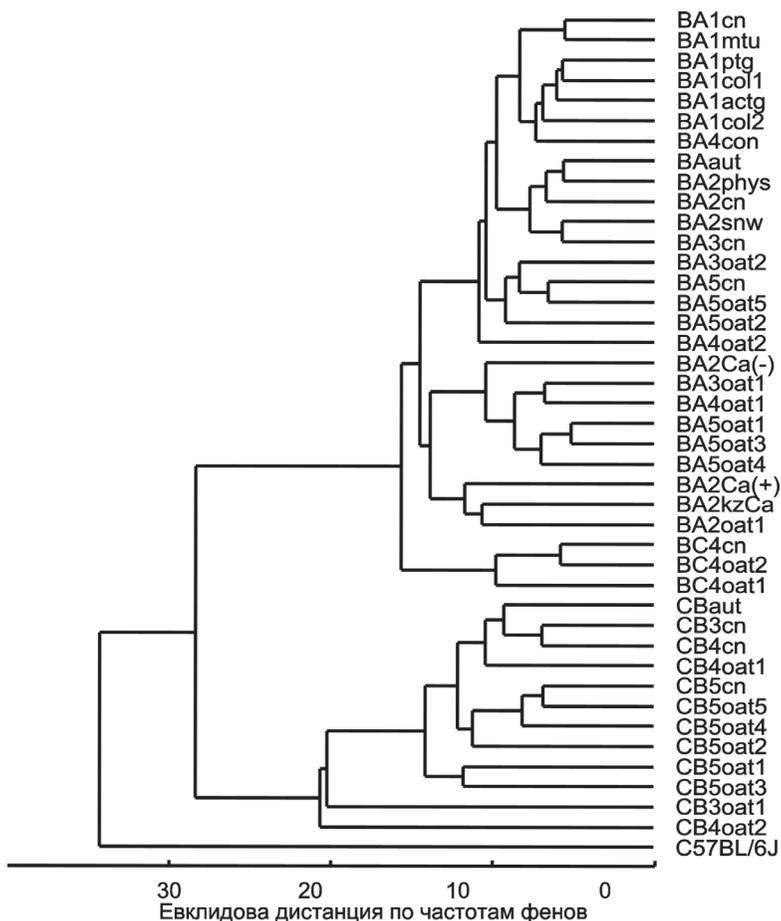


Рис. 6.8. Кластерный анализ частот встречаемости фенотипов 27 неметрических признаков контрольных и экспериментальных групп мышей трех линий (BALB/c (BA), CBA (CB), BC) и внешней группы, представленной линией C57BL/6J

Двусторонний кластерный анализ линий и стока нелинейных мышей по частотам фенотипов 15 неметрических признаков показал, что иерархия отношений между реперными выборками хорошо согласуется с их генеалогией и возрастом линий. Из проведенного сравнения следует, что связи между реперными линиями мышей, оцененные по комплексу фенотипов неметрических признаков черепа, в целом согласу-

ются с их реальной исторической внутривидовой «филогенией». Продолжительность исторического времени формирования и расхождения линий мышей в данном случае вполне соответствует уровням их эпигенетической дивергенции.

Известно, что в случае хорошего соответствия фенограмм или кладограмм реальным генеалогическим отношениям, имеются веские основания говорить о том, что они содержат высокий уровень «филогенетического сигнала» (Hillis, 1987; Zelditch et al., 1995, 2000; Cole III et al., 2002; MacLeod, 2002; Павлинов, 2005). Поскольку структура полученной нами фенограммы в целом отражает «филогению» изученных реперных линий мышей, можно с известной осторожностью говорить о том, что данные, использованные для ее построения, содержат определенный «филогенетический» сигнал (см. рис. 6.9).

Заметим, что ранее, сравнивая фенетические дистанции между линейно расположенными пойменными поселениями лесного вида – рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) – вдоль рек Южного Урала и Приуралья (реки Урал, Сакмара, Самара, Белая), мы заметили линейный характер различий между выборками (Васильев, 1984; Васильев и др., 2000). Более удаленные пробы различались в большей степени, чем пространственно смежные выборки. При коррелировании матриц фенетических и географических дистанций оказалось, что в случае, если учитывается не кратчайшее расстояние между географическими точками, а «реальное» с учетом возможного перемещения зверьков вдоль речных коридоров пойменных лесов, то коэффициенты корреляции существенно возрастают. Поскольку пойменные леса в этом регионе, как правило, окружены степными водоразделами, где рыжая полевка встречается редко, а основные пути расселения вида пролегают вдоль пойменных лесных коридоров, то обнаруженная положительная корреляция между реальной удаленностью и фенетическими дистанциями отражает исторический генезис пространственной структуры вида и пути его расселения в регионе. Опираясь на граф минимальных фенетических *MMD*-дистанций и учитывая экологию вида, в том числе наиболее вероятные пути его расселения в регионе, и в этом случае, как и при сравнении линий мышей, мы можем на внутривидовом уровне уловить «филогенетический» сигнал.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что использование многомерного анализа гомологичных фенетических признаков как на индивидуальном, так и на групповом уровнях может считаться перспективным и достаточно «чувствительным» методом при выявлении «филогенетических» отношений между природными формами грызунов. Данный подход должен сочетаться с методами молекулярно-генетической филогеографии на основе мето-

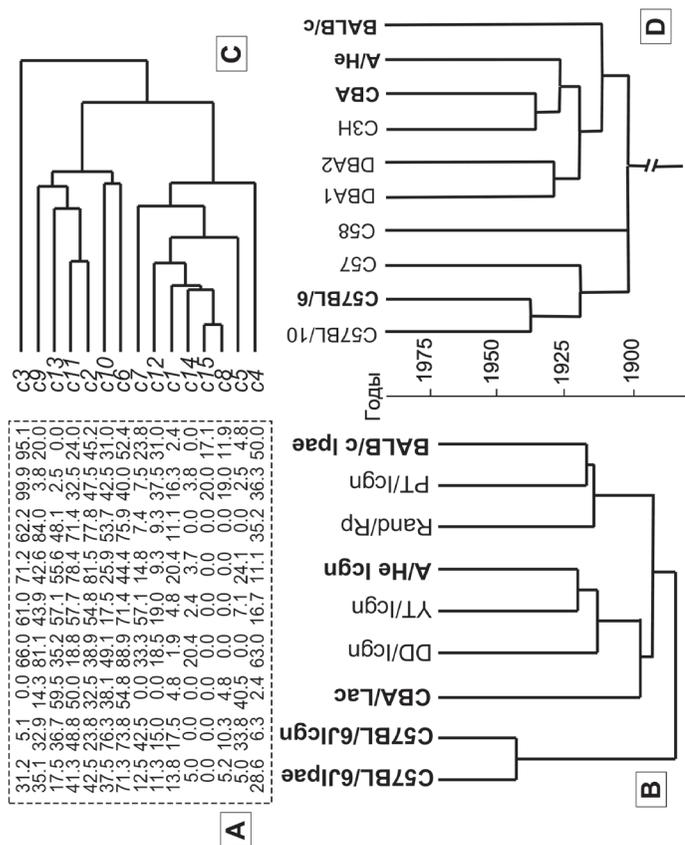


Рис. 6. Двусторонний кластерный анализ (UPGMA) отношений (B) между линиями мышей A/He, CBA/Lac, BALB/c, C57BL/6J, DD, YT, PT и стока нелинейных животных Rapid/Rap (фенограмма по частотам встречаемости фенотипов 27 неметрических признаков (A), структуры мерономических связей между неметрическими признаками (C) в сравнении со схемой известных филогенетических связей между линиями мышей (D) по данным Уэйна и О'Брайена (Wayne, O'Brien, 1986)

дов РСР-анализа, что позволит приблизиться к пониманию природы сопряженности морфологических и молекулярно-генетических перестроек при формообразовании.

Использование разных систем признаков и методов для сравнительных оценок внутрилинейных и межлинейных различий показало, что наиболее близкие результаты дают многомерный анализ индивидуальных фенетических композиций и оценка *MMD*-дистанций. Коэффициент корреляции между этими матрицами дистанций, полученный методом Мантеля, составил $r = 0.95$. По предложенной Рольфом (Rohlf, 1989 цит. по: Ростова, 2002) классификации этот уровень связи матриц можно считать «очень хорошим». Однако коэффициенты корреляции этих матриц с матрицей квадратов евклидовых дистанций, вычисленной по комплексу метрических признаков (масса тела, бедра, лопатки) между экспериментальными выборками разных линий, оказались незначительными и не отличались от нуля (в обоих случаях $r = -0.01$).

Экспериментальное изучение масштабов эпигенетической дивергенции лабораторных линейных мышей как модели микроэволюционных преобразований природных форм грызунов показало, что при варьировании условий эмбрионального развития у параллельно изученных линий мышей проявляется высокая устойчивость эпигенетической системы, маркируемая устойчивостью частот встречаемости фенотипических признаков. Ее устойчивость проявилась к таким факторам среды, как трофический (изменение диеты матери), температурный, гормональный и токсический. Уровень межлинейных (наследственных) различий в этом случае существенно выше внутрилинейных (обусловленных средовыми факторами). Для другой системы признаков – метрических (размерно-весовых) – ситуация противоположна: в этом случае обусловленные средовыми факторами различия (внутрилинейные) существенно превышают межлинейные. Такие признаки крайне неустойчивы и зависят от состояния средовых факторов, сопутствующих морфогенезу и процессу роста – размерогенезу. Наследственная компонента метрических признаков существенно меньше, чем у неметрических.

Обнаружено, что эпигенетическая дивергенция, наблюдающаяся по гомологичным фенотипическим признакам скелета между реперными линиями мышей, и построенный на ее основе кластер их фенетического сходства сопоставимы с имеющимися сведениями по генеалогии этих линий и кластером, отражающим родственные связи между ними.

Следовательно, можно заключить, что обе наши гипотезы, сформулированные в начале этой главы, вполне успешно прошли экспериментальную проверку и в целом не противоречат полученным резуль-

татам. Естественно, данная модель требует дальнейшей верификации методами молекулярной эпигенетики, но, к сожалению, это пока выходит за пределы наших реальных возможностей. Высокая устойчивость частот фенотипических признаков скелета к экстремальным средовым воздействиям, полученным в экспериментах на линейных животных, позволяет рассматривать эти характеристики как основные при оценке уровня эпигенетической дивергенции. В природных условиях крайне редко встречаются такие экстремальные сочетания условий среды, какие искусственно моделировались в экспериментах. Поэтому если такие мощные воздействия среды не привели к отклонению частот встречаемости фенотипических признаков в эксперименте, то в природных популяциях, где основания для таких средовых изменений отсутствуют, тем более возможна высокая устойчивость проявления фенотипических признаков.

Поскольку межлинейная (наследственная) компонента изменчивости проявления фенотипических признаков при проведении параллельных экспериментов на линейных мышах в несколько раз превышает долю внутрилинейной (средовой) компоненты изменчивости, можно заключить, что именно эта категория признаков наиболее пригодна для оценки уровней внутривидовой дифференциации и межвидовой дивергенции. Важным обстоятельством при этом является возможность использования параллельной изменчивости гомологичных дискретных структур черепа у популяций, внутривидовых форм, близких видов и надвидовых таксонов и их многомерной ординации в качестве универсального инструмента оценки уровня эпигенетической дивергенции.

ГЛАВА 7. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕРОНОМИИ

«Для тех, кто еще не понимает, что предмет систематики – только морфопроецесс, об этом нужно не говорить, а кричать. А главное, это необходимо проводить в каждом специальном исследовании, в каждой сводке и учебнике»

В.Н. Беклемишев

7.1. ИСТОКИ МЕРОНОМИИ

Мерономия – научная дисциплина, основанная на гомологизации частей целого организма и нацеленная на сравнительное изучение многообразия строения организмов и их частей (Мейен, 1978, 1988; Чайковский, 1990, 2006; Любарский, 1996), центральным объектом которой является понятие «мерон» – разнообразие гомологизированной части у организмов (Васильев, 2009). Основателем мерономии считается Сергей Викторович Мейен. Идея выделения частей организма и изучения их разнообразия для целей таксономии была особенно близка и понятна ему как палеонтологу, повседневно имеющему дело с сохранившимися ископаемыми фрагментами и частями организмов. Безусловно, не только это обстоятельство стало для него побудительным мотивом для создания представлений о мероне и мерономии. Несомненно, что на мировоззрение С.В. Мейена повлияли взгляды номогенетиков Л.С. Берга и А.А. Любищева и критика дарвинизма Н.Я. Данилевского, для которых роль закономерных преобразований в эволюции организмов была самоочевидной. Можно предположить, что особое видение и понимание необходимости создания мерономии пришло к С.В. Мейену после его знакомства с представлениями В.Н. Беклемишева, блестяще изложенными в его книге «Методология систематики». В ней он подчеркивал, что предметом систематики являются морфопроецессы. По его словам, «организм есть нечто непрерывно меняющееся, он есть морфопроецесс, и все стадии, и весь ход его жизненного цикла представляют объект морфологии» (Беклемишев, 1944, стр. 8). Согласно В.Н. Беклемишеву, все морфопроецессы как ручейки сливаются в единый морфопроецесс, характеризующий живую систему планеты – «Геомериду», представляющую собой единое и саморегулирующееся целое «существо».

Интересно проследить, как мысль о *морфопроецессе* сформировалась у самого В.Н. Беклемишева. Сам он полагал, что опирался при

этом на представления Ж. Кювье (Cuvier, 1817; цит. по: Беклемишев, 1994), цитируя следующие его слова: «Сущность жизни состоит в способности некоторых телесных систем существовать в течение времени в определенной форме, постоянно привлекая в свой состав вещества из окружающей среды и отдавая стихиям часть своего собственного вещества. Итак, жизнь есть вихрь, более или менее быстрый, более или менее сложный, направление которого постоянно и который увлекает молекулы определенного сорта, но отдельные молекулы входят в него и выходят, так что форма живого тела более постоянна, чем его материал» (Там же, с. 35). Однако следует заметить, что в многотомной «Общей естественной истории» («Histoire naturelle generale des regnes organiques», 1854–1860) Этьен Жоффруа Сент-Илер сформулировал идею, отчасти предвосхитившую представления В.Н. Беклемишева о «морфопроцессе», следующим образом: «Если жить, ... значит одновременно изменяться и продолжать оставаться тем же» (Geoffroy St.-Hilaire, 1859; цит. по: Канаев, 1966, с. 12).

Из приведенных цитат становится понятно, что Жоффруа Сент-Илер и Кювье имели сходные представления о живом. Возможно, мысль о живом существе как форме, длящейся в потоке обмена веществ, или морфопроцессе, как впоследствии определил это явление В.Н. Беклемишев (1994), могла возникнуть у этих великих предшественников одновременно. Поэтому, вероятно, оба французских биолога причастны к истокам мысли, высказанной В.Н. Беклемишевым о морфопроцессе. Таковы, по-видимому, исторические начала возникновения основ мерономии С.В. Мейена, которые прослеживаются от создателя учения о гомологии Жоффруа Сент-Илера и выдающегося сравнительного анатома Ж. Кювье, описавшего законы корреляции частей организма.

В.Н. Беклемишев (1994) неоднократно подчеркивает сочетание целостности и подразделенности живых систем: «...большинство организмов построены так, что в целом организме мы можем выделить ряд частей, обладающих в свою очередь значительной степенью индивидуальности. Организм всегда в большей части своей построен из других, подчиненных организмов (всякое живое существо состоит из других живых существ, все живое – всегда коллективно)», и далее уточняет и акцентирует эту мысль: «Обычно мы имеем дело со сложным целым, каждая часть которого в свою очередь слагается из частей и т.д., и части, или конструктивные единицы каждого порядка, обладают известной долей индивидуальности» (с. 55). По его представлениям, со стороны целого на отдельные части оказывается регулятивное воздействие: «Целый организм влияет на части в том смысле, что форма и расположение каждой из них претерпевает регулятивные изменения, ведущие к сохранению специфической формы (т.е. типичных отноше-

ний) целого» (Там же, с. 55). Все это создавало хорошую основу для формирования в дальнейшем мерономических представлений, основную роль в которых играет тектология.

Тектология А.А. Богданова (Тахтаджян, 1972; Малиновский, 2000), задуманная как всеобщая организационная наука, была попыткой построения общей теории организации и структуры систем. Она основана на принципе «целое больше суммы своих частей» (Малиновский, 2000). Однако сам термин «тектология» (от греч. *τεχτων* – строитель, творец и *λόγος* – учение) исходно принадлежит Э. Геккелю, который понимал под ним науку, которая описывает принципы строения живых организмов (Канаев, 1966). Следует заметить, что Геккелю принадлежат и термины «морфогения» – наука о становящейся форме организмов и составляющие ее «онтогения» и «филогения» (Канаев, 1966). Он полагал, что только «объяснение органических форм» дает основания считать морфологию самостоятельной наукой. Значительно позднее В.Н. Беклемишев (1944) использует тектологию наряду с архитектурикой как основу морфологического исследования и строго их определяет: «Описание строения каждого животного складывается из установления образующих его частей, описания каждой из них в отдельности и описания их взаимной связи и расположения. Разделение целого на части и описание частей составляет предмет тектологии; синтез целого, обратное его построение из частей, составляет предмет архитектурики» (с. 13). Из этих определений видно, что и тектология Беклемишева, и тектология Богданова во многом являются основой мерономии Мейена. В то же время тектология и архитектурика представляют собой две фазы фенетического исследования при описании изменчивости и морфоразнообразия (Васильев, 1996, 2005).

На взгляды С.В. Мейена при создании мерономии заметно повлияли и представления Ю.А. Урманцева (1972 а, б), развивавшего общую теорию систем, основанную на теории симметрии, которая исходно сближается с идеями А.А. Малиновского (1968, 1970) в области построения теории систем. Напомним некоторые аспекты этой теории.

С.В. Мейен неоднократно обращался к тому, что, согласно теории Ю.А. Урманцева (1974 а), *природа* может создавать свои объекты 7 способами. Преобразуются (изменяются): 1 – число первичных элементов, 2 – отношения между ними, 3 – число и отношения между первичными элементами, 4 – сами первичные элементы, 5 – число и первичные элементы, 6 – отношения и первичные элементы, 7 – число, отношения и первичные элементы. Все объекты, возникающие из ряда объектов благодаря отношениям единства, как считает Ю.А. Урманцев, – это композиции. Объекты, участвующие в образовании композиций, – первичные элементы. Для построения композиций необходимо мно-

жество первичных элементов, а законы их единения – это законы композиции.

Живые объекты имеют системную природу, которая требует, чтобы в них реализовались основные законы системности, которые выявил Ю.А. Урманцев: «1) закон полисистемности (принадлежность каждого объекта к n -системам); 2) закон полиморфизации (принадлежность каждого объекта к n -множествам полиморфных модификаций; этот закон следует хотя бы из факта существования объектов, ибо *существование – уже изменчивость* (курсив наш. – Авт.); 3) закон соответствия или параллелизма (между любыми двумя произвольно взятыми системами S_1 и S_2 должна быть некоторая эквивалентность); 4) закон симметрии (между теми же любыми системами должна быть некоторая симметричность)» (Мейен, 1975, с. 75). Закон полиморфизации, позволяющий считать, что само существование объекта это уже его изменчивость, замечательно обосновывает системную природу «морфопроецессов» В.Н. Беклемишева. Из идеи Жоффруа Сент-Илера, – «если жить, то одновременно изменяться и продолжать оставаться тем же», а также из этого же системного закона следует, что полиморфизация и изменчивость – атрибуты жизни (Васильев, 2005).

Необходимо еще раз остановиться на понятии «мерон», содержание которого можно трактовать по-разному. Мерон в его широком понимании обычно рассматривают как класс частей организма (Чайковский, 1990, 2006; Павлинов, 2005). Действительно, при общей гомологизации части организма сначала относят к определенному классу морфоструктур, например конечности, зубы, листья и т.д. Затем, при специальной гомологизации выявляют специфику строения данной части у разных таксонов. Если в качестве элемента морфологического разнообразия далее принимать обобщенную (усредненную) морфоструктуру конкретного таксона и сравнивать их у разных таксонов, то появляется многообразие строения данной части у таксономической группы. Теоретически в качестве мерона можно принять именно это многообразие морфоструктур у разных таксонов (Чайковский, 2006), но в таком его понимании он не будет отличаться от описания традиционного морфологического разнообразия, с которым обычно работают систематики (Павлинов, 2005) и тогда в мероне нет нужды как в особом понятии.

Однако если мы будем разнообразие строения данной части (морфоструктуры) учитывать еще и внутри таксонов, выявляя рефрены данного мерона – параллельные ряды его трансформации у разных таксонов, то речь тогда уже будет идти о конкретной изменчивой части, а не о классе частей. И тогда в мероне появляется особый смысл – он становится важным инструментом мерономии и таксономии. При

сериальном сопоставлении части (морфоструктуры), например антимеров, появляется возможность уточнить ее границы как развитийного (морфогенетического) модуля по наблюдаемой внутрииндивидуальной изменчивости проявления его дискретных структурных состояний. Иначе говоря, по проявлениям дискретной феногенетической изменчивости можно выявить границы членения модулей. По разнообразию и степени перекрытия рядов гомологизированных структурных состояний мерона – рефренов у разных таксонов можно оценить родственные связи между ними, опираясь на феномен их транзитивного полиморфизма. Поэтому при популяционно-мерономическом подходе в систематике и эволюционной экологии, о чем будет подробнее сказано ниже, «мерон» должен рассматриваться как многообразие проявлений одной определенной гомологичной части (модуля) у организмов (Васильев, 2009), а не класса частей. Только в таком случае он становится операциональным (рабочим) понятием в таксономии и филогенетике, к чему, как мы полагаем, стремился и создатель мерономии – С.В. Мейен.

Создавая мерономию, С.В. Мейен предполагал ее особую роль в таксономических построениях и поиске естественной системы таксонов (Любарский, 1996). В основе итеративного взаимодействия мерономии и таксономии на пути к построению естественной системы лежит принцип мероно-таксономического несоответствия (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.

7.2. ПЕРСПЕКТИВЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ

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 возникает множество реальных путей их приложения к сравнению и классификации сообществ и пониманию модусов их преобразований (Любарский, 1996), а также к изучению внутривидовых форм и популяций как в отдельности, так и в их ценотическом межви-

довом взаимодействии. Все эти возможности при изучении «морфо-процессов» в самом общем виде определил В.Н. Беклемишев (1994).

Ранее один из авторов книги А.Г. Васильев (2005) полагал, что для формирования новой науки – популяционной мерономии – необходимы не только проведение общетеоретических исследований, но и целенаправленное фундаментальное итеративное изучение мероно-таксономического несоответствия и осуществление гомологизации множества морфологических структур в масштабе, как минимум, нескольких подсемейств. В книге, где таких примеров, на наш взгляд, приведено достаточно много, о популяционной мерономии теперь уже можно говорить как о вполне реальном научном направлении.

В данном случае прилагательное «популяционная» не означает, что 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 – фенотипов и их композиций (подробнее о них сказано в других главах книги). Новизна состоит также не столько в том, что проводится многомерная ординация объектов на основе проявления фенотипов и их композиций для разных неметрических признаков, а, скорее, в том, что при этом выявляются инвариантные модусы (способы) трансформации морфогенеза, характерные для всех особей данной популяции, т.е. единой эпигенетической системы популяции. Можно полагать, что тем самым визуализируются архетипические черты исторически сформировавшейся эпигенетической системы популяции – ее эпигенетический ландшафт.

Мы рассматриваем фенотип не только как устойчивое дискретное состояние порогового неметрического признака (Васильев, 1996, 2005), но и как своеобразный «квант» (Магомедмирзаев, 1990) – модуль морфогенеза. 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 фенотипов в нескольких географически удаленных группировках – природных популяциях, можно выявить инвариантные развитийные черты данного таксона. При этом обнаружится общее потенциально допустимое в онтогенезе морфопространство таксона, которое будет особенным и для него, и для каждой его популяции.

Таким образом, популяционный (групповой) уровень рассмотрения внутрииндивидуальной изменчивости проявления фенотипов 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 одновременных процессов. Интересно, что сторонники соединения в непрерывный процесс микро- и макроэволюционных явлений часто были приверженцами СТЭ, генетиками и экологами, а противники – эмбриологами, морфологами и палеонтологами.

Если воспринимать эволюционный процесс как череду совершенно случайных явлений (тихогенетический процесс), не имеющих преемственности, то, безусловно, связующая нить между микро- и макроэволюционными процессами оказывается совершенно прозрачной. Напротив, если считать, что в основе эволюции лежит преемственность эпигенетических систем, обеспечивающих на каждом этапе своего существования веер потенциальных путей развития, часть из которых являются до поры латентными, но сохраняются во времени, то такая связь между микро- и макроэволюционными процессами уже более правдоподобна и понятна. Имеются и некоторые предварительные данные о соотношении характерных времен микро- и макроэволю-

ции. Так, в последние годы с накоплением палеонтологических данных, в частности по формированию всех групп млекопитающих в кайнозой, обнаружено, что из 65 млн. лет, приходящихся на эту эру, менее чем за 1% времени (500 000 лет) сформировалось основное морфообразнообразие *Mammalia*, а затем происходили только перестройка и диверсификация всей возникшей «биоты млекопитающих» (Gingerich, 2001). Другими словами, взрывное формообразование, происходившее в течение относительно короткого периода времени (сопоставимого с временем формирования подвида и вида) сменилось длительным стабильным периодом. Сходные оценки времени, необходимого на быструю эволюционную фазу перестройки биоты (не более 1% от общей продолжительности) ранее получил и С. Гулд (Gould, 1982) – автор теории прерывистой эволюции. Следовательно, больших различий между характерными временами микро- и макроэволюции, по-видимому, также не наблюдается. Из этого не следует, что микро- и макроэволюция – явления одного порядка, а лишь то, что это разные, но иногда параллельные аспекты эволюционного процесса. Микроэволюция, скорее всего, не изменяет структуры сообществ, тогда как макроэволюция может быть сопряженной с их существенной перестройкой.

Латентные пути развития могут быть представлены и теми из них, которые существовали когда-то и были актуальными в ином ценоотическом окружении, а также представлять собой потенциально новые пути, возникающие как побочное явление, возникающее при деформации эпигенетического ландшафта популяции или таксона. 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 наблюдается при длительном обитании видов животных, растений и микроорганизмов в исторически новой техногенно трансформированной среде, но этот потенциал жестко зарегулирован требованиями экосистем. 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), т.е. односторонние, перестройки развития, а следовательно, и трансформации меронов. В процессе активной адаптивной перестройки развития популяции могут вполне закономерно по своей природе, но случайно по особям-носителям проявиться существенные морфогенетические трансформации, которые окажутся важными новыми вехами при дальнейших макроэволюционных изменениях.

Мерономическое видение процессов микро- и макроэволюции на популяционном уровне не представляется чем-то совершенно фантастичным и неосуществимым благодаря возможности изучения групповой внутрииндивидуальной изменчивости гомологичных дискретных структурных вариаций – фенев у разных таксонов. Проследивание явления транзитивного полиморфизма фенев (структурных модулей морфогенеза) по большому числу структур («признаков») позволяет приблизиться и к выявлению филогенетического сигнала между таксонами. В этих случаях риск ошибиться 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 – никаких событий не произошло, а другие будут свидетельствовать о серьезных перестройках. Поэтому ни молекулярные изменения, ни морфогенетические не могут быть окончательной фактологической базой при построении филогений. Неудивительно, что зачастую морфологические и молекулярные филогенетические «деревья» неконгруэнтны или согласуются лишь отчасти. Использование фенев гомологичных признаков также нельзя рассматривать в качестве «панацеи» при выявлении «правильной» филогении, но «опрос» еще одной большой группы «свидетелей» эволюции в сочетании с другими, в том числе молекулярными методами, может способствовать построению новых филогенетических гипотез и выявлению естественных филогенетических отношений между таксонами.

Популяционно-мерономический подход усиливает возможности такого таксономического и филогенетического сравнения, благодаря транзитивному полиморфизму проявления фенев вносит элемент исторической преемственности и иерархии общности морфогенеза и его трансформаций, позволяет воссоздавать морфопространство не только отдельных меронов, но и значительной части архетипа таксона. Анализ проявлений эпигенетической изменчивости билатеральных структур позволяет использовать разную расстановку эпигенетических порогов фенев неметрических признаков для возможности оценки эпигенетической дивергенции сравниваемых форм. Далее мы попытаемся кратко изложить содержание важнейших понятий мерономии: архетипа и мерона, и показать их популяционную и эпигенетическую природу.

7.3. АРХЕТИП И МЕРОН

В предыдущих главах мы уже кратко затрагивали понятие архетипа. Известно, что понятие «архетип» предложено Филоном Александрийским, жившим на рубеже нашей эры, который трактовал его как прообраз, или идею (Любарский, 1996). В биологию «архетип» введен Ричардом Оуэном (R. Owen) в 1843 г. для обозначения общего (основного) плана строения организмов или прототипа, по которому построена естественная группа животных (Канаев, 1963; Бляхер, 1965, 1976; Беклемишев, 1994). Напомним, что Р. Оуэн ввел в научный лексикон и термин «гомология», хотя под термином «аналогия» это понятие уже было предложено ранее Жоффруа Сент-Илером, и именно он, а не Оуэн, должен считаться основателем представлений о гомологии. Оуэн использовал этот термин из области геометрии, и предложил разделять понятия «аналогия» и «гомология». Аналогичными признаками он считал, как известно, части или органы, которые у одного животного выполняют ту же функцию, что и другая часть или орган у другого отличающегося животного. Гомологичными, по его словам, считались «те же самые» органы у разных животных при различных вариациях их формы и функции. Он использовал и введенные еще Жоффруа Сент-Илером представления о «коннексиях» – связях и отношениях между частями и органами, характеризующих взаимное расположение гомологичных частей независимо от того, как они развиваются. В отличие от него Жоффруа считал, что гомологичные (он писал аналогичные) органы развиваются одинаково (Канаев, 1963).

Р. Оуэн выделил три типа гомологий: специальная – гомология конкретных частей; общая – отнесение части к общему типу (рассмотрение в качестве элемента архетипа); сериальная – гомологическое сходство частей в пределах организма (Канаев, 1963). Историю этого вопроса мы подробно описывали в главе 1.

Р. Оуэн предложил использовать термин «гомологичный» по отношению к частям разных организмов, а «гомотиличный» – к частям одного организма. Он разработал схему общего типа скелета позвоночных животных и назвал его «архетипом», используя как первичную схему, отклонением от которой являются скелеты разных классов позвоночных животных. Р. Оуэн представлял архетип как серию гомотилических элементов или частей, которые вслед за Океном назвал «позвонками» (Канаев, 1963), и предложил позвоночную теорию черепа, сведя его к четырем позвонкам, но эта теория позднее была отвергнута. Как полагает И.И. Канаев (1963), Оуэн считал, что архетип представляет собой «идею» Платона, и рассматривал ее как силу, формирующую материю, которая может только поляризоваться и повторяться. Важно подчерк-

нуть, что архетип по Оуэну – это нечто реально существующее, а «идея» или «форма» представляют собой некую реальную «силу», которая признается вечной «формой». Последнее весьма примечательно, поскольку существование «общего плана строения» и его воспроизведение у самых разных форм неизбежно требуют объяснения.

По меткому выражению Л.В. Белоусова (1993 а, с. 287), «...Если бы в эволюции не было ... стойкой консервативной или, лучше сказать, инвариантной компоненты, т.е. тенденции к сохранению в пределах обширных систематических групп некоторого единого «плана строения» (при допущении множества индивидуальных вариантов в пределах этого плана), то многообразие форм организмов представляло бы собой сплошной хаос, и никакая систематика не была бы возможна». Природа такой консервативности и инвариантности «плана строения» до сих пор неясна и традиционными представлениями о связях «ген – признак» не объясняется.

В последние годы многие используют факты гомологии структуры и функции Нох-генов, вызывающих сходные процессы в морфогенезе, чтобы объяснить с детерминистских молекулярно-генетических позиций существование общего «плана строения». С точки зрения первооткрывателя гомеобокса В. Геринга (Gerhing, 1985) генетическая программа гомеобоксных генов контролирует и развитие, и эволюцию, а гомеобокс демонстрирует, как много программ развития записано в генах. Однако, как подчеркивает Дж. Роберт (Robert, 2001), умеренная позиция в этом отношении принадлежит С.Ф. Гилберту, который считает, что ДНК предназначена для того, чтобы передаваться в поколениях, запускает процесс развития и регулирует генную и белковую активность в течение развития. Отсюда гомеобокс вовсе не «хозяин генов», как это часто пишут, а лишь переключатель, или селектор, и так же ответственен за «общий план строения», как и все другие гены и эпигенетические факторы.

Эрнст Геккель в соответствии со своими эволюционными взглядами и увлеченностью дарвинизмом смотрел на проблему гомологии и существование общего плана строения и оуэновского «архетипа» как на доказательство общего монофилетического происхождения организмов. Неудивительно, что как эволюционист он сразу же попытался увидеть в «архетипе» предковые черты строения. Он даже попытался построить буквальную упрощенную схему строения «гастрею» – прообраз древнего исходного многоклеточного организма, понимая его как исходный архетип, что справедливо критиковалось многими последующими поколениями биологов. Уточнение гомологии, как сходства, обусловленного общностью происхождения, широко внедрилось в биологию при становлении дарвинизма и, особенно, синтетической теории эволюции (Huxley, 1942; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Поскольку фены неметрических признаков часто представляют собой дискретные состояния билатеральных структур, они являются гомологичными антимерными структурами и должны быть отнесены к категориям сериальной гомологии по Оуэну или «общей гомологии» по Гегенбауру. Последняя существует, если отдельный орган рассматривается как представитель определенной категории органов (структур. – Авт.), т.е. всегда относится к тем же самым органам в пределах того же самого организма, и может быть подразделена на три категории: *гомотипия*, или подобие (сходство) антимеров – тождественных билатеральных частей на левой и правой сторонах тела, *гомодинамия*, или подобие между органами, расположенными вдоль переднезадней оси тела, в частности метамеров, и, наконец, *гомономия*, или подобие между органами, расположенными вдоль вторичной оси тела или занимающими только небольшую часть первичной оси тела, типа лучей плавников или пальцев.

Специальная гомология, т.е. гомология в узком смысле слова, рассматривает подобие между двумя органами общего происхождения, которые возникли из одного зачатка. Традиционно считается, что именно специальная гомология связывает филогению и онтогению, поскольку выводит на передний план онтогенетический критерий для выявления (распознавания) и одновременно объяснения сходства (Лаубихлер, Майеншайн, 2004). Однако в свете эпигенетических представлений о природе формирования гомологичных признаков и их фенов можно полагать, что все три категории: гомотипия, гомодинамия и гомономия – связывают филогению и онтогению на тех же основаниях, что и специальная гомология. Все они, особенно гомотипия и гомодинамия, отражают морфологическое тождество структур, проявление которых обусловлено и параметризуется единой эпигенетической системой (эпигеномом) организма (Васильев, 2005). Эти системные подобия реализуются как отражение свойств эпигенетически «запрограммированного» морфогенеза и в полной мере проявляются, например, в закономерностях фенотипической изменчивости гомологичных структур.

Как будет показано далее, именно на групповом (популяционном) уровне рассмотрения внутрииндивидуальной изменчивости, т.е. при сравнении закономерностей допустимой реализации гомотипных, гомодинамных и гомономных структур, возникает возможность обнаружить морфогенетическую специфику сравниваемых объектов на разных уровнях биологической организации. В таком понимании принципиальная разделительная грань между специальной и общей гомологией Гегенбаура в специфике их использования при оценке родства организмов формально стирается, поскольку параллельные закономерные ряды фенотипической изменчивости, тестируемые на

уровне группового (популяционного) сравнения, не менее, если не более строго позволяют оценивать инвариантное сходство развитых систем у разных таксонов.

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 развитой системы в виде допустимой феногенетической изменчивости в пределах особи. Ранее в главе 1 мы уже подчеркивали этот аспект. 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 развитием дискретных структурных трансформаций – фенов разных признаков у представителей данной группы особей (популяции, подвида, вида т.д.), можно приблизиться к описанию ее «архетипа». Зная законы инвариантных трансформаций структур в морфогенезе данного таксона, мы получаем реальную возможность сопоставления архетипических свойств у разных таксонов.

В настоящее время существует много версий и аспектов толкования «архетипа». Оуэновская версия, рассматривающая его как основной, или исходный, план строения: то общее, что объединяет разные существующие группы живых организмов, сегодня уже не доминирует, но иногда вновь в сочетании с идеями Э. Геккеля и представлениями молекулярной биологии появляется в некоторых работах, связанных с Нох-генами (см. обзор Robert, 2001, а также Шаталкин, 2002).

Существенное изменение в представления об архетипе внесли исследования С.В. Мейена, создавшего меронию. Рассматривая «мерон» единицей тектологии и считая, что он представляет собой отдельную гомологизированную часть целого организма, С.В. Мейен (1988) полагал, что «выделение меронов, т.е. гомологизированных частей, включает операцию гомологизации» (с. 93). К сожалению, он не очень строго определил содержание «мерона», поэтому сегодня существует множество его определений (см. Чайковский, 1990; Любарский, 1996). Например, мерон – это «обобщенный класс однородных в каком-либо отношении признаков» (Чайковский, 1986, с. 51). По Г.Ю. Любарскому (1996а, с. 57): «...Естественно выделенный признак (часть, аспект) архетипа и называется мероном», и далее: «...Т.е. мероном мы называем совокупность свойств и/или структур, выделяемую в архетипе при мысленном расчленении его на части в соответствии с собственным строением архетипа» (с. 57). При этом он полагает, что мероны являются архетипами для меронов более низкого уровня. Согласно представлениям А.И. Шаталкина (2002), учитывающим существование онтогенетических модулей – автономно развивающихся блоков и частей организма (Raff, 1996, см. также Hall, 2003), мерон – это и есть такой естественный онтогенетический модуль.

По словам С.В. Мейена (1978), объекты тектологических исследований – мероны – формируют целостный организм – архетип, а их коннексии и взаимодействия (корреляции) при этом должна изучать архитектоника: «Гомологизированные, т.е. расклассифицированные и ставшие меронами части организма данного таксона в сумме составляют архетип таксона» (с. 497). В свою очередь тектология и архитектоника (Беклемишев, 1994; Малиновский, 2000) должны рассматриваться «не как самостоятельные морфологические дисциплины, а, скорее, как аспекты единого морфологического – мерономического (Мейен, 1977, 1978) – исследования» (Мейен, 1988б, с. 92).

Г.Ю. Любарский (1996а) дает несколько определений архетипа, которые имеет смысл напомнить: 1) архетип – совокупность естественных признаков исходя из линнеевских представлений; 2) архетип является интенционалом понятия о таксоне; 3) архетип, состоящий из меронов, является инвариантом таксона, или интенционалом; 4) архетип является иерархической системой меронов; 5) архетип представляет собой мерономическую систему, «мерономический универсум», для описания которого основными понятиями служат иерархия меронов», «мерон» и «стерезис» (стерезис – это по С.В. Чебанову (1984) «лишенность конкретной формы одной из архетипических частей»); 6) архетип есть целостная система меронов.

Важен также онтогенетический, или временной, аспект рассмотрения архетипа. В этой связи А.И. Шаталкин, исходя из представле-

ний о существовании онтогенетических модулей – динамических частей, имеющих собственное развитие (Gilbert et al., 1996; Raff, 1996), дает другое определение: архетип – это «представление об организме, рассматриваемом с точки зрения составляющих его эволюционно автономных частей» (Шаталкин, 2002, с. 281). В другом, уточненном, виде с учетом модульности развития его определение мало изменилось: архетип – это «описание организма с точки зрения его онтогенетически автономных частей (модулей)» (Там же, с. 283). Необходимо отметить, что несколько раньше модульная природа мерона была описана в работах В.В. Короны – одного из учеников и последователей С.В. Мейена (Корона, Васильев, 2000, 2007).

Учитывая сказанное выше, попытаемся теперь рассмотреть архетип и мерон с позиции эпигенетических представлений, т.е. опираясь на взгляды К.Х. Уоддингтона (1964, 1970), положения эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина и модель эпигенетического ландшафта популяции, формирующего и ограничивающего эпигенетическую изменчивость (Васильев, 1988, 2009), о которых мы говорили ранее.

7.4. МЕРОНОМИЯ И ЭПИГЕНЕТИКА

В первую очередь важно подчеркнуть, что именно эпигенетическая система задает все многообразие путей развития, или системы креодов и субкреодов, на основе которых возможна реализация множества состояний признаков (модальностей) и способов их преобразования (модусов). Эпигеном каждой особи в популяции содержит потенциальную информацию о реализации практически всего допустимого спектра возможных основных путей развития, и эта информация передается из поколения в поколение. Однако реализоваться в фенотипе конкретной особи может не весь спектр, а только один или часть альтернативных путей развития, приводящих к определенным состояниям. Судить обо всех возможных путях развития можно только при изучении достаточно большой выборки особей из данной популяции, что позволяет обнаружить и крайне редкие морфозы – aberrantные пути развития и аномальные состояния отдельных признаков.

По определению одного из авторов книги (Васильев, 2005), с одной стороны, мерон характеризует возможности воплощения структурной части фенотипа (морфотипа) как некий закон трансформации данной структуры, а с другой – как реальное множество ее фенотипических проявлений во всем многообразии допустимых состояний и их внутрииндивидуальных композиций. Более строгим представляется, однако, понимание закона трансформации морфоструктуры как архетипической компоненты мерона, а сам мерон и есть проявление этого

архетипического закона в виде реализованного множества модальностей данной морфоструктуры (признака).

Мерон – признак (часть, фрагмент организма, морфоструктура), который в данном случае понимается как полиморфное множество своих возможных состояний. Напомним, что С.В. Мейен ввел в меронию два важных понятия: «сохранение состояния» и «процессуальное сохранение». Если наследование какого-либо свойства в поколениях 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 еще раз отметим, что 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 транзитивного полиморфизма, т.е. длящегося из поколения в поколение воспроизведения многообразия состояний, лежит наследование эпигенетической системы популяции (вида) в чреде поколений. Ю.И. Новоженев (1979) неслучайно пришел к выводу о том, что «полиморфизм древнее видов».

Поэтому в каждом таксоне существует некое множество «состояний признака», или модальностей мерона, и «процессуальное состояние», т.е. морфогенетический закон трансформации мерона (архетипическая компонента мерона), на который накладываются конструктивные ограничения (или «запреты» по Мейену). Эти ограничения могут быть обусловлены также и законами формирования живых диссипативных структур (Белоусов, 1987, 1990). Если сравнить разные таксоны, то их мерономическое разнообразие может быть почти тождественным по «пенетрантности» модальностей – разнообразию состояний признаков, но не тождественным по частотной представленности модальностей. У каждого таксона имеется ядро – преобладающие по частоте варианты, а также периферия данного мерона – более редкие состояния (Чайковский, 1990, 2006; Корона, Васильев, 2000; Васильев, 2005). У разных таксонов полиморфные множества состояний мерона (модальности) могут существенно трансгрессировать (накладываться, перекрываться). Этот феномен, как мы уже неоднократно отмечали, был назван С.В. Мейеном *рефреном*. Каждый таксон будет иметь свое пространство (морфопространство) реализации, т.е. набор состояний (модальностей) и модусов (способов трансформации) данного признака, а также их частотную представленность (вероятность проявления).

Если вспомнить все, что говорилось нами об эпигенетическом ландшафте популяции, то становится вполне очевидной связь этой модели с идеей мерона С.В. Мейена. Нельзя не согласиться с высказыванием его ученика – В.В. Корона – в том, что «... мейенская концепция мерона изоморфна концепции эпигенетического ландшафта Уоддингтона...» (Корона, Васильев, 2000, с. 43). Продолжая эту мысль, заключим, что совокупность меронов во всем их разнообразии изоморфна концепции «эпигенетического ландшафта популяции» А.Г. Васильева (2005).

Отсюда вытекает следующее определение мерона (Васильев, 2005): с феноменологической точки зрения мерон представляет собой реализацию полиморфного множества вероятных дефинитивных состояний морфологических структур, т.е. является осуществленным множеством состояний признака (части) организма. Однако одновременно мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество. Как уже отмечалось, С.В. Мейен (1975) подчеркивал необходимость различения двух феноменов: «сохранение состояния» – воспроизведение определенных конечных состояний, обусловленных эквивинальностью морфогенеза (морфогенетической программы. – Авт.), и «процессуальное сохранение», т.е. сохранение пути развития, или уоддингтоновского креода.

Таким образом, одновременно вводя два дополняющих определения мерона (бинарное определение мерона), включающие как экстенциональный, так и интенциональный аспекты, А.Г. Васильев (2005, 2009) подчеркнул оба эти аспекта: мерон как закон трансформации (процессуальное сохранение, или интенционал) и его воплощение – реализацию в виде полиморфного множества (сохранение состояний, или экстенционал). Эти определения полностью согласуются с системными законами, предложенными Ю.А. Урманцевым (1972 а, б, 1974), включая закон полиморфизации систем.

Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный (параметризуемый) ими эпигенетический ландшафт (основа воспроизведения архетипа как совокупности архетипических компонент рассматриваемых 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). Он обеспечивает их наследование и повторение с заданной частотой в чреде дальнейших поколений (Васильев, 2005, 2009). Пока неясно, чем обусловлены законы функционирования создающихся живых диссипативных структур – морфо процессов, но связанные с порождением биоло-

гического порядка из хаоса (Пригожин, 1980, 1985), они, вероятно, чрезвычайно важны при осуществлении морфогенеза, являются его системной основой (Белоусов, 1990).

Хорошим примером реализации мерона и попытки его «визуализации» может служить феногенетическая изменчивость структуры перемычек овального и круглого отверстий в популяции прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin), описанная ранее А.Г. Васильевым (2005) по четырем элементам. В настоящее время И.А. Васильевой (2006) удалось гомологизировать у этого вида все дискретные элементарные костные структуры в области овального и круглого отверстий (см. рис. 3.14). Поэтому мы можем рассмотреть феногенетическую изменчивость в полном объеме с учетом шести дискретных элементов – *частных меронов* (рис. 7.1). Структуру алисфеноида и варианты ее строения – композиции фенов также можно рассматривать в качестве мерона, который можно определить как *композиционный мерон*, состоящий из нескольких модулей.

Антимерные композиции фенов шести структурных элементов связаны в естественный граф в виде сети, в узлах которой располагаются односторонние композиции, а ребра графа – линии – соединяют их в тех случаях, когда эти композиции (хотя бы однократно) встретились одновременно у одной и той же особи, но на разных сторонах тела. Стрелки на рисунке указывают направление от численно доминирующих композиций к более редким. При этом отчетливо выделилось ядро композиционного мерона – наиболее часто встречающиеся композиции перемычек и столбиков алисфеноида и периферия мерона – внутрииндивидуально связанные с ними редкие композиции. Если учесть частоты встречаемости композиций, то мысленно можно представить (картировать) данный мерон в виде рельефа. Наиболее частые морфотипы будут представлять вершины, а редкие – долины, что позволит «визуализировать» эпигенетический ландшафт. Оказалось, что в разных популяциях прометеевой полевки: на Крестовом перевале Большого Кавказского хребта и в районе Бахмаро на Малом Кавказе – частоты встречаемости фенов и их композиций значительно различались (Большаков и др., 1987).

Мерономические различия между резко дифференцированными внутривидовыми формами – подвидами – проявляются еще более отчетливо. Рассмотрим в этой связи частотное проявление гомологичных фенов строения подъязычного отверстия (*foramen hypoglossi*) в области выхода подъязычного нерва (*n. hypoglossus*) у разных, заведомо сильно дифференцированных подвигов большеухой полевки: забайкальского (*Alticola macrotis macrotis*) и алтайского (*A. m. vinogradovi*), которые некоторое время считались разными видами (Разоренова, 1933).

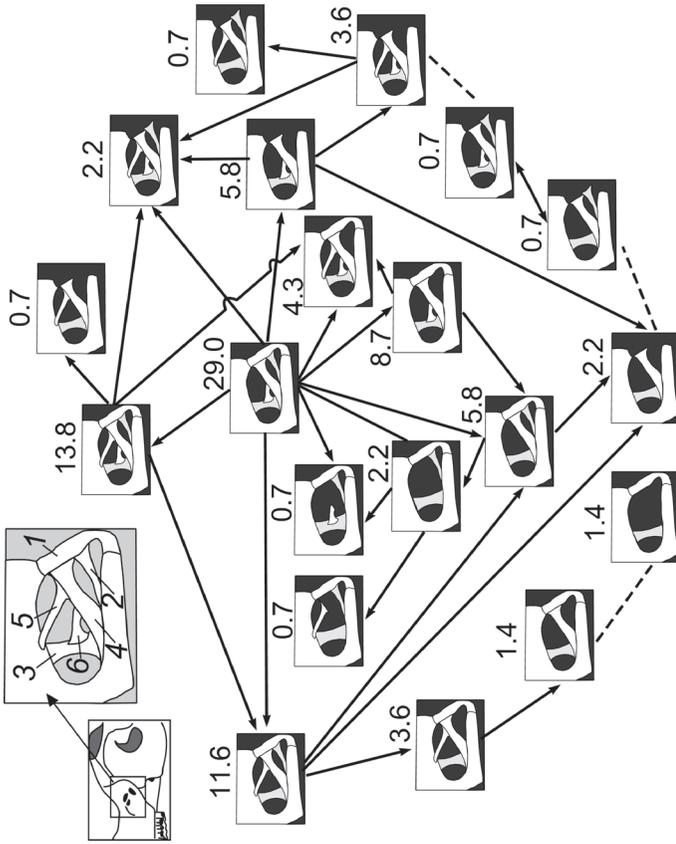


Рис. 7.1. Феногенетическая изменчивость билатеральных композиций фенотипов нематерических структурных признаков аписфеноида в области отверстий *foramen osale* и *f. rotundum* у прометеевой полевки (*Protetheonys scharoschnikovi*). 1–6 – номера признаков, их сочетания – композиции фенотипов; линии соединяют антиметричные композиции фенотипов, одновременно встреченные у одной и той же особи, но на разных ее сторонах; стрелка указывает направление к более редкой композиции; цифры рядом с композициями – частоты их встречаемости (%); нумерация признаков дана в соответствии с рис. 3.14

Подъязычный нерв выходит из черепа через вентральную часть затылочной кости *os occipitale*, формируя от одного до четырех отверстий, т.е. разветвляясь либо до своего выхода из черепа, либо после него, как уже было отмечено в главе 3.

Таким образом, структуру нерва можно представить в виде некоего подобия вилки с иерархически ветвящимися зубцами. На рис. 3.25 приведена модель формирования фенев на разных этапах прохождения ветвящейся части нерва через слой затылочной кости. Напомним, что фенами являются все новые отверстия, возникающие при прохождении ответвившихся частей нерва. Если нерв разветвляется ниже уровня кости, то формируется одно отверстие, соответствующее фену *foramen hypoglossi simplex* (FHgsi). Соответственно удвоенное подъязычное отверстие соответствует фену FHgdu, утроенное – FHgtr, учетверенное – FHgqu. У разных подвидов большеухой полевки частота встречаемости фенев существенно различается. Если у номинативного забайкальского подвида большеухой полевки по частоте встречаемости доминирует фен FHgdu, составляя 78.4%, а FHgsi встречается редко – 3.7%, что указывает на более частое ветвление нерва до прохождения затылочной кости, то у алтайской формы фен FHgsi, напротив, встречается наиболее часто – 54.3%, а FHgdu несколько уступает ему – 42.5%, т.е. более чем в половине случаев подъязычный нерв ветвится только после выхода из черепа. Соответственно если у забайкальского подвида фен FHgtr встречается с частотой 13.4% и FHgqu не очень редок – 4.5%, то у алтайского подвида фен FHgtr едва достигает 2.8%, а FHgqu почти не встречается – 0.4%, что тоже хорошо согласуется с предыдущим выводом и приведенной выше моделью.

Следовательно, мерономическая структура подъязычного отверстия у сравниваемых подвидов, совпадая в качественном отношении (у них встречен один и тот же набор фенев подъязычного отверстия), резко различается по частотной представленности фенев, т.е. различия затрагивают конфигурацию их эпигенетических ландшафтов, что свидетельствует также о проявлении у них морфогенетических различий и их эпигенетической дивергенции.

В заключение рассмотрим еще один пример мерономического анализа фенегенетической изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего щечного зуба (МЗ) у двух дифференцированных форм лемминговидных полевок – североякутской (окрестности г. Тикси) и чукотской (окрестности г. Певек). В данном случае учитывали складчатость зуба, а также число и местоположение замкнутых дентиновых пространств (см. главу 3). Сочетание этих признаков позволило выделить у обеих форм 22 их композиции, или 22 морфотипа (рис. 7.2). Линиями, как и в случае с прометеевой полевкой, соедине-

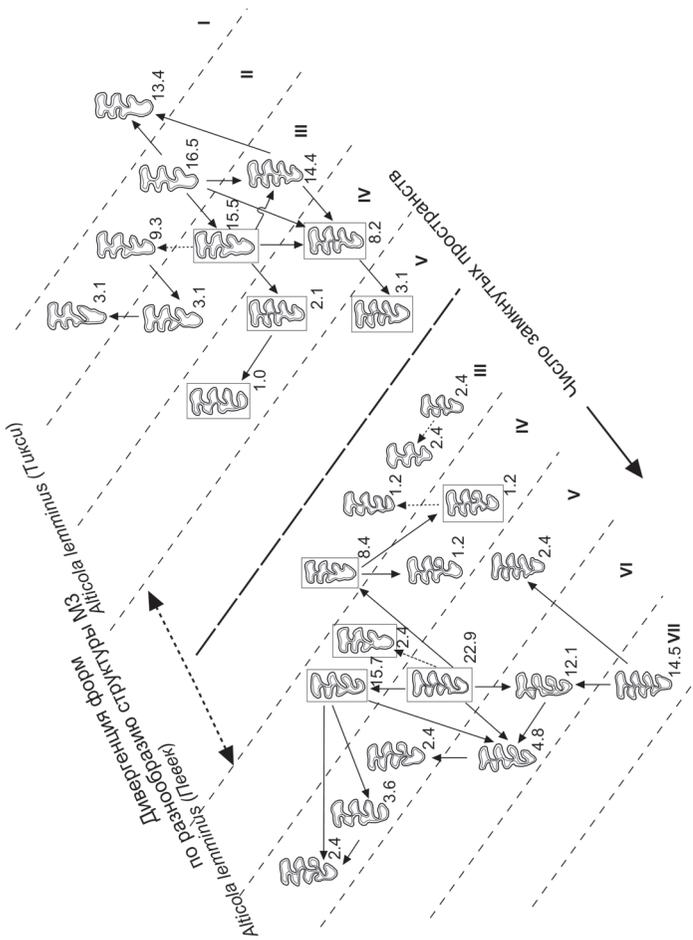


Рис. 7.2. Феногенетическая изменчивость морфотипов рисунка жевательной поверхности третьего верхнего щёчного зуба (МЗ) у двух дифференцированных форм лемминговидной полевки: чукотской (г. Певек) и североякутской (г. Тикси) с учетом складчатости, а также числа и расположения замкнутых денитиновых пространств.

Цифры – частота встречаемости морфотипов (%); общие для обеих форм морфотипы помещены в прямоугольные ячейки; стрелки направлены от доминирующих к более редким морфотипам

ны морфотипы зубов, встреченные у одной и той же особи, но на разных сторонах ее черепа. Видно, что лишь пять морфотипов являются общими, т.е. представляют рефрен данного мерона. Мерономические множества морфотипов МЗ у чукотских и североякутских полевков только частично перекрываются по числу замкнутых пространств. Различия между обеими формами видны и по вариантам внутрииндивидуальных связей между морфотипами зубов. Ядра меронов МЗ у чукотской и североякутской полевков не совпадают: частые у одной формы морфотипы, у другой относительно редки, и наоборот. В целом морфотипы МЗ североякутской лемминговидной полевки имеют более простую структуру, чем чукотской. Легко заметить, что «эпигенетические ландшафты» у сравниваемых форм лемминговидных полевков не только различны по форме, но и смещены по отношению друг к другу.

Таким образом, анализируя проявления внутрииндивидуальной эпигенетической изменчивости структуры МЗ, мы получили важную дополнительную информацию об особенностях морфогенеза щёчных зубов у этих дифференцированных форм полевков.

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. Полагаем, 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.

Композиционный мерон, состоящий из частных меронов – отдельных модулей (морфоструктур) в целом уподобляется архетипу, поскольку архетип представляет собой совокупность меронов (см. выше). Если композиционный мерон (морфотипическое разнообразие) соотносить с архетипом, то возникает необходимость ввести в качестве синонимического еще одно понятие – «частный архетип». На практике весьма сложно (вероятно, невозможно) описать все разнообразие инвариантных проявлений фенома, характеризующих архетип, поэтому обычно описывается только разнообразие определенной части фенома – композиционный мерон, а следовательно, частный архетип. В дальнейшем мы будем оперировать этими понятиями как синонимичными и взаимодополнительными.

Анализ метамеров позволяет строить и *индивидуальные мероны* для особей (например, по листьям-метамерам в кроне дерева), а также проводить косвенное сравнение «эпигенетического ландшафта» у раз-

ных особей, используя ту же самую «популяционную» методологию. В свою очередь сравнительный анализ индивидуальных меронов позволяет осознанно и целенаправленно находить в популяции и различать сходные в феногенетическом отношении типы особей – фенотипы – по особенностям их «процессуального сохранения» или, что звучит привычнее, по «широте нормы реакции» (точнее, по «структуре нормы реакции»). Следовательно, мы можем сортировать фенотипы по особенностям работы их эпигенетических программ в процессе формирования определенных морфоструктур, а также «нагружать» программы, применяя метод «провокационного фона» Н.В. Глотова (1983), т.е. изменять условия развития и экспериментально исследовать полноту проявления субкреодов, «расположенных» в периферической зоне мерона. Это позволит выявить структуро-генетические, размеро-генетические и формо-генетические эффекты *наведенной* (определенной экзогенной) изменчивости (Корона, Васильев, 2007). На контрольном «нормальном фоне» в данном случае можно будет проанализировать черты *собственной* (определенной эндогенной) изменчивости: то, как может реализовываться признак у данной особи вне стресса. Другими словами, можно будет приблизиться к тому, чтобы через программу развития косвенно «визуализировать» потенциал эпигенома особи (эпигенетическую систему популяции) в множестве порожденных им модальностей мерона – частот встречаемости фенотипов (Васильев, 2009).

О необходимости визуализации эпигенетического ландшафта недавно писал А.П. Расницын (2002). Реализованные выше способы «визуализации» эпигенетического ландшафта на основе фенетического анализа внутрииндивидуальной (феногенетической) изменчивости композиций фенотипов антимерных структур черепа на примере подвидов большеухой полевки, двух форм лемминговидной полевки, а также изолированных популяций прометеевой полевки представляются надежными и практически осуществимыми. Другой, более эффективный, способ косвенной «визуализации» эпигенетического ландшафта популяции на основе многомерной ординации индивидуальных фенетических композиций рассмотрим несколько позже. Фактически все эти подходы позволяют с помощью группового (популяционного) анализа внутрииндивидуальной изменчивости «визуализировать» популяционный (видовой) архетип с учетом всех возможных трансформаций (модусов). В этом состоит наиболее существенное отличие популяционной мерономии от фенетики и популяционной морфологии.

В этой связи уместно напомнить слова Жоффруа Сент-Илера о «типе», который он понимал приблизительно так же, как мы трактуем архетип: «...если организованное существо, хотя и целиком обновленное в своей субстанции и полностью трансформированное, все же ос-

тается тем же самым индивидуумом, то необходимо должно быть нечто, стоящее выше всех этих сочетаний, поочередно образующих его, выше всех тех обликов (*apparences*), под которыми он является нашим взорам. Действительно, все это внешние, мгновенные, акцидентальные проявления его индивидуальности, образы его проявления, не «тип» его» (Geoffroy St.-Hilaire, 1859, p.87-88; цит. по: Канаев, 1966, с. 12). Далее он поясняет, что такое тип (архетип. – Авт.): «Этот тип есть *модель* (курсив наш. – Авт.), присущая всякому живому существу, согласно которой оно разворачивается, по которой проявляется во время его существования активность, свойственная организованному существу. Тип этот оно стремится реализовать с первого мгновения своего существования, оно осуществляет его, если ничто преждевременно не прервет или не заставит уклониться течение жизненных явлений» (Там же, р. 88; цит по: Канаев, 1966, с. 12). Рассуждая о «типе» (архетипе. – Авт.) вида, он писал, что это «тот самый тип, по которому в свою очередь моделируется каждый индивид» (Там же, р. 91; цит по: Канаев, 1966, с. 13).

Таким образом, Жоффруа Сент-Илер значительно опередил свое время в морфологическом осознании архетипа и, вероятно, именно по этой причине не был понят современниками и даже своим ближайшим соратником Ж. Кювье. Если у читателя вдруг возникнет опасение в том, что авторы отстаивают так называемое «идеалистическое» понимание, то, пожалуйста, не спешите с выводами и дочитайте главу до конца. Дальше мы вновь вернемся к обсуждению этого важного аспекта «типологического видения» типа как нормального атрибута морфологического исследования.

7.5. ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОНЯТИЙ ИНТРА-, ЭКСТРА-, ОНТО- И ФИЛОКРЕОДОВ

С.В. Мейен (1988) использовал в своих мерономических построениях представление о «креоде» К.Х. Уоддингтона, рассматривая креод как проявление ограничений морфогенеза. Это, на наш взгляд, сближает мейеновскую мерономию и уоддингтоновскую эпигенетику. Поскольку Мейена в первую очередь интересовали мероны как множества состояний и архетип как инвариант для всех особей группы или таксона, то «креод» в его понимании неизбежно должен быть представлен как основной путь развития – главный креод и разветвляющиеся от него субкреоды, и только в этом случае могут появиться ядро и периферия мерона, а также частотная наполненность отдельных классов (состояний). Он ввел несколько дополнительных вариантов рассмотрения креода (Мейен, 1975).

Все варианты морфогенетического ограничения разнообразия и пределов внутрииндивидуальной реализации сериальных гомодинамных и гомотипных структур, например метамеров и антимеров, назвал «интракреодом». Мы полагаем также, что сериальные гомонимные структуры наряду с гомотипными и гомодинамными также могут характеризовать ограничения разнообразия, описывающие свойства интракреода.

В нашем случае «интракреод» можно оценить как допустимый размах проявления разных фенотипов одних и тех же неметрических признаков на разных сторонах тела (например, черепа позвоночного животного или листа растения) при флуктуирующей асимметрии. Очевидно, что у растений это могут быть допустимые пределы эндогенной метамерной и антимерной изменчивости (Кренке, 1933–1935; Мамаев, 1973; Корона, Васильев, 2000, 2007). А.Г. Васильев (2005) на примере эпигенетической изменчивости структуры рисунка надкрылий жука – усача изменчивого продемонстрировал давление интракреода, которое приводит к тому, что различия в структуре рисунка на левом и правом надкрыльях во всех композициях не превышают двух элементов. Образуется некоторый «коридор» значений по числу элементов на надкрыльях разных сторон тела – от малого их числа до большого, причем ширина коридора соответствует не более чем двум структурным элементам. Такое же явление было обнаружено при изучении изменчивости числа шовных выростов предчелюстной кости в лобную у рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*C. rutilus*) лесных полевок, где разница в числе элементов, параллельно проявляющихся у конкретных особей слева и справа, также была ограничена 2–3 при общем размахе значений на каждой из сторон от 3 до 8. По совету авторов книги В.А. Костенко (1997) в своей диссертации провел такой же анализ данных по изменчивости морфотипов зубов у ряда видов грызунов (*Microtus sachalinensis*, *M. oeconomus*, *M. hyperboreus*, *M. fortis*, *M. maximowiczii*) и тоже получил нечто наподобие узкого «коридора» значений для антимерных морфотипов зубов МЗ, а также m1 по числу входящих и выступающих углов. Мы можем привести еще десятки примеров существования подобных корреляционных «коридоров» для позвоночных и беспозвоночных животных, а также листьев некоторых покрытосеменных растений. Все это указывает на то, что «интракреод» вполне операционален и может быть использован в фенетических и меронических исследованиях.

Для характеристики ограниченности полиморфизма между гомологичными частями (меронами) разных особей С.В. Мейен ввел понятие «экстракреод». Очевидно, что одни и те же фены для одних и тех же неметрических признаков у представителей разных популяций

внутри вида строго гомологичны. Экстракреод – очень важное понятие, так как в нашем случае оно характеризует проявления эпигенетической изменчивости в популяции (Васильев, 1988, 2005) и ее ограниченность, обусловленную эпигенетическими порогами. Введенная А.Г. Васильевым модель эпигенетического ландшафта популяции фактически соответствует представлению об экстракреоде, но последний термин более глубок и абстрактен и может быть широко использован в межгрупповых сравнениях. В разных популяциях вида экстракреоды могут существенно различаться. Примечательно, что экстракреод не суммативен, т.е. не складывается как суммативное разнообразие из независимых проявлений разных фенотипов у разных особей, а инвариантен, т.е. характеризует общие для всех особей популяции типичные эпигенетические ограничения их структурогенеза. Каждая особь в данной популяции способна реализовать практически почти весь спектр состояний признаков – фенотипов, но с определенными заданными для популяции вероятностями: некоторые фенотипы имеют такую низкую вероятность, что их проявление в фенотипе может быть проблематичным (запрещенным). В дальнейшем мы вновь вернемся к обсуждению экстракреодов и их практическому обнаружению в популяции.

Необходимо обсудить еще одно важное обстоятельство. Поскольку большинство неметрических признаков билатеральны, то их фенотипы, проявляющиеся на разных сторонах тела как антимерные, т.е. гомотипичные структуры, определяют элементы разнообразия индивидуальных «интракреодов». Поэтому «интракреод» любой особи характеризуется лишь двумя индивидуальными гомотипичными антимерными (односторонними) композициями фенотипов или гомотипичными антимерными вариантами строения в серии гомодинамных частей – метамеров. Однако, как уже говорилось, есть основания полагать, что и гомонимные структуры также могут быть причислены к элементам упорядоченного морфогенетического разнообразия внутри особи – интракреода, но эти случаи пока не были нами предметно изучены.

Выше уже отмечалось, что *интракреод* должен интерпретироваться в основном как проявление эпигенетических ограничений, так как геном особи и условия ее развития для обеих сторон практически совпадают. Когда мы вслед за Б.Л. Астауровым (1974) в качестве единичного объекта наблюдения в случае билатеральных признаков выбираем не особь, а сторону особи, то всегда рассматриваем две относительно независимые реализации эпигенетической программы на разных сторонах тела. Внутрииндивидуальная изменчивость на уровне популяции (группы) обобщается как экстракреод, сформированный на основе интракреодов особей. Поэтому групповая (популяционная) внутрииндивидуальная изменчивость позволяет выявить инвариант-

ные для всех особей популяции, альтернативные пути развития и наполнить их частотными характеристиками. Подсчитывая частоты фенотипов и/или ординируя и классифицируя их индивидуальные композиции многомерными статистическими методами в конкретной выборке из данной популяции, мы тем самым косвенно характеризуем особенности ее эпигенетического ландшафта, т.е. частоты выявляют специфику расположения эпигенетических порогов при развитии пороговых неметрических признаков и их дискретных устойчивых состояний – фенотипов в данной популяции. Разнообразие разброса ординат при многомерном анализе индивидуальных фенетических композиций определяет морфопространство возможных (допустимых и реализующихся в данной популяции) альтернативных путей или траекторий развития (субкреодов), или эпигенетический ландшафт.

В качестве примера расхождения эпигенетических ландшафтов при такой многомерной ординации рассмотрим результаты дискриминантного анализа главных компонент индивидуальных фенетических композиций трех разных линий мышей (С57BL/6J, СВА/Лас и РТ) при сравнении выборок трехмесячных (взрослых) самцов. На приведенном в главе 6 рис. 6.5 видно, что полигоны изменчивости ординат антиметрических, т.е. односторонних, индивидуальных композиций 15 гомологичных фенотипов неметрических признаков черепа и нижней челюсти у разных линий мышей в плоскости дискриминантных канонических функций практически не перекрываются. Другими словами, эпигенетическая изменчивость каждой линии ограничена своим мероническим пространством. Это позволяет осуществить многомерную «визуализацию» эпигенетических ландшафтов сравниваемых групп даже по 15 фенотипам неметрических признаков.

Установлено, что уровень расхождения эпигенетических ландшафтов сравниваемых линий мышей весьма высок. Зная, что алгоритм дискриминантного анализа нацелен на поиск сочетаний признаков, которые мало варьируют внутри группы, но различаются в разных группах, можно заключить, что наиболее устойчивые черты – инвариантные для каждой линии закономерности проявления архетипа – оказываются нетождественными у разных линий. Отсюда также следует, что за 100 лет изолированного разведения и содержания линий в неволе произошла существенная перестройка их эпигенетических систем, которая привела к фенотипической дивергенции линий. Причем хорошо известны существенные молекулярно-генетические различия, проявляющиеся между заведомо разными линиями мышей, которые многократно подтверждены в иммунных тестах по приживлению трансплантатов кожи и иными методами и не требуют специальных доказательств.

Сравнение разных популяций по частотам встречаемости фенотипов и разнообразию индивидуальных фенетических композиций позволяет оценить степень различий их эпигенетических ландшафтов по проявлениям эпигенетической изменчивости. Мера различий характеризует степень эпигенетической дифференциации популяций и дивергенции таксонов разного ранга. При сравнении частот встречаемости в качестве меры различий мы используем оценку фенетических *MMD*-дистанций, а при многомерной дискриминации – обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2). Поскольку единицами наблюдения являются сторона особи и антимерная индивидуальная фенетическая композиция, то разрешающая способность таких сравнений возрастает по сравнению с использованием «целых особей», причем они уже характеризуют не индивидуальную изменчивость, а генерализованные для популяции (или таксона) эпигенетические различия интракреода, который при этом становится фактически экстракреодом. Этого нельзя достичь при проведении сравнений на «уровне особей».

С.В. Мейен предложил ввести также понятия «онтокреод» и «филокреод», чтобы подчеркнуть ограниченность формообразования в индивидуальном и историческом процессах развития. При этом уоддингтоновский термин «креод» содержательно полностью совпадает с мейеновским термином «онтокреод». Мейен разъяснил, что различия между онто- и филокреодом заключаются не в том, что онтокреод идет по реальному креоду, а филокреод не идет, а в том, что онтокреоды более тесно связаны с явлением «эквивинальности» развития (термин Г. Дриша). Напомним, что эквивинальность по Г. Дришу (1915) – это регулирование процесса развития, приводящее формообразование к одному и тому же финалу – конечному состоянию. Собственно, сам термин креод был введен Уоддингтоном для того, чтобы конкретизировать явление эквивинальности (Мейен, 1975), подчеркнуть направленность и зарегулированность онтогенеза. Поэтому рассмотрение креода как наличия ветвящихся главного и второстепенных субкреодов не противоречит представлениям о зарегулированности развития и формообразования и явлению эквивинальности. Однако проблема эквивинальности до сих пор не решена, крайне актуальна и важна для понимания морфогенетического процесса (Шишкин, 2006).

Филокреод, как нам представляется, отражает преемственность в чреде поколений исторически возникших ограничений развития, обусловленных эпигенетической системой. Эрнст Майр (1968) еще в середине 60-х годов XX в., т.е. задолго до появления термина «филокреод», высказал во многом сходную мысль: «Так называемая ортогенетическая направленность обусловлена тем, что эволюционные изменения фенотипа, возникающие под действием естественного отбора, ограни-

чены возможной полнотой ответа эпигенотипа» (с. 486). Необходимо подчеркнуть, что филокреод обладает свойствами экстракреода: представлен длящимся во времени, т.е. передающимся из поколения в поколение эпигенетическим ландшафтом, на основе которого каждая особь в пределах данной фратрии потенциально может реализовать определенный спектр альтернативных путей развития: креодов и субкреодов. Фактически *филокреод* и *есть экстракреод, длящийся во времени и обеспечивающий проявление транзитивного полиморфизма* (Васильев, 2005). Существование филокреода доказывают феноменология и широкая распространенность параллельных рядов гомологических структур у близких таксонов в соответствии с законом Н.И. Вавилова, а также проявление правила Н.П. Кренке, известного как закон родственных отклонений, когда редкие и/или считающиеся тератами варианты строения у одного таксона могут быть нормой у другого родственного или даже удаленного таксона.

Так, у желтого суслика *Spermophilus fulvus* фен «замкнутая вырезка надглазничного отростка» имеет среднюю частоту встречаемости (30–50%) и подвержен флуктуирующей асимметрии (Большаков и др., 1985), но у горного суслика (*S. musicus*) – это фиксированный видовой признак и всегда проявляется симметрично на обеих сторонах черепа. Данный пример иллюстрирует отчетливое проявление правила Кренке в строении надглазничного отростка сусликов, и можно привести достаточно много примеров, иллюстрирующих правило «родственных отклонений» Н.П. Кренке (1933–1935) для фенонеметрических признаков скелета млекопитающих.

Поскольку каждая особь содержит общую, инвариантную для популяции эпигенетическую информационную систему, то в таком смысле принципиальных различий между интракреодом и экстракреодом не существует. Если бы одна и та же особь могла прожить множество жизней в разных условиях, то она реализовала бы значительный спектр изменчивости (субкреодов), характерный для всей популяции, от которой она берет свое начало. Ее интракреод при максимальном проявлении всех потенциальных возможностей развития приблизился бы к экстракреоду – реализации фиксированного разнообразия общих для всех особей популяции субкреодов. Другими словами, экстракреод выражается в генерализации разнообразия интракреодов, представляя их инвариантные черты (Васильев, 2005).

Приведем один из известных примеров сближения интра- и экстракреодов, указывающий на высокую индивидуальную информационную «емкость» эпигенома. Эксперименты, проведенные в виварии ИЭРиЖ УФАН СССР (ныне УрО РАН), по разведению в лабораторных условиях полевков-экономок, привезенных с юга и севера

Урала, показали, что в колониях, полученных от малого числа пар, вопреки «принципу основателя» Э. Майра (1968), многие признаки (в частности, окраска шкурок, оцененная методом колориметрирования) полностью воспроизвели весь диапазон изменчивости, характерный для исходных аборигенных популяций (Шварц и др., 1966). В других вариантах сравнения размаха изменчивости разных признаков особей аборигенных природных популяций и полученных от них либораторных колоний в большинстве случаев сохраняются отчетливые черты исходных природных форм (Покровский, Большаков, 1979; Васильев и др., 2000).

Поэтому можно предположить, что и филокреод таксона, обладая свойствами экстракреода, будет сохранять характерные черты эпигенетического ландшафта интракреода особи. Соответственно *интракреод, или внутрииндивидуальная изменчивость, оцененная на популяционном (групповом уровне), всегда будет определять основной (инвариантный) спектр всех характерных потенциальных траекторий развития (эпигенетический ландшафт) таксона, или его архетип.*

Итак, по определению А.Г. Васильева (2005, 2009), с одной стороны, мерон – это закон (интенционал), порождающий все многообразие (множество) его индивидуальных реализаций, а с другой, мерон, собственно, и есть данное реализованное множество (экстенционал). В основе существования мерона и как закона развития, и как потенциально реализованного на его основе множества индивидуальных вариантов структуры, формы и размеров лежит эпигенетическая система (эпигеном), которая исторически сбалансирована таким образом, что параметризует (Белоусов, 1987, 1990) все возможные витальные и субвитальные морфогенетические траектории (Уоддингтон, 1964, 1970). Исторически у каждого таксона вырабатывается спектр таких траекторий развития, осуществление которых в морфогенезе принципиально возможно (допустимо). Другими словами, может быть практически реализовано в виде той или иной «диссипативной структуры», которую принято называть «фенотипом». Все, что может быть осуществлено в процессе морфогенеза особей данной популяции, потенциально содержится в возможностях ее эпигенетической системы – популяционного эпигенома. Однако это рекурсивные программы, т.е. фактически ситуационные. Если возникнет данная констелляция условий, то сработает определенный порог развития, и оно пойдет по определенной траектории, а если нет, то сработает другая подпрограмма, которая в свою очередь при некоторых случайно возникших обстоятельствах во внутренней или внешней совокупности условий развития может и не осуществиться. Это не строго линейная и последовательная программа-таймер, а саморегулирующаяся программа с широким «люфт-

том» выбора продолжения, причем способная к адаптивному эпигенетическому «самоперепрограммированию», хотя и в узких пределах.

Различные морфогенетические траектории могут осуществляться либо в нормальных, либо только в экстремальных условиях развития. Эти траектории часто дискретны и приводят к дискретным морфогенетическим структурным реализациям (Hall, 2003), т.е. неким морфогенетическим единицам – модулям, морфам, фенам. Явления модульности, а также дискретности морфогенетических траекторий указывают на то, что далеко не все пути (траектории) развития могут осуществиться, поскольку иначе был бы непрерывный ряд реализаций. Множество теоретически и комбинативно возможных состояний на практике не могут осуществиться, образуя разрывы (дискретности) в потенциальном морфогенетическом пространстве. Дискретности, являясь устойчивыми состояниями живых «диссипативных структур», обусловлены соответствующими бифуркациями (Белоусов, 1990, 1993б). Множество таких дискретных устойчивых состояний фенотипов и есть отражение имманентных свойств нелинейных самоорганизующихся живых систем в виде соответствующих каскадов потенциальных бифуркаций. Те из них, которые допустимы (потенциально реализуемы, т.е. устойчиво параметризуемые эпигенетической системой), защищены эпигенетическими пороговыми ограничениями, прошли многократную историческую апробацию, формируются как норма или проявляются как частые «абберации». Другие, иногда это субвитальные пути развития, приводят к резко уклонившимся от нормы, но еще способным реализоваться композициям фенотипа, которые обычно называют уродствами (тератами). Последние редки и проявляются чаще только в экстремальных условиях, которые делают более частой возможность преодоления регуляторных пороговых эпигенетических ограничений нормального развития при усилении уровня хаотических флуктуаций. Поэтому те пути развития, которые исторически сохранены и приводят к определенным органам и специфическим структурам (модулям, фенам), формируют далеко не случайное «прокрустово ложе» морфогенеза, т.е. осуществляются регулярно.

Регулярность можно рассматривать как закономерность (аспект номотетики), в связи с чем регулярное проявление даже редких, но определенных субвитальных уродств с устойчивой, но крайне низкой частотой встречаемости можно назвать закономерным. Многолетний опыт изучения таких дискретных структурных вариаций – фенотипов – позволяет утверждать, что в выборках из естественных природных популяций, когда тотальный сбор материала ограничен во времени, приурочен к одному сезону, проводится локально и ежегодно, частоты встречаемости фенотипов разных неметрических признаков оказываются в

высшей степени устойчивыми (Васильев и др., 2000). С одной стороны, потенциальные пути развития реализуются с заданной для конкретной однородной совокупности особей частотой, но с разной для различных признаков. С другой стороны, очевидно, что с «заданной» вероятностью реализуется тот или иной фен, поэтому «законом» служат именно эпигенетические пороговые ограничения морфогенеза, а стохастика развития (реализационная изменчивость – флуктуирующая асимметрия) приводит к их случайным преодолениям.

Поэтому, опираясь на закономерности групповой внутрииндивидуальной изменчивости, можно прогнозировать не только спектр эпигенетической изменчивости популяции, но и давать прогноз потенциальных путей дальнейшей эволюционной перестройки эпигенетической системы таксонов видового и надвидового ранга. Другими словами, по имеющимся ограничениям групповой внутрииндивидуальной изменчивости (интракреоду) можно оценить разнообразие и специфические черты эпигенетической изменчивости популяции (экстракреода), а также ретроспективно выявить родственные отношения между близкими таксонами по спектру и частотной представленности гомологичных структурных элементов – фенов (филокреоду). Безусловно, это сложная задача, но вполне осуществимая на практике, поскольку потребует от исследователя проведения параллельного фенетического анализа большого числа таксонов путем повторных итеративных классификаций выборок до момента обнаружения максимально большого числа гомологичных фенов. Трудность при этом состоит в том, что при добавлении нового таксона требуется каждый раз вновь проводить для него поиск всех ранее уже известных и новых специфичных фенов, а затем осуществлять процедуру их гомологизации.

Таким образом, теоретически можно получить общую естественную картину эпигенетической дивергенции родственных таксонов и выявить их филокреоды, опираясь на многомерный анализ гомологичных фенов неметрических признаков. Следующий шаг – построение моделей естественной филогении, основанной на степени и направлении эпигенетической дивергенции таксонов.

ГЛАВА 8. ВИЗУАЛИЗАЦИЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА И АРХЕТИПА ТАКСОНА

«Отбрось предрешение – и ты спасен. Но кто может помешать тебе его отбросить?»

Марк Аврелий

8.1. АРХЕТИПЫ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ

Поскольку имеются достаточные основания полагать, что в онтогенезе организма действительно формируются естественные и в значительной степени автономные морфогенетические модули (Raff, 1996; Гилберт и др., 1997; Hall, 2003), а в соответствии с представлениями В.Н. Беклемишева части организма обладают высокой долей индивидуальности, то мерон может быть приравнен к такому модулю (Шаталкин, 2002) и не будет рассматриваться как совершенно произвольно выбранная часть организма. При этом, однако, теряется известная абстрактность мерона и происходит его превращение в автономную операциональную структуру, которая является уже частью в строгом смысле слова. Так как мерон совмещается со структурой и становится неким целым, то формально к нему самому уже может быть отнесено понятие архетип. По Г.Ю. Любарскому (1996а), существует иерархия меронов, при которой мерон, стоящий на более высокой ступени, может выполнять роль архетипа по отношению к меронам, стоящим на более низкой ступени. Выше мы уже отмечали и поясняли синонимичность понятий «композиционный мерон» и «частный архетип». Поэтому закономерную компоненту формирования мерона мы предлагаем рассматривать как архетипическую компоненту, или «архетип» мерона (*операциональный архетип*). В то же время можно говорить и об общем, или *генеральном*, архетипе, который характеризует весь фенотип и складывается из архетипических компонент меронов-модулей. Архетипическая компонента мерона и их совокупность – собственно архетип всего организма, по нашему мнению, возникает и поддерживается эпигенетической системой – эпигенетическим ландшафтом.

С нашей точки зрения (Васильев, 2005), имеет смысл разделять архетипы популяции, вида и надвидового таксона. *Архетип популяции – это все потенциальное многообразие всех инвариантных структур фенотипа, способных проявиться у каждой особи в данной единой по происхождению группе на основе общего эпигенетического ландшафта популяции.*

Полную информацию об архетипе содержит эпигенетическая система популяции (экстракреод), которая с той или иной степенью полноты представлена в эпигеномах образующих ее особей. Однако информационное тождество эпигенетической системы популяции ее архетипу – потенциальному разнообразию фенотипов, не является абсолютным. Благодаря комбинативной изменчивости при скрещиваниях происходит новое интегрирование эпигенома, порождающее его молекулярно-генетическую уникальность. Иногда спонтанные процессы функционирующего эпигенома могут приводить при одном и том же исходном генотипе к перестройке эпигенетической системы и эпигенетическому наследованию иного фенотипа, который в норме соответствовал другому генотипу. Например, при экстремальном воздействии тяжелого теплового шока на ранних и поздних стадиях развития дрозофил проявляется «мутация» *radius incompletus* (Васильева и др., 1987 а, б, 1995 а, б). В таких случаях происходит перестройка генома за счет эпигенетических процессов, приводящих к перемещению мобильно диспергированных элементов генома (транспозонов, ретропозонов и других ТЭ), сопровождающаяся направленным изменением фенотипа.

Л.А. Васильевой с соавторами было установлено, что эти «благоприобретенные» фенотипические черты жилкования крыла дрозофил могут наследоваться до тех пор, пока при повторном воздействии в иной чувствительный момент не произойдет обратный процесс, в результате которого у части особей появятся прежние черты фенотипа, и расстановка мобильных элементов генома изменится на исходную молекулярную структуру. Тем не менее поскольку эпигенетическая система в значительной степени устойчива к изменениям внешней и внутренней среды, эти мелкие индивидуальные особенности обычно будут регулироваться и не проявляться в фенотипе. Однако при резком изменении условий внешней и/или внутренней среды возможна ситуация, при которой эпигенетическая регуляция окажется ослабленной, и те или иные aberrантные траектории развития (субкреоды) проявятся в фенотипах.

Феном (фенотип) каждой отдельной особи представляет собой своеобразное «окно», в котором проявляется та или иная часть *популяционного архетипа* (экстракреода). В связи с тем, что каждая особь в популяции обладает единым эпигенетическим ландшафтом, т.е. способна реализовать любой из характерных для популяции путей развития, экстракреод, или эпигенетический ландшафт популяции, информационно почти изоморфен популяционному архетипу, а сам популяционный архетип инвариантен по отношению ко всем особям данной популяции. *Видовой архетип* – это тот инвариантный спектр траекторий развития, который содержит эпигенетический ландшафт вида. У

каждой особи вида есть общие, инвариантные для всех представителей этого таксона свойства и черты строения фенотипа на всех этапах ее морфогенеза и в любых трансформациях, по которым почти всегда можно провести их безошибочную видовую диагностику. В данном случае, видимо, можно говорить об общевидовой программе развития.

Вновь вспомним слова великого Жоффруа Сент-Илера, который осознал свойства архетипа вида задолго до того, как были написаны эти строки. Говоря о типе (архетипе. – Авт.) вида, он пишет: «Тип вида никогда не показывается нашим глазам: он является только нашему духу (его можно мысленно воссоздать по проявлениям отдельных состояний. – Авт.). Действительно, тип это не какое-то единство, материально реализованное в каких-то индивидуумах, хотя эти индивидуумы и могут быть для нас его представителями. Это модель, по которой все они образованы и к которой они приближаются, одни больше, другие меньше: это их «абстрактный и общий образ» (Geoffroy St.-Hilaire, 1859, p. 303; цит. по: Канаев, 1966, с. 13). Последние слова в приведенной выше цитате принадлежат Гёте, как установил И.И. Канаев (1966), т.е. Жоффруа цитировал Гёте. Таковы, по-видимому, истоки представлений об архетипе, мероне, а теперь и о параметризующем их популяционном эпигенетическом ландшафте.

Инвариантные свойства архетипа вида проявляются в любой популяции, но, чтобы их выявить и дифференцировать, требуется сравнить эпигенетическую изменчивость у разных популяций, в том числе у внутривидовых форм ранга подвидов. При этом необходим как качественный, так и количественный анализ проявления гомологичных состояний морфоструктур (например, фенов).

Поиск инвариантных для вида черт архетипа по индивидуальным композициям может быть осуществлен с помощью корреляционного анализа или метода главных компонент. В то же время при выявлении этого инвариантного паттерна фенов следует сравнивать выборки разных видов, применяя, например, дискриминантный анализ. Тем же путем можно уточнить надвидовой архетип как инвариантный паттерн гомологичных фенов, например для представителей подрода, но дискриминантный анализ в этом случае следует проводить уже между представителями разных родов или триб и т.д. В тех случаях, когда анализируются экстракреоды подвидов, вида и надвидового таксона, речь идет уже об экстракреодах, в которых отображены филокреоды (см. главу 7).

Теоретически в отдельно взятой популяции одного конкретного вида паттерны фенов и их композиций, характеризующие архетипы групп особей разного таксономического уровня, должны по величине изменчивости соотноситься следующим образом. Доля представленно-

сти архетипической изменчивости популяции должна в ней доминировать. Доля архетипической изменчивости, обусловленной таксоном надвидового ранга, будет при этом самой небольшой, а доля видового архетипа – промежуточной по величине. Другими словами, черты популяционного архетипа на уровне популяции должны доминировать над проявлением инвариантных архетипических характеристик вида и надвидовых таксонов.

Однако если сравнивать популяции и таксоны разного уровня иерархии, например, с помощью дискриминантного анализа, то легко можно будет убедиться в том, что вдоль первых дискриминантных осей проявятся межгрупповые различия наиболее дивергировавших друг от друга таксонов самых высоких рангов таксономической иерархии, а вдоль последних значимых дискриминантных осей – внутривидовые и межпопуляционные. Напомним, что дискриминантный анализ максимизирует отношение межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, т.е. осуществляет «поиск» самых устойчивых и наименее варьирующих внутри групп признаков и их сочетаний, но наиболее эффективно различающих эти группы. Значит, в первую очередь отбираются свойства, обладающие наибольшим таксономическим весом и имеющие черты почти инвариантных композиций, облегчающих диагностику форм на индивидуальном уровне. Поэтому если в первом случае, например при использовании метода главных компонент, разнообразие архетипа данной популяции будет обеспечивать наибольшую дисперсию и окажется наибольшим, то для архетипа надвидового таксона, который наиболее устойчив, а следовательно, и менее разнообразен, дисперсия окажется наименьшей.

Таким образом, разнообразие архетипической компоненты разного уровня таксономической иерархии – от подвидов до таксонов надвидового ранга – в конкретных популяциях будет уменьшаться в направлении таксонов самого высокого уровня, но одновременно будет возрастать устойчивость архетипической компоненты высших таксонов. Наиболее сложной при этом станет процедура правильной гомологизации фенотипов сильно дивергировавших таксонов, представляющих разные семейства и подотряды. Поскольку любой таксономист работает с выборками из конкретных популяций, эти очевидные особенности проявления иерархически разных архетипических черт в популяции априори следует обязательно осознавать и учитывать.

С.В. Мейен предложил образную модель-аналогию соотношения таксонов и признакового пространства в виде панели и вспыхивающих на ней лампочек. Он так описывает эту модель (Мейен, 1988б, с.164-165): «Можно представить признаковое пространство как многомерную панель, несущую лампочки-признаки, зажигающиеся при прояв-

лении признака у индивидов данного таксона. Дискретные таксоны ... будут представлены пятном постоянно горящих лампочек, а тераты (уродства) – лампочками, редко вспыхивающими вдали от основного пятна. Таксоны, детально изученные на огромных выборках, ... обнаруживают изменчивость чуть ли не по всем признакам. Соответственно такие таксоны будут представлены более крупным пятном горящих лампочек... Переход от таксона к таксону (с учетом рефренов и правила Кренке) будет происходить за счет вспыхивания новых лампочек и за счет перераспределения частот вспыхиваний (или яркости свечения) в одном и том же множестве лампочек». Развивая эту модель, дальше он пишет: «Таксономическая эволюция организмов будет выглядеть как перемещение пятен и как разрастание самой панели» (Там же, с. 165), а «...Задачу свертки разнообразия в этой модели можно представить ... как умение описать и саму панель и разнообразие световых пятен таксонов на ней наиболее экономным способом. Пока мы не умеем делать ни того, ни другого...» (Там же, с. 166).

В другой работе С.В. Мейен подчеркивал, что «...в структурном аспекте таксоны – это сгущения в многомерной решетке комбинирующихся признаков» (Meуen, 1973 цит. по: С.В. Мейен: палеоботаник..., 2007, с. 200). Можно полагать, что использование многомерных методов ординации индивидуальных фенетических композиций, включая метод главных компонент и дискриминантный анализ, помогут преодолеть технические трудности мерономии, которые существовали в «докомпьютерную эпоху» в 1987 г. и были описаны в приведенных выше цитатах. В качестве примера такой многомерной ординации, напоминающей проекцию n -мерной панели с горящими лампочками, расположенными в виде пятен, соответствующих разным таксонам, можно привести результаты дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных композиций гомологичных фенетических признаков черепа трех видов хомяков из разных родов подсемейства Cricetinae: *Cricetus cricetus*, *Cricetulus migratorius* и *Mesocricetus auratus*. И.А. Васильева провела гомологизацию фенетических признаков 107 признаков, представила данные по их встречаемости в виде цифр «1» и «0», а затем ординировала объекты методом главных компонент и по полученным значениям ординат выполнила дискриминантный анализ. Детали и обоснование этой методики анализа описаны нами на примере линейных мышей (глава 6), популяций малой лесной мыши (Васильева и др., 2003), а также будут подробно рассмотрены при сравнении видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. levis* с близким видом *M. ilaeus* (Васильева и др., 2005; Васильева, 2007) в следующей главе.

У трех видов хомяков обнаружено более 60 гомологичных фенетических признаков черепа (рис. 8.1). Результаты дискриминан-

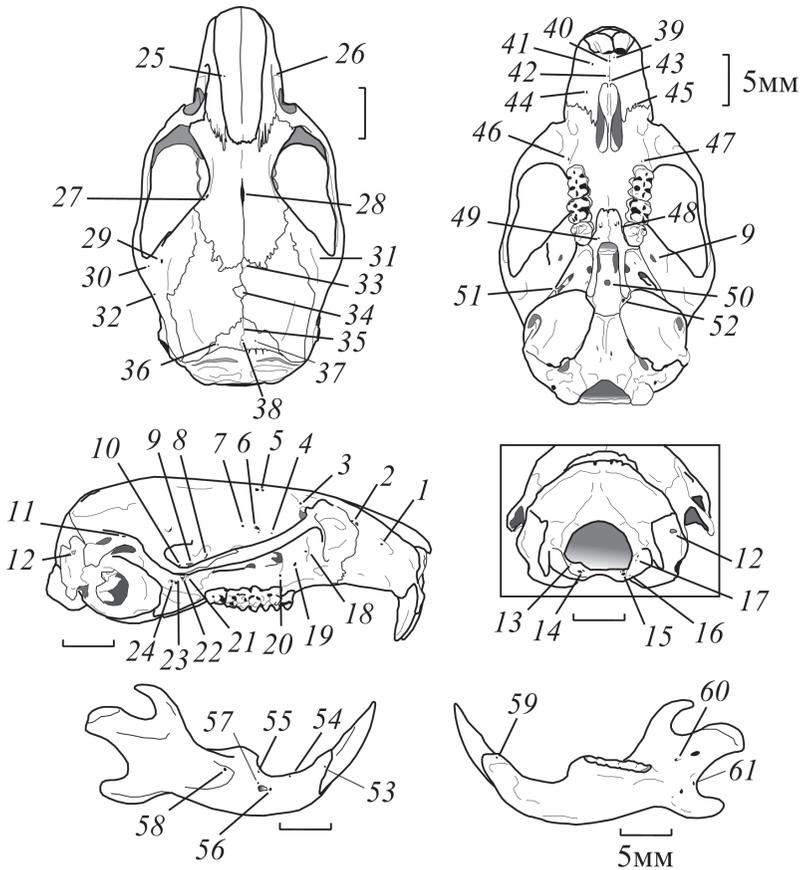


Рис. 8.1. Схема размещения фен (1–61) неметрических признаков на осевом черепе и нижней челюсти обыкновенного хомяка.

Фены: 1 – FPOan, 2 – FPOdu, 3 – FOran, 4 – FEtan, 5 – FFRdu, 6 – FEtdu, 7 – FEtacro, 8 – FAls, 9 – FAsdo, 10 – FOvacsu, 11 – MeTm, 12 – FeMs, 13 – FHgla, 14 – FHgdu, 15 – FHgtr, 16 – FCnif, 17 – FCnsudu, 18 – FMxzmla, 19 – FMxzmor, 20 – FMxzm, 21 – FRtacan, 22 – StAsla, 23 – StAs, 24 – FRtacf-II, 25 – FNs, 26 – FPO(-), 27 – FFR, 28 – FsFrjm*, 29 – FTmacan, 30 – FTmacif, 31 – FTm(-), 32 – FTmacpo, 33 – FgPame, 34 – OcPa*, 35 – OsIpbi*, 36 – FIpla, 37 – FIp, 38 – FIpme*, 39 – FPMvean, 40 – FPMme*, 41 – FPMlaan, 42 – FPMvepo, 43 – FPMmeпо*, 44 – FPMla, 45 – FPMlapo, 46 – FMxla, 47 – FMx, 48 – FPldu, 49 – FPlmn, 50 – FeBs*, 51 – LmPtla(-), 52 – FBsla, 53 – FMtpricla, 54 – FMtdoan, 55 – FMtdo, 56 – FMtacan, 57 – FMtacsu, 58 – FMas, 59 – FMtpric, 60 – FMbacif, 61 – FMBacpo

тного анализа главных компонент индивидуальных фенетических композиций трех видов хомяков, представленные на рис. 8.2, показывают, что облака рассеивания векторов особей разных видов практически не перекрываются (эллипсоиды характеризуют 95% изменчивости выборок). Каждая точка представляет собой индивидуальный «фенетический портрет» в виде антимерной (односторонней) композиции фенов. Как неоднократно отмечалось ранее, неодинаковое проявление фенов на разных сторонах тела обусловлено сбоями и ошибками развития, т.е. эпигенетическими причинами, поскольку геном и условия развития для левой и правой сторон можно считать практически идентичными, поэтому облака рассеивания характеризуют диапазон эпигенетической изменчивости популяций сравниваемых таксонов.

В одной из своих работ А.П. Расницын (2002), характеризуя эпигенетическую теорию М.А. Шишкина, подчеркивал, что ему не известен способ визуализации «эпигенетического ландшафта», и эта задача требует специального решения. На рис. 8.2 приведен пример такой практической визуализации «эпигенетического ландшафта популяций»: каждая точка на графике представляет собой проекцию векторов, исходно вычисленных для каждой особи по главным компонентам 107 гомологичных фенов неметрических признаков. Видно, что многомерные паттерны проявления фенов у разных видов различны и устойчивы и действительно напоминают изолированные пятна точек в приведенной модели «вспыхивающих лампочек» Мейена.

В итоге дискриминантного анализа корректность диагностики особей сравниваемых видов во всех случаях составила 100%. Обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок в данном случае может рассматриваться в качестве интегральной меры эпигенетической дивергенции. По этому показателю сирийский хомяк *Mesocricetus auratus* эпигенетически удален от серого хомячка *Cricetulus migratorius* и обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* в большей степени, чем они друг от друга. Это согласуется с кладограммами, построенными по данным РСР-анализа для этих видов (Лебедев и др., 2003). Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о высокой эффективности мерономической диагностики особей трех видов хомяков на основе многомерного анализа фенетических паттернов сравниваемых форм (для практической диагностики видов это не требуется) и косвенной оценки уровня и направления их эпигенетической дивергенции.

Следует особо подчеркнуть, что в пределах одной особи архетип полностью реализоваться не может, поскольку он представляет собой все потенциальное разнообразие путей трансформации структуры множества меронов-модулей. В случае рассмотрения внутрииндивиду-

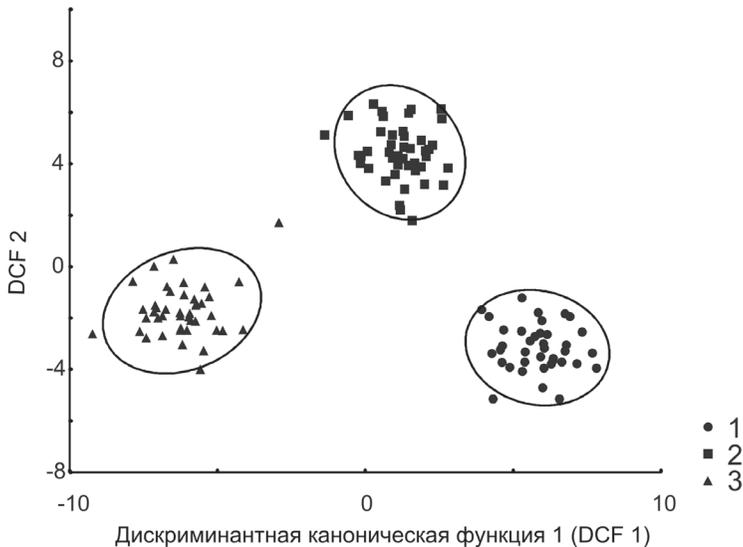


Рис. 8.2. Дискриминантный анализ главных компонент индивидуальных антимерных композиций гомологичных фенотипов у трех видов хомячков: *crctic* – обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*); *cmigr* – серый хомячок (*Cricetulus migratorius*); *mesocr* – сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*)

альных билатеральных структур это отчасти возможно, так как антимерные «конструкции» могут существенно различаться (асимметрично проявляться) и показывать в пределах одной особи разные архетипически возможные состояния структуры (трансформации структуры), что и позволяет выявить на практике интракреоды. Наиболее эффективно выявляются интракреоды при изучении метамеров растений, например листьев (Корона, Васильев, 2000).

Архетип может быть значительно разнообразнее, чем даже вся наблюдаемая в данный момент индивидуальная изменчивость в исторически единой группе особей (популяции) вида. В известном смысле архетип можно рассматривать как креод и все его субкреоды одновременно (однако одна особь или сторона особи реализует лишь один вариант – путь развития). Все варианты, заложенные эпигеномом таксона в архетипе мерона, нереально одновременно осуществить в одной особи. Это возможно лишь в случае метамерной изменчивости, когда одна и та же структура у одной и той же особи как модуль возникает многократно и в разных условиях развития. Идеальной моделью являются листья в кроне дерева. Здесь и условия различаются, и лист многократно повторяется как определенная структура, и эпигеном в зна-

чительной степени одинаков для всех повторов. Для животных более подходит сравнение антимеров билатеральных структур, гомотипных структур метамеров, гомономных структур, а также любых гомологичных структур однойцевых или клонированных близнецов.

8.2. СТРУКТУРА АРХЕТИПА И ЕГО РЕАЛИЗОВАННАЯ И ЛАТЕНТНАЯ ЧАСТИ

Если взять массовые выборки в контрастные по условиям обитания годы или подвергнуть группу развивающихся особей экспериментальным воздействиям внешних и внутренних факторов среды, то можно приблизиться к тому, что у разных особей в виде фрагментов будет обнаружена значительная часть структурных воплощений архетипа, но не вся. Вероятно, архетип действительно не может быть полностью визуализирован, поскольку лишь в будущих поколениях данной группы могут настолько измениться условия внешней среды и внутренняя среда организмов, что «спонтанно» проявятся свойства фенотипа (скрытые черты архетипа), которые ранее не проявлялись. Однако эти скрытые (молчаливые) свойства всегда присутствовали у представителей данной группы, и лишь в новой, необычной констелляции условий они смогли реализоваться. Фактически такие скрытые и потенциально возможные состояния определяются как потенциальный каскад бифуркаций при дальнейшем изменении соответствующего управляющего параметра, что и является основой возникновения новизны в онтогенезе и его эволюции (Белоусов, 1990). Существует представление о «преадаптации» (Воск, 1959; Георгиевский, 1974), которое в значительной мере соответствует предложенной А.Г. Васильевым (2005) модели скрытых черт архетипа. В этой связи можно говорить о «реализованной» и «латентной» частях архетипа (рис. 8.3).

Латентные свойства могут, например проявляться при закономерных сезонных перестройках функционирования эпигенома или резких изменениях среды, или фенологии. Наш коллега Г.В. Оленев обнаружил, что после сильнейшей засухи, наблюдавшейся в 1975 г. на Южном Урале, все сеголетки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) не созрели в год рождения, перезимовали в состоянии, близком к ювенильному, и только весной следующего года ускорили развитие и приступили к размножению (Оленев, 1989, 2002). В то же время в нормальные по климатическим условиям годы у этого вида часть особей не созревает в год рождения, а часть, напротив, ускоряет свое развитие, достигает половой зрелости и размножается, т.е. наблюдается механизм переключения морфогенеза. Такие различия в онтогенетических стратегиях проявляются даже у животных из одного помета и выраже-

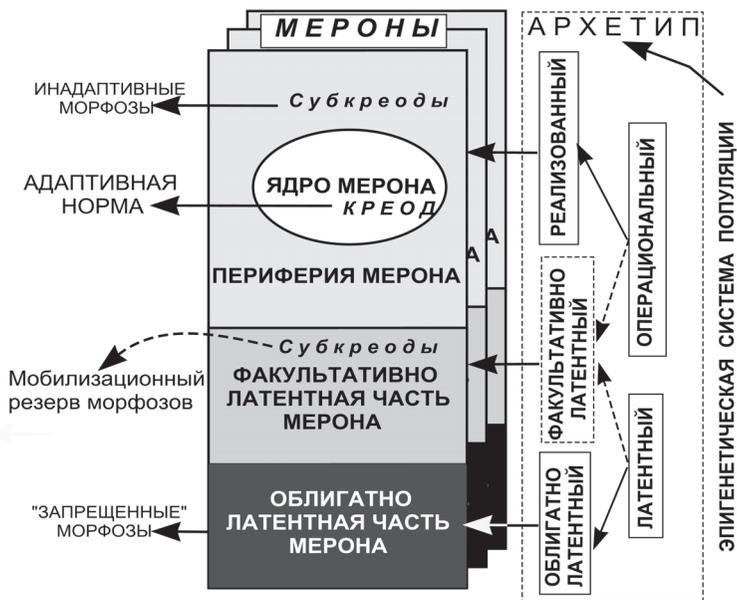


Рис. 8.3. Теоретическая структура архетипа и его соотношения с меронами и их адаптивными нормами, инадаптивными морфозами, мобилизационным резервом морфозов и запрещенными морфозами (пояснения см. в тексте)

ны в особенностях проявления ряда фенотических признаков черепа полевок (Васильев и др., 2000).

Операциональный архетип мерономически реализуется в нормальных условиях в виде «адаптивной нормы» (в понимании И.И. Шмальгаузена), которую контролируют главные креоды и осуществляют в областях ядра меронов. При невозможности регулирования «адаптивной нормы» могут возникать инадаптивные морфозы, отражающие реализацию субкреодов и соответственно формирующие периферию меронов. При дестабилизации «адаптивной нормы» наряду с периферическим набором типичных морфозов одновременно начинают проявляться обычно скрытые латентные морфозы – как типичные (в этих случаях субкреоды реализуют ядро нетипичного мерона, например касты многих видов перепончатокрылых), так и нетипичные инадаптивные морфозы (мутации в их традиционном понимании). Другими словами, в особях начинает реализовываться часть факультативно латентного архетипа.

Факультативно латентный архетип может существовать как в операционально реализуемой форме, так и в потенциально возможных

структурных трансформациях, которые представляют собой *мобилизационный резерв морфозов*, способных проявиться лишь при очень больших изменениях условий развития (см. рис. 8.3). Часть сезонных изменений фенотипов, или эпигенетических переключений развития, связанных с динамикой численности или эффектом группы (например, две формы или биотипа саранчи), а также резкие дискретные проявления биотопической изменчивости высвобождают скрытую в обычных (нормальных) условиях область архетипа.

Облигатно латентный архетип содержит нереализуемый спектр путей развития, которые С.В. Мейен называл «запретами». Эти запрещенные, т.е. неосуществимые, морфозы, если и реализуются частично, то всегда являются летальными. При дальнейших эволюционных перестройках эпигенетической системы таксона, а следовательно, ее эволюционной «деформации» могут измениться условия параметризации «запрещенных морфозов» или они сами, что позволит им перейти в ряд факультативно латентного или операционального (постоянно реализуемого аберрантного набора путей развития) проявления архетипа.

С позиций нелинейной неравновесной термодинамики и картины самоорганизующегося мира (Белоусов, 1987) такие запрещенные морфозы могут представлять собой непараметризуемые или крайне неустойчивые (метастабильные) области бифуркационной диаграммы. При эволюции системы и появлении возможности для параметрической регуляции каскада бифуркаций, расположенных в данной области диаграммы, реализация этих потенциально устойчивых состояний системы может стать осуществимой. Поэтому в случае дальнейшей эволюции таксона облигатно латентный архетип может быть потенциально активирован и использован при необходимости как операциональный. Эти представления, в частности, соответствуют модели занятия потенциальной адаптивной зоны таксона, предложенной А.В. Марковым (Марков, Наймарк, 1998; Марков, 1996). В то же время важно еще раз подчеркнуть, что в одной особи никогда не могут проявиться все черты *реализованного архетипа*, поскольку полностью он реализуется лишь на уровне группы (популяции), а не отдельной особи.

Сравнивая проявления внутрииндивидуальной антимерной (метамерной или антимерно-метамерной) изменчивости на групповом уровне (в популяции), можно приблизиться к умозрительному «видению» значительной части архетипа, т.е. его возможных (допустимых при развитии) структурных реализаций. То, что выглядит трансформацией структуры, на самом деле является структурой самого архетипа, невидимого в пределах любой отдельно взятой особи, но проступающего в группе особей и их внутрииндивидуальных (антимерных, метамерных и антимерно-метамерных) композициях. Одна и та же особь не может иметь в

фенотипе, т.е. объединить и реализовать, все множество состояний данного мерона и всех меронов организма. Как уже отмечалось, архетип невозможно осуществить в одной и той же особи, так же как нельзя одновременно и иметь, и не иметь данный элемент структуры, а также все его промежуточные состояния. Поэтому неслучайно, что архетип может рассматриваться как «идеальное» понятие, характеризующее идеальные свойства (воображаемые черты), но одновременно он должен рассматриваться и как потенциальное материальное воплощение состояний структуры, видимых во множестве особей, как трансформации этой структуры от простой к сложной (или сложным, если есть полиморфизм – несколько дискретных путей трансформации).

Поясним, что в нашем понимании архетип каждой особи данной популяции (таксона) инвариантен, что обусловлено общей для них эпигенетической системой – эпигенетическим ландшафтом, поэтому у каждой особи можно ожидать потенциального проявления любой из черт архетипа. Это создает некоторую сложность и непривычность восприятия архетипа в такой трактовке. Обычно архетип мыслится как инвариантная часть наиболее общей морфоструктуры, встречающаяся у каждой особи, а не общей инвариантной программы развития. Данная программа является не только реализованной (видимой в фенотипе особи), но и потенциальной (не проявившейся у данной особи, но «способной» проявиться в иных условиях). Поэтому то, что для нас представляется архетипом – инвариантной программой развития особей популяций, на практике можно представить как идеальную, одновременно наиболее сложную и наиболее простую морфоструктуру. Другими словами, в нашем понимании архетип – это некий общедоступный диапазон потенциально возможных состояний морфоструктуры (в пределе целого фенома), а не общий инвариантный ее фрагмент или радикал (по Н.И. Вавилову).

Можно представить архетип каждой особи как потенциальную рекурсивную программу морфогенеза в виде веера ветвящихся траекторий развития, инвариантную для всех представителей единой исторически сформировавшейся группы. Из схемы на рис. 8.4 следует, что эпигеном способен в процессе морфогенеза генерировать разные пути развития. Основной из них – креод задает пространство адаптивной нормы, формирующее нормальный фенотип. В случае существенного изменения условий морфогенеза особь может с разными заданными программой развития вероятностями реализовать инадаптивные проявления фенома. Часть траекторий развития в данной группе особей не может быть реализована в морфогенезе – они являются запрещенными. Любая особь единой по происхождению естественной группы способна пойти по любому из допустимых данной программой разви-

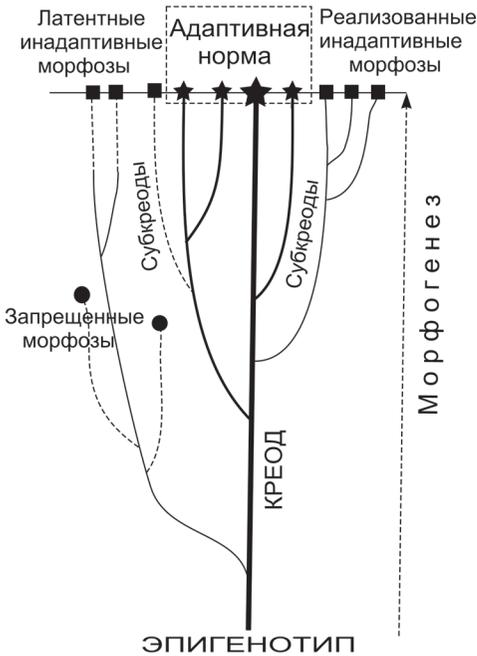


Рис. 8.4. Модель инвариантной для популяции (таксона) морфогенетической рекурсивной программы отдельной особи, которая рассматривается как прообраз архетипа (пояснения см. в тексте).

тия (архетипа развития) путей морфогенеза. Поэтому в такой трактовке архетип фенома одновременно и идеален (потенциально возможен) и материален (один из путей развития реализован у данной особи, а их все проявляются у группы особей).

Утрирование идеальных свойств архетипа привело типологов к тому, что гераклитовская линия на изменчивость «всего и вся» вошла в противоречие с платоновской «идеей» как проявлением дискретной устойчивости, целостности объектов, существованием «идеального типа». Этот элемент рассуждений о воображаемом «идеальном» типе всегда вызывал почти одинаковую реакцию у биологов, которые относили их к «идеалистическому» толкованию понятия «тип» (Любарский, 1996; Шаталкин, 2005).

Возможность «увидеть несуществующее в одном лице», т.е. архетип, была, по-видимому, впервые обнаружена Гёте, который не смог объяснить словами своему коллеге поэту Шиллеру то, что можно было бы объяснить лишь морфологически, т.е. показывая серии коллекционных объектов и поясняя, куда следует смотреть. Шиллер, естественно, его не понял, и Гёте был очень раздосадован, так как не смог доказать ему, что идея прарастения вытекает из опыта исследователя, а не является чистой идеей или полной фантазией (Канаев, 1970).

После серии таких «морфологических итераций» (например, просмотра серии гербарных образцов) неожиданно возникает образ трансформаций структуры, который мы не видим, рассматривая лишь отдельный образец, причем сам образец наполняется новым смыслом и проявляется элементом в общей системе. Это напоминает неожиданное «прозрение» и возможность увидеть скрытую картинку в так называемых 3D-изображениях со стереоэффектами: нужно долго вглядываться в изображения, то приближая, то удаляя их от себя, и вдруг в какой-то миг возникает возможность увидеть изображение и дальше уже удерживать его осознанно. Те, у кого не хватает терпения или по каким-либо причинам они не способны к восприятию стереоэффекта, никогда не увидят «скрытого» 3D-изображения на плоской картинке и будут обвинять других, более терпеливых и наблюдательных, в том, что никаких стереоэффектов в картинке нет, поскольку она плоская, и будут считать тех, кто видит там что-то невидимое и объемное, «идеалистами». Примерно так, на наш взгляд, обстоит дело и при морфологическом исследовании архетипа.

Интересно, что еще Этьен Жоффруа Сент-Илер, работая с массовыми музейными коллекциями и наблюдая множество гомологичных структур у разных таксонов, одним из первых пытался активно объяснить свои ощущения морфолога и привести их в качестве доказательств единства плана строения животных и метода поиска гомологичных структур. В конечном итоге, это выразилось в нашумевшем споре Жоффруа Сент-Илера с Кювье. В 1830 г. в одной из научных заметок он писал (Geoffroy St.-Hilaire, 1830; цит. по: Канаев, 1963): «В итоге аристотелевская доктрина содержит в сжатых пределах принцип философского сходства существ лишь настолько, насколько этот принцип обнаруживается телесными очами, теория же аналогов (на самом деле речь идет о гомологах. – Авт.) может беспредельно расширять поле сравниваемых объектов, простирая исследования за пределы зримых проявлений сходства и используя духовные очи для преследования и захвата того, что дается настойчивыми сравнениями». Лишь Гёте, по-видимому, хорошо понимал, как трудно объяснить неспециалисту морфологические закономерности (трансформации). В своей последней статье он тщательно рассмотрел и объяснил коллегам смысл этого спора, где все были правы: и Кювье, и Жоффруа, но не поняли друг друга и говорили о разных вещах. Однако коллеги и многие последующие поколения вряд ли обратили внимание на эту последнюю работу Гёте, которую он сам уже не успел увидеть опубликованной.

Следует заметить, что в результате длительных итеративных морфологических процедур исследования вдруг возникает особое ощущение, как будто с глаз упала пелена, и становится видна структурно-развитийная связь между морфологическими объектами, которой на первый взгляд нельзя было обнаружить. Объяснить словами это поразительное

тельное явление невероятно сложно – это нужно видеть «телесными очами» и осознать «духовными очами», как заметил Жоффруа Сент-Илер в приведенной выше цитате.

В этой связи приведем слова крупнейшего морфолога-ботаника прошлого века Вильгельма Тролля по поводу применения им морфологического типологического метода: «И так бывает всегда, когда применяется морфологический метод. Формы (Gestalten) просветляются, становятся как бы прозрачными» (Troll, 1948, S.126; цит. по: Канаев, 1966, с. 136). В. Тролля ввел понятие «гештальт» (Gestalt – облик, нем.), которое он определял как «нечто непосредственно данное, и это нечто, такое, как оно есть, не поддается каузальному понятию с помощью понятий» (Troll, Wolf, 1940, S.20; цит. по: Канаев, 1966, с. 137). По его мнению, «гештальт» не видим непосредственно, а видим лишь через проявления частных конкретных форм, причем он всегда больше, чем каждая из них при их проявлении, т.е. проявляется лишь в многообразии разных форм при их сопоставлении друг с другом. При этом в нем содержится и некоторый общий прообраз. В таком понимании «гештальт» Тролля изоморфен нашему видению «архетипа». Приведем еще одну цитату из работ Тролля, которую нам удалось найти в работе Г.Ю Любарского, традиционно отнесшего это толкование к идеализму. Тролля и Вольф писали, что «...Тип ... не видим так, как смотрятся предметы внешнего мира. Он как бы видим сквозь частные конкретные формы; он как бы мерещится в них и, однако, содержится в потенции больше, чем каждая реальная форма» (Troll, Wolf, 1940, S. 25; цит. по: Любарский, 1996а, с. 84). Возможно, что также думал и представлял себе «идеальный» тип и Нэф (Naef, 1931, цит. по: Любарский, 1996б), хотя в последнем случае об этом говорить так же уверенно нельзя: «...Тип – это та воображаемая природная форма внутри систематической категории, в связи с которой можно мыслить все известные формы этой категории связанными простейшим, соответствующим ее природе метаморфозом» (Naef, 1931, р. 96; цит. по: Любарский, 1996б, с. 84).

Следует сказать, что во время работы с коллекциями и длительном изучении определенных структур и их изменений у исследователя-морфолога постепенно возникает образ, напоминающий слайд-фильм, или, скорее, в памяти «накатывается» мультфильм, который фактически и отражает все возможные (допустимые) состояния структуры и, следовательно, пути ее трансформации, т.е. архетип данного таксона или группы таксонов. Поэтому единственный способ доказать и пояснить что-то коллеге-морфологу и таксономисту в одном лице – это демонстрация реальных частных образцов в виде соответствующей коллекционной серии, что затрудняет спор между разными специалистами о сущности архетипа. Чаще всего таксономисты – «неморфоло-

ги» предпочитают использовать архетип не как морфологический, а как абстрактный логический инструмент познания. Нам представляется, что в этом случае существо проблемы ускользает в некоторую излишне умозрительную область, оторванную от предмета рассмотрения. Недостаточно только определить архетип через понятия логики, поскольку требуется находить его реальный след, пытаться визуализировать и применять для практических таксономических решений. Идеалом мерономических исследований, по С.В. Мейену, является возможность с их помощью «вывести разнообразие потомков из многообразия предков, учитывая при этом как постепенность, так и скачкообразность преобразований признаков, и частоту их встречаемости по ходу эволюции» (Мейен, 1988б, с.123).

Таким образом, с одной стороны, архетип – это некий идеальный образ, который позволяет устанавливать отношения гомологии структур и описывать весь диапазон ее возможных состояний и путей трансформации, а с другой, архетип достаточно материален и выражается в том, что в виде отдельных фрагментов (как мозаика) в значительной степени проявляется в фенотипах отдельных особей, а на уровне группы (популяции) уже может быть осознан и визуализирован в большей своей части (Васильев, 2005). Латентная часть архетипа обычно скрыта и лишь при использовании своеобразных «морфологических флексий» за счет экспериментального изменения внутренней и внешней среды становится возможным увидеть ранее скрытые и зарегулированные элементы архетипа.

Метод флексий (от латинского flexio – сгибание) распространен в филологической практике. В простейшем случае для проверки правописания безударной гласной буквы нужно изменить («согнуть») слово так, чтобы ударение было на эту букву. По аналогии нужно изменить условия развития (например, создать «провокационный фон»; см. Глотов, 1983), чтобы ранее невидимая, скрытая изменчивость проявилась в фенотипе. Естественные, а не наведенные флексии представляет нам внутривидовая изменчивость. В ее пределах можно соотносить географическую и биотопическую формы изменчивости, что позволяет увидеть соотношение исторических (географических) и модификационных (биотопических) флексий, способствующих выявлению во всей своей полноте архетипического многообразия. Наконец, анализируя групповую (популяционную, внутривидовую) изменчивость, можно обнаружить особый род изменчивости, которая представляет собой внутрииндивидуальные различия в проявлении признаков. Это тоже флексии, но характеризующие разрешенные синонимичные черты развития, т.е. допустимые в ходе развития рассогласования в развитии структур на разных сторонах тела или в пределах метамеров.

В качестве меронов могут рассматриваться неметрические пороговые признаки, а модальности меронов соотносятся с фенами этих признаков. Дискретность проявления фенов и относительная автономность их морфогенеза позволяют их соотносить с модулями, формирующими конкретные структуры в качестве их элементов.

Мы уже упоминали ранее в главе 2 о «комбинационных» композициях фенов, которые соответствуют случайной комбинаторике состояний разных признаков. Сравняя встречаемость всех реально обнаруженных композиций фенов с вероятностями их случайного проявления, можно оценить, какие из них являются «аттрактивными», т.е. встречаются чаще, а какие, наоборот, «депрессивными», т.е. встречаются реже, чем это следовало бы при их случайной реализации, и, наконец, «супрессивными», т.е. запрещенными. О «запрещенных» структурных преобразованиях в онтогенезе писал С.В. Мейен, а об «ограничениях» (constraints) С.Дж. Гулд.

Видимо, идею «запретов», т.е. ограничений в развитии определенных структурных состояний мерона и на этой основе их дальнейшей эволюции, С.В. Мейен (1975, 1978) высказал параллельно и, возможно, независимо от Гулда и Элдриджа (Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1977; Gould, Eldredge, 1977), которые пришли к идее эволюции как «прерывистого равновесия» (punctuated equilibria) на основе наличия системы морфогенетических ограничений (constraints). Дальнейшее развитие этих представлений было осуществлено, как известно, П. Олберчем (Alberch, 1980) в концепции эпигенетических ограничений, приводящих к «доменам-аттракторам» изменчивости, и М.А. Шишкиным (1984, 1988, 2006) в его эпигенетической теории эволюции.

Большинство изученных нами ситуаций чаще всего приближались к варианту случайной реализации фенов, т.е. наблюдалась тенденция к соблюдению равенства эмпирических и теоретических вероятностей. Полученная таким путем информация существенно дополняет представления о популяционном архетипе и экстракреоде, выявляя особенности протекания морфогенеза тех или иных композиций фенов, а также помогает обнаружить специфику эпигенетической изменчивости одной группы (популяции) по сравнению с другой. Это дает возможность использовать данную информацию для решения прикладных задач. Например, при сравнении разных таксонов можно будет на этой основе выявить полный спектр возможных композиций фенов (структур) и оценить вероятность их обнаружения, а также представить по сравнительно небольшой выборке специфические особенности развития той или иной композиции при действии провокационного средового фона, т.е. оценить степень дестабилизации морфогенеза по уровню отклонения от нормального стохастического развития структур. Данные

аспекты могут быть полезны при палеонтологических реконструкциях и таксономических сравнениях, а также при селекционной работе, оценке качества условий развития и экологическом мониторинге.

8.3. РОЛИ ФЕНЕТИКИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ В ТАКСОНОМИИ

Сравнивая понятия «таксономия» и «систематика», Э. Майр (1971) заметил, что если до некоторого времени это были синонимы, то теперь «целесообразно ограничить термин *таксономия* его принятым смыслом, а *систематику* определить более широко – как изучение органического разнообразия» (с. 10). Однако стремление разделить эти понятия просто отражает назревшую необходимость создания новой дисциплины, которая должна быть наукой «о разнообразии организмов». Нет необходимости искусственно отрывать понятие «систематика» от ее синонимического понятия «таксономия» (термин предложен А. Декандолем (de Candolle) в 1813 г.), придавая ей несвойственные черты, поскольку мерономия С.В. Мейена уже прочно заняла нишу науки, изучающей многообразие строения организмов и их частей (Павлинов, 2005).

Создавая мерономические представления, С.В. Мейен предполагал их теоретическое и прикладное использование для решения задач номотетизации систематики. Он видел потенциальную возможность превращения систематики из категории традиционно описательной в номотетическую дисциплину (Мейен, 1975, 1978, 1988, 1990). Его работы, посвященные новым представлениям о мероне и рефренах, видоизменили представление об архетипе, сделав его одним из ключевых понятий мерономии, и вновь привлекли внимание исследователей к классическим проблемам типологии и классификации. От прикладной нацеленности на изучение соотношения и соответствия признаков у разных объектов, т.е. решения задач гомологизации, мерономия постепенно стала рассматриваться как научная основа для таксономического анализа (Л.Н. Васильева, 1997). По словам С.В. Мейена и Ю.А. Шрейдера (1976, с. 74), «каждому архетипу (в мерономии) соответствует свой таксон (в таксономии)». К сожалению, дальнейшее творческое развитие мерономии привело к большим разночтениям, противоречиям и разногласиям (Чебанов, 1977, 1984; Гоманьков, 1990, 2001; Чайковский, 1990, 2006; Любарский, 1996а; Фридман, 1996; Л.Н. Васильева, 1997).

Острая и во многом справедливая критика этих представлений была осуществлена Л.Н. Васильевой (1997) по отношению к использованию мерономии для целей таксономии. Она полагала, что, кроме общей декларации, принципы построения архетипов не были разработаны, и это привело к произвольности их выделения разными исследо-

вателями. Второе важное замечание касается того, что частично сам С.В. Мейен, а также многие его последователи на практике не выходят в «своей мерономии» за пределы «организменной типологии», «где на первом плане находится представление типа таксона в виде организма: жизнеспособного или идеального» (Л.Н. Васильева, 1997).

Известно, что Э. Майр в книге «Принципы зоологической систематики», стремясь в выгодном свете подать «биологическую концепцию», подвергает «типологическую концепцию вида» остракизму, рассматривая ее как отсталое идеалистическое направление: «Согласно этой концепции, наблюдаемое во Вселенной разнообразие отражает существование ограниченного числа основных «универсалий» или типов (eidos Платона). Особи не находятся друг с другом в каких-либо особых отношениях, будучи просто выражениями одного и того же типа. Изменчивость представляет собой результат несовершенных проявлений идеи, заложенной в каждом виде. Такой концепции вида, восходящей к философии Платона и Аристотеля, придерживались Линней и его последователи ...», и далее: «Поскольку соответствующее философское направление иногда именуют эссенциализмом, типологическое определение также иногда называется эссенциалистским определением вида» (Майр, 1971, с. 38). Завершая «критический» разбор типологической концепции, который разместился всего на одной странице его книги, изложенной на 454 с., он уверенно заключает: «В настоящее время типологическую концепцию вида еще защищают несколько авторов, подверженных томистской философии» (Там же, с. 39). Мы не планируем критиковать эту позицию Э. Майра по отношению к типологии, так как ее в цитированной работе просто не существует. Однако для интересующихся серьезным анализом проблем типологии применительно к таксономии советуем обратиться к работе Г.Ю. Любарского (1996б), который подробно рассматривает взгляды схоласта Фомы Аквинского (от его имени и происходит, как известно, томизм) о «типологическом универсуме» и трояком понимании «сущности» (от этого слова происходит «эссенциализм»), их влиянии на Карла Линнея и его систему, а также связь этих типологических представлений с мерономией. Необходимо, однако, подчеркнуть, что Э. Майр рассматривал «тип» как конкретный экземпляр или таксон: «От типологической концепции вида отказываются ее собственные приверженцы всякий раз, когда они обнаруживают, что выделили в самостоятельный вид всего лишь конспецифичный феномен» (Там же, с. 39). Это следует также из того, что в качестве главных аргументов против типологической концепции Майр приводит примеры внутривидового полиморфизма и видов-двойников как «совершенно неразрешимых» для типолога-таксономиста задач. Фактически такое совпадение типа и

самого объекта, как совершенно верно подчеркивает Л.Н. Васильева (1997), совпадает с представлениями Аристотеля, отождествлявшего сущность и объект, а майровское толкование типа уводит его в область «организменного эссенциализма» (Л.Н. Васильева, 2003), с которым Э. Майр, собственно, и «боролся».

Следует, однако, заметить, что Аристотель недаром ввел в свою философскую систему понятие «энтелехия», которое буквально переводится с греческого языка как осуществление и завершение (в известном смысле одновременно процесс реализации и финальная реализация объектов). Если бы Аристотель смог познакомиться с современными системными представлениями и идеями нелинейной неравновесной термодинамики, он, несомненно, немедленно заменил бы энтелехию представлениями об устойчивой неравновесной системе. То же самое проделал бы и Г. Дриш, который не смог предложить своему механико-детерминистическому веку системный взгляд, еще не существовавший и только зарождавшийся в то время, и обозначил силы самоорганизации процесса индивидуального развития условно – как энтелехию Аристотеля, поскольку не знал способа объяснить, что целое больше, чем сумма его частей, и как это целое, развертываясь эпигенетически (в понимании К.Ф. Вольфа), приводит к эквифинальности развития.

Системный «взгляд» на «энтелехию» указывает на две ее стороны: «осуществление», т.е. как направленный, закономерный процесс реализации объектов, и «завершение», т.е. получившееся в ходе такой реализации множество объектов. На практике это совсем близко к двум аспектам мерономии: мерон – как закон формирования некоего множества объектов (интенциональный аспект) и мерон – как самореализованное по этому закону множество объектов (экстенциональный аспект), о котором мы упоминали выше, т.е. его архетипическая компонента. Поэтому не будем пока вслед за Майром (1971) и другими «борцами с идеалистической типологией» (Hull, 1965; Симпсон, 1948, 2006; Kitcher, 1987) спешить с окончательным отбрасыванием типологических представлений великого Аристотеля, а также его гениального учителя Платона как полностью устаревших и бесполезных.

Л.Н. Васильева (1997) предлагает отказаться от организменного представления о типе и ввести в практику таксономии и для осуществления дальнейшей номотетизации мерономии (к которой всегда стремился С.В. Мейен) иерархический классификационный тип. При этом она подчеркивает, что если в организменной типологии «... со времен Аристотеля сущностью «вещи» (объекта, организма) могла рассматриваться сама вещь, то в классификационной типологии может иметь место понятие, разработанное гораздо раньше Платоном, где сущность, или «идею», представляют ее отличия от других, т.е. совокупность уни-

кальных свойств, присущих только данной вещи и никакой другой» (Л.Н. Васильева, 1997, с. 83). По ее мнению, построение системы организмов напоминает восстановление целого по существующим фрагментам, осуществление поиска скрытых связей и правильной оценки их уровней. В этой связи Л.Н. Васильева (1997) уточняет: «В систематике нас интересует не «тип организма», а место организма среди других, т.е. его (различающиеся по уровню) связи со всеми другими, или типы таксонов, к которым последовательно принадлежит данный организм» (с. 83).

Типология, как ее определяет энциклопедический словарь, – научный метод, основа которого – расчленение систем объектов и их группировка с помощью обобщенной модели, или типа. При этом тип может рассматриваться тройко: как типовой образец, как обобщенная модель – виртуальный или как идеальный образец, включающий все свойства, которые характерны – «типичны» для данного таксона. Наконец, по Л.Н. Васильевой, можно еще рассматривать классификационный тип, т.е. те свойства или состояния признаков, которые отличают все образцы данного таксона на одном уровне таксономической иерархии и позволяют определить его принадлежность к таксонам других уровней иерархии. В последнем варианте тип – это «единство разнообразия отдельных состояний признаков, а не «норма», а мероны в этом смысле должны рассматриваться не как «части одного объекта, а как единство многообразия нескольких объектов» (Л.Н. Васильева, 1997).

Мы полагаем, что рассмотрение мерона как единства разнообразия состояний признаков, т.е. анализ множества объектов на уровне состояний признаков, позволяет увеличить разрешающую способность классификации, отрывая объекты от неких типовых образцов, или «нормы», и очерчивая мерономические границы данного элементарного таксона в его свойствах на всех уровнях таксономической иерархии. Действуя подобным образом, мы не должны пытаться отличать один таксономический образец организмов от другого по другим его признакам, следуя логике организменной типологии. Напротив, используя одинаковый для всех набор признаков и их состояний, мы сможем увидеть общие для конкретных одноуровневых таксонов состояния, которые будут выглядеть как особенные по отношению к другим таким же таксонам. При этом в многомерном пространстве состояний признаков будет отражаться история их формирования у таксона, что позволит определить границы его естественной таксономической иерархии.

Интересен описанный в работе Ю.А. Шрейдера (1981) «парадокс типичности». Он заключается в том, что тип одновременно выступает и как общее, и как особенное для совокупности объектов данного таксона, т.е. типичное совмещает общее и особенное. Л.Н. Васильева счи-

тает, что этот парадокс существует только для организменной типологии, а для классификационной типологии соотношение категорий общего и особенного в типе не является парадоксом. Она делает следующее заключение: «Во-первых, на каждом уровне *иерархии* (курсив наш. – Авт.) тип состоит из признаков во всей совокупности их состояний, и только эти состояния (а не другие признаки, как в организме) представляют особенное, будучи конкретным воплощением общего. Во-вторых, являясь общими для какой-то группы объектов, признаки в то же время составляют особенное именно этой группы, ее индивидуальное» (Л.Н. Васильева, 1997, с. 85).

В таком смысле сущность мерономической классификационной типологии Л.Н. Васильевой почти полностью соответствует выдвинутой нами ранее концепции популяционного онтогенеза и эпигенетического ландшафта популяции (Васильев, 1988, 1996, 2009). Единство многообразия особей в популяции обусловлено наличием у каждой особи общей эпигенетической системы, которая формирует единый для всех особей потенциальный эпигенетический ландшафт популяции. Этот ландшафт порождает эпигенетическую изменчивость, упорядоченность и закономерность которой обусловлены сходной для данной популяции расстановкой эпигенетических порогов и морфогенетических путей развития структур. Эпигенетическая система популяции исторически длительно и непрерывно формируется при творческом участии отбора как компромиссная деформация эпигенетической системы вида для локальных условий существования данной популяции.

Во всех популяциях вида характерный для него эпигенетический ландшафт будет инвариантной частью популяционных эпигенетических ландшафтов. В этом смысле каждая популяция иерархически соотносится с видом так же, как отдельные особи с популяцией, к которой они принадлежат. В каждой из популяций вида ее собственный эпигенетический ландшафт будет инвариантен для входящих в нее особей, но окажется особенным по отношению к эпигенетическим ландшафтам других популяций. Поэтому в масштабе всего вида эпигенетический ландшафт конкретной популяции уникален, а из-за своих исторически сложившихся в данном регионе особенностей – единичен.

В этом иерархическом ряду отношений отчетливо проступают диалектические отношения категорий общего, единичного и обуславливающей их взаимодействие категории особенного. На иерархическом уровне единичных особей доминируют черты эпигенетического ландшафта (экстракреода как инвариантного множества субкреодов) данной популяции, т.е. «особенного», а черты видового ландшафта, т.е. «общего», стабильны и вложены в популяционный как инвариантная система преобразований, характерная для всего вида. Для иерархического уровня популяций каж-

дая из них будет обладать особенными чертами, единичными для вида, но общими для всех ее особей. Для иерархического уровня видов каждый из них будет иметь черты особенного по отношению к другим близким видам, но по отношению к крупному надвидовому таксону, в который он входит (формально обозначенному как триба или подсемейство), будет единичным явлением, однако для всех входящих в него популяций и отдельных особей будет обладать чертами общего.

Подведем некоторые промежуточные итоги этих рассуждений. Если теперь осознать, что мы всегда работаем с выборками из конкретных популяций, являющихся «формой существования вида» (Шварц, 1969, 1980), а нижний таксономический уровень проходит на уровне внутривидовых форм – подвидов, то, принимая таксономические решения, мы реально сравниваем не подвиды, а лишь отдельные выборки из популяций этих внутривидовых форм. Всегда имея дело с выборками из популяций, мы не можем оторваться от группового анализа, т.е. от популяционного уровня исследования. В этом смысле мы всегда будем использовать методы «*популяционной мерономии*». Популяционно-мерономическими будут сравнения: метамеров-листьев в кроне одного дерева; выборки особей из популяции; географически удаленных выборок разных подвидов; выборок из локальных популяций близких видов; выборок из популяций видов близких родов и т.д.

При сравнении индивидуальных интракреодов, представленных индивидуальными фенетическими композициями, популяционный (групповой) уровень анализа позволяет рассмотреть экстракреод, а следовательно, эпигенетический ландшафт популяции, инвариантный для особей популяции конкретного таксона. Поскольку эти инвариантные черты допустимых эпигенетических преобразований потенциально присущи всем особям популяции, что следует из тождественности экстракреоду популяции группового генерализованного интракреода, а также его устойчивости и воспроизводимости, то можно полагать, что экстракреод потенциально содержит информацию об архетипе популяции.

Мы уже подчеркивали, что архетип популяции не может реализоваться в одной особи (даже при сравнении гомодинамных модульных структур – листьев дерева и их антимеров – гомотипных структур), как невозможно одновременно сочетать полный стерезис (непроявление в фенотипе всех потенциально возможных элементов структуры – по С.В. Чебанову) и формирование дефинитивной структуры всех меронов. Теоретически возможно проявление индивидуального интракреода, у которого на одной стороне большая часть фенов не проявится, а на другой, напротив, реализуется. Тем не менее на практике интракреод всегда имеет ограничения, так как реализация разных антимерных структур допустима у одной особи в том случае, если это не

является функционально вредным или опасным и допустимо в морфогенезе. Поэтому архетип во всей его полноте можно только вообразить как некий модус преобразования (формирования) структуры: от самого простого до самого сложного состояния, опираясь на когда-либо наблюдавшиеся реальные случаи.

Архетип можно осознать и представить («мысленным взором», как полагал еще Жоффруа Сент-Илер) путем длительного сравнения объектов в выборке (выборках). Это сложная процедура, которая требует навыка и большого опыта. Необходимо заметить, что длительная практика в поиске фенотипических признаков и классификации особей в выборке по их встречаемости позволяет при сравнении сначала близких, а затем и отдаленных таксонов не только ускорять обнаружение новых признаков и их фенотипов, но и облегчает их гомологизацию. Если сразу сравнить представителей разных отрядов, то вряд ли такое сравнение будет проведено по действительно гомологичным фенотипам, а полнота обнаружения признаков будет крайне низкой. Поэтому популяционно-мерономическое исследование, если использовать мейеновскую модель-анalogию со вспыхивающими признаками-лампочками, расположенными на многомерной панели, будет сначала напоминать постепенное высветление одного небольшого светового пятна при изучении первого таксона, затем такого же небольшого второго и третьего пятен, отстоящих друг от друга. Далее, по мере появления (изучения) все большего числа пятен-таксонов, размер предыдущих пятен начнет увеличиваться, они приобретут особую направленность в пространстве.

Если представить себе, что цвет горящих лампочек специфичен для каждого таксона, можно будет заметить, что некоторые лампочки чужого цвета вспыхивают периодически, хотя и редко в пределах не только близких, но и отдаленных таксонов. В последнем случае проявится эффект, описанный Н.П. Кренке как закон родственных отклонений (С.В. Мейен называл его «правилом Кренке»), т.е. признаки, являющиеся нормой для одних видов, могут изредка встречаться как тераты у других, даже отдаленных видов. Интересно, что чем дальше будет проходить эта итерационная процедура поиска новых фенотипов у новых таксонов, тем с большей полнотой начнет проявляться правило Кренке, характеризуя рефрены сходных состояний гомологичных признаков у близких и небликих видов. Наконец, при большом числе разных таксонов одного большого надвидового таксона скорость и полнота вспыхивающих пятен возрастут, и «панель» засияет в виде чередующихся, частично накладывающихся в определенной проекции, но реально слабо трансgressирующих в гиперобъеме разноцветных световых пятен. Родственные таксоны будут сиять как созвездия, а крупные надвидовые таксоны – как удаленные галактики.

При сравнении особенных черт экстракреодов двух произвольно взятых популяционных выборок, например предполагаемых подвидов, обычно не ясно, велики эти различия или нет, поэтому для оценки потребуется соотнести их как с межвидовыми, так и с внутривидовыми различиями. Можно полагать, что экстракреод вида и его архетип изоморфны. Инвариантные черты экстракреода вида, имевшиеся при сравнении популяций, характеризующих особенности его подвидов, при совмещении с межвидовыми сравнениями проявят себя как особенные, а подвидовые черты предстанут как единичные экстракреоды. Поэтому при таком совмещении двух заведомо крайних иерархических уровней как внутренней и внешней групп: внутри (снизу) – популяции, а снаружи (сверху) – разные виды или роды, подвидовые отношения могут быть строго взвешены и оценены. Аналогично можно поступать при таксономическом изучении форм каждого уровня иерархии. Однако при сравнении надвидовых таксонов возникают серьезные проблемы при гомологизации признаков и их фенев, поскольку при этом нелинейно возрастает вероятность ошибок в виде гомоплазий и ложной гомологизации.

Действительно, особое место в фенетических исследованиях при сравнении близких и таксономически удаленных видов занимает проблема гомопластического сходства, т.е. параллельно на той же основе, но независимо приобретенного разными таксонами сходства в исторических преобразованиях тех же самых гомологичных структур. Не останавливаясь подробно на проблеме гомоплазий в фенетике, ориентированной на популяционную мерономию, заметим следующее. Для кладистики гомоплазии представляют наибольшую «опасность», так как приводят к параллелизмам, что для заведомо монофилетических поисков синапоморфий неприемлемо и снижает «надежность» получаемых в итоге кладограмм.

Поскольку эпигенетическая система устойчиво воспроизводится возникшим при видообразовании новым таксоном, хотя и с определенными «деформациями», то и большая часть особенностей и возможностей развития гомологичных морфологических структур и их состояний – фенев, характерных для анцестрального вида, наследуется от него рецентным видом. При этом речь идет не об отдельных признаках, взвешиванием и поляризацией которых на апоморфные и плезиоморфные занимается кладистика, а обо всей системе их формирования в морфогенезе для всех потенциально возможных структур и их состояний.

Транзитивный полиморфизм, о котором мы говорили выше, 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 рас-

суждают многие кладисты (Nelson, Platnick, 1981; Felsenstein, 2004). Поэтому гомоплазии могут быть нормальным атрибутом эволюционных перестроек. Они вполне могут коррелировать с выбором и дальнейшей стабилизацией новой адаптивной нормы – прообраза нового вида, представленной еще как «многообещающий морфоз» в пределах эпигенетического ландшафта анцестральной формы.

В таком смысле правило «родственных отклонений» Н.П. Кренке означает не только проявление транзитивного полиморфизма у эволюционно близких и отдаленных форм, но одновременно и результат общих закономерностей преобразования сходных эпигенетических ландшафтов предкового и дочерних таксонов при глобальных изменениях условий, касающихся всех этих форм. Наличие сходных возможностей преобразований признаков и сохранения набора их устойчивых состояний у близких форм, т.е. проявление гомопластического сходства, отражает не только параллелизм данных процессов, но и родственный характер таксонов. В этом смысле общность эпигенетического ландшафта (экстракреода) одного вида с другими близкими видами, порождающая сходные трансформации отдельно взятого мерона или меронов, должна рассматриваться как проявление филокреода. С другой стороны, этот феномен использовался Ремане в качестве одного из дополнительных критериев гомологии, в частности критерия сходства простых структур у близких видов: они гомологичны, если (параллельно. – Авт.) встречаются у большого числа близких видов. Таким образом, для фенетических исследований, основанных на эпигенетических представлениях, гомопластическое сходство далеко не всегда может быть неудобством, снижающим точность оценок. Напротив, в ряде случаев именно это явление может оказаться важным свидетельством отдаленных родственных связей, каким служит транзитивный полиморфизм.

Несмотря на очевидные трудности морфологического анализа при гомологизации фенев в популяциях видов, принадлежащих систематически отдаленным надвидовым таксонам, возникает настоятельная необходимость рассмотрения и многомерного фенетического сравнения их экстракреодов. Возможно, именно этот подход позволит найти решение проблемы, сформулированной в работе В.В. Черных (1986), о том, существуют ли надвидовые таксоны как некие реальные «тела» или их черты суммативны и складываются условно и произвольно как сумма входящих в них видов (см. Марков, 1996). Путь проверки правильности гипотезы о реальности надвидовых таксонов как «индивидуумов» (Марков, 1996) можно представить следующим образом. Поскольку при предварительном поиске и изучении проявления гомологичных фенев у особей разных видов, которые в свою очередь относятся к надвидовым таксонам разного уровня таксономической

иерархии, описывается максимальное (зависящее от опыта и наблюдательности исследователя) разнообразие гомологичных структур и их состояний, то возникает возможность их многомерной ординации в едином признаковом пространстве на уровне особей. Рассматриваются только особи, а их видовая и родовая принадлежность, например, не учитывается, но учитывается их принадлежность к той или иной трибе или подсемейству. Если паттерны проявления фенотипов в этом общем многомерном пространстве, образованном сочетанной изменчивостью признаков особей разных таксонов, будут случайны и суммативны, то пятен надвидовых таксонов, описанных в модели Мейена (см. выше), т.е. сгущений ординат индивидуальных фенетических композиций видов разных триб или подсемейств, наблюдаться не будет – они перемешаются. И наоборот, если системные свойства развития (эпигенетическая система) исторически наследуются и на практике будет наблюдаться сближение «таксономических пятен» близких видов, например в общем для рода «пятно», по сравнению с таковыми у другого рода, то можно будет полагать, что высший таксон представляет собой реальное историческое тело, или единый ветвящийся «морфопроект» по терминологии В.Н. Беклемишева (1994). В настоящее время имеются все основания считать, что это так и происходит, поскольку, как справедливо заметил Л.В. Белоусов (1993а), иначе бы не сохранялся инвариантный план строения у множества таксонов и их систематика была бы невозможна.

Таким образом, многомерный фенетический анализ, использующий индивидуальные композиции гомологичных фенотипов и основанный на принципах мерономии, теоретически позволяет осуществить популяционно-мерономический скрининг таксонов разного ранга. Некоторые приведенные выше примеры такого сравнения внутривидовых форм, в том числе линейных мышей, близких таксонов и представителей разных родов показывают, что по мере возрастания таксономического ранга сравниваемых форм растет и уровень эпигенетической дивергенции. Поэтому можно полагать, что фенетический метод, используемый после исследований Р. Берри исключительно для внутривидовых сравнений, вполне пригоден и для сравнения близких видов и надвидовых таксонов (Васильева и др., 2005; Васильева, 2007), и при таком применении, когда особую роль начинает играть правильная гомологизация фенотипов, фенетический анализ переходит в область популяционной мерономии (Васильев, 2005).

ГЛАВА 9. ФЕНОТИПИРОВАНИЕ

*«Чтобы разобраться в бесконечном,
надо сперва различать, а затем
связывать»*

И.В. Гёте

9.1. ФЕНОТИПЫ, ПРОБЛЕМА ИХ КЛАССИФИКАЦИИ И ИДЕЯ ФЕНОТИПИРОВАНИЯ

Проблема классификации биологических объектов по их свойствам является одной из самых насущных, и ее решение традиционно важно для разных областей биологии: от систематики до экологии. Строение и функционирование индивида после классических работ В. Иоганнсена (1909 и 1926 гг.) принято описывать термином «фенотип», поэтому классификация биологических объектов обычно осуществляется по фенотипам. Следовательно, решение большинства проблем биологической классификации напрямую связано с пониманием фундаментальной природы фенотипа, фенотипической изменчивости и индивидуального развития. В предыдущих главах мы уже касались содержательной стороны понятия *фенотип*, однако в этом разделе при описании процедуры фенотипирования еще раз вернемся к обсуждению данного вопроса.

В настоящее время понятие фенотип несколько видоизменилось, но по-прежнему характеризует некий класс особей одного вида, сходных по какому либо свойству (признаку) строения или функционирования. Поскольку термин был предложен в начале XX в. и тесно связан с историей становления генетики, его первоначальная трактовка отражала издержки этой науки на заре ее становления. Постепенно сформировалось представление о том, что фенотип – несколько искаженное средой отражение генотипа особи, причем фенотип рассматривался как внешнее проявление по отношению к генотипу – внутренней наследственной программе, а явление развития вообще было устранено из рассмотрения (см. обзор Гилберт и др., 1997). Фенотип виделся как результат взаимодействия генотипа и среды в процессе развития, но само формирующее развитие – морфогенез, за редкими исключениями (Астауров, 1974), игнорировалось. Традиционно стремились сравнивать «фенотипы» взрослых особей, способных размножаться. Детерминация генотипом признаков фенотипа была принята за аксиому, поэтому для генетиков начала прошлого века актуальными были гены и «детерминируемые» ими фенотипические признаки взрослых организмов.

Появление феногенетики (Наескер, 1918, 1925) как науки о механизмах реализации наследственной изменчивости в фенотипе мало изменило эти представления, поскольку первоначально данное направление опиралось на те же самые геоцентрические установки. Как уже отмечалось выше, обнаруженный Б.Л. Астауровым в 1927 г. феномен особой изменчивости, не связанной ни с генотипом, ни с влиянием среды, а обусловленной «стохастикой развития», мог бы существенно изменить ситуацию, но был почти полностью проигнорирован генетиками-современниками. Только в конце XX в. В.А. Струнниковым и И.М. Вышинским (1991) это явление было «реабилитировано» под названием *реализационная изменчивость*. В то же время бытовавшее традиционное представление о генетической детерминации отдельно взятого признака постепенно сменилось пониманием плейотропной роли генетической среды в формировании целостного фенотипа особи: много генов могут влиять на формирование одного признака и, напротив, один ген может влиять на многие признаки (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966).

В свете эпигенетических представлений, предполагающих целостное системное становление фенома особи, фенотип выступает как результат проявления одного из альтернативных путей развития, приводящих к формированию в популяции определенного в морфофункциональном отношении класса сходных феномов. Собственно, такой класс конструкционно и функционально однородных феномов и является неким реализованным в процессе развития типом – фенотипом.

С точки зрения фенетики, как уже отмечалось ранее, многомерная ординация объектов по метрическим переменным и/или композиции фенотипов разных неметрических признаков – фенотипической композиции, уподобляется синтетической процедуре формирования прообраза фенотипа, его многомерной реконструкции. При этом нужно отчетливо осознавать, что полное исчерпывающее многомерное описание фенотипа как биологического индивида во всех его проявлениях и чертах строения в настоящее время практически невозможно и, вероятно, является недостижимой задачей. В то же время вполне реально создание многомерной модели фенотипа, его грубого подобия, своеобразного многомерного «шаржа», который становится операциональным объектом при осуществлении процедуры классификации множества фенотипов. При использовании методов фенетики мы всегда будем иметь лишь «шаржированное», упрощенное воспроизведение фенотипа.

Особь в пределах данного класса сходных особей, т.е. *фенотипа* в силу стохастичности развитийных процессов и коррекции развития при средовых воздействиях, несколько отличаются друг от друга. Обычно эти небольшие индивидуальные отклонения, обусловленные флуктуацией внутренней и/или внешней среды, относят к категории модификации. В

строгом смысле модификациями, однако, признаются лишь случаи фенотипической пластичности, т.е. когда на основе одного и того же генома проявляются разные фенотипы. Поскольку явления фено- и генокопирования выше уже неоднократно обсуждались, становится понятно, что само явление фенотипической пластичности указывает на бессмысленность утверждений о жесткой генетической детерминации признаков фенотипа. К сожалению, эта тенденция доминирует в науке до сих пор, и модификации принято рассматривать лишь как досадную помеху при выявлении закономерностей наследственной изменчивости, а не как достойную цель для изучения, в частности, морфопространства регулятивных реакций в процессе развития. Активный выбор организмами в ходе онтогенеза той или иной возможной траектории развития в соответствии с актуальной констелляцией условий среды, т.е. пластичность фенотипа – возможность одним и тем же генотипом реализовать разные фенотипы (West-Eberhard, 2003), в последние годы приобретает особую актуальность в мировых исследованиях. Роль фенотипической пластичности в эволюционных преобразованиях становится одним из ключевых исследовательских направлений эволюционистики (Debat et al., 2000; Schlichting, Smith, 2002; West-Eberhard, 2005; Leimar et al., 2006).

Существование эпигенетически обусловленной фенотипической изменчивости и пластичности фенотипа позволяет классифицировать особей не только по сходству тех или иных черт (признаков), собственно выделять типы сходных индивидов, т.е. фенотипы, но и выявлять устойчивые траектории развития – креоды и субкреоды. Особое значение имеет использование эпигенетической составляющей фенотипической изменчивости, обусловленной ее внутрииндивидуальной компонентой (например, антимерной и/или метамерной) феногенетической изменчивости. Многомерный анализ феногенетической изменчивости предоставляет новые возможности при осуществлении процедуры классификации, повышая разрешающую способность метода (Васильева, 2006; Васильев, 2009) по сравнению с традиционными классификациями, основанными на межиндивидуальном сравнении (Яблоков, 1966, 1987; Sokal, Sneath, 1973; West-Eberhard, 2003).

Специфичность эпигенетического понимания изменчивости состоит в том, что даже в пределах особи возможна дискретная неодинаковость выбора путей развития (морфогенеза), например для антимерных (билатеральных) и/или метамерных (повторяющихся) структур. Другими словами, при одном и том же генотипе в пределах одной особи (например, на разных сторонах тела) могут реализоваться разные подпрограммы морфогенеза. Фенотипическая пластичность индивидуумов дополняется в этом случае специфической эпигенетической внутрииндивидуальной пластичностью. В то же время у каждой особи

в одной и той же однородной и единой по происхождению популяции может реализоваться почти любой путь развития из потенциально возможного для популяции спектра в соответствии с характерными для данной группировки вероятностями. Чаще всего, естественно, будут реализовываться особи с «нормальным» фенотипом, который соответствует адаптивной норме (в понимании И.И. Шмальгаузена), реже будут проявляться «абберантные» варианты.

Однако абберантность в этом случае означает лишь то, что вероятность обычного естественного проявления aberrаций ниже, чем у «нормы» (Шишкин, 1988), но также обусловлена расстановкой эпигенетических пороговых ограничений. Все эти пути развития из существующего в популяции поливариантного спектра могут быть реализованы любой особью и в известном смысле являются инвариантными для всех особей данной группы (Васильев, 2005, 2009). Другими словами, в популяции может быть реализован достаточно большой, но все же определенный набор фенотипов – устойчивых развитийных траекторий, который дополняется веером еще более многочисленных, неустойчивых и малопредсказуемых комбинативных траекторий – морфов, и лишь некоторые из них могут оказаться затем «новшествами», если при творческой поддержке отбора станут устойчивыми.

Можно ли дать определение термину «фенотип» вне геноцентрической парадигмы СТЭ? Иными словами, уцелеет ли этот термин при глубокой перестройке эволюционных представлений в русле эпигенетической теории? Следует признать, что термин метафоричен, достаточно жестко встроен в «плоть и кровь» современной биологии, поэтому вряд ли появится возможность его замены. Вероятно, нужно исходить из необходимости сохранения термина в дальнейших построениях.

Исходя из эпигенетической концепции, можно полагать, что фенотип как понятие не только может быть сохранен, но и оказывается крайне удачным. Если с позиций СТЭ строго сохранять смысл термина, то в силу уникальности и неповторимости генотипа (генома) каждой особи (в том числе соматической) само присутствие одинаковых или очень сходных вариантов строения особей – фенотипов (феномов) – означает, что не существует строгого соответствия между генотипом и фенотипом. Следовательно, нет строгой детерминации генотипом фенотипа, а генами – признака. В таком случае исходная геноцентрическая концепция неверна, поскольку иначе фенотип как многомерная характеристика всегда должен отражать нюансы строения генотипа – быть также уникальным. Этого в природе не существует и всегда имеются естественные агрегации, если не идентичных, то крайне сходных, повторяющихся по своим чертам особей, представляющих определенный фенотип.

Таким образом, в рамках СТЭ термин фенотип при строгом использовании геноцентрических представлений просто не имеет смысла и должен рассматриваться не более чем удобная абстракция и метафора. Напротив, с точки зрения эпигенетической теории и морфологии фенотип – это, действительно, тип – путь развития, приводящий к определенному облику (в том числе функциональному) в потенциальном структурно-функциональном пространстве, которое, упрощая, можно определить как феногенетическое морфопространство. Термин «фенотип» при этом не только не теряет смысл, но в полной мере соответствует описываемому феномену.

Однако «генотип», трактуемый в рамках СТЭ, – термин неверный даже с общих логических позиций: какой тип может существовать, если генотипы всех особей, по определению самих генетиков, неповторимы и уникальны? Напомним еще раз, что по М.А. Шишкину (1988) термин мутация в строгом его толковании генетиками означает отклонение генотипа от нормы (дикого типа), а в силу неповторимости самих генотипов отсюда следует, что все особи по отношению друг к другу являются мутантами. Поэтому логичнее было бы не распространять свойства гена на генотип и предполагать, что лишь отдельные гены могут «детерминировать» своей активностью, т.е. повысить вероятность проявления определенных состояний признаков – фенотипов. Следовательно, с позиций СТЭ имеет смысл не генотип, а ген, и не фенотип, а фен.

Проявление в пределах популяции разных фенотипов, т.е. классов сходных в структурно-функциональном отношении 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. Поэтому остановимся на 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» методами PCR-анализа. Данный подход диагностики оригинален, но сам термин И.А. Васильевой – «фенотипирование», как позднее выяснилось, параллельно был предложен в США в исследовательском центре Джона Хопкинса, где этой проблеме в 2006 и 2009 гг. были посвящены специальные симпозиумы по проблемам фенотипи-

рования на примере изучения различных внутренних и внешних патологий у линейных мышей.

Таким образом, термин «фенотипирование» (phenotyping) появился относительно недавно и, по-видимому, был исходно связан именно с решением прикладных задач совершенствования диагностики в клинической медицине и ветеринарии. Сущность данного медико-биологического направления заключалась в использовании комплекса методов количественной классификации нормальных и патологических фенотипов разной этиологии. В качестве характеристик авторы этого подхода использовали особенности анатомии, морфологии, физиологии, молекулярной генетики и даже поведения. Данный подход интересен своей техникой классификации объектов, но строго опирается на каузально-детерминистические геноцентрические представления и противоположен пониманию «фенотипирования» с позиций эпигенетических системных представлений, рассмотренных нами выше. Примечательно, что предложенный С.С. Шварцем с соавт. (1968) в экологии животных метод морфофизиологических индикаторов во многом превосходит принципы фенотипирования патологий в русле подходов исследовательского центра Джона Хопкинса.

Термин «фенотипирование» представляется нам весьма удачным для обозначения процедуры многомерной классификации и диагностики биологических объектов, однако круг научной проблематики, который с ним связан при решении медико-биологических прикладных задач, на наш взгляд, крайне прагматичен, упрощен и сужен его авторами. Можно полагать, что данное понятие и связанное с ним направление исследований охватывают значительно больший диапазон явлений и аспектов исследовательской теории и практики. Процедура многомерного «фенотипирования» оказывается применимой для решения множества задач классификации как в областях популяционной экологии и медицины, так и для использования при разработке проблем эволюционистики и систематики. Поэтому необходимость совершенствования методов фенотипирования вполне очевидна и не требует дополнительной аргументации.

9.2. ПРОЦЕДУРА НЕМЕТРИЧЕСКОГО ФЕНОТИПИРОВАНИЯ КАК МНОГОМЕРНЫЙ МЕРОНОМИЧЕСКИЙ ПОДХОД К РЕШЕНИЮ ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ДИАГНОСТИКИ

Ранее мы уже отмечали, что в настоящее время теоретической базой для обоснования эмпирических обобщений Н.И. Вавилова и Н.П. Кренке служит современная эпигенетическая концепция гомоло-

гии Г. Стриедтера (Striedter, 1998), опирающаяся на модель эпигенетического ландшафта К.Х. Уоддингтона (1970). Эпигенетическая концепция гомологии фокусирует внимание на онтогенетическом осуществлении структур в филогенетическом времени, однако при этом остается недостаточно разработанной проблема визуализации и практической идентификации эпигенетических ландшафтов разных таксономических форм (Brigandt, 2002; Расницын, 2002). Мы считаем, что применение методов многомерного статистического анализа для изучения фенетического разнообразия может приблизить нас к решению данной проблемы. В этих целях и была разработана процедура неметрического фенотипирования (Васильева и др., 2005).

Под неметрическим фенотипированием понимается процедура выявления фенетического своеобразия естественных группировок животных (популяций, инбредных линий, подвидов, видов и надвидовых таксонов разного ранга) на основе многомерного группового анализа встречаемости фенотипов 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. Вычисление дискриминантных и классификационных функций с помощью аппарата дискриминантного анализа позволяет использовать его и для целей диагностики. Поэтому в более узком смысле фенотипирование – это определение таксономической принадлежности выборки или отдельной особи, отнесение ее с определенной вероятностью к какому-либо из ранее изученных видов (выступающих в качестве обучающих групп) на основе обучающего дискриминантного анализа встречаемости фенотипов и их композиций с использованием дискриминантных ключей.

В основе процедуры фенотипирования лежат три последовательных элемента: гомологизация фенотипов неметрических признаков, построение многомерного мерномического морфопространства и дискриминация таксонов, включая их индивидуальную диагностику. Фенетическая гомологизация неметрических признаков была подробно описана в третьей главе и не требует дополнительных комментариев. Формирование общего многомерного мерномического пространства таксонов возможно с помощью уже существующих различных многомерных методов ординации фенетических композиций гомологичных неметрических признаков: от кластерной агломерации до неметрического шкалирования, однако наиболее эффективным и доступным мы считаем метод главных компонент.

Поскольку главные компоненты ортогональны, т.е. не коррелируют друг с другом, характеризуя независимые направления изменчивос-

ти, они последовательно отслеживают иерархию общих тенденций в индивидуальной изменчивости сочетанного проявления фенотипических признаков у разных видов. Необходимость предварительного построения общего меронимического морфопространства фенотипических признаков изучаемых таксонов на основе метода главных компонент связана с тем, что при этом за счет многомерного перекрытия референсов разных меронов формируется общая структура архетипических взаимосвязей таксонов. По словам В.В. Жерихина (1991, с. 151), «структура всякой достаточно сложной системы оказывается, прежде всего, материализованным воплощением ее истории». Неслучайно в последние годы все большее внимание таксономистов-теоретиков привлекает длительное существование связанных отношений между естественными частями организма или его модулями в филогенезе таксонов (Wagner, 1996; Boyd, 1999; Keller et al., 2003). 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 надежно сохраняются развитийные связи между большим числом структурных модулей, что может, с одной стороны, маркировать филогению и особенности эволюционно-экологических трансформаций, а с другой, обеспечивает высокую надежность многомерной индивидуальной диагностики представителей таксона при использовании гомологических морфоструктур.

Каждый объект в морфопространстве гомологических структур находит свое место относительно всех других. В результате особи каждого таксона, как правило, образуют общее сгущение ординат и представлены как отдельная группа (см. рис. 8.2). Фенотипическая определенность и место таксона в морфопространстве базируются на инвариантном эпигенетическом ландшафте вида, который, как мы уже отметили выше, высокоинерционен и «обязан» весьма медленно перестраиваться в филогенезе главным образом из-за «опасности» возникновения большого числа новшеств, которые могут нарушить устойчивость всей системы развития. В.В. Жерихин (1991) подчеркивал, что «новизна для системы разрушительна, а потому не может быть сколь угодно большой», что, на наш взгляд, и позволяет использовать методы многомерной ординации для дальнейшей диагностики особей разных таксонов. Поэтому эволюционная консервативность эпигенетической системы и процесса морфогенеза – их вынужденное системное свойство, и чем дальше в филогенетическом и эволюционно-экологическом отношении разошлись виды, тем больше будет выражена их эпигенетическая специфика в общем морфопространстве и эпигенетическая дивергенция между ними. Эпигенетическая дивергенция – это нелинейный процесс, но при

достаточно большом числе анализируемых гомологичных неметрических признаков она начинает выглядеть как линейный, кумулятивный процесс. Собственно, это и позволяет завершить процедуру неметрического фенотипирования, т.е. осуществить дискриминацию таксонов и индивидуальную диагностику их представителей.

Завершающий этап фенотипирования – дискриминантный анализ – дает возможность выявить иерархию устойчивых межгрупповых различий и соответственно иерархию таксономических отношений. Интересно заметить, что в данном случае дискриминантный анализ оперирует независимыми переменными, его результаты не искажены межпризнаковыми корреляциями, и на первый план выдвигаются наиболее устойчивые межгрупповые различия с большим таксономическим весом, включающие характерные композиции фенотипов, которые могут рассматриваться как наиболее общие архетипические черты мезоэкологической изменчивости. В случае, если наблюдается максимальная корректность отнесения объектов к своим таксонам (100%), можно заключить, что эпигенетические ландшафты таксонов не перекрываются и эпигенетическая дивергенция между ними велика, а следовательно, появляется реальная возможность безошибочно идентифицировать – фенотипировать – каждую особь.

Далее прокомментируем некоторые важные детали процедуры фенотипирования. Поскольку коэффициенты корреляции между фенотипами при их индивидуальном проявлении в выборках в большинстве незначимо отличаются от нуля, лишь изредка (менее 5% случаев) превышая величину 0,3, то доля общей дисперсии, приходящаяся на каждую главную компоненту, обычно невелика. Для большинства главных компонент доля их дисперсии по отношению к общей колебалась от 1 до 2%. Лишь на первые три главные компоненты обычно приходится относительно более высокие доли дисперсии, но и они относительно невелики по сравнению с таковыми для метрических признаков. Из-за общей низкой скоррелированности признаков друг с другом основной вклад в изменчивость вдоль большинства главных компонент вносят 1–3 признака, что редко позволяет добиться даже двукратной редукции числа исходных переменных. Поэтому формируется множество почти равновеликих по величине дисперсии главных компонент. В целях ограничения числа главных компонент до обоснованного минимума, при котором они еще могут рассматриваться как значимые, применяли критерий Джоллиффа (Jolliffe, 1986), ориентируясь на величину собственных чисел компонент и бутстреп-анализ устойчивости компонент. Следует заметить, что при крайней необходимости можно не проводить предварительную многомерную ординацию методом главных компонент. Принципиально возможен при дискриминации и

прямой подход с использованием значений 0 и 1, характеризующих проявление и не проявление фенотипов, пренебрегая их слабой взаимной корреляцией. Однако необходимо учитывать, что это приведет к определенному огрублению конечных результатов.

Поэтому предварительный этап расчета главных компонент индивидуальных фенетических композиций гомологичных неметрических признаков для дальнейшего использования в дискриминантном анализе вполне оправдан и необходим. Во-первых, это позволяет сравнивать большое число форм в едином признаковом морфопространстве и делать сопоставимыми сравнения отдельных фрагментов этого ряда выборок. Во-вторых, метод обеспечивает строгую ортогональность переменных, математически важную при дальнейшем проведении дискриминантного анализа и вычислении дискриминантных функций, которые весьма чувствительны к скоррелированным переменным. В-третьих, обеспечивается редукция числа переменных, хотя, безусловно, и малоэффективная из-за слабой взаимной скоррелированности признаков. В-четвертых, такая процедура позволяет связать сочетающиеся по своему проявлению фенотипы неметрических признаков в некие «суперпризнаки», отражающие общие тенденции морфогенеза этих структур (Васильев и др., 2004; Васильев, 2005). Наконец, в-пятых, как любил говорить Н.В. Тимофеев-Ресовский, формирование единого морфопространства позволяет оперировать сходством ковариационных матриц как сходством референсов и проявлений фенотипической изменчивости отдельных признаков-меронов, что действительно дает возможность интерпретировать эллипсоиды рассеивания ординат как эпигенетические ландшафты сравниваемых таксонов, т.е. визуализировать их (см. главу 8).

В качестве показателя уровня эпигенетической дивергенции между таксонами мы использовали квадрат расстояния Махаланобиса (D^2), что в свою очередь позволяет с учетом объемов выборок сразу оценить значимость различий между формами по величине T^2 Хотеллинга, с которым D^2 Махаланобиса связан достаточно простой зависимостью (Ким и др., 1989). Сравнивали группы зверьков сопоставимых возрастных групп. Наибольшая часть исследований выполнена на зверьках-сеголетках. Различными исследователями (Sjovold, 1973, 1977; Hartman, 1980; Andersen, Wiig, 1982; Markowski, 1995; Lazarova, 1999), в том числе и нами (Vasil'eva, 1999; Васильев и др., 2000), было показано, что половые различия при проявлении вариаций неметрических пороговых признаков скелета млекопитающих проявляются редко, они невелики и ими, следовательно, можно пренебречь. Поэтому при фенетическом сравнении разных видов половые различия не учитывали.

Расчеты с использованием метода главных компонент и дискриминантного канонического анализа выполняли с помощью программных модулей Statistica 5.5 и программного комплекса PAST (Hammer et al., 2001).

9.3. ФЕНОТИПИРОВАНИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ДИАГНОСТИКА (АПРОБАЦИЯ ТЕХНОЛОГИИ)

Недостаточная разработанность систематики во многих группах организмов, неопределенность таксономического статуса отдельных форм порождают затруднения при оценке биологического разнообразия природных сообществ, понимаемого прежде всего как многообразие их видового состава. Не исключено, что в некоторых случаях спорные ситуации возникают не только из-за плохой изученности таксонов, но в том числе и из-за незавершенности самого процесса дивергенции и видообразования. В этой связи выяснение таксономических отношений в конкретных группах, помимо чисто прикладного значения, представляет и теоретический общебиологический интерес в плане познания механизмов формообразования. При этом особое значение имеет проблема морфологической идентификации двойниковых форм и других морфологически и эволюционно близких спорных таксонов.

9.3.1. Идентификация видов-двойников обыкновенных полевок

Возникновение видов-двойников – один из интереснейших аспектов проблемы видообразования. Термин «sibling species» ввел крупнейший эволюционист XX в. Эрнст Майр (Mayr, 1942), который дал следующее определение: «...виды-двойники – популяции, которые сходны или идентичны морфологически, но репродуктивно изолированы» (Майр, 1974, с. 414). Один из наиболее ярких примеров двойников у грызунов – комплекс видов обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas 1779 sensu lato, в настоящее время насчитывающий уже пять самостоятельных видов, один из которых – монгольская полевка *Microtus mongolicus* Radde, 1861 – вынесен за пределы группы «arvalis» (Мейер и др., 1996).

Несмотря на наличие четких цитогенетических различий и высокую степень репродуктивной изоляции, почти всегда подчеркивалась практическая невозможность диагностики симпатрических видов-двойников *M. arvalis* и *M. levis* по морфологическим признакам, традиционно используемым в систематике полевок, что в значительной мере обусловлено географической изменчивостью многих, в том числе и диагностических, признаков (Мальгин, 1983; Обыкновенная полевка..., 1994; Мейер и др., 1996). Идентификация видов стала возможна на основе электрофоретического исследования гемоглобина (Доброхо-

тов, Малыгин, 1982) и кариотипирования (Орлов, Булатова, 1983). Попытки применения для их различения многомерных статистических методов, в частности дискриминантного анализа экстерьерных и краниометрических признаков, дали возможность определять виды с точностью около 75–80% (Мейер, Дитятев, 1989; Обыкновенная полевка..., 1994). При сравнении симпатрических видов-двойников в пределах конкретных регионов удается достигнуть и более высокого уровня дискриминации по метрическим признакам. Привлечение одонтометрических признаков и их многомерный анализ позволили повысить эффективность идентификации до 87% (Маркова и др., 2003). Поэтому представляло несомненный интерес применить процедуру многомерного неметрического фенотипирования для диагностики видов-двойников.

Проиллюстрируем процедуру фенотипирования сначала на примере уральских популяций видов-двойников обыкновенных полевков *Microtus arvalis* (форма «obscurus») и *M. levis* (= *rossiaemeridionalis*). Как уже отмечалось выше, нами в этих целях использован дискриминантный анализ встречаемости фенотипов с проведением предварительной многомерной ординации классификационного массива индивидуальных фенетических композиций с помощью метода главных компонент. В качестве обучающих групп были взяты выборки лабораторных колоний обыкновенной и восточноевропейской полевков, видовая принадлежность которых была определена методами цитогенетики под руководством Э.А. Гилевой. Дополнительно использовали коллекции из природных популяций обоих видов-двойников, часть которых также была кариотипирована сотрудниками группы Э.А. Гилевой, а другая часть рассматривалась как свободные тест-группы при проведении видовой диагностики. Всего было изучено 15 выборок черепов видов-двойников обыкновенной полевки из Уральского региона общим объемом 407 экз. (музейные коллекционные сборы авторов, а также Д.Ю. Нохрина, Е.А. Корниловой и М.В. Чибиряка из Оренбургской, Свердловской, Пермской и Челябинской областей). Кроме того, в нашем распоряжении имелась выборка *Microtus arvalis transcaucasicus* (14 экз.) из горных районов Закавказья (материал собран Л.Л. Давтяном в 1978–1979 гг. на побережье оз. Севан в Армении). Считается, что на большей территории Армении обитает 46-хромосомная полевка – кариотипическая форма «obscurus» (Дзуев, Малкаров, 1976). Однако в некоторых районах, в частности в Араратской долине, встречается также и *M. levis* (Малыгин, 1983). Применив технологию фенотипирования, мы постарались на индивидуальном уровне определить и видовую принадлежность закавказских обыкновенных полевков. В качестве своеобразной контрастирующей внешней группы использована выборка

(54 экз.) близкого вида из той же группы – илийской полевки (*Microtus ilaeus*). Весь материал был проклассифицирован по исходно обнаруженным 44 гомологичным неметрическим признакам, из них 26, принятых в качестве рабочих, приведены на рис. 9.1 и в табл. 9.1.

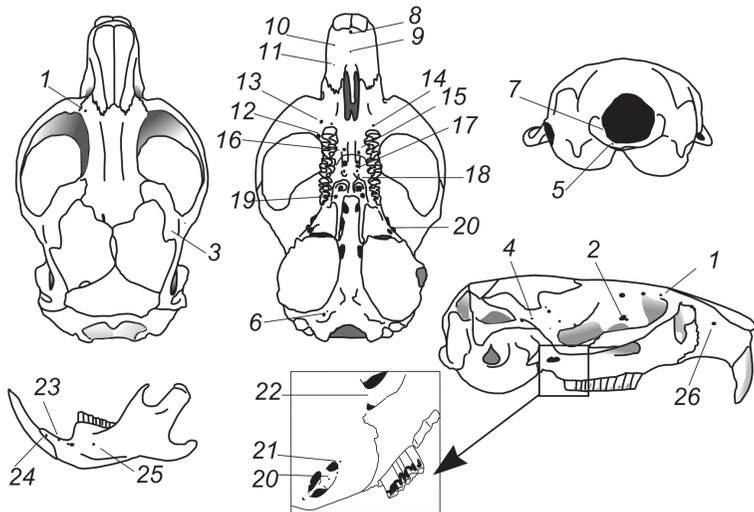


Рис. 9.1. Схема расположения фенотипических признаков на черепе восточноевропейской полевки.

Фены: 1 – FOran, 2 – FEtdu, 3 – FTm(-), 4 – FTmacpo, 5 – FCnif, 6 – FHgdu, 7 – FHgla, 8 – FPmme*, 9 – FPmmepo*, 10 – FPmlaan, 11 – FPmla, 12 – FMxzm, 13 – Mxzmor, 14 – FMx, 15 – FMxPlan, 16 – FMxPl, 17 – FPldu, 18 – MgPlpolc, 19 – FPlmn, 20 – Fcm, 21 – FRtacan, 22 – Pnlo, 23 – FMtdoan, 24 – FMtriclca, 25 – FMas, 26 – FPoan.

Кодовые обозначения фенотипических признаков соответствуют таковым в таблице 3.1

Проявление фена по каждому признаку на левой и правой сторонах тела кодировали цифрой 1, а отсутствие – 0 (в анализ включены только целые черепа). Затем была проведена многомерная ординация на основе метода главных компонент. Выше мы показали, что такая процедура позволяет исключить многие технические проблемы, осложняющие проведение дискриминантного анализа непосредственно на исходных классификационных данных. В частности, при переходе от исходных признаков к главным компонентам устраняется некоторая «остаточная» слабая скоррелированность признаков (явно коррелирующие признаки исключаются на этапе предварительного анализа), так как происходит ортогонализация компонент. Кроме того, уменьшается их число (редукция) без потери информации, а также становится возможным использование признаков с низкой величиной

Таблица 9.1. Ключ для фенотипирования видов-двойников обыкновенных полевков по итогам дискриминантного анализа внутрииндивидуальных фенетических композиций 26 фенов черепа

Признак (фен)	Коэфф. дискриминантной функции		Корреляция с переменными	Классификационные функции	
	Не стандартизованные	Стандартизованные		<i>Microtus levis</i>	<i>Microtus arvalis</i>
FOran	0.301	0.115	0.074	6.590	5.612
FEtdu	-0.238	-0.096	-0.060	1.661	2.432
FTm(-)	0.822	0.332	0.281	4.253	1.588
FTmacpo	-1.313	-0.295	-0.197	2.518	6.778
FCnif	0.791	0.249	0.012	-2.015	-4.579
FHgdu	0.435	0.193	0.119	3.993	2.582
FHgl	0.277	0.100	-0.105	3.681	2.783
FPmme*	0.769	0.197	0.172	16.912	14.417
FPmmepo*	-1.202	-0.379	-0.356	1.575	5.475
FPmlaan	-1.465	-0.618	-0.287	-1.395	3.358
FPmla	-0.795	-0.266	-0.185	-0.442	2.138
FMxzm	-0.682	-0.341	-0.068	2.089	4.300
FMxzmor	-0.920	-0.426	-0.129	1.690	4.673
FMx	0.666	0.241	0.144	1.434	-0.726
FMxPlan	-0.474	-0.194	-0.149	3.597	5.134
FMxPl	-0.357	-0.155	-0.073	7.615	8.773
FPldu	0.590	0.275	0.236	5.594	3.680
MgPlpolc	0.063	0.011	-0.061	-6.831	-7.036
FPlmn	-0.208	-0.101	-0.132	2.903	3.578
FCm	-1.009	-0.444	-0.291	3.478	6.751
FRtacan	-0.713	-0.294	-0.218	0.973	3.285
Pnlo	0.825	0.139	0.014	46.392	43.716
FMtdoan	-0.825	-0.139	-0.014	-2.758	-0.082
FMtpricla	0.148	0.022	0.019	-1.144	-1.626
FMas	-0.236	-0.115	0.051	3.563	4.329
FRoan	0.347	0.162	0.004	3.469	2.344
Константа	0.144			-43.511	-46.310
Дисперсия	2.3923	2.3923			
Каноническая корреляция	0.84				
Критерий χ^2	192.99				
d.f.	26				
Уровень значимости	p < 0.001				

дисперсии (в тех случаях, когда частота признака близка к 0 или 1). Итоговую матрицу индивидуальных значений главных компонент использовали как основу для проведения дискриминантного анализа.

На первом этапе сравнивали только кариотипированных зверьков из виварных колоний трех видов (рис. 9.2). Хорошо видно, что по индивидуальным композициям фенов, в плоскости первых двух дискриминантных функций каждый из сравниваемых видов занимает совершенно определенную специфическую область морфологического пространства, лишь в некоторой степени пересекаясь с другими. Тем

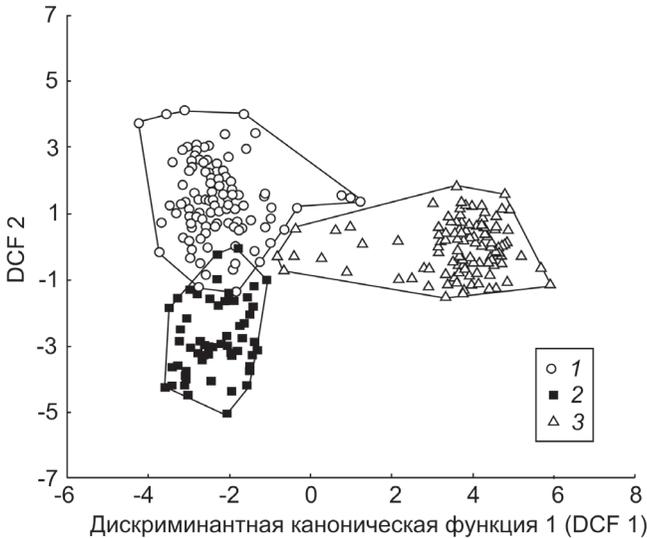


Рис. 9.2. Результаты дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных композиций фенотипических признаков черепа восточноевропейской *M. levis* (1), обыкновенной *M. arvalis* форма «obscurus» (2) и илийской *M. ilaeus* (3) полевков

самым наглядно демонстрируется визуализация эпигенетических ландшафтов сравниваемых форм, в данном случае – видов-двойников и илийской полевки. Вдоль первой дискриминантной оси (64.4% межгрупповой дисперсии) выражены различия между илийской полевкой и обеими «обыкновенными» полевками «в широком смысле», вдоль второй оси (34.6%) проявляется специфика видов-двойников. Доля корректной классификации всех кариотипированных групп в этом случае превысила 95%, т.е. оказалась очень высокой.

Следует заметить, что почти все немногочисленные варианты «ошибочной» диагностики (не индивидуумов, а половинок особей, поскольку единицей наблюдения является половина особи – см. выше) связаны с действием правила родственных отклонений Кренке, т.е. проявлением эпигенетически сходных гомологичных вариантов развития структуры черепа и фенокомпозиций у близких видов. Некоторые состояния признака – фены, характерные для одного вида, могут проявиться на одной из сторон черепа у другого, что приводит к неопределенности классификации. Такие индивидуальные феногенетические сбои структуры антимеров, по-видимому, неизбежны из-за действия правила Кренке и феномена транзитивного полиморфизма Мейена. Если их исключить, то за действительные несовпадения ре-

зультата классификации особи ее реальной видовой принадлежности можно принять только те, которые по итогам дискриминантного анализа были определены как обе «некорректные» половины одной и той же особи. Случаи антимерных совпадений встречались значительно реже, чем несовпадений, поэтому можно полагать, что реальных ошибок классификации было еще меньше.

На следующем этапе к массиву данных по кариотипированным животным из лабораторных колоний (выборка илийской полевки далее не использовалась) добавили природные выборки и провели «обучающий» дискриминантный анализ. Включение в обучающий дискриминантный анализ некаротипированных коллекционных материалов из популяций обыкновенных полевок, обитающих в разных местах Урала, позволило расклассифицировать их и отнести к одному из видов-двойников. Из рис. 9.3 хорошо видно, что все выборки по средним значениям дискриминантной функции разделились на две большие совокупности, маркированные «обучающими» кариотипированными группами, соответственно своей видовой принадлежности, кроме того, размах географической межпопуляционной изменчивости внутри видов не перекрывает уровня межвидовых различий. Дискриминантный анализ объединенного материала по всем популяциям дает тоже высокий уровень точности диагностики видов-двойников (95%).

Таким образом, полученные результаты, позволяют на основе дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных фенетических композиций проводить достаточно надежную групповую диагностику видов-двойников. Тем не менее применение этой технологии, использующей предварительную многомерную ординацию исходных данных методом главных компонент, не позволяет провести определение видовой принадлежности отдельной, произвольно взятой особи и разделить потенциально смешанные выборки двух видов. Эта задача актуальна для зон симпатрии двух видов, в том числе для Уральского и Кавказского регионов. Для проведения индивидуального фенотипирования требуется использовать прямые оценки индивидуальных проявлений желательного меньшего числа фенотипов, имеющих наибольшее диагностическое значение.

Мы выбрали 26 неметрических признаков, корреляция которых с дискриминантной функцией, полученной по главным компонентам, была наиболее высокой и по ним провели дискриминантный анализ исходных признаков (кодировка 0 и 1) кариотипированных выборок обоих видов. Это позволило составить диагностический фенетический «ключ» (табл. 9.1).

Чтобы определить видовую принадлежность отдельно взятой особи, необходимо проклассифицировать ее по указанным 26 призна-

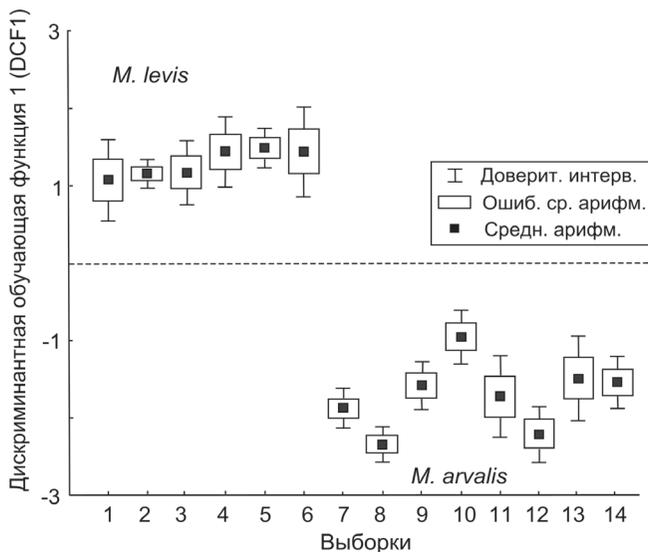


Рис. 9.3. Результаты обучающего дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных фенетических композиций при фенотипировании выборок восточноевропейских (1–6) и обыкновенных (7–14) полевок (кариотипированные выборки: 1–3, 7)

кам, обозначая проявление конкретного фена (с каждой стороны) цифрой 1, а отсутствие – 0, затем умножить их на соответствующие каждому признаку коэффициенты видовых классификационных функций, просуммировать эти произведения по всем признакам, включая значения констант, и сравнить полученные величины. Видовую принадлежность особи можно определить по большему значению одной из альтернативных классификационных функций.

Другой, облегченный, способ диагностики состоит в том, чтобы провести такую же процедуру перемножения и последующего суммирования для нестандартизованных коэффициентов дискриминантной функции (табл. 9.1), а затем сравнить полученное значение с критической величиной полусуммы расстояния между центроидами (средними значениями) обучающих выборок, равной в данном случае 0.5156. Значения функции, превышающие пороговую величину, указывают на принадлежность объекта к восточноевропейской полевке, а не достигающие этого порога – к обыкновенной.

Проверка эффективности диагностического ключа, проведенная на случайно взятых сериях особей (по 10 экз.) из других кариотипированных групп Уральского региона (рис. 9.3, выборки 1 и 8),

подтвердила правильность определения видовой принадлежности всех тестируемых объектов.

Эффективность предложенного регионального ключа для фенотипирования видов-двойников обыкновенной полевки дополнительно протестирована нами на краниологическом материале обыкновенной полевки из географически удаленной горной популяции из Армении. После классификации краниологического материала по 26 ключевым фенам из 17 особей 14 (82.4%) были «фенотипированы» как *Microtus arvalis*, и это подтвердило данные Л.Л. Давтяна (1982). Оставшиеся три особи по значениям дискриминантной и классификационных функций, скорее, носили промежуточный характер и не могли идентифицироваться как типичная *M. levis*, поэтому затруднение с их идентификацией мы склонны объяснить региональными особенностями горной закавказской популяции. Таким образом, фенотипирование на основе ключа, разработанного для уральских симпатрических популяций видов-двойников обыкновенных полевок, даже в географически удаленном закавказском регионе дает обнадеживающие результаты.

Процедура фенотипирования в более широком смысле может иметь не только диагностический, но и эвристический аспект. При изучении структуры фенетического разнообразия близких форм и сопоставлении степени их взаимного сходства-различия фенетический анализ дает объективные морфологические критерии для суждения о ранге наблюдаемых различий и в конечном итоге на основе оценки степени эпигенетической дивергенции, позволяет выявлять уровни таксономической иерархии.

9.3.2. Фенотипирование таксономически спорных форм подрода *Neodon*

Мы также применили метод фенотипирования для изучения эпигенетической дивергенции среднеазиатских горных полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* (подрод *Neodon*) и обоснования обособленности таласской формы арчевой полевки по сравнению с другими формами этой группы. Изучены серии черепов памирских и арчевых полевок из коллекций зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН. Материал представлен выборками из виварных колоний, полученных от животных-основателей из пяти географических точек. Места отлова основателей лабораторных колоний показаны на рис. 9.4. Всего изучено 709 экз. от пяти кариотипированных форм из виварных колоний ИЭРиЖ УрО РАН (основатели привезены с Гиссарского, Туркестанского хребтов, а также с восточного Памира: пос. Чечекты и оз. Каракуль и западного Тянь-Шаня: хр. Таласский Алатау, заповедник «Аксу-Джабаглы»). Ви-

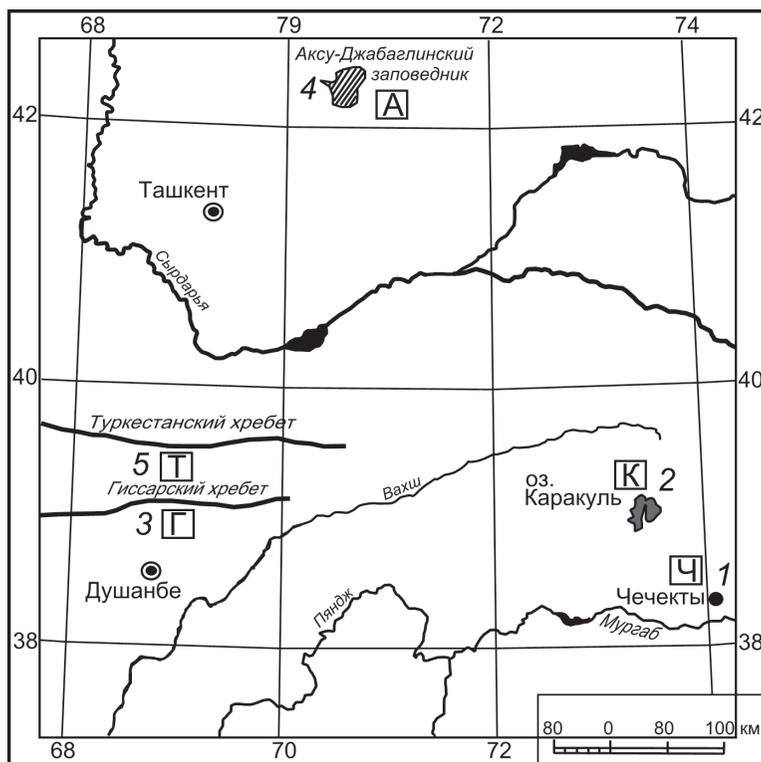


Рис. 9.4. Места отлова основателей лабораторных колоний памирских (Ч, К) и арчевых (Г, Т, А) полевок.

Географические точки: Ч – окрестности пос. Чечекты на Восточном Памире; К – окрестности оз. Каракуль на Восточном Памире; Г – Майхуринское ущелье Гиссарского хребта; Т – Шахристанский перевал Туркестанского хребта; А – заповедник «Аксу-Джабаглы» в Таласском Алатау

варное разведение животных осуществлялось под руководством В.Н. Большакова и А.В. Покровского при участии И.А. Васильевой и И.А. Кузнецовой, а материал был карiotипирован Э.А. Гилевой.

Весь материал исходно был проклассифицирован по 42 фенам неметрических признаков черепа (рис. 9.5). Их латинизированная кодировка приведена в подписи к рисунку и соответствует таковой в табл. 3.1.

Сравнение природной выборки из заповедника «Аксу-Джабаглы» с выборкой из виварной колонии, полученной от зверьков-основателей из этой же популяции, обнаружило невысокую величину дистанции между ними – $MMD = 0.059 \pm 0.005$, которая не превышает эмпирически установленного уровня для межпопуляционных различий

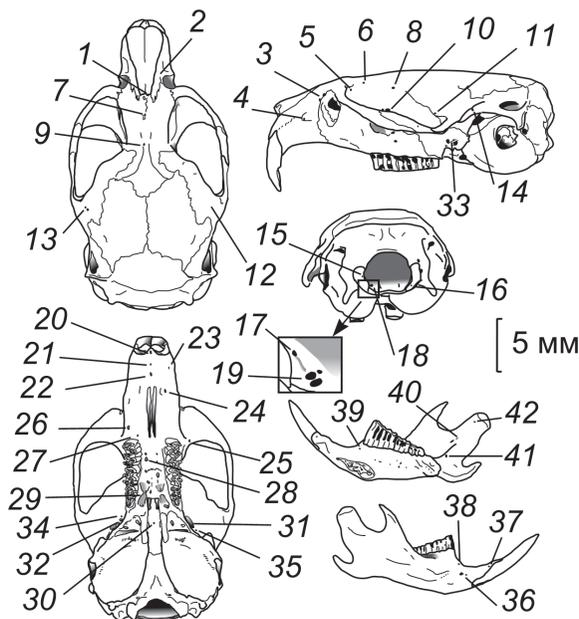


Рис. 9.5. Расположение фенев неметрических признаков (1–42) на черепе арчевой полевки.

Фены: 1 – SuNfcv*, 2 – FPo(-), 3 – FPodu, 4 – FPoan, 5 – FOran, 6 – FFran, 7 – FFrdooan, 8 – FFr, 9 – FFracsu, 10 – FEtdu, 11 – FSqor, 12 – FTm(-), 13 – FTindu, 14 – MeTm, 15 – FCnsu, 16 – FCnif, 17 – FHgla, 18 – FHgsi, 19 – FHgr, 20 – FPmmean*, 21 – FPmme*, 22 – FPmmero*, 23 – FPmlaan, 24 – FPmlapo, 25 – FMxzm, 26 – FMxla, 27 – FMx, 28 – FMxPlan, 29 – MgPlpolc, 30 – FBsme*, 31 – StAsme(-), 32 – StAsla, 33 – StAs, 34 – FRtacan, 35 – FOvacpo, 36 – FMtacan, 37 – FMtpricla, 38 – FMtdooan, 39 – FMtdo, 40 – Fmbacsu, 41 – Fmbat, 42 – Fmbacan (* – небилатеральные признаки)

(Васильев, 2005). Для сравнения: средняя фенетическая дистанция этой виварной выборки от других исходных форм составляет 0.571, что почти на порядок выше. Следовательно, существенного сдвига частот встречаемости фенев при виварном разведении зверьков из природной популяции не наблюдается. Для учета возможного смещения за счет средовых причин мы провели анализ индивидуальных фенетических композиций природной и виварной выборок таласских зверьков методом главных компонент. Оказалось, что различия между ними почти не выражены, и полигоны рассеивания ординат обеих выборок практически полностью трансгрессируют. Это указывает на то, что содержание в условиях вивария существенно не повлияло на эпигенетическую специфику данной формы, и позволяет сравнивать виварные выборки наравне с природными.

Перед выполнением попарного дискриминантного анализа, нацеленного на создание дискриминантных ключей, мы провели предварительную ординацию всех выборок методом главных компонент по всем 42 гомологичным неметрическим признакам черепа. В первую очередь попытались сравнить между собой выборку арчевых полевков из заповедника «Аксу Джабаглы», с одной стороны, и выборки памирских полевков из окрестностей оз. Каракуль и пос. Чечекты, а также арчевых с Гиссарского и Туркестанского хребтов, с другой. Результаты канонического анализа приведены на рис. 9.6. Приходящаяся на первые две канонические переменные дисперсия составляет 90% и позволяет адекватно оценить своеобразие сравниваемых форм. Видно, что таласские арчевые полевки четко отличаются от всех других – полигон рассеивания их ординат смещен на графике влево. В то же время полигоны всех остальных группировок накладываются друг на друга, т.е. эпигенетические различия между ними выражены в значительно меньшей степени, чем между ними и таласской формой.

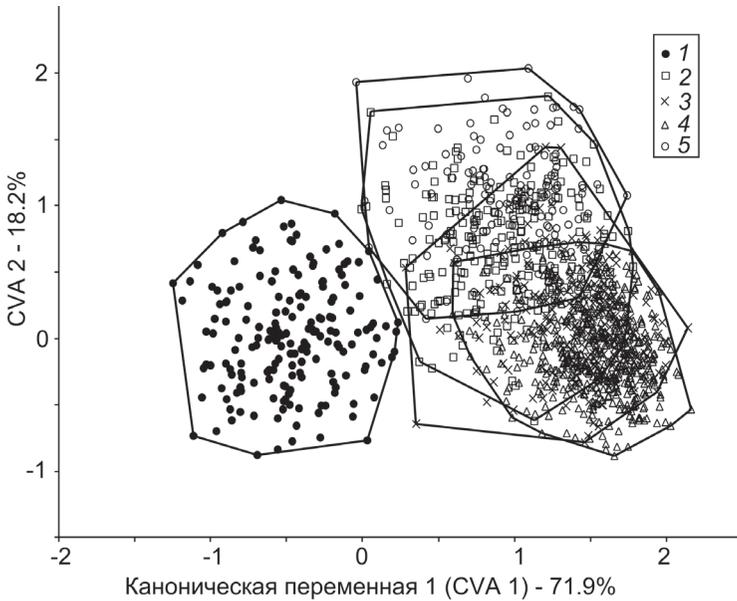


Рис. 9.6. Канонический анализ значений главных компонент индивидуальных фенокомпозиций 42 неметрических признаков черепа у зверьков таласской (1), гиссарской (2), чечектинской (3), каракульской (4) и туркестанской (5) популяций арчевых и памирских полевков

Для соотнесения величины возможных средовых (модификационных) различий с размахом различий между другими формами арчевых и памирских полевков мы провели дискриминантный анализ природной и виварной выборок таласских полевков с выборками памирских каракульских и арчевых туркестанских зверьков. Межгрупповые различия вдоль всех трех дискриминантных осей оказались статистически высоко значимыми (табл. 9.2). По величинам и знакам центроидов выборок видно, что вдоль первой оси наибольшие различия проявляются между таласскими, с одной стороны, и каракульской и туркестанской выборками, с другой. На эти различия приходится более 80% межгрупповой дисперсии. Вдоль второй оси (17% дисперсии) проявляется специфика туркестанской формы по отношению к остальным.

Таблица 9.2. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе индивидуальных композиций 42 фенов таласской виварной (А) и природной (Апр) арчевой полевки, туркестанской арчевой (Т) и каракульской (К) памирской полевков

Форма	Дискриминантная каноническая функция		
	DCF1	DCF2	DCF3
А	5.026993	0.397262	-0.61781
Апр	4.621395	0.904958	1.233503
Т	-0.07594	-2.86871	0.082068
К	-1.87016	0.599445	-0.02685
Собственные числа	7.66753	1.716999	0.179967
Λ-критерий Уилкса	0.0360	0.3119	0.8475
Число степеней свободы	126	82	40
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$
Доля дисперсии, %	80.17	17.95	1.88

Только вдоль третьей дискриминантной функции выявляются различия, обусловленные спецификой природных и виварных популяций в пределах таласской формы, причем доля дисперсии вдоль этой переменной составляет всего около 2%. Несмотря на то, что эти различия статистически значимы, ими, по-видимому, можно пренебречь. Обобщенные расстояния Махаланобиса между природной и виварной выборками из заповедника «Аксу-Джабаглы» невелики: они в 5 раз меньше, чем между каракульской и туркестанской, и на порядок меньше, чем между таласскими зверьками и выборками каракульских и туркестанских (табл. 9.3). Таким образом, предварительный многомерный фенетический анализ показал, что одноименные виварные и природные серии вполне сопоставимы и взаимозаменяемы при сравнении разных географических форм памирских и арчевых полевков по неметрическим признакам.

Таблица 9.3. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) по индивидуальным композициям 42 фенов между сравниваемыми формами арчевых и памирской полевки (все различия статистически достоверны при $p < 0.001$)

Сравниваемые выборки	Апр	Т	К
А – «Аксу-Джабагль» (виварий)	3.87	37.37	48.19
Апр – то же, природа	0	37.81	44.03
Т – Туркестанский хребет		0	15.33
К – окрестности оз. Каракуль			0

При формировании дискриминантного ключа для фенотипирования таласской формы арчевых полевки использовали 21 признак. Для расчетов выбрали равные по объему три исходные выборки таласской, каракульской и туркестанской форм подрода *Neodon* (по 45 экз.). Затем объединили каракульскую и туркестанскую выборки (в последнее время рассматриваемых как представители одного вида – памирской полевки *Microtus juldaschi*) и сравнивали ее с виварной выборкой дифференцированной таласской формы из заповедника «Аксу-Джабагль». Дискриминантная и классификационные функции приведены в табл. 9.4. Подставляя результаты классификации конкретной особи в формулу данного дискриминантного ключа в виде значений 1, если признак имеется, и 0, если он не обнаружен, можно диагностировать ее принадлежность к соответствующему таксону. Для этого нужно умножить подставляемые значения на соответствующие данным признакам коэффициенты классификационной функции, суммировать полученные произведения с учетом знака и вычесть величины констант. В результате расчетов большее значение классификационной функции будет соответствовать правильному решению по определению таксономической принадлежности данной особи.

Эффективность диагностики достаточно высока – на имеющемся у нас материале по природным и виварным сериям правильная дискриминация объектов достигает 100%. Из рис. 9.7 хорошо видно, что гистограммы классов значений дискриминантной функции у сравниваемых таксономических групп практически не перекрываются и даже заметен хиатус между ними. Полученные результаты свидетельствуют о сложном характере таксономических отношений в данной группе полевки и противоречат представлениям о едином виде – памирской полевке. Скорее всего, имеется несколько замещающих друг друга близких форм, крайние из которых, в частности таласская, могут быть самостоятельными видами. Уровень эпигенетической дивергенции между этими формами достаточно высок (Васильев и др., 2000).

Таблица 9.4. Дискриминантный анализ индивидуальных фенетических композиций по 21 неметрическому признаку черепа: ключ для фенотипирования памирских (включая формы «арчевых», относимые к памирской полевке) и таласских полевок

Признак (фен)	Коэффициенты дискриминантной функции		Корреляция дискр. функции с признаками	Классификационные функции	
	Нестандартизованные	Стандартизованные		Таласская форма	Памирские и арчевые
FFr	1.014	0.481	0.13	5.023	-0.175
FEtdu	0.217	0.077	0.01	2.274	1.162
FHgsi	-0.753	-0.337	-0.21	-1.087	2.772
FHglā	0.418	0.147	0.11	0.918	-1.226
Fpmme*	0.488	0.164	0.06	9.886	7.386
Fpmmpo	-0.131	-0.058	-0.03	1.287	1.959
Fpmlaan	-1.026	-0.364	-0.28	-2.524	2.734
Fpmlapo	1.611	0.554	0.43	8.963	0.705
Fmxzmor	-0.267	-0.110	-0.17	6.902	8.269
Fmxla	0.931	0.375	0.24	8.777	4.006
FmxPl	1.005	0.383	0.36	5.048	-0.103
FPldu	0.107	0.053	0.03	3.890	3.344
MgPlpolc	0.290	0.112	0.09	0.688	-0.797
FPlmn	0.617	0.306	0.07	6.931	3.769
FCm(-)	0.126	0.062	0.06	1.685	1.037
FOvасpo-I	-1.556	-0.474	-0.37	-3.763	4.213
FMas	0.140	0.064	0.18	2.628	1.911
FSqor	0.191	0.086	-0.02	0.924	-0.053
FMbacsu	0.754	0.372	0.08	4.811	0.948
FMbacan	-0.264	-0.110	0.01	1.645	2.999
FBsla	-0.125	-0.057	0.00	-0.097	0.541
Константа	-2.844			-23.899	-14.837
Дисперсия	5.7903				
Критерий χ^2 (d.f.)	240.4 (21)				
Уровень значим.	$p < 0.001$				

Полученные результаты указывает на то, что проблема таксономического положения арчевых и памирских полевок не может считаться окончательно решенной. По нашим представлениям, арчевые полевки из заповедника «Аксу-Джабаглы» – таласская форма – приближаются к видовому уровню обособления, характеризуются морфологическим хиатусом от ближайших форм по целому ряду описанных нами ранее систем признаков (Васильева, 2000) и могут быть фенотипированы с точностью до 100%.

9.3.3. Эпигенетическая дивергенция двух форм лемминговидных полевок

В качестве яркого примера неоднозначной ситуации в систематике грызунов может служить род азиатских горных, или скальных, по-

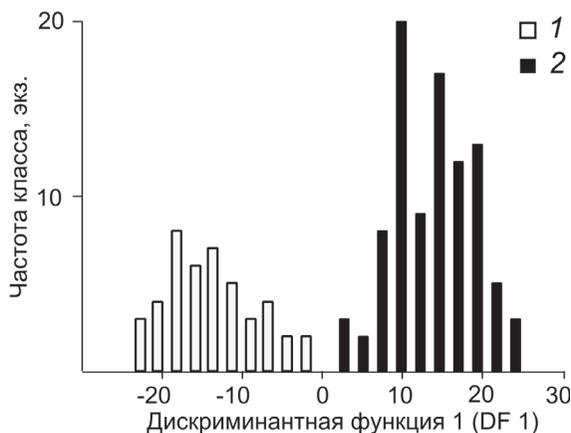


Рис. 9.7. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных композиций феноталасской (1) и объединенных (2) каракульской (памирской) и туркестанской (арчевой) выборок полевок

левок *Alticola* Blanford 1881, состав которого и таксономический ранг входящих в него форм непрерывно пересматриваются. Ревизия номинативного подрода *Alticola* s. str. проведена О.Л. Россоломо с соавт. (Россоломо и др., 1988; Rossolimo, Pavlinov, 1992). Из двух других подродов скальных полевок наименее изучен подрод *Aschizomys* Miller 1898. Его систематическое положение и состав трактуются крайне противоречиво уже на протяжении столетия. В новейших таксономических сводках считается, что подрод включает два аллопатрических вида: *Alticola (Aschizomys) lemminus* – лемминговидная полевка и *A. (Aschizomys) macrotis* (Musser, Carleton, 2005) – большеухая полевка, а также ряд «спорных» форм неясного ранга (Павлинов, 2006). Имеющиеся в нашем распоряжении данные о межпопуляционной изменчивости морфологических и цитогенетических характеристик этих форм позволяют предполагать сложную картину внутривидовой дифференциации как большеухой, так и лемминговидной полевок, что было отражено нами в специальном обзоре (Васильева и др., 2008).

Здесь мы рассмотрим пример фенотипирования двух резко дифференцированных форм лемминговидной полевки из Северной Якутии и Чукотки, который представляет несомненный интерес как случай эвристического использования метода в таксономических целях. Поскольку обе формы лемминговидной полевки различаются по краниометрическим признакам (100% дискриминации североякутских особей и от 80 до 93% – чукотских), по изменчивости морфотипов МЗ (Васильева и др., 2008), а также имеют кариотипические (Vykova et. al., 1978;

Bolshakov et al., 1985) и молекулярно-генетические (Рыбников и др., 1986) различия, то ожидалось, что они будут различны и в фенетическом отношении. Сравнивали природные выборки чукотской (115 экз.) и североякутской (211 экз.) форм лемминговидной полевки. Всего у обеих форм было обнаружено 70 гомологичных фенотипических признаков, из которых 50 были общими, но встречались с разной частотой. Обнаружены и специфичные признаки и их состояния: 5 – у якутской формы и 15 – у чукотской. Из общих признаков встречаются такие, которые в среднем обнаруживаются у 34 изученных нами таксонов Arvicolinae и Cricetinae, а специфичные имеют гомологов в среднем у 17 таксонов. Среди редких и специфичных для якутской формы признаков – Foramen ovale accessorium posterius (FOvap2), который был обнаружен только у *Alticola strelzovi*, а также Fenestra basisphenoidalis (FeBs), общий для плоскочерепной и прометеевой полевок, обыкновенного хомяка и сибирского лемминга, что указывает на анцестральные черты и плезиоморфный характер данной структуры. У чукотской формы таких редких признаков оказалось больше, и среди них обнаружена, например Fissura infraorbitalis (FsIo), которая имеется только у плоскочерепной и серебристой полевок и больше ни у одного из изученных миоморфных таксонов грызунов. Поскольку этот признак типичен только для представителей *Alticola*, он мог бы рассматриваться как апоморфная черта этого рода, однако при изучении небольших серий по беличьим был обнаружен и у *Pteromys volans*. Очевидно, что и он относится к категории транзитивного полиморфизма. Только у чукотской формы обнаружены признаки Foramen ethmoidale accessorium posterius (FEvap) и удвоенное отверстие в основании медиального алисфеноидного столбика (FCm), которые специфичны для представителей изученных нами форм *Aschizomys*, но отсутствуют у североякутской формы.

Дискриминантный анализ встречаемости индивидуальных композиций фенотипов у чукотской и якутской форм лемминговидной полевки был первоначально проведен нами по 70 признакам в программе PAST (Hammer et. al., 2001), позволяющей работать с большим числом признаков и объектов. Расположение краниальных неметрических признаков, которые использовались для сравнения разных видовых и внутривидовых форм *Aschizomys* (Васильева и др., 2008) приведены на рис. 9.8.

Затем была найдена минимальная композиция из 20 фенотипов, позволяющая фенотипировать особей обеих форм лемминговидной полевки с точностью 100% (рис. 9.9.). Данная композиция признаков и дискриминантный ключ в виде классификационных функций приведены в табл. 9.5. Надежность диагностики особей разных форм оказалась очень высокой даже по сочетанию из 20 фенотипических признаков черепа. Из таблицы видно, что каноническая корреляция

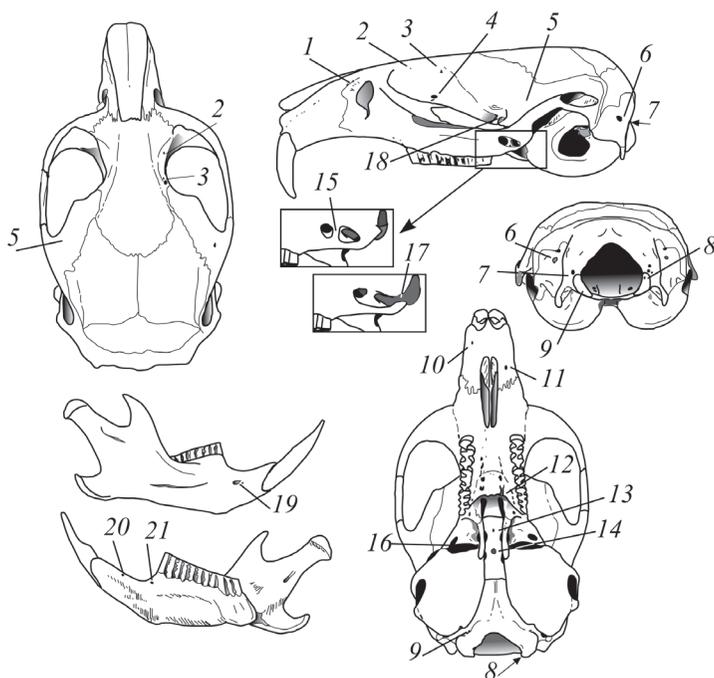


Рис. 9.8. Схема расположения фенов неметрических признаков (1–21) на черепе лемминговидной полевки *Alticola lemminus* (чукотская форма из окрестностей г. Певек).

Фены: 1 – FPodu, 2 – FFrn, 3 – FFr, 4 – FEtd, 5 – FIm(-), 6 – FeMs, 7 – FFOcsi, 8 – FCnsu, 9 – FHgsi, 10 – FPmlaan, 11 – FPmla, 12 – MgPlpolc, 13 – FBsme*, 14 – FeBs*, 15 – StAsla, 16 – TbAsoe(-), 17 – LmPtla(-), 18 – PnIo, 19 – FMtacan, 20 – FMtdoan, 21 – FMtlg; * – небилатеральные признаки

близка к 1, т.е. ординаты всех объектов сжимаются в «тонкий жгут» вдоль дискриминантной функции. Неожиданно большой оказалась и межгрупповая дисперсия, превышающая для 20 признаков значение 10. Все это указывает на очень высокий уровень эпигенетической дивергенции данных форм, что хорошо согласуется с приведенными выше нашими собственными и литературными данными.

В дальнейшем интересно было бы уточнить статус североякутских полевок, которые по морфологическим признакам резко дифференцированы от всех других форм *Aschizomys* и предположительно достигли видового уровня обособления. Примечательно, что эта форма обладает целым рядом морфологических структур, например в области алисфеноида, которые являются гомологами признаков, обнаруженных у относительно древних таксонов подсемейства *Cricetinae*, а также прометеевой полевки, но не встречены у других арвиколин.

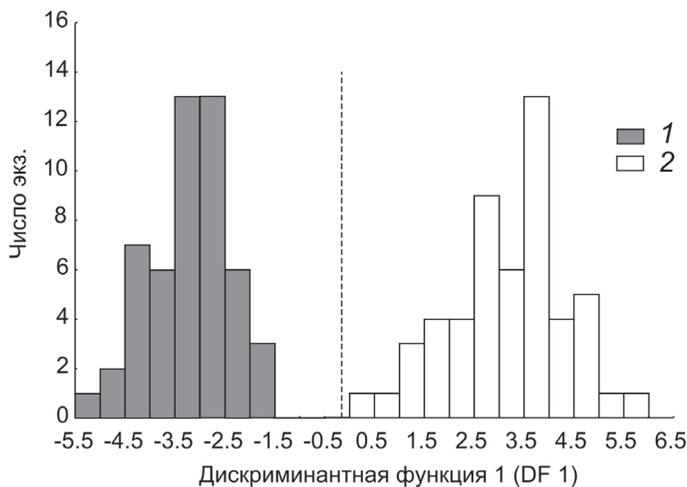


Рис. 9.9. Гистограммы распределения дискриминантной функции (DF 1) для выборки чукотской (1) и якутской (2) дифференцированных форм *Alticola (Aschizotus) lemmingus*. Штриховая линия – ключевое пороговое значение дискриминантной функции для различения особей сравниваемых форм при классификации

В заключение отметим, что к числу несомненных достоинств рассмотренной процедуры фенотипирования можно отнести возможность привлекать музейные коллекции и реабилитировать полученные ранее сведения по распространению, биологии и экологии видов-двойников и других спорных форм, в значительной степени обесцененные из-за неопределенности их таксономической привязки. Большое число гомологичных неметрических признаков позволяет применять для их сравнительного анализа многомерные статистические методы, что повышает разрешающую способность морфологических критериев, необходимую для корректной диагностики, и обеспечивает их «наглядность» через визуализацию групповых эпигенетических ландшафтов. И наконец, сравнение близких форм в едином морфологическом пространстве может давать эвристический эффект, позволяя выявлять обособленные группы, «выбивающиеся из общего контекста». Фенотипирование дает объективные критерии для решения таксономических проблем в спорных ситуациях, как это наблюдалось, в частности, при сравнении таласской формы арчевой полевки с другими представителями памирских и арчевых полевок, а также в случае сравнения чукотской и североякутской лемминговидных полевок, и обеспечивает высокий уровень индивидуальной таксономической диагностики.

Таблица 9.5. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций по 20 неметрическим признакам черепа: ключ для фенотипирования двух форм лемминговидных полевков

Признак (фен)	Коэффициенты дискриминантной функции		Корреляция дискрим. функции с признаками	Классификационные функции	
	Нестандартизованные	Стандартизованные		Якутская форма	Чукотская форма
FFran	-1.048	-0.397	-0.12	-4.848	1.879
FFr	0.882	0.322	-0.02	12.193	6.531
FEtan	-1.706	-0.588	-0.08	-5.557	5.390
MeTm	1.209	0.349	0.09	15.280	7.522
MeTmdu	0.889	0.210	0.00	6.591	0.884
FHgsi	-0.642	-0.222	-0.13	7.802	11.922
FHgtr	-1.358	-0.320	-0.03	-11.238	-2.526
FHgla	0.791	0.355	0.01	7.851	2.778
Fpmmepo	-1.479	-0.349	-0.03	-9.286	0.207
Fpmlaan	1.089	0.433	0.21	7.511	0.523
Fpmla	0.973	0.343	0.04	4.619	-1.622
Fpplmn	0.814	0.356	-0.03	8.574	3.351
StAsla	2.804	0.750	0.49	23.247	5.253
FCm	-1.680	-0.628	-0.28	-0.107	10.675
FOvacsu	-0.795	-0.284	-0.07	-1.214	3.888
FMtPric	1.431	0.608	0.13	9.695	0.514
Fpoan(-)	-0.769	-0.297	0.05	-3.844	1.088
Fpodu	0.605	0.254	0.08	2.132	-1.753
FeMs	-1.217	-0.495	-0.16	-3.718	4.093
Fipme	-0.852	-0.378	-0.02	-2.715	2.754
Константа	-1.8069			-33.463	-22.087
Дисперсия	10.4974				
Каноническая корреляция	0.955				
Критерий χ^2 (d.f.)	222.2 (20)				
Уровень значим.	$p < 0.001$				

ГЛАВА 10. МЕРОНОМИЯ, СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЕНЕТИКА И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ГРЫЗУНОВ: ОТ ПОДВИДОВ ДО ПОДСЕМЕЙСТВ

*«Наши формализации исправляют
наши интуиции, в то время как наши
интуиции формируют наши
формализации»*

Дж. Майхилл

Возможность фенетико-мерономической оценки уровня эпигенетической дивергенции внутривидовых форм и спорных в таксономическом отношении близких таксонов, включая виды-двойники, была показана нами в предыдущих главах. В этой связи возникает вопрос об использовании данного подхода при сопоставлении таксонов более высоких таксономических рангов: разных подродов, родов, триб и подсемейств. Напомним, что в главе 3 описан пример такого использования материалов Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963) по сравнению частот встречаемости гомологичных неметрических признаков скелета грызунов при сопоставлении таксонов высокого ранга, принадлежащих разным семействам и даже подотрядам (см. рис. 3.30).

Исходя из мерономических представлений о мейеновском транзитивном полиморфизме, реальность существования высших таксонов как «природных тел» для нас кажется самоочевидной. Однако высшие таксоны не представляют собой простую сумму видов, их эмерджентность исторически возникает при эволюционно-экологическом взаимодействии близкородственных таксонов. Согласно концепции реальности высших таксонов В.В. Черных (1986, с. 5): «Если совокупность родственных видов трактовать как сумму, то нельзя не признать, что подобная операция суммирования видов или «конкретных видообразований» является до такой степени условной, а ее результаты настолько лишены объективного содержания, что полученный таким образом высший таксон, несомненно, следует считать искусственной (абстрактной) единицей».

Действительно, можно полагать, что высший таксон как естественно возникший ансамбль видов (термин В.В. Черных) является не суммой, а сложной, исторически взаимовложенной системой изначально близкородственных и экологически взаимодействующих форм, сохраняющих общие элементы морфогенетических корреляций и определенных ценотических взаимодействий и после длительной эволюционной дивергенции. Регулятивная роль ценозов в сохранении состава и

структурно-функциональных особенностей формирующих его видов в эволюции неоднократно подчеркивалась В.В. Жерихиным (1991, 2003). Мы полагаем, что в основе инерционных свойств этой надвидовой системы, с одной стороны, лежит консервативность эпигенетической системы, регулирующей морфопроецесс в онтогенезе каждого вида, а с другой – система исторически складывающихся ценологических взаимодействий на уровне экологических гильдий, ассамблей и таксоценов, консервативно удерживающих необходимые для сообщества свойства каждого ценологического вида-компонента. Проблема целостности высших таксонов чрезвычайно интересна и считается ключевой для понимания реальности макроэволюционных явлений, однако требует специального тщательного рассмотрения, поэтому мы лишь кратко остановимся на ней при анализе эпигенетической дивергенции надвидовых таксонов.

Существует ли верхний допустимый популяционно-мерономический предел оценки меры эпигенетической дивергенции для высших таксонов? Ответ на этот вопрос нами пока не получен, однако фенетический анализ надвидовых таксонов по данным из работы Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963) позволяет нам предполагать возможность применения данного подхода, по крайней мере, до уровня подотрядов. Этот предел, по видимому, ограничивается лишь возможностями практической гомологизации неметрических признаков скелета и их состояний. При сравнении между собой форм, принадлежащих различным таксонам высшего ранга, возникают серьезные затруднения в прослеживании архитектурных гомотипий морфологических структур, или гомологий в понимании В.Н. Беклемишева (1994) и Ю.В. Мамкаева (2001). Однако в нашем случае с учетом проявлений внутрииндивидуальной изменчивости правильнее говорить об антимерной архитектурной гомотипии. Развиваемый нами подход позволяет осуществить поиск архетипических структур, используя групповой (популяционный) внутрииндивидуальный анализ антимеров, метамеров и других гомотипических серий и рядов.

10.1. ФЕНЕТИКО-МЕРОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ ФОРМ ГРЫЗУНОВ РАЗНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ РАНГОВ

Для решения поставленных выше вопросов нами была проведена классификация 46 внутривидовых форм и видов, принадлежащих к двум подсемействам Arvicolinae и Cricetinae в соответствии с систематикой грызунов, предложенной И.Я. Павлиновым (2006). Сравнили таксоны разных уровней таксономической иерархии от подвидов до разных подсемейств. Из представителей подсемейства Arvicolinae изучены 8 известных подродов рода *Microtus*: *Microtus*, *Sumeriomys*,

Alexandromys, *Pallasiinus*, *Terricola*, *Stenocranius*, *Mynomes*, *Neodon*, а также три подрода в составе рода *Alticola*: *Alticola*, *Aschizomys*, *Platycranius* и два из рода *Clethrionomys*: *Clethrionomys* и *Craseomys*. Поскольку в большинстве русскоязычных и многих иностранных публикаций по-прежнему используется родовое и подродовое название *Clethrionomys*, а не *Myodes*, мы также предпочли прежнее название. Это во многом обусловлено тем, что при аббревиации и записи родового названия *Myodes* может возникать путаница с родом *Microtus*.

Изучали выборки *Chionomys gud* и *Ch. roberti* как представителей рода *Chionomys*, который ранее принимался в качестве подрода *Microtus*. В качестве самостоятельного рода мы рассматриваем и *Lasiopodomys* (изучена выборка *L. brandti*), который до сравнительно недавнего времени вместе с современными представителями *Neodon* входил в подрод *Phaiomys* рода *Microtus*.

Для того чтобы полнее представить разнообразие таксонов Arvicolinae были исследованы также выборки видов, относящихся к родам *Arvicola*, *Lagurus*, *Dicrostonyx*, *Ondatra*, *Lemmus*, *Myopus*, *Prometheomys* и *Ellobius*, представляющих все трибы, выделяемые в современной системе, предложенной И.Я. Павлиновым (2006). Параллельно анализировали и другие системы иерархии таксонов, включая предложенные С.И. Огневым (1950), И.М. Грозовым (Громов, Поляков, 1977) и другими авторами (Kretzoi, 1955; Hooper, Hart, 1962; Chaline, 1975, 1999; Поздняков, 2008). В качестве внешних групп для оценки масштаба эпигенетических различий между подсемействами были изучены три вида хомяков, представляющих три разных рода в пределах подсемейства Cricetinae: *Cricetus*, *Cricetulus* и *Mesocricetus*.

Все выборки были приблизительно равны в численном отношении, за исключением сравнительно крупных выборок видов-двойников *Microtus levis* (= *rossiaemeridionalis*) и *M. arvalis* (*obscurus*), объемы которых превышали средний уровень. Напротив, выборки двух видов полевок – *Microtus pennsylvanicus* и *Clethrionomys gapperi*, обитающих на американском континенте в Новом Свете, были относительно небольшими по величине.

Частоты встречаемости фенотипов всех изученных таксонов приведены в сводной табл. 10.1 (см. Приложение), где также указаны объемы выборок.

10.1.1. Корреляционный анализ эпигенетических связей между таксонами

Методы корреляционного анализа широко используются в современных морфологических исследованиях (Ростова, 2002). Специально для 45 сравниваемых форм нами были вычислены и изучены 990 пар

коэффициентов корреляции Пирсона по частотам встречаемости 107 фенотипических признаков черепа, которые позволяют количественно оценить реальность иерархии отношений рассмотренных таксонов разного ранга. С другой стороны, это дает возможность определить уровни эпигенетической дивергенции таксономических групп, опираясь на согласованность (скоррелированность) проявления у них фенотипов.

При сравнении форм разного уровня дивергенции выявлено закономерное уменьшение коэффициентов корреляций по частотам неметрических признаков с повышением ранга сравниваемых таксонов (рис. 10.1). У внутривидовых форм полевки экономки (подвиды *M. oeconomus oeconomus* и *M. o. uralensis*) наблюдается эллипс рассеивания точек, плотно сгруппированных вдоль диагонали. У видов-двойников – обыкновенной и восточноевропейской полевок – корреляция несколько меньше и наблюдаются случаи отсутствия отдельных признаков у одного и наличия у другого. В случае сравнения видов разных подродов из одного рода (*Neodon* и *Alexandromys*) число таких несовпадений признаков возрастает, а коэффициент корреляции снижается и достигает величины $r = 0.66$. Сопоставление двух видов разных родов, относящихся к одной трибе (*Arvicola* и *Microtus*), демонстрирует дальнейшее закономерное снижение скоррелированности проявления частот признаков – границы эллипса рассеивания их координат становятся размытыми. У обеих форм: водяной и кустарниковой полевок – наблюдаются случаи фиксации альтернативных состояний признаков. Представители разных триб одного подсемейства Arvicolinae (полевки Роберта из трибы Arvicolini и прометеевой полевки из трибы Prometheomyini) настолько различаются по частотам фенотипических признаков, что коэффициент корреляции резко уменьшается и оказывается статистически незначимым.

Крайне низка корреляция при сравнении видов, относящихся к разным подсемействам – Arvicolinae и Cricetinae (см. рис. 10.1). Видно, что большинство альтернативных состояний признаков у сравниваемых видов либо фиксированы, что выражается в размещении их координат на одной из осей, либо их координаты «прижаты» к одной из осей, т.е. имеют противоположную полярность, а их вариация не согласуется у сравниваемых видов. При сравнении сирийского хомяка и закаспийской полевки коэффициент корреляции статистически не отличается от нуля (рис. 10.1), а его величина практически близка к нулю ($r = 0.06$).

Все три изученных вида хомяков при сопоставлении их с полевыми имеют средние величины коэффициентов корреляции – от 0.17 до 0.27 (абсолютные значения коэффициентов при этом колеблются от 0.03 до 0.46). У сирийского хомяка – *Mesocricetus auratus*, который в наибольшей степени отличается от полевок в 29 случаях из 44 (65%

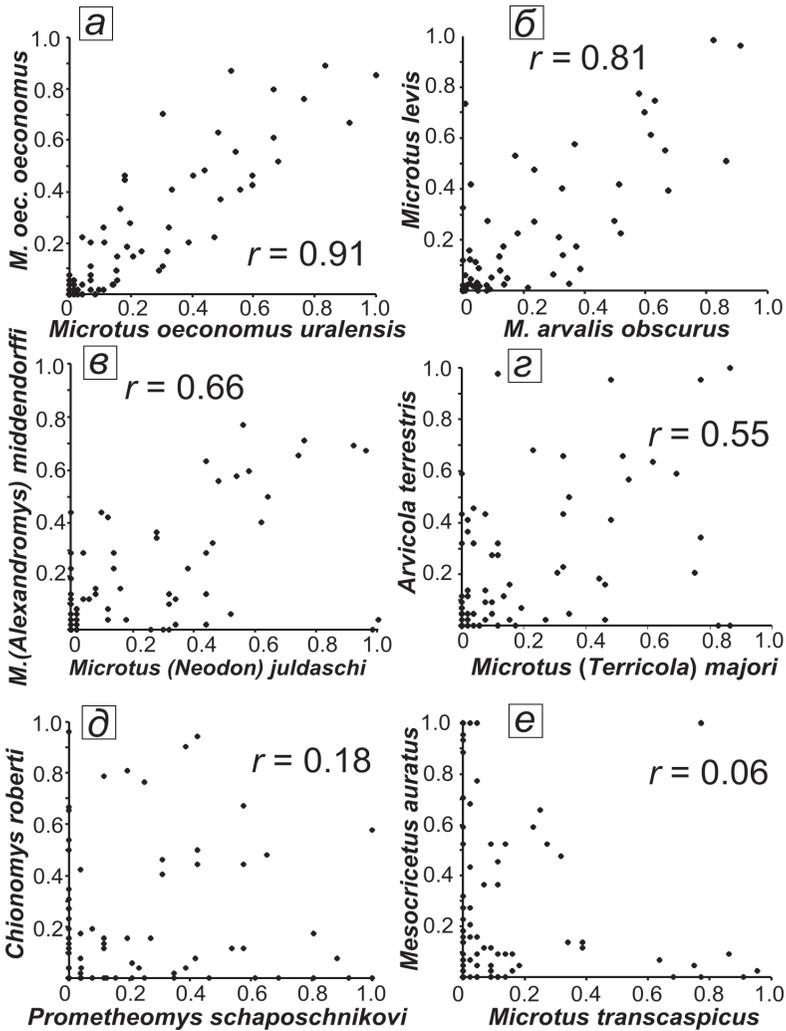


Рис. 10.1. Примеры сравнения пар форм разного уровня дивергенции по частотам фенотипических признаков:

- а) внутривидовые формы; б) виды-двойники; в) виды разных подродов; г) виды разных родов из одной трибы; д) представители разных триб одного подсемейства; е) виды разных подсемейств (r – коэффициенты корреляции Пирсона)

пар сравнения) наблюдаются значения коэффициентов корреляции, статистически недостоверно отличающиеся от нуля. У обыкновенного хомяка – *Cricetus cricetus* – встречено 23 незначимых коэффициента

(52.3%), а у серого хомячка – *Cricetulus migratorius* – 9 (20.5%). Это косвенно указывает на то, что в эпигенетическом отношении данные виды формируют градиент сходства с полевками. Наиболее близким к полевкам оказывается серый хомячок, а самым удаленным – сирийский хомяк. Своеобразие *Mesocricetus* хорошо согласуется с результатами РСР-сравнения на основе нуклеотидной последовательности митохондриальной ДНК (Лебедев и др., 2003).

Таким образом, проведенный анализ показал, что по мере возрастания иерархического ранга сравниваемых таксонов: от подвидового уровня до разных подсемейств, корреляция частот фенотипических признаков между таксонами закономерно снижается, отражая уровень их эпигенетической дивергенции. Реальность (эммерджентность) самих макротаксонов: подродов, родов, триб и подсемейств, проявляется в том, что внутри представителей каждого такого таксона величина средней скоррелированности признаков выше, чем при сравнении представителей разных таксонов одного уровня. Целостность и реальность существования таксонов высокого ранга (подродов, родов и триб) обусловлена, по-видимому, общим происхождением их эпигенетической системы. Поэтому корреляционный анализ частот фенотипических признаков разных таксонов позволяет отслеживать уровни их иерархических (эпигенетических) отношений, хотя и достаточно грубо.

Максимально коррелируют частоты признаков у внутривидовых форм: дифференцированных популяций и подвидов. Даже при сравнении таких сильно дифференцированных форм, как южный и северный подвиды узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis* и *M. gregalis major*), корреляция паттерна признаков достигает высокой величины: $r = 0.83$. Необходимо отметить, что величины коэффициентов корреляции для этого нижнего уровня таксономической иерархии удивительно сходны и варьируют в очень узком диапазоне (0.83 – 0.91). Это свидетельствует о существовании единой эпигенетической системы формирования гомологических структур черепа у внутривидовых форм, которая имеет во многом совпадающую расстановку эпигенетических порогов, ограничивающих проявление фенотипических признаков, и организована сходным образом.

Интересно, что при сравнении двух спорных в таксономическом отношении форм: большеухой полевки (*Alticola macrotis*) и полевки Фетисова (*Alticola fetisovi*), корреляция между ними по частотам неметрических признаков оказывается такой же, как и при сравнении упомянутых выше подвидов узкочерепной полевки (соответственно $r = 0.83$). В то же время виды-двойники (*M. arvalis* и *M. levis*) коррелируют по частотам фенотипических признаков приблизительно на этом же уровне ($r = 0.81$). Возможно, коэффициенты корреляции ниже «0.80» могут служить

ориентиром в том, что данные формы в эпигенетическом отношении различны, и не исключена их видовая самостоятельность.

Рассмотрим еще два случая сравнения спорных в таксономическом отношении форм. При сопоставлении памирской полевки с арчевой полевкой с Туркестанского хребта коэффициент корреляции был выше «0.80»: $r = 0.88$, т.е. по уровню сопряженности проявления частот фенотипов обе формы могут рассматриваться как внутривидовые, что хорошо согласуется с полученными ранее в лаборатории В.Н. Большакова данными по их гибридизации, кариотипированию и морфометрии (Покровский, Большаков, 1979; Большаков и др., 1982б; Гилева и др., 1982) и нашими данными по фенотипированию (см. главу 9). Однако при сопоставлении этих форм с арчевой полевкой из заповедника «Аксу-Джабаглы» оказалось, что в обоих случаях коэффициенты корреляции частот фенотипов равны: $r = 0.71$. Данное значение ниже установленного нами эмпирического порогового уровня «0.80», что также согласуется с предположением, высказанным в предыдущей главе, о видовой самостоятельности таласской формы. С этим согласуются и результаты гибридизации трех форм (самцы гибридов F1 были стерильными), а также цитогенетические материалы (Большаков и др., 1982б; Гилева и др., 1982). Поэтому в дальнейшем мы относились к форме арчевой полевки из заповедника «Аксу-Джабаглы» как к самостоятельному виду – таласской полевке (*nomen nudum*). Дальнейший анализ покажет, насколько справедлива наша точка зрения.

При сравнении спорных в таксономическом отношении форм якутской и чукотской форм лемминговидной полевки коэффициент корреляции частот их фенотипов оказался равным: $r = 0.77$, т.е. имел близкое к пограничному допороговое значение. И в этом случае можно было предположить видовую самостоятельность якутской и чукотской форм, считающихся внутривидовыми. Как показал наш анализ (см. главу 9), имеются достаточно веские основания считать, что якутская форма приближается к уровню видового обособления.

Исходя из средних значений коэффициентов корреляции, вычисленных по частотам фенотипов для таксонов подродового и родового рангов, уровни их эпигенетической конкордантности близки по величине, но внутри родов средняя скоррелированность частот фенотипов несколько выше по сравнению с видами разных родов. Важно отметить еще одно обстоятельство. В пределах больших родов, изобилующих подродами, например у *Microtus* и *Alticola*, средняя межвидовая скоррелированность частот фенотипов приблизительно одинакова и составляет $r = 0.64$ и $r = 0.69$ соответственно. В то же время в достаточно однородной группе видов, где до сих пор дискутируется выделение двух подродов: *Clethrionomys* и *Craseomys*, усредненный коэффициент корреляции заметно выше: $r =$

0.77. Средний коэффициент корреляции для *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus* с остальными представителями рода составляет 0.76, т.е. не выбивается из общего ряда значений, а следовательно, выделение подрода *Craseomys*, по нашим оценкам, не представляется достаточно надежным. Примечательно, что американская лесная полевка *Clethrionomys gapperi*, обитающая в Новом Свете, также высоко скоррелирована по частотам фенотипов с остальными представителями рода, т.е. близка к ним в эпигенетическом отношении.

Удивительно то, что иерархия, обнаруженная нами по частотам фенотипов и их межвидовой скоррелированности, которую можно отождествить в известной мере с иерархией сходства эпигенетических систем данных таксонов, достаточно хорошо согласуется с принятой в настоящее время системой таксонов родового и подродового уровней (Павлинов, 2006). Однако имеются и некоторые несовпадения, главным образом в иерархии триб, что позволяет получить на основе наших косвенных эпигенетических оценок дополнительные сведения, важные для принятия в дальнейшем систематиками макротаксономических решений.

В первую очередь обращает на себя внимание особое место, которое занимают род слепушонок *Ellobius* и триба *Ellobiusini* (Павлинов, 2006). Усредненный коэффициент корреляции частот фенотипов *Ellobius talpinus* с тремя изученными видами хомячков составил $r = 0.126$ (все три входящих в него исходных коэффициента недостоверно отличаются от нуля). С другой стороны, аналогичный усредненный коэффициент корреляции слепушонки с видами полевок был равен $r = 0.275$ (для расчета использовали 40 исходных коэффициентов корреляции, из которых 3 оказались незначимо отличающимися от нуля). Отсюда следуют два предварительных вывода: во-первых, можно заключить, что данный таксон занимает особое положение, отличаясь и от хомячков, и от полевок; во-вторых, он все же несколько ближе к полевок, чем к хомячкам. Поэтому наши материалы не подтверждают решение И.М. Громова (Громов, Ербаева, 1995) об отнесении слепушонок *Ellobius* к *Cricetinae*. Более вероятным представляется решение рассматривать эту группу в составе подсемейства *Arvicolinae* в качестве особой трибы *Ellobiusini*, как это и принято в последней сводке И.Я. Павлинова (2006).

Следует напомнить, что ранее С.И. Огнев (1950) рассматривал слепушонок в составе подсемейства *Microtinae* (ныне *Arvicolinae*) в качестве особого надрода *Ellobii*, представленного единственным родом *Ellobius*. Отметим в этой связи, что усредненный коэффициент корреляции между видами подсемейств *Arvicolinae* и *Cricetinae* составил $r = 0.229$, а между представителями четырех разных триб подсе-

мейства Arvicolinae, выделенных И.Я. Павлиновым, $r = 0.357$. Поэтому величину коэффициента корреляции $r = 0.275$, полученного при сопоставлении слепушонки с представителями Arvicolinae, можно считать пограничной между уровнями трибы и подсемейства. Таким образом, полученные нами результаты могли бы послужить косвенным основанием даже для принятия решения о повышении ранга таксона слепушонок до уровня подсемейства Ellobiinae, как это в свое время было сделано М. Крецоем (Kretzoi, 1955).

Другой спорный момент касается положения рода *Lagurus* и его включения И.Я. Павлиновым (2006) в трибу Prometheomyini. Судя по величине усредненного коэффициента корреляции, вычисленного при сравнении *Lagurus lagurus* с изученными нами представителями трибы Arvicolini ($r = 0.470$) и трибы Prometheomyini ($r = 0.457$), положение *Lagurus* промежуточно между этими трибами и строго не определено. Поэтому наши данные, скорее, согласуются с представлениями М. Крецоя (Kretzoi, 1955) и И.М. Громова (Громов, Поляков, 1977) о выделении этого таксона в самостоятельную трибу Lagurini. Возможно также, что пеструшки несколько ближе к трибе Arvicolini, среди представителей которых оказываются наиболее близкими к видам подрода *Neodon* и рода *Lasiopodomys*: коэффициенты корреляции с ними по частотам фонов сравнительно высоки ($r = 0.584$ и $r = 0.676$ соответственно). Напомним, что ранее Хупер и Харт (Hooper, Hart, 1962) относили *Lagurus* к Microtini (практически к современной Arvicolini). Наши данные не противоречат и этому решению, следовательно, вопрос о таксономическом ранге пеструшек по-прежнему остается спорным, хотя больше оснований имеется для рассмотрения пеструшек в качестве самостоятельной трибы Lagurini (Громов, Поляков, 1977). А.А. Поздняков (2008) по структуре костного неба полагает возможным включить пеструшек в трибу Arvicolini в качестве подтрибы Lagurina.

Спорно также включение *Ondatra zibethicus* в трибу Arvicolini (Павлинов, 2006). Используя усредненные коэффициенты корреляции между ондатрой и изученными нами представителями двух триб – Arvicolini и Prometheomyini ($r = 0.434$ и $r = 0.532$ соответственно), можно заключить, что наши данные не поддерживают решения о включении рода *Ondatra* в состав Arvicolini. Формально он оказывается даже несколько ближе к Prometheomyini, рассматриваемой по И.Я. Павлинову. Поэтому наиболее оправданно рассматривать этот таксон также в ранге самостоятельной трибы Ondatrini, как считали многие авторы (Kretzoi, 1955; Hooper, Hart, 1962; Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Поздняков, 2008).

Корреляционный анализ мало нагляден, и для иллюстрации обоснованности предложенных нами выше решений представляется более

эффективным использовать методы многомерной ординации таксонов по частотам встречаемости фенов, что возможно, например, на основе факторного анализа, методов многомерного неметрического шкалирования, главных координат, а также главных компонент (см. главы 6 и 9). Рассмотрим для решения этой задачи использование метода главных компонент.

10.1.2. Многомерная ординация таксонов методом главных компонент

Поскольку метод главных компонент основан в первую очередь на корреляционном анализе, тем самым с его помощью фактически будет произведена визуализация таксономических отношений с учетом взаимной скоррелированности сравниваемых таксонов по частотам встречаемости фенов, т.е. по степени сопряженности их эпигенетических систем. Оконтуривая взаимное расположение координат видов, относящихся к соответствующим родам и трибам, можно оценить относительную близость таксонов и выявить иерархию их эпигенетического сходства, что, в свою очередь, может способствовать лучшему пониманию таксономических отношений в изученных группах грызунов. При этом важно подчеркнуть еще одно обстоятельство, позволяющее опираться на результаты фенетико-мерономического анализа таксономических групп.

Следует учитывать, что в процессе фенетико-мерономического анализа на черепе «сканируется» более 100 различных гомологичных признаков-меронов и отмечается проявление их возможных альтернативных состояний – фенов. Поэтому большая часть поверхности черепа, а также нижние челюсти зверьков оказываются достаточно плотно «покрыты» точками наблюдения и классификации. Значительное число взятых нами гомологичных состояний признаков (фенов) позволяет при многомерной ординации выборок выявить наиболее общие тенденции их разнообразия и оценить естественную иерархию отношений между таксонами (см. главы 1–3). По этой причине при межгрупповом сравнении частот встречаемости фенов на первые главные компоненты приходятся наибольшие мерономические различия между наиболее эпигенетически дивергировавшими таксонами, т.е. теми, которым присваивается наиболее высокий иерархический ранг. По мере возрастания номеров главных компонент иерархический ранг выделяющихся таксономических групп снижается вплоть до внутривидовых группировок.

Рассмотрим сначала вариант многомерной ординации таксонов по частотам встречаемости фенов наиболее варьирующих 46 неметрических признаков, выбранных из 107 исходных при их ранжировании

по величине дисперсий. Анализ главных компонент по частотам встречаемости фенов проводили по всем изученным видам и внутривидовым формам. При этом исходно мы опирались на современную систематику изученных таксонов грызунов по И.Я. Павлинову (2006). Всего выделили 16 первых главных компонент с учетом критерия Джоллифа (Jolliffe, 1986), объясняющих 87% общей дисперсии. На первые три из них приходится почти половина дисперсии – 43.7%. Поэтому представляет интерес рассмотреть результаты ординации таксонов для первых трех главных компонент.

Вдоль первой главной компоненты (19.55% общей дисперсии) наблюдаются различия (рис. 10.2), которые отражают эпигенетическое своеобразие подсемейств *Cricetinae* (справа на графике) и *Arvicolinae* (слева). Неравенство величин дисперсий первых главных компонент в свою очередь косвенно указывает на существование естественной иерархии сходств изученного набора таксономических групп.

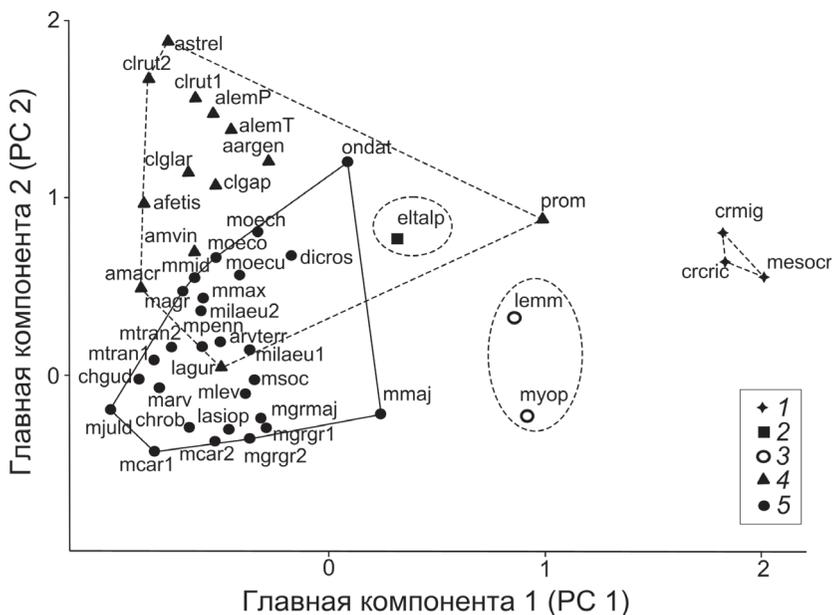


Рис. 10.2. Многомерная ординация таксонов по частотам встречаемости фенов 46 наиболее варьирующих неметрических признаков черепа в пространстве первой и второй главных компонент с учетом структуры и состава триб, выделенных И.Я. Павлиновым (2006).

1 – три вида *Cricetinae*; 2-5 – трибы *Arvicolinae*: 2 – *Ellobiusini*, 3 – *Lemmini*, 4 – *Prometheomyini*, 5 – *Arvicolini*; представители разных триб околонуены разными типами линий; расшифровка условных названий таксонов см. в табл. 3.2 (Приложение)

Поскольку на рис. 10.2 ооконтурены координаты таксонов, относящиеся по И.Я. Павлинову к разным трибам, то хорошо заметно, что в пространстве первых двух главных компонент полигоны, принадлежащие трибам Arvicolini и Prometheomyini, накладываются друг на друга. Аналогичная картина наблюдается и в плоскости первой и третьей компонент. Это, скорее всего, означает, что данное выделение триб искусственно и они в значительной мере сборные, что отмечает и сам автор (Павлинов, 2006).

Используя данные, полученные при предварительном корреляционном анализе (см. обсуждение этого аспекта выше), мы изменили принадлежность ряда таксонов к разным трибам. Примечательно, что полученные нами результаты хорошо согласуются с представлениями большинства известных систематиков XX в., причем в наибольшей степени они соответствуют системе таксономических отношений, определенной для этих групп грызунов И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977) с учетом их палеонтологической истории и системы вымерших таксонов. Поэтому в качестве альтернативы мы использовали систему триб, принятую И.М. Громовым. Подчеркнем, однако, что в отличие от И.М. Громова слепушонки нами отнесены к подсемейству Arvicolinae в качестве трибы Ellobiusini (Павлинов, 2006).

Другой особенностью является обнаруженная нами связь по частотам встречаемости фенотипических признаков между *Ondatra zibethicus* и *Dicrostonyx torquatus*, которая позволяет предполагать возможность формального сближения триб Ondatrini и Dicrostonyxini на основе их некоторого эпигенетического сходства. К этому следует добавить, что И.М. Громов и И.Я. Поляков (1977) исторически выводят *Dicrostonyx* и *Ondatra* из общих предков *Promimomys* в среднем плиоцене, хотя эта связь относительна, является отдаленной и пока строго не доказана.

Таким образом, на основе предварительного корреляционного анализа изученных таксонов они были включены в состав 8 триб Arvicolinae: Arvicolini (по И.М. Громову – Microtini), Clethrionomyini, Ondatrini, Dicrostonyxini, Prometheomyini, Lagurini, Lemmini и Ellobiusini (по И.М. Громову ранее слепушонки были включены в подсемейство Cricetinae, а по И.Я. Павлинову – оставлены в подсемействе Arvicolinae).

Используя введенные выше таксономические поправки, мы имели возможность проверить их валидность при многомерной ординации таксонов методом главных компонент. Результаты представлены на рис. 10.3 и 10.4). Необходимо пояснить, что итоги многомерной ординации видов и родов методом главных компонент по частотам фенотипических признаков во втором случае полностью идентичны уже рассмотренным выше (на

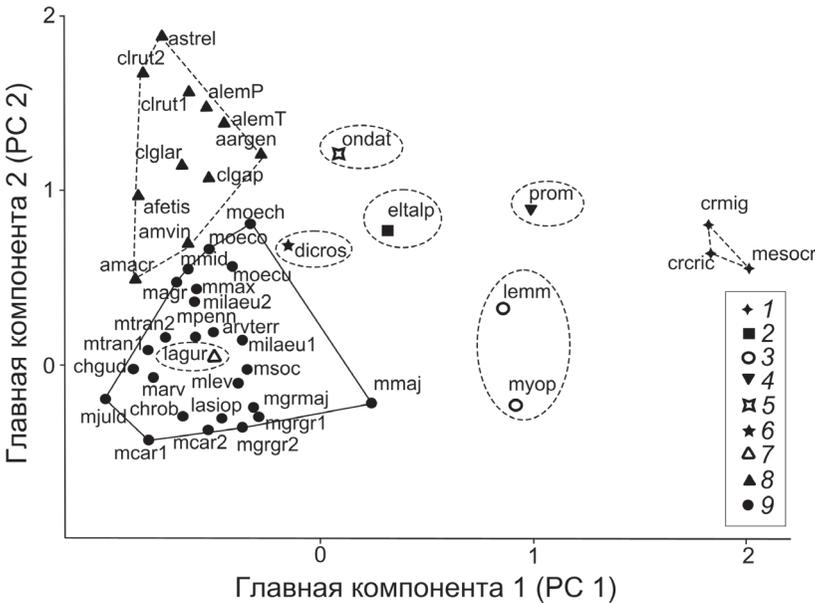


Рис. 10.3. Многомерная ординация таксонов по частотам встречаемости фенотипических признаков черепа в пространстве первой и второй главных компонент с учетом структуры и состава триб, выделенных И.М. Грозовым (Громов, Поляков, 1977), с нашими изменениями.

1 – три вида *Cricetinae*; 2–9 – трибы *Arvicolinae*: 2 – *Ellobiusini* (И.М. Громов не включал ее в состав подсемейства), 3 – *Lemmini*, 4 – *Prometheomyini*, 5 – *Ondatrini*, 6 – *Dicrostonyxini*, 7 – *Lagurini*, 8 – *Clethrionomyini*, 9 – *Arvicolini* (по И.М. Громову – *Microtini*); остальные обозначения см. на рис. 10.2

основе представлений И.Я. Павлинова). Иными словами, сами координаты таксонов (точки их расположения на графике) при нашем варианте их объединения не изменились. Различаются лишь состав и число выделенных объединений таксонов в трибы и подсемейства.

Итоги проведенной нами ординации показали, что уже в пространстве первых двух главных компонент ординаты таксонов, входящих в *Arvicolini* и *Clethrionomyini*, разделены и не перекрываются (см. рис. 10.3). Максимальные различия вдоль первой главной оси приходятся, как и в предыдущем случае, на своеобразие представителей подсемейств *Arvicolinae* и *Cricetinae*. Вдоль третьей главной компоненты проявляется уже упомянутое своеобразие трибы *Ellobiusini*, а также триб *Lagurini* и *Ondatrini*. Лемминги *Myopus schisticolor* и *Lemmus sibiricus* обладают характерными общими чертами, отделяющими их от других таксонов, и относятся к одной трибе. Ордината *Prometheomyini* (по И.М. Громову)

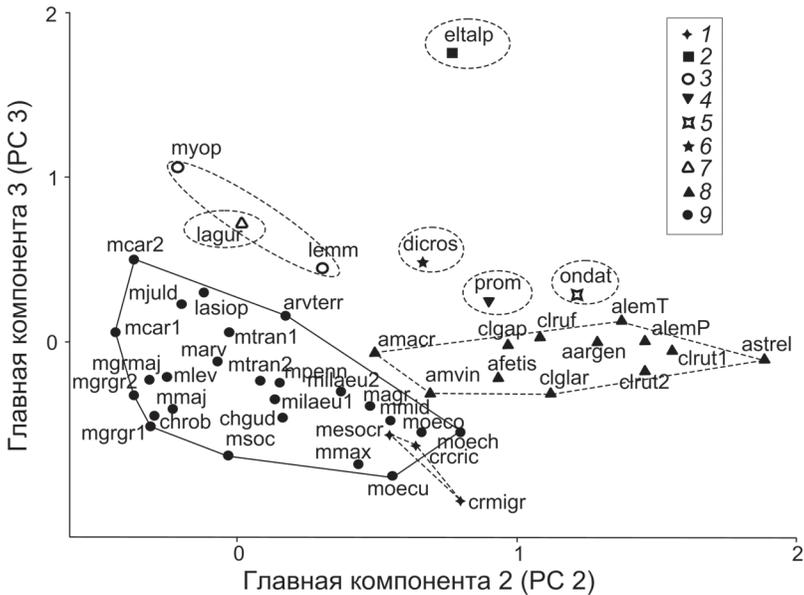


Рис. 10.4. Многомерная ординация таксонов по частотам встречаемости фенотипических признаков черепа в пространстве второй и третьей главных компонент с учетом структуры и состава триб, выделенных И.М. Грозовым (Грозов, Поляков, 1977), с нашими изменениями (обозначения см. в подписи к рисунку 10.3)

занимает промежуточное положение между Sricetinae и Arvicolinae. Прометеева полевка (*Prometheomys schaposchnikovi*) является достаточно древней и самостоятельной формой (Грозов, Поляков, 1977; Грозов, Ембаева, 1995), которая сохраняет многие архаические свойства, сближающие ее с хомячками.

Таким образом, предложенная нами модификация структуры триб в пределах подсемейства Arvicolinae, которая опирается на естественное сходство эпигенетических систем и основана главным образом на более дробной таксономической структуре, предложенной И.М. Грозовым, представляется более оправданной, чем сокращение числа триб за счет укрупнения *Prometheomyini*, позднее предложенное И.Я. Павлиновым (2006). Принятая нами за основу иерархия триб хорошо согласуется с той, которую недавно предложил А.А. Поздняков (2008).

Мы далеки от того, чтобы, опираясь только на специфические многомерные паттерны фенотипических признаков, строить новую таксономическую систе-

му, однако выявленные нами особенности морфогенеза черепа грызунов, проявляющиеся в сочетанной изменчивости дискретных состояний гомологичных признаков, имеют значение для ее верификации. Невозможность объединить *Clethrionomyini* с *Prometheomyini*, а также включить в эту укрупненную трибу *Lagurini* и *Dicrostonyxini*, как и введение *Ondatra* в состав трибы *Arvicolini*, представляется нам очевидной из соображений именно гомологии морфологических структур и закономерностей их изменчивости в ходе морфогенеза.

Итак, взяв за основу уточненную нами структуру триб грызунов подсемейства *Arvicolinae*, которую предложил И.М. Громов (Громов, Поляков, 1977), и рассматривая слепушонок в качестве трибы *Ellobiusini*, входящей в подсемейство *Arvicolinae* (Павлинов, 2006), можно в дальнейшем проводить новые уточнения, а также искать исторически (палеонтологически) более оправданные агрегации таксонов в подроды, роды и трибы.

10.1.3. Кластерный анализ эпигенетических отношений между таксонами

В свете полученных выше материалов по многомерной ординации таксонов представляет интерес рассмотреть результаты кластерного анализа 45 внутривидовых форм, видов и спорных таксонов (часть внутривидовых групп не использована). Следует подчеркнуть, что обычно зоологи-систематики и эволюционисты при кластерном анализе используют методы «ближнего соседа» (единичного связывания – *single linkage*) и метод среднего невзвешенного парного связывания (*UPGMA*). Однако изредка применяют также методы «дальнего соседа» (полного связывания), гибкого среднего связывания (*FLEXI*) и метод Уорда (*Ward*). Каждый метод имеет определенный алгоритм иерархической кластеризации объектов и соответственно рассчитан на разные ситуации.

Мы предпочли, как и большинство зоологов, решающих задачу классификации таксонов, применять в качестве основного метода кластерного анализа метод невзвешенного попарного среднего связывания – *UPGMA* (Sokal, Sneath, 1973). При этом исходили из соображений некой видовой инвариантной общности эпигенетической системы для каждой особи и того, что каждая особь в популяции (выборке из популяции) потенциально способна реализовать любой из обычных для популяции вариантов морфогенеза, но с определенной, характерной для популяции вероятностью (Васильев, 1988, 2009). Даже в относительно небольших выборках (20–30 экз.), но из одной конкретной популяции, отчетливо воспроизводится характерное соотношение частот фенотипических признаков скелета (см. главы 6 и 9). Как прави-

ло, сравниваемые выборки, приблизительно равны по объему, а минимальное число наблюдений позволяет увидеть общие черты в соотношении частот фенотипов для данной однородной по происхождению группы особей. Поэтому взвешивание, т.е. учет объемов выборок, в данном случае, скорее, вредная, чем полезная процедура. Опасна также переоценка как связей ближних таксонов (метод ближнего соседа), так и утрирование связей высоких уровней иерархии (метод дальнего соседа и метод Уорда). Все эти соображения позволяют для решения нашей задачи выбрать в качестве основного метод UPGMA, но используя разные методы оценки дистанций между таксонами.

Ранее мы уже останавливались на применении традиционных для фенетики методов вычисления фенетических *MMD*-дистанций (см. главу 6). Поэтому здесь упомянем лишь, что в данном случае для расчетов матрицы *MMD* была использована формула С. Хартмана (Hartman, 1980), который применил ее при сравнении внутривидовых форм американского кенгурового прыгуна *Dipodomys ordii* по комплексу неметрических пороговых признаков черепа. В нашем случае расчет проводили по частотам встречаемости фенотипов 107 неметрических признаков черепа при сравнении таксонов разного уровня иерархии: от внутривидовых до надвидовых (см. Приложение, табл. 10.1). Полная матрица фенетических *MMD*-дистанций (45 x 107) в книге не приведена. На основе данной матрицы был выполнен кластерный анализ (UPGMA), результаты которого представлены на рис.10.5.

Кластерный UPGMA-анализ матрицы *MMD*-дистанций Хартмана показал, что на верхнем уровне иерархии выделяются два кластера, объединяющие, с одной стороны, представителей Cricetinae, а с другой – Arvicolinae. Промежуточный кластер высокого уровня иерархии принадлежит слепушонке (*Ellobius talpinus*). Оба вида леммингов – *Myopus schisticolor* и *Lemmus sibiricus* – объединились в один общий субкластер и формально присоединились к довольно удаленной от них прометеевой полевке *Prometheomys schaposchnikovi*. Следующий иерархический уровень в пределах кластера Arvicolini занимают объединившиеся в один общий субкластер, хотя и с высоким уровнем дивергенции, виды *Ondatra zibethicus* и *Dicrostonyx torquatus*. Затем на следующем, более низком, уровне иерархии выделяется единичный кластер *Lagurus lagurus*, что также согласуется с ранее высказанными представлениями о рассмотрении пеструшек в качестве отдельной трибы Lagurini. Наконец, наблюдается отчетливое разделение на два больших кластера: один включает в себя представителей Clethrionomyini, а другой – Arvicolini. Хорошо видно, что в пределах Clethrionomyini отчетливо подразделяются в виде отдельных субкластеров представители двух родов: *Clethrionomys* и *Alticola*.

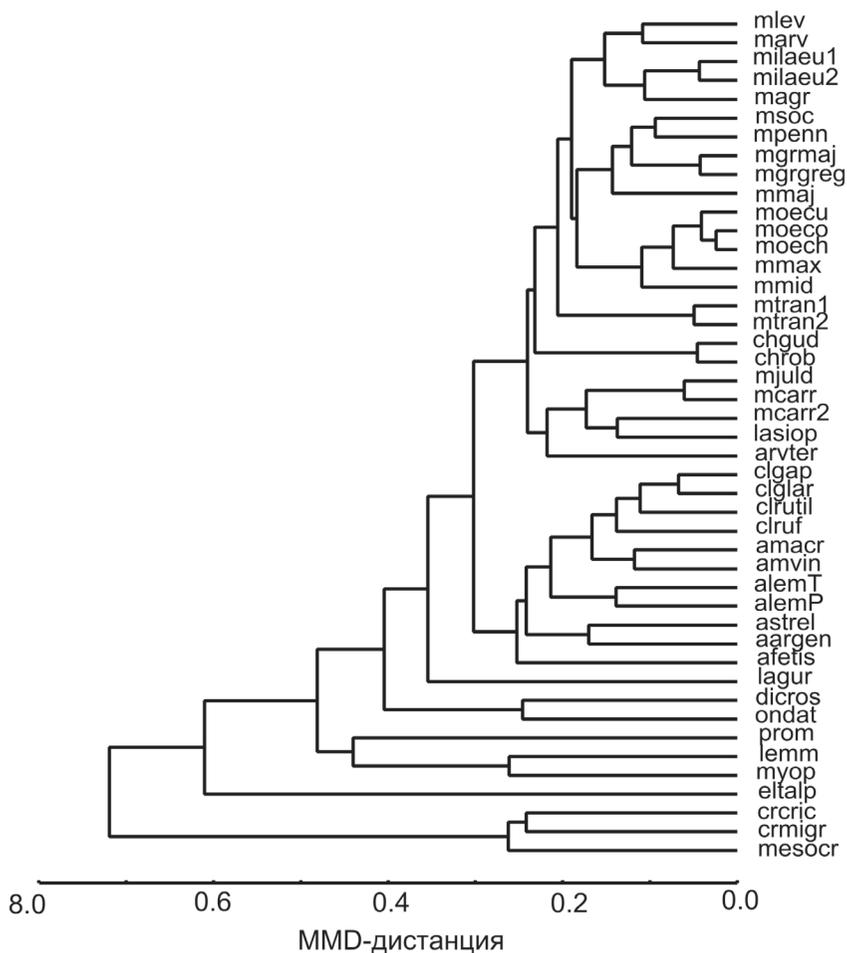


Рис. 10.5. Кластерный анализ (UPGMA) матрицы фенетических MMD-дистанций (по: Hartman, 1980) между изученными видами и внутривидовыми формами грызунов подсемейств *Cricetinae* и *Arvicolinae* (пояснения см. в тексте). Расшифровка сокращенных названий таксонов приведена в таблице 3.2 (см. Приложение)

В пределах кластера *Arvicolini* в обоих вариантах расчетов, хотя и с некоторыми различиями в положении относительно общей дендрограммы, выделяется субкластер, объединивший представителей рода *Chionomys*: гудаурскую полевку – *Chionomys gud* и полевку Роберта – *Ch. roberti*. Формируется и отдельный кластер подрода *Neodon*, объединяю-

щий памирскую и формы арчевых полевков. Напомним, что памирская полевка (*Microtus juldaschi*) включает в качестве дифференцированного подвида исходную арчевую полевку (*M. carruthersi*). В этот же субкластер входит дифференцированная от памирской и арчевой полевков форма из заповедника «Аксу-Джабаглы» – таласская полевка (см. главу 9). Примечательно, что к представителям подрода *Neodon* приближается *Lasiopodomys brandti*, ранее рассматривавшийся в одном с ними подроде *Phajomyis* (Огнев, 1950), который включался в состав рода *Microtus*. Следует при этом заметить, что таласская форма арчевой полевки занимает в эпигенетическом отношении промежуточное положение между полевкой Брандта и двумя другими формами памирской полевки. Водяная полевка *Arvicola terrestris* включена в общий кластер представителей трибы Arvicolini, лишь формально сближаясь с формами *Neodon*.

Пенсильванская полевка – *Microtus (Mynomes) pennsylvanicus* – присоединяется к *M. socialis* на низком уровне иерархии в составе типичных *Sumeriomys* и *Stenocranium*, что не соответствует ее морфологическим особенностям. Вероятно, это вызвано, скорее всего, тем, что вычитаемая при расчете *MMD* поправка на объем выборки сильно смещает оценку дистанции, поскольку выборка *M. pennsylvanicus*, бывшая в нашем распоряжении, невелика (9 экз.). Однако и этого небольшого числа объектов достаточно для правильного «отнесения» выборки данного таксона к трибе Arvicolini.

Неожиданно своеобразными в эпигенетическом отношении по сравнению с большинством типичных серых полевков оказались две изученные нами выборки закаспийской полевки – *Microtus transcaspicus*, которые объединились в самостоятельный общий субкластер. Уровень морфологического своеобразия данного вида оказался выше среднего уровня, типичного для большинства подродов трибы Arvicolini. Возможно, что это указывает не только на эпигенетическое своеобразие, вызванное экологической специализацией вида к аридным условиям Копетдага, но и в целом на более чем видовой уровень ее таксономического обособления.

Представители подрода *Alexandromys* (*Microtus maximowiczi* и *M. middendorffi*) объединились в субкластер с тремя внутривидовыми формами полевки-экономки *Microtus (Pallasimus) oeconomus*. Можно полагать, что эпигенетическая близость этих трех видов достаточно высока и свидетельствует о потенциальной возможности их подродового объединения, а косвенно – об их вероятной филогенетической общности.

Две внутривидовые формы узкочерепной полевки *Microtus (Stenocranium) gregalis*, представляющие северный и южный подвиды, формируют общий субкластер, в который входит и *Microtus (Sumeriomys) socialis*. К этому кластеру примыкает *Microtus (Terricola) majori*.

Наконец, последний субкластер на дендрограмме представлен объединением четырех достаточно близких видов подрода *Microtus*: *Microtus arvalis*, *M. levis*, *M. ilaeus* и *M. agrestis*.

Таким образом, итоги кластерного анализа весьма хорошо согласуются с существующими схемами таксономической иерархии, за исключением, пожалуй, рода *Ellobius*, который обособлен от представителей Cricetinae и, по-видимому, занимает высокий иерархический ранг в подсемействе Arvicolinae и, по меньшей мере представляет собой дифференцированную трибу.

Для оценки устойчивости полученного кластера мы сравнили его с другим, полученным иным способом и по другой метрике при расчете «генетических дистанций» М. Неи (Nei, 1978), вычисленных по частотам фенотипических признаков. Расчеты матрицы дистанций выполнили с помощью программы GENDIST, кластерный анализ проведен на основе программы NEIGHBOR, а построение древовидных диаграмм таксономических связей сделано с помощью программ DRAWTREE и DRAWGRAM из пакета программ PHYLIP – Phylogeny Inference Package (Version 3.66), разработанного Джозефом Фельсенштейном (Felsenstein, 2004, 2006).

Рассмотрим круговую диаграмму, характеризующую укорененное древо таксономических связей, которая была получена в итоге кластерного анализа дистанций Неи (рис. 10.6). В данном случае расчет был проведен специально по 38 таксонам, из которых внутривидовые формы были оставлены только для илийской полевки и спорной формы арчевой полевки. Другими словами, в основном сравнивали таксоны видового ранга. Можно заметить хорошее соответствие иерархии объединения таксонов на полученной дендрограмме с итогом предыдущего сравнения (см. рис. 10.5). Так же, как и в предыдущем случае, выделились отдельные кластеры для представителей подсемейств Cricetinae и Arvicolinae на высшем уровне иерархии. Проявилось своеобразие *Ellobius*, затем, в пределах Arvicolinae, выделились кластеры, характеризующие в порядке понижения уровня иерархии трибы: Prometheomyini, Lemmini, Ondatrini и Dicrostonyxini, Lagurini, а также трибу Clethrionomyini, представленную общим субкластером с 4 видами рода *Clethrionomys* и 5 видами *Alticola*, включая дифференцированную форму лемминговидной полевки из окрестностей г. Тикси. В пределах рода *Clethrionomys*, как и ранее, несколько обособляется представитель подрода *Craseomys* – красно-серая полевка.

Далее на том же уровне иерархии, на котором выделялись Clethrionomyini, обособляются виды, входящие в трибу Arvicolini (сестринские группы). Как и в предыдущем случае, среди них наиболее своеобразны полевки рода *Chionomys* и подрода *Neodon*, причем

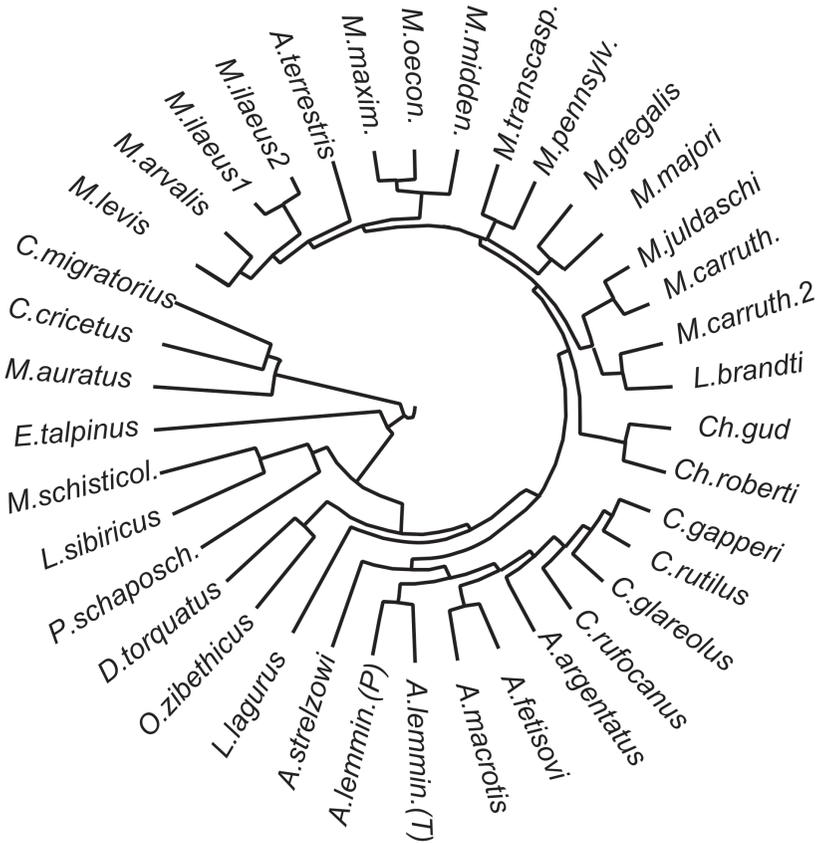


Рис. 10.6. Кластерный анализ матрицы дистанций Неи для 38 таксонов (данные для большинства внутривидовых групп объединены)

Lasiopodomys brandti вновь присоединяется к кластеру подрода *Neodon*, объединяясь в субкластер с дифференцированной формой арчевых полевков из заповедника «Аксу-Джабаглы». Затем выделяется кластер, объединивший пенсильванскую и закаспийскую полевков. Эта связь носит явно формальный характер, однако, возможно, отражает и некоторое гомопластическое сходство, природа которого пока неясна. Интересно, что и в данном случае полевка-экономка, полевка Максимова и полевка Миддендорфа объединились в один субкластер.

Несколько неожиданным в данном случае оказалось понижение уровня иерархии для *Arvicola terrestris*, которая объединилась с типичными представителями подрода *Microtus*, т.е. с обыкновенной, илий-

кой и восточноевропейской полевками. Из соображений экономии потенциального пространства диаграммы в расчет не были включены выборки общественной и пашенной полевков. Таким образом, видно, что и при данном способе вычисления матрицы дистанций по формуле Неи общая структура итогового кластера почти идентична таковой в предыдущем варианте сравнения.

Интересно было оценить протяженность и взаимную ориентацию ветвей древа таксономических связей с учетом расстояний между таксонами, вычисленных по формуле Неи. Такую возможность предоставляет алгоритм программы DRAWTREE, позволяющий построить диаграмму, характеризующую проекцию на плоскости реальной картины ветвления неукорененного древа таксономических связей. В данном случае в расчет были включены выборки 43 таксонов (для некоторого упрощения картины не взяты лишь по одной внутривидовой форме у полевки-экономки и большеухой полевки). В итоге получено ветвящееся древо, наглядно отражающее эпигенетическую дивергенцию изученных таксонов и их иерархическое соподчинение, основанное на степени мерономической и эпигенетической конгруэнтности. На рис. 10.7. достаточно хорошо видны уровни различий между таксонами, отраженные в длинах и углах поворота ветвей. Видно, что представители разных родов подсемейства Cricetinae удалены друг от друга приблизительно в такой же степени, как представители трибы Lemmini, от единственного представителя трибы Prometheomyini в подсемействе Arvicolinae. Обращает на себя внимание и то, что *Ellobius talpinus* занимает промежуточное положение между подсемействами хомячьих и полевочьих, приближаясь к последним, о чем уже неоднократно говорилось ранее. Плотная упаковка видов триб Arvicolini и Clethrionomyini позволяет увидеть почти полное сходство структуры ветвления древа со структурой предыдущих кластеров (см. рис. 10.5, рис. 10.6).

Небольшие исключения касаются расположения *Lasiopodomys brandti* в общем кластере с представителями *Neodon*, сближения *M. pennsylvanicus* и *M. transcaspicus*, а также некоторого уклонения плоскощепной полевки *Alticola strelzowi* от других представителей рода *Alticola*.

Примечательно, что и *M. majori*, и *M. socialis* вновь перемещаются на древе вместе с внутривидовыми формами *M. gregalis* в ту его часть, где они были расположены в предыдущем кластере. Такая же картина сохранения связей в одном общем субкластере наблюдается и у трех других видов: полевки-экономки, полевков Максимовича и Миддендорфа. Как и в предыдущем случае круговой диаграммы, *Arvicola terrestris* вновь занимает центральное положение на ветви, принадлежащей представителям трибы Arvicolini. Непротиворечивый и закономерно повторяющийся паттерн ветвления таксонов в данном кластере по

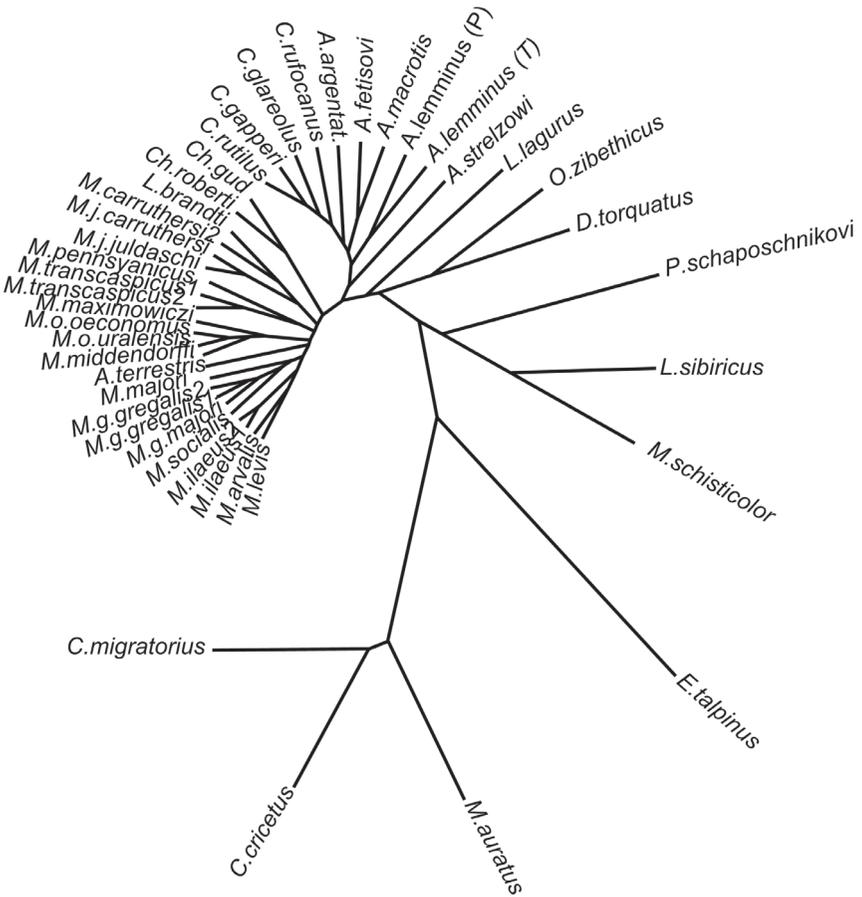


Рис. 10.7. Кластерный анализ матрицы «генетических дистанций» Неи для 43 таксонов (включено большинство внутривидовых форм) по частотам встречаемости фенотипов 107 гомологичных неметрических признаков черепа. Диаграмма в виде неукорененного древа таксономических связей с использованием длин ветвей и их ориентации на основе взаимной удаленности таксонов построена с помощью программы DRAWTREE пакета филогенетических программ PHYLIP (Version 3.66)

сравнению с предыдущими указывает на устойчивость выявленных таксономических связей.

Необходимо отметить, что практически все внутривидовые формы строго и безошибочно объединяются в общие для вида субкластеры. Это тоже не может быть случайным совпадением, так как подобных внутри-

видовых повторностей в нашем материале встречается достаточно много, а исключений мы не встретили. Скорее всего, данное явление действительно отражает возможность однозначного «определения» таксономической принадлежности конкретной формы относительно всех других по достаточно большому числу использованных нами гомологичных фенотипических признаков черепа. С этим утверждением хорошо согласуется результат эффективной индивидуальной дискриминации видов-двойников обыкновенной полевки по паттерну проявления в фенотипе большого числа фенотипических признаков, приведенный нами как пример процедуры индивидуального фенотипирования (см. главу 9).

Как уже говорилось выше, существует достаточно много способов и формул для расчета различного рода таксономических расстояний. Каждый из них оттеняет ту или иную сторону агрегированности таксонов, утрируя отдельные особенности структуры отношений между ними. Сравнивая результаты, полученные разными способами измерения дистанций, высвечивающими разные нюансы потенциального объединения таксономических групп, можно уловить стабильные и нестабильные группы связей. Выше были использованы три метода расчета дистанций, которые, несмотря на некоторые различия, привели к вполне согласованным результатам.

Наряду с описанными выше вариантами кластерного анализа мы сопоставили с уже полученными тремя фенограммами пять других вариантов расчета дистанций (эти материалы в книге не приводятся). В качестве иных методов расчета фенетических дистанций были взяты расстояние Брэй-Куртиса, хордовое расстояние Кавалли-Сфорца, обратные величины коэффициентов корреляции Пирсона ($1 - r$), расстояние Мориситы и, наконец, евклидово расстояние. При сравнении результатов кластерирования дистанций, полученных этими методами, мы обратили внимание на то, что все основные связи между относительно близкими таксонами, а также представителями одного и того же подрода сохраняются в основном неизменными и имеют сходство в структуре иерархического соподчинения.

В пределах трибы *Arvicolini* достаточно стабильно сохраняются следующие субкластеры: 1 – полевок рода *Chionomys*; 2 – полевок подрода *Neodon*; 3 – полевок Максимовича, Миддендорфа (подрод *Alexandromys*) и полевок-экономки (подрод *Pallasiinus*); 4 – полевок подродов *Sumeriomys*, *Stenocranium* и *Terricola*; 5 – полевок подрода *Microtus*. В дальнейшем для краткости изложения будем использовать номера этих характерных субкластеров. В пределах трибы *Clethrionomyini* также четко подразделяются таксоны, принадлежащие родам *Alticola* и *Clethrionomys*. На высоких уровнях иерархии отношения между таксонами практически сохраняются теми же, что и во всех предыдущих вариантах расчетов. Следо-

вательно, все варианты вполне устойчивы, достаточно консервативно сохраняют структуру кластера не только при объединении высших таксонов, но и для большинства отдельных видов. Еще раз отметим, что во всех вариантах без исключений все внутривидовые формы образовывали только общие для своего вида субкластеры, т.е. не «блуждали» по древу фенетической иерархии», при объединении некоторых видов в трибы и подроды.

Рассмотрим некоторые отклонения на уровне видовых агломераций, которые представляют определенный интерес для понимания отношений между таксонами в пределах родового и «трибного» уровней. Так, по обратным величинам коэффициентов корреляции Пирсона и расстояниям Брэй-Куртиса, Мориситы и Кавалли-Сфорца, вычисленным между таксонами по частотам фенотипов, наблюдалось интересное отклонение: степная пеструшка *Lagurus lagurus* объединялась с *Lasiopodomys brandti*, а также с таласской формой арчевой полевки в отдельный кластер, отделив таласскую форму от представителей подрода *Neodon*. В кластере, полученном по расстояниям Брэй-Куртиса, таласская полевка располагается в своем обычном положении в субкластере таксонов подрода *Neodon*, что, по-видимому, более соответствует реальности. Следует отметить, что все указанные последние метрики дистанций отличаются тенденцией некоторого утрирования связей между таксонами высокого уровня иерархии на фоне придания большего веса средним связям, почти уравнивая их по весу при агломерации таксонов, что в целом важно для тестирования подродовой и родовой агрегации форм и группирования естественных триб.

Такое регулярное «выпрыгивание» полевки Брандта и таласской формы арчевой полевки за пределы ветви трибы Arvicolini, к которой они без сомнения принадлежат, весьма примечательно. Дело в том, что, с одной стороны, это формально отражает сходство в проявлении целого ряда гомологичных неметрических признаков и их состояний у этих двух видов и степной пеструшки, а с другой, подчеркивает самобытность и масштабы своеобразия таласской формы арчевой полевки. Возможно, что таласская полевка может оказаться филогенетически связующей промежуточной формой между *Neodon*, *Lasiopodomys*, а также, хотя это и представляется маловероятным, с представителями Lagurini. Корреляционный анализ, по-видимому, в равной степени улавливает и синапоморфии, и гомопластические связи, что приводит к некоторым противоречиям в иерархии таксонов. Все так называемые «сбои» при формировании структуры кластера в данном случае могут иметь определенные объяснения (не только алгоритмической природы) и указывать на скрытые исторические отношения между таксонами, а также позволяют формулировать новые филогенетические гипотезы.

Оценка эпигенетических отношений между изученными таксонами грызунов на основе кластерного анализа с применением разных способов расчета дистанций между ними, позволяет утверждать, что в результате выявляется достаточно устойчивая кластерная структура. Она регулярно повторяется как на уровне обособления высших таксонов, так и на уровне агломерации внутривидовых форм и видов на нижнем уровне иерархии. Используемые методы расчета дистанций за счет небольших смещений, обусловленных особенностями алгоритмов их вычисления, позволили получить нечто наподобие динамического «стереоизображения» структуры кластера и приблизиться к пониманию реальных уровней эпигенетической дивергенции таксонов, а также уточнить их взаимную иерархию. Наиболее наглядно и отчетливо отражается эта структура в неукорененном дендрите, полученном на основе дистанций Неи (см. рис. 10.7).

В целом для нас неожиданным оказалось то, что полученная на основе комплекса частот гомологичных фенотипов иерархия эпигенетических отношений между таксонами в общих чертах почти непротиворечиво укладывается в наиболее известные в настоящее время схемы таксономической иерархии грызунов Палеарктики (Kretzoi, 1955; Ноорер, Нарт, 1962; Громов, Поляков, 1977; Chaline, 1999; Павлинов, 2006; Поздняков, 2008), а также позволяет, по-видимому, их несколько уточнить и дополнить.

10.2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЕНЕТИКА: МНОГОМЕРНАЯ ОРДИНАЦИЯ И ВИЗУАЛИЗАЦИЯ «ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТОВ» ТАКСОНОВ ПО КОМПОЗИЦИЯМ ГОМОЛОГИЧНЫХ ФЕНОТИПОВ

Выше был рассмотрен простой способ многомерной ординации таксонов по сочетанию частот встречаемости гомологичных фенотипов, который позволил, используя относительные частоты как средние выборочные характеристики, провести многомерную классификацию внутривидовых форм и видов и оценить их эпигенетическую дивергенцию на основе метода главных компонент, что в свою очередь позволило уточнить некоторые вопросы иерархии таксонов. В этой связи возникает вопрос о многомерном сопоставлении таксонов не только по средним величинам, но и на уровне отдельных индивидуальных или внутрииндивидуальных композиций фенотипов. Принципиальная возможность такой многомерной ординации была продемонстрирована выше при сравнении фенотипических особенностей особей, принадлежащих к разным линиям мышей (глава 6), а также при проведении процедуры неметрического фенотипирования (глава 9). Формируя общее морфопростран-

ство таксонов по комплексу гомологичных фенотипов и их композиций с помощью метода главных компонент, мы обеспечиваем возможность проведения их сравнительного мерономического анализа методами фенетики, т.е. сравнительной фенетики таксонов разного иерархического ранга. Используя полученные ранее результаты, позволившие уточнить границы объединения таксонов в те или иные роды, трибы и подсемейства, мы провели сравнительную многомерную ординацию проявления композиций гомологичных фенотипов у таксонов разного ранга, что позволило косвенно визуализировать их «эпигенетические ландшафты» и оценить степень их эпигенетической дивергенции.

Поскольку расчет по индивидуальному проявлению 107 фенотипов для 45 таксонов представляет собой технически и математически не простую задачу, то сначала выполняли многомерную ординацию объектов методом главных компонент, а затем уже по значениям ординат для индивидуальных антимерных композиций проявлений фенотипов проводили дискриминантный анализ сравниваемых таксонов (см. главу 9). При индивидуальном анализе фенотипов использовали ординаты особей по значениям 42 первых главных компонент в соответствии с критерием выбора числа значимых компонент Джоллифа (Jolliffe, 1986).

Проанализируем несколько вариантов многомерного фенотипирования особей разных таксонов. В первую очередь рассмотрим несколько устойчивых объединений таксонов в субкластеры в пределах трибы *Arvicolini*, которые мы выше условно обозначили номерами 1, 2, 3, 4 и 5. «Субкластер 1» включал два вида полевок рода *Chionomys*: полевку Роберта (маоазийскую) и гудаурскую, поэтому проведем визуализацию их «эпигенетических ландшафтов» в сочетании с «внешней» группой, т.е. заведомым представителем другого рода, в качестве которого была выбрана в данном случае водяная полевка *Arvicola terrestris* (рис. 10.8).

Результаты дискриминантного анализа трех этих видов в принципе выявили ожидавшуюся картину отношений. Наибольшие различия наблюдаются вдоль первой дискриминантной функции между представителями *Chionomys*, с одной стороны, и *Arvicola terrestris*, с другой. На изменчивость вдоль этой оси приходится 79.8% общей дисперсии, характеризующей межгрупповые различия. Вдоль второй дискриминантной оси друг от друга различаются полевки рода *Chionomys* (20.2% от общей дисперсии). Различия вдоль обеих осей статистически значимы ($p < 0.001$).

Классификация правильности отнесения объектов к своему виду – индивидуального фенотипирования при дискриминации, показала, что водяная и гудаурская полевки идентифицируются с точностью

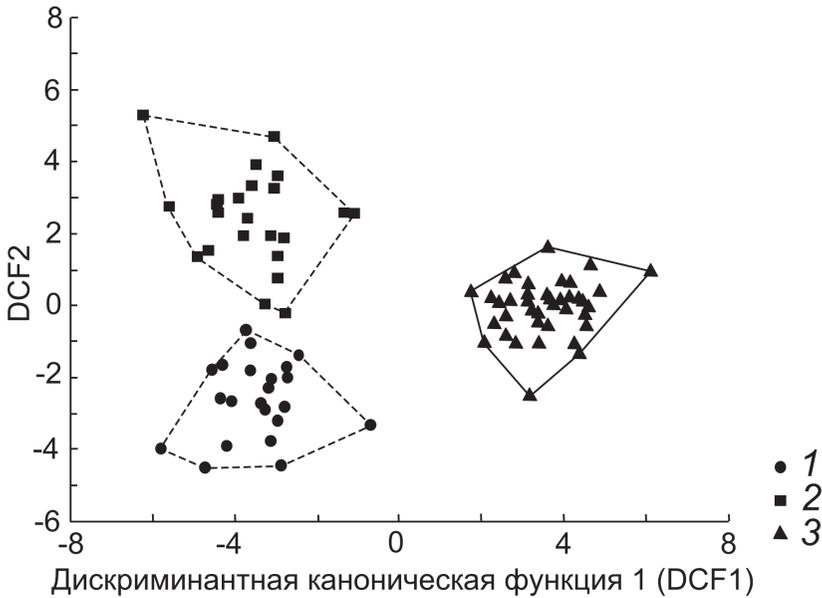


Рис. 10.8. Дискриминантный анализ индивидуальных фенетических композиций двух видов рода *Chionomys*: гудаурской (1) и малоазийской (2) полевок, и рода *Arvicola* - водяной полевки (3)

100%, а малоазийская полевка (полевка Роберта) – 95.7% (одна «половина» особи оказалась формально отнесенной к гудаурской полевке). Хорошо видно, что полигоны изменчивости сравниваемых видов разобщены и обособлены, что косвенно указывает на существенные различия их эпигенетических систем. Добавим, что и различия между центроидами выборок статистически значимы ($p < 0.001$). Таким образом, можно заключить, что дискриминантный анализ позволил визуализировать относительную взаимную дивергенцию «эпигенетических ландшафтов» трех сравниваемых видов. Обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2) между достаточно резко различающимися видами рода *Chionomys* равно 26.39, а его усредненная величина – мера эпигенетической дивергенции – между двумя родами *Chionomys* и *Arvicola* оказалась в два с лишним раза больше и составила 59.15.

Другой пример устойчивого кластера касается объединения в одну общую ветвь полевки-экономки и полевок Миддендорфа и Максимова («субкластер 3»). Эпигенетическую дивергенцию видов, регулярно объединявшихся в этот кластер, можно также оценить, опираясь на результаты дискриминантного анализа (рис. 10.9). Для сравнения мы

выбрали две внутривидовые формы полевки-экономки: выборки северного (*M. oeconomus hahlovi*) и южного номинативного (*M. o. oeconomus*) подвидов из параллельных лабораторных колоний, полученных в виварии ИЭРиЖ УрО РАН. Межгрупповые различия вдоль осей и попарные различия между выборками оказались значимыми ($p < 0.001$). Однако на графике хорошо видно, что ординаты особей обоих подвидов полевки-экономки (светлые значки) в пространстве первой и второй дискриминантных функций тесно сближаются, а эллипсоиды этих форм частично трансгрессируют. Из табл. 10.2, где приведены результаты классификации надежности диагностики объектов при дискриминантном анализе, следует, что 4 антимерные фенoкомпозиции особей северного подвида (8.0%) были определены как представители южного подвида, а 10 южного (18.5%), напротив, как северные. Кроме того, в двух случаях особи южного подвида диагностировались как полевка Максимовича (3.7%), и наоборот, в двух случаях особи уже этого вида определялись как полевка-экономка (4%), а в одном как полевка Миддендорфа (2%). Оказалось также, что в двух случаях особи полевки Миддендорфа (3.9%) ошибочно диагностировались как полевка-экономка.

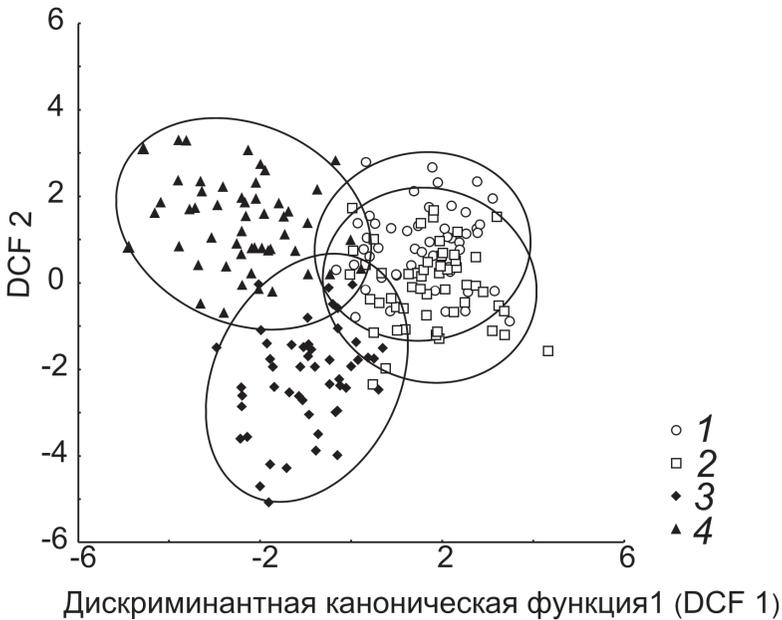


Рис. 10.9. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций северного (1) и южного (2) подвидов полевки-экономки (подрод *Pallasinus*) и двух близких видов подрода *Alexandromys* - полевок Максимовича (3) и Миддендорфа (4)

Таким образом, очевидно, что тесное смыкание эллипсов рассеивания ординат трех видов в плоскости дискриминантных функций, а также появление у каждого вида общих с полевкой-экономкой фенотипических композиций указывает на близость их эпигенетических систем и частичное перекрывание меронов, т.е. появление рефренов. Подвиды полевки-экономки трансгрессируют в эпигенетическом отношении значительно сильнее, чем разные виды друг с другом.

Между подвидами полевки-экономки мера эпигенетической дивергенции, величину которой в данном случае косвенно отражает обобщенное расстояние Махаланобиса, относительно невысока: $D^2 = 6.37$. Различия между полевкой-экономкой и двумя другими видами в 2.5–3 раза выше и в среднем составляют в случае полевки Максимовича $D^2 = 15.53$, а при сравнении с полевкой Миддендорфа – $D^2 = 19.04$. Полевка Максимовича обладает несколько большим эпигенетическим разнообразием по сравнению с другими формами (табл. 10.2). Необходимо отметить, что мерономическое («признаковое») сходство полевки Максимовича и Миддендорфа несколько выше, чем у обоих этих видов с полевкой-экономкой. Тем не менее сходство полевки-экономки с ними также достаточно высоко, что и обеспечивает устойчивость «субкластера 3» при разных способах расчета дистанций (см. раздел 10.1).

Таблица 10.2. Оценка корректности проведенной дискриминации объектов при сравнении северного (moech) и южного (moeco) подвида полевки-экономки, полевки Максимовича (mmax) и Миддендорфа (mmid).

Сравниваемые формы и виды	Корректность идентификации, %	moech	moeco	mmax	mmid
moech	92.0	46	4	0	0
moeco	77.8	10	42	2	0
mmax	94.0	1	1	47	1
mmid	96.2	1	1	0	50
Итого	89.8	58	48	49	51

Интересно было проанализировать представителей «субкластера 5», к которому устойчиво присоединяются восточноевропейская, обыкновенная и илийская полевки, а также обычно и пашенная полевка. Виды-двойники – восточноевропейская и обыкновенная полевки, а также илийская полевка, как уже отмечалось ранее в главе 9, весьма близки в эпигенетическом отношении (рис. 10.10, см. также рис. 9.2; табл. 10.3).

При сравнении этих таксонов образуется ряд, в котором крайними являются восточноевропейская и пашенная полевки, а обыкновенная занимает промежуточное положение. При этом пашенная полевка отличается от трех остальных таксонов значительно больше, чем они друг от друга.

Таблица 10.3. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между четырьмя видами полевков (все различия статистически достоверны при $p < 0.001$)

Сравниваемые виды полевков	Восточно-европейская	Обыкновенная	Илийская	Пашенная
	<i>M. levis</i>	<i>M. arvalis</i>	<i>M. ilaeus</i>	<i>M. agrestis</i>
<i>M. levis</i>	0.00	12.10	19.26	46.60
<i>M. arvalis (obscurus)</i>		0.00	13.23	33.09
<i>M. ilaeus</i>			0.00	27.85
<i>M. agrestis</i>				0.00

Меры средней фенетической уникальности (MMU – mean measure of uniqueness) для каждой выборки подсчитывали как среднюю величину из всех парных значений MMD данной выборки со всеми остальными. Р. Берри (Berry, 1964) называл данный показатель estimation of uniqueness. Заметим, что в последние годы для целей экологии и систематики активно используются различные дистантные показатели морфологического разнообразия – morphological disparity (Navarro, 2003; Zelditch et al., 2004; Моуне, Neige, 2007; Павлинов, 2008). Оказалось, что уже многие годы используемый нами показатель средней уникальности выборок MMU по своей метрике в значительной степени соответствует одному из наиболее распространенных дистантных показателей морфоразнообразия.

Средняя уникальность MMU выборки у пашенной полевки составляет 35.84, у восточноевропейской полевки – 25.99, у обыкновенной – 19.47, а у илийской – 20.11. Эллипсоид рассеивания ординат пашенной полевки ориентирован в ином направлении, чем эллипсоиды трех других видов и представляет собой по отношению к ним фактически «внешнюю группу» (см. рис. 10.10). Эти данные отчасти согласуются с представлениями ряда авторов о необходимости рассматривать пашенную полевку *Microtus agrestis* в роде *Microtus* в качестве отдельного подрода *Agricola* (Межжерин и др., 1995).

Интересно было оценить корректность идентификации особей сравниваемых четырех видов в итоге проведенного дискриминантного анализа (табл. 10.4). Видно, что точность идентификации объектов оказалась весьма высокой даже в смеси из особей четырех видов и в среднем составила 93.82%. Виды-двойники, как это ни удивительно, трансgressируют в малой степени: для *M. levis* ошибочное определение в качестве обыкновенной полевки составило всего 4.4%, напротив, для *M. arvalis* – 3.1%, т.е. ошибки не превышают 5%-ного уровня случайных отклонений. Для пашенной полевки трансgressия с обыкновенной полевкой составила 6.8%, а с илийской – 3.4%. Илийская полевка несколько ближе к пашенной из всех остальных ($D^2 = 27.85$).

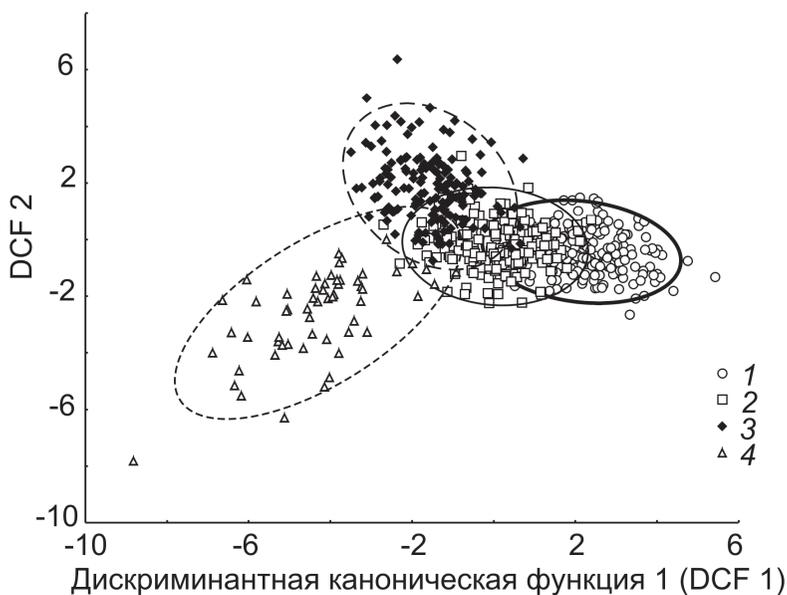


Рис. 10.10. Результаты дискриминантного анализа главных компонент индивидуальных феноетических композиций неметрических признаков черепа полевок подрода *Microtus*:

1 – восточноевропейской, 2 – обыкновенной, 3 – илийской; 4 – пашенной

Все случаи «некорректной» классификации видов при дискриминации, т.е. случаи отнесения их особей к другой форме, при всех подобных сравнениях могут рассматриваться как проявление эффекта транзитивного полиморфизма С.В. Мейена и отражение правила родственных отклонений Н.П. Кренке. Подобные регулярные «сбои» являются рефренами антимерных композиций гомологичных фенев у сравниваемых видов, а их проявление позволяет связывать таксоны родственными отношениями через антимерные архитектурные гомотипии морфоструктур и их модальных состояний – фенев. Через рефрены (ошибки классификации в «пользу» другого вида) все четыре таксона связываются «родственными отклонениями». Если у обыкновенной полевки проявились рефрены с восточноевропейской и илийской, но нет их с пашенной, то у пашенной полевки они проявились с илийской и обыкновенной, но не с восточноевропейской. Подобные взаимные рефренные связи гомологичных фенокомпозиций и объясняют устойчивость кластерной грозди данных таксонов при разных вариантах кластерного анализа.

Таблица 10.4. Корректность дискриминации объектов при сравнении восточноевропейской (mlev), обыкновенной (marv), илийской (milaeus) и пашенной (magr) полевков, %

Сравниваемые виды	Корректность идентификации	mlev	marv	milaeus	magr
mlev	94.69	214	10	2	0
marv	93.17	5	150	6	0
milaeus	94.77	4	4	145	0
magr	89.83	0	4	2	53
Итого:	93.82	223	168	155	53

Рассмотрим результаты дискриминантного анализа главных компонент индивидуальных композиций фенотипов при сравнении представителей «субкластера 4», в котором регулярно объединялись представители трех подродов: *Sumeriomys*, *Stenocranius* и *Terricola* (рис. 10.11, табл. 10.5). Интересно, что и в недавней работе по молекулярной филогении В.С. Лебедева с соавт. (Lebedev et al., 2007) *Microtus (Sumeriomys) socialis* и *M. (Terricola) majori* также формируют отдельный общий субкластер в группе серых полевков. Мы сравнили между собой две дифференцированные внутривидовые формы узкочерепной полевки: северного (*Microtus gregalis major*) и южного (*M. g. gregalis*) подвидов, а также выборки общественной (*M. socialis*) и кустарниковой (*M. majori*) полевков.

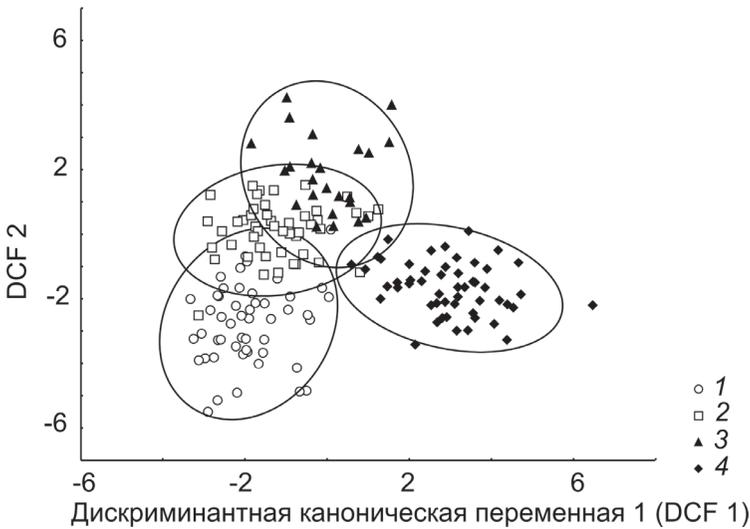


Рис. 10.11. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций неметрических признаков черепа северного (1) и южного (2) подвидов узкочерепной полевки, общественной (3) и кустарниковой полевков (4)

Результаты сравнения показали, что кустарниковая полевка в фенетическом отношении несколько больше отличается от узкочерепной и общественной полевок, чем они друг от друга. Из рис. 10.11 видно, что эллипсоид рассеивания ординат кустарниковой полевки практически не перекрывается с другими в плоскости первых двух осей. Кроме того, все особи данного вида были безошибочно идентифицированы в процессе дискриминации (см. табл. 10.5) в отличие от других форм, а обобщенное расстояние Махаланобиса во всех парах сравнения с этим видом в среднем оказывается несколько большим, чем между узкочерепной и общественной полеvkами (табл. 10.6). Так, при сравнении узкочерепной полевки с кустарниковой среднее расстояние Махаланобиса составило $D^2 = 25.58$, с общественной – $D^2 = 25.44$, а между ними самими в среднем оказалось равно $D^2 = 16.21$. При рассмотрении рис. 10.11 создается впечатление, что эллипсоид рассеивания южной формы *M. g. gregalis* частично перекрывается с эллипсоидом общественной полевки, однако это не так, поскольку вдоль третьей оси все ординаты выборки *M. socialis* смещаются вниз по отношению к таковым узкочерепной полевки. Оказалось, что ни в одном случае особи из обеих выборок северной и южной форм узкочерепной полевки не были ошибочно отнесены к общественной полевке, а для последней были обнаружены только два случая неверного определения в качестве узкочерепной полевки. В целом надежность дискриминации достаточно высока во всех вариантах сравнений данных таксонов и колеблется от 91.7% до 100%, составляя в среднем 96%.

Таблица 10.5. Корректность дискриминации объектов при сравнении северного (mgrmaj) и южного (mgrgr) подвидов узкочерепной полевки, общественной (msoc) и кустарниковой (mmaj) полевок, %

Сравниваемые виды	Корректность идентификации	mgrmaj	mgrgreg	msoc	mmaj
mgrmaj	96.00	48	2	0	0
mgrgrl	93.88	3	46	0	0
msoc	91.67	0	2	22	0
mmaj	100.00	0	0	0	52
Итого:	96.00	51	50	22	52

Далее рассмотрим эпигенетические особенности представителей «субкластера 2», объединявшего в разных вариантах расчета дистанций (см. раздел 10.1) три основных таксона: собственно памирскую и две формы арчевой полевки, которые довольно часто соединялись в общий кластер с полевкой Брандта. Напомним, что иногда субкластер раскалывался на две части, и таласская форма арчевой полевки вместе с полевкой Брандта в некоторых вариантах расчета дистанций при-

Таблица 10.6. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок северного (mgrmaj) и южного (mgrgr) подвидов узкочерепной полевки, общественной (msoc) и кустарниковой (mmaj) полевок (все различия статистически достоверны при $p < 0.001$)

Форма	mgrmaj	mgrgr	msoc	mmaj
mgrmaj	0.00	12.07	26.76	26.18
mgrgr		0.00	12.20	22.34
msoc			0.00	24.69

соединялись к степной пеструшке *Lagurus lagurus*. Интересно в этой связи сравнить проявление эпигенетической изменчивости по индивидуальным композициям фенотипов у всех этих таксонов. Рассмотрим сначала результаты дискриминантного анализа, проведенного по главным компонентам индивидуальных сочетаний фенотипов, только для трех близких таксонов группы *Microtus juldaschi* и *Lasiopodomys brandti*. Из рис. 10.12 видно, что, вопреки априорным ожиданиям, в пространстве первых двух дискриминантных канонических осей эллипсоид рассеивания ординат объектов таласской формы арчевой полевки так же удален от каракульских памирских и туркестанских арчевых полевок, как и эллипсоид полевок Брандта. Частичное наложение (трансгрессия) эллипсоидов наблюдается лишь у каракульских и туркестанских форм полевок, которые должны рассматриваться как дифференцированные внутривидовые формы памирской полевки (*Microtus juldaschi*). Полигон рассеивания точек туркестанской формы арчевой полевки в равной мере примыкает к соответствующим полигонам полевок Брандта и таласской формы, а выборка памирской полевки занимает обособленное положение.

Вдоль первой дискриминантной канонической функции выражены различия между обеими внутривидовыми формами арчевой полевки, с одной стороны, и таласской формой и полевкой Брандта (табл. 10.7), с другой (доля общей дисперсии, характеризующей межгрупповые различия вдоль первой оси, составила 58.57%). Вдоль второй дискриминантной оси в основном выражены различия между таласской полевкой и полевкой Брандта (25.64% общей дисперсии), а вдоль третьей – между обеими внутривидовыми формами памирской полевки (15.80%). Таким образом, на долю межвидовых различий приходится 84.21% дисперсии, а различия между внутривидовыми формами памирской полевки оказываются выраженными в 5.3 раза меньше, чем межвидовые. Интересно и то, что различия между обеими формами памирской полевки от таласской полевки и полевки Брандта выражены в 2 раза больше, чем между двумя последними. Это обстоятельство

ство еще раз подчеркивает как своеобразие таласской полевки по отношению к памирским и арчевым полевкам, так и относительную близость ее в эпигенетическом отношении к полевке Брандта.



Рис. 10.12. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций неметрических признаков черепа представителей подрода *Neodon*: каракульской (1), туркестанской (2) и таласской (3) форм памирских полевок, а также полевки Брандта (4)

Оценивая корректность отнесения объектов к своему виду после дискриминации (табл. 10.8), можно заключить, что у таласской полевки нет трансгрессии с обеими формами памирской, но выявились 5 случаев (11.36%), когда ее фенокомпозиции (рефрены) совпали с таковыми у полевки Брандта. Можно также добавить, что средняя дистанция между таласской формой, с одной стороны, и каракульской и туркестанской, с другой, составляет $D^2 = 27.35$, а между таласской полевкой и полевкой Брандта – $D^2 = 18.62$ (табл. 10.9). Таким образом, имеются основания считать таласских полевок достаточно близкими в эпигенетическом отношении к *Lasiopodomys brandti*.

Во втором варианте сравнения к рассмотренным выше четырем таксонам была добавлена степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), к которой в ряде вариантов кластерного анализа примыкали полевка Брандта и таласская форма арчевой полевки. В результате этого дискриминантного анализа выявилась очевидная специфика степной пеструшки

Таблица 10.7. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе главных компонент индивидуальных композиций фенотипов каракульской (mjuld), туркестанской (mcarr) и таласской (mcarr2) форм памирских полевков и полевки Брандта (lasiop)

Сравниваемые виды и подвидовые формы	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
mjuld	2.754	0.114	1.278
mcarr	1.493	-0.339	-1.925
mcarr2	-2.113	2.269	0.026
lasiop	-2.400	-1.970	0.427
Собственные числа	5.2156	2.2829	1.4068
Число степеней свободы	102	66	32
Доля дисперсии, %	58.57	25.64	15.80
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Таблица 10.8. Оценка корректности проведенной дискриминации объектов при сравнении каракульской (mjuld), туркестанской (mcarr) и таласской (mcarr2) форм памирской полевки и полевки Брандта (lasiop)

Сравниваемые виды	Корректность идентификации, %	mjuld	mcarr	mcarr2	lasiop
mjuld	98.00	49	1	0	0
mcarr	90.91	3	40	0	1
mcarr2	88.64	0	0	39	5
lasiop	100.00	0	0	0	46
Итого	94.57	52	41	39	52

Таблица 10.9. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок каракульской (mjuld), туркестанской (mcarr) и таласской (mcarr2) форм памирской полевки и полевки Брандта (lasiop) (все различия статистически достоверны при $p < 0.001$)

Форма	mjuld	mcarr	mcarr2	lasiop
mjuld	0.00	12.33	30.57	32.34
mcarr		0.00	24.14	23.87
mcarr2			0.00	18.62

(табл. 10.10). Видно, что вдоль первой дискриминантной оси наиболее резко выражены различия между степной пеструшкой и всеми остальными таксонами, из которых крайнее по отношению к *L. lagurus* положение занимают центроиды памирской и арчевой полевков.

Таблица 10.10. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе главных компонент индивидуальных композиций каракульской (mjuld), туркестанской (mcarг) и таласской (mcarг2) форм памирской полевки, полевки Брандта (lasiop) и степной пеструшки (lagur)

Сравниваемые виды и подвидовые формы	Дискриминантные канонические функции			
	DCF 1	DCF 2	DCF 3	DCF 4
mjuld	2.759	-2.141	-0.209	1.101
mcarг	2.847	-0.554	0.041	-1.776
mcarг2	0.610	1.807	2.103	0.434
lasiop	0.365	2.235	-1.832	0.302
lagur	-5.479	-0.909	0.007	-0.176
Собственные числа	10.3865	2.8182	1.4948	0.9090
Число степеней свободы	136	99	64	31
Доля дисперсии, %	66.54	18.06	9.58	5.82
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Данные табл. 10.10 показывают, что вдоль последующих дискриминантных осей наблюдается тот же порядок иерархических отношений между таксонами, что и в предыдущем варианте расчетов (см. табл. 10.7): сначала проявляется своеобразие полевок Брандта и таласской формы по отношению к каракульской и туркестанской формам памирской полевки, затем на первый план выходят различия между таласской формой и полевкой Брандта, а вдоль последней оси – различия между каракульской и туркестанской формами памирской полевки. Формально получившийся ряд иерархии межгрупповых различий можно представить как различия между представителями триб Lagurini и Arvicolini, затем родов *Lasiopodomys* и *Microtus* и разных видов: *L. brandti* и резко дифференцированной формы таласской арчевой полевки, которая проявляет себя как отдельный вид, и, наконец, двух дифференцированных форм памирской полевки – каракульской и туркестанской, достигающих ранга подвидов. Рассматривая долю общей дисперсии как величину, характеризующую размах различий между таксономическими группами (см. табл. 10.10), можно сделать вывод о том, что различия между представителями разных триб максимальны и составляют 66.54% от общей дисперсии. Различия родового и видового ранга выражены в существенно меньшей степени и вдоль второй и третьей осей составили 27.63%, а внутривидовые различия между дифференцированными подвидами – всего 5.82%. Таким образом, можно полагать, что в данном случае фенетико-мерономические различия между представителями разных триб более чем на порядок превышают внутривидовые.

Представляло интерес сравнить между собой представителей рода *Clethrionomys*, которые устойчиво формировали субкластер в составе большого общего кластера для трибы Clethrionomyini (по И.М. Громову), куда входили и все виды рода *Alticola*. Результаты дискриминантного анализа четырех видов рода *Clethrionomys* представлены на рис. 10.13.



Рис. 10.13. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций неметрических признаков черепа полевок рода *Clethrionomys*: американской лесной (1), сибирской красной (2), европейской рыжей (3) и красно-серой (4)

Все сравниваемые виды достаточно хорошо разделились, причем центры выборок *C. rutilus*, *C. glareolus* и *C. rufocanus* образуют в пространстве двух первых канонических переменных подобие почти равностороннего треугольника, а выборка *C. gapperi*, ординаты которой в плоскости первых двух дискриминантных осей занимают центральную часть графика, смещена вверх по отношению к трем другим видам вдоль третьей дискриминантной оси (табл. 10.11). Эффективность дискриминации оказалась довольно высокой – доля правильно разделенных объектов в среднем составила 94.57% (табл. 10.12). Наиболее своеобразными таксонами можно считать красно-серую полевку, которая определяется с точностью 100%, и красную полевку, диагностиру-

емую с точностью 98.0%. Вдоль первой дискриминантной функции наибольшие различия наблюдаются между красной и красно-серой полевками, вдоль второй оси с одной стороны выделяются красная и красно-серая полевки, а с другой – американская лесная и рыжая полевки. Наконец, вдоль третьей оси выявляется специфика американской лесной полевки по отношению ко всем остальным видам.

Мы рассчитали среднюю меру уникальности (*MMU* – mean measure of uniqueness) для изученных выборок, используя обобщенные расстояния Махаланобиса (табл. 10.13). Самой уникальной оказалась в данном сравнении красная полевка, у которой *MMU* = 29.18., у красно-серой полевки – *MMU* = 26.95. Наименьший показатель средней уникальности наблюдается у лесной американской полевки (*C. gapperi*) – *MMU* = 17.67, а промежуточное положение занимает рыжая полевка – *MMU* = 22.59. Таким образом, наиболее дивергировали в эпигенетическом отношении красно-серая и красная полевки. Из табл. 10.12 видно, что при диагностике лесной американской полевки встречаются единичные случаи ее отнесения ко всем другим видам. Это означает, что у данного вида, обитающего на американском континенте, обнаруживаются, хотя и сравнительно редко, фенетические композиции характерные для представителей *Clethrionomys* Старого Света. У красной полевки наблюдался лишь один случай «ошибочного» определения в качестве рыжей полевки, а у последней в одном случае имелась фенокомпозиция, типичная для красно-серой полевки и пять(!), отнесенных к американской лесной полевке.

Таблица 10.11. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе главных компонент индивидуальных композиций фенотипов американской лесной (*Clethrionomys gapperi*), красной (*C. rutilus*), рыжей (*C. glareolus*) и красно-серой (*C. rufocanus*) полевок

Сравниваемые виды и подвидовые формы	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
<i>Clethrionomys gapperi</i>	0.181	0.372	2.227
<i>Clethrionomys rutilus</i>	-3.262	-1.326	-0.319
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0.001	2.765	-0.584
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	2.815	-1.385	-0.407
Собственные числа	5.4274	3.1472	0.9975
Число степеней свободы	126	82	40
Доля дисперсии, %	56.70	32.88	10.42
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Подобные «сбои», как уже отмечалось выше, можно рассматривать с позиции правила «родственных отклонений» Н.П. Кренке, когда редкая аномалия для одного таксона у другого родственного таксона

Таблица 10.12. Оценка корректности проведенной дискриминации объектов при сравнении американской лесной (clgap), красной (clrutil), рыжей (clglar), и красно-серой (clruf) полевков

Сравниваемые виды	Корректность идентификации, %	clgap	clrutil	clglar	clruf
clgap	90.00	27	1	1	1
clrutil	98.00	0	49	1	0
clglar	87.50	5	0	42	1
clruf	100.00	0	0	0	56
Итого	94.57	32	50	44	58

Таблица 10.13. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами при сравнении американской лесной, красной, рыжей и красно-серой полевков (все различия статистически достоверны при $p < 0.001$)

Сравниваемые виды	<i>C. gapperi</i>	<i>C. rutilus</i>	<i>C. glareolus</i>	<i>C. rufocanus</i>
<i>C. gapperi</i>	0	21.69	13.97	17.34
<i>C. rutilus</i>		0	28.07	37.77
<i>C. glareolus</i>			0	25.74

может быть нормой и даже оказывается фиксированным свойством для всех особей. Редкие для американской лесной полевки отклонения морфогенеза в сторону близких по происхождению других таксонов рода *Clethrionomys* в соответствии с правилом Кренке косвенно свидетельствуют о родственных связях их эпигенетической системы. Поскольку у *C. gapperi* проявились косвенные «рефранные» связи со всеми изученными таксонами рода *Clethrionomys*, очень осторожно можно предполагать, что она обладает наиболее общими чертами, а следовательно, может быть близка к относительно ранней фазе разделения таксонов рода, неся в себе черты некогда общей эпигенетической системы предковой формы. Наиболее близка к *C. gapperi* рыжая лесная полевка, у которой 10.4% особей были распознаны как представители американской лесной полевки. Высокий процент реализации родственных отклонений у рыжей полевки в пользу американского вида может указывать на их сравнительно тесные родственные связи.

В работе по молекулярной филогении В.С. Лебедев с соавт. (Lebedev et al., 2007) также проанализировали филогенетические связи представителей рода *Clethrionomys*. В одном дереве (кладограмме), полученном ими методом максимального правдоподобия, клада американской лесной полевки оказалась сестринской, наиболее тесно связанной с кладами рыжей и красной полевков (при этом клада рыжей полевки является по отношению к ним терминальной), а в другом ва-

рианте клада рыжей полевки также близко связана складами красной и американской, но выступает по отношению к ним в качестве базальной. Таким образом, молекулярная филогения при любом из этих сценариев не противоречит нашим результатам о тесных родственных связях, однако они более соответствуют первому молекулярно-генетическому сценарию. Безусловно, это лишь самые предварительные оценки, так как, опираясь только на единичные случаи сочетания референсов и проявления правила Кренке, нельзя получить надежных окончательных выводов и требуется значительно большее число повторов и больший объем сравнительного материала.

Кластерный анализ показал, что наиболее близкими в эпигенетическом отношении к представителям рода *Clethrionomys* оказались таксоны рода *Alticola*, что в целом также не противоречит молекулярно-генетическим оценкам и согласуется с их современным систематическим положением (Павлинов, 2006; Lebedev et. al., 2007).

Поскольку некоторые формы *Aschizomys* и *Alticola* являются спорными в таксономическом отношении, мы провели специальный дискриминантный анализ этих форм, используя ту же самую технологию расчетов, что и ранее. Дискриминантный анализ выявил своеобразие плоскочерепной полевки, которая резко отличается от всех видов рода и по уровню эпигенетической дивергенции соответствует по меньшей мере «родовому обособлению» (табл. 10.14). Показатель средней уникальности выборки для плоскочерепной полевки составил $MMU = 62.09$, т.е. оказался почти в 2 раза больше, чем у других форм. Вероятно, для этого, как можно предполагать, исходно горного вида *эпигенетическая цена адаптации* к обитанию в каменистых степных плоскогорьях Средней Азии с резко континентальным климатом была чрезвычайно велика. Хорошо известно, что он резко отличается от других представителей рода в морфологическом и экологическом отношениях (Большаков, 1972).

Второе место по величине средней уникальности заняла североякутская дифференцированная форма лемминговидной полевки ($MMU = 39.25$), особое положение которой мы рассматривали в главе 9, что также указывает на ее выраженную эпигенетическую специфику (см. табл. 10.14). Полевка Фетисова (спорный в таксономическом отношении вид) в этом ряду занимает третье место ($MMU = 36.58$), т.е. действительно достигает видового обособления, что противоречит нашей первоначальной точке зрения о подвидовом статусе данной формы (Васильева и др., 2008). Наименьшие показатели средней уникальности проявились у обеих форм большеухой полевки, что свидетельствует о промежуточном положении этого вида в данной группе форм. Интересно, что квадрат обобщенного расстояния Махаланобиса между подвидами больше-

Таблица 10.14. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок плоскочерепной (astrel), серебристой (aargen), забайкальского (amacr) и алтайского (amvin) подвидов большеухой, чукотской (alemP) и североякутской (alemT) формами лемминговидной полевки и полевки Фетисова (afetis)

Вид	astrel	aargen	afetis	amacr	amvin	alemT	alemP
astrel	0.00	53.52	64.26	56.90	60.84	74.41	62.62
aargen		0.00	30.27	23.09	20.77	30.75	35.03
afetis			0.00	12.21	25.84	45.85	41.06
amacr				0.00	10.87	35.73	32.41
amvin					0.00	27.03	21.60
alemT						0.00	21.73
alemP							0.00
MMU	62.09	32.24	36.58	28.54	27.87	39.25	35.74

Примечание. Все различия статистически достоверны при $p < 0.001$; MMU – усредненная мера уникальности выборки (среднее значение D^2 данной выборки со всеми другими).

ухой полевки в данном случае оказался в 2–3 раза меньше, чем в среднем между бесспорными видами и составил $D^2 = 10.87$. Этот уровень различий мы наблюдали и ранее при рассмотрении других внутривидовых форм полевки, например рода *Microtus*. Эпигенетические различия между полевкой Фетисова и забайкальским номинативным подвидом большеухой полевки оказались выше: $D^2 = 12.21$, и почти совпали с величиной аналогичных различий между видами-двойниками обыкновенной полевки *sensu lato*, которые мы приводили ранее в главе 9.

Поскольку межгрупповые различия, обусловленные вкладом плоскочерепной полевки, чрезвычайно велики, они затушевывают различия между другими таксонами. Для более подробного рассмотрения их межгрупповых особенностей мы вновь провели дискриминантный анализ, включив в него только представителей подрода *Aschizomys*: две внутривидовые формы большеухой полевки, полевку Фетисова, а также две дифференцированные формы лемминговидной полевки – чукотскую и североякутскую из окрестностей г. Тикси. Результаты дискриминантного анализа представлены на рис. 10.14 и в табл. 10.15.

Наибольшие различия вдоль первой дискриминантной канонической функции наблюдаются, с одной стороны, между обеими формами лемминговидной полевки, а с другой – двумя близкими формами *A. m. macrotis* (забайкальский подвид) и *A. fetisovi* (эндемичный вид, обитающий на гольце Сохондо на юге Читинской области). Межгрупповая дисперсия при этом составила более 50% (табл. 10.15). Вдоль второй оси с одной стороны проявились различия между алтайской формой большеухой полевки (*A. m. vinogradovi*), которую ранее рас-

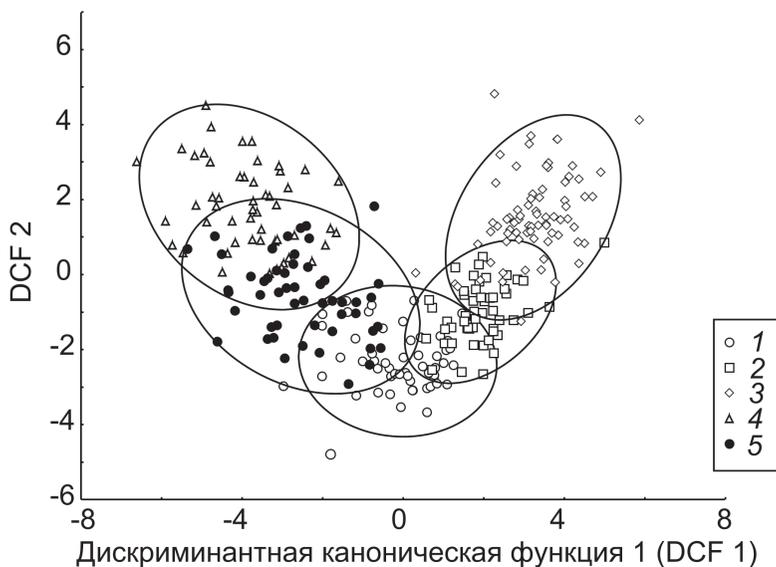


Рис. 10.14. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций неметрических признаков черепа полевок рода *Alticola*: забайкальского (1) и алтайского (2) подвидов большеухой полевки, полевки Фетисова (3), чукотской (4) и северякутской (5) форм лемминговидной полевки и полевки Фетисова

Таблица 10.15. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе главных компонент индивидуальных композиций фенотических признаков забайкальского (*Alticola macrotis macrotis*) и алтайского (*Alticola macrotis vinogradovi*) подвидов большеухой, чукотской (*Alticola lemminus* 1) и северякутской (*Alticola lemminus* 2) форм лемминговидных полевок и полевки Фетисова (*Alticola fetisovi*)

Сравниваемые формы и виды	Дискриминантная каноническая функция			
	DCF1	DCF2	DCF3	DCF4
<i>Alticola fetisovi</i>	-0.137	-2.309	1.146	-0.999
<i>Alticola macrotis macrotis</i>	1.917	-0.995	0.659	1.497
<i>Alticola macrotis vinogradovi</i>	3.227	1.524	-0.464	-0.490
<i>Alticola lemminus</i> 1 (Певек)	-3.823	1.803	1.562	0.123
<i>Alticola lemminus</i> 2 (Тикси)	-2.544	-0.579	-2.752	0.114
Собственные числа	7.3817	2.5001	2.2580	0.6796
Доля дисперсии, %	57.58	19.50	17.61	5.30
Число степеней свободы	136	99	64	31
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

сматривали в качестве самостоятельного вида – полевки Виноградова, с другой – полевкой Фетисова и североякутской формой лемминговидной полевки (доля дисперсии составила 20%). Вдоль третьей оси выражены различия между чукотской и североякутской формами лемминговидной полевки (17.61% от общей межгрупповой дисперсии). Наконец, вдоль четвертой канонической переменной проявляются различия между двумя подвидами большеухой полевки, на которые приходится 6.4% общей дисперсии. Все межгрупповые различия статистически значимы (см. табл. 10.15).

На рис. 10.14 в морфопространстве, образованном первыми двумя каноническими переменными, хорошо видно, как от эллипсоида, принадлежащего алтайской форме большеухой полевки, наблюдается дивергенция эллипсоидов ординат с одной стороны двух северных форм, а с другой – двух южных. Крайние позиции, как наиболее разошедшиеся, занимает у северных форм эллипсоид североякутской формы лемминговидной полевки, а у южных – полевки Фетисова. Между этими наиболее дивергировавшими формами $D^2 = 45.85$.

Для сравнения напомним, что между североякутской и чукотской формами лемминговидной полевки $D^2 = 21.73$, а между полевкой Фетисова и забайкальской формой большеухой полевки – $D^2 = 12.21$. Таким образом, алтайская форма большеухой полевки оказывается эпигенетически промежуточной по отношению к этим таксонам. Приведенные в главе 9 результаты фенотипирования североякутской и чукотской форм лемминговидной полевки еще раз подчеркивают высокий уровень их эпигенетической дивергенции.

В свою очередь забайкальская большеухая полевка, генетическая связь которой с алтайской формой очевидна и экспериментально доказана гибридизацией (Большаков и др., 1982а), явно имеет связь и с полевкой Фетисова. Дальнейшие исследования с привлечением молекулярно-генетических методов, проведением экспериментов по гибридизации и палеонтологические находки смогут прояснить эту неясную таксономическую и филогеографическую картину.

В заключение рассмотрим взаимоотношения таксонов высокого иерархического ранга, используя тот же метод сравнения. С помощью дискриминантного анализа сравним таксоны высокого уровня таксономической иерархии, относимые нами к разным трибам и родам Arvicolinae: обыкновенную слепушонку, прометееву полевку, сибирского и лесного леммингов. Результаты сравнения приведены в табл. 10.16, 10.17 и на рис. 10.15. Практически ни в одном случае не наблюдалось ошибок при дискриминации, и корректность диагностики составила 100%. Межгрупповые различия были очень велики (см. табл. 10.16) и существенно превосходят по масштабу все обнаруженные и описанные ранее.

Таблица 10.16. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок прометеевой полевки (prom), обыкновенной слепушонки (eltalp), сибирского (lemm) и лесного леммингов (myop)

Вид	prom	lemm	myop	eltalp	MMU
prom	0.00	91.75	173.39	279.42	181.52
lemm		0.00	74.74	271.66	145.05
myop			0.00	214.16	156.1
eltalp				0.00	255.08

Примечание. Все различия статистически достоверны при $p < 0.001$; MMU – средняя мера уникальности выборки.

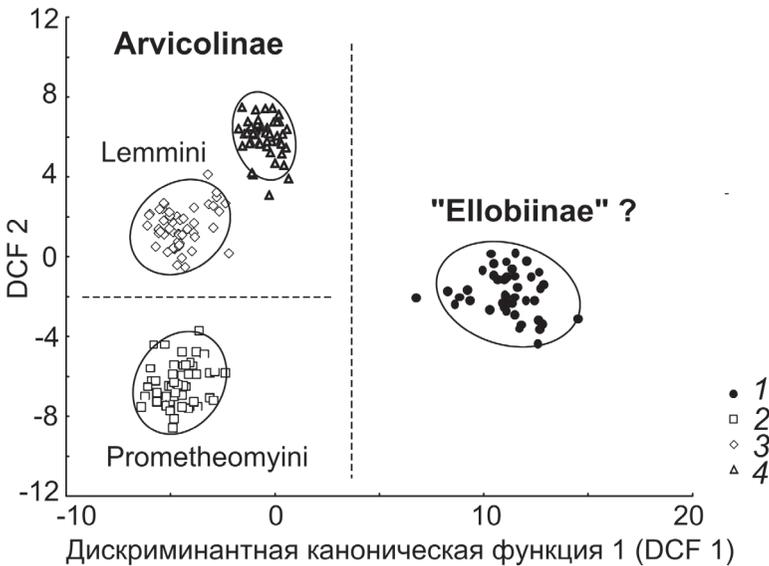


Рис. 10.15. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных композиций фенотипов четырех видов подсемейства Arvicolinae (высокого уровня иерархии): *Ellobius talpinus* (1), *Prometheomys schaposchnikovi* (2), *Lemmus sibiricus* (3), *Myopus schisticolor* (4)

Относительно близко друг к другу в эпигенетическом отношении оказались представители родов *Myopus* и *Lemmus* из трибы Lemmini, между которыми расстояние Махаланобиса $D^2 = 74.74$. Приблизительно такие же по величине различия наблюдались и при сравнении плоскочерепной полевки с североякутской формой лемминговидной полевки ($D^2 = 74.41$). Между представителями разных триб в пределах подсемейства Arvicolinae расстояние Махаланобиса в среднем почти в

2 раза больше, например, между прометеевой полевкой и лесным леммингом $D^2 = 173.39$ (см. табл. 10.16). Можно также заключить, что обыкновенная слепушонка эпигенетически еще более резко уклоняется от всех других представителей Arvicolinae: средняя мера уникальности вида составила $MMU = 255.08$. Из табл. 10.17 видно, что наибольшие межгрупповые различия наблюдаются между слепушонкой и всеми остальными видами вдоль первой канонической переменной, причем доля дисперсии составила в этом случае почти 60%.

Таблица 10.17. Значения центроидов выборок, вычисленных при дискриминантном анализе главных компонент индивидуальных композиций фенотипов прометеевой полевки, обыкновенной слепушонки, сибирского и лесного леммингов

Сравниваемые виды	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
<i>P. schaposchnikovi</i>	-4.561	-6.319	1.796
<i>Lemmus sibiricus</i>	-4.538	1.490	-3.581
<i>Myopus schisticolor</i>	-0.521	6.057	2.440
<i>Ellobius talpinus</i>	11.173	-1.876	-0.748
Собственные числа	39.0705	21.5962	5.9912
Число степеней свободы	102	66	32
Доля дисперсии, %	58.61	32.40	8.99
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Вдоль второй канонической оси проявились различия между представителями разных триб Prometheomyini и Lemmini (доля дисперсии – 32.4%) и, наконец, вдоль третьей оси – между представителями разных родов в трибе Lemmini, причем доля межгрупповой дисперсии составила около 9%. Следовательно, по мере возрастания ранга таксономической иерархии растет и уровень эпигенетической дивергенции между таксонами. Используя величины межгрупповой дисперсии как относительную меру дивергенции, можно показать, что между трибами различия приблизительно в 3 раза больше, чем между родами, а между трибой Ellobiusini и другими трибами Arvicolinae – приблизительно в 2 раза больше, чем между последними.

Для количественной оценки уровня дивергенции слепушонки от характерных таксонов из разных триб подсемейств Arvicolinae и представителей Cricetinae мы провели дополнительное сравнение. Весь массив данных по проявлению фенотипов на левых и правых сторонах черепа независимо от видовой принадлежности форм отнесли к 9 большим группам, т.е. искусственно сняли видовые и родовые границы, и изучали массивы особей, относящихся к разным трибам двух подсемейств. Такая процедура «снятия видовых границ» позволяет оценить на инди-

видуальном уровне возможность реального проявления высших «надвидовых» таксонов, визуализации их «эпигенетических ландшафтов».

В пределах Arvicolinae выделили 8 групп, соответствующих 8 трибам: Arvicolini, Lagurini, Prometheomyini, Clethrionomyini, Lemmini, Ondatrini, Dicrostonyxini и Ellobiusini, а оставшаяся 9-я группа соответствовала подсемейству Cricetinae (единичные виды трех родов – *Cricetus*, *Cricetulus* и *Mesocricetus*). Для этих 9 групп по альтернативным состояниям 107 признаков (наличие фена – 1, отсутствие – 0), проявившимся у всех 2684 изученных левых и правых сторон черепа 45 разных таксонов, провели сначала их многомерную ординацию методом главных компонент, а затем осуществили канонический анализ, как и при работе с видовыми таксонами. Расчеты проводили в программе PAST, поскольку соответствующий программный модуль прикладного пакета STATISTICA 5.5 не смог выполнить такой объем вычислений.

Результаты многомерной ординации индивидуальных фенокмпозиций особей, входящих в 9 высших таксонов ранга триб и два подсемейства, позволяют рассмотреть в общих чертах структуру фенотипического морфопространства вдоль первых трех главных компонент. Из рис. 10.16 видно, что взаимное размещение «тел высших таксонов» – сгущений ординат представителей каждой трибы, весьма упорядочено: каждая триба занимает определенную область морфопространства.

Следует заметить, что главные компоненты формируют морфопространство по наиболее варьирующим неметрическим признакам и их фенокмпозициям. Поэтому по величинам вкладов признаков – мерономическим нагрузкам в изменчивость главных компонент – можно установить те из них, которые более всего определяют местоположение таксона в морфопространстве. Мерономические нагрузки отражают наибольшую сочетанную изменчивость гомологичных фенов неметрических признаков вдоль соответствующих главных компонент как внутри таксона, так и между ними, т.е. разнообразие их рефренов.

Другой аспект рассмотрения морфопространства возникает при проведении канонического анализа, где на первый план выходят наименее варьирующие признаки, характеризующие наиболее устойчивые фенокмпозиции в пределах каждого таксона, но при этом более всего различающие один таксон от другого. В первую очередь выбираются стабильные и инвариантные фенокмпозиции таксона, которые характеризуют его архетип (архетипическую структуру). Эти же устойчивые инвариантные черты позволяют, как уже отмечалось, визуализировать особенности «эпигенетического ландшафта» вида или надвидового таксона (см. главы 8, 9). Результаты канонического анализа тех же 9 высших таксонов Arvicolinae и Cricetinae, представленные на рис. 10.17, характеризуют 70.86% межгрупповой дисперсии. Межгрупповые

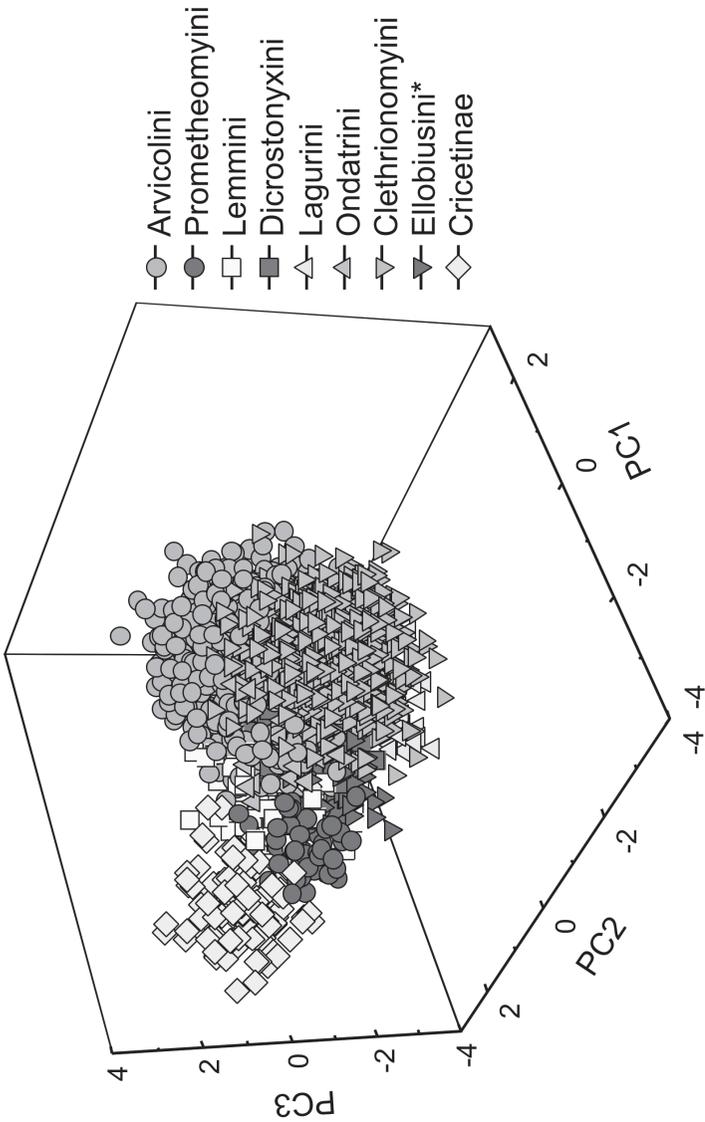


Рис. 10.16. Многомерная ординация индивидуальных фенокомпозиций особей, входящих в 9 высших таксонов – ранга триб и подсемейств (Arvicolini, Lagurini, Prometheomyini, Clethrionomyini, Lemmini, Ondatrini, Dicrostonyxini, Ellobiusini, Cricetinae) в морфопространстве первых трех главных компонент

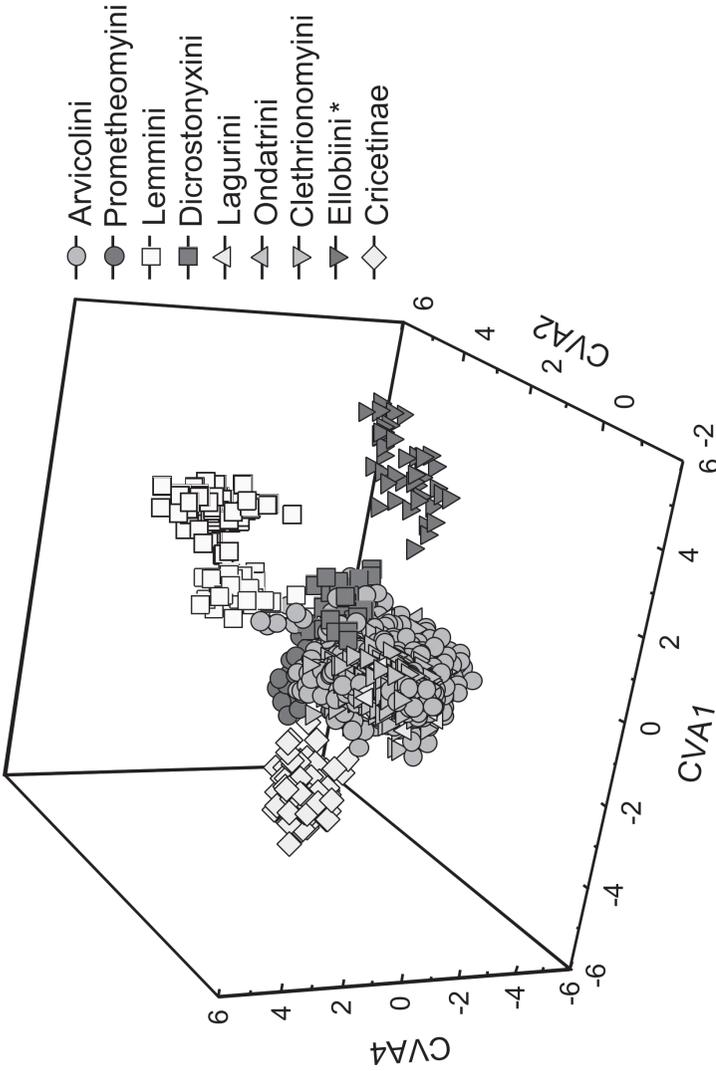


Рис. 10.17. Канонический анализ индивидуальных композиций гомологичных фенотипов отдельных изученных таксонов, представляющих 8 триб подсемейства Arvicolinae: Ellobiini, Prometheomyini, Lemmini, Ondatrini, Dicrostonyxini, Clethrionomyini, Lagurini, Arvicolini, а также характеризующих три рода подсемейства Cricetinae

различия оказались статистически высокозначимыми ($F = 23.34$; $p < 0.001$). Видно, что при каноническом анализе ординаты каждого надвидового таксона в морфопространстве расположены более компактно, а расхождение всех групп выражено более отчетливо, чем в случае использования метода главных компонент. При этом триба *Ellobiusini* удалена от других триб *Arvicolinae* приблизительно так же, как от них удалены и представители *Cricetinae*.

Вдоль первой канонической переменной, на которую приходится 40.63% дисперсии, отчетливые различия проявились между представителями *Cricetinae* и *Arvicolinae* (включая *Ellobiusini*), вдоль второй переменной (30.23% дисперсии) – такие же четкие различия между возможным подсемейством «*Ellobiinae*» и двумя другими подсемействами. Поэтому наши данные позволяют вид *Ellobius talpinus* отнести не к трибе *Ellobiusini* в составе подсемейства *Arvicolinae* (Павлинов, 2006), и не к подсемейству *Cricetinae* (Громов, Поляков, 1977), а потенциально рассматривать его в составе самостоятельного подсемейства *Ellobiinae*, что согласуется с взглядами М. Крецоя (Kretzoi, 1955).

Таким образом, проведенные расчеты показали, что высшие таксоны в эпигенетическом отношении представляют собой отчетливые реальности, сохраняя общие черты проявления гомологичных структур в морфогенезе. Это позволяет потенциально использовать данный подход для косвенной оценки эпигенетической дивергенции представителей таксонов различных надвидовых рангов, как это применяется обычно и для сравнения отдельных видов. Поэтому можно полагать, что таксоны высших уровней иерархии не являются условными и формальными суммативными объединениями низших таксонов, а исторически сохраняют благодаря поддерживаемому эпигенетической системой транзитивному полиморфизму свойства анцестральных форм и могут рассматриваться как реальные, а не условные макроэволюционные единицы.

Визуализация «эпигенетических ландшафтов» таксонов – от внутривидовых до подсемейств – позволяет с помощью многомерных методов статистики судить о степени и направлении их эпигенетической дивергенции. Безусловно, предложенный нами подход не является панацеей для решения таксономических задач, а лишь позволяет строить новые филогенетические гипотезы, опираясь на закономерности гомологической изменчивости морфоструктур. Он является тем редким случаем, когда морфологическое *сходство*, в силу инерционности эпигенетической системы, регулирующей морфогенез пороговых неметрических признаков, может быть, скорее, истолковано как *родство*.

10.3. ОЦЕНКА ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ МЕТОДАМИ КЛАДИСТИКИ

10.3.1. Реальность надвидовых таксонов разного ранга

Для еще одной проверки гипотезы о реальности надвидовых таксонов, целостность которых поддерживается за счет транзитивного полиморфизма и инерционного сохранения регулятивных свойств эпигенетической системы у представляющих их видовых таксонов, мы провели анализ распределения фенетических *MMD*-дистанций, вычисленных по 107 фенам с учетом иерархического ранга сопоставляемых при этом пар таксонов (см. раздел 10.1). При попарном сравнении априори было принято выделять следующие ранги иерархии таксонов: 1 – внутривидовой (беспорные подвиды); 2 – спорные таксоны (когда неясно подвиды это или самостоятельные виды); 3 – виды внутри подрода; 4 – виды разных подродов и виды внутри рода; 5 – виды разных родов; 6 – виды разных подсемейств. Затем для каждой выделенной совокупности пар сравнения были вычислены средние величины *MMD*-дистанций. В результате была оценена зависимость средних фенетических *MMD*-дистанций от ранга сравниваемых таксонов.

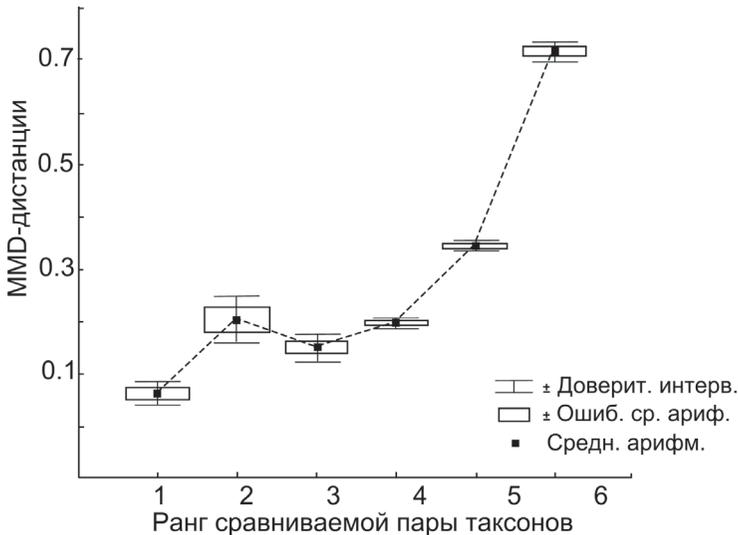


Рис. 10.18. Распределение значений *MMD*-дистанций при сравнении таксонов разного уровня дивергенции:

- 1 – внутривидовые (беспорные подвиды);
- 2 – спорные формы (виды или подвиды);
- 3 – виды внутри подрода;
- 4 – виды разных подродов и виды внутри рода;
- 5 – виды разных родов;
- 6 – виды разных подсемейств

Из рис. 10.18 видно, что общая зависимость представляет собой закономерное нелинейное экспоненциальное увеличение уровня *MMD* при возрастании таксономического ранга сравниваемых пар. Второй класс, составленный из «спорных таксонов», также уклоняется от общей зависимости в сторону возрастания средней величины *MMD*. Теоретически, исходя из экспоненциальной зависимости, эта величина должна быть приблизительно в 2 раза ниже, т.е. $MMD = 0.110$. Для сравнения напомним, что между видами-двойниками обыкновенной полевки *sensu lato*: *Microtus arvalis* и *M. levis* – дистанция составила $MMD = 0.109$. Таким образом, среди «спорных таксонов», судя по средней величине *MMD* у второй группы, большинство таксонов должны были представлять собой «хорошие виды», т.е. третий класс таксонов.

Распределение, построенное из 1081 полученных значений *MMD*-дистанций (рис. 10.19), выявило его статистически значимое отклонение от нормального, т.е. случайного распределения величин (критерий Колмогорова-Смирнова $d = 0.130$; $p < 0.01$). Хорошо видно, что распределение является полимодальным: при значениях *MMD* от 0.100 до 0.300 (это уровень фенетических различий «хороших видов» в данном сравнении) наблюдается первый подъем частот, а при значениях от 0.500 до 0.600 (величины типичны для сравнения представителей дифференцированных триб) – второй. Наконец, третий пик проявляется при значениях *MMD* от 0.700 до 0.800 (такие значения обнаруживаются при сравнении представителей разных подсемейств). Существование такого отклонения от случайного распределения и наличие его полимодальности, т.е., по крайней мере, трех пиков распределения, указывает на два важных момента: во-первых, распределение отражает закономерную неоднородность различий между таксонами разных рангов, а во-вторых, косвенно указывает на реальность существования таксонов высших уровней иерархии (ансамблей таксонов по терминологии В.В. Черных).

Мы не выявили значимых коэффициентов корреляции как Пирсона ($r_p = 0.21$, $p = 0.172$), так и Спирмена ($r_s = 0.24$, $p = 0.100$) между числом признаков, приходящихся на таксон, и объемом его выборки. Поэтому на полимодальность распределения фенетических *MMD*-дистанций не влияет величина выборки. Не обнаружено значимых корреляций и с объемом выборки и долей полиморфных признаков у таксона (долю полиморфных признаков вычисляли как разность между общим числом потенциальных признаков $N = 107$ и суммой фиксированных признаков, т.е. имеющих нулевую или 100%-ную встречаемость). Поэтому, поскольку объемы выборок обычно близки по величине, которая мало варьирует, нам не понадобилось применять процедуру *rareфакции* (rarefaction), т.е. разбавления (прореживания) выборки относительно минимальной по объему выборки.

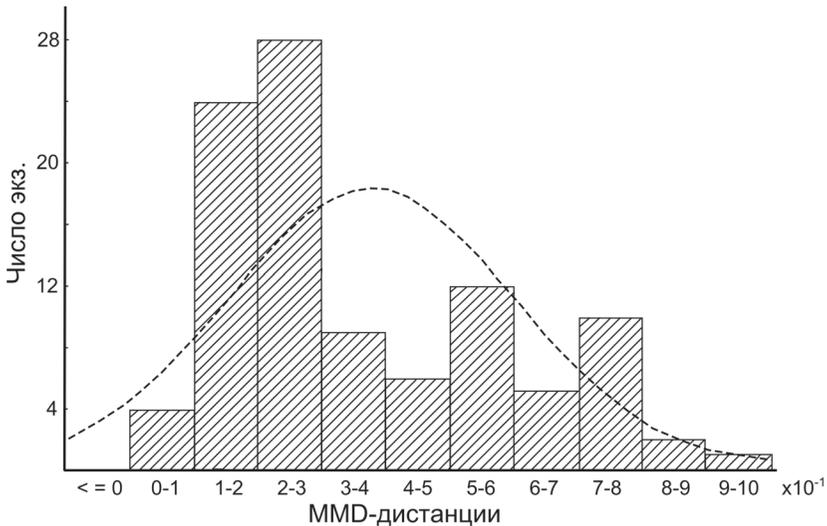


Рис. 10.19. Распределение значений фенетических MMD-расстояний между 45 таксонами разного уровня эволюционной дивергенции: от внутривидовых форм до представителей разных подсемейств (*Cricetinae* и *Arvicolinae*)

Далее было произведено усреднение относительных частот встречаемости гомологичных фенотических признаков низших таксонов: внутривидовых форм и отдельных видов в таксоны подродового или, если это было невозможно, родового уровня иерархии. В итоге в пределах *Arvicolinae* охарактеризованы следующие надвидовые таксоны: в роде *Microtus* – подроды *Microtus*, *Sumeriomys*, *Stenocranium*, *Neodon*, *Pallasiinus*, *Alexandromys*, *Mynomes*, *Microtus2* (этот условный «подрод» введен нами по причине чрезвычайного отклонения закаспийской полевки *Microtus transcaspicus* от других и настоящей необходимости отразить его морфологическую специфику), в роде *Alticola* – *Alticola*, *Aschizomys*, *Platycranium*, в роде *Clethrionomys* – *Craseomys* и *Clethrionomys*. В том же подсемействе рассматривали роды *Prometheomys*, *Lemmus*, *Myopus*, *Dicrostonyx*, *Lagurus*, *Ondatra* и *Ellobius*, хотя мы неоднократно обнаруживали резкое морфологическое своеобразие слепушонок. Из подсемейства *Cricetinae* в анализ включили три рода: *Cricetus*, *Cricetulus* и *Mesocricetus*.

Использовали два варианта представления информации. В первом варианте все количественные характеристики – частоты встречаемости фенотических признаков – были заменены на качественные. Наличие фенотического признака, независимо от его частоты встречаемости, обозначали цифрой 1, а отсутствие – 0. Во втором варианте учитывали частоты фенотических признаков. Оба варианта

были предназначены для применения методов наибольшей экономии, или парсимонии (maximum parsimony – MP). Второй вариант в виде частот встречаемости фенотипов использовали также для кладистических сравнений с применением метода наибольшего правдоподобия – maximum likelihood (ML).

Затем было принято, что изученные нами современные роды подсемейства Cricetinae (*Cricetus*, *Cricetulus* и *Mesocricetus*) могут рассматриваться как внешняя группа по отношению к представителям Arvicolinae (и, очевидно, Ellobiinae), анцестральными формами которых являются древние Cricetinae (Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Chaline, 1999). Следовательно, можно было предполагать, что все фенотипы, встретившиеся у современных Cricetinae, в силу явления транзитивного полиморфизма могут рассматриваться для современных Arvicolinae в основном как плезиоморфные. В свою очередь все признаки Arvicolinae, не обнаруженные у представителей Cricetinae, могут рассматриваться как апоморфные. Соответственно, обозначив все «плезиоморфные» фенотипы Cricetidae как 0, а «апоморфные» Arvicolinae – как 1, мы провели перекодировку наличия состояний признаков у всех таксонов.

Следует признать, что это достаточно грубый и далеко не точный метод оценки симплезиоморфий и апоморфий, но мы сознательно огрубляли и упрощали ситуацию, поскольку гомоплазии при сравнении представителей разных подсемейств выражены в меньшей степени, чем при сравнении форм внутри подсемейств и еще более – родов. В итоге речь идет лишь о самой предварительной попытке использования методов кладистики при анализе таксономических взаимоотношений на основе проявления гомологичных фенотипов неметрических признаков черепа. Исходя из этих соображений, мы попытались провести предварительную реконструкцию филетических отношений между видами, а также надвидовыми таксонами ранга род/подрод методами кладистики (MP и ML) по комплексу гомологичных фенотипов неметрических признаков черепа. В данном случае Байесов метод филогенетического анализа (Bayesian Phylogenetic Analysis) не использовали.

10.3.2. О методах кладистики

В последние годы методы кладистики стремительно развиваются, поскольку их часто используют при филогеографических, филогенетических и таксономических исследованиях, опирающихся на изучение и сравнение нуклеотидных последовательностей ядерной и митохондриальной ДНК с помощью PCR-методов (Congrou, Cook, 2000; Банникова и др., 2002; Банникова, 2004; Jaarola et al., 2004; Lebedev et al., 2007).

Как хорошо известно, кладистический анализ берет начало от работы В. Хеннига (Hennig, 1966) и базируется на идее монофилии. В его

основе исходно лежал метод наибольшей экономии, или парсимонии (*parsimony*), построения древа, ветвями или кладами которого являются соответствующие таксоны. При этом заранее всегда выбирается заведомо более древний таксон **A**, который рассматривается в качестве так называемой внешней группы. Решение об объединении сравниваемой пары таксонов основано на взвешивании отношений между относительно более древними – плезиоморфными признаками, и более продвинутыми новыми, или апоморфными признаками. Общее для двух таксонов **B** и **C** апоморфное состояние признака позволяет объединить их в одну ветвь как апоморфию, а по отношению к исходной внешней группе, обладающей плезиоморфным состоянием данного признака, апоморфия позволяет построить узел ветвления (*node*), отделяющий таксон **A** от общей ветви, объединившей таксоны **B** и **C**. Последние таксоны также «взвешиваются» по другим системам признаков и при нахождении апоморфного состояния, например у таксона **B**, на кладограмме можно построить его узел ветвления с таксоном **C**.

Методы и алгоритмы кладистики сложны и требуют проведения длительных компьютерных вычислений. Наиболее широко известны программа PHYLIP (PHYLogeny Inference Package), разработанная Дж. Фельсенштейном (Felsenstein, 2004, 2006), и программный комплекс PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), созданный Дэвидом Сваффордом (Swofford, 2002). Наряду с этим метод наибольшей парсимонии с большим числом различных алгоритмических решений реализован в большом числе более частных программ, например MEGA, TreeDin, PAST. В данной работе частично использованы методы парсимонической кладистики, реализованные в программах PAST и PHYLIP 3.6b.

Другой достаточно мощный подход основан на использовании метода наибольшего правдоподобия (ML) для количественных характеристик признаков (в нашем случае это относительные частоты, поскольку в основе проявления дискретных фенотипов лежат пороговые ограничения количественной изменчивости). Метод наибольшего правдоподобия был впервые предложен Р. Фишером. Его использование для решения задач кладистики позволяет с помощью модели броуновского хаотического движения итеративно накапливать вероятность принятия оптимальных решений, позволяя постепенно выбрать наиболее правдоподобные (непротиворечивые) структуры кладограмм. Данный метод предполагает, что признаки эволюируют с равными скоростями и не коррелируют друг с другом, что не требует брать в расчет использование корреляций признаков друг с другом.

В нашем случае, как это уже отмечалось выше, корреляция между проявлением фенотипов разных признаков действительно пренебрежимо мала и данный метод представляется вполне адекватным способом

оценки. В последние годы между сторонниками метода наибольшей парсимонии и метода наибольшего правдоподобия возникают постоянные дискуссии о преимуществах того или иного подхода (см. Песенко, 2005). Благодаря усилению вычислительных возможностей компьютерной техники программы, базирующиеся на методе наибольшего правдоподобия, все более широко используются. Нами были сопоставлены результаты кладистического анализа с использованием обоих подходов, а также проведено их сравнение с итогами нашего исходного фенетико-мерономического анализа.

При парсимоническом анализе состояния признаков (в нашем случае – фены) кодированы целыми числами 0 и 1 или как частоты. В прямоугольной матрице данных по строкам вводили данные о таксонах, а по столбцам – о признаках. Первая строка содержит таксон, рассматриваемый в качестве внешней группы (примеры ввода данных в файл мы не приводим). Для поиска наиболее коротких (максимально экономных) кладистических деревьев использовали четыре алгоритма, реализованных в программе PAST.

Первый из них – алгоритм «построения ветвей и границ» (branch-and-bound) – обеспечивает нахождение всех вариантов наиболее коротких деревьев и может запастись до 1000 вариантов. Вторым алгоритмом – эвристический поиск и «замена ближайшего соседа» (NNI – nearest neighbor interchange) – основан на последовательном добавлении строк, содержащих данные о таксонах, к ветвям, где они дают минимальное возрастание длины дерева. После каждого добавленного таксона все соседние ветви дерева обмениваются и перестраиваются в целях нахождения наиболее короткой структуры дерева. Данный метод позволяет обработать большое число таксонов, но не гарантирует нахождения всех вариантов возможных минимальных парсимонических деревьев. В этой связи при каждом повторном расчете и за счет использования при организации поиска генератора случайных чисел, его результаты могут быть различными.

Третий алгоритм представляет собой эвристический способ «обрезки и пересадки» ветвей субдеревьев (SPR – subtree pruning and regrafting). Он сходен с алгоритмом NNI, но осуществляет процедуру обмена ветвей более тщательно. Ветвь отрезается от дерева и присоединяется ко всем другим частям дерева в целях поиска наиболее короткого дерева. Это производится после каждого добавления нового таксона и для всех возможных субдеревьев. Данный алгоритм часто находит больше коротких деревьев, чем NNI.

Четвертый алгоритм – эвристический способ «рассекания деревьев и повторного связывания» (TBR – tree bisection and reconnection) – отчасти напоминает предыдущий, но осуществляет еще более полную

схему обмена ветвей, чем SPR. При его работе дерево рассекается на две части, и они вновь связываются с каждой из возможных пар ветвей для нахождения самого короткого дерева. Это повторяется после каждого введенного (добавленного к дереву) нового таксона и для всех возможных подразделений дерева. За счет такого детального поиска этот алгоритм является наиболее долгим в расчетах по сравнению с NNI и SPR.

При выполнении расчетов этими методами были использованы различные критерии оптимизации выбора признаков. Первый из них – критерий Вагнера, когда производят реверсию и упорядочивание признаков, опираясь на то, что филогенетический шаг от 0 до 2 стоит больше, чем от 0 до 1, но имеет ту же стоимость, что и переход от 2 к 0. Другой – критерий Фитча – предполагает, что все признаки обратимы и не упорядочены, а все изменения в любом направлении имеют одинаковую стоимость. Третий критерий – критерий Долло – гласит, что признаки упорядочены, но приобретение признаком данного состояния (от низшего к высшему) может случиться только однажды и необратимо. В качестве гомоплазий рассматриваются все явления обратимости состояний признаков. При этом переход от 0 к 1 случается только один раз, позволяя находить корень дерева, а переход от 1 к 0 становится возможен при построении дерева только через несколько шагов. Последний аспект постоянно дискутируется в литературе (Павлинов, 1988, 1990).

Для количественной оценки правильности выбора структуры дерева используется процедура «бутстрепа», основанная на серии повторных расчетов на одной и той же матрице признаков со случайным их взвешиванием. Метод бутстреп-анализа был, как известно, введен Б. Эфроном и впервые применен для филогенетических оценок в кладистике Дж. Фельсенштейном (Felsenstein, 1985). Он заключается в повторяющемся цикле создания нового набора (выборки) случайно переставленных N признаков, причем с таким их размещением, что общее их число остается постоянным, но отдельные признаки удаляются, а другие взамен удваиваются. В итоге такой случайной повторной перетасовки проявляется статистически типичная изменчивость, которую можно получить, если взять серию не виртуальных, а реальных выборок. Метод предполагает, что признаки эволюируют независимо. В итоге вычисляется «бутстреп-значение», которое означает процент повторов (поддержек), в которых данная группа поддерживается в данном узле дерева. В наших расчетах мы устанавливали ограничение в 100 повторных расчетов – реплик со случайным взвешиванием признаков. Эти величины приводятся в узлах дерева, в местах, где укореняются клады, характеризующие каждую ответвившуюся группу таксонов.

Для характеристики степени выраженности гомоплазий в каждом данном варианте расчетов вычисляли так называемый индекс консистен-

ции признаков – CI (consistency index), который определяется как отношение m/s , где m – минимально возможное число изменений (шагов) при построении данного дерева, а s – реальное число шагов для создания этого дерева. Обычно используется суммарная групповая характеристика – $Ens.CI$ (ensemble consistency index). Значения индекса CI варьируют от 0 до 1. При нулевом значении гомоплазия максимально выражена, а при индексе, равном единице, напротив, она не проявляется.

Для оценки устойчивости поддержания ветвей дерева и количественной оценки синапоморфии используют индекс поддержания $RI = (g - s)/(g - m)$ на признак (Farris, 1989), где g – максимальное число шагов для признака при построении данного дерева, а s и m – те же величины, что и при подсчете индекса консистенции CI . Индекс RI тоже колеблется от 0 до 1. При значении 1 уровень синапоморфии выражен максимально.

Поскольку в выборках таксонов для большинства неметрических признаков доминируют случаи, когда одновременно встречаются разные их состояния – фены, то для нашей работы предпочтительным является выбор методов кладистики, предназначенных для дискретных состояний признаков, которые проявляют полиморфизм. Один из таких методов парсимонии для случая полиморфных состояний признаков был независимо предложен Дж.С. Фаррисом (Farris, 1978) и Дж. Фельсенштейном (Felsenstein, 1979). Метод предполагает, что мы можем объяснить модель состояний не более чем одним происхождением ($0 \rightarrow 1$) состояния 1, из чего следует, что можно сохранять (удерживать) полиморфизм для такого числа сегментов дерева, какое нам необходимо, то есть состояния 0 или 1, какие нам требуются.

Предложенная этими авторами программа пытается минимизировать общее число полиморфных признаков, где каждый случай полиморфизма рассматривается однажды для каждого сегмента дерева, в котором он удерживается. Данная программа реализована в модуле DOLLOP (Dollo and Polymorphism Parsimony Program) пакета PHYLIP 3.66. Метод расчета использует следующие предположения и допущения: 1 – анцестральное состояние (состояние 0) известно для каждого признака; 2 – признаки эволюируют независимо друг от друга; 3 – разные линии эволюируют независимо; 4 – прямое направленное изменение ($0 \rightarrow 1$) крайне маловероятно на протяжении всего времени эволюции данной группы; 5 – удержание полиморфизма есть также маловероятное явление, но все же более вероятное, чем прямое направленное изменение, поэтому мы можем считать, что случаи полиморфизма доминируют над направленными перестройками; 6 – состояние 1, однажды возникнув, крайне маловероятно преобразуется в состояние 0, что существенно менее вероятно, чем множественное удерживание.

жание полиморфизма; 7 – длины сегментов истинного дерева являются неравными в том отношении, что мы можем легче предусматривать ситуации удержания двух состояний, встречающихся на двух длинных сегментах, чем одного удерживаемого в коротком сегменте.

Наряду с этим проводили кладистический анализ с использованием частот встречаемости фенов на основе альтернативного по отношению к максимальной парсимонии подхода – метода максимальной правдоподобия, для чего использовали модуль CONTML (Gene frequencies and continuous characters maximum likelihood method) пакета PHYLIP 3.66. Как уже отмечалось, в этом случае используется модель броуновского (хаотического) движения для оценки филогенетических отношений. Данный подход опирается на итеративный алгоритм EM, предложенный А. Демпстером с соавт. (Dempster et al., 1977), который, как утверждает Дж. Фельсенштейн (Felsenstein, 2004), гарантирует постоянное возрастание функции правдоподобия (likelihood). Алгоритм и его использование для решения задач кладистики приведены в работе Дж. Фельсенштейна (Felsenstein, 1981). В программе реализованы два варианта расчетов: по частотам аллелей генов и по количественным признакам.

В нашем случае мы имеем частоты пороговых дискретных состояний признаков – фенов, которые в скрытом виде имеют количественную природу варьирования (Grüneberg, 1955, 1963). Следовательно, при расчетах мы должны использовать второй алгоритм программы CONTML. В этом варианте расчетов признаки вводятся как координаты каждого вида в N -измерениях. Предполагается, что мы используем признаки, не коррелирующие друг с другом (в нашем случае это соответствует действительности – корреляция между признаками мала). При отсутствии скоррелированности признаков ориентация их вариационно-ковариационных облаков рассеивания в многомерном пространстве одинакова. В алгоритме расчетов заложены следующие предпосылки: 1 – разные линии эволюируют независимо; 2 – после раскалывания линий на две их признаки эволюируют независимо; 3 – частоты встречаемости могут изменяться благодаря «генетическому дрейфу и мутационному давлению», что в нашем случае соответствует перестройке эпигенетической системы; 4 – разные признаки могут изменяться (дрейфовать) независимо.

Опираясь на два модуля DOLLOP и CONTML, можно сопоставить друг с другом результаты, полученные с использованием метода максимальной экономии (парсимонии) – MP и метода наибольшего правдоподобия – ML.

Кладистический анализ предполагает два этапа (Павлинов, 2005): а) изучение кладогенеза – ветвления древа таксонов в виде клад, маркирующих последовательность кладистических событий в филогенезе; б)

изучение семогенеза (семофилеза) – прослеживание формирования признаков в филогенезе, т.е. признаков и их состояний, маркирующих филогенез таксонов, а также последовательности филогенеза признаков – семогенетических событий – появление, изменение и исчезновение морфоструктур. При проведении кладистического анализа мы в основном были заинтересованы в сравнении кладогенеза с результатами фенетико-мерономического анализа. Поскольку кладогенез и семогенез взаимоподобны (Павлинов, 2005): каждому событию в кладогенезе соответствует событие хотя бы в одном семогенезе и наоборот, то при решении нашей основной задачи специальную количественную оценку числа семогенетических событий для отдельных клад мы не проводили. Поэтому и кладистический анализ нельзя считать полностью завершенным, что, собственно, и не входило в нашу задачу на данном этапе.

При фенетико-мерономическом анализе роль «семогенетической» оценки может выполнять анализ вкладов гомологичных неметрических признаков (меронов) в главные компоненты, т.е. мерономических нагрузок как отражения единичных семогенезов отдельных морфоструктур и указания на их роль в филогенетических трансформациях.

10.3.3. Опыт кладистического анализа неметрических признаков грызунов

Вначале рассмотрим кладограмму, полученную по данным из работы Р. Берри и А. Сирля (Berry, Searle, 1963) по частотам встречаемости 47 неметрических признаков у разных таксономических групп, включая представителей разных подотрядов грызунов (рис. 10.20). Расчет проведен с помощью программы PAST в модуле оценки наибольшей парсимонии с использованием алгоритма ветвей и границ (branch-and-bound) на основе метода оптимизации признаков Вагнера. В качестве внешней группы приняты представители подотряда *Hustringomorpha* (в настоящее время это инфраотряд *Hustringognathi*, подотряд *Saviomorpha*). Всего оценено 6000 деревьев. Общая статистика показала, что множественный индекс консистенции по всем признакам составил $Ens.CI = 0.6243$. Поскольку при изменении индекса CI от нуля до единицы гомоплазия признаков уменьшается от максимума до полного отсутствия, можно заключить, что уровень гомоплазии в данном случае невысок. В итоге расчетов было обнаружено единственное дерево, удовлетворяющее условию наибольшей экономии построения. Цифры в узлах ветвей представляют число поддержек выбора данной ветви при бутстреп-анализе из 100 повторных реплик. При пробном расчете, когда в качестве внешней группы был выбран таксон *Sciurus vulgaris* как представитель подотряда *Sciugomorpha*, уровень

гомоплазии возрос ($Ens.CI = 0.5799$), что косвенно указывает на правильность выбора *Cavia porcellus* как представителя Caviomorpha в качестве внешней группы.

Общая структура кладограммы в целом отражает известные филогенетические отношения между таксонами. Четко расходятся ветви разных подотрядов, причем среди Myomorpha происходит отчетливое ветвление на представителей Muridae и Cricetidae. Исключением является лишь *Peromyscus maniculatus*, которого относят к подсемейству Sigmodontinae в составе Cricetidae. Как и при построении фенетического кластера (фенограммы, см. рис. 3.30) в пределах Cricetidae в общей кладе (см. рис. 10.20), также выделяются внутривидовые формы *Microtus agrestis* и *Lemmus lemmus*, но *Peromyscus maniculatus*, как и на фенограмме, присоединился к кладе Muridae. Таким образом, по частотам фенотипов структуры кладограммы и фенограммы в данном случае в основном совпали.

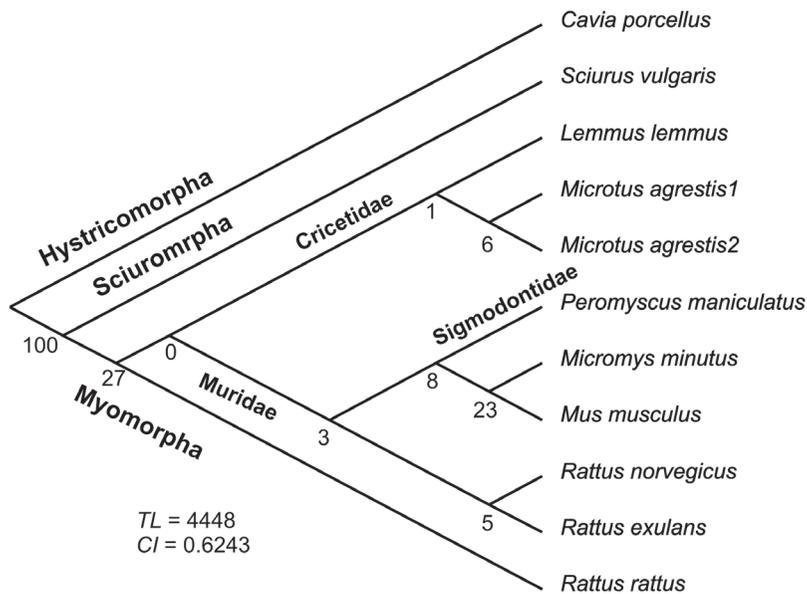


Рис. 10.20. Кладистический МР-анализ отношений между таксонами по встречаемости частот фенотипов 45 гомологичных неметрических признаков скелета у представителей трех подотрядов грызунов (систематика по Симпсону) с использованием данных Берри и Сирля (Berry, Searle, 1963) на основе эвристического метода «ветвей и границ» (branch-and-bound) и критерия оптимизации признаков Вагнера.

Цифры – число поддержек по выбору данной клады при процедуре бутстреп-анализа (при 100 повторных репликах)

Приняв «Caviomorpha» в качестве внешней группы, мы провели перекодировку данных, присвоив состояниям признаков, проявившимся в этой группе, код в виде цифры «0», т.е., обозначив их как плезиоморфные. У всех остальных групп отличающиеся состояния признаков рассматривали как апоморфные и обозначили цифрой «1». Эту матрицу обработали несколькими способами с применением эвристических алгоритмов. В первом случае, провели расчет с помощью алгоритма SPR («обрезки и перерисовки» – **S**ubtree **P**runing and **R**egrafting) на основе критерия оптимизации признаков Вагнера (дерево мы не приводим). В результате на основе анализа 1400 кладограмм (деревьев) было установлено, что индекс консистенции $EnsCI = 0.5185$, т.е. уровень гомоплазии в данном варианте заметно возрос по сравнению с предыдущим. Заведомо неверными были и ветвления ствола для Muridae. Расчет показал, что структура кладограммы имеет лишь относительное приближение к реальной филогении таксонов, правильно отражая только расхождение подотрядов и внутривидовых групп.

Используя критерий оптимизации выбора признаков по Фитчу, мы применили два других эвристических алгоритма (NNI и TBR), которые дали практически сходные результаты. Поскольку критерий Фитча предполагает, что все признаки способны эволюировать обратно и неупорядоченно, а все изменения в любом направлении имеют одинаковую стоимость (вероятность), то неудивительно, что при алгоритме TBR (**T**ree **B**isection and **R**econnection) «рассекания деревьев и повторного связывания» выделилось 30 деревьев, имевших равные наименьшие длины. Расчет консенусной для них конфигурации показал, что от общего ствола исходно отходит лишь внешняя группа, а филогения остальных противоречива настолько, что консенусное дерево представляет собой веер ветвей, предполагающий в принципе любое филогенетическое решение (рис. 10.21). При этом уровень гомоплазии оказался, на удивление, самым низким: $EnsCI = 0.6333$, а обобщенный индекс удерживания, оценивающий выраженность синапоморфии, равен $EnsRI = 0.6071$. Следовательно, уровень синапоморфии для полученного дерева оказался достаточно высок. Таким образом, методы МР-анализа, основанные на бинарной перекодировке проявления фенотипов в виде искусственных фиксированных состояний «1» и «0», оказались малоэффективными.

Мы полагаем, что можно предполагать две причины проявившихся неверных ветвлений и ошибок при построении кладограмм. Во-первых, некоторые признаки *Peromyscus maniculatus* и ряда других таксонов были исходно ошибочно гомологизированы Берри и Сирлем (напомним, что очевидные ошибки этих авторов в отношении структуры алисфеноидного отдела мы обнаружили по приведенным ими ри-

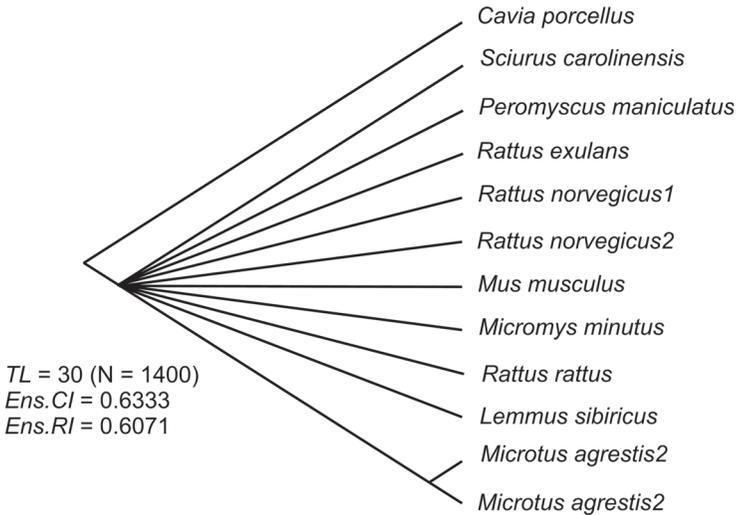


Рис. 10.21. Кладистический МР-анализ по проявлению 45 неметрических признаков таксонов трех подотрядов грызунов с использованием материалов Р. Берри и А. Сирля (Berry, Searle, 1963) на основе эвристического метода «разсекания деревьев и повторного связывания» (TBR) и критерия оптимизации признаков Фитча (пояснения см. в тексте)

сункам – см. главу 3). Заметим, что И.Я. Павлинов с соавт. (1993) при исследовании начальных условий филогенетических реконструкций методами кладистики обнаружили особую роль гомологизации признаков, которая, собственно, и задает основу дальнейшего ветвления кладограмм. Они установили, что процедура гомологизации оказывает на результаты наибольшее влияние, а наименьшее обуславливает процедура ординации.

Вторая возможная причина состоит в том, что многие МР-методы кладистики, исходящие из кратковременности состояния полиморфизма в филогенезе, обязательной фиксации признаков на каждом его шаге и принципа строгой монофилии, просто «не работают» на фенах неметрических признаков, которые в силу транзитивного полиморфизма сохраняют свое полиморфное состояние от таксона к таксону, проявляя множественные, длящиеся во времени параллелизмы (рефрены).

В итоге проведенной предварительной работы результаты, полученные при использовании алгоритмов МР-кладистики по матрицам данных, представленных как фиксированные состояния признаков в виде «0» и «1», вероятно, оказываются правильными лишь в отдельных фрагментах структуры кладограммы. Особенно это характерно для таксонов высоких уровней иерархии. Поэтому лишь при правиль-

ной гомологизации фенев и выборе адекватного алгоритмического подхода представляется возможным приблизиться к реконструкции филетических связей между таксонами с использованием фенев неметрических признаков. Опыт данного сравнения также показал, что более эффективными оказались кладистические подходы, основанные на использовании частот встречаемости фенев, а не на искусственном уподоблении их фиксированным признакам. Полученные при этом результаты следует рассматривать лишь как предварительные и подходить к ним как к формальному, т.е. основанному на математических алгоритмах, построению филогенетических гипотез (Павлинов, 2005).

Для дальнейшей проверки возможности использования фенев неметрических признаков в кладистическом анализе использовали генерализованные данные по 26 под родам и родам по частотам 107 гомологичных фенев. В качестве основного подхода на этом этапе исследования использовали метод наибольшей парсимонии (экономии). Следует подчеркнуть, что основная гипотеза при этом заключалась в том, что результаты кладистического анализа данных таксонов должны соответствовать существующим (Conroy, Cook, 2000; Jaarola et al., 2004; Павлинов, 2006; Lebedev et al., 2007) или существовавшим ранее (Громов, Поляков, 1977) представлениям об их систематическом положении. Полное несоответствие кладограммы уже известной таксономии, в частности по данным PCR-анализа, может расцениваться как альтернатива предыдущему утверждению, т.е. невозможности судить о филогенетических отношениях с помощью кладистического анализа фенев неметрических признаков.

Сравнение было проведено с использованием эвристических алгоритмов SPR и TBR. В качестве внешней группы взят род *Mesocricetus*, представленный сирийским хомяком – *M. auratus*. Применение алгоритма SPR с критерием оптимизации Вагнера привело к нахождению лишь одного дерева (всего в этом анализе получены 9600 деревьев) при высоком общем уровне гомоплазии ($EnsCI = 0.4366$). Полученная в итоге кладограмма оказалась мало правдоподобной и не представлена здесь. В ней явные противоречия заключались в более раннем ответвлении *Arvicola* и включении этого рода в общую кладу с *Ondatra* и *Ellobius*, «отрыве» под рода *Microtus* от большинства других близких под родов рода *Microtus* и объединении его в кладе с *Lagurus*, а также присоединении *Neodon*, достаточно близкого к *Lasiopodomys*, к другой ветви. В итоге следовало признать, что данный вариант плохо отражает филетические отношения между изученными под родами и родами грызунов.

Рассмотрим второй вариант построения кладограммы, который основан на эвристическом алгоритме TBR «рассекания деревьев и по-

вторного связывания» и использовании критерия оптимизации выбора признаков по Вагнеру (рис. 10.22). В данном случае уровень гомоплазии признаков оказался так же высок, как и в предыдущем ($EnsCI = 0.4344$), однако структура дерева в целом представляется более рациональной и правдоподобной. На первых шагах в основании дерева ответвляются роды хомячьих, затем происходит отхождение *Promethomys* и трибы Lemmini (*Lemmus* и *Myopus*). На следующих шагах ветвления сначала уклоняется общая ветвь *Ellobius* и *Ondatra*, что в принципе можно допустить, а затем отходит ветвь *Dicrostonyx*. Далее происходит разветвление клады на два мощных ствола: один из них объединяет всех представителей трибы Clethrionomyini, а второй – трибы Arvicolini. На общем стволе изученных нами Clethrionomyini формируется последовательное отхождение ветвей *Craseomys*, *Clethrionomys*, *Aschizomys*, а затем *Alticola* и *Platycranius*.

Данная структура филетических отношений представляется нам в целом правдоподобной, хотя более позднее отхождение рода *Alticola* вызывает некоторое сомнение. В пределах общего ствола трибы Arvicolini наблюдается сначала отхождение ветви, представленной родом *Arvicola*, а затем клада разветвляется на два ствола. В один вошли *Lagurus* и часто сближающийся с ним род *Lasiopodomys*. Интересно, что и подрод *Neodon*, представители которого часто сближаются с *Lasiopodomys* и *Lagurus*, первым ответвляется от этого общего ствола. По-видимому, он является пограничным между таксонами, проявляющими сходство (вряд ли это родство) с *Lagurus* и типичными Arvicolini. От этого же общего с *Lagurus* филетического ствола ответвляется ветвь, разделяющаяся на подроды *Mynomes* и *Microtus*2 (в данном случае очень вероятно гомопластическое сходство).

Другой большой ствол кладограммы включает типичных представителей Arvicolini. От него раньше всех ответвляется подрод *Microtus*, что вызывает определенные сомнения, а затем общая ветвь *Terricola* и *Stenocranius*. Далее отходит ветвь *Sumeriomys*, а затем наблюдается развилка, одна ветвь которой представлена родом *Chionomys*, а другая объединяет *Pallasianus* и *Alexandromys*. В целом, анализируя этот вариант кладограммы, можно заключить, что во многих отношениях ее структура не противоречит общей системе таксономической иерархии, предложенной ранее И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977). Ввиду некоторой противоречивости результатов молекулярной филогении (Jaarola et al., 2004; Lebedev et al., 2007) можно лишь заключить, что кладограмма верно отражает основные филогенетические связи между трибами, а на уровне последовательности ответвления родов и подродов некоторые противоречия, вероятно, присутствуют в кладограмме в пределах Arvicolini. Следует заметить при этом, что полученная кладограмма в

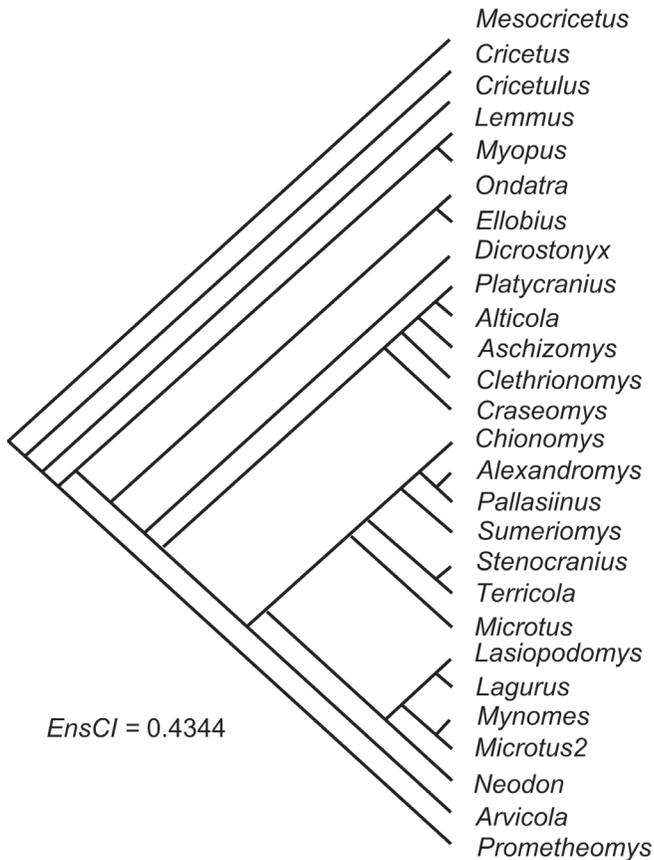


Рис. 10.22. Кладограмма гипотетических филетических отношений между изученными под родами и родами грызунов, построенная с учетом максимальной парсимонии (экономии) филогенетических деревьев с использованием эвристического алгоритма TBR и критерия оптимизации выбора по Вагнеру

значительной части согласуется с фенограммами, построенными при фенетико-мерономическом анализе, что косвенно указывает на устойчивость структуры выявленных таксономических отношений. Однако полученные результаты содержат множество мелких несоответствий, поэтому мы не склонны их переоценивать. Более того, мы полагаем, что методы МР-кладистики не эффективны при использовании фенов неметрических признаков, подверженных транзитивному полиморфизму, в связи с чем мы не можем рекомендовать их для выявления филогенетических отношений по данному классу признаков.

В последние годы в кладистике все шире начинает использоваться подход, основанный на методе максимального правдоподобия (maximum likelihood method), который позволяет находить наименее противоречивые соотношения ветвей дерева (Песенко, 2005). Поскольку для нас представляло интерес не только оценить гипотетические филогенетические отношения между таксонами на уровне родов-подродов, но и для отдельных видов, то был проведен еще один расчет, использующий данный метод. В этих целях проанализировали 38 низших таксонов, включая два вида (*Microtus transcaasicus* и *M. juldaschi*), каждый из которых представлен двумя внутривидовыми формами подвидового ранга, которые использовали как частные индикаторы правильности филетических отношений. Дело в том, что в качестве дополнительного косвенного критерия правильности построения кладограммы мы считаем обязательным включение внутривидовых групп в общую кладу вида. Если внутривидовые группы будут разбросаны в разные клады, это будет означать заведомо неверное филогенетическое решение, а полученная при этом кладограмма должна быть отвергнута. Как показал предварительный анализ, внутривидовые формы объединяются даже при полной свободе компоновки дерева в случае использования критерия оптимизации Фитча в сочетании с алгоритмом TBR, обеспечивающим полный обмен ветвей.

Результаты кладистического анализа частот 107 фенев у 38 таксонов грызунов на основе применения метода максимального правдоподобия представлены на рис. 10.23 в виде графа неукорененной кладограммы. В качестве внешней группы, задающей анцестральные тенденции, выбран сирийский хомяк. Для того чтобы полнее графически представить структуру кладограммы с учетом длин ветвей и их ориентации на основе взаимной удаленности таксонов, мы строили ее с помощью модуля DRAWTREE программы PHYLIP 3.66. Структура кладограммы не только очень напоминает ранее полученную нами фенограмму, построенную по расстояниям М. Неи (рис. 10.7), но и дает ряд филетических уточнений.

В структуре кладограммы хорошо видно, что ее корневая часть представлена тремя родами подсемейства Cricetinae, удаление которых от основной группы представителей Arvicolinae ясно отражает масштаб различий одного подсемейства по отношению к другому. Далее ответвились прометеева полевка, а затем два представителя трибы Lemmini: лесной и сибирский лемминги, т.е. Prometheomyini и Lemmini промежуточные между Cricetinae и Arvicolinae, приближаясь к последним.

Слепушонка *Ellobius talpinus* на кладограмме ответвляется позже Lemmini и примыкает к стволу, тянущемуся от анцестральных форм хомячьих через предполагаемые формы полевоцых, эпигенетически

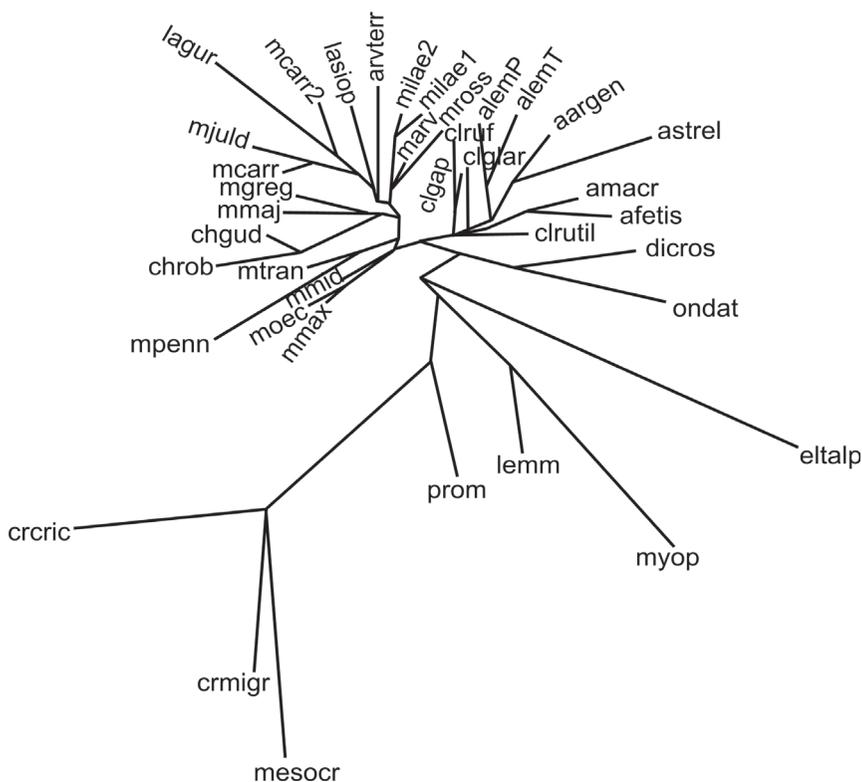


Рис. 10.23. Неукорененная кладограмма, отражающая гипотетические филетические отношения между изученными внутривидовыми формами и видами грызунов. Кладограмма построена на основе метода максимального правдоподобия (*maximum likelihood method*) с использованием длин ветвей и их ориентации на основе взаимной удаленности таксонов.

Обозначения видовых названий см. в табл. 3.2 (Приложение)

близкие *Prometheomys*, к основной массе арвиколин. Поэтому слепушонки ближе к корневым формам арвиколин, чем крицетин. По своему своеобразию слепушонки представляют собой отдельную филетическую линию, статус которой на уровне трибы *Ellobiusini* в составе *Arvicolinae* (Павлинов, 2006) или самостоятельного подсемейства *Ellobiinae*, как нам представляется, следует еще оценить, опираясь на дополнительные молекулярно-генетические и палеонтологические материалы.

Затем выделяется общая клада для копытного лемминга и ондатры, которые обладают целым рядом общих гомологичных фенотипов. В ходе проведенного анализа неоднократно подчеркивалась эпигенети-

ческая близость этих таксонов, хотя уровень эпигенетической дивергенции между ними весьма высок.

Исходя из полученных нами данных и учитывая структуру кладограммы, невозможно *Prometheomys* и *Clethettrionomyini* объединить в общую трибу *Prometheomyini*, как это предложено И.Я. Павлиновым, поскольку тогда придется включить в нее и *Lemmini* и *Ellobiusini*, а также *Ondatrini*, которые ответвляются на кладограмме в промежутке между *Prometheomys* и *Clethettrionomyini*.

На следующем шаге ветвления кладограммы происходит ее разделение на два мощных ствола: один объединяет таксоны трибы *Clethrionomyini*, а другой – трибы *Arvicolini*. В пределах первой трибы структура кладограммы несколько противоречива, но основные представители родов *Clethrionomys* и *Alticola* группируются в отдельные клады, причем уклоняющиеся в пределах своих родов виды (*A. macrotis* и *A. fetisovi* – в роде *Alticola* и *C. rutilus* – в роде *Clethrionomys*) формируют общую отдельную кладу (см. Lebedev et al., 2007). В другом большом стволе кладограммы, образованном представителями трибы *Arvicolini*, раньше всех ответвляются близкие виды подродов *Pallasiinus* и *Alexandromys* – соответственно полевка-экономка и полевки Максимовича и Миддендорфа. Затем обособляются пенсильванская и закаспийская полевки, тенденцию к объединению которых мы часто отмечали и склонны отнести за счет гомопластических проявлений изменчивости неметрических признаков. Дальнейшее ветвление данного фрагмента кладограммы формирует две отдельные клады. В одной из них объединены два вида снеговых полевок (*Chionomys gud* и *Ch. roberti*) и ветвь, включающая часто объединявшихся при кластировании узкочерепную и кустарниковую полевок.

В другой кладе в отдельную самостоятельную ветвь отделяются все представители подрода *Microtus*, а также *Arvicola terrestris*, *Lasiopodomys brandti* и представители подрода *Neodon*. Необходимо отметить, что в общей кладе с представителями подрода *Neodon* и рода *Lasiopodomys* вновь, как и в предыдущих случаях, ответвляется *Lagurus lagurus*. Степные пеструшки в фенетическом отношении весьма близки к *Neodon* и *Lasiopodomys*, причем природа этого сходства пока не ясна.

На фенограмме (см. рис. 10.7) степная пеструшка ответвлялась раньше и представляла собой отдельную ветвь по рангу обособления, близкую к *Ondatrini* или *Dicrostonyxini*. Поскольку у ряда форм среднего ранга иерархии, например в пределах фрагментов кладограммы для триб *Clethrionomyini* и *Arvicolini*, наблюдались явные мелкие сбой в положении мест ответвления формирующих их таксонов на кладограмме, то можно ожидать, что и в случае *Lagurus* произошел такой же сбой. Причина такого, скорее всего, маловероятного позиционирова-

ния клады таксона может заключаться в предположительно гомопластическом сходстве паттерна фенев неметрических признаков у *Lagurus* и представителей *Neodon* и *Lasiopodomys*. Поэтому, рассматривая этот случай как определенное повторяющееся отклонение, будем считать, что обыкновенные пеструшки заслуживают отнесения к самостоятельной трибе Lagurini, что и показывает весь предыдущий анализ этой группы в данной главе.

В заключение необходимо подчеркнуть, что включенные в качестве индикаторов правильности построения филетических отношений внутривидовые группы, заведомо представляющие общую видовую кладу, ни разу не разъединились друг от друга, что повышает уверенность в правдоподобии кладограммы.

Таким образом, по нашим данным, в пределах подсемейства Arvicolinae, включая последнюю неукорененную кладограмму, рационально в настоящий момент выделить 8 триб: Prometheomiini (с одним видом – прометеевой полевкой), Lemmini, Ellobiini, Ondatrini, Dicrostonyxini, Lagurini, Clethrionomyini и Arvicolini. Сравнительный фенетический анализ эпигенетической дивергенции видов и внутривидовых форм грызунов с использованием многомерного анализа 107 гомологических фенев неметрических признаков выявил хорошее соответствие полученной на его основе картины таксономических отношений существующим в систематике представлениям, а в ряде случаев позволил их уточнить. Установленная высокая конгруэнтность фенограмм и кладограмм системе таксономических отношений у изученных видов Cricetinae и Arvicolinae позволяет рассматривать анализ гомологичных фенев неметрических признаков черепа в качестве одного из новых морфологических подходов, позволяющих строить вполне обоснованные филогенетические гипотезы. Оценка эпигенетической дивергенции по комплексу фенев неметрических признаков может оказаться полезной при тестировании молекулярно-генетических деревьев, а также способствовать выявлению в них «филогенетического сигнала».

ГЛАВА 11. ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ФЕНОВ: ОТ ПОПУЛЯЦИЙ ДО НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ

«Ситуации, с которыми живая система никак не могла столкнуться непосредственно, часто знакомы ей исторически, возможность приспособления к ним уже заложена в ней и потому реализуется неожиданно легко. Дарвинизм, таким образом, принципиально совместим с номогенезом ...»

В.В. Жерихин

Ведущая роль экологических факторов в эволюционных перестройках процессов развития, как ее представлял еще С.С. Шварц (1969, 1980), только в самые последние годы начинает в полной мере осознаваться мировой наукой (Gilbert, 1994; Gilbert et al., 1996; Markow, 1995; Hall, 2000; и др.). Речь идет не только о понимании эволюции как экологического феномена (Petrušewicz, 1959; Пианка, 1981), а о том, что эволюционные перестройки связаны с изменением развития на уровне целой популяции. Неслучайно С.Ф. Гилберт (Gilbert, 2003; Gilbert, Bolker, 2003) недавно обосновал новое направление исследований – экологическая эволюционная биология развития (Eco-Devo).

Эволюционно-экологические изменения особенно вероятны в новых техногенно измененных средах, а главное, в измененных сообществах (Moyné, Neige, 2007). Как показывают исследования в области исторической экологии (Смирнов, 1992, 1994, 2006), именно экологическая составляющая таких преобразований должна быть велика. Рассмотрим в связи с этим экологические и эволюционно-экологические аспекты изменчивости проявления гомологичных фенов на разных уровнях иерархии – от смежных популяций и внутривидовых форм до таксонов ранга подсемейства.

В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдалась бы трансформация ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Поэтому имеются ос-

нования ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду (Васильев, Большаков, 1994; Васильев, Васильева, 2005). Эти представления согласуются с результатами исследований В. В. Жерихина (2003), обнаружившего быстрые, катастрофические изменения в составе энтомофауны в мезозое на рубеже верхнемелового времени. Преобразование фауны осуществилось за относительно короткое геологическое время и проявилось на уровне смены целых семейств. Такие катастрофические смены фауны были обнаружены и в другие эпохи планетарной истории и названы В.В. Жерихиным «глобальными биоценотическими кризисами». В одной из работ (Жерихин, 2003) он писал о том, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценотического кризиса на фоне усиливающегося антропогенного изменения ландшафтов. В свете этих представлений крайне актуальным становится эволюционно-экологический анализ закономерностей феногенетической изменчивости в форпостных популяциях, осваивающих новые, в том числе техногенные, условия среды, а также сопряженной внутривидовой изменчивости у симпатрических видов и параллельных морфологических перестроек у таксонов, принадлежащих к разным экологическим рядам и жизненным формам.

11.1. ПАРАЛЛЕЛИЗМ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ГРЫЗУНОВ ПРИ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ХРОНИЧЕСКОГО РАДИОАКТИВНОГО ОБЛУЧЕНИЯ

Одной из наиболее актуальных эколого-генетических проблем после аварии на Чернобыльской АЭС считается изучение генетических и морфогенетических последствий загрязнения экосистем радионуклидами. Однако впервые такая крупная авария произошла в 1957 г. на Южном Урале вблизи г. Кыштыма на НПО «МАЯК», где в результате аварийного выброса (до 2 млн. Ки) образовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). Исследования, проведенные в этих районах, показали, что в настоящее время уровень радиоактивного загрязнения территории на северной оконечности ВУРСа в Свердловской области в целом невелик (от 1 до 4 Ки/км²), но в «головной» (южной) части в Челябинской области плотность радиоактивного загрязнения до сих пор достигает 500 Ки/км² по ⁹⁰Sr, а в некоторых местах и выше (Тарасов, 2000; Уткин и др., 2000).

Нами была изучена изменчивость проявления фенов неметрических признаков черепа фоновых видов грызунов – красной полевки

(*Clethrionomys rutilus*) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) в северных и южных импактных (расположенных вдоль осевой части следа) и контрольных (обитающих за его пределами) группировках (Васильев и др., 1996; Васильева и др., 2003). Площадки для отлова грызунов выбирали в сходных лесорастительных условиях на участках березово-осинового разнотравно-злакового леса.

Импактная и две контрольные популяционные группировки красной полевки в Каменском районе Свердловской области в равной мере удалены друг от друга в среднем на 30–35 км. Фенетический анализ, проведенный по фенам 28 неметрических признаков черепа, показал, что на импактной территории (по оси ВУРСа) устойчиво проявляется повышенное морфологическое разнообразие, обусловленное увеличением средней доли мелких морфогенетических аберраций в строении черепа. В контрольных группировках уровень фенетического разнообразия достоверно ниже.

Фенетические *MMD*-дистанции между импактной и контрольными популяциями оказались устойчивыми при параллельном сравнении выборок в разные годы, причем две контрольные группировки сходны друг с другом (различия между ними недостоверны), а импактная выборка почти в равной мере значимо уклоняется от обеих контрольных (Васильев и др., 1996). Мера средней уникальности (*MMU*) выборок из импактной популяции (оз. Тыгиш) во всех случаях почти в 2 раза выше, чем у контрольных. Устойчивое однонаправленное уклонение импактной выборки от контрольных, расположенных за пределами ВУРСа по частотам фенов неметрических признаков черепа, которое не зависит от условий года, косвенно свидетельствует о наследственной природе межгрупповых различий.

Фенетическое сравнение южных и северных импактных и контрольных группировок малой лесной мыши привело к сходным результатам. Оказалось, что по 17 фенам из 34 изученных (рис. 11.1) как в северной, так и южной импактных выборках наблюдается сходное по величине однонаправленное превышение частот по сравнению с контрольными (Васильева и др., 2003).

Дискриминантный анализ импактных и контрольных выборок по значениям главных компонент внутрииндивидуальных феноконпозиций показал, что центроиды обеих южной и северной импактных выборок, географически удаленных друг от друга почти на 100 км, сблизилась в морфопространстве, образованном первыми тремя дискриминантными осями. При этом обобщенные расстояния Махаланобиса между центроидами выборок из контрольных популяций оказались почти пропорциональными их взаимной географической удаленности (рис. 11.2). Другими словами, в обеих импактных группировках про-

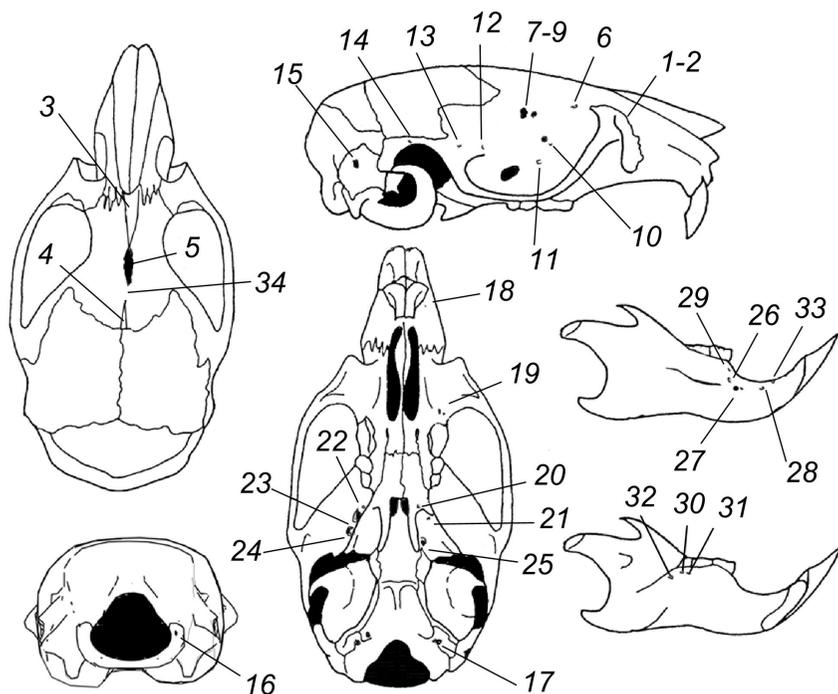


Рис. 11.1. Схема расположения фенотипических признаков (1 – 34) на черепе малой лесной мыши.

Фены: 1 – FPodu, 2 – FPo(-), 3 – OcIf*, 4 – OcIfpo*, 5 – FsFrfm*, 6 – Fran, 7 – FFracan, 8 – FFracpo, 9 – FRdu, 10 – FEtdu, 11 – FOrif, 12 – FImacan, 13 – FIm, 14 – MeIm, 15 – FeMs, 16 – FCnsu, 17 – FHgdu, 18 – FPmlaan, 19 – FMxdu, 20 – FPlmn, 21 – FPtve, 22 – FRtacsu, 23 – FRtacif-II, 24 – FOvacsu, 25 – FPtdu, 26 – FMtacsu, 27 – FMtacan, 28 – FMbacpo, 29 – FMtdo, 30 – FMblg, 31 – FMblgdu, 32 – FMblgpo, 33 – FMtdoan, 34 – CoOsFr* (см. обозначения фенотипических признаков в табл. 3.1)

изошло однонаправленное эпигенетическое преобразование, несмотря на различающийся почти на три порядка уровень радиоактивного хронического облучения (Васильева и др., 2003), причем эти различия устойчиво сохраняются в разные годы в течение 10 лет наблюдений.

Таким образом, по целому ряду показателей наблюдается одинаковая картина морфогенетического ответа популяции малой лесной мыши как на длительное «облучение низкой интенсивности» на южном участке (ВУРС1), так и при хроническом «облучении в малых дозах» на северном участке (ВУРС2). Объяснение этого феномена прямым воздействием фактора радиоактивного облучения маловероятно, поскольку уровень загрязнения радионуклидами на территории ВУРС2 резко снизился. Полученные результаты позволяют рассматривать этот феномен

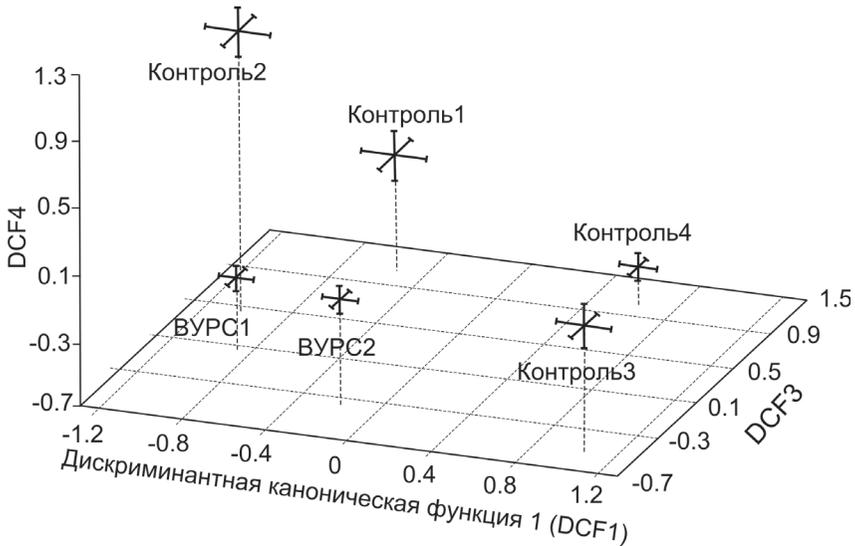


Рис. 11.2. Проекция векторов центроидов выборок малой лесной мыши в пространстве первой (DCF1), третьей (DCF3) и четвертой (DCF4) дискриминантных канонических функций (приведены стандартные ошибки значений для каждой выборки).

Выборки: ВУРС1 (оз. Бердяниш), ВУРС2 (оз. Тыгиш), Контроль1 (п. Метлино), Контроль2 (Ильменский заповедник), Контроль3 (д. Пирогово), Контроль4 (д. Б. Грязнуха)

как вероятное отдаленное последствие хронического облучения и параллельную однонаправленную морфогенетическую реакцию.

Итак, независимо от плотности радиоактивного загрязнения за срок, прошедший с момента аварии (более 100 поколений зверьков), в поселениях малой лесной мыши на территории ВУРСа, по-видимому, идет почти параллельный процесс направленной перестройки эпигенетической системы импактных популяций. За это время изменилась расстановка эпигенетических порогов, обуславливающих вероятность проявления фенотипических признаков определенных неметрических признаков, возможно, имеющих адаптивное значение. Можно полагать, что у обоих сравниваемых видов грызунов (красной полевки и малой лесной мыши) эти эффекты обусловлены двумя параллельно действующими факторами: а) хроническим влиянием радиационного загрязнения на процесс индивидуального развития и аккумуляцией мелких эпигенетических aberrаций, что объясняет проявление повышенной концентрации фенотипических аномалий в зоне ВУРСа; б) отбором наиболее резистентных к воздействию облучения производителей, сопровождающимся выработкой адаптивных преобразова-

ний эпигенетической системы импактных популяций. Прогрессирующая радиорезистентность в поколениях грызунов, обитающих при хроническом облучении на территории ВУРСа, была показана в работах А.И. Ильенко и Т.П. Крапивко (1989, 1993).

Поэтому хроническое радиоактивное облучение хорологических ядер импактных популяций малой лесной мыши в течение более ста поколений, прошедших после аварии, на юге и на севере привело к однонаправленным параллельным перестройкам эпигенетической системы, что и выразилось в сходной расстановке эпигенетических порогов по целому ряду неметрических признаков.

11.2. ПАРАЛЛЕЛИЗМ В ПРОЯВЛЕНИИ ФЕНОВ У СЕВЕРНЫХ И ЮЖНЫХ ПОДВИДОВ РАЗНЫХ ВИДОВ ПОЛЕВОК

Обнаруженный феномен параллельных однонаправленных перестроек эпигенетической системы, маркируемой проявлением фенотипических признаков у смежных популяций, позволяет рассмотреть это явление и на более высоком уровне внутривидовой и надвидовой иерархии: при сравнении представителей южных и северных подвидов у разных видов. В качестве такой природной модели мы рассматривали закономерности изменчивости проявления гомологичных фенотипических признаков у южных и северных подвидов двух видов: полевки-экономки и узкочерепной полевки, относящихся к далеким в эпигенетическом отношении подкладам *Pallasinus* и *Stenocranius*.

В таком параллельном сравнении представляло интерес оценить относительную степень эпигенетической дифференциации северных и южных подвидов сравниваемых видов. Заранее можно было предположить, что подвиды узкочерепной полевки должны быть более дифференцированы, чем подвиды полевки-экономки, поскольку между ними давно, возможно, со времени появления лесной зоны (Смирнов и др., 1986, 1990; Смирнов, 1994; Фадеева, Смирнов, 2008), существует пространственная изоляция и резко выражены морфологические различия, включая размеры тела, пропорции черепа и другие особенности. С другой стороны, можно было проверить, возникают ли однонаправленные параллельные изменения эпигенетической системы при выработке адаптаций к условиям севера у двух видов грызунов одного рода *Microtus*. Критерием существования такой однонаправленности можно считать обнаружение сходного смещения выборочных центроидов северного и южного подвидов у сравниваемых видов, поскольку в обоих случаях расчет проводится одним и тем же способом и, главное, по одному и тому же составу гомологичных фенотипических признаков.

Для проверки этой гипотезы были проведены два параллельных сравнения, в которых фигурировали по три внутривидовые формы каждого вида: по одному северному подвиду (*M. oeconomus hahlovi* и *M. gregalis major*) и по две географически удаленные южные формы. В обоих повторностях сравнивали одни и те же выборки северных подвидов узкочерепной полевки и полевки-экономки, но при этом их сопоставляли с выборками разных южных внутривидовых форм. У полевки-экономки сравнивали уральский и номинативный подвиды (*M. o. uralensis* – Челябинская обл. и *M. o. oeconomus* – оз. Сасыкуль, Северный Казахстан соответственно). Южные формы узкочерепной полевки были представлены географически из тех же мест, что и у полевки-экономки (формально они обе относятся к одному и тому же номинативному западносибирскому подвиду *M. g. gregalis*).

Вдоль первой дискриминантной канонической функции наблюдаются различия между видами (табл. 11.1). Видно, что знаки центроидов выборок противоположны у разных видов для этой оси. На долю межгрупповых различий между выборками узкочерепной полевки и полевки-экономки вдоль первой оси приходится в первом варианте расчетов 75.7%, а во втором – 82.5% от общей дисперсии. Вдоль второй дискриминантной оси в обоих вариантах сравнений наблюдаются однонаправленные для видов различия между центроидами выборок, принадлежащих северным и южным подвидам. В первом варианте на ось приходится 15.39% межгрупповых различий, а во втором – 10.97%. Эти параллельные смещения центроидов сопряжены с фенотипическими, которые можно рассматривать как эволюционно-экологические рефрены.

Поскольку вдоль второй оси проявляются одинаково направленные различия между выборками северного и южного подвидов, то они характеризуют у обоих видов сходные изменения эпигенетической системы в связи с адаптацией к северу. Более наглядно эти параллельные сдвиги видны при сопоставлении эллипсоидов рассеивания ординат индивидуальных фенетических композиций всех четырех группировок, представляющих южные и северные выборки у обоих видов (рис. 11.3): в нижней части графика у обоих видов локализованы центроиды северных форм, а в верхней – южных. Фактически это и есть однонаправленные параллельные преобразования эпигенетической системы у разных видов, возникшие при выработке адаптаций к обитанию в условиях севера.

Вдоль третьей оси (см. табл. 11.1) проявляются разнонаправленные для видов различия между центроидами внутривидовых форм, характеризующие видоспецифичность реакции эпигенетической системы подвидов на одни и те же условия обитания (соответственно в

Таблица 11.1. Значения центроидов выборок, вычисленных в двух вариантах дискриминантного анализа при сравнении северного и южного подвидов у полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*)

Сравниваемые виды и подвидовые формы	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
Вариант расчета 1			
<i>M. o. hahlovi</i> (север)	-2.250	-1.830	-0.816
<i>M. o. uralensis</i> (юг)	-2.971	1.176	0.631
<i>M. g. major</i> (север)	3.337	-0.849	1.213
<i>M. g. gregalis</i> (юг)	2.833	1.174	-1.241
Собственные числа	8.4598	1.7185	0.9914
Число степеней свободы	126	82	40
Доля дисперсии, %	75.74	15.39	8.87
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$
Вариант расчета 2			
<i>M. o. hahlovi</i> (север)	-2.388	-0.658	1.276
<i>M. o. uralensis</i> (юг)	-3.585	0.511	-0.967
<i>M. g. major</i> (север)	3.106	-1.444	-0.578
<i>M. g. gregalis</i> (юг)	3.154	1.551	0.347
Собственные числа	9.7935	1.3022	0.7730
Число степеней свободы	126	82	40
Доля дисперсии, %	82.52	10.97	6.52
Уровень значимости	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

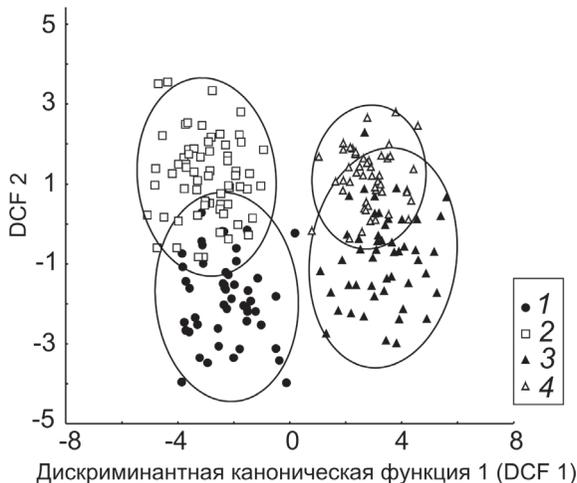


Рис. 11.3. Результаты дискриминантного анализа индивидуальных фенетических композиций неметрических признаков черепа северного *M. oeconomus hahlovi* (1) и южного *M. o. oeconomus* (2) подвидов полевки-экономки с северным *Microtus gregalis major* (3) и южным *M. g. gregalis* (4) подвидами узкочерепной полевки

первом варианте – 8.9%, во втором – 6.5% общей дисперсии). Для изменчивости вдоль третьей оси можно предполагать взаимодействие «эпигенотип» x «исторически разная среда», т.е. разные видовые эпигенетические системы исторически сформировали в одной и той же среде обитания, как на севере, так и на юге, различные сочетания (композиции) определенных фенотипов.

В итоге можно заключить, что одинаково направленные изменения эпигенетической системы у зональных внутривидовых форм разных видов, по-видимому, действительно имеют место, но на их долю приходится относительно небольшая доля (11 – 15%) от общей дисперсии устойчивых межгрупповых различий по композициям фенотипов. Установлено также, что уровень внутривидовой дифференциации между северным и южным подвидами у узкочерепной полевки по проявлениям фенотипов (табл. 11.2) лишь немного выше, чем у полевки-экономки (в двух вариантах расчетов D^2 колеблется от 9.76 до 11.87 и от 7.99 до 10.57 соответственно). Поскольку формы узкочерепной полевки полностью пространственно изолированы уже в течение длительного исторического времени (Фадеева, Смирнов, 2008) и обитают в резко различных условиях среды, можно было ожидать между ними значительно большей степени дифференциации.

Таблица 11.2. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) по главным компонентам индивидуальных проявлений фенотипов между центроидами таксонов при сравнении северного и южного подвигов у полевки-экономки и узкочерепной полевки (***) – различия статистически достоверны при $p < 0.001$)

Сравниваемые виды и формы полевков	Полевка-экономка		Узкочерепная полевка	
	<i>M. o. hahlovi</i>	<i>M. o. uralensis</i>	<i>M. g. major</i>	<i>M. g. gregalis1</i>
Вариант расчета 1				
<i>M. o. hahlovi</i> (север)	0.00	11.87	36.98	35.70
<i>M. o. uralensis</i> (юг)	***	0.00	45.07	37.89
<i>M. g. major</i> (север)	***	***	0.00	10.57
<i>M. g. gregalis1</i> (юг)	***	***	***	0.00
Вариант расчета 2				
<i>M. o. hahlovi</i> (север)	0.00	7.99	34.92	37.19
<i>M. o. oeconomus</i> (юг)	***	0.00	49.71	49.19
<i>M. g. major</i> (север)	***	***	0.00	10.03
<i>M. g. gregalis2</i> (юг)	***	***	***	0.00

Оценка корректности диагностики представителей той или иной формы при дискриминантном анализе показала, что в двух вариантах расчетов узкочерепные полевки обеих форм безошибочно отличаются от обеих внутривидовых форм полевки экономки. Однако, как это и ожидалось, у каждого вида внутривидовые формы проявляют фенети-

ческие композиции, которые оказываются типичными для альтернативных подвидов своего вида. По этой причине небольшая часть особей той и другой формы определяется как принадлежащие к другому подвиду своего вида.

Из табл. 11.3 следует, что надежность видовой диагностики по индивидуальным фенетическим композициям высока (100%). Это неудивительно, так как данные таксоны относятся к двум разным под родам, и уровень эпигенетической дивергенции между ними, если использовать для такой оценки обобщенное расстояние Махаланобиса, составляет в среднем $D^2 = 40.83$, что в несколько раз выше, чем средний уровень внутривидовой дивергенции обоих видов: $D^2 = 10.12$. Корректность идентификации особей при этом высока и на внутривидовом уровне: она колеблется от 88.89% у полевки-экономки до 92% у узкочерепной, что говорит о достаточно высоком уровне внутривидовой эпигенетической дивергенции.

Таблица 11.3. Оценка корректности проведенной дискриминации объектов при сравнении северного (mgrmaj) и южного (mgrgr) подвидов узкочерепной полевки и северного (moech) и южного (moecu) подвидов полевки-экономки (см. пояснения в тексте).

Сравниваемые формы	Корректность идентификации, %	moech	moecu	mgrmaj	mgrgr*
Вариант расчета 1					
moech	88.00	44	6	0	0
moecu	95.39	3	62	0	0
mgrmaj	88.00	0	0	44	6
mgrgr1	91.84	0	0	4	45
Итого:	91.12	47	67	49	51
Вариант расчета 2					
moech	90.00	45	5	0	0
moecu	88.89	6	48	0	0
mgrmaj	90.00	0	0	45	5
mgrgr2	92.00	0	0	4	46
Итого:	90.20	52	53	49	50

* – в варианте расчета 1 использовалась выборка mgrgr1, а в варианте 2 – mgrgr2

Полученные материалы основаны на параллельном сравнении виварных колоний северных и южных подвидов обоих видов, поэтому выявленные различия можно рассматривать как результат необратимых микроэволюционных преобразований эпигенетической системы, связанных с адаптацией южных и северных форм к обитанию в разных природных зонах.

11.3. ПАРАЛЛЕЛИЗМ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ В ГРУППАХ ВИДОВ СО СХОДНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ

Поскольку при изучении внутривидовых форм разных видов были обнаружены параллельные однонаправленные изменения, связанные со сходными адаптивными преобразованиями эпигенетической системы, следовало ожидать, что такие же параллельные явления должны наблюдаться и при сравнении экологических рядов видов, имеющих разную экологическую специализацию. В качестве общих черт экологической специализации мы выбрали три аспекта: гигрофильность видов, освоение северных широт и специализация к обитанию в горах.

Вначале рассмотрим результаты сравнения 46 видов и внутривидовых форм по степени их гигрофильности. Все таксоны заранее были условно разбиты на три совокупности: гигрофильные виды (например, водяная полевка, ондатра, полевка-экономка и др.), мезофильные (большая часть видов) и ксерофильные (например, полевка Брандта, степная пеструшка, серый хомячок и др.). Матрица видовых частот встречаемости произвольно взятых фенов (для этого в произвольном месте общей матрицы частот 107 фенов были выбраны четные номера 43 признаков) была обработана методом главных компонент. Затем в соответствии с критерием Джолиффа были учтены координаты таксонов для 27 первых главных компонент. Канонический анализ этой матрицы для сравниваемых экологических групп таксонов выявил между ними значимые различия вдоль двух канонических переменных (рис. 11.4): вдоль первой канонической переменной, на которую приходится 52.04% дисперсии, проявились межгрупповые различия в направлении от ксерофильных к гигрофильным видам, а вдоль второй (47.96%) – наблюдается своеобразие доминирующей группы мезофильных видов относительно специализированных ксерофильных и гигрофильных.

Другой экологический ряд видов для аналогичного сравнения был сформирован по рангам значений градусов северной широты, до которой распространяется северный предел ареала изученных таксонов. Выделили три класса рангов: 1 – южные виды (до 50° с.ш.); 2 – виды умеренных широт (от 50° до 65° с.ш.); 3 – северные виды (выше 65° с.ш.). Данный экологический ряд, вероятно, следует рассматривать как ряд, исторически отражающий возникшую степень общей холодоустойчивости таксонов.

Результаты канонического анализа свидетельствуют о значимых различиях вдоль обеих канонических переменных (рис. 11.5). Первая ось характеризует 79.94% межгрупповых различий. Видно, что группы, объединяющие таксоны разных «широтных рангов», формируют вдоль

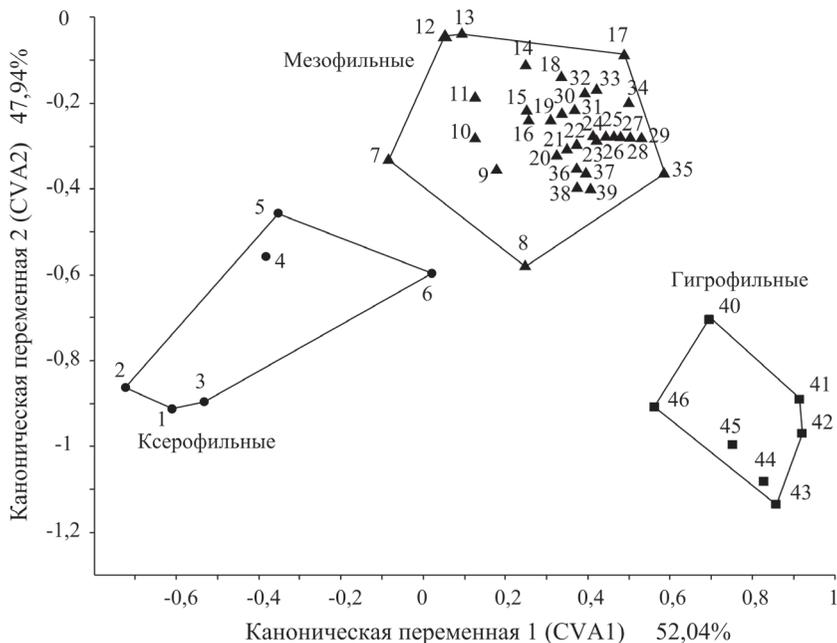


Рис. 11.4. Канонический анализ частот встречаемости фенов неметрических признаков черепа у гигрофильных, мезо- и ксерофильных видов грызунов.

1–6 – ксерофильные виды: 1 – *crnig*, 2 – *mesocr*, 3 – *eltalp*, 4 – *lagur*, 5 – *lasiop*, 6 – *msoc*; 7–39 – мезофильные: 7 – *crcric*, 8 – *mgreg*, 9 – *prom*, 10 – *mcarr1*, 11 – *myop*, 12 – *mtrans1*, 13 – *mtaj*, 14 – *clgap*, 15 – *amacr*, 16 – *clrut2*, 17 – *astrel*, 18 – *mcarr*, 19 – *alemT*, 20 – *mjud*, 21 – *dicros*, 22 – *milaeu2*, 23 – *mpenn*, 24 – *chgud*, 25 – *aargen*, 26 – *marv*, 27 – *mlev*, 28 – *mgreg2*, 29 – *milaeu1*, 30 – *alemP*, 31 – *afetis*, 32 – *clruf*, 33 – *chrob*, 34 – *clglar*, 35 – *clrut1*, 36 – *lemm*, 37 – *magre*, 38 – *mtrans2*, 39 – *amvin*; 40–46 – гигрофильные: 40 – *mtid*, 41 – *toech*, 42 – *toeco*, 43 – *toecu*, 44 – *mtax*, 45 – *ondat*, 46 – *arvter* (см. расшифровку обозначений в табл. 3.2 Приложения)

этой оси отчетливый экологический ряд по «холодостойкости» видов. В области отрицательных значений CVA1 расположена группа северных видов, далее – видов умеренных широт, а в области наибольших положительных значений – южных видов. Вдоль второй оси (CVA2) межгрупповая дисперсия соответственно составила 20.06%. Видно, что в этом направлении проявилось некоторое своеобразие видов умеренных широт по отношению к северным видам. Примечательно, что ордината северного подвида узкочерепной полевки (№ 28), несмотря на его длительное изолированное обитание на севере, по-видимому, с позднего плейстоцена (Фадеева, Смирнов, 2008), тяготеет к группе таксонов умеренных широт, приближаясь к ординате номинативного под-

вида (№ 8). Это косвенно свидетельствует о незавершенности адаптивной эпигенетической перестройки данной формы и сохранении у нее черт южной формы, а следовательно, возможности отнесения северного подвида еще к таксонам умеренных широт.

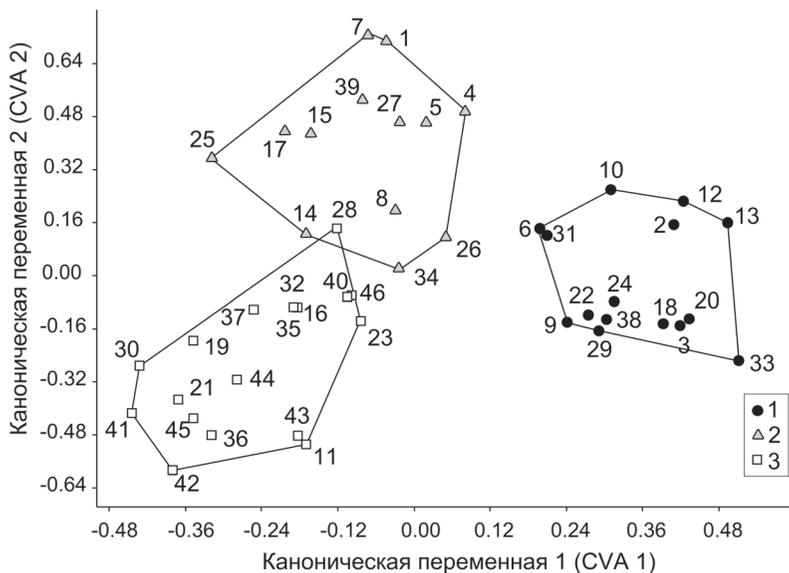


Рис. 11.5. Результаты канонического анализа главных компонент частот встречаемости фенотипических признаков черепа у видов грызунов южных (1), умеренных (2) и северных (3) широт.

1–46 – номера таксонов (соответствуют таковым на рис. 11.4)

Результаты двух сравнений показывают, что у видов, относящихся к разным надвидовым таксонам, но имеющих сходную специализацию в отношении водного или околоводного образа жизни или группируемых по рангу холодостойкости, наблюдаются сходные паттерны частот фенотипических признаков, которые отражают однонаправленные адаптивные и параллельные преобразования эпигенетической системы таксонов. Трудно понять, чем конкретно обусловлено такое сходство паттерна частот фенотипических признаков этих видов полевых, однако сам факт такой агрегации указывает на ее неслучайный характер и может быть истолкован как сходная перестройка эпигенетической системы в каждом экологическом ряду видов.

Рассмотрим еще один экологический «ряд» по таксонам, сгруппированным по степени видовой специализации к обитанию в условиях гор. В данном случае мы смогли выделить только два члена такого ряда: обитателей равнин и предгорий (их оказалось сложно подразделить) и специализированных к обитанию в условиях гор.

В качестве специализированных к высокогорью горных обитателей были взяты, например, азиатские высокогорные полевки рода *Alticola*, исключая плоскочерепную полевку, и эндемики Кавказских гор – прометеева, гудаурская и малоазийская полевки и др. Результаты дискриминантного анализа показали, что и в этом случае сравниваемые группы таксонов значительно различаются (рис. 11.6). Корректность отнесения всех таксонов к своей группе составила 100%. Масштабы различий при этом вполне сопоставимы с теми, которые были получены в предыдущих сравнениях. Следовательно, специализация к горным условиям обитания у разных видов грызунов также связана с формированием сходного однонаправленного паттерна частот фенотипических признаков, который можно рассматривать как отражение адаптивной природы эпигенетической дивергенции горных форм.

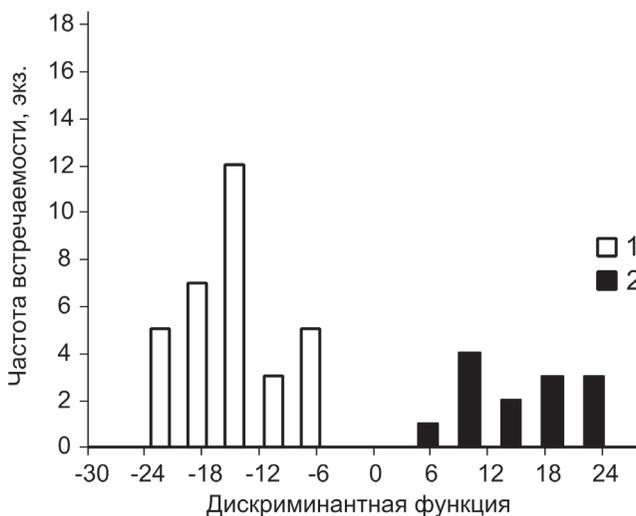


Рис. 11.6. Результаты дискриминантного анализа главных компонент частот неметрических признаков видов и внутривидовых форм грызунов подсемейств *Cricetinae* и *Arvicolinae*, относящихся к двум группам: широко распространенным равнинным видам, включая обитателей низкогорий и предгорий (1) и специализированным горным видам (2)

Проведенное сравнение показало, что на разных уровнях иерархии – от смежных популяций и внутривидовых форм до надвидовых таксонов, проявляются однонаправленные параллельные адаптивные изменения паттерна частот гомологичных фенотипических признаков, обусловленные сходством экологических требований и общностью анцестральных эпигенетических систем разного уровня иерархии (от подвидов до

таксонов разных подсемейств), эволюционно сформировавшихся в пределах *Cricetidae*.

Известно, что еще Г.Ф. Осборн описал теоретическую возможность параллельных независимых перестроек у близких по происхождению таксонов, которую он назвал правилом аристокенеза (Раутиан, 1988). Согласно Осборну, в системе родственных филетических линий может наблюдаться процесс параллельного, ограниченного и направленного творчества – аристокенеза (Osborn, 1933, цит. по: Раутиан, 1988). Он рассматривал глубокое структурное единство независимо и параллельно формирующихся гомопластических свойств как отражение ограничений, вызванных внутренними наследственными свойствами организма. Полученные нами результаты могут быть истолкованы как косвенное эволюционно-экологическое подтверждение возможности параллельных и независимых аристокенетических перестроек гомологичных морфологических структур у близких таксонов в пределах семейства *Cricetidae*, вызванных похожими экологическими требованиями среды обитания при сходных направлениях экологической специализации.

Таким образом, эволюционно-экологический анализ частот гомологичных фенотипов как на популяционном и подвидовом уровнях при техногенных, климатических и ландшафтно-географических изменениях среды, так и при рассмотрении экологических рядов таксонов семейства *Cricetidae* с разной экологической специализацией позволил выявить параллельные и, по-видимому, адаптивные изменения частот фенотипов и их индивидуальных композиций (фенетического паттерна), вызванные сходными однонаправленными перестройками анцестральной эпигенетической системы, характерной для представителей хомяковых. Можно предполагать, что эти параллельные микро- и макроэволюционные изменения в проявлении паттерна гомологичных фенотипов связаны с эпигенетически обусловленным и транслирующимся в ряду филетических линий транзитивным полиморфизмом как фактором, ограничивающим и направляющим дальнейшую морфологическую эволюцию на уровне видов и надвидовых таксонов. Сходные экологические требования среды приводят к эволюционному формированию аристокенетических (в смысле Осборна) структурных перестроек исходно гомологичных морфологических признаков, что может стать причиной массового появления гомоплазий, т.е. параллельной и отчасти направленной эволюции близких таксонов при их одинаковой экологической специализации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

*«Если несколько подтесать
как номогенез, так и селекционизм,
их вполне можно свести
в непротиворечивом синтезе»*

С.В. Мейен

Анализ закономерностей изменчивости большого числа гомологичных фенотипических признаков у таксонов грызунов, относящихся к двум подсемействам Arvicolinae и Cricetinae, позволяет нам расширить эпигенетическую концепцию становления морфологической диверсификации на основе эволюционно-экологических представлений об эпигенетической дивергенции внутривидовых и надвидовых таксонов. Одной из исходных предпосылок наших представлений является эпигенетическая теория эволюции М.А. Шишкина, развивающая представления И.И. Шмальгаузена и К.Х. Уоддингтона. Эта теория, с одной стороны, объясняет существование эволюционной преемственности эпигенетической системы, выражающейся в длительном сохранении адаптивной нормы и спектра морфогенетических аберраций, т.е. транзитивного полиморфизма в понимании С.В. Мейена, с другой – она преодолевает упрощенную схему эволюции как изменения частот генов по Ф.Г. Добржанскому и трактует эволюционный процесс как создание и дальнейшую стабилизацию адаптивных морфозов, включая возможность эволюционных преобразований как бифуркаций программы развития в пределах существующих эпигенетических ограничений. Можно согласиться с С.В. Мейеном в том, что «...Любая теория эволюции, чтобы быть корректной, в своих основах должна согласовываться с теорией онтогенеза» (Meуen, 1973 с. 237).

Другой важной составляющей нашей концепции эпигенетической дивергенции внутривидовых и надвидовых таксонов является эволюционно-экологическая теория географического формообразования в понимании С.С. Шварца, который полагал, что «виды не потому виды, что не скрещиваются, а потому не скрещиваются, что они виды» (Шварц, 1969, 1980), подчеркивая тем самым ведущую роль экологических, а не молекулярно-генетических факторов в эволюционном процессе, и возникновение необратимых морфофизиологических преобразований нормы реакции форм на измененную среду.

Третья основная идея, используемая нами, базируется на представлениях Н.И. Вавилова, Н.П. Кренке и С.В. Мейена и связана с существованием феногенетических рядов гомологической изменчивости морфологических структур, правилом родственных отклонений гомо-

логичных признаков у отдаленных таксонов (правило Кренке) и транзитивного полиморфизма, которые в свою очередь обусловлены единой эпигенетической системой, прослеживающейся у популяций, видов и надвидовых таксонов.

Поскольку проявление фенотипов чрезвычайно устойчиво к прямому действию различных экологических факторов, причем резкое изменение частот их встречаемости не наблюдается даже при сильных техногенных воздействиях, это позволяет использовать фенетические характеристики для косвенной оценки уровня эпигенетических различий между сравниваемыми группами животных. Необходимо отметить, однако, что устойчивость проявления фенотипов к непосредственным воздействиям среды сопровождается возможностью быстрых перестроек эпигенетической системы природных популяций (Васильев, Васильева, 2005). Это не является противоречием, поскольку быстрые популяционные изменения в природной обстановке опосредованы влиянием естественного отбора (его творческой ролью): в виде смены доминирующих морфозов (путей развития) они возникают, фиксируются и накапливаются в череде поколений. Нами показано, что в зонах хронического влияния радиоактивного облучения в малых дозах в течение сравнительно небольшого числа поколений могут возникать существенные и однонаправленные эпигенетические перестройки в популяциях модельных видов грызунов – красной полевки и малой лесной мыши (Васильев и др., 1996; Васильева и др., 2003). Поэтому можно данный феномен в сочетании с оценкой стабильности развития на основе изучения проявления флюктуирующей асимметрии фенотипов использовать и при организации биомониторинга природных популяций, обитающих в техногенной среде (Zakharov, 1992; Захаров, Кларк, 1994; Васильев, 2005).

Существование единой эпигенетической системы для отдельных популяций вида, внутривидовых форм и самого вида было неоднократно косвенно отражено в работах фенетиков, популяционных морфологов и систематиков. Однако идея иерархического сходства эпигенетических систем высших таксонов до настоящей работы исследовалась лишь попутно (Berry, Searle, 1963, Васильев, 1996) или только намечалась в самом общем виде (Мейен, 1975, 1988; Черных, 1986; Марков, Наймарк, 1998). Специальное фенетико-мерономическое исследование, проведенное нами на примере представителей грызунов двух близких подсемейств – Cricetinae и Arvicolinae, показало, что высшие таксоны также обладают внутренним эпигенетическим единством и общими закономерными проявлениями в морфогенезе гомологичных фенотипов неметрических признаков. Это хорошо согласуется с теоретическими представлениями С.В. Мейена (1975, 1988) о суще-

ствовании филокреодов. Он полагал, что наряду с уоддингтоновским креодом (онтокреодом) имеет смысл выделять филокреод, чтобы подчеркнуть ограниченность формообразования как в индивидуальном, так и в историческом процессах развития.

Развивая представления С.В. Мейена, можно полагать, что филокреод представлен делящимся во времени, т.е. передающимся из поколения в поколение эпигенетическим ландшафтом, на основе которого каждая особь в пределах данной фратрии потенциально может реализовать определенный спектр альтернативных путей развития: креодов и субкреодов. Поэтому филокреод – это эпигенетический механизм поддержания и передачи из поколения в поколение спектра потенциально возможных путей развития (уоддингтоновских онтогенетических траекторий). Эти представления согласуются с позицией С.В. Мейена (Meуen, 1973 цит. по: С.В. Мейен: палеоботаник ..., 2007), который подчеркивал, что «...Различия .. видов состоят не в отсутствии или присутствии каких-либо модальностей, а в частоте их проявления. Иными словами, различия следует ожидать не столько в геноме, сколько в эпигенетических механизмах, т.е. в тех путях, которые ведут от генома к фенотипу» (с. 195).

Несмотря на уникальность эпигенетической системы каждого вида, она обладает общими исторически возникшими чертами, выраженными в явлении мейеновского транзитивного полиморфизма гомологичных морфологических структур, которые характерны для таксона более высокого уровня. Инвариантные черты видовой эпигенетической системы, проявляющиеся в сходстве соотношения частот гомологичных фенотипических признаков черепа у представителей данного высшего таксона (например видов, входящих в подсемейство Arvicolinae), представляют собой эволюционный след (филогенетический сигнал), сохраняющийся благодаря инерционности и устойчивости эпигенетической системы. Наиболее эффективен данный подход при видовой диагностике – фенотипировании, поскольку позволяет надежно определять видовую принадлежность отдельных особей даже при сравнении представителей видов-двойников. Поэтому предложенная нами концепция позволяет использовать многомерные методы фенетико-мерономического анализа гомологичных структур черепа не только для популяционных внутривидовых сравнений, но и для решения конкретных задач таксономии и филогении млекопитающих.

В данной работе был проведен канонический анализ индивидуальных композиций гомологичных фенотипов на уровне особей разных таксонов – триб (по И.М. Громову), представляющих подсемейства Cricetinae, Arvicolinae (при этом видовая принадлежность не учитывалась и материал группировался только по трибам), в результате кото-

рого удалось показать существование устойчивых инвариантных паттернов проявления гомологичных фенотипов у надвидовых таксонов (см. рис. 10.17). Установлено, что по мере возрастания ранга таксономической иерархии, растет и уровень эпигенетической дивергенции между таксонами. Например, при использовании величин межгрупповой дисперсии как относительной меры дивергенции определено, что между трибами различия приблизительно в 3 раза больше, чем между родами.

Таким образом, проведенные расчеты показали, что высшие надвидовые таксоны в эпигенетическом отношении представляют собой отчетливые реальности, сохраняющие и регулярно проявляющие общие черты в морфогенезе гомологичных структур у дочерних форм. Это позволяет использовать данный подход и для оценки эпигенетической близости представителей таксонов различных надвидовых рангов, подобно тому, как это применяется для сравнения отдельных видов, а также для поиска и выявления вероятного филогенетического сигнала.

Пределом использования разработанного нами подхода может быть только ограничение возможности практической гомологизации морфологических структур конкретных групп животных. Как показал опыт настоящего исследования, метод вполне надежно «работает» на уровне сравнения таксонов в пределах семейства *Cricetidae*. Однако следует ожидать, что при накоплении информации о гомологических структурах черепа других таксономических групп грызунов эпигенетическую дивергенцию можно будет оценить и в пределах отряда *Rodentia* (см. рис. 3.30). Нет сомнений также в том, что популяционно-мерономический подход универсален и может использоваться для представителей других отрядов млекопитающих и других групп животных. Можно также с некоторой осторожностью предполагать возможность его использование и для растений. Однако говорить о перспективах развития популяционной мерономии в ботанических исследованиях преждевременно, так как мы имели лишь небольшой опыт изучения изменчивости структуры листьев высших растений (Корона, Васильев, 2007).

В результате проведенного многомерного фенетического сравнения представителей подсемейства *Arvicolinae* удалось показать, что эпигенетическая дивергенция изученных родов и иерархия их отношений на уровне триб наиболее полно соответствуют систематике, принятой И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977). Однако по нашим данным слепушонки, выведенные им из состава полевок, все же оказались существенно ближе к корневым формам арвиколин, чем крицетин, что больше соответствует более поздней системе, принятой И.Я. Павлиновым (2006). Слепушонки представляют собой отдельную филетичес-

кую линию, статус которой на уровне трибы *Ellobiusini* в составе *Arvicolinae* (Павлинов, 2006) или, возможно, самостоятельного подсемейства *Ellobiinae* предстоит еще оценить, опираясь на дополнительные молекулярно-генетические и палеонтологические материалы.

Таким образом, по нашим данным в пределах подсемейства *Arvicolinae*, рационально в настоящий момент выделить 8 триб: *Ellobiusini*, *Prometheomiini* (с одним видом – прометеевой полевкой), *Lemmini*, *Ondatrini*, *Dicrostonyxini*, *Lagurini*, *Clethrionomyini* и *Arvicolini*.

Проведенный сравнительный фенетический анализ эпигенетической дивергенции внутривидовых форм и видов грызунов с использованием многомерного анализа гомологичных фенотипических признаков выявил общее соответствие полученной на его основе картины таксономических отношений существующим в систематике представлениям, а в ряде случаев позволил их уточнить. Гипотетические филогении, построенные с помощью фенетико-мерономического анализа, не более противоречивы, чем молекулярно-генетические. Высокая конгруэнтность полученных фенограмм и кладограмм системе таксономических отношений у изученных видов *Arvicolinae* и *Cricetinae* позволяет рассматривать многомерный анализ гомологичных фенотипических признаков черепа в качестве одного из перспективных морфологических подходов для построения и проверки филогенетических гипотез.

На основе эволюционно-экологического анализа частот гомологичных фенотипических признаков как при техногенных, климатических и ландшафтно-географических изменениях среды на уровне популяций и подвидов, так и при рассмотрении экологических рядов видов с разной экологической специализацией в пределах семейства *Cricetidae* удалось выявить закономерные адаптивные морфологические изменения. У видов с одинаковой экологической специализацией обнаружены параллельные, направленные и, по-видимому, адаптивные изменения частот фенотипических признаков и их индивидуальных композиций (фенетического паттерна), вызванные сходными однонаправленными перестройками анцестральной эпигенетической системы. Скорее всего, они могут быть эпигенетически обусловлены транзитивным полиморфизмом, ограничивающим и отчасти направляющим дальнейшую морфологическую эволюцию видов – их филокреоды. Сходные экологические требования среды приводят к историческим перестройкам исходно гомологичных структур, что может обусловить массовое появление гомоплазий, т.е. параллельной и отчасти направленной эволюции близких таксонов при их одинаковой экологической специализации. Таким образом, методы популяционной мерономии и фенетики позволяют выявить различия

в закономерностях (регулярной повторяемости у особей) гомологической изменчивости проявления фенотипических признаков у разных таксонов и представляют особый инструментарий, позволяющий оценить уровень эпигенетической дивергенции между ними.

Эпигенетическая дивергенция – это компромиссное результирующее расхождение эпигенетических систем таксонов, изменяющее расстановку эпигенетических порогов и соответственно приводящее к изменению встречаемости фенотипических пороговых признаков. В качестве мер эпигенетической дивергенции мы в основном использовали *MMD*-дистанции, вычисляемые по частотам гомологических фенотипов, а также обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок таксонов, учитывающие сходство их взаимного размещения и ориентации ковариационных облаков рассеивания индивидуальных фенотипических композиций в морфопространстве. Мера эпигенетической дивергенции аддитивна и включает в себя как минимум две составные компоненты: филогенетическую и эволюционно-экологическую. Филогенетическая компонента обусловлена инерционностью и устойчивостью в филогенезе регулятивной эпигенетической системы, приводящей к феномену транзитивного полиморфизма, позволяющего проследить «инерционные» филогенетические связи. Эволюционно-экологическая компонента в свою очередь подразделяется на видоспецифическую (взаимодействие «таксон» x «среда обитания») и эколого-историческую (параллелизм проявления фенотипов как результат исторического освоения таксонами сходных экологических условий). Соотношение филогенетической и эволюционно-экологической компонент неравновелико. По нашим оценкам, первая преобладает над второй.

На рассмотренном в главе 11 примере параллельного сравнения северных и южных подвидов двух видов рода *Microtus*: узкочерепной полевки и полевки-экономки, можно проиллюстрировать, как соотносятся между собой эти компоненты. Межгрупповые фенотипические различия между видами – филогенетическая компонента эпигенетической дивергенции – составили приблизительно 80% доли общей изменчивости проявления фенотипов. Эволюционно-экологическая компонента соответственно объединяет приблизительно 20% изменчивости, из которых около 12% обусловлено параллелизмом проявления фенотипов (эколого-историческая компонента), а 8% связано с неодинаковой морфогенетической реакцией синтопных подвидов разных видов на одни и те же условия обитания (видоспецифическая компонента). Поскольку, как было показано выше, частота проявления фенотипов у природных аборигенных форм с высокой устойчивостью воспроизводится в их виварных колониях и в экспериментах по стрессированию беременных самок линейных мышей, то прямым воздействием средовых

условий на смещение оценок пенетрантности фенов при межвидовых сравнениях можно пренебречь. Из приведенного примера следует, что филогенетическая составляющая многократно превышает эволюционно-экологическую по вкладу в общую меру эпигенетической дивергенции. Поэтому при использовании фенетико-мерономического инструментария потенциально следует ожидать проявления отчетливого филогенетического сигнала.

Выше мы уже подробно останавливались на проблеме визуализации эпигенетического ландшафта и выявления архетипических свойств таксонов при изучении закономерностей гомологической изменчивости фенов. Архетипические свойства выявляются при поиске инвариантных устойчивых признаков. Мы полагаем, что это возможно алгоритмически осуществить на основе дискриминантного анализа предварительно ординированных методом главных компонент внутрииндивидуальных антимерных фенокомпозиций гомологичных неметрических признаков. Именно при дискриминантном анализе осуществляется максимизация отношения межгрупповой изменчивости к внутригрупповой, т.е. поиск наиболее устойчивых сочетаний признаков (инвариантных свойств), максимально различающих разные таксоны. Следовательно, признаки и их сочетания, имеющие наибольший таксономический вес и устойчивые состояния меронов, и являются характерными чертами архетипа таксона, которые выявляет дискриминантный анализ.

Поскольку в качестве единицы наблюдения для численно доминирующих фенов билатеральных признаков рассматривается половина особи, то изучается внутрииндивидуальная изменчивость, имеющая главным образом эпигенетическую природу. Вслед за Н.П. Кренке мы называем такую внутрииндивидуальную изменчивость билатеральных структур феногенетической изменчивостью. Как уже отмечалось выше, она обусловлена двумя компонентами: организующей – эпигенетической изменчивостью, которая задается расстановкой эпигенетических порогов для каждого мерона, и стохастической – реализационной изменчивостью, которая вызывается случайными флуктуациями эпигенетической системы и обеспечивает возможность выбора (переключения) альтернативного пути развития.

Поэтому главные компоненты формируют общее для всех изучаемых таксонов феногенетическое морфопространство, в котором каждый таксон расположен в своей многомерной гиперсфере. Границы такой гиперсферы размыты, и гомологизированные неметрические признаки, понимаемые одновременно и как мероны, и как развитийные структурные модули, благодаря своей изменчивости – проявлению разных состояний пороговых признаков – фенов, фор-

мируют мерономическое пространство таксона. Оно выходит за пределы представителей своего таксона и охватывает также смежные и далекие таксоны.

Наиболее изменчивые неметрические признаки и их фенокомпозиции создают «мерономический шум», который представлен рефренами разных меронов – повторяющимися у разных таксонов рядами состояний неметрических признаков (фенов). Благодаря этому упорядоченному и гомологичному «шуму» на основе множественного перекрывания рефренов при использовании метода главных компонент осуществляются взаимная ориентация и размещение ординат таксонов в общем морфопространстве. Транзитивный полиморфизм не только обеспечивает инерционное сохранение в филогенезе системы рефренов Мейена и радикалов Вавилова, но и создает упорядоченный «мерономический шум».

Поясним, что благодаря транзитивному полиморфизму, имеющему эпигенетическую системную основу, у близких таксонов формируются сходные по полноте воспроизведения множественные мерономические рефрены, т.е. феноменологически проявляется правило Кренке (редкие свойства одного таксона могут быть нормой у другого). Поэтому мероны всегда должны проявляться шире, чем располагаются в морфопространстве границы их собственных таксонов, которые определены особями данного вида. Свойства мерона одного таксона проявляются и у многих других, что и создает «мерономический шум» при выделении таксонов и обуславливает феномен мероно-таксономического несоответствия.

Таким образом, то явление, которое мы определили как упорядоченный «мерономический шум», с одной стороны, обеспечивает возможность создания общего иерархически соподчиненного и взаимно структурированного морфопространства таксонов, а с другой, не позволяет строго очертить границы самих таксонов, размывает их. Есть и еще одно важное свойство «мерономического шума». Он, являясь атрибутом достаточно консервативной эпигенетической системы, содержит в себе несколько искаженную информацию, или морфогенетические следы, которые позволяют в пределах близких таксонов, имеющих общее происхождение, оконтурить виртуальные границы исходного общего анцестрального таксона. Мерономическая общность и значительное по полноте перекрывание рефренов у близкородственных таксонов дают возможность «разглядеть» устойчивые свойства предковой формы в ее современных дочерних видах и тем самым грубо оконтурить «тело» надвидового таксона. Это же обстоятельство позволяет говорить о реальности надвидовых таксонов, их мерономической эмерджентности.

В этой связи рассмотрим хорошо известное высказывание Карла Линнея (1989, с.119) о естественном признаке: «...Естественный признак включает все возможные признаки; служит для любой системы; закладывает основу для новых систем, остается неизменным, даже если будут открыты бесчисленные новые роды. Он только исправляется с открытием новых видов, а именно путем исключения излишних особенностей... Естественный признак *должен держать в памяти* (курсив наш. – Авт.) каждый ботаник». Если проанализировать эти слова внимательно и рассматривать их с холистических позиций популяционной мерономии, то напрашивается вполне ясное заключение – линнеевский естественный признак – архетип надвидового таксона (приблизительно родового уровня). Он, по словам К. Линнея, включает все возможные признаки, т.е. в нашем понимании – мейеновские мероны. Устойчивость и универсальность архетипа позволяют Линнею говорить о его неизменности, которая дает основу для построения новых систем, т.е. филогений в нашем понимании. Интересно заключение Линнея о том, что при описании новых видов и включении их в общую систему рассмотрения естественный признак – «архетип» только немного корректируется путем исключения излишних особенностей (частных деталей морфоструктуры), т.е. сохраняет инвариантные мерономические черты (по терминологии Мейена). Наконец, в последней фразе одновременно подчеркивается и идеальный характер архетипа, и его пригодность в качестве практического инструмента морфологического сравнения, который каждый специалист-морфолог и систематик в одном лице должен постоянно помнить как целостный образ. Добавим к этому лишь то, что подобный образ должен содержать и частные детали всех виденных исследователем состояний меронов – их трансформации в морфопространстве. Таким образом, имеются веские основания рассматривать «естественный признак» К. Линнея в качестве прообраза архетипа надвидового таксона, «эмерджентность» которого была очевидна автору первой естественной системы живой природы. Неслучайно у него «признак» – есть определение рода и подразделяется на естественные, существенные и искусственные признаки. В этом ряду естественный признак – архетип – имеет наибольший вес, а искусственный – наименее важен, т.е. носит вспомогательный характер.

При работе над книгой авторы неоднократно возвращались к вопросу о том как отнесся бы основатель мерономии С.В. Мейен к развиваемой нами популяционной мерономии, ее эпигенетическому базису, многомерной классификации, сочетанию редукционных и композиционных методов в их необходимом взаимодействии, а также к пониманию и толкованию мерона и архетипа, фило-, интра- и

экстракреодов. Вероятно, нам удалось прочесть большую часть из опубликованных работ и высказываний С.В. Мейена, а также поговорить о некоторых его представлениях, которые нам были наиболее интересны, с его учеником и сторонником В.В. Короной. Поэтому постепенно появилось понимание того, что он бы с интересом отнесся к полученным нами результатам и обобщающей популяционно-мерономической концепции, которая представляет собой область пересечения селекционизма (в русле эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина), номогенеза (в понимании самого С.В. Мейена) и эволюционной экологии (объединяющей взгляды С.С. Шварца, Ю.И. Чернова и В.В. Жерихина).

Во-первых, наши мерономические исследования относятся к онтологической зоологии и дополняют в основном «палеоботаническую» мерономию С.В. Мейена новыми примерами и методическими возможностями. Небольшой опыт применения нашего подхода к ботаническим объектам позволяет заметить, что феногенетическая изменчивость у растений значительно богаче и разнообразнее, чем у животных. С использованием методов популяционной мерономии в экологически различных условиях (провокационный фон Н.В. Глотова) можно тестировать морфогенетические программы растений в отношении регулятивных границ адаптивной нормы и выявления латентных траекторий индивидуального развития (см. Васильев, 2005; Корона, Васильев, 2007). Для полноценного мерономического анализа ботанических объектов в том же объеме и с той же интенсивностью, как это было выполнено на зоологических объектах, у авторов, к сожалению, уже нет возможности (мы не знаем примеров превращения зоологов в ботаников и, наоборот). Остается надеяться, что найдется продолжатель Н.И. Вавилова, Н.П. Кренке, С.В. Мейена и В.В. Короны, который использует их и наш опыт для масштабного популяционно-мерономического анализа надвидовых таксонов растений.

Во-вторых, наша трактовка транзитивного полиморфизма и его эпигенетической обусловленности полностью лежит в русле представлений С.В. Мейена. Достаточно напомнить его модель панели, на которой вспыхивают «таксономические лампочки» и некоторые высказывания, цитированные выше. В-третьих, источники направленности эволюции мы представляем, по-видимому, сходным образом. Если ограничения лежат вне организмов – это экологические ограничения, приводящие к сходным изменениям морфоструктур у близких и даже отдаленных таксонов. В случае, если дальнейшие изменения происходят на общей морфооснове, они ведут к аристокенетическим преобразованиям (в понимании Г.Ф. Осборна) и параллелизмам, а следовательно, представляют собой механизм возникновения гомоплазий.

Если ограничения внутренние, т.е. геномные, эпигеномные и морфогенетические, то инерционность транзитивного полиморфизма приведет к сохранению, хотя и в деформированном виде, архетипических черт анцестральных таксонов у дочерних рецентных форм, что обеспечивает эмерджентность надвидовых таксонов и подтверждает реальность их существования (в экологии они часто представлены гильдиями и таксоценами).

В-четвертых, мы осуществляем редукцию объектов к архетипу, что соответствует взглядам С.В. Мейена (Meulen, 1973 цит. по: С.В. Мейен: палеоботаник ..., 2007), который писал, что «... Проекция объекта на архетип и есть редукция (обычно называемая идеализацией). Мы редуцируем объекты до их архетипов («идей»). Работать с самим объектом без его идеализации равносильно работе с архетипом бесконечной сложности» (с. 300). Далее он продолжил свою мысль: «...Удачная редукция означает выделение такого архетипа («естественного»), который позволяет по введенным в архетип меронам дедуктивно вывести прочие мероны и в идеале прийти к тотальному и уникальному объекту» (Там же, с. 300). Наша попытка реконструировать архетип алисфеноидного отдела полевоцых и хомячых позволяет вывести как общую идеальную морфоструктуру, так и найти и объяснить уникальные конструкторы в пределах отдельных таксонов (см. главу 3).

В-пятых, популяционная мерономия опирается на явление феногенетической изменчивости и правило родственных отклонений Кренке, которые были крайне важны для С.В. Мейена в его мерономических построениях. Более того, правило Кренке служит инструментом для очерчивания границ видовых и надвидовых таксонов и выявления между ними вероятных филогенетических связей.

Однако нам не удалось выявить строгие формальные правила преобразования в рефренах, как это исходно предполагал осуществить С.В. Мейен. В.В. Коронай была предпринята попытка найти подобные правила по отношению к законам изменчивости модульной структуры листьев (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2000, 2007). Он предложил концепцию двеллярной изменчивости (двелы – дентально-венальные элементы – зубчики и входящие в них жилки по краю листовой пластинки). А.Г. Васильев показал, что двелы изоморфны фенам неметрических признаков. Линейные последовательности и автоматизмы их закладки таковы, что позволяют описать структурогенез листа и построить морфопространство возможных (допустимых) структурных композиций модулей разного уровня (Корона, Васильев, 2007).

Заметим, что фены неметрических признаков скелета животных, хотя и являются модулями, но не позволяют композиционно полностью воссоздать целое и служат основой для реконструкции лишь час-

тного архетипа или композиционных меронов (см. выше). Однако мы можем выявить закономерности проявления феноккомпозиций у особей данной группы, которые позволят отнести их к категориям аттрактивных, комбинативных, депрессивных или супрессивных в процессе морфогенеза. Жилки листьев и кровеносные сосуды и нервы (об их структуре мы судим по определенным отверстиям черепа) обеспечивают важные коммуникативные и обменные функции, поддерживая целостность многоклеточных организмов как растений, так и животных. Они представляют собой элементы фундаментальной модульной структуры организмов и в своей совокупности содержат информацию об их общих мерономических и архетипических чертах. Их рефрены отражают как специфичность, так и общность протекания структурогенеза у близких таксонов и позволяют выявить у них гомологию не только структур и их состояний, но и последовательных шагов этого процесса, что соответствует мейеновской технологии процессуальной реконструкции.

В итоге можно заключить, что популяционная мерономия дает фенетике новый морфологический инструментарий для изучения проблем филогенетики, систематики и эволюционной экологии. Популяционная мерономия и ее методы могут быть полезны и при решении проблем экологической эволюционной биологии развития (Eco-Devo), обеспечивая верификацию развитийной автономии гомологичных модульных структур и выявляя их процессуальную гомологию. Мониторинг групповых проявлений феногенетической изменчивости позволяет обнаружить морфогенетический резерв в виде инадаптивных морфозов и выявлять границы адаптивной нормы развития, что важно как при решении теоретических проблем эволюционной и популяционной экологии, так и при поиске естественных критериев экологического нормирования.

SYNOPSIS

*«All classifications
should be developmental»*

Alex Rosenberg

Analysis of regular variability in a great number of homologous phenes of non-metric characters among arvicoline and cricetine rodents permitted us to extend an epigenetic concept of morphologic diversification using evolutionary-ecological views on epigenetic divergence among infra- and supra-specific taxa. One of the initial suppositions of our views was the Epigenetic Evolutionary Theory (EET) proposed by M.A. Shishkin (1984) and developing Schmalhausen's and Waddington's concepts. On the one hand, EET explains evolutionary continuity of epigenetic system which is being expressed as durable self-maintaining of adaptive norm and morphogenetic aberrations spectrum that is Meyen's transitive polymorphism. On the other hand, EET overcomes reduced evolutionary model developed by Th. Dobrzhansky, who considered evolutionary process as gene frequencies shift only, but interprets the evolution as adaptive morphoses formation and theirs sequent stabilization within the limits of existing epigenetic constraints. The other essential component of our concept of infra- and supra-specific epigenetic divergence (EDC) is the evolutionary-ecological theory of geographical speciation by S.S. Shwartz (1969, 1980), who emphasized the leading role of ecological rather than molecular-genetic factors in the evolutionary process and considered that "species are not themselves that they couldn't cross, but they can't cross because they are species". The third cardinal idea is based on N.I. Vavilov's law of homologous series, N.P. Krenke's rule of relative's deviations and S.V. Meyen's concept of transitive polymorphism. Homologous series of phenogenetic variability of morphological structures are determined by integrated epigenetic system of populations, species and higher taxa. Owing to the fact that phenes manifest themselves very steadily in response to an immediate impact of variable ecological agents including intensive man-caused effects they can be used for indirect estimating of among-group epigenetic divergence. Our approach could be restricted only by real possibility of morphological structures homologation in the concrete taxonomic groups of animals.

By means of phenetic and meronomic analysis of arvicoline and cricetine rodents we found that higher taxa possess internal epigenetic integrity and general regularities in morphogenetic manifestation of homologous phenes of non-metric characters. This is in agreement with S.V. Meyen's (1975, 1988) theoretical concepts on phylocreods, which con-

strain formation during the individual as well as historical development. Following to Meyen's notations we consider phylocreod as epigenetic landscape which stretches over the time and transits from one generation to another so that every individual within the phratry could realize the particular set of alternative developmental paths: creods and subcreods. That is why phylocreod may be described as the epigenetic mechanism maintaining potential developmental paths and their translating through the generations. Intrinsic species epigenetic system despite its uniqueness possesses some general historically formed features expressed by transitive polymorphism of homologous morphostructures inherent in the taxon of higher level. Invariant features of species epigenetic system are being expressed in resemblance of non-metrical characters phenes frequencies among representatives of higher taxon and represent evolutionary trace (phylogenetic signal) which is being conserved due to inertia and stability of epigenetic system. The highest effectiveness of proposed approach was shown for individual species identification – phenotyping. It allows to identify sibling species. Offered conception permits to use multivariate methods of phenetical and meronomic analysis of homologous skull structures not only for populational infraspecific comparisons but also for solving the taxonomic and phylogenetic problems.

Methods of population mernomy and phenetics permit to reveal differences in regularities of homological variability of non-metrical characters phenes among various taxa. They give the special tool allowing to estimate the level of epigenetic divergence between taxonomic groups. Epigenetic divergence is compromise resulting divergence of taxon's epigenetic systems that affects epigenetic thresholds resulting in shifts of frequencies of non-metrical characters phenes. We used *MMD* (Mean measure of divergence) and general Mahalanobis distance (D^2) accounted on the base of frequencies of non-metrical characters phenes as the measures of epigenetic divergence. Measure of epigenetic divergence is additive and includes two components: phylogenetical and evolutionary-ecological ones.

It was found that the level of epigenetic divergence between taxa increases parallel to heightening their ranks in taxonomical hierarchy. Higher taxa in respect to their epigenetic nature are distinct real units conserving and regularly showing mutual features in morphogenesis of homologous structures in closely related forms. This affords grounds to use proposed approach for estimation of epigenetic similarity of taxonomic groups of various supraspecies ranks as it is used for comparisons of single species and for revealing probable phylogenetic signal.

Multivariate phenetical comparison of arvicoline species has shown that most of all epigenetic divergences among them corresponded most completely to arvicoline tribe composition developed by I.M. Gromov

(Gromov, Polyakov, 1977). However *Ellobius* which he has displaced from arvicoline to cricetine was found to be more similar to the former than the latter. These results to the most extent correlate with tribe structure proposed by I.Ya. Pavlinov (2006). Taxonomic status of Ellobiusini should be revised in future. According to our data we can recognize eight tribes within Arvicolinae: Ellobiusini, Prometheomiini, Lemmini, Ondatrini, Dicros-tonyxini, Lagurini, Clethrionomyini and Arvicolini.

Within species groups of similar ecological specialization we found some parallel, unidirectional changes in frequencies of non-metrical characters phenes and their compositions. This facts seem to be adaptive response generated by unidirectional arrangements of ancestral epigenetic system. They could be epigenetically determined by transitive polymorphism, which can restrict and partly direct species morphological evolution – their phylocreods. Similar ecological demands of the environment result in historical transformations of originally homological structures that could generate mass emergence of homoplasies and parallel and partly directional evolution of closely related taxa with analogous ecological specialization.

Population meronomy provides phenetics by new morphologic tools for study problems of phylogenetics, systematics, and evolutionary ecology. Population meronomy methods could be useful for solving problems of ecological-evolutionary-developmental biology (Eco-Devo). They provide verification of developmental autonomy of homological modular structures and reveal their processual homology. Biomonitoring based on estimation of group expression of phenogenetic variability permits to find developmental instability as well as latent morphogenetic reserve in the form of inadapative morphoses and to reveal the limits of adaptive ontogenetic norm. The latter is important for solving theoretical problems of evolutionary and population ecology as well as for detecting of natural criteria of ecological regulatory actions.

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ

«В биологии нет ничего другого, кроме анализа сходств и различий в структурном, историческом, каузальном и функциональном аспектах»

С.В. Мейен

Аберрация – отклонение от нормы (обычно редкое морфологическое отклонение).

Адаптация – приспособление, сопряженное с эволюционными изменениями.

Альтернативное состояние признака – проявление или отсутствии признака.

Альтернативный сплайсинг – возможность кодирования на одном и том же гене разных вариантов строения зрелой мРНК, которые будут иметь разные наборы экзонов и, следовательно, формировать разные белки. Ген Dscam у *Drosophila melanogaster* за счет альтернативного сплайсинга может обеспечить разнообразие до 1000 версий белка, который ответствен за процессы, связанные с контролем формирования аксонов.

Антимеры – симметрично-подобные друг другу части тела, расположенные друг против друга, либо вокруг оси симметрии, либо по обе стороны плоскости симметрии (по В.Н. Беклемишеву).

Апоморфный признак (состояние) – производный признак или его состояние, появившиеся у таксона, но отсутствовавшие у предковой формы.

Архетип – общий (основной) план строения организмов или прототип, по которому построена естественная группа животных – воображаемый или идеальный тип организма или его части, с которым сопоставляют изучаемый объект (по Оуэну). *А.* – идеальный образ, который позволяет устанавливать отношения гомологии структур и описывать весь диапазон ее возможных состояний и путей трансформации, но, с другой стороны, архетип материален и выражается в том, что в виде отдельных фрагментов (как мозаика) в значительной степени проявляется в фенотипах отдельных особей, а на уровне группы (популяции) уже может быть осознан и визуализирован в большей своей части. То, что выглядит трансформацией структуры, на самом деле является структурой самого архетипа, невидимого в пределах любой отдельно взятой особи, но проступающего в группе особей. По С.В. Мейену, совокупность меронов позволяет реконструировать *А.* как целое из частей: «Гомологизированные, т.е. расклассифицированные и ставшие меронами части организма данного таксона в сумме

составляют архетип таксона» (Мейен, 1978, с. 497). А. сохраняет конструктивную устойчивость при сопоставлении разных таксонов и в этом смысле является инструментом сравнения видов (см. раздел 7.3).

Архетипическая компонента мерона – закономерная компонента формирования, или морфогенетический закон трансформации, мерона (его «процессуальное состояние»).

Аттрактивный морфотип (композиция) – морфотип, частота встречаемости которого существенно выше, чем при его случайной реализации.

Билатеральные композиции – сочетания фенотипических признаков на разных сторонах тела

Билатеральные признаки (ср. антимеры) – одноименные (гомонимные) структуры, расположенные по сторонам тела.

Биотип – группа особей, обладающих сходными функциями или реакцией на то или иное воздействие среды (по В. Иоганнсену). *Б.* – фенотипически однородный класс особей, которые являются отражением одной и той же траектории развития (креода, по Уоддингтону) и эпигенетически отличаются от представителей других таких же классов, реализовавших другие креоды.

Внутривидовая дифференциация – формирование наследственных различий между разными популяциями вида.

Внутрииндивидуальная изменчивость – проявление различий между антимерами, метамерами, антимерами метамеров, гомонимными и гетеронимными признаками. Позволяет на групповом уровне анализировать допустимые сдвиги в развитии и формировании тех или иных структур.

Ген – дискретная наследственная единица, порождающая определенные состояния признаков (термин предложен В. Иоганнсеном). Молекулярный эукариотический ген – совокупность сегментов ДНК, составляющих экспрессируемую единицу, которая дает начало одному или нескольким специфическим функциональным продуктам – молекулам РНК или полипептидам (*транскрипционная единица генома*).

Генетика развития – область генетики, изучающая генетические и молекулярно-генетические механизмы процесса индивидуального развития.

Генная сеть (ГС) – группа координированно функционирующих генов, контролирующих формирование определенного фенотипического признака организма (молекулярно-генетического, биохимического, физиологического, морфологического, поведенческого и т. д.)». В основе функционирования *Г. с.* лежит набор элементарных структур генома – генов, их РНК, белков и т. д. и элементарных событий – взаимодействий между элементарными структурами (биохимических реакций, регуляторных, транспортных событий).

Генокопии – генетически детерминированные фенотипические изменения (морфозы), которые сходны или идентичны по внешнему виду с «ненаследственными» модификациями (см. фенокопии).

Генотип – конституция обоих гамет, посредством соединения которых образуется организм (по В. Иоганнсену); *Г* – класс особей, имеющих сходный набор аллелей или обнаруживаемый по фенотипическим проявлениям, маркирующим это генетическое сходство. Обычно, однако, под *Г* принято понимать геном конкретной особи. В таком понимании *Г* перестает быть «типом», а является случайной комбинацией аллелей.

Гетерогенная ядерная РНК (гЯРНК) – представляет собой смесь транскриптов нескольких ядерных генов (*транскриптом*).

Гомеобокс – особый класс генов, обладающих чрезвычайной консервативностью структуры и распространенных в самых разных таксономических группах или филумах – от растений до млекопитающих. Эта последовательность содержит 183 нуклеотида, которые кодируют полипептидную цепочку, состоящую из 61 аминокислоты. Гомеобоксная последовательность почти в неизменном виде встречена практически у всех организмов.

Гомеорез – стабилизированный поток развития во времени (термин К.Х. Уоддингтона).

Гомогения – структуры, которые генетически связаны в том смысле, что у общего предка они были представлены одним органом (термин Ланкестера).

Гомодинамия – сходство частей одной особи, расположенных вдоль продольной оси тела (например, метамеры).

Гомономия – сходство органов, построенных по единому плану (гомотипия Оуэна) и расположенные вокруг поперечной оси или иной, побочной оси тела.

Гомология – сходство структур, обусловленное одинаковой системой морфологической трансформации в индивидуальном и историческом развитии.

Гомоплазия – сходство, возникающее на основе отдаленного родства (термин Ланкестера), когда сходные условия среды, действующие на сходные части, приводят к сходным (параллельным) их изменениям у разных видов.

Гомотипия – сериальная гомология по Р. Оуэну. *Г* – сходство антимеров, лежащих по обе стороны от плоскости симметрии (по Г. Бронну и К. Гегенбауру). *Г* – мера сходства внутри одного или разных целых (по В.Н. Беклемишеву).

Депрессивный морфотип (композиция) – частота проявления *Д*. м. существенно ниже, чем при его случайной реализации.

Дискретность – прерывистость, альтернативность строения.

Изменчивость – реализация потенциально возможных (допустимых) состояний структур, размеров и формы живых объектов, явление разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе.

Интракреод – морфогенетические ограничения допустимого внутрииндивидуального размаха в проявлении состояний признаков (например, фенев) на разных сторонах тела. *И.* ограничивает, в частности, предельные допустимые в морфогенезе проявления антимерных морфоструктур черепа позвоночного животного при флуктуирующей асимметрии или диапазон структурной изменчивости листьев-мегамеров в кроне дерева.

Интроны (от **intervening zone** – «промежуточная зона») – некодирующие белок части ДНК у эукариот, которые разделяют друг от друга кодирующие части.

Комбинативный морфотип (композиция) – проявляется как случайное сочетание и наложение вариации одних элементарных признаков на другие (в природе наиболее распространен).

Композиционный мерон – мерон, состоящий из нескольких признаков или модулей (*частных меронов*). К.м. синонимичен по форме «частному архетипу».

Креод – основная канализованная траектория развития, которая притягивает близлежащие траектории и ведет к формированию нормального для популяции или линии фенотипа («дикого типа», стандартного проявления «мутации»).

Меристические признаки – счетные признаки (число щетинок, отверстий, пятен).

Мерономия – область морфологии, основанная на гомологизации частей целого организма и нацеленная на сравнительное изучение многообразия строения организмов и их частей (меронов), центральным объектом которой является понятие «мерон» – класс частей организма. В последние годы *М.* рассматривается как научная основа для таксономического анализа.

«Мерономический шум» – формирование у близких таксонов благодаря транзитивному полиморфизму, имеющему эпигенетическую системную основу, сходных по полноте воспроизведения множественных мерономических рефренов (см. правило Кренке). Поэтому мероны всегда должны проявляться шире, чем располагаются в морфопространстве границы их собственных таксонов, которые определены особями данного вида. Свойства мерона одного таксона проявляются и у многих других, что и создает «мерономический шум» при выделении таксонов и обуславливает феномен мероно-таксономического несоответствия.

Метамеры – множество подобных друг другу частей, но расположенных не вокруг оси, а вдоль оси и повторяющихся на протяжении всего или почти всего тела (по В.Н. Беклемишеву).

Метилирование ДНК – обратимая ковалентная модификация структуры ДНК у некоторых азотистых оснований, вызванная присоединением метильной группы – CH_3 к углероду. *М. ДНК* встречается практически у всех организмов – от бактерий до млекопитающих и участвует в контроле, по-видимому, всех молекулярно-генетических процессов: транскрипции, репликации, рекомбинации, транспозиции мобильных элементов, репарации, генетическом импринтинге и инактивации X-хромосомы при определении пола, а также в формировании систем эпигенетической наследственности (СЭН).

Метрические признаки – измеряемые признаки (промеры), необходимые для количественного сравнения и особей, и их групп (длина, масса, угловая величина).

Микроэволюция – внутривидовая дифференциация, приводящая к возникновению необратимого в наследственном отношении изменения форм (например, подвидов).

Мобильные элементы генома – способные к перемещению в геноме повторяющиеся участки ДНК, которые обычно содержат ген или ряд генов, обеспечивающих транспозицию, а на концах имеют характерные инвертированные последовательности, необходимые для перемещения.

Модификация – реализация одного из допустимых адаптивных путей развития (в пределах нормы реакции).

Морфа – два или более альтернативных фенотипа в популяции, которые регулярно встречаются с определенной частотой, характеризуются устойчивыми композициями фенотипов (не являются их случайной «мозаикой») и представляют собой результат реализации устойчивых траекторий (путей) развития (см. *Морфоз*).

Морфоз – резкое (незарегулированное) отклонение морфогенеза, траектория развития, которая приводит к проявлению инадаптивной морфы.

Морфопространство – многомерное морфологическое пространства (morphospace), оси которого соответствуют морфологическим признакам. Каждый организм при этом представлен точкой в данном пространстве. Различия между разными группами организмов – формы межгрупповой изменчивости. Каждая группа, занимая какую-то часть общего морфопространства, «берет на себя некоторую долю общего разнообразия, которая может быть оценена количественно». Для оценки объема и структуры морфопространства и способов измерения морфоразнообразия в настоящее время предложено много разных методов, включая дистантные и дисперсионные.

Морфопроецесс – все биологические существа постоянно изменяются и преобразуются, причем даже существование любой особи – есть морфологический процесс, так как на смену старым клеткам приходят

новые, происходят быстрые и медленные физиологические трансформации и т.д. По В.Н. Беклемишеву: «Жизнь – это морфопроецесс».

Морфотип – дискретная композиция (сочетание) элементов разных признаков у данной структуры (например, форма жевательной поверхности зуба), различаемая при классификации специалистом.

Мутация – изменение последовательности нуклеотидов в ДНК, которое сопровождается или не сопровождается фенотипическими эффектами.

не-LTR-транспозоны – мобильные элементы генома, транспозоны двух характерных семейств: SINE и LINE.

Направленная асимметрия – преобладание выраженности отдельно взятого признака на одной из сторон тела особей в выборке.

Неметрические признаки – качественные (структурные) признаки, состояния которых (фены) имеют альтернативное дискретное проявление.

Норма реакции – генетический термин, характеризующий пределы модификационной изменчивости для данного признака (см. *Фенотипическая пластичность*).

Облигатно латентный архетип – скрытое мерономическое разнообразие, которое содержит нереализуемый спектр потенциальных путей развития (С.В. Мейен называл их «запретами»).

Обратная транскрипция – возможность обратного встраивания РНК в ДНК ретровирусами, ретротранспозонами и ретрогенами (РНК-> ДНК).

Общая гомология – структурное сходство той или иной отдельной части или органа с воображаемым или идеальным типом (*архетипом*) таких частей организма (по Оуэну) или подобие частей внутри одного и того же организма с подразделением на четыре формы: *гомотипию*, *гомодинамию*, *гомонию* и *гомонию* (по Гегенбауру), которые по Оуэну должны относиться к сериальной гомологии. В современной трактовке *О.г.* – топографическое соответствие единиц рассматриваемого объекта тождественным единицам обобщенной схемы организации, характеризующей данный объект (единицам его плана строения, морфологического типа) – *общая гомотопная архитектурная гомотипия*» (по Ю.В. Мамкаеву).

Онтотреод – ограниченность формообразования в индивидуальном развитии (то же, что и креод Уоддингтона).

Операциональные таксономические единицы – ОТЕ (OTU – operational taxonomic unit) – элементарные единицы классификации в нумерической таксономии (выборки).

Операциональный архетип – мерономическое разнообразие, реализованное в нормальных условиях в виде «адаптивной нормы» (в

понимании И.И. Шмальгаузена), которую контролируют главные кренды и осуществляют в областях ядра меронов.

Пенетрантность – частота проявления признака в популяции (термин предложен О. Фогтом и Н.В. Тимофеевым-Ресовским).

Плезиоморфный признак (состояние) – исходный признак или его состояние, имевшийся у предкового таксона.

Популяционная мерономия – раздел мерономии, нацеленный на решение эволюционно-эпигенетических проблем гомологии и макроэволюции, изучение роли параллелизмов в эволюции и оценку эпигенетической дивергенции форм разного ранга: от подвидов до надвидовых таксонов. *П. м.* позволяет выявить скрытые филогенетические связи, осуществить эпигенетическую проверку филогенетических гипотез и проследить становление морфологических «новшеств». *П. м.* опирается на сравнительное внутри- и межвидовое изучение процессов развития на популяционном (групповом) уровне, т.е. групповой анализ внутрииндивидуальной изменчивости морфогенетической реализации гомологичных антимерных и метамерных морфологических структур. Ключевыми объектами, как и в фенетике, являются фены гомологичных неметрических признаков и их комбинативные сочетания – фенокмпозиции.

Популяционная морфология – область популяционной биологии, нацеленная на решение задач эволюционистики и экологии и характеризующая внутри- и межгрупповые внутривидовые различия на основе использования метрических, меристических и неметрических признаков и применения статистических методов (термин предложен А.В. Яблоковым).

Популяционный онтогенез – общая для всех особей популяции трансформация видовой программы развития, исторически отшлифованная отбором для конкретных условий ее существования.

Пороговые неметрические признаки – неметрические признаки, имеющие в основе количественную природу варьирования, на которую накладываются эпигенетические пороговые ограничения. У части особей *П. н. п.* не проявляются (лежат в допороговой зоне). Проявившийся в фенотипе *П. н. п.* варьирует непрерывно: от малых размеров до больших как обычный количественный (метрический).

Правило «независимой реализации антимеров» Астаурова – исходя из случайной комбинаторики (независимой реализации) проявления антимерных билатеральных структур на разных сторонах особи, основной единицей, по отношению к которой вычисляется вероятность проявления фена, является не особь, а половина особи (антимер).

Правило «родственных отклонений» Кренке – проявление редких признаков и их состояний у одних видов в качестве нормы для других близких или удаленных видов.

Принцип мероно-таксономического несоответствия – 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.

Принцип синапоморфии – на основании сходства производных (апоморфных) признаков, называемого синапоморфным, можно выявить монофилию таксономической группы, т.е. обосновать ее происхождение от единого общего предка, и только это сходство можно считать гомогенетическим.

Прионы – особые белковые инфекционные частицы, открытые Стенли Прусинером (аббревиация от «**proteinaceous infections particle**», для удобства произношения буквы в сокращенном названии «**pro-in**» переставлены на «**prion**»). Прионы вызывают процесс конформационного уподобления себе других гомологичных белков (Белок -> Белок), который происходит лавинообразно и напоминает кристаллизацию. Рост таких белковых аналогов «кристаллов» – амилоидов – параллельно сопровождается образованием небольших олигомеров, которые служат своеобразными семенами для роста таких же новых структур.

Промоторы – необходимые для начала экспрессии гена минимальные базальные последовательности, требующиеся для правильного начала транскрипции, которые расположены непосредственно перед единицей транскрипции (т.е. геном).

Псевдогены – участки генома, которые близки (иногда почти идентичны) по своей структуре нормальным активным генам, но не являются их аллелями и не кодируют обычные генные продукты. Псевдогены обычно имеют структурные нарушения в регуляторной и/или кодирующей частях.

Реализационная изменчивость (термин предложен В.А. Струнниковым и И.М. Вышинским) – стохастическая компонента феногенетической изменчивости, при которой проявление признака в фенотипе не зависит ни от генотипа, ни от среды, а обусловлено эндогенными стохастическими явлениями развития.

Ремоделирование (ремоделлинг) хроматина – перестройка хроматина, в которой участвуют специфические генные сети, которые обеспечивают изменение нуклеосомной разметки ДНК и степень конденсации ДНК-последовательностей. Поскольку в конденсированном состоянии

промоторные зоны генов недоступны, необходимо осуществлять перестройку хроматина – *ремоделлинг*, которую осуществляют генные сети, а также процессы эпигенетической перестройки ДНК за счет метилирования ДНК и деацетилирования гистонов нукleosомного кора.

Серийная гомология – структурное соответствие частей, расположенных вдоль осей тела одного индивидуума (гомотипия, гомономия, гомодинамия).

Симплезиоморфия – сходство по исходному (плезиоморфному) состоянию признака, напротив, не позволяет обосновать ее происхождение от единого общего предка. Это сходство считается гомопластическим. Оно может быть обусловлено тремя причинами: параллелизмом, или независимым приобретением этих признаков относительно близко родственными таксонами, реверсией – обратным развитием признака из производного состояния в исходное, а также внешним сходством в состоянии признаков в результате развития в сходных условиях среды или выполнения тождественной функции – конвергенцией.

Системы эпигенетической наследственности – СЭН (от «epigenetic inheritance systems» – EISs) – системы метилирования ДНК и, вероятно, деацетилирования гистонов, связанные с наследованием изменений хроматина и лежащие в основе клеточной памяти. Они обеспечивают возможность формирования и передачи в клеточных линиях характерных черт фенотипа, индуцированных внешней или внутренней средой в процессе развития. Особое место занимает возможность трансгенерационной эпигенетической наследственности, которая позволяет обосновать эпигенетический механизм «наследования приобретенных признаков».

Спейсеры – промежуточные последовательности в генах, кодирующих РНК, которые удаляются наряду с интронами из первичных транскриптов, но они есть только в тех из них, которые кодируют РНК. Многие *С.* способны к транскрипции и участвуют в регуляции экспрессии.

Специальная гомология – структурное совпадение соответствующих частей тела разных организмов (по Оуэну) или в современной форме, – соответствие, обозначающее одинаковое положение конструктивно тождественных единиц в сравниваемых объектах – специальная гомотопная архитектурная гомотипия (по Ю.В. Мамкаеву). По Гегенбауру может быть *полная С.з.*, когда сохраняется присутствие всех частей органа, даже функционально измененных, и *неполная*, когда орган может иметь либо дополнительные (аугментативная гомология), либо отсутствующие (дефектная гомология) части.

Сплайсинг – процесс удаления участков мРНК, соответствующих интронам, сразу после исходной транскрипции и лигирование (сшивки) экзонов.

Субкреоды – система уклоняющихся от основного креода траекторий морфогенеза, направленных в ходе развития на реализацию определенных, отличных от нормы устойчивых фенотипических состояний, или аберрантных фенотипов.

Супрессивный (запрещенный) морфотип (композиция) – обычно не реализуется при нормальных условиях развития, т.е. такие структуры при нормальном протекании морфогенеза «запрещены», однако проявление *С. м.* иногда становится возможным при резком изменении внутренних и внешних условий развития.

Таксическая гомология – филогенетическое понимание гомологии (по Паттерсону), когда гомологичными считаются одинаковые признаки, унаследованные таксонами от общего предка. *Т. г.* имеет дело исключительно с гомологией признаков и их состояний (по А.И. Шаталкину)

Транспозиция мобильных элементов генома – быстрая перестройка структуры и функции генома, которая может возникать в результате изменения условий среды. Процессы транспозиции управляются и регулируются большим числом белков-ферментов и иных регулирующих эпигенетических факторов.

Транс-сплайсинг – процесс лигирования (сшивки) экзонов, принадлежащих разным молекулам РНК. *Т.-с.* может давать комбинаторику экзонов в цис- (внутри молекул) и транс-сочетаниях (между молекулами), т.е. обеспечивать разнообразие конечных продуктов трансляции.

Трансформационная гомология – структурно-морфологическое понимание гомологии (по Паттерсону), имеющее дело с гомологией морфологических структур, когда гомологичными считаются различающиеся морфологические структуры у разных видов, представляющие одну и ту же часть организма.

Факультативно латентный архетип – мерономическое разнообразие, проявляющееся как в реализуемой форме, так и в потенциально возможных структурных трансформациях, которые представляют собой *мобилизационный резерв морфозов*, способных проявиться лишь при очень больших изменениях условий развития.

Фен – устойчивое альтернативное состояние неметрического признака, обусловленное эпигенетическими пороговыми ограничениями. Феноменологически фены – дискретные элементарные вариации признаков, которые далее неподразделимы на достаточно большом изученном материале, позволяющие маркировать особенности организации развития особей и популяций.

Фенетика – область популяционной биологии, которая изучает на групповом уровне внутрииндивидуальную изменчивость (феногенетическую изменчивость) и нацелена на сравнение биоразнообразия (аль-

тернативных путей развития) популяций, а также внутривидовых и более высоких таксономических категорий в пространстве и историческом времени. *Ф.* опирается на анализ соотношений частот встречаемости фенотипических признаков и многомерную ординацию их индивидуальных композиций, которые позволяют косвенно визуализировать эпигенетические ландшафты сравниваемых групп.

Феногенетика – область генетики развития, исходно нацеленная на изучение генетической природы развития признаков или «физиологии генов» (предложена В. Геккером в 1919 г.).

Феногенетическая изменчивость – внутрииндивидуальная изменчивость, обусловленная разной степенью реализации программы морфогенеза у антимеров и метамеров (термин предложен Н.П. Кренке в 1935 г.). *Ф. и.* изучается на групповом (популяционном) уровне. В основе *Ф.и.* лежат эпигенетические пороговые механизмы, задающие, с одной стороны, качественное разнообразие и последовательность проявления в морфогенезе тех или иных элементов морфологических структур (эпигенетическая изменчивость), а с другой, стохастичность (случайный характер) их реализации на каждой из сторон особи/метамера (реализационная изменчивость).

Фенодевианты – наследственные отклонения от нормы, которые крайне изменчивы по проявлению и частоте встречаемости, трудно поддаются генетическому анализу (термин предложил Лернер в 1954 г.).

Фенокопии – модификационные (ненаследственные, как полагали ранее) состояния фенотипа, которые сходны или идентичны по внешнему виду наследственно обусловленным (см. *Генокопии*).

Феном – совокупность всех черт организма («макрофенотип»), которые характеризуют в структурном и размерном отношении весь организм в процессе морфогенеза.

Фенотип – выражение всех проявляющихся свойств особи (термин ввел В. Иоганнсен в 1909 г.). Термин часто используется как синоним описания внешнего облика особи, хотя в строгом его понимании это класс сходных в структурно-функциональном отношении особей (элемент внутривидового разнообразия).

Фенотипическая пластичность – способность идентичных генотипов продуцировать различные фенотипы в разных условиях среды (см. *Норма реакции*).

Филокреод – ограниченность формообразования в историческом процессе развития. *Ф.* отражает преемственность в чреде поколений исторически возникших ограничений развития, обусловленных эпигенетической системой.

Флуктуирующая асимметрия (ФА) – групповые или индивидуальные регулярные стохастические нарушения симметрии проявления

билатеральных признаков (термин Л. Ван Валена). Наибольшая $\Phi. a.$ наблюдается при нулевой корреляции проявлений признака(ов) на левой и правой сторонах. Изначально $\Phi. a.$ рассматривалась как «онтогенетический шум», который усиливается при стрессирующем воздействии негативных условий развития, а величина $\Phi. a.$ может быть использована как мера дестабилизации развития.

«Хламовая ДНК» («junk DNA» – по определению Сусумо Оно) – предполагавшаяся ранее нефункциональной и балластной большая часть (до 95%) генома эукариот, которая является некодирующей последовательностью. К категории «хламовой ДНК» относили сателлитную ДНК, псевдогены и рассеянные по геному повторяющиеся мобильные элементы. В последние годы установлено, что все элементы генома, которые относили к «хламовой ДНК», оказались функционально важными и подверженными эпигенетической регуляции.

Хронографическая изменчивость – проявления изменчивости морфологических признаков в популяции, наблюдающиеся в разные годы (сезоны), характеризующие пределы модификационной изменчивости.

Центральная догма молекулярной генетики – детерминированная цепочка передачи молекулярно-генетической информации представлялась в анизотропном виде от гена к белку: ДНК->ДНК->РНК->Белок.

Частный архетип – фрагмент архетипа, представленный совокупностью частных меронов – отдельных модулей (морфоструктур). По форме *Ч.а.* синонимичен композиционному мерону, характеризующему разнообразие определенной части фенотипа.

Частный мерон – мерон, представленный одним морфологическим признаком или структурным модулем.

Шапероны – протеины тяжелого теплового шока (ТТШ) – «heat shock proteins» (Hsps). Эти белки особо многочисленны в клетках, подвергнутых средовому стрессу, в которых они помогают реактивировать дестабилизированные и/или агрегированные после воздействия белки. Большинство шаперонов имеются и в нормально растущих клетках, где случайные нарушения свертывания белков в трехмерную структуру встречаются аналогично нарушениям, вызванным мутациями, и тем самым уменьшают их структурную стабильность.

Эволюционная экология – наука об экологических механизмах эволюционного процесса, включая их изучение на популяционном, видовом и ценотическом (филоценогенетика) уровнях организации (связана с именами С.С. Шварца, Э. Пианки, В.В. Жерихина).

Эквифинальность развития – достижение разными путями и способами одного и того же дефинитивного состояния в морфогенезе признака (термин Г. Дриша).

Экзоны (от **expressing zone**, т.е. «выражающая ген», экспрессируемая часть гена) – кодирующие белок части ДНК у эукариот, которые прерываются некодирующими частями.

Экспрессивность – степень выраженности проявившегося в фенотипе признака (термин предложен О. Фогтом и Н.В. Тимофеевым-Ресовским).

Экстракреод – характеристика ограниченности полиморфизма между гомологичными частями (меронами) разных особей популяции (таксона). Э. выражается в генерализации разнообразия интракреодов, представляя их инвариантные черты у популяции (таксона). Э. не складывается как суммативное разнообразие из независимых проявлений разных состояний признаков у разных особей, а инвариантен, т.е. характеризует общие для всех особей популяции, типичные эпигенетические ограничения их морфогенеза и потенциально содержит информацию об архетипе популяции. Э. характеризует ограниченность эпигенетической изменчивости в популяции, обусловленную эпигенетическими порогами, и соответствует модели эпигенетического ландшафта популяции. В разных популяциях вида Э. могут существенно различаться.

Энхансеры – особые нуклеотидные последовательности-усилители, способствующие началу экспрессии гена независимо от расстояния и расположения относительно точки инициации транскрипции. Э. обычно сосредоточены вблизи промоторных зон.

Эпиаλληли – альтернативные паттерны метиляции CG-димеров у одного и того же гена, которые могут устойчиво наследоваться в течение многих клеточных поколений.

Эпигенез – развитие с новообразованием (процесс самосборки организма с возможностью выбора путей развития на каждом его этапе).

Эпигенетика (от аристотелевского «эпигенез») – ветвь биологии, изучающая причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип (термин введен К.Х. Уоддингтоном). Эп. изучает все процессы регуляции функционирования генома в процессах клеточной дифференцировки и морфогенеза, включая поливариантность морфогенеза на всех его этапах, экологические факторы и нелинейную термодинамику развития и его эволюционные изменения.

Эпигенотип (эпигеном) – регуляторная молекулярная эпигенетическая система клетки и организма, обеспечивающая взаимодействие многих тысяч генов и их продуктов при формировании фенома на всех этапах онтогенеза (функционирующий геном). Функционирование Э. (по Уоддингтону) 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.

Эпигенетическая изменчивость – вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции популяции набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий, реализация допустимого пространства дискретных состояний (фенов) определенных морфологических структур. *Э. и.* упорядочена, и существует естественная единая система морфогенетически допустимых переходов между композициями фенов.

Эпигенетическая система – система потенциальных траекторий развития, формируемая креодом и субкреодами, которая обеспечивает поливариантность путей развития особи, популяции и вида.

Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ) – холистическая теория эволюции (предложена М.А. Шишкиным), основанная на представлении о том, что эволюционный процесс осуществляется за счет адаптивных перестроек целостной эпигенетической системы развития, а не путем изменения частот генов или генотипов, детерминирующих признаки и фенотипы (см. СТЭ).

Эпигенетический ландшафт – «фазовый портрет» целостной системы взаимодействий элементов генома в виде трехмерного ландшафта для описания канализованности морфогенеза особи, когда каждая «долина» ведет к формированию того или иного органа или части организма (термин введен К.Х. Уоддингтоном).

Эпигенетический ландшафт популяции – совокупность альтернативных канализованных путей (траекторий) развития, которые инвариантны для всех особей популяции (термин предложен А.Г. Васильевым). Изучая феногенетическую изменчивость популяции (группы), можно косвенно визуализировать особенности *Э. л. и.* по проявлению частот фенов-антимеров неметрических признаков, а также на основе многомерной ординации их индивидуальных композиций.

C-парадокс (от слова «constant», обозначающего видовые константы количества ДНК в гаплоидном геноме в миллионах оснований – Mb) – нарушение корреляции между размером генома и сложностью фенотипа в пределах эукариот из-за кратных различий в размерах генома у близких таксонов.

Eco-Devo (Ecological developmental biology) – экологическая биология развития.

Evo-Devo (Evolutionary developmental biology) – эволюционная биология развития.

G-парадокс – разрыв между числом генов и сложностью организмов у эукариот, который доказывает нелинейный характер отношений между геномом и феномом.

LTR-транспозоны (от Long Terminated Repeats) – мобильные элементы генома – транспозоны с характерными протяженными терминальными повторами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Ананьева Н.Б., Подлипаев С.А., Пугачев О.Н. 2004. Коллекции ДНК - новый путь изучения и сохранения биоразнообразия // Фундаментальные биологические исследования: теория и методы. М.-СПб. С.273–282.
- Агаджанян А.К. 1976. Полевки (Microtinae, Rodentia) плиоценового местонахождения Урыв I, Средний Дон // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л. С.58–97.
- Агаджанян А.К. 2000. Glires - таксон или жизненная форма? // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С.6–9.
- Агаджанян А.К. 2003. Направления и уровни специализации полевок Arvicolidae // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб. С.21–23.
- Амлинский И.Е. 1955. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М.: Изд-во АН СССР. 424 с.
- Ангерманн Р. 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Новосибирск. Т.3. С.104–118.
- Антонов А.С. 2000. Основы геносистематики высших растений. М.: Наука/Интерпериодика. 136 с.
- Антонов А.С. 2002. Геномика и геносистематика // Генетика. Т.38. №6. С.751–757.
- Астауров Б.Л. 1965. К столетию открытия основных закономерностей наследственности // Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М.: Наука. С.107–117.
- Астауров Б.Л. 1967. Наследственность и развитие - старые проблемы сегодня и завтра // Генетика. №10. С.181–184.
- Астауров Б.Л. 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.
- Бабков В.В. 1985. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука. 216 с.
- Балакирев Е.С., Айяла Ф.Дж. 2004. Псевдогены: консервация структуры, экспрессия и функции // Журн. общ. биол. Т.65. №4. С.306–321.
- Банникова А.А. 2004. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биол. Т.65. №4. С.278–305.
- Банникова А.А., Матвеев В.А., Крамеров Д.А. 2002. Опыт использования интер-SINE-ПЦР в изучении филогенеза млекопитающих // Генетика. Т.38. №6. С.853–864.
- Беклемишев В.Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. Наука. 492 с.
- Беклемишев В.Н. 1964. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.69. №2. С.22–38.
- Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. М.: KMK Scientific Press Ltd. 250 с.
- Белоусов Л.В. 1987. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ. 239 с.

- Белоусов Л.В. 1990. О возникновении новизны в эволюции и онтогенезе // Журн. общ. биол. Т.51. №1. С.107–115.
- Белоусов Л.В. 1993а. Структурная неравновесность Э. Бауэра и некоторые явления морфогенеза // Эрвин Бауэр и "теоретическая биология": К 100-летию со дня рождения. Пушкино. С.37–41.
- Белоусов Л.В. 1993б. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. 302 с.
- Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции. Л.: Наука. 387 с.
- Берри Р.Дж. 1977. Изменчивость у млекопитающих - основные концепции и проблемы // Успехи современной териологии. М.: Наука. С.5–25.
- Бландова З.К., Душкин В.А., Малашенко А.М., Шмидт Е.Ф. 1983. Линии лабораторных животных для медико-биологических исследований. М.: Наука. 190 с.
- Бляхер Л.Я. 1965. Аналогия и гомология (Этюды по теории морфологии. 6) // Идея развития в биологии. М. С.123–201.
- Бляхер Л.Я. 1976. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М.: Наука. 359 с.
- Большаков В.Н. 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г. 1975. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала // Популяционная изменчивость животных. Свердловск. С.3–31. (Тр. Ин-та экологии раст. и животн. УНЦ АН СССР. Вып. 96).
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. 1973. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевок и их гибридов // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. №11. С.17–20.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. 1987. Оценка фенетической дистанции между двумя изолированными популяциями прометеевой полевки на Кавказе // Экология и охрана горных видов млекопитающих: Мат-лы 3-й Всесоюзн. шк. М. С.30–31.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Мендаков М.Н. 1985. Изолированная популяция желтого суслика *Citellus fulvus* на острове Барсакельмес (фенетический и морфометрический аспекты сравнения островной и материковых популяций) // Экология. №5. С.43–52.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. 1996. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 268 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Обидина В.А. 1975. Изменчивость строения МЗ памирской и арчевой полевок и их гибридов (Rodentia, Microtinae) // Зоол. журн. Т.54. Вып.12. С.1900–1903.
- Большаков В.Н., Кузнецова И.А., Покровский А.В. 1982а. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полевок (размножение,

- рост, развитие, гибридизация) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т.87. Вып.5. С.3–12.
- Большаков В.Н., Покровский А.В., Кузнецова И.А., Васильева И.А., Коурова Т.П. 1982б. Гибридизация и морфологическая характеристика в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевков // Зоол. журн. Т.61. Вып.11. С.1726–1734.
- Бурдин А.М., Маминов М.К. 1988. Каталогизация неметрических вариаций черепа и окраски калана (*Enhydra lutris*) северо-западной части Тихого океана // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С.88–91.
- Быстров А.П. 1957. Прошлое настоящее, и будущее человека. М.: Медгиз. 314 с.
- Вавилов Н.И. 1965. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные труды. М.; Л.: Наука. Т.5. С.179ж222.
- Валецкий А.В. 1978. Неметрические вариации в строении черепа некоторых ластоногих // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. Вып.5(7). С.89–92.
- Ванюшин Б.Ф. 2004. Материализация эпигенетики или небольшие изменения с большими последствиями // Химия и жизнь - XXI век. №2. С.32–37
- Васильев А.Г. 1984. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. Т.45. №2. С.164–176.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С.158–169.
- Васильев А.Г. 1992. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. Киев: Ин-т зоологии АН Украины. 46 с.
- Васильев А.Г. 1996. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 47 с.
- Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г. 2009. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журн. общ. биол. Т.70. №3. С.195–209.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н. 1994. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. №3. С.4–15.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. 1999. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. №6. С.435–443.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 1997. Фенетический анализ отдаленных последствий радиационного загрязнения природной популяции рыжей полевки // Популяционная фенетика. М. С.149–160.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценологического кризиса // Вестн. Нижегородского гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. биол. №1(9). С.27–38.

- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса // Науч. ведомости Белгородского гос. ун-та. №3(58). Вып.8. С.5–12.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 1996а. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. №2. С.117–124.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 132 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2007. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения: Учебн. пособие. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 279 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. 1996б. Сравнение мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки по комплексу неметрических признаков // Экология. Т.27, №5. С.371–377.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. 1986. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей // Генетика. Т.22. №7. С.1191–1198.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Любашевский Н.М. и др. 2003. Популяционная феногенетика малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиационной безопасности. №4. С.14–29.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Стариченко В.И. 1992. Экспериментальное изучение проблемы соотношения генетического и фенотипического разнообразия популяций на примере линейных мышей // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. Киев: Ин-т зоологии АН Украины. С.3–16.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд., испр. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Васильева И.А. 1978а. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. Вып.5(7). С.96–101.
- Васильева И.А. 1978б. Сравнительное изучение изменчивости краниологических признаков полевок (*Microtinae*) при гибридизации форм разной степени дивергенции. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. 22 с.
- Васильева И.А. 2000. Анализ эпигенетической дивергенции полевок группы *Microtus juldaschi-carruthersi* при гибридизации // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М. С.31–33.
- Васильева И.А. 2002. Фенетический анализ таксономических отношений высокогорной полевки *Alticola fetisovi* с другими представителями подрода

Aschizomys // Экологические проблемы горных территорий: Мат-лы междунар. науч. конф. Екатеринбург. С.33–139.

- Васильева И.А. 2006. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 46 с.
- Васильева И.А. 2007. Гомологическая изменчивость неметрических признаков как основа многомерного фенотипирования (на примере горных млекопитающих) // Млекопитающие горных территорий: Мат-лы междунар. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С.67–72.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. 1984. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР. С.53–70.
- Васильева И.А., Васильев А.Г. 1992. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полевков группы *Alticola macrotis* // Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих. Киев: Ин-т зоологии АН Украины. С.37–55.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Большаков В.Н. 2008. Морфологическая дивергенция скальных полевков подрода *Aschizomys* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологические исследования. М.: Изд-во МГУ. С.210–255. (Сб. трудов Зоологического музея МГУ; Т.49).
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. 2005. Эпигенетическая дивергенция видов двойников: *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяции в пространстве и времени: Сб. докл. VIII Всероссийского популяционного семинара. Нижний Новгород. С.47–49.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. 2003. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. №6. С.325–332.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. 1988. Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии // Генетика. Т.24. №7. С.1209–1214.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А. 1987а. Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение I. Свойства исследуемых субпопуляций // Генетика. Т.23. №1. С.71–80.
- Васильева Л.А., Забанов С.А., Ратнер В.А. и др. 1987б. Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение II. Мобильные генетические элементы Dm-412 // Генетика. Т.23. №1. С.81–92.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юданин А.Я. 1995а. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в се-

- лекционно-генетических экспериментах на *Drosophila melanogaster* // Генетика. Т.31. №7. С.920–931.
- Васильева Л.А., Юнакович Н., Ратнер В.А., Забанов С.А. 1995б. Анализ изменений локализации МГЭ дрозофилы после селекции и температурного воздействия методом блот-гибридизации по Саузерну // Генетика. Т.31. №3. С.333–341.
- Васильева Л.Н. 1992. Платонизм в систематике. Владивосток. Деп. ВИНТИ 18.09.92. No.2.802–B92. 145 с.
- Васильева Л.Н. 1997. Некоторые замечания по поводу мерономии // Журн. общ. биол. Т.58. № 2. С.80–99.
- Васильева Л.Н. 1998. Иерархическая модель эволюции // Журн. общ. биол. Т.5. №1. С.5–22.
- Васильева Л.Н. 2003. Эссенциализм и типологическое мышление в биологической систематике // Журн. общ. биол. Т.64. №2. С.99–111.
- Воробьева Э.И. 1987. Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова и динамическая устойчивость // Журн. общ. биол. Т.48. №4. С.444–459.
- Воробьева Э.И. 2005. Филогенетические принципы и критерии на модели *Sarcopterigii* // Эволюционные факторы формирования животного мира. М. С.44–59.
- Воробьева Э.И., Медведева И.М. 1980. К вопросу об эволюции онтогенеза и роли изменчивости // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. М. С.5–18.
- Воробьева Э.И., Хинчлифф Р. 1991. Проблема трансформаций плавников рыб в тетраподные конечности // Журн. общ. биол. Т.52. №2. С.192–204.
- Воронцов Н.Н. 1966. О гомологической изменчивости // Проблемы кибернетики. М. Вып.16. С.221–229.
- Воронцов Н.Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука. 234 с.
- Воронцов Н.Н. 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч.1: Морфология и экология. Л.: Наука. 451 с. (Фауна СССР. Млекопитающие; Т.3. Вып.4).
- Воронцов Н.Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, АВФ. 640 с.
- Гайдуков Н.М. 1926. О конвергенциях, осложнениях и филогенетической системе дробянок и водорослей // Рус. арх. протистол. Т.5. Вып.3/4. С.269–298.
- Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Николаева Н.Ф., Ковальчук Е.С., Васильева И.А., Васильев А.Г. 1991. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур. Новосибирск. С.64–84.
- Гамбарян П.П., Дукельская Н.М. 1955. Крыса. М.: Сов. Наука. 255 с.

- Георгиевский А.Б. 1974. Проблема преадаптации. Л.: Наука. 146 с.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. 1997. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. Т.28. №5. С.325–343.
- Гилева Э.А., Большаков В.Н., Черноусова Н.Ф., Мамина В.П. 1982. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевок и данные о их репродуктивной изоляции // Зоол. журн. Т.61. Вып.6. С.912–922.
- Гиляров М.С. 1964. Современные представления о гомологии // Успехи соврем. биол. Т.57. №2. С.300–316.
- Глотов Н.В. 1983. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Л.: АН СССР, ЛГУ. 33 с.
- Глушкова Ю., Кораблев П.Н. М., 1997. Норка европейская (*Mustela lutreola*) // Популяционная фенетика. С.209–220. (Прил.: Каталог основных краиниологических признаков млекопитающих).
- Гоманьков А.В. 1990. Синтез или противоречие? // Природа. №4. С.73–79.
- Гоманьков А.В. 2001. Идеи С.В. Мейена в теоретической морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Труды IX школы по теоретической морфологии растений "Типы сходства и принципы организации в морфологии растений". СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С.18–22.
- Гродницкий Д.Л. 2001а. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового синтеза // Журн. общ. биол. Т.62, № 2. С.99–109.
- Гродницкий Д.Л. 2001б. Две теории биологической эволюции. 2-е изд. Саратов: Изд-во Научная книга. 160 с.
- Громов В.С. Скулкин В.С. 1986. Географическая изменчивость неметрических признаков черепа косули (*Capreolus capreolus*) // Зоол. журн. Т.65. Вып.6. С.911–923.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны // Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН. Вып.167. СПб. 522 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. 1977. Полевки (Microinae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т.3. Вып.8. Л.: Наука. 504 с.
- Давтян Л.Л. 1982. Сравнительная экология популяций горных грызунов Армении. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск. 19 с.
- Дарвин Ч. 1991. Происхождение видов путем естественного отбора. Л.: Наука. 539 с.
- Дзуев Р.И., Малкаров С.М. 1976. О распространении и биотопической приуроченности кариотипических форм обыкновенной полевки Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик. №6. С.136–141.
- Доброхотов Б.П., Малыгин В.М. 1982. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т.61. Вып.3. С.436–439.
- Догель В.А. 1938. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Л.: Учпедгиз. Ч.1. 400 с.

- Догель В.А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: Изд-во ЛГУ. 368 с.
- Дондуа А.К. 1997. Роль кластерных гомеобоксодержащих генов в морфогенезе животных // Онтогенез. Т.28. №1. С.3–17.
- Дриш Г. 1915. Витализм. Его история и система. М. 279 с.
- Еремина И.В. 1976. География и эволюция фенотипов рисунка жевательной поверхности первого нижнего и третьего верхнего моляров у рыжей полевки (европейская часть СССР) // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, Вып.3(5). С.82–95.
- Еремина И.В. 1978. Методика выделения фенотипов рисунка жевательной поверхности коренных зубов у полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, Вып.5(7). С.60–68.
- Еремина И.В. 1988. Уровень реализации фенотипа как показатель микроэволюционного состояния популяции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С.177–185.
- Жерихин В.В. 1991. Искажение мира // Нева. №8. С.141–152.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 542 с.
- Животовский Л.А. 2003. Ламарк был прав // Химия и жизнь - XX1 век. №4. С.22–26.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-фенотипический подход). М.: Наука. 213 с.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. 1993. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отд. Международного фонда "Биотест". 68 с.
- Захаров В.М., Яблоков А.В. 1985. Анализ морфологической изменчивости как метод оценки состояния природных популяций // Новые методы изучения почвенных животных в радиоэкологических исследованиях. М.: Наука. С.176–185.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П. 1989. Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука. 223 с.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П. 1993. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих - стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука. С.171–180.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2000. Прионы дрожжей и Центральная догма эволюционной биологии // Вестн. РАН. Т.70. №3. С.195–202.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2003. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее?) // Экологическая генетика. Т.1, №0. С.6–15.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2004. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: Т-во научных изданий КМК. С.74–88.
- Камшилов М.М. 1974. О гипотезе замены фенотипов генокопиями // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука. С.57–60.

- Канаев И.И. 1963. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 299 с.
- Канаев И.И. 1966. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.-Л.: Наука. 210 с.
- Канаев И.И. 1970. Гете как естествоиспытатель. Л.: Наука. 467 с.
- Канаев И.И. 2000. Избранные труды по истории науки. СПб.: Изд-во "Алетейя". 493 с.
- Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. 215 с.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М. 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. Т.81. №1. С.111–117.
- Коваленко Е.Е., Попов И.Ю. 1997. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. Т.58. №1. С.70–83.
- Конюхов Б.В. 1986. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих // Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука. С.256–266.
- Конюхов Б.В., Нончев С.Г. 1981. Экспрессия доминантных и рецессивных генов в онтогенезе млекопитающих // Журн. общ. биол. Т.42. №3. С.325–334.
- Кораблев П.Н. 1997. Лось (*Alces alces*) // Популяционная фенетика. М. С. 247–254. (Прил.: Каталог основных краниологических признаков млекопитающих.)
- Кораблев П.Н., Алексеева Т.А. 1997. Волк (*Canis lupus*) // Популяционная фенетика. М. С.221–238. (Прил.: Каталог основных краниологических признаков млекопитающих.)
- Кораблев П.Н., Алексеева Т.А., Кораблев Н.П. 1997. Бобр речной (*Castor fiber*) // Популяционная фенетика. М. С.239–246. (Прил.: Каталог основных краниологических признаков млекопитающих.)
- Корона В.В. 1987. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. 272 с.
- Корона В.В. О сходстве и различиях морфологических концепций Линнея и Гете // Журн. общ. биол. Т. 63, № 3. С. 227–235.
- Корона В.В., Васильев А.Г. 2002. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 2000. 224 с.
- Корона В.В., Васильев А.Г. 2007. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. 2-е изд., испр. доп. Екатеринбург: УрО РАН. 280 с.
- Костенко В.А. 1997. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 46 с.
- Кренке Н.П. 1933-1935. Феногенетическая изменчивость // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М. Т.1. 860 с.
- Кренке Н.П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М.: Сельхозгиз. 135 с.

- Круковер А.А. 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск. 38 с.
- Лапшов В.А. 1976. Функциональная структура и фенетика *Microtus subarvalis* Meyer, Orlov, Scholl sp.n., 1972 и *Microtus arvalis* Pallas, 1778 отдельных поселений в Поволжье, Башкирской АССР и Крымской области. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Саратов: Саратовский ГУ. 24 с.
- Ларина Н.И., Еремина И.В. 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С.8–52.
- Ларина Н.И., Шляхтин Г.В., Федотова К.В. 1982. Восточно-европейская полевка *Microtus subarvalis* Meyer, Orlov, Scholl, 1972 (скелет, пищеварит., дыхат., кроветвор. и нерв. системы). Саратов: Изд-во СГУ. 78 с.
- Лаубихлер М., Майеншайн Дж. 2004. Онтогенез, анатомия и проблемы гомологии: Карл Гегенбаур и американская традиция исследования генераций клеток // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. СПб.: Fineday press. С.132–142.
- Лебедев В.С., Иванова Н.В., Павлова Н.К., Полтораус А.Б. 2003. Молекулярная филогения палеарктических хомяков // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб. С.114–118.
- Лисин С.Р., Васильев А.Г. 1985. Дифференциация населения полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) на урбанизированной территории // Экология. №6. С.37–43.
- Любарский Г.Ю. 1996а. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК Ltd.. 436 с.
- Любарский Г.Ю. 1996б. Классификация мировоззрений и таксономические исследования // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т.34. С.75–121.
- Любарский Г.Ю. 1998. Системы параллелизмов и формализованная оценка скорости эволюционных изменений // Журн. общ. биол. Т.59. №3. С.249–262.
- Любищев А.А. 1925. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те. Т.4. Вып.4. С.137–153.
- Любищев А.А. 1982. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и его значение в биологии // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. С.247–253.
- Магомедмирзаев М.М. 1990. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука. 232 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Малеева А.Г. 1971. Поэднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск. С.25–35.
- Малеева А.Г. 1972. О характере внутривидовой изменчивости во времени *Microtus oeconomus* Pall. и *Microtus gregalis* Pall. // Современные проблемы и методы систематики животных: Мат-лы совещ. М. С.32–34.

- Малеева А.Г. 1976. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: ЗИН АН СССР. С.48–57.
- Малеева А.Г., Воробьева Т.Д. 1970. Предварительное сообщение о позднплейстоценовой степной пеструшке (*Lagurus lagurus* Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск. С. 35–43.
- Малиновский А.А. 1968. Некоторые вопросы организации биологических систем // Организация и управление (вопросы теории и практики). М.: Наука. С.105–138.
- Малиновский А.А. 1970. Общие вопросы строения систем и их значение для биологии // Проблемы методологии системных исследований. М.: Мысль. С.146–183.
- Малиновский А.А. 2000. Тектология. Теория систем. Теоретическая биология. М.: Эдиториал УРСС. 448 с.
- Малыгин В.М. 1983. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука. 207 с.
- Мамаев С.А. 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука. 283 с.
- Мамкаев Ю.В. 2001. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретической морфологии растений "Типы сходства и принципы организации в морфологии растений". СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С.39–50.
- Мамкаев Ю.В. 2004. Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования. М.-СПб.: Т-во научных изданий КМК. С.114–143.
- Марков А.В. 1996. Надвидовой таксон как система: модель эволюционного взаимодействия филумов // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т.34. С.213–238.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б. 1998. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: Геос. 318 с.
- Маркова Е.А., Бородин А.В., Гилева Э.А. 2003. Одонтологические признаки обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemerdionalis*) полевок Уральского региона и их диагностическое значение // Зоол. журн. Т.82. №9. С.1086–1094.
- Медведев Н.Н. 1968. Практическая генетика. Изд. 2-е, испр. и доп.. М.: Наука. 294 с.
- Медников Б.М. 1981. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука. С.127–135.
- Медников Б.М. 1987. Научное наследие Н.И. Вавилова и общие проблемы биологии // Журн. общ. биол. Т.48. №4. С.435–443.
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Кузнецова И.А. 1995. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок Arvicolidae Палеарктики. Подземные полевки подрода *Terricola*, настоящие лемминги

- Lemmus* Link 1795, копытные лемминги *Dicrostonyx* Gloger, 1841, степные пеструшки *Lagurus* Gloger, 1842, слепушонки *Ellobius* Fischer von Waldheim, 1814 // Генетика. Т.31. №6. С.788–797.
- Мейен С.В. 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. Т.35. №3. С.353–364.
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т.7. М.: Изд-во ВИНТИ. С.66–117.
- Мейен С.В. 1977. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка. С.25–33.
- Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т.39, №4. С.495–509.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Ю.А. Шрейдер (ред.). Системность и эволюция. М.: Наука. С.7–32.
- Мейен С.В. 1988а. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука. С.91–104.
- Мейен С.В. 1988б. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С.497–511.
- Мейен С.В. 1990. Нетривиальная биология (заметки о ...) // Журн. общ. биол. Т.51. №1. С.4–14.
- Мейен С.В., Шрейдер Ю.А. 1976. Методологические аспекты теории классификации // Вопросы философии. № 12. С.67–69.
- Мейер М.Н., Дитятев А.Э. 1989. Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (*Rodentia*, *Microtus*) // Зоол. журн. Т.68. Вып.7. С.119–129.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. 1996. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. СПб.: ЗИН РАН. 318 с.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. 207 с.
- Митрофанов В.Г. 1977. Физиологические основы и эволюция доминантности // Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука. С.21–31.
- Монахов В.Г. 2001. Фенетический анализ аборигенных и интродуцированных популяций соболя (*Martes zibellina*) России // Генетика. Т.37. №9. С.1281–1289.
- Назаров В.И. 2005. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. Учеб. пособ. М.: КомКнига. 520 с.
- Новоженков Ю.И. 1979. Полиморфизм и видообразование // Журн. общ. биол. Т.40. №1. С.17–34.
- Новоженков Ю.И. 1980. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общ. биол. Т.41. №5. С.668–679.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники. 1994. В.Е. Соколов, Н.В. Башенина (ред.). М.: Наука. 432 с.

- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т.7. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 715 с.
- Оленев Г.В. 1989. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. №2. С.19–31.
- Оленев Г.В. 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. №5. С.341–350.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- Павлинов И.Я. 1988. Подходы к взвешиванию признаков в кладистической систематике // Биол. науки. №11(299). С.43–54.
- Павлинов И.Я. 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд-во МГУ. 159 с.
- Павлинов И.Я. 2000. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. Т.61. №6. С.583–600.
- Павлинов И.Я. 2004. Основания новой филогенетики // Журн. общ. биол. Т.65. №4. С.334–366.
- Павлинов И.Я. 2005. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Т-во научных изданий КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я. 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования. М: Изд-во МГУ. С. 343–388. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т.49).
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. Т.63. №6. С.473–493.
- Песенко Ю.А. 2005. "Филогенетические презумпции" - могут ли понятия юриспруденции помочь сравнительной биологии? // Журн. общ. биол. Т. 66. №2. С.146–163.
- Песков В.Н., Емельянов И.Г. 2000. Фенетический анализ популяционной структуры водяной полевки (*Arvicola terrestris*) Центральной и Восточной Палеарктики // Вестн. зоологии. Т.34. №6. Р.65–70.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.
- Поздняков А.А. 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы "*maximowiczi*" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т.72. Вып.11. С.114–125.
- Поздняков А.А. 2003. Морфотипическая изменчивость серых полевок (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Усп. соврем. биол. Т.123. №2. С.187–194.

- Поздняков А.А. 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Усп. соврем. биол. Т.127. №4. С.416–424.
- Поздняков А.А. 2008. Строение твердого неба полеvoчьих (Rodentia: Arvicolinae) с замечаниями по систематике и номенклатуре // Зоологические исследования. М.: Изд-во МГУ. С.184–209. (Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т.49.)
- Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н. 1994. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т.73. Вып.2. С.151–157.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. 1979. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука. 147 с.
- Попов И.Ю. 2008. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.-М.: Т-во. научных изданий КМК. 223 с.
- Потапова Е.Г. 1988. Клиновидный отдел черепа беличьих (Sciuridae) и миоморфных грызунов // Грызуны: Тез. докл. 7 Всесоюз. совещ. Свердловск. Т.1. С.134–137.
- Пригожин И. 1980. Время, структура и флуктуации // Усп. физ. наук. Т.131. Вып.2. С.185–207.
- Пригожин И. 1985. От существующего к возникающему. Время и сложность в физических науках. М.: Наука. 327 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. М.: Прогресс. 431 с.
- Разоренова А.П. 1933. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.42. Вып.1. С.78–80.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва. СПб. Т.73. 108 с.
- Ратнер В.А. 2001. Молекулярно-генетическая система управления // Природа. №3. С.16–22.
- Рауп Д., Стэнли С. 1974. Основы палеонтологии. М.: Мир. 390 с.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С.76–118.
- Раутиан А.С. 2001а. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. 9 школы по теорет. морфологии растений "Типы сходства и принципы организации в морфологии растений". СПб. С.73–80.
- Раутиан А.С. 2001б. Апология сравнительного метода: первые девять уроков общенаучной типологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. 9 школы по теорет. морфологии растений "Типы сходства и принципы организации в морфологии растений". СПб. С.65–72.

- Раутиан А.С., Жерихин В.В. 1997. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. Т.58. №4. С.20–47.
- Розанов А.Ю. 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 164 с.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Подтяжкин О.И., Скулкин В.С. 1988. Изменчивость и систематика скальных полевок (*Alticola* s. str.) Монголии, Тувы, Прибайкалья и Алтая // Зоол. журн. Т.67. №3. С.426–437.
- Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 308 с.
- Рыбников Д.Е., Гилева Э.А., Мирошниченко Г.П. 1986. Исследования ДНК азиатских горных полевок // Териология, орнитология и охрана природы: Тез. докл. 11-го Всесоюз. симпоз. Якутск. С.68–69. (Биологические проблемы Севера. Вып.3).
- Рычков Ю.Г., Мовсесян А.А. 1972. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения // Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука. С.114–132. (Тр. МОИП).
- Рэфф Р., Кофмен Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 404 с.
- С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. 2007 / И.А. Игнатьев (Отв. ред.). М.: Геос, 348 с.
- Светлов П.Г. 1959. Субституция при образовании зародышевых листков // Тр. Ин-та эволюционной морфологии животных им. А.Н. Северцова. М. Т.27. С.26–40.
- Сергеев В.Е. 2003. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. 33 с.
- Сергеев В.Е., Ильяшенко В.Б. 1991. Филогенетические отношения и их значимость в формировании таксоценологических группировок представителей рода *Sorex* // Сибир. биол. журн. Вып.1. С.35–39.
- Симпсон Дж. 1948. Темпы и формы эволюции. Л.: Изд-во иностр. лит. 358 с.
- Симпсон Дж. 1983. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М.: Мир. 256 с.
- Симпсон Дж. 2006. Принципы таксономии животных. М.: Т-во научных изданий КМК. 293 с.
- Сингер М., Берг П. 1998. Гены и геномы. М.: Мир. Т.1. 373 с.
- Синская Е.Н. 2002. Проблемы популяционной ботаники. Екатеринбург: УрО РАН. 193 с.
- Смирнов Н.Г. 1992. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов: чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М. С.17–35.
- Смирнов Н.Г. 1994. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 58 с.

- Смирнов Н.Г. 2006. Динамика видов и их комплексов как предмет исследования исторической экологии // Экология. №6. С.452–456.
- Смирнов Н.Г., Васильев А.Г. 1978. Об изменчивости формы жевательной поверхности М1 водяной полевки и возможности отнесения этого признака к категории фенотипов // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. Вып.5(7). С.82–84.
- Смирнов Н.Г., Васильев А.Г. 1979. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности М1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) для изучения популяционной изменчивости // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск. С.54–63.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. 1986. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука. 144 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 244 с.
- Соболевский Е.И. 1988. Популяционная морфология ластоногих. Изменчивость и пространственная структура вида. М.: Наука. 216 с.
- Стариченко В.И., Васильева И.А., Васильев А.Г. 1993. Биологические основы генеза индивидуальной метаболической изменчивости скелета // Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ / В.И. Стариченко, Н.М. Любашевский, Б.В. Попов. Екатеринбург: УИФ Наука. С.29–44.
- Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. 2002. Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция. М.: Мир. 237 с.
- Струнников В.А., Вышинский И.М. 1991. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. С.99–114.
- Суслов В.В., Гунбин К.В., Колчанов Н.А. 2004. Генетические механизмы кодирования биологической сложности // Экологическая генетика. Т.2. №1. С.13–26.
- Тарасов О.В. 2000. Радиоэкология наземных позвоночных в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Озерск – Екатеринбург. 16 с.
- Татаринов Л.П. 1987. Параллелизмы и направленность эволюции // Эволюция и биоценологические кризисы. М.: Наука. С.124–144.
- Тахтаджян А.Л. 1972. Тектология: история и проблемы // Системные исследования: Ежегодник-1971. М.: Наука. С.200–279.
- Терентьев П.В. 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. №9. С.137–141.
- Тесаков А.С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 554).
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. 1966. Некоторые вопросы фенотипики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ. С.114–130.

- Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.М. 1966. Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики. М.: Наука. Вып.16. С.137–146.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. 1973. Фены, фенотипы и эволюционная биология // Природа. №5. С.40–51.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Трифонов Э.Н. 2002. Сегментированный геном. Элементарные структурные единицы генома // Генетика. Т.38. №6. С.793–798.
- Уоддингтон К.Х. 1947. Организаторы и гены. М.: Гос. изд-во иностр. лит. 240 с.
- Уоддингтон К.Х. 1964. Морфогенез и генетика. М.: Мир. 267 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир. С.108–115.
- Урманцев Ю.А. 1972а. Опыт аксиоматического построения общей теории систем // Системные исследования: Ежегодник-1971. М.: Наука. С.128–152.
- Урманцев Ю.А. 1972б. Что должно быть, что может быть, чего быть не может для систем // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С.294–304.
- Урманцев Ю.А. 1974. Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественнонаучные аспекты). М.: Мысль. 229 с.
- Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.В. и др. 2000. Радиоационные беды Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 91 с.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Изд-во "Гошицкий". 172 с.
- Филипченко Ю.А. 1925. О параллелизме в живой природе // Усп. эксперим. биол. Т.3. №3/4. С.242–258.
- Филипченко Ю.А. 1977. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука. 227 с.
- Филипченко Ю.А. 1978. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука. 236 с.
- Фридман В.С. 1996. Типологическая и биологическая концепции вида: поглощающий антагонизм или дополнительность? // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во МГУ. Т.34. С.183–210.
- Чайковский Ю.В. 1986. Грамматика биологии // Вестн. АН СССР. №3. С.47–58.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 270 с.
- Чайковский Ю.В. 2006. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М. Т-во. научных изданий КМК. 712 с.
- Чайковский Ю.В. 2008. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Т-во. научных изданий КМК. 712 с.

- Чебанов С.В. 1977. Теория классификаций и методика классифицирования // Научно-техническая информация. Сер. 2. Информационные процессы и системы. №10. С.1–10.
- Чебанов С.В. 1984. Представление о форме в естествознании и основания общей морфологии // *Organilise vormi teoria* (Теория органической формы). Tartu: Изд-во АН ЭССР. С.25–41.
- Черданцев В.А. 2003. Морфогенез и эволюция. М.: Т-во. научных изданий КМК. 360 с.
- Чересиз С.В., Юрченко Н.Н., Иванников А.В., Захаров И.К. 2008. Мобильные элементы и стресс // *Информац. вестн. ВОГиС*. Т.12. №1/2. С.216–241.
- Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // *Усп. соврем. биол.* Т.11. Вып.4. С.499–507.
- Черных В.В. 1986. Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. М.: Наука. 163 с.
- Чураев Р.Н. 2005. Контуры неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // *Журн. общ. биол.* Т.66. №2. С.99–122.
- Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidoidea) // *Энтомол. обзор.* Т.44. №5. С.3–25.
- Шаталкин А.И. 1988. Биологическая систематика. М.: Изд-во Моск. ун-та. 183 с.
- Шаталкин А.И. 1995. Иерархии в систематике. Теоретико-множественная модель // *Журн. общ. биол.* Т.56. №3. С.277–289.
- Шаталкин А.И. 1996. Эссенциализм и типология // *Сб. трудов Зоол. музея МГУ*. Т.34. С.123–154.
- Шаталкин А.И. 2002. Проблема архетипа и современная биология // *Журн. общ. биол.* Т.63. №4. С.275–291.
- Шаталкин А.И. 2005. Молекулярная филогения - революционный прорыв в систематике // *Эволюционные факторы формирования животного мира*. М.: Т-во. научных изданий КМК. С.30–43.
- Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных (Экологические механизмы эволюционного процесса). Свердловск. 169 с. (Тр. Ин-та экол. растений и животных).
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шварц С.С., Покровский А.В., Овчинникова Н.А. 1966. Экспериментальное исследование принципа основателя // *Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных*. Свердловск: УФАН СССР. С.29–33.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 387 с.
- Шевырева Н.С. 1976. О параллельном развитии некоторых типов зубной системы у грызунов (Rodentia, Mammalia) // *Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны*. Л. С.4–47.

- Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т.15. №2. С.115–136.
- Шишкин М.А. 1986. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования // Морфология и эволюция животных. М.: Наука. С.63–73.
- Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. С.76–124.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С.142–168.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т.37. №3. С.119–138.
- Шмальгаузен И.И. 1937. Современные задачи филогенетики // Изв. Отд. матем. и естеств. наук АН СССР. Сер. биол. №3. С.895–906.
- Шмальгаузен И.И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т.1. №3. С.349–370.
- Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 396 с.
- Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука. 360 с.
- Шрейдер Ю.А. 1981. Типология как основа классификации // НТИ. Сер.2. Информ. процессы и системы. №11. С.1–5.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 364 с.
- Яблоков А.В. 1968. Популяционная морфология животных // Зоол. журн. Т.47. Вып.12. С.1749–1765.
- Яблоков А.В. 1978. История, современное состояние и пути развития фенетических исследований // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып.5(7). С.5–12.
- Яблоков А.В. 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 135 с.
- Яблоков А.В. 1982. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука. С.3–14.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология: Учеб. пособ. М.: Высш. школа. 303 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. школа. 160 с.
- Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. 1981а. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) // Журн. общ. биол. Т.42. №5. С.645–656.
- Яблонка Е., Лэмб М.Дж. 2003. Эпигенетическая наследственность в эволюции // Цитология. Т.45. №11. С.1057–1072.

- Abouheif E., Akam M., Dickinson W.J. et al. 1997. Homology and Developmental Genes // Trends in Genetics. Vol.13. P.432–433.
- Alberch P. 1980. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. Vol. 20. P.653–667.
- Alberch P. 1982. Developmental constraints in evolutionary process // J.T. Bonner (ed.). Evolution and development. Berlin-Heidelberg-New York: Springer. P.313–332.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G., Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. Vol.5. P. 296–317.
- Andersen T., Wiig Ø. 1982. Epigenetic variation in a fluctuating population of lemming (*Lemmus lemmus*) in Norway // J. Zool. Lond. Vol.197. P.391–404.
- Ansorge H. 2001. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool // Zoology. Vol.104. P.268–277.
- Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K. et al. 2009. Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonized regions - the epigenetic variability of an immigrant // Ann. Zool. Fennici. Vol.46. P.51–62.
- Atchley W.R., Neman S., Cowley D.E. 1988. Genetic divergence in mandible form in relation to molecular divergence in inbred mouse strains // Genetics. Vol.120. P.239–253.
- Bailey D.W. 1959. Rates of subline divergence in highly inbred strains of mice // J. Hered. Vol.50. P.26–30.
- Bailey D.W. 1985. Genes that affect the shape of the murine mandible. Congenic strain analysis // J. Hered. Vol.76. P.107–114.
- Banach A., Vasilyev A., Vasilyeva I. 1995. Ecological and non-metric skull variability of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) inhabiting two forest biotopes and ecotone // 2-nd European Congress of Mammalogy: Abstr. Southampton. P.1.
- Bauchau V. 1988. Non-metrical variation in wild mammals: a bibliography // Mammal. Rev. Vol.18. P.195–200.
- Bergman A., Seigal M.L. 2003. Evolutionary capacitance as a general feature of complex gene networks // Nature. Vol.24. P.549–552.
- Berry R.J. 1963. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetical Research, Cambr. Vol.4. P.193–220.
- Berry R.J. 1964. The evolution an island population of the house mouse // Evolution. Vol.18. No.3. P.468–483.
- Berry R.J. 1969. Non-metrical skull variation in two Scottish colonies of the gray seal // J. Zool. London. Vol. 57. P.11–18.
- Berry R.J. 1986. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // Biol. J. Lin. Soc. Vol.28. P.205–230.
- Berry R.J., Jakobson M.E. 1975. Ecological genetics of an island population of the house mouse (*Mus musculus*) // J. Zool., London. Vol. 175. P. 523–540.

- Berry R.J., Jakobson M.E., Peters J. 1978. The house mice of the Faroe Islands: a study in microdifferentiation // J. Zool. London. 1978. Vol.185. P.73–92.
- Berry R.J., Searle A.G. 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. Vol.140. P.557–615.
- Black D.L. 2000. Protein diversity from alternative splicing: a challenge for bioinformatics and post-genome biology // Cell. Vol.103. No.3. P.367–370.
- Bock W.J. 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways // Evolution. Vol.13. P.194–211.
- Bock W.J. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification // M.K. Hecht, P.C. Goody and B.M. Hecht (eds.). Major Patterns in Vertebrate Evolution. N.Y.: Plenum Press. P.851–895.
- Bolker J.A., Raff R.A. 1996. Developmental genetics and traditional homology // BioEssays. Vol.18. P.489–494.
- Bolshakov V.N., Gileva E.A., Bykova G.V. 1985. Chromosome variation in the Asian mountain vole, *Alticola macrotis* Radde, 1861 (Rodentia, Cricetidae) // Ann. Zool. Ind. Vol.23. Pt.2. P.53–69.
- Bookstein F.L. 1986. Size and shape space for landmark data in two dimensions (with discussion and rejoinder) // Statist. sci. Vol.1. P.181–242.
- Bookstein F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 198 p.
- Boyd R. 1999. Homeostasis, species, and higher taxa // R.A. Wilson (ed.). Species: new interdisciplinary essays. Cambridge, MA: MIT Press. P.141–185.
- Boyden A. 1943. Homology and analogy: a century after the definitions of "homologue" and "analogue" of Richard Owen // Quart. Rev. Biol. Vol.18. P.228–241.
- Boyden A. 1947. Homology and analogy: a critical review of the meanings and implications these concepts in biology // Amer. Midland Naturalist. Vol.37. P.648–669.
- Brigandt I. 2002. Homology and the origin of correspondence // Biology and Philosophy. Vol.17. P.389–407.
- Britten R.I., Kohlen D. 1968. Repeated sequences in DNA // Science. Vol.161. P.529–540.
- Brower J.C., Kyle K.M. 1988. Seriation of an original data matrix as applied to paleoecology // Lethaia. Vol.21. P.79–93.
- Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A. 1978. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian mountain vole, *Alticola lemminus* Miller (Rodentia, Cricetidae) // Experientia. Vol.34. P.1146–1148.
- Carpenter J.R.H., Grüneberg H., Russel E.S. 1957. Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. II. American branches of the C57BL and C57BR strains // J. Morph. Vol.100. P.377–389.
- Chaline J. 1975. Taxonomie des campagnols (Arvicolidae, Rodentia) de la sous-famille des Dolomiinae nov. dans l'hémisphère Nord // Compt. Rend. Acad. Sci. Ser. D. Paris. T.281. P.115–118.

- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Monteir S. et al. 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, plaeoecological history and evolutionary data // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.36. P.239–267.
- Cheverud J.M., Dow M.M., Leutenegger W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates // *Evolution*. Vol.39. P.1335–1351.
- Cole III T.M., Lele S., Richtsmeister J.T. 2002. A parametric bootstrap approach to the detection of phylogenetic signals in landmark data // N. MacLeod, P.L. Forey (eds.). *Morphology, shape and phylogeny*. N.Y.: Taylor & Francis. P.194–219.
- Colless D.H. 1985. On 'character' and related terms // *Syst. Zool.* Vol.34. P.229–233.
- Conroy C.J., Cook J.A. 2000. Molecular systematics of a Holarctic rodent (*Microtus*: Muridae) // *J. Mammal.* Vol.81. No.2. P.344–359.
- Cracraft J. 1981. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics // *American Zool.* Vol.21. P.21–36.
- Debat V., Alibert P., David P. et al. 2000. Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse // *Proc. Royal Soc. Lond. B.* Vol.267. P.423–430.
- de Beer G. 1971. Homology, an unsolved problem. Glasgow: Oxford Univ. Press. 16 p.
- Dempster A.P., Laird N.M., Rubin D.B. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm // *J. Royal Statist. Soc.* Vol. 9. P.1–38.
- Deol M.S. 1955. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XIV. Minor variation of the skull // *J. Genet.* Vol.53. P.498–514.
- Deol M.S. 1958. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXIV. Further data on skeletal variation in wild populations // *J. Embriol. Exp. Morph.* Vol.6. P.569–575.
- Deol M.S., Truslove G.M. 1957. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XX. Maternal physiology and variation in the skeleton of C57BL mice // *J. Genet.* Vol.55. P.288–312.
- Deol M.S., Grüneberg H., Searle A.G., Truslove G.M. 1957. Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. I. A British branch of the C57BL strain // *J. Morph.* Vol.100. P.345–360.
- de Pinna M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm // *Cladistics*. Vol. 7. P. 367–394.
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. N.Y.: Columbia Univ. Press. 349 p.
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria, an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman & Cooper. P.82–115.
- Evans W.E., Yablokov A.V. 2004. *Noninvasive study of mammalian populations*. Sofia: Pensoft Publishers. 142 p.
- Farris J.S. 1978. Inferring phylogenetic trees from chromosome inversion data // *Syst. Zool.* Vol.27. P.275–284.

- Farris J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis // N.I. Platnick, V.A. Funk (eds.). *Advances in Cladistics*. N.Y.: Columbia Univ. Press. Vol.2. P.7–36.
- Farris J.S., Kluge A.G. 1979. A botanical clique // *Syst. Zool.* Vol.28. P.400–411.
- Fedorov N.V. 1989. About maize transposable elements and development // *Cell*. Vol.56. P.181–191.
- Fedorova L., Fedorov A. 2003. Introns in gene evolution // *Genetica*. Vol.118. P.123–131.
- Felsenstein J. 1979. Alternative methods of phylogenetic inference and their inter-relationships // *Syst. Zool.* Vol.28. P.49–62.
- Felsenstein J. 1981. Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: finding maximum likelihood estimates // *Evolution*. Vol.35. No.6. P.1229–1242.
- Felsenstein J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees // *Quart. Rev. Biol.* Vol.57. P. 379–404.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*. Vol.39. P.783–791.
- Felsenstein J. 2004. PHYLIP 3.6b. Manual. University of California Herbarium, Berkley. California. 128 p.
- Felsenstein J. 2006. PHYLIP: Phylogeny Inference Package. Version 3.66. Program. (<http://evolution.gs.washington.edu/phylip/faq.html>)
- Festing M. 1973. A multivariate analysis of subline divergence in the shape of the mandible in C57BL/Gr mice // *Genet. Res. Camb.* Vol.21. P.121–132.
- Festing M.F.W. 1979. Inbred strains in biomedical research. London: The MacMillan Press Ltd. 483 p.
- Fitch W.M. 1970. Distinguishing homologous from analogous proteins // *Syst. Zool.* Vol.19. P.99–113.
- Fitch W.M., Atchley W.R. 1985. Evolution in inbred strains of mice appears rapid // *Science*. Vol.228. P.1169–1175.
- Fitch W.M., Atchley W.R. 1987. Divergence in inbred strains of mice: a comparison of three different types of data // C. Patterson (ed.). *Molecules and Morphology in Evolution*. N.Y.: Cambridge University Press. P.203–216.
- Foote M. 1997. The evolution of morphological diversity // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol.28. P.129–152.
- Ford E.B. 1940. Polymorphism and taxonomy // *The New Systematics*. Oxford: Clarendon Press. P.461–503.
- Freeman M.F., Tukey J.W. 1950. Transformations related to angular and square root // *Annales Math. Statist.* Vol.21. P.607–611.
- Gehring W.J. 1985. The homeobox: a key to the understanding of development? // *Cell*. Vol.40. P.3–5.
- Gilbert S.F. 1994. Dobzhansky, Waddington, and Schmalhausen: embryology and the modern synthesis // M.B. Adams (ed.). *The Evolution of Theodosius Do-*

- bzhansky: Essays on His Life and Thought in Russia and America. Princeton: Princeton Univ. Press. P.143–154.
- Gilbert S.F. 2003. Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen // *Biology and Philosophy*. Vol.18. P.347–352.
- Gilbert S.F., Bolker J.A. 2003. Ecological developmental biology: preface to the symposium // *Evolution & Development*. Vol.5. No.1. P.3–8.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. 1996. Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology // *Developmental Biology*. Vol.173. P.357–372.
- Gingerich Ph.D. 2001. Rates of evolution on the time scale of the evolutionary process // *Genetica*. Vol.112/113. P.127–144.
- Goldschmidt R.B. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven Conn.: Yale Univ.Press. 436 p.
- Goodwin B.C. 1982. Development and evolution // *J. Theoret. Biol.* 1982. Vol.97. P.43–55.
- Goodwin B.C. 1984. Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology // J.W. Pollard (ed.). *Evolutionary Theory: Paths into the Future*. Chichester, Australia: John Wiley & Sons. P.99–120.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press. 268 p.
- Gould S.J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution // R. Milkman (ed.). *Perspectives in evolution*. Sunderland: Sinauer, P.83–104.
- Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Palaeobiology*. Vol.3. P.115–151.
- Gray G.S., Fitch W.M. 1983. Evolution of antibiotic resistance genes: the DNA sequence of a kanamycin resistance gene from *Staphylococcus aureus* // *Mol. Biol. Evol.* Vol.1. P.57–66.
- Grewal M.S. 1962. The rate of genetic divergence in the C57BL strain of mice // *Genet. Res. Cambr.* Vol.3. P.226–237.
- Grüneberg H. 1950. Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column // *J. Genet.* Vol.50. P.112–141.
- Grüneberg H. 1951. The genetics of a tooth defect in the mouse // *Proc. Roy. Soc. (B)*. Vol.138. P.437–451.
- Grüneberg H. 1952a. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuous variations // *J. Genet.* Vol.1. P.95–114.
- Grüneberg H. 1952b. The genetics of the mouse // *Bibl. Genet.* Vol.15. 650 p.
- Grüneberg H. 1955. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants // *J. Genet.* Vol.53. P.515–533.
- Grüneberg H. 1961. Evidence for genetic drift in Indian rats (*Rattus rattus* L.) // *Evolution*. Vol.15. P.259–262.
- Grüneberg H. 1963. *The Pathology of Development*. Oxford: Blackwell. 309 p.

- Grüneberg H. 1964. Genetical research in an area of high natural radioactivity in South India // *Nature*. Vol.204. No.4955. P.222–224.
- Haecker V. 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben und Entwicklungsgeschichte. Jena: G. Fischer. X + 344 S.
- Haecker V. 1925. Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik // *Bibliographia Genetica* Hrsg. J.P. Lotsy, H.N. Kooiman. The Hague: Martinus Nijhoff. Bd1. S.93–314.
- Hahn M.W., Wray G.A. 2002. The g-value paradox // *Evolution & Development*. Vol.4. No.2. P.73–75.
- Hall B.K. 1992. *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall. 512 p.
- Hall B.K. 2000. Guest editorial: Evo-Devo or Devo-Evo - Does it matter? // *Evolution & Development*. Vol.2. P.177–178.
- Hall B.K. 2003. Unlocking the Black Box between genotype and phenotype: cell condensations as morphogenetic (modular) units // *Biology and Philosophy*. Vol.18. P.219–247.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol.4(1). 9 p.
- Hampshire C.J. 2002. Homology, characters and continuous variables // N. MacLeod, P.L. Forey (eds.). *Morphology, shape and phylogeny*. N.Y.: Taylor & Francis. P.8–26.
- Hartman S.E. 1980. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using non-metric cranial traits // *J. Mammal*. Vol.61. No.3. P.436–448.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: Univ. Ill. Press. 263 p.
- Hill J.E. 1935. The cranial foramina in rodents // *J. Mammal*. Vol.16. P.121–129.
- Hillis D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol.18. P.23–42.
- Hillis D.M. 1994. Homology in molecular biology // B.K. Hall (ed.). *Homology, the hierarchical basis of comparative biology*. London: Acad. Press. P.339–368.
- Hinton M.A.C. 1926. *Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct*. London. Vol.1. 488 p.
- Hooper E.T., Hart B.S. 1962. A synopsis of recent North American microtine rodents // *Misc. Publ. Museum Zool. Univ. Michigan*. No.20. P.1–68.
- Howe W.L., Parsons P.A. 1967. Genotype and environment in the determination of minor skeletal variants and body weight in mice // *J. Embryol. Exp. Morph.* Vol.17. P.283–292.
- Hull D.L. 1965. The effect of essentialism on taxonomy - two thousands years of stasis // *British J. Philos. Sci.* Vol.15. No.60. P.314–326; Vol.16. No.61. P.1–18.
- Huxley J.S. *Evolution*. 1942. The modern synthesis. London: Allen and Unwin. 645 p.

- Jaarola M., Martinkova N., Gündüs İ. et al. 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.33. P.647–653.
- Jablonka E., Lamb M.J. 1998. Epigenetic inheritance in evolution // J. Evol. Biol. Vol.11. P.159–183.
- Jablonka E., Lamb M.J. 2008. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // The Herald of Vavilov society for geneticists and breeding scientists. Vol.12. No.1/2. P.242–254.
- Jernvall J., Keranen S.V., Thesleff I. 2000. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: quantifying gene expression patterns and topography // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Vol.97. P.14444–14448.
- Jolliffe I.T. 1986. Principal Component Analysis. New York-Berlin: Springer-Verlag. 271 p.
- Keller R.A., Boyd R.N., Wheeler Q.D. 2003. The illogical basis of phylogenetic nomenclature // Bot. Rev. Vol.69. P.93–110.
- Kim J., Kim M. 2001. The mathematical structure of characters and modularity // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.215–236.
- Kitcher P. 1987. Ghostly whispers: Mayr, Chiselin, and the 'philosophers' on the ontological status of species // Biology and Philosophy. Vol.2. No.2. P.184–192.
- Klingenberg C.P., Leamy L. 2001. Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible // Evolution. Vol.55. No.11. P.2342–2352.
- Kluge A.G., Strauss R.E. 1985. Ontogeny and systematics // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol.16. P.247–268.
- Kretzoi M. 1955. *Dolomys* and *Ondatra* // Acta Geol. Hung. T.3. F.4. P.347–355.
- Lazarova I. 1999. Epigenetic variation and fluctuating asymmetry of the house mouse (*Mus*) in the Czech Republic // Folia Zool. Vol.48(Suppl.1). P.37–52.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene // Zoologica scripta. Vol.36. No.6. P.547–563.
- Leimar O., Hammerstein P., Van Dooren T.J.M. 2006. A new perspective on developmental plasticity and the principles of adaptive morph determination // Amer. Natur. Vol.167. P.367–376.
- Lerner I.M. 1954. Genetic homeostasis. New York: John Wiley, 134 p.
- Lewin R. 1985. Molecular vs. morphology: of mice and men // Science. Vol.226. P.743–745.
- Lorenc A., Makalowski W. 2003. Transposable elements and vertebrate protein diversity // Genetica. Vol.118. P.183–191.
- Lowenstein J. M. 1985. Molecular approaches to the identification of species // Amer. Sci. Vol.73. P.541–557.

- MacLeod N. 2002. Phylogenetic signals in morphometric data // Morphology, shape and phylogeny. N.Y.: Taylor & Francis. P.100–138.
- Markov G., Chasovnikarova T. 1999. Epigenetic characteristics and divergence between populations of *Apodemus sylvaticus* in Bulgaria // Folia zool. Vol.48(Suppl.1). P. 3–10.
- Markow T.A. 1995. Evolutionary ecology and developmental instability // Annu. Rev. Entomol. Vol.40. P.105–120
- Markowski J. 1995. Non-metric traits: remarks on sex dependence, age dependence, and on intercorrelations among characters // Acta Theriol. Vol.40(Suppl.3). P.65–74.
- Maynard Smith J., Burian R., Kaufman S. et al. 1985. Developmental constraints and evolution // Quart. Rev. Biol. Vol.60. P.265–287.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. N.Y.: Columbia Univ. Press. 334 p.
- McShea D.W., Venit E.P. 2001. What is a part? // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.259–283.
- Meacham C.A., Estabrook G.F. 1985. Compatibility methods in systematics // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol.16. P.431–446.
- Meyen S.V. 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. Vol.39. No.3. P.205–260.
- Meyen S.V. 1978. Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need for cross polination // Acta biotheoretica. Vol.27(Suppl.: Folia biotheoretica). No.7. P.21–36.
- Minelli A., Peruffo B. 1991. Developmental pathways, homology, and homonymy in metameric animals // J. Evol. Biol. Vol.4. P.429–445.
- Morphology, shape and phylogeny. 2002. N. MacLeod, P.L. Forey. (eds.). N.Y.: Taylor & Francis. 308 p.
- Moyne S., Neige P. 2007. The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol.248. P.82–95.
- Musser G.G., Carleton M.D. 2005. Subfamily Arvicolinae // D.E. Wilson, D.M. Reeder (eds.). Mammal Species of the World. 3d ed. Washington, London: Smithsonian Institution Press. Vol.2. P.956–1039.
- Navarro N. 2003. MDA: a MATLAB-based program for morphospace-disparity analysis // Computers and Geosciences. Vol.29. P.655–664.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. Vol.89. P.583–590.
- Nelson G., Platnick N. 1981. Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance. N.Y.: Columbia Univ. Press. 567 p.
- Newell-Price J., Adrian J.L., King C., King P. 2000. DNA methylation and silencing of gene expression // TEM. Vol.11. No.4. P.142–148.
- Novacek M.J. 1992. Fossils as critical data for phylogeny // M.J. Novacek, Q.D. Wheeler (eds.). Extinction and Phylogeny. N.Y.: Camb. Univ. Press. P. 46–88.

- Osborn H.F. 1934. Aristogenesis: the creative principle in the origin of species // Amer. Natur. Vol.68. No.716. P.193–204.
- Oster G., Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental systems // Evolution. Vol.36. P.444–459.
- Panchen A.L. 1994. Richard Owen and the concept of homology // B.K. Hall (ed.). Homology: the hierarchical basis of comparative biology. L.: Acad. Press. P.21–62.
- Parsell D.A., Lindquist S. 1993. The function of heat-shock proteins in stress tolerance: degradation and reactivation of damaged proteins // Ann. Rev. Genet. Vol.27. P.437–496.
- Patterson C. 1980. Cladistics // Biologist. Vol.27. No.2. P.234–240.
- Patterson C. 1982. Morphological characters and homology // K.A. Joysey, A.E. Friday (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction. L.: Acad. Press. P.21–74.
- Patterson C. 1988. Homology in classical and molecular biology // Molec. Biol. Evol. Vol.5. P.603–625.
- Petrusewicz K. 1959. Teoria ewolucji Darwina jest teoria ekologiczna // Ecol. polska. A.5. No.4. S.297–302.
- Platnick N.I. 1980. Philosophy and the transformation of cladistics // Syst. Zool. Vol.29. No.4. P.537–546.
- Raff R.A. 1996. The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago: Univ. Chicago Press. 520 p.
- Raup D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems // J. Paleont. Vol.40. P.1178–1190.
- Remane A. 1955. Morphologie als Homologienforschung // Verhandl. Deutsch. Zool. Gezellsch. 18. Suppl. Zool. Anz. S.159–183.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest and Portig K.-G. 364 S.
- Riedl R. 1979. Order in living organisms. Chichester: Wiley. 313 p.
- Rieppel O. 1980. Homology, a deductive concept? // Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. Vol.18. P.315–319.
- Rieppel O. 1988. Fundamentals of Comparative Biology. Basel: Birkhauser Verlag. 202 p.
- Rieppel O. 1990. Ontogeny - a way forward for systematics, a way backward for phylogeny // Biol. J. Lin. Soc. Vol.39. P.177–191.
- Rieppel O. 2007. Homology: A philosophical and biological perspective // W. Henke, I. Tattersall (eds.). Handbook of Paleoanthropology. Vol.1. Chapt.6. Berlin. Heidelberg. New York: Springer-Verlag. P. 217–240.
- Robert J.S. 2001. Interpreting the homeobox: metaphors of gene action and activation in development and evolution // Evolution & Development. No.3. P.287–295.
- Rohlf F.J. 1990. Rotational fit (Procrustes) methods // F.J. Rohlf, F.L. Bookstein (eds.). Proceedings of the Michigan morphometric workshop. Ann Arbor (Michigan): Univ. Michigans. Zool. Spec. Publ. No.2. P.227–236.

- Rohlf F.J. 1998. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // *Syst. Biol.* Vol.47. No. 1. P.147–158.
- Rohlf F.J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *J. Classif.* Vol.16. P.197–223.
- Rossolimo O.L., Pavlinov I.J. 1992. Species and subspecies of *Alticola* s.str. (Rodentia: Arvicolidae) // I. Horacek, V. Vohralik (eds.). *Prague Studies in Mammalogy*. Prague. P.149–176.
- Roth V.L. 1984. On homology // *Biol. J. Lin. Soc.* Vol.22. P.13–29.
- Roth V.L. 1988. The biological basis of homology // C.J. Humphries (ed.). *Ontogeny and Systematics*. N.Y.: Columbia Univ. Press. P.1–26.
- Roth V.L. 1994. Within and between organisms: replicators, lineages, and homologues // B.K. Hall (ed.). *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. San Diego: Acad. Press. P.301–337.
- Rörig G., Börner C. 1905. Studien über das Gebiß mitteleuropäischer recenter Mäuse // *Arb. Kais. Biol. Anst. Land und Forstw.* Bd 5. Hf 2. S.37–89.
- Rudel D., Sommer R.J. 2003. The evolution of developmental mechanisms // *Develop. Biol.* Vol.264. P.15–37.
- Rutherford S.L. 1998. Lindquist S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution // *Nature*. Vol.396. P.336–342.
- Salazar-Ciudad I., Jernvall J. 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol.99. P.8116–8120.
- Salazar-Ciudad I., Jernvall J. 2004. How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development // *Evol. Dev.* Vol.6. No.1. P.6–16.
- Sanchez-Villagra M.R., Williams B.A. 1998. Levels of homoplasy in the evolution of the mammalian skeleton // *J. Mammal. Evol.* Vol.5. No.2. P.113–126.
- Sarkar S. 1996. Biological information: a skeptical look at some dogmas of molecular biology // S. Sarkar (ed.). *The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P.187–231.
- Schlichting C.D., Smith H. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes // *Evol. Ecol.* Vol.16. P.189–211.
- Searle A.G. 1954a. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IX. Causes of skeletal variation within pure lines // *J. Genet.* Vol.54. P.68–102.
- Searle A.G. 1954b. Genetical studies on the skeleton of the mouse. X. Rarer variants in the A and C57BL pure lines // *J. Genet.* Vol.52. P.103–110.
- Searle A.G. 1954c. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XI. The influence of diet variation within pure lines // *J. Genet.* Vol.52. P.413–424.
- Searle A.G. 1960. The genetics and evolution of threshold characters // *Proc. cent. biocent. Congr. Singapore*. P.220–224.
- Shishkin M.A. 1992. Evolution as a maintenance of ontogenetic stability // *Acta Zool. Fennica*. Vol.191. P.37–42.

- Shubin N.H. 1994. The phylogeny of development and the origin of homology // L. Grande, O. Rieppel (eds.). *Interpreting the hierarchy of nature*. San Diego: Acad. Press. P.201–225.
- Sibley C.G., Ahlquist J. 1984. The phylogeny of the hominoid primates as indicated by DNA-DNA hybridization // *J. Mol. Evol.* Vol.20. P.2–15.
- Simpson G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. N.Y.: Columbia Univ. Press.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals // *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* Vol.85. P.1–33.
- Sjøvold T. 1973. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // *Homo*. Vol.24. P.204–233.
- Sjøvold T. 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smiths Mean Measure of Divergence // *Ossa*. Vol.4(Suppl.1). P.1–133.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 359 p.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 573 p.
- Staats J. 1980. Standardized nomenclature for inbred strains of mice: seventh listing // *Cancer Res.* Vol.40. P.2083–2128.
- Staats J. 1981. List of inbred strains // M.C. Greene (ed.). *Genetic Variants and Strains of the Laboratory Mouse*. N.Y.: Gustav Fischer Verlag. P.373–376.
- Stevens P.F. 1984. Homology and phylogeny: morphology and systematics // *Syst. Bot.* Vol.9. P.395–409.
- Stepanenko I.L., Podkolodnaya O.A., Kolchanov N.A. 2002. Gene networks: principles of organization and mechanisms of operation and integration // *Proc. III Intern. Conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure (BGRS'2002)*. Novosibirsk: ICG. Vol.2. P.111–115.
- Striedter G.F. 1998. Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes // *Brain, Behavior and Evolution*. Vol.52. P.218–231.
- Striedter G.F., Northcutt R.G. 1991. Biological hierarchies and the concept of homology // *Brain, Behavior and Evolution*. Vol.38. P.177–189.
- Suchentrunk F. 1993. Variability of minor tooth traits and allozymic diversity in brown hare *Lepus europaeus* populations // *Acta Theriol.* Vol.38(Suppl.2). P.59–69.
- Swiderski D.L., Zelditch M.L., Fink W.L. 1998. Why morphometrics isn't special coding quantitative data for phylogenetic analysis // *Syst. Biol.* Vol.47. P.508–519.
- Swofford D.L. 2002. *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 144 p.
- Syvanen M. 1985. Cross-species gene transfer; implications for a new theory of evolution // *J. Theor. Biol.* Vol.112. P.333–343.

- The character concept in evolutionary biology. 2001. G.P.Wagner (ed.). San Diego: Acad. Press. 622 p.
- Tomala K., Korona R. 2008. Molecular chaperones and selection against mutations // BioMed Central. Biology Direct. Vol.3. No.5. P.1-16. (<http://www.biology-direct.com/content/3/1/5>).
- Troll W. 1928. Organisation und Gestalt in Bereich der Bl?te. Berlin: Springer. 413 S.
- Truslove G.M. 1961. Genetical studies on the skeleton of mouse. XXX. A search for correlations between some minor variants // Genet. Res. Vol.2. P.431–438.
- Uhlikova J. 2004. Epigenetic and dental variation of the common vole, *Microtus arvalis* (Mammalia: Rodentia) in the Czech Republic // Folia Zool. Vol.53. No.2. P.157–170.
- Van Valen L.M. 1982. Homology and causes // J. Morphol. Vol.173. P.305–312.
- Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A. 1995. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriol. (Suppl.3.). P.55–64.
- Vasil'eva I. 1999. Epigenetic divergence of Asian high-mountain voles of the subgenus *Aschizomys* from southern and north-eastern Siberia // Folia zool. Vol.48(Suppl.1). P.105–114.
- Ventura J., Sans-Fuentes M.A. 1997. Geographic variation and divergence in non-metric cranial traits of *Arvicola* (Mammalia, Rodentia) in southwestern Europe // Z. S?ugetierkd. Vol.62. P.99–107.
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation on required character // Evolution. Vol.7. No.1. P.118–126.
- Waddington C.H. 1954. Genetic assimilation of the bithorax phenotype // Drosophila Inform. Serv. P.16.
- Waddington C.H. 1957. The strategy of gene. London: Allen and Unwin. 340 p.
- Waddington C.H. 1962. New Patterns in genetics and development. N.Y.-London: Columbia Univ. Press. 280 p.
- Wagner G.P. 1989a. The biological homology concept // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 20. P.51–69.
- Wagner G.P. 1989b. The origin of morphological characters and the biological basis of homology // Evolution. Vol. 43. P.1157–1171.
- Wagner G.P. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity // Amer. Zool. Vol.36. P.36–43.
- Wagner G.P. 2001. Characters, units, and natural kinds // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.1–10.
- Wake D.B. 1994. Comparative terminology // Science. Vol.265. P.268–269.
- Wayne R.K., O'Brien S.J. 1986. Empirical demonstration that structural gene and morphometric variation of mandible traits are uncoupled between mouse strains // J. Mammal. Vol.67, No.3. P.441–449.
- Weber W. 1950. Genetical studies on skeleton of the mouse. III. Skeletal variation in wild populations // J. Genet. Vol.50. P.174–178.

- Webster G. 1984. The relation of natural forms // M.-W. Ho, P.T. Saunders (eds.). Beyond Neo-Darwinism: An Introduction to the New Evolutionary Paradigm. London: Acad. Press. P.193–217.
- West-Eberhard M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press. 816 p.
- West-Eberhard M.J. 2005. Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity // J. Exp. Zool. Vol.304(B). P.610–618.
- Wheeler W. 2001. Homology and sequence data // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.303–317.
- Wiley E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. N.Y.: Wiley & Sons. 439 p.
- Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. Vol.191. P.7–30.
- Zakharov V.M., Valetsky A.V., Yablokov A.V. 1997. Dynamics of developmental stability of seals and pollution in the Baltic Sea // Acta Theriol. (Suppl.4). P.9–16.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. et al. 1991. Developmental stability and population dynamics in common shrew, *Sorex araneus* // Am. Nat. Vol.138. P.797–810.
- Zelditch M.L., Fink W.L., Swiderski D.L. 1995. Morphometrics, homology and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies // Syst. Biol. Vol.44. P.179–189.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Fink W.L. 2000. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data // J.J. Wiens (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data. Washington: Smithsonian Inst. Press. P.37–83.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W. L. et al. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press. 443 p.
- Zimmermann K. 1956. Zur Evolution der Molaren-Struktur der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.) // Zool. Jb. Syst. Bd.84. S.269–274.
- Zuckermandl E. 2002. Why so many noncoding nucleotides? The eukaryote genome as an epigenetic machine // Genetica. Vol.115. P.105–129.
- Zwick M. 2001. Wholes and parts in general systems methodology // G.P. Wagner (ed.). The character concept in evolutionary biology. San Diego: Acad. Press. P.237–256.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Абрамсон Н.И. 11, 20, 355, 363.
Агаджанян А.К. 71, 75.
Айяла Ф.Дж. 35, 207.
Алексеева Т.А. 98.
Амлинский И.Е. 26.
Ангерманн Р. 60, 74-75, 83, 88, 91-93, 95-96, 143.
Анзорге Г. 12.
Антонов А.С. 20.
Аристотель 25, 144-145, 286-287.
Астауров Б.Л. 14, 60, 70, 163, 166, 179, 182, 261, 295-296, 430.
Бабков В.В. 154.
Балакирев Е.С. 35, 207.
Балкашина Е.И. 159.
Банах А. 12.
Банникова А.А. 20, 35, 355, 363, 377.
Баранов А.С. 11, 185.
Безель В.С. 11.
Беклемишев В.Н. 21, 23, 25, 27-28, 31-32, 34, 47, 57, 71, 236-239, 241, 245, 249, 268, 294, 325, 424, 426-427, 429.
Белон П. 26.
Белоусов Л.В. 158, 246, 251, 253, 265-266, 276, 294.
Берг Л.С. 21, 47, 236.
Берг П. 15, 44, 190-191, 195-197, 202, 204.
Бердюгин К.И. 11.
Бёрнер К. 74, 79, 85.
Берри Р. 17, 54, 97, 99-100, 111-113, 120, 123, 130-132, 140, 142, 157, 169, 174-175, 228, 294, 324-325, 353, 383-386.
Бидл Дж. 192.
Бландова З.К. 212.
Блэк Д.Л. 195.
Бляхер Л.Я. 25-26, 27, 245.
Бобрецов А.В. 12.
Бовери Т. 209.
Богданов А.А. 238.
Богданов В.Д. 11.
Бойден А. 25.
Большаков В.Н. 11, 60, 74-76, 78-80, 82-83, 85-87, 94, 98, 136, 160, 169, 181-182, 232, 253, 265-267, 304, 313, 319-320, 330, 364, 367, 395-396, 410.
Бор Н. 16.
Бородин А.В. 11, 306.
Бриттен Р.И. 35.
Бронн Г. 27-28, 426.
Булатова Н.Ш. 306.
Бурдин А.М. 98.
Бюффон Ж.-Л. 26.
Быкова Г.В. 12.
Быстров А.П. 96.
Бэкон Ф. 26.
Бэр К. фон 145.
Вавилов Н.И. 9, 21, 44, 47-54, 59-60, 66-67, 70, 75, 116, 139, 264, 279, 300, 409, 416, 418.
Вагнер Г. 39.
Валецкий А.В. 11, 98.
Ван Вален Л.М. 38, 435.
Ванюшин Б.Ф. 189.
Васильев А.Г. 9-12, 14, 17-18, 23, 41, 44, 51, 53, 58-60, 62, 65, 74, 80, 98, 116, 133, 136, 145, 150, 160-161, 163, 168-169, 174, 176, 178, 181-185, 188, 190, 194, 212, 214-216, 220, 223, 226, 228, 232, 236, 238-241, 247, 250, 251-253, 258, 260-261, 264-267, 272, 275-277, 283, 289, 294, 297-299, 301, 304, 314, 319-320, 338, 364, 395-397, 410, 418-419, 437.
Васильева И.А. 9-10, 12, 17, 22-23, 41, 60, 74-76, 78-79, 82-83, 85-87, 94, 98, 133, 136, 159-160, 163, 166, 169, 181-182, 184, 212, 214-216, 220, 223, 228, 232, 253, 265-268, 272, 294, 297, 299, 301, 304, 313, 318-320, 330, 364, 395-397, 410.
Васильева Л.А. 150, 203, 269.
Васильева Л.Н. 21, 66, 285-289.
Вейс П. 209.
Вигоров Ю.Л. 12.
Вик д' Азир Ф. 26.
Войта Л.Л. 12.
Вольперт Я.Л. 11.
Вольф К.Ф. 30, 58, 144-145, 182, 287.
Воробейчик Е.Л. 11.
Воробьева Э.И. 18, 20, 50.
Воробьева Т.Д. 94.
Воронцов Н.Н. 21, 49-50, 53, 60, 71, 75, 110, 246.
Вышинский И.М. 60, 296, 432.
Гайворонская Е.А. 12.

- Гайдуков Н.М. 50.
Галактионов Ю.К. 11, 98, 168, 304.
Гален 26.
Гамбарян П.П. 110.
Гарвей В. 145.
Гегенбаур К. 27-28-29, 37, 247, 426, 429, 432.
Геккель Э. 24, 27, 29-30, 37, 246, 248.
Геккер В. 434.
Гелашвили Д.Б. 11.
Георгиевский А.Б. 276.
Геринг В. 246.
Гёте И.В. 26-27, 33, 280-281, 295.
Гершензон С.М. 155, 178, 187.
Гиббс У. 189.
Гилберт С.Ф. 10, 13, 15-16, 20, 24, 35, 44, 50, 182, 209-210, 218, 246, 268, 295, 394.
Гилева Э.А. 12, 184, 272, 294, 299, 301, 306, 313, 320, 330.
Гиляров М.С. 25.
Глотов Н.В. 11, 155, 166, 173, 178, 181, 183, 258, 283, 418.
Глушкова Ю. 98.
Голенищев Ф.Н. 305.
Гольдшмидт Р. 150, 157.
Гоманьков А.В. 21, 285.
Григоркина Е.Б. 11.
Гродницкий Д.Л. 14.
Громов В.С. 98.
Громов И.М. 131-132, 326, 331-332, 335-338, 348, 361, 377, 387-388, 411-412.
Грюнеберг Г. 17, 53, 70, 131, 164-166, 174.
Грюэл М.С. 165.
Гудвин Б. 210.
Гулд С.Дж. 243, 284.
Гунбин К.В. 14, 183, 190, 195, 208.
Гурвич А.Г. 209.
да Винчи Л. 26.
Давтян Л.Л. 306, 312.
Дзуев Р.И. 306.
Данилевский Н.Я. 236.
Дарвин Ч. 13, 21, 28-29, 44, 47-48, 51-52, 145-146, 148, 157.
де Бир Г. 39, 209.
Декандоль А. 285.
Демпстер А. 382.
де Пинна 33, 36.
Джернволл Ю. 71-72, 88.
Джолифф И.Т. 303, 334, 404.
Диол М. 123, 130-131.
Дитятев А.Э. 306.
Добржанский Ф.Г. 15, 147, 153, 409.
Добринский Л.Н. 172, 300.
Доброхотов Б.П. 305.
Догель В.А. 45, 47.
Дондуа А.К. 50.
Драгавцев В.А. 11.
Дриш Г. 146, 148, 177, 181, 263, 287, 435.
Дукельская Н.М. 110.
Евдокимов Н.Г. 11.
Емельянов И.Г. 98.
Ербаева И.А. 331-332, 337, 377.
Еремина И.В. 74, 79, 98, 100, 136.
Ефимов В.М. 11, 74, 83, 98, 160, 168, 304.
Жерихин В.В. 15-16, 20, 302, 325, 394-395, 418, 435.
Животовский Л.А. 150, 197, 203, 206, 212.
Жигальский О.А. 11.
Жолнеровская Е.И. 12.
Жоффруа Сент-Илер Э. 10, 26-27, 44, 237, 239, 245, 258-259, 270, 281-282, 291.
Забанов С.А. 150, 203, 269.
Захаров В.М. 11, 18, 163, 181-182, 410.
Захаров И.К. 150.
Захарова Е.Ю. 12, 223, 396-397.
Иванов В.И. 295.
Иванников А.В. 150.
Ильенко А.И. 399.
Ильяшенко В.Б. 20.
Инге-Вечтомов С.Г. 11, 34, 183, 191-192.
Иогансен В. 184, 187, 295, 425-426, 434.
Ищенко В.Г. 11.
Кампер П. 26.
Камшилов М.М. 145.
Канаев И.И. 25-27, 29-30, 237-238, 245, 259, 270, 280-282.
Ким Дж.-О. 304.
Кларк Д.М. 163, 410.
Ковалева В.Ю. 74, 83, 98, 168, 304.
Коваленко Е.Е. 78, 85.
Колле Д.Х. 63.
Колчанов Н.А. 14, 183, 190, 195, 208.
Конюхов Б.В. 182-183.
Коп Э. 47.
Кораблев П.Н. 98.
Корнилова (Хиревич) Е.А. 306.
Корона В.В. 12, 44, 47, 51-53, 62, 183, 250-252, 260, 275, 418-419.
Корытин Н.С. 12.

- Косинцев П.А. 12.
Костенко В.А. 12, 260.
Коурова Т.П. 12, 330.
Кофмен Т. 44.
Коэн Д. 35.
Крапивко Т.П. 399.
Кренке Н.П. 21, 44, 47, 50-52, 54, 59, 61,68, 70, 75, 116, 130, 260, 264, 272, 291, 293, 300, 354, 362, 409, 415-416, 418-419, 427, 430, 434.
Крецей М. 332, 373.
Кривошеев В.Г. 12.
Круковер А.А. 74-75.
Кряжковский Ф.В. 11.
Кузнецова И.А. 12, 313, 330, 367.
Кювье Ж. 26, 237, 259, 281.
Ланкестер Р. 29, 33, 37.
Лапшов В.А. 98.
Ларина Н.И. 12, 23, 50, 98, 100, 110, 123-124, 136, 173-175, 181.
Лаубихлер М. 28, 247.
Лебедев В.С. 11, 274, 329, 355.
Лернер Дж.М. 433.
Линней К. 286, 417.
Лисин С.Р. 98.
Литвинов Ю.Н. 20, 74, 83.
Лоренц А. 201.
Лотси Дж.П. 48.
Луковцев Ю.А. 12.
Лукьянов О.А. 12, 98.
Лукьянова Л.Е. 12, 98.
Любарский Г.Ю. 21, 37, 236, 240, 245, 249, 268, 280, 282, 285-286.
Любашевский Н.М. 11, 133, 212, 214-216, 220, 223, 397.
Любищев А.А. 13, 21, 47-48, 50, 126, 237.
Лэмб М.Дж. 13, 204-206, 212.
Магомедмирзаев М.М. 181-182, 241.
Майеншайн Дж. 28, 247.
Майр Э. 13, 37, 171, 187, 246, 263, 265, 285-287, 305.
Майхилл Дж. 324.
Макаловски В. 201.
Мак-Клинтон Б. 201, 206.
Малеева А.Г. 12, 74-76, 79-80, 82-83, 85-87, 94-95, 169, 181.
Малиновский А.А. 238, 249.
Малкаров С.М. 306.
Мальгин В.М. 305-306.
Мамаев С.А. 12, 44, 260.
Мамина В.П. 330.
Маминов М.К. 98.
Мамкаев Ю.В. 21, 25, 31-33, 44, 57-58, 71, 78, 325, 429, 432.
Марвин М.Я. 12.
Марк Аврелий 268.
Марков А.В. 20, 278, 293, 410.
Маркова Е.А. 306.
Медведев Н.Н. 212.
Медведева И.М. 18.
Медников Б.М. 50.
Мейен С.В. 10, 18-19, 21, 24, 34, 43-44, 47, 51-52, 54, 60, 66-70, 75, 78,144, 236-240, 249-252, 259- 260, 263, 271-272, 274, 278, 283-287, 291, 294, 354, 409-411, 416-419, 424-425, 429.
Мейер М.Н. 305-306.
Межжерин С.В. 353.
Менделеев Д.И. 47, 50.
Микешина Н.Г. 172.
Мина М.В. 11, 169, 181, 186.
Мирошниченко Г.П. 320.
Митрофанов В.Г. 183.
Мовсесян А.А. 96.
Монахов В.Г. 11, 98.
Монтень М. 70.
Морган Т.Х. 15, 210.
Назаров В.И. 13.
Наймарк Е.Б. 20, 278, 410.
Неи М. 342, 344-345, 390.
Нифонтова М.Г. 11.
Новоженков Ю.И. 11, 181, 251.
Нончев С.Г. 183.
Нохрин Д.Ю. 306.
Нэф А. 282.
Обидина В.А. 11.
О'Брайен С. 230, 233.
Огнев С.И. 73, 110, 123-124, 326, 331, 341.
Окен Л. 245.
Олберч П. 14, 155-156-158, 163, 284.
Оленев Г.В. 11, 276.
Оно С. 206, 435.
Орлов В.Н. 306.
Осадчук А.В. 12, 215, 226.
Осадчук Л.В. 12, 98, 168.
Осборн Г.Ф. 124, 408, 418.
Остер Дж. 158.
Оуэн Р. 27-28, 31, 33, 245, 247, 424, 426, 429, 432.

- Охлопков И.М. 12.
Павлинов И.Я. 11, 19-20, 24, 34, 35-36, 42-43, 62, 88-89, 92, 142, 172, 232, 239, 285, 319, 326, 331-332, 334-338, 348, 353, 364, 373, 380, 382-383, 386-387, 391-392, 412-413.
Панчен А. 25.
Парсонс П. 219.
Паттерсон К. 33, 36, 45-46, 433.
Песенко Ю.А. 379, 390.
Песков В.Н. 98.
Пианка Э. 394, 435.
Платон 245, 286-287.
Поздняков А.А. 14, 20, 65, 74-75, 83, 168, 304, 326, 332, 337.
Позолотина В.Н. 11.
Покровский А.В. 12, 265, 330, 367.
Поляков И.Я. 132, 326, 332, 335-338, 348, 373, 377, 387-388, 412.
Попов И.Ю. 47, 78, 85.
Потапова Е.Г. 110-111, 113.
Пригожин И.Р. 177, 253.
Проскурина Н.С. 12.
Прусинер С. 191, 431.
Равкин Ю.С. 11.
Раджабли С.И. 305.
Разоренова А.П. 253.
Райт С. 165.
Ранюк М.Н. 12, 98.
Расницын А.П. 14, 41, 243, 258, 274, 301.
Ратнер В.А. 192, 203, 269.
Рауп Д. 42.
Раутиан А.С. 20-21, 124, 408.
Рёриг Г. 74, 79, 85.
Ревин Ю.В. 12.
Ремане А. 25, 30, 33, 43-45, 99, 293.
Ридль Р. 45.
Роберт Дж. 246.
Розанов А.Ю. 60.
Россолимо О.Л. 319.
Ростова Н.С. 11, 234, 326.
Рыбников Д.Е. 320.
Рычков Ю.Г. 96.
Рэфф Р. 44, 62.
Саблина О.Л. 305.
Салазар-Циудад И. 71-72, 88.
Сваффорд Д. 378.
Светлов П.Г. 30, 151.
Свиричев Ю.М. 187.
Северио М.А. 26.
Северцов А.Н. 195.
Северцов А.С. 11.
Семериков Л.Ф. 12.
Сергеев В.Е. 12, 20.
Сиванен М. 36.
Симпсон Дж.Г. 37, 44, 185, 287.
Сингер М. 15, 44, 190-191, 195-197, 202, 204.
Синева Н.В. 12.
Синская Е.Н. 50.
Сирль А. 17, 54, 97, 99-100, 111-113, 120, 123, 130, 132, 140, 142, 157, 174-175, 324-325, 383-386.
Скулкин В.С. 98.
Снитт Т. 171.
Смирнов В.С. 172, 300.
Смирнов Н.Г. 11, 20, 74, 80, 83, 85, 394, 399, 402, 405.
Соболев Д.Н. 48.
Соболевский Е.И. 167.
Сокэл Р. 171.
Стариков В.П. 11.
Стариченко В.И. 11, 133, 212, 214-217, 220, 223.
Стенгерс И. 177.
Стэнли С. 42.
Степаненко И.Л. 208.
Стил Э. 13, 198.
Стриедгер Г. 40, 301.
Струнников В.А. 60, 295, 432.
Суслов В.В. 14, 183, 190, 195, 208.
Сухентрунк Ф. 12.
Съевальд Т. 216.
Тарасов О.В. 223, 395, 396-397.
Таршис Г.И. 11.
Таршис Л.Г. 11.
Татаринов 44.
Татум Э. 192.
Тахтаджян А.Л. 238.
Терентьев П.В. 47.
Тесаков А.С. 74, 355, 363.
Тимофеев-Ресовский Н.В. 16, 23, 50, 98, 146, 166, 170, 173, 178, 181-183, 187, 246, 295, 304, 430, 436.
Том Р. 156.
Трапезников А.В. 11.
Трифонов Э.Н. 190.
Троль В. 282.
Трут Л.Н. 12, 98, 168.

- Тьюки Дж. 216.
Уоддингтон К.Х. 13-14, 16-17, 41, 58, 144-151, 154, 156-160, 175, 182, 188-189, 192, 250, 259, 263, 265, 301, 409, 429, 436-437.
Уолш Б.Д. 47, 51.
Урманцев Ю.А. 238-239, 252.
Уткин В.И. 395.
Уэйн С. 230, 233.
Фадеева Т.В. 83, 85, 399, 402, 405.
Федоров А. 207.
Федорова Л. 207.
Фалеев В.И. 11, 98, 168, 304.
Фельсенштейн Дж. 342, 378, 380-381-382.
Филипченко Ю.А. 50, 55, 153, 185.
Филон Александрийский 245.
Фитч В.М. 35.
Фишер Р. 378.
Фогт О. 430, 436.
Фома Аквинский 286.
Форд Е. 186.
Фридман В.С. 285.
Фримен М.Ф. 216.
Хаксли Дж.С. 209.
Халл Б. 38.
Хартман С. 216-217, 339.
Хенниг В. 34, 38, 46.
Хинчлифф Р. 18.
Хоу В. 219.
Хохуткин И.М. 2, 11.
Цветкова А.А. 12.
Цукеркэндл Э. 207.
Чайковский Ю.В. 13, 15, 50, 66, 78, 126, 204, 236, 239, 249, 251, 285.
Чебанов С.В. 249, 285, 290.
Чересиз С.В. 150, 182.
Черданцев В.А. 158, 178.
Чернов Ю.И. 20, 418.
Черноусова Н.Ф. 330.
Черных В.В. 21, 293, 324, 375, 410.
Четвериков С.С. 163-164.
Чибиряк М.В. 12, 223, 306, 396-397.
Чураев Р.Н. 178.
Шадрин Е.Г. 11.
Шапошников Г.Х. 179.
Шарова Л.П. 98.
Шаталкин А.И. 20-21, 24, 33-34, 37, 43, 44, 64, 248-250, 268, 280, 433.
Шварц С.С. 12, 172, 265, 290, 300, 394, 409, 418, 435.
Швецов Ю.Г. 12.
Шевырева Н.С. 71-72, 75.
Шепель А.И. 12.
Шимкевич В.М. 30, 48.
Шишкин М.А. 10-11, 14-16, 41, 60, 147-155, 157-158, 162-163, 176, 178, 181, 211, 250, 263, 274, 284, 298-299, 409, 418, 437.
Шляхтин Г.В. 11, 123.
Шмальгаузен И.И. 14, 41, 56, 146-147, 154-155, 157, 176-177, 243, 298, 409, 430.
Шпеман Г. 30.
Шпиценбергер Ф. 12.
Шрейдер Ю.А. 285, 288.
Элдридж Н. 284.
Эфрон Б. 380.
Юданин А.Я. 150.
Юнакович Н. 150.
Юрченко Н.Н. 150.
Юшков П.И. 11.
Яблоков А.В. 11, 16, 18, 23, 50, 55, 98, 166, 172-175, 181-183, 185-186, 241, 246, 297, 430.
Яблонка Е. 13, 204-206, 212.
Abramson N.I. 355, 363-364, 377, 387-388, 392.
Abuheif E. 38.
Ahlquist J. 211.
Alberch P. 14, 18, 22, 155, 158, 160, 163, 176, 284.
Andersen T. 304.
Ansorge H. 12, 98, 228.
Atchley W.R. 211-212.
Bailey D.W. 211.
Banach A. 12, 98.
Bannikova A.A. 355, 363-364, 377, 387-388, 392.
Bauchau V. 17, 97, 175.
Bergman A. 14.
Berry R. 17, 54, 97-100, 111-113, 120, 132, 142, 164, 167, 169, 174-175, 212, 219-220, 224, 228, 324-325, 383-386, 410.
Black D.L. 195.
Bock W.J. 45, 276.
Bolshakov V.N. 320.
Bolker J.A. 10, 38, 394.
Bookstein F.L. 42, 172.
Börner C. 73-74, 79, 85.
Boyd R. 302.
Boyden A. 25, 30.
Brigandt I. 24, 36, 37, 41-42, 301.

- Britten R.I. 35.
Bronn H. 27.
Brower J.C. 138.
Bykova G.V. 319-320.
Carleton M.D. 319.
Carpenter J.R.H. 212, 219.
Chaline J. 326, 348, 377.
Chasovnikarova T. 220.
Cheverud J.M. 42.
Cole III T.M. 42, 232.
Colless D.H. 63.
Conroy C. 377, 387.
Cook J.A. 377, 387.
Cracraft J. 45-46.
de Beer G. 39.
de Candolle A. 285.
Debat V. 212, 297.
Dempster A. 382.
Deol M.S. 96-97, 123, 133, 165-166, 219.
de Pinna M.C.C. 33, 36, 45.
Dobzhansky T. 15.
Eldredge N. 46, 284.
Estabrook G.F. 46.
Evans W.E. 98.
Farris J.S. 24, 42, 46, 381.
Fedorov A. 206-207.
Fedorova L. 207.
Felsenstein J. 19, 42, 293, 342, 378, 380-382.
Festing M. 211-212.
Fitch W.M. 35-36, 212.
Ford E.B. 187.
Foote M. 20.
Freeman M.F. 216.
Gegenbaur K. 27.
Geoffroy St.-Hilaire E. 26, 237, 259, 270, 281.
Gehring W.J. 146, 246.
Gilbert S.F. 10, 13-14, 34, 38, 189, 250, 394.
Gileva E.A. 319-320.
Gingerich Ph.D. 243.
Goldschmidt R.B. 159.
Goodwin B. 41-42.
Gray G.S. 36.
Grewal M.S. 165, 174, 211, 220.
Gould S. 243, 284.
Grüneberg H. 17, 53, 96-97, 164-165, 174, 218-219-220, 224, 382.
Haeckel E. 27, 30.
Haecker V. 296.
Hahn M.W. 208, 211.
Hall B. 13, 38, 249, 266, 268, 394.
Hammer III. 305, 320.
Hampshire C.J. 42.
Hart B.S. 326, 332, 348.
Hartman S. 17, 216, 228, 304, 339.
Hennig W. 24, 34, 38, 46, 377.
Hill J.E. 129.
Hillis D.M. 35, 232.
Hinton M.A.C. 73.
Hooper E.T. 326, 332, 348.
Howe W.L. 219.
Hull D.L. 286.
Huxley J.S. 246.
Jaarola M. 377, 387-388.
Jablonka E. 150, 180, 182-183, 203-204, 212.
Jakobson M.E. 174.
Jernvall J. 13, 71-72, 82, 88, 178, 182.
Jolliffe I.T. 303, 334.
Keller R.A. 302.
Khokhutkin I.M. 4.
Kim J. 62.
Kim M. 62.
Kitcher P. 287.
Klingenberg K. 212.
Kluge A.G. 22, 46.
Kohen D. 35.
Korona R. 150, 199-200.
Kretzoi M. 326, 332, 348, 373.
Kyle K.M. 138.
Lamb M.J. 150, 180, 182-183, 203-204, 212.
Lankester R. 29.
Lazarova I. 220, 304.
Leamy L. 212.
Lebedev V.S. 355, 363-364, 377, 387-388, 392.
Leimar O. 297.
Lerner I.M. 96, 157.
Lewin R. 211.
Lindquist S. 199-200.
Lorenz A. 201, 207.
Lowenstein J.M. 211.
MacLeod N. 232.
Makalowski W. 201, 207.
Markov A.V. 220.
Markov T. 394.
Markowski J. 304.
Maynard Smith J. 18.
McShea D.W. 59.
Meacham C.A. 46.
Meyen S.V. 52, 54, 67, 272, 409-410, 419.

- Minelli A. 38.
Moyné S. 20, 353, 394.
Musser G.G. 319.
Naef A. 282.
Navarro N. 353.
Nei M. 342.
Neige P. 20, 353, 394.
Nelson G. 293.
Newell-Price J. 190, 206.
Northcutt R.G. 38.
Novacek M.J. 75.
O'Brien S.J. 211-212, 230, 233.
Osborn H.F. 124, 408.
Oster G. 22, 158.
Owen R. 27, 245.
Panchen A. 25.
Parsell D.A. 199.
Parsons P.A. 219.
Patterson C. 24, 33, 36, 45-46.
Pavlinov I.Ya. 319.
Peruffo B. 38.
Petruszewicz K. 394.
Platnick N. 24, 293.
Raff R.A. 34, 38, 62, 249-250, 268.
Ranyuk M.N. 98.
Raup D.M. 42.
Remane A. 25, 30, 33, 43, 99.
Riedl R. 46.
Rieppel O. 33, 36.
Robert J.S. 189, 246, 248.
Rohlf F.J. 42, 172, 234.
Rossolimo O.L. 319.
Roth V.L. 38.
Rörig G. 73-74, 79, 85.
Rudel D. 20, 22.
Rutherford S.L. 200.
Salazar-Ciudad I. 13, 72, 82, 88, 178, 182.
Sanchez-Villagra M.R. 35, 75.
Sans-Fuentes M.A. 220, 224.
Sarkar S. 38.
Searle A. 17, 54, 96-97, 99-100, 111-113, 120, 132, 142, 164, 164-165, 167, 174-175, 212, 219-220, 224, 324-325, 383-386, 410.
Seigal M.L. 14.
Shishkin M.A. 151.
Schlichting C.D. 297.
Shubin N.H. 40.
Sibley C.G. 211.
Simpson G.G. 42, 97, 140.
Sjøvold T. 216, 226, 304.
Sneath P.H.A. 24, 37, 42, 171, 297, 338.
Smith H. 297.
Sokal R.R. 24, 37, 42, 171, 297, 338.
Sommer R.J. 20, 22.
Spemann H. 30.
Spitzenberger F. 12.
Staats J. 212.
Stepanenko I.L. 208-209.
Stevens P.F. 45.
Strauss R.E. 22.
Striedter G.F. 38, 40, 300.
Suchentrunk F. 12, 60, 220, 224.
Syvanen M. 36.
Swiderski D.L. 42.
Swofford D.L. 378.
Tesakov A.S. 355, 363-364, 387-388, 392.
Tomala K. 150, 199-200.
Troll W. 50, 282.
Truslove G.M. 96, 133, 164, 165-166, 174, 219.
Tukey J.W. 216.
Uhlikova J. 220.
Van Valen L.M. 38.
Vavilov N.I. 48.
Vasilyev A.G. 98.
Vasilyeva I.A. 98, 319.
Vasil'eva I.A. 17, 98, 220, 228, 304.
Venit E.P. 59.
Ventura J. 220, 224.
Waddington K.H. 17, 40, 147, 150-151, 157, 159, 176.
Wagner G.P. 24, 34, 38-39, 43, 302.
Walsh B.D. 48.
Wayne R.K. 211-212, 230, 233.
Weber W. 97.
Webster G. 41.
West-Eberhard M.J. 39-40, 69, 297.
Wheeler W. 36.
Wiig Ø. 304.
Wiley E.O. 24, 34.
Williams B.A. 35, 75.
Wolf L. 282.
Wray G.A. 208, 211.
Yablokov A.V. 98.
Zakharov V.M. 18, 98, 163, 182, 410.
Zelditch M.L. 42, 172, 211, 232, 353.
Zimmermann K. 73.
Zuckerklandl E. 182-183, 207, 211.
Zwick M. 59.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 3.2. Перечень изученных видов с указанием их систематического положения, полных латинских названий, объема выборок, которые использованы при гомологизации фенов, и сокращенных условных названий, приводимых в других таблицах и рисунках

Номер вида	Условное название	ИЗУЧЕННЫЕ ТАКСОНЫ	Число экз.
		ОТРЯД ГРЫЗУНЫ – RODENTIA BOWDICH, 1821	
		ПОДОТРЯД БЕЛКООБРАЗНЫЕ – SCIUROMORPHA	
		СЕМЕЙСТВО БЕЛИЧЬИ – SCIURIDAE FISCHER, 1817	
1	ptevol	ПОДСЕМЕЙСТВО ЛЕТЯЖЬИ – PTEROMYINAE BRANDT, 1855 <i>Pteromys volans</i> Linnaeus, 1758	4
2	scivul	ПОДСЕМЕЙСТВО БЕЛКИ – SCIURINAE S.STR. <i>Sciurus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	5
3	tamsib	ПОДСЕМЕЙСТВО НАЗЕМНЫЕ БЕЛИЧЬИ – MARMOTINAE <i>Tamias sibiricus</i> Laxmann, 1769	4
4	spmaj	<i>Spermophilus major</i> Lichtenstein, 1823	3
5	sparr	<i>Spermophilus parryi</i> Richardson, 1825	5
		ПОДОТРЯД СОНЕОБРАЗНЫЕ – GLIRIMORPHA	
		СЕМЕЙСТВО СОНЕВЬЕ – MYOXIDAE GRAY, 1821	
6	drynit	ПОДСЕМЕЙСТВО ЛЕЙТИВЬЕ – LEITHIINAE LYDEKKER, 1895 <i>Dryomys nitedula</i> Pallas, 1778	5
7	elquer	<i>Eliomys quercinus</i> Linnaeus, 1766	2
		ПОДОТРЯД МЫШЕОБРАЗНЫЕ – MYOMORPHA	
		СЕМЕЙСТВО МЫШИНЫЕ – MURIDAE GRAY, 1821	
8	microm	ПОДСЕМЕЙСТВО МУРЬИ – MURINAE S.STR. <i>Micromys minutus</i> Pall, 1771	5
9	mmus	<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	2628
10	apagr	<i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771	12
11	sylvur	<i>Sylvaemus uralensis</i> Pallas, 1811	1326
12	sylvfl	<i>Sylvaemus flavicollis</i> Melchior, 1834	125
13	ratnor	<i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769	105
14	nesind	<i>Nesokia indica</i> Gray et Hardwicke, 1830	2
		СЕМЕЙСТВО ХОМЯКОВЫЕ – CRICETIDAE FISHER, 1817	
15	crcric	ПОДСЕМЕЙСТВО ХОМЯЧЬИ – CRICETINAE S.STR. <i>Cricetus cricetus</i> Linnaeus, 1758	24
16	crmig	<i>Cricetulus migratorius</i> Pallas, 1773	22
17	mesocr	<i>Mesocricetus auratus</i> Waterhouse, 1839	23
18	eltalp	ПОДСЕМЕЙСТВО ПОЛЕВОЧЬИ – ARVICOLINAE GRAY, 1821 <i>Ellobius talpinus</i> Pallas, 1770	22
19	eltanc	<i>Ellobius tancrei</i> Blasius, 1884	11
20	myop	<i>Myopus schisticolor</i> Lilljeborg, 1844	145
21	lemm	<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr, 1792	27
22	dicros	<i>Dicrostonyx torquatus</i> Pallas, 1778	23
23	lagur	<i>Lagurus lagurus</i> Pallas, 1773	71
24	eolag	<i>Eolagurus luteus</i> Eversmann, 1840	1
25	prom	<i>Prometheomys schaposchnikovi</i> Satunin, 1901	98

Продолжение таблицы 3.2.

Номер вида	Условное название	ИЗУЧЕННЫЕ ТАКСОНЫ	Число экз.
26	clruf	<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sun devall, 1846	152
27	clglar	<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780	3055
28	clrut	<i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas, 1779	539
29	clgap	<i>Clethrionomys gapperi</i> Vigors, 1830	15
30	amacr	<i>Alticola (Aschizomys) macrootis</i> Radde, 1861	375
31	alem	<i>Alticola (Aschizomys) lemminus</i> Miller, 1899	581
32	afetis	<i>Alticola (Aschizomys) fetisovi</i> Galkina et Epiphantseva, 1989	38
33	aargen	<i>Alticola (Alticola) argentatus</i> Severtzov, 1879	49
34	astrel	<i>Alticola (Platycranius) strelzowi</i> Kastschenko, 1901	26
35	phenac	<i>Phenacomys intermedius</i> Merriam, 1889	1
36	ondat	<i>Ondatra zibethicus</i> Linnaeus, 1766	126
37	arvter	<i>Arvicola terrestris</i> Linnaeus, 1758	498
38	lasiop	<i>Lasiopodomys brandti</i> Radde, 1861	23
39	lasiom	<i>Lasiopodomys mandarinus</i> Milne-Edwards, 1871	1
40	chrob	<i>Chionomys roberti</i> Thomas, 1906	13
41	chgud	<i>Chionomys gud</i> Satunin, 1909	18
42	mmaj	<i>Microtus (Terricola) majori</i> Thomas, 1906	86
43	mdag	<i>Microtus (Terricola) daghestanicus</i> Shidlovsky, 1919	6
44	msubt	<i>Microtus (Terricola) subterraneus</i> Selys-Longchamps, 1838	4
45	mjud	<i>Microtus (Neodon) juldaschi</i> Severtzov, 1879	557
46	mcarr	<i>Microtus (Neodon) carruthersi</i> Thomas, 1906	184
47	mcar2	« <i>Microtus carruthersi</i> » (заповед. Аксу-Джабагы)	264
48	msoc	<i>Microtus (Sumeriomys) socialis</i> Pallas, 1773	13
49	moec	<i>Microtus (Pallasiinus) oeconomus</i> Pallas, 1776	1923
50	mmax	<i>Microtus (Alexandromys) maximowiczi</i> Shrenk, 1859	25
51	mmid	<i>Microtus (Alexandromys) middendorffi</i> Poljakov, 1881	97
52	mgreg	<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i> Pallas, 1779	78
53	mabbr	<i>Microtus (Stenocranius) abbreviatus</i> Miller, 1899	2
54	magre	<i>Microtus (Microtus) agrestis</i> Linnaeus, 1761	40
55	marv	<i>Microtus (Microtus) arvalis</i> Pallas, 1778	113
56	mlev	<i>Microtus (Microtus) levis</i> Miller, 1908 (= <i>rossiaemeridionalis</i> Ognev, 1924)	136
57	milaeu	<i>Microtus (Microtus) ilaeus</i> Thomas, 1912(= <i>kirgizorum</i> Ognev, 1950). Изучены две выборки milaeu1 и milaeu2	90
58	mtrans	<i>Microtus (Microtus) transcaspicus</i> Satunin, 1909	45
59	morca	<i>Microtus (Microtus) orcadensis</i> Millais, 1904	3
60	mpenn	<i>Microtus (Mynomes) pennsylvanicus</i> Ord, 1815	7
СЕМЕЙСТВО ПЕСЧАНКОВЫЕ GERBILLIDAE GRAY, 1825 ПОДСЕМЕЙСТВО GERBILLINAE S. STR.			
61	merion	<i>Meriones meridianus</i> Pallas, 1773	2
62	rhom	<i>Rhombomys opimus</i> Lichtenstein, 1823	30
Итого (без учета природных выборок <i>Microtus arvalis</i> sensu lato): 14015 экз.			

Таблица 10.1. Частоты встречаемости фенотипов у изученных форм грызунов, %

Номер фена	Вид / Признак	mlev	marv	milaeu1	milaeu2	magr	mpenn	mtran 1
		n = 282	n = 286	n = 114	n = 60	n = 30	n = 14	n = 44
1	FOran	27.14	23.51	9.65	5.00	40.00	0.00	15.91
2	FFran	17.38	13.29	15.79	36.67	20.00	0.00	13.64
3	FFrdoan	0.71	0.70	0.00	0.00	0.00	14.29	0.00
4	FFr	22.70	51.79	42.11	53.33	86.67	64.29	77.27
5	FFrdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
6	FEtdu	22.70	18.02	10.53	3.39	20.00	14.29	11.36
7	FEtacan	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	FEtapo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	FTm(-)	41.79	2.54	0.00	5.36	0.00	14.29	2.27
10	FTmacan	0.71	4.59	35.09	0.00	3.33	0.00	4.55
11	FTmacsu	0.71	8.83	4.39	8.62	6.67	0.00	0.00
12	FTmacif	0.00	4.95	1.75	0.00	3.33	0.00	4.55
13	FTmacpo	1.08	21.25	34.21	5.36	3.33	7.14	0.00
14	MeTm	0.00	0.00	0.00	0.00	58.62	57.14	15.91
15	MeTmdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16	FePala	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
17	FCnsudu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	FCnif	8.70	5.13	2.68	0.00	0.00	0.00	2.27
19	FHgdu	70.18	59.57	5.41	15.69	16.67	14.29	13.64
20	FHgtr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
21	FHgqu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22	FHgla	6.43	29.66	18.75	11.54	54.17	28.57	9.09
23	FPmme*	98.58	82.37	98.25	93.33	93.33	0.00	77.27
24	FPmvean	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	FPmmeпо*	2.84	35.00	12.28	6.67	13.33	0.00	9.09
26	FPmveпо	0.71	0.00	6.14	0.00	0.00	0.00	11.36
27	FPmlaan	17.38	37.14	4.39	15.00	13.33	0.00	11.36

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	mlev	marv	milaeu1	milaeu2	magr	mpenn	mtran1
		n = 282	n = 286	n = 114	n = 60	n = 30	n = 14	n = 44
54	FAsdo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	FOvasu	1.79	5.54	5.26	21.05	17.86	14.29	0.00
56	FRtacsu	0.71	0.00	0.00	3.33	0.00	28.57	0.00
57	FOvaspo-I	2.13	1.40	16.67	3.45	20.00	14.29	4.55
58	FOvaspo-II	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
59	FRtacif-II	0.71	0.00	0.00	0.00	0.00	57.14	4.55
60	FRtacan	13.98	32.73	8.77	39.66	75.86	14.29	18.18
61	PnIo	96.44	91.13	8.77	3.39	17.24	85.71	90.91
62	FAlsu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
63	FMtacan	1.06	0.70	11.40	13.33	0.00	0.00	2.27
64	FMtacsu	0.35	1.05	1.75	6.67	3.33	0.00	0.00
65	FMtасpo	0.00	0.35	0.88	0.00	0.00	0.00	0.00
66	FMtdoan	3.19	4.56	1.75	0.00	0.00	0.00	0.00
67	FMtdo	0.00	0.70	0.00	0.00	0.00	7.14	34.09
68	FMtpricla	1.77	3.50	26.32	0.00	0.00	0.00	4.55
69	FMtpric	7.80	12.24	10.53	3.33	0.00	0.00	2.27
70	FMtlg	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	86.36
71	FMas	61.23	61.75	85.84	93.33	60.00	21.43	75.00
72	OcPa*	37.23	0.79	1.75	0.00	0.00	0.00	0.00
73	FnPa*	0.00	0.00	1.75	0.00	0.00	0.00	0.00
74	FgPame	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
75	OcPalp	11.96	0.00	0.00	0.00	6.67	0.00	2.27
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
77	FeFrla	11.43	4.23	0.00	0.00	6.67	0.00	0.00
78	FnFr*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
79	FPoan	77.45	57.76	50.00	43.33	36.67	0.00	38.64
80	FPo(-)	32.61	0.00	3.51	0.00	0.00	0.00	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	mtran2	mmax	mmid	moech	moeco	moecu	mgramj
		n = 32	n = 50	n = 52	n = 50	n = 54	n = 72	n = 50
1	FOran	28.13	48.00	23.08	34.00	33.33	16.67	26.00
2	FFran	15.63	14.00	36.54	36.00	16.67	23.61	10.00
3	FFrdoan	0.00	0.00	0.00	2.00	1.85	2.78	14.00
4	FFr	65.63	56.00	55.77	58.00	62.96	48.61	74.00
5	FFrdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.00
6	FEtdu	15.63	20.00	15.38	36.00	46.30	18.06	10.00
7	FEtacan	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	FEtapo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	FTm(-)	6.25	24.00	3.85	30.00	14.81	15.71	32.00
10	FTmacan	0.00	6.00	3.85	4.00	1.85	9.72	0.00
11	FTmacsu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	FTmacif	0.00	4.00	3.85	0.00	0.00	4.17	0.00
13	FTmacpo	0.00	12.00	0.00	8.00	5.56	15.71	4.00
14	MeTm	21.88	36.00	44.23	80.00	66.67	91.43	28.00
15	MeTmdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16	FePala	0.00	0.00	0.00	4.00	0.00	0.00	2.00
17	FCnsudu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	FCnif	12.50	48.00	11.54	0.00	3.70	0.00	8.00
19	FHGdu	9.38	26.00	28.85	56.00	48.15	44.12	6.00
20	FHGtr	0.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
21	FHGqu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22	FHGla	12.50	26.00	19.23	16.00	18.52	18.84	22.00
23	FPmme*	75.00	84.00	69.23	72.00	85.19	100.00	40.00
24	FPmvean	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	FPmmepo*	18.75	28.00	42.31	12.00	3.70	14.29	32.00
26	FPmvepo	18.75	10.00	7.69	0.00	3.70	1.39	0.00
27	FPmlaan	12.50	28.00	44.23	22.00	3.70	14.08	4.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	mtran2	mmax	mmid	moech	moeco	moecu	mgramj
		n = 32	n = 50	n = 52	n = 50	n = 54	n = 72	n = 50
54	FAsdo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	FOvacsu	0.00	6.00	0.00	8.00	20.37	11.27	0.00
56	FRtacsu	0.00	14.00	15.38	22.00	16.67	31.94	4.00
57	FOvaco-I	3.13	14.00	13.46	50.00	46.30	40.28	6.00
58	FOvaco-II	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
59	FRtacif-II	53.13	0.00	23.08	50.00	25.93	11.11	0.00
60	FRtacan	25.00	40.00	50.00	42.00	40.74	55.71	42.00
61	Pnlo	75.00	0.00	3.85	2.00	0.00	1.39	100.00
62	FAlsu	0.00	0.00	0.00	0.00	7.41	0.00	0.00
63	FMtacan	6.25	22.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
64	FMtacsu	3.13	0.00	5.77	0.00	1.85	0.00	2.00
65	FMtaco	0.00	4.00	11.54	0.00	1.85	1.39	0.00
66	FMtdoan	12.50	12.00	1.92	4.00	0.00	8.33	20.00
67	FMtdo	31.25	0.00	11.54	0.00	5.56	6.94	2.00
68	FMtpricla	0.00	18.00	9.62	64.00	20.37	6.94	54.00
69	FMtpric	12.50	4.00	9.62	8.00	11.11	6.94	16.00
70	FMtlg	59.38	0.00	0.00	4.00	5.56	1.39	2.00
71	FMas	68.75	68.00	59.62	84.00	88.89	83.33	58.00
72	OcPa*	0.00	4.00	0.00	0.00	0.00	2.78	0.00
73	FnPa*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
74	FgPame	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00
75	OcPalp	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
77	FeFrla	0.00	0.00	5.77	0.00	0.00	0.00	0.00
78	FnFr*	0.00	0.00	0.00	4.00	0.00	0.00	4.00
79	FPoan	21.88	28.00	32.69	12.00	25.93	32.39	44.00
80	FPo(-)	0.00	4.00	7.69	12.00	0.00	4.17	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	mgrgr1	mgrgr2	msoc	mmaj	mjudl	mcarr	mcarr2
		n = 56	n = 50	n = 24	n = 52	n = 50	n = 52	n = 52
1	FOran	24.00	23.08	0.00	1.92	14.00	7.84	5.77
2	FFran	2.00	7.69	8.33	26.92	28.00	15.69	46.15
3	FFrdoan	6.00	9.09	0.00	0.00	26.00	9.62	11.54
4	FFr	42.00	50.00	70.83	48.08	48.00	59.62	19.23
5	FFrdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
6	FEtdu	2.00	9.80	0.00	7.69	8.00	21.15	13.73
7	FEtacan	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	FEtapo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	FTm(-)	36.00	24.07	70.83	86.54	2.00	3.85	1.96
10	FTmacan	0.00	0.00	0.00	1.92	0.00	5.77	1.92
11	FTmacsu	0.00	0.00	4.17	0.00	2.00	0.00	0.00
12	FTmacif	2.00	1.79	12.50	0.00	0.00	1.92	0.00
13	FTmaapo	2.00	0.00	0.00	1.92	0.00	0.00	1.92
14	MeTm	86.00	27.78	75.00	44.23	0.00	0.00	1.92
15	MeTmdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16	FePala	14.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.92
17	FCnsudu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	FCnif	6.00	12.96	0.00	0.00	6.00	1.92	1.96
19	FHGdu	8.00	11.11	25.00	11.54	44.00	13.46	78.43
20	FHGtr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
21	FHGqu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22	FHGla	60.00	31.48	54.17	15.38	0.00	38.46	0.00
23	FPmme*	84.00	88.89	100.00	76.92	92.00	84.62	73.08
24	FPmvean	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	FPmmepo*	4.00	7.41	0.00	0.00	12.00	42.31	30.77
26	FPmvepo	6.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	3.85
27	FPmlaan	0.00	7.41	16.67	13.46	10.00	5.77	59.62

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	mgrgr1	mgrgr2	msoc	mmaj	mjud	mcarr	mcarr2
		n = 56	n = 50	n = 24	n = 52	n = 50	n = 52	n = 52
54	FAsdo	6.00	16.67	20.83	0.00	2.00	4.00	0.00
55	FOvacsu	8.00	12.50	20.83	1.92	16.00	14.00	5.77
56	FRtacsu	16.00	3.57	4.17	30.77	0.00	3.85	57.69
57	FOvacpo-I	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
58	FOvacpo-II	4.00	0.00	0.00	46.15	0.00	0.00	0.00
59	FRtacif-II	50.00	35.19	41.67	19.23	64.00	88.24	76.92
60	FRtacan	100.00	100.00	79.17	86.54	100.00	100.00	100.00
61	Pnlo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
62	FAlsu	0.00	1.79	0.00	9.62	0.00	0.00	0.00
63	FMtacan	0.00	1.79	0.00	0.00	2.00	0.00	11.54
64	FMtacsu	0.00	0.00	0.00	0.00	4.00	0.00	3.85
65	FMtacpo	2.00	5.36	4.17	1.92	0.00	9.62	25.00
66	FMtdoan	4.00	0.00	8.33	0.00	0.00	3.92	0.00
67	FMtdo	48.00	7.14	8.33	1.92	32.00	13.73	13.46
68	FMtricia	10.00	0.00	4.17	7.69	0.00	3.85	0.00
69	FMtrpic	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
70	FMtlg	54.00	39.29	66.67	61.54	58.00	58.82	17.31
71	FMas	0.00	3.57	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
72	OcPa*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
73	FnPa*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
74	FgPame	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
75	OcPalp	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	1.92	0.00	0.00	0.00
77	FeFrla	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.69
78	FnFr*	52.00	37.50	41.67	48.08	46.00	27.45	40.38
79	FPoan	2.00	0.00	0.00	3.85	2.00	21.15	0.00
80	FPo(-)	0.00	1.79	0.00	3.85	2.00	1.92	7.69

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	mgrgr1	mgrgr2	msoc	mmaj	mjudl	mcarr	mcarr2
		n = 56	n = 50	n = 24	n = 52	n = 50	n = 52	n = 52
81	FPodu	28.00	10.71	0.00	7.69	44.00	5.77	36.54
82	FSqor	18.00	3.57	8.33	15.38	44.00	80.77	40.38
83	FMbacsu	2.00	1.79	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
84	FMbacif	0.00	3.57	4.17	5.77	30.00	13.46	17.31
85	FMbacan	2.00	1.79	0.00	9.62	32.00	11.54	46.15
86	FMbaepo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
87	Oslpbi*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
88	FeMs	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
89	FeMsdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
90	FeBs*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
91	IcPsla	0.00	0.00	16.67	0.00	0.00	0.00	3.85
92	FBsme*	58.00	51.79	45.83	53.85	14.00	42.31	28.85
93	FBsla	32.00	14.29	8.33	11.54	12.00	0.00	7.69
94	FFrme*	0.00	0.00	0.00	11.54	0.00	0.00	0.00
95	FFrmean*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
96	FsFrfin*	66.00	48.21	41.67	75.00	44.00	32.69	30.77
97	Fip	64.00	41.07	45.83	23.08	28.00	25.00	13.46
98	Fipla	24.00	28.57	0.00	11.54	12.00	15.38	30.77
99	Fipme*	22.00	8.93	0.00	9.62	4.00	3.85	3.85
100	FFror	6.00	1.79	16.67	1.92	8.00	7.69	1.92
101	FNs	8.00	3.57	0.00	3.85	0.00	11.54	15.38
102	FNsme*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
103	FvPm	0.00	0.00	0.00	17.31	0.00	9.62	3.85
104	Ieve	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
105	CoPIMx	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
106	CoMsTp	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
107	Fslo	28.00	10.71	0.00	7.69	44.00	5.77	36.54

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	lasiop	arvter	chgud	chrob	clgap	clrutil	clgalr
		n = 46	n = 44	n = 24	n = 26	n = 30	n = 68	n = 48
1	FOran	19.57	0.00	2.94	0.00	0.00	12.00	18.75
2	FFran	8.70	2.27	8.82	7.69	33.33	36.00	43.75
3	FFrdoan	8.70	43.18	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
4	FFr	76.09	95.45	73.53	38.46	80.00	99.00	100.00
5	FFrdu	4.35	4.55	0.00	0.00	0.00	5.56	18.75
6	FEtdu	15.22	2.27	20.59	3.85	0.00	12.11	0.00
7	FEtacan	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	FEtacro	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	FTm(-)	13.04	0.00	15.63	0.00	3.33	33.33	0.00
10	FTmacan	0.00	2.27	5.88	4.17	0.00	1.00	0.00
11	FTmacsu	0.00	6.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	FTmacif	0.00	4.55	15.63	12.50	0.00	0.00	0.00
13	FTmacpo	2.17	13.64	5.88	4.17	0.00	0.00	2.08
14	MeTm	13.04	18.18	77.42	25.00	66.67	93.22	72.92
15	MeTmdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	6.25
16	FePala	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
17	FCnsudu	0.00	4.55	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	FCnif	15.22	11.36	6.25	0.00	3.33	0.00	0.00
19	FHGdu	82.61	97.73	53.13	19.23	46.67	92.00	25.00
20	FHGtr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	14.11	0.00
21	FHGqu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22	FHGla	6.52	15.91	31.25	34.62	3.33	21.44	22.92
23	FPmme*	100.00	95.45	88.24	100.00	60.00	80.00	79.17
24	FPmvean	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	FPmmepo*	8.70	9.09	35.29	0.00	0.00	0.00	4.17
26	FPmvepo	0.00	6.82	0.00	11.54	0.00	1.00	0.00
27	FPmlaan	0.00	11.36	5.88	11.54	26.67	37.11	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	lasiop	arvter	chgud	chrob	clgap	clrutil	clgalr
		n = 46	n = 44	n = 24	n = 26	n = 30	n = 68	n = 48
54	FAsdo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	FOvacsu	0.00	2.27	5.88	20.83	0.00	11.00	4.17
56	FRtacsu	10.87	11.36	11.76	0.00	30.00	3.00	12.50
57	FOvacpo-I	17.39	20.45	50.00	25.00	3.33	17.78	18.75
58	FOvacpo-II	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
59	FRtacif-II	8.70	15.91	0.00	0.00	0.00	18.11	29.17
60	FRtacan	69.57	6.82	19.35	41.67	16.67	28.67	18.75
61	Pnlo	89.13	100.00	100.00	100.00	0.00	0.00	0.00
62	FAlsu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
63	FMtacan	0.00	4.55	0.00	0.00	0.00	2.00	4.17
64	FMtacsu	0.00	4.55	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
65	FMtacpo	0.00	0.00	38.24	23.08	0.00	0.00	4.17
66	FMtdoan	15.22	4.55	0.00	0.00	13.33	9.78	22.92
67	FMtdo	0.00	0.00	0.00	19.23	10.00	9.56	16.67
68	FMtpriela	15.22	36.36	14.71	11.54	0.00	5.56	0.00
69	FMtpric	0.00	9.09	8.82	11.54	0.00	2.78	0.00
70	FMtlg	0.00	0.00	5.88	0.00	6.67	13.56	47.92
71	FMas	23.91	63.64	58.82	57.69	56.67	81.89	79.17
72	OcPa*	13.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
73	FnPa*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
74	FgPame	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
75	OcPalp	4.35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
77	FeFrla	0.00	0.00	0.00	3.85	0.00	2.78	0.00
78	FnFr*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
79	FPoan	8.70	40.91	39.39	30.77	30.00	11.56	20.83
80	FPo(-)	0.00	31.82	2.94	3.85	0.00	0.00	2.08

Продолжение таблицы 10.1.

Номер призн.	Вид Фен	clruf	astrel	aargen	afetis	amacr	amvin	alemT
		n = 56	n = 52	n = 30	n = 74	n = 52	n = 52	n = 52
1	FOran	0.00	19.23	23.33	12.16	1.92	3.70	5.77
2	FFran	42.86	15.38	6.67	81.08	21.15	3.70	5.77
3	FFrdoan	0.00	7.69	0.00	0.00	0.00	11.11	0.00
4	FFr	66.07	84.62	73.33	91.89	67.31	51.85	82.69
5	FFrdu	8.93	42.31	26.67	22.97	3.85	1.85	30.77
6	FEtdu	0.00	28.85	13.33	24.32	1.92	5.56	1.92
7	FEtacan	0.00	55.77	26.67	0.00	1.92	5.56	5.77
8	FEtacro	0.00	1.92	3.33	8.11	3.85	3.70	0.00
9	FTm(-)	1.79	0.00	0.00	2.70	1.92	0.00	3.85
10	FTmacan	0.00	1.92	6.67	0.00	0.00	0.00	0.00
11	FTmacsu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	FTmacif	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
13	FTmacpo	0.00	0.00	23.33	0.00	0.00	0.00	36.54
14	MeTm	14.29	100.00	30.00	82.43	76.92	53.70	98.08
15	MeTmdu	0.00	26.92	0.00	1.35	0.00	1.85	5.77
16	FePala	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
17	FCnsudu	0.00	23.08	3.33	1.35	0.00	0.00	0.00
18	FCnif	0.00	0.00	10.00	1.35	0.00	11.11	1.92
19	FHgdu	71.43	98.08	76.67	100.00	100.00	62.96	69.23
20	FHgtr	5.36	50.00	6.67	56.76	9.62	0.00	3.85
21	FHgqu	0.00	3.85	0.00	5.41	0.00	0.00	0.00
22	FHgla	3.57	15.38	30.00	17.57	26.92	14.81	28.85
23	FPmme*	92.86	30.77	20.00	94.59	69.23	92.59	65.38
24	FPmvean	0.00	50.00	0.00	1.35	1.92	0.00	0.00
25	FPmmepo*	7.14	11.54	26.67	8.11	7.69	7.41	3.85
26	FPmvepo	1.79	3.85	13.33	4.05	0.00	0.00	0.00
27	FPmlaan	0.00	21.15	13.33	70.27	15.38	29.63	61.54

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	clruf	astrel	aargen	afetis	amacr	amvin	alemT
		n = 56	n = 52	n = 30	n = 74	n = 52	n = 52	n = 52
54	FAsdo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	FOvacsu	12.50	32.69	0.00	60.81	0.00	0.00	7.69
56	FRtacsu	21.43	5.77	0.00	16.22	3.85	5.56	9.62
57	FOvacro-I	1.79	17.31	3.33	20.27	9.62	0.00	3.85
58	FOvacro-II	0.00	38.46	0.00	0.00	0.00	0.00	1.92
59	FRtacif-II	19.64	51.92	70.00	31.08	19.23	1.85	53.85
60	FRtacan	32.14	30.77	30.00	13.51	17.31	12.96	57.69
61	Pnlo	0.00	0.00	0.00	87.84	98.08	3.70	0.00
62	FAlsu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
63	FMtacan	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.85	0.00
64	FMtacsu	0.00	0.00	0.00	2.70	0.00	0.00	0.00
65	FMtacro	0.00	3.85	3.33	12.16	0.00	0.00	0.00
66	FMtdoan	3.57	7.69	30.00	20.27	7.69	31.48	46.15
67	FMtdo	26.79	28.85	3.33	0.00	3.85	0.00	21.15
68	FMtridla	5.36	0.00	10.00	0.00	1.92	7.41	0.00
69	FMtridic	1.79	28.85	13.33	18.92	0.00	0.00	23.08
70	FMtlg	0.00	5.77	23.33	1.35	3.85	11.11	26.92
71	FMas	71.43	76.92	63.33	50.00	40.38	50.00	57.69
72	OcPa*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.85
73	FnPa*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
74	FgPame	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
75	OcPalp	0.00	0.00	0.00	1.35	0.00	0.00	0.00
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
77	FeFrla	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
78	FnFr*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
79	FPoan	39.29	1.92	10.00	17.57	30.77	1.85	25.00
80	FPo(-)	0.00	0.00	3.33	0.00	0.00	0.00	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	clruf	astrel	aargen	afetis	amacr	amvin	alemT
		n = 56	n = 52	n = 30	n = 74	n = 52	n = 52	n = 52
81	FPodu	7.14	5.77	0.00	2.70	1.92	1.85	34.62
82	FSqor	16.07	0.00	10.00	4.05	0.00	1.85	5.77
83	FMbacsu	0.00	1.92	3.33	0.00	1.92	0.00	0.00
84	FMbacif	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
85	FMbacan	1.79	0.00	10.00	0.00	7.69	0.00	0.00
86	FMbaepo	1.79	34.62	20.00	27.03	25.00	16.67	0.00
87	Oslpbi*	0.00	0.00	0.00	5.41	1.92	0.00	0.00
88	FeMs	82.14	67.31	30.00	2.70	0.00	0.00	50.00
89	FeMsdu	8.93	0.00	6.67	0.00	0.00	0.00	0.00
90	FeBs*	0.00	19.23	0.00	0.00	0.00	0.00	3.85
91	IcPsla	0.00	73.08	80.00	52.70	25.00	5.56	23.08
92	FBsme*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.85
93	FBsla	7.14	15.38	43.33	8.11	9.62	3.70	23.08
94	FFrme*	0.00	7.69	0.00	0.00	0.00	0.00	3.85
95	FFrmean*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.41	0.00
96	FsFrfin*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
97	FIp	46.43	80.77	80.00	41.89	61.54	38.89	38.46
98	FIpla	33.93	57.69	30.00	33.78	42.31	27.78	34.62
99	FIpme*	0.00	34.62	40.00	29.73	30.77	11.11	23.08
100	FFror	1.79	0.00	3.33	0.00	0.00	0.00	0.00
101	FNs	0.00	0.00	3.33	0.00	0.00	0.00	0.00
102	FNsme*	0.00	3.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
103	FvPm	0.00	0.00	16.67	0.00	0.00	0.00	0.00
104	Ieve	3.57	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
105	CoPIMx	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
106	CoMsTp	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
107	Fslo	0.00	82.69	10.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер призн.	Вид Фен	alemP	lagur	ondat	dicros	lemm	myop	prom
		n = 52	n = 56	n = 50	n = 44	n = 52	n = 54	n = 52
1	FOran	5.77	17.86	42.00	18.18	15.38	0.00	0.00
2	FFran	36.54	25.00	8.00	18.18	32.69	1.85	19.23
3	FFrdoan	9.62	8.93	10.00	2.27	13.46	3.70	9.62
4	FFr	86.54	85.71	88.00	61.36	59.62	35.19	90.38
5	FFrdu	30.77	16.07	4.00	0.00	0.00	0.00	0.00
6	FEtdu	1.92	8.93	14.00	11.36	13.46	35.19	17.31
7	FEtacan	23.08	0.00	0.00	0.00	7.69	1.85	0.00
8	FEtacro	3.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	FTm(-)	3.85	0.00	0.00	15.91	98.08	96.23	66.67
10	FTmacan	3.85	0.00	8.00	2.27	0.00	0.00	0.00
11	FTmacsu	0.00	0.00	0.00	0.00	1.92	0.00	0.00
12	FTmacif	0.00	0.00	0.00	0.00	7.69	1.85	0.00
13	FTmacpo	5.77	1.79	26.00	0.00	0.00	0.00	3.85
14	MeTm	82.69	7.14	58.00	11.36	5.77	0.00	76.47
15	MeTmdu	5.77	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16	FePala	0.00	0.00	0.00	0.00	1.92	14.81	0.00
17	FCnsudu	3.85	0.00	4.00	4.55	9.62	0.00	0.00
18	FCnif	7.69	3.57	6.00	6.82	11.54	7.41	3.85
19	FHgdu	98.08	85.71	100.00	61.36	40.38	68.52	80.77
20	FHgtr	7.69	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
21	FHgqu	1.92	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22	FHgla	25.00	12.50	38.00	20.45	21.15	9.26	1.92
23	FPmme*	65.38	75.00	36.00	0.00	92.31	66.67	57.69
24	FPmvean	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
25	FPmmepo*	7.69	25.00	12.00	2.27	23.08	33.33	23.08
26	FPmvepo	0.00	10.71	78.00	43.18	0.00	3.70	13.46
27	FPmlaan	9.62	75.00	14.00	2.27	5.77	40.74	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	alemP	lagur	ondat	dicros	lemm	myop	Prom
		n = 52	n = 56	n = 50	n = 44	n = 52	n = 54	n = 52
54	FAsdo	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
55	FOvacsu	23.08	0.00	10.00	15.91	9.62	12.96	0.00
56	FRtacsu	28.85	1.79	12.00	15.91	30.77	24.07	3.85
57	FOvacpo-I	15.38	5.36	12.00	6.82	21.15	57.41	0.00
58	FOvacpo-II	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
59	FRtacf-II	25.00	3.57	36.00	9.09	75.00	79.63	50.00
60	FRtacan	51.92	55.36	12.00	22.73	48.08	38.89	7.69
61	Pnlo	0.00	100.00	2.00	0.00	0.00	94.44	0.00
62	FAlsu	0.00	0.00	0.00	0.00	1.92	0.00	0.00
63	FMtacan	0.00	3.57	12.00	4.55	1.92	0.00	13.46
64	FMtacsu	0.00	0.00	10.00	18.18	5.77	1.85	15.38
65	FMtacpo	0.00	16.07	4.00	9.09	19.23	0.00	3.85
66	FMtdoan	11.54	21.43	2.00	38.64	0.00	5.56	34.62
67	FMtdo	48.08	8.93	48.00	34.09	17.31	1.85	15.38
68	FMtpricla	5.77	10.71	22.00	15.91	3.85	1.85	15.38
69	FMtpric	0.00	5.36	36.00	9.09	15.38	5.56	78.85
70	FMtlg	51.92	91.07	6.00	27.27	0.00	0.00	19.23
71	FMas	71.15	19.64	30.00	36.36	11.54	35.19	11.54
72	OcPa*	0.00	10.71	0.00	0.00	0.00	3.70	0.00
73	FnPa*	0.00	25.00	0.00	45.45	0.00	0.00	0.00
74	FgPame	0.00	3.57	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
75	OcPalp	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.41	0.00
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
77	FeFrla	0.00	3.57	0.00	0.00	3.85	0.00	0.00
78	FnFr*	0.00	28.57	0.00	31.82	0.00	0.00	0.00
79	FPoan	11.54	17.86	52.00	45.45	48.08	27.78	40.38
80	FPo(-)	0.00	5.36	0.00	0.00	0.00	1.85	1.92

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	alemP	lagur	ondat	dicros	lemm	myop	prom
		n = 52	n = 56	n = 50	n = 44	n = 52	n = 54	n = 52
81	FPodu	13.46	5.36	24.00	4.55	3.85	16.67	11.54
82	FSqor	15.38	1.79	42.00	9.09	1.92	11.11	3.85
83	FMbacsu	1.92	14.29	0.00	2.27	5.77	1.85	9.62
84	FMbacif	0.00	1.79	14.00	2.27	0.00	0.00	23.08
85	FMbacan	9.62	7.14	0.00	0.00	0.00	0.00	7.69
86	FMbacpo	1.92	7.14	2.00	9.09	15.38	0.00	3.85
87	Oslpbi*	3.85	0.00	0.00	9.09	0.00	3.70	53.85
88	FeMs	92.31	0.00	26.00	0.00	0.00	0.00	3.85
89	FeMsdu	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
90	FeBs*	0.00	0.00	0.00	0.00	7.69	0.00	26.92
91	IcPsla	11.54	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
92	FBsme*	7.69	0.00	12.00	18.18	30.77	0.00	0.00
93	FBsla	5.77	12.50	86.00	40.91	53.85	48.15	48.08
94	FFrme*	0.00	17.86	0.00	4.55	7.69	33.33	11.54
95	FFrmean*	7.69	0.00	0.00	0.00	0.00	7.41	0.00
96	FsFrfin*	0.00	14.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
97	FIp	21.15	28.57	78.00	22.73	53.85	3.70	67.31
98	FIpla	17.31	8.93	28.00	20.45	46.15	7.41	15.38
99	FIpme*	30.77	0.00	0.00	9.09	23.08	3.70	11.54
100	FFror	0.00	7.14	10.00	13.64	3.85	0.00	42.31
101	FNs	0.00	12.50	64.00	4.55	9.62	0.00	11.54
102	FNsme*	7.69	39.29	0.00	0.00	0.00	0.00	15.38
103	FvPm	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
104	Ieve	0.00	0.00	0.00	2.27	0.00	0.00	0.00
105	CoPIMx	0.00	0.00	0.00	0.00	19.23	100.00	0.00
106	CoMsTp	0.00	0.00	0.00	72.73	0.00	100.00	0.00
107	Fslo	9.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер призн.	Вид Фен	eltalp	crcric	crmigr	mesocr
		n = 44	n = 38	n = 44	n = 44
1	FOran	27.27	10.53	11.36	9.09
2	FFran	4.55	0.00	34.09	0.00
3	FFrdoan	27.27	0.00	2.27	6.82
4	FFr	88.64	89.47	97.73	100.00
5	FFrdu	38.64	78.95	13.64	31.82
6	FEtdu	27.27	5.26	0.00	0.00
7	FEtacan	0.00	2.63	0.00	0.00
8	FEtacro	0.00	13.16	0.00	0.00
9	FTm(-)	0.00	97.37	88.64	100.00
10	FTmacan	15.91	92.11	95.45	100.00
11	FTmacsu	2.27	0.00	0.00	0.00
12	FTmacif	6.82	18.42	0.00	15.91
13	FTmacpo	4.55	60.53	36.36	70.45
14	MeTm	4.55	2.63	63.64	2.27
15	MeTmdu	0.00	0.00	0.00	0.00
16	FePala	0.00	0.00	0.00	0.00
17	FCnsudu	15.91	18.42	2.27	9.09
18	FCnif	34.09	15.79	0.00	43.18
19	FHgdu	97.73	57.89	81.82	52.27
20	FHgtr	0.00	2.63	6.82	0.00
21	FHgqu	0.00	0.00	0.00	0.00
22	FHgla	9.09	21.05	2.27	52.27
23	FPmme*	86.36	84.21	100.00	100.00
24	FPmvean	0.00	15.79	0.00	0.00
25	FPmmepo*	0.00	5.26	0.00	4.55
26	FPmvepo	63.64	2.63	0.00	0.00
27	FPmlaan	0.00	31.58	4.55	0.00

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	eltalp	creric	crmigr	mesocr
		n = 44	n = 38	n = 44	n = 44
28	FPmla	0.00	86.84	43.18	68.18
29	FPmlapo	0.00	2.63	2.27	0.00
30	FMxzm	47.73	5.26	2.27	2.27
31	FMxzmor	40.91	42.11	0.00	11.36
32	FMxzmlla	29.55	23.68	0.00	11.36
33	FMxlla	47.73	21.05	2.27	9.09
34	FMx	81.82	28.95	6.82	59.09
35	FMxPlan	6.82	0.00	6.82	6.82
36	FeMxPa	93.18	0.00	0.00	0.00
37	FMxPI	0.00	0.00	2.27	0.00
38	FPIdu	9.09	28.95	72.73	47.73
39	MgPIpolc	45.45	0.00	0.00	0.00
40	FPImn	15.91	76.32	45.45	52.27
41	StAs	0.00	100.00	100.00	100.00
42	TbAstv	0.00	0.00	9.09	22.73
43	TbAsve(-)	0.00	0.00	0.00	0.00
44	StAsme(-)	45.45	0.00	0.00	0.00
45	StAslla	54.55	15.79	0.00	0.00
46	LmPtlla(-)	0.00	26.32	2.27	88.64
47	TbAsob	0.00	0.00	0.00	52.27
48	Icdo	0.00	0.00	0.00	0.00
49	FRtmn	0.00	0.00	0.00	0.00
50	FCm	0.00	0.00	0.00	0.00
51	FPtve	0.00	0.00	86.36	27.27
52	FCmdu	0.00	0.00	0.00	0.00
53	FOvdu	0.00	0.00	0.00	95.45

Продолжение таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	eltalp	crcric	crmigr	mesocr
		n = 44	n = 38	n = 44	n = 44
54	FAsdo	0.00	92.11	88.64	93.18
55	FOvacsu	0.00	60.53	88.64	59.09
56	FRtacsu	0.00	0.00	34.09	27.27
57	FOvacpo-I	4.55	0.00	2.27	0.00
58	FOvacpo-II	0.00	0.00	0.00	0.00
59	FRtacif-II	63.64	42.11	50.00	77.27
60	FRtacan	15.91	10.53	9.09	4.55
61	Pnlo	0.00	0.00	2.27	0.00
62	FAlsu	0.00	78.95	9.09	0.00
63	FMtacan	2.27	31.58	15.91	6.82
64	FMtacsu	0.00	5.26	0.00	27.27
65	FMtacpo	2.27	0.00	0.00	0.00
66	FMtdoan	0.00	26.32	6.82	6.82
67	FMtdo	13.64	5.26	0.00	13.64
68	FMtpricla	27.27	5.26	6.82	4.55
69	FMtpric	86.36	10.53	18.18	20.45
70	FMtlg	11.36	0.00	0.00	9.09
71	FMas	63.64	10.53	0.00	4.55
72	OcPa*	0.00	31.58	0.00	0.00
73	FnPa*	0.00	0.00	0.00	13.64
74	FgPame	0.00	5.26	0.00	0.00
75	OcPalp	0.00	0.00	0.00	0.00
76	FeFr	0.00	0.00	0.00	18.18
77	FeFrla	0.00	0.00	0.00	0.00
78	FnFr*	0.00	0.00	0.00	4.55
79	FPOan	11.36	21.05	4.55	13.64
80	FPO(-)	0.00	2.63	0.00	2.27

Окончание таблицы 10.1.

Номер фена	Вид Признак	eltalp	creric	crmigr	mesocr
		n = 44	n = 38	n = 44	n = 44
81	FPodu	29.55	28.95	22.73	11.36
82	FSqor	90.91	0.00	2.27	9.09
83	FMbacsu	88.64	0.00	9.09	2.27
84	FMbacif	11.36	39.47	11.36	15.91
85	FMbacan	4.55	0.00	0.00	0.00
86	FMbacpo	61.36	42.11	52.27	27.27
87	OsIpbi*	0.00	26.32	0.00	0.00
88	FeMs	0.00	81.58	84.09	15.91
89	FeMsdu	0.00	0.00	0.00	2.27
90	FeBs*	0.00	100.00	0.00	13.64
91	IcPsla	0.00	0.00	0.00	0.00
92	FBsme*	0.00	0.00	9.09	18.18
93	FBsla	2.27	44.74	84.09	45.45
94	FFrme*	9.09	0.00	0.00	0.00
95	FFrmean*	0.00	0.00	0.00	0.00
96	FsFrfm*	0.00	5.26	13.64	100.00
97	Flp	93.18	44.74	59.09	65.91
98	Flpla	22.73	50.00	61.36	36.36
99	Flpme*	22.73	5.26	13.64	9.09
100	FFror	65.91	0.00	2.27	0.00
101	FNs	31.82	60.53	13.64	36.36
102	FNsme*	0.00	0.00	0.00	0.00
103	FvPm	0.00	0.00	15.91	0.00
104	Icve	0.00	0.00	0.00	0.00
105	CoPlMx	100.00	0.00	0.00	0.00
106	CoMsTp	93.18	0.00	0.00	0.00
107	Fslo	0.00	0.00	0.00	0.00

Научное издание

ВАСИЛЬЕВ Алексей Геннадьевич
ВАСИЛЬЕВА Ирина Антоновна

**ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ТАКСОНОВ:
ОСНОВЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ**

Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 511 с.

Рекомендовано к изданию Ученым советом
Института экологии растений и животных
УрО РАН и НИСО РАН

Редактор издательства К.Г. Михайлов
Редактор К.И. Ушакова
Компьютерная верстка: И.Б. Головачёв

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16
или
mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Отпечатано в ГУП ППП "Типография "Наука" АИЦ РАН,
121099, Москва, Шубинский пер., 6. Заказ № 2112
Пописано в печать 25.11.2009. Формат 60х90/16. Объем 32 п.л.
Бумага офсетная. Гарнитура Petersburg. Тираж 600 экз.