

УДК 575.21 : 576.3 : 591.492

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ МЕРОНОМИЯ

© 2009 г. А. Г. Васильев

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 09.01.2008 г.

Феногенетическая изменчивость Н.П. Кренке обсуждается с позиций эпигенетической теории М.А. Шишкина и представлений С.В. Мейена о мероне и рассматривается как реализация обусловленных развитием законов возможного преобразования отдельных признаков (морфогенетическая реализация мерона). Она содержит две компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную). Организующая составляющая – эпигенетическая изменчивость – канализованная компонента морфогенеза, обусловленная структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная – реализационная изменчивость – стохастическая компонента морфогенеза, позволяющая программам развития спонтанно переключаться. Вводятся представления о “популяционном онтогенезе”, “эпигенетическом ландшафте популяции” и “популяционной мерономии”. Сравнение билатеральных композиций антимерных структурных элементов позволяет построить естественную систему морфогенетических трансформаций структуры, т.е. визуализировать мерономическое разнообразие и законы трансформации мерона на основе группового (популяционного) анализа внутрииндивидуальной изменчивости.

Появление феногенетики как науки, нацеленной на изучение генетической природы развития признаков или “физиологии генов”, связано с именем немецкого генетика Валентина Геккера (Haekker, 1918, 1925). Это направление исследований особенно энергично развивалось в 20-е годы прошлого века московской школой популяционной генетики. С именем одного из самых ярких ее представителей – Н.В. Тимофеева-Ресовского связаны такие важные понятия феногенетики, как пенетрантность и экспрессивность признаков. Им были заложены представления о роли генетической среды в развитии и проявлении признаков. Важные результаты были получены Б.Л. Астауровым при изучении мутации *tetraptera* у дрозофилы. Он обнаружил особую изменчивость билатеральных признаков, при которой проявление признака в фенотипе не зависит ни от генотипа, ни от среды, а обусловлено эндогенными стохастическими явлениями развития (Астауров, 1974).

В конце 20-х – начале 30-х годов прошлого века интерес к проблемам генетической природы изменчивости фенотипических признаков и феногенетики был очень высок, поэтому неудивительно, что Н.П. Кренке в 1933–1935 гг., изучая закономерности проявления формы листьев на побегах, назвал такого рода изменчивость феногенетической. Пример феногенетической изменчивости листьев малины (*Rubus idaeus*) по форме их рассеченности, взятый из книги Н.П. Кренке (1933–

1935), приведен на рис. 1 в виде схемы (Корона, Васильев, 2000). Феногенетический ряд не полный, так как в него включены только симметричные варианты строения. Листья в ряду расположены в порядке усложнения формы и числа структурных элементов, причем выделены узловые по строению листья. Если представить непрерывный процесс усложнения структуры листа, то хорошо видно, что сначала имеется трилистник, затем появляются вырезы на центральной листочке, завершающиеся образованием второй пары боковых листочков. На этом этапе трилистник превращается в пятилистник. Центральный листочек далее вновь усложняется, на нем вновь формируются вырезы, затем отделяется третья пара боковых листочков и формируется “семилистник”. В.В. Корона в отличие от Н.П. Кренке считал, что в основе этого усложнения лежат структурные трансформации жилок, а не рассеченности листьев, причем наращивание сложности листьев происходит от их основания к вершине за счет добавления модульных элементов структуры жилок (Корона, Васильев, 2000). Подобные ряды листьев он рассматривал с позиции программированного морфогенеза. Действительно, этот ряд может рассматриваться как пошаговая реализация морфогенетической программы. Поэтому феномен вторичного упрощения структуры листа на побегах, который Н.П. Кренке называл “циклическим омоложением”, с позиций В.В. Короны представляет собой

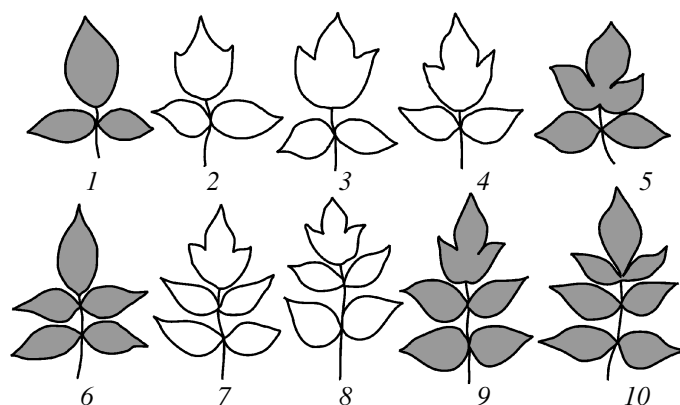


Рис. 1. Феногенетический (рацемический) ряд листьев малины (*Rubus idaeus* L.) по Н.П. Кренке (1933–1935) с модификациями.

просто остановку морфогенетической программы на более раннем ее шаге.

“Феногенетическая изменчивость” Н.П. Кренке – это внутрииндивидуальная метамерная изменчивость, которая одновременно отражает два аспекта: направленное усложнение структуры последовательно закладывающихся листьев (метамеров) в морфогенезе и их стохастическое (случайное) формирование. В этом явлении присутствует элемент “организации”, что весьма точно подметил М.М. Магомедмирзаев (1974), т.е. “определенной” изменчивости, с одной стороны, и “стохастики”, или случайной компоненты “неопределенной” и “спонтанной” изменчивости, – с другой. Феногенетическая изменчивость, следовательно, содержит в себе как закономерную, так и случайную компоненту, отражая закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этих структур. Интересен еще один аспект в изучении феногенетической изменчивости: с позиций широты морфогенетической “нормы реакции”, т.е. возможности описания всех реально допустимых в развитии данной особи проявлений элементов структуры и их композиций (морфотипов). Действительно, в ходе развития метамеры сталкиваются с большим разнообразием условий реализации, и по их фенотипическому разнообразию можно судить о морфогенетической “широте нормы реакции” данной особи. Н.В. Готовым (1983) были продемонстрированы примеры влияния “провокационного фона” на диапазон варьирования количественных признаков дрозофил и модельных видов растений. Оказалось, что изменение корма дрозофилы или ухудшение эдафических условий у проростков пшеницы неизбежно приводит к резкому увеличению диапазона изменчивости. В этих случаях реализуется широкий спектр морфогенетических траекторий или “морфозов”, который в “нормальных” условиях развития был зарегулирован и не проявлялся. В этом

смысле эффект “провокационного фона” на межиндивидуальном уровне феноменологически сопоставим с проявлением феногенетической изменчивости на внутрииндивидуальном, поскольку, например, диапазон условий развития листьев в разных частях кроны различен.

Существующий в настоящее время мощный аппарат статистического анализа, разработанный для изучения популяций и популяционной (групповой) изменчивости, можно применить и к изучению закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости. Метамеры одного и того же растения можно уподобить “особям” популяции (например, “теневые” и “световые” листья являются аналогами особей, живущих и развивающихся в контрастных биотопах), а сравнение групп метамеров разных особей растений (разных генотипов) – межпопуляционному сравнению. Такой взгляд на соотношение внутрииндивидуальной и индивидуальной изменчивости позволяет приблизиться к выявлению паратипической и генотипической компонент изменчивости (Семериков, 1986; Магомедмирзаев, 1990). Одновременно появляется возможность решения целого ряда феногенетических проблем. Применение технологии популяционного анализа к изучению групповой внутрииндивидуальной изменчивости листьев растений позволяет, на наш взгляд, решить не только многие до сих пор не решенные проблемы феногенетики, экологической морфологии и физиологии развития растений, но и приблизиться к общебиологическому пониманию самого явления изменчивости. Перспективным в этом направлении видится сочетание эпигенетических представлений, развитых К.Х. Уоддингтоном (1970) и его последователями (Alberch, 1980; Шишкин, 1984, 1988), с предложенными С.В. Мейеном (1988) мерономическими воззрениями.

Цель данного сообщения – рассмотрение проблем популяционного (группового) анализа фено-

генетической изменчивости и необходимости становления нового научного направления – популяционной мерономии.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ОНТОГЕНЕЗ

Внутрииндивидуальная феногенетическая изменчивость может проявиться как у разных метамеров особи, так и на левой и правой сторонах метамеров, т.е. у гомотипичных антимеров. Поэтому при рассмотрении тех или иных антимерных элементов структуры можно зафиксировать различия этих элементов как на разных сторонах метамера, так и у разных метамеров, что позволяет говорить об антимерной, метамерной и антимерно-метамерной компонентах внутрииндивидуальной изменчивости. При этом следует ясно осознавать, что внутрииндивидуальная изменчивость может быть проанализирована только на основе изучения группы метамеров и/или антимеров. В случае гомономных гомотипических структур анализ осложняется. Весьма сложно, например, оценивать степень гомологической близости между структурами при радиальной симметрии. Гомология метамерных и гомономных структур может быть выражена в разной степени, т.е. может быть измерена (соотнесена), а единицей анализа в этом случае, по-видимому, являются наиболее элементарные антимерные структуры (Беклемишев, 1994). Последнее для нас важно, поскольку групповой (“популяционный”) анализ элементарных антимерных вариаций структуры – это ключ к изучению трансформаций структуры в морфогенезе, а также, вероятно, ключ к пониманию мерона С.В. Мейена (1974, 1988) в таксономии и конструкционной морфологии.

В последние годы становится все более понятно, что в основе феногенетической изменчивости лежат эпигенетические явления, о которых в свое время писал К.Х. Уоддингтон (1947, 1964, 1970). К.Х. Уоддингтон ввел в научный обиход следующие новые понятия: *эпигенотип* – система генов, активно взаимодействующих друг с другом и со своими продуктами; *креод* – устойчивая траектория морфогенеза, регулируемая или канализованная эпигенотипом; *эпигенетический ландшафт* – условная модель развития особи в виде ветвящихся онтогенетических траекторий, напоминающая ландшафт русла реки.

По словам Б.В. Конюхова, “... фенотип многоклеточного организма рассматривается сейчас не как мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а как общий продукт взаимодействия многих тысяч генов в онтогенезе. Следовательно, генотип развивающегося организма предоставляет собой эпигенетическую систему, или, как назвал его Уоддингтон, эпигенотип” (Конюхов, 1986, с. 264). Давно показано, что не сами

гены взаимодействуют друг с другом, а их “продукты” (Конюхов, 1986), причем “продукты” взаимодействуют и с самими генами, влияя на их активность. Эти “надгенетические” взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются *эпигенетическими*. Эпигенетические взаимодействия на разных уровнях иерархии и обеспечивают весь самый сложный процесс самосборки организма, т.е. развитие с новообразованием, или *эпигенез* (Wolff, 1764 – цит. по: Вольф, 1950; Уоддингтон, 1970). Необходимо также добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, – это свойства признаков, а не генов, поскольку трансаллельные транскрипционные единицы (гены) на молекулярном уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977; Сингер, Берг, 1998). Трудно в свете этого сомневаться, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза. Сегодня много пишут об эпигенетической наследственности, связывая последнюю с метилированием и ацетилизацией ДНК (Jablunka, Lamb, 1998), эпигенетическом редактировании РНК, быстрых перестройках генома за счет мобильных диспергированных элементов (ретротранспозонов, ретропозонов и транспозонов) и связи их с морфогенетическими проявлениями (Васильева и др., 1995а, б; Zuckerkandl, 2002; Чураев, 2005). Это говорит о том, что в настоящее время эпигенетические исследования вновь востребованы и крайне актуальны.

Известно, что практически одновременно с К.Х. Уоддингтоном опубликовал свои работы И.И. Шмальгаузен (1938, 1946), который независимо пришел к сходным представлениям о механизмах эволюции онтогенеза как целого, ввел представления о *прогрессирующей автономизации развития*, *адаптивной норме*, сформулировал представления о *стабилизирующей* и *ведущей формах отбора* и их творческой роли в эволюционных преобразованиях развития. Поэтому, вероятно, имеет смысл говорить об общей теории Уоддингтона – Шмальгаузена. Не случайно С.С. Шварц, обсуждая эти исследования, писал: “Теория Шмальгаузена – Уоддингтона поднимает дарвинизм на новую, более высокую ступень развития, так как в большей степени связывает закономерности онто- и филогенеза в единую теоретическую систему” (Шварц, 1968, с.13).

Согласно взглядам К.Х. Уоддингтона (1964, 1970), функционирование эпигенотипа забуферено таким образом, что процесс развития оказывается “канализованным”, жестко направленным, несмотря на наличие разного рода помех со стороны как внешней, так и внутренней (генотипической) среды. Однако следует заметить, что эта устойчивость не безгранична. 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 “субкредов”, направленных в ходе развития на реализацию отличных от нормы, устойчивых фенотипических состояний или аберрантных фенотипов. Можно представить канализованность развития в виде следующей аналогии. Представим, что развитие в норме канализовано, жестко направлено и напоминает движение шара вдоль ледяного желоба в форме ветвящейся трассы для санного спорта. В местах ветвлений субжелобов глубина креода (главного желоба) меньше, и случайные воздействия могут привести к перескоку шара на другую устойчивую траекторию развития, в другой желоб, который приведет к иному фенотипическому результату. Тогда, например в случае гомеозисной мутации *aristopedia*, у дрозофилы вместо антенны на голове развивается нога. Такие переключения развития широко распространены в природе.

В рамках описанной выше аналогии воздействие внешней среды, например “резкий боковой порыв ветра”, ведущий к изменению траектории развития, или воздействие внутренней среды, например “мутация” в виде ледяного бугорка, обеспечивающего перескок движущегося шара в определенный субжелоб, могут привести к развитию одного и того же фенотипа, отличного от нормы. По своей сути это модель хорошо известных гено- и фенкопий (Goldschmidt, 1940; Шишкин, 1988). Для наглядности Уоддингтон ввел удачную аналогию, названную им “эпигенетический ландшафт”. Это понятие было использовано для описания морфогенеза особи, где каждая “долина” ведет к формированию того или иного органа или части организма.

Вполне уместно говорить об “эпигенетическом ландшафте популяции”, опираясь на многочисленные эмпирические факты устойчивости, определенности и предсказуемости фенооблика каждой популяции вида как по количественным параметрам, так и по частотам альтернативных вариаций неметрических признаков (Васильев, 1988, 1996, 2005). Сущность этого понятия вытекает 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 рассматривать как общую для всех особей данной популяции модификацию видовой программы развития, исторически отшлифованную отбором для конкретных условий ее существования (Васильев, 1988, 2005). Очевидно, что “*популяционный онтогенез*”, как адаптивно модифицированная популяционная версия видовой программы развития, отражая *общие потенциальные черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет*

уникален и единичен. Таким образом, в представлении о “популяционном онтогенезе” (онтодемогенезе) явно проступают черты философской категории “особенного”, являющейся буфером между категориями “общего” и “единичного”.

К.Х. Уоддингтон (1970) подчеркивал крайнюю условность представления развития в виде ландшафта и говорил о том, что развитие особи, ее морфогенез, можно также представить как траекторию точки в фазовом (многомерном) пространстве. Такую траекторию называют иногда “онтогенетической” (Alberch, 1980). Если воспользоваться моделью-анalogией стеклянной горы, подсказанной мне В.М. Ефимовым, развитие можно представить в виде траектории движения шарика по рельефному ландшафту, но этот ландшафт, стеклянная гора, будет сначала совершенно не виден из-за своей прозрачности. Проследивая движение шарика с вершины горы, что символизирует процесс развития, и мысленно прорисовывая его траекторию, мы постепенно получим контуры этой невидимой горы, причем основная траектория движения (креод) будет видна наиболее отчетливо. Каждая особь (эпигенотип) имеет свои детали онтогенетической траектории, но если “заставить” ее прожить каждый раз сначала множество жизней (можно изучать антимеры, близнецов или листья-метамеры), то этот ландшафт, “прорисованный” от нее, будет в значительной степени напоминать ландшафт, “полученный” из онтогенетических траекторий всех особей ее популяции. Каждая особь на всех этапах онтогенеза будет иметь главные инвариантные черты, присущие всем особям данной популяции. Это не значит, что все особи имеют сходный набор возможных путей развития (равную норму реакции), напротив, каждая особь, “по определению”, генетически уникальна, а условия ее развития повторяемы лишь в идеале. Это лишь означает, что на каждой особи лежит морфогенетический “отпечаток” ее популяционной принадлежности, так как ее развитие обусловлено в значительной степени эпигенетическим ландшафтом данной популяции. Все возможные для данной популяции инвариантные черты архетипа, безусловно, не могут одновременно проявиться у одной и той же особи, но потенциально каждая особь может приобрести любую из них в ходе развития. По этим, в том числе разным внутрииндивидуальным и индивидуальным, проявлениям фенотипа можно представить особенности эпигенетического ландшафта данной популяции (Васильев, 1988, 1996, 2005). Близкие представления на природу изменчивости и явления фенотипической пластичности – способности формирования одним и тем же индивидуумом разных фенотипов, а также роли последней в эволюционных изменениях недавно высказали Деба и Дэвид (Debat, David, 2001) и Вест-Эберхард (West-Eberhard, 2003, 2005). Однако в нашем случае основной упор дела-

ется на групповой анализ внутрииндивидуальных, а не межиндивидуальных отклонений, что позволяет действительно изучать феногенетическую изменчивость и выявлять эпигенетические различия.

Прямым продолжением и развитием представлений Уоддингтона – Шмальгаузена стали работы Олберча (Alberch, 1980, 1985) и М.А. Шишкина (1984, 1986, 1988), которые также были опубликованы независимо. Олберч блестяще обосновал системные эпигенетические ограничения эволюции и их пороговую природу, а М.А. Шишкин сформулировал основы *эпигенетической теории эволюции* (ЭТЭ).

Один из постулатов теории М.А. Шишкина гласит, “что все зиготы одного вида имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления” (Шишкин, 1986, с. 69). В свете сказанного ранее о популяционном онтогенезе можно заключить, что каждая зигота (особь) популяции в ходе развития может реализовать любой из имеющихся в конкретной популяции путей развития, однако с определенной, заданной для этой популяции вероятностью их осуществления (Васильев, 1988). В этом смысле *каждая особь содержит информацию об инвариантном для популяции эпигенетическом ландшафте* (Васильев, 1988, 1996). Это не противоречит тому, что генотип каждой особи уникален, так как эпигенетическая система устойчиво преодолевает различного рода помехи не только внешней, но и внутренней среды в ходе развертывания онтогенетического креода. Поэтому фенотип отдельной особи можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции эпигенетической модели. Анализ множества особей одной и той же генерации позволяет статистически рассмотреть основной контур эпигенетического ландшафта популяции. Существуют многочисленные факты, позволяющие считать реальностью единую эпигенетическую систему популяции (Васильев, 1988, 2005; Соболевский, 1988; Васильев и др., 2000). Порождаемую этой системой закономерную определенную изменчивость в протекании развития следует назвать *эпигенетической изменчивостью* (Васильев, 1988).

Таким образом, *эпигенетическая изменчивость представляет собой вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции популяции набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий*. Все траектории развития, уклоняющиеся от главного пути, будем, вслед за М.А. Шишкиным, называть аберрантными эпигенетическими траекториями, отдавая себе отчет в том, что большинство таких траекторий являются нормальными атрибутами реализации эпигенетического ландшафта популяции, но имеющими лишь низкую ве-

роятность своего осуществления. Отсюда следует, что разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут формировать специфический эпигенетический ландшафт (Васильев, 1988), а смежные, соседние популяции обладать сходным, но всегда не полностью тождественным эпигенетическим ландшафтом. Исторически формирующаяся адаптивная норма (в понимании И.И. Шмальгаузена) для каждой популяции будет разной, маскируя и фенотипически нивелируя мелкие индивидуальные генетические различия, что и позволяет выявить межпопуляционные различия. Следует пояснить, что “инвариантная” для каждой особи популяции адаптивная норма морфогенеза является поливариантной системой потенциально осуществимых в популяции основных (наиболее вероятных) путей развития, однако конкретная особь может реализовать только одну траекторию морфогенеза. Индивидуальные морфозы, обусловленные крупными инадаптивными генетическими нарушениями, преодолеваемыми буферные свойства адаптивной нормы, обычно достаточно редки в природных условиях и не могут существенно повлиять на процедуру обнаружения межпопуляционных различий.

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОВ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Не менее важна идея М.А. Шишкина, во многом созвучная представлениям Олберча (Alberch, 1980) о том, “что развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов и что все они независимо от их начальных причин имеют одну и ту же основу – количественные пороговые нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение концентраций реагирующих веществ и т.д.)” (Шишкин, 1986, с. 70). В этой связи уместно напомнить, что английские генетики (Dempster, Grüneberg, Lerner, Searle) в 50–60-х годах экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (threshold characters) и явлении эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963). Позднее аналогичные подходы, однако, в несколько ином аспекте, были развиты Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым и Н.В. Готовым (1973) и привели к формированию в СССР особого направления популяционной биологии – фенетики популяций (Яблоков, 1987). Обсуждению этого вопроса посвящена большая литература, поэтому напомним лишь основные итоги иностранных исследований, которые наименее известны.

Существует множество альтернативных признаков, которые имеют количественную основу варьирования. В ходе развития на их варьирование

накладываются эпигенетические пороговые ограничения. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может вести себя как качественный, т.е. проявиться или не проявиться в фенотипе (Grüneberg, 1955). Проявившись в фенотипе, он варьирует как обычный количественный признак: от малых до больших размеров. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень размеров зачатка не достигается, то признак вообще может не проявиться в фенотипе, хотя его закладка жестко “генетически детерминирована”, точнее, эпигенетически устойчиво зарегулирована. Наиболее известен классический пример отсутствия у части мышей линии СВА третьих коренных зубов, который приводится в работе Грюнеберга (Grüneberg, 1951). Экспериментально показано, что, если критическая масса эмбрионального зачатка зуба не достигается, он может не проявиться в фенотипе. В наших опытах по разбалансировке материнской диеты, проведенных на мышах линии СВА (Васильев и др., 1986), размеры тела потомков сильно уменьшались, что сопровождалось трехкратным увеличением экспрессии этой аномалии. Частота фена – отсутствие третьих коренных зубов – возрастала с 2–3% в контроле до 9–10% в экспериментальных группах.

Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, при преодолении которых он качественно изменяется. Большинство таких морфологически хорошо различимых и дискретных устойчивых состояний пороговых неметрических признаков на практике рассматриваются как фены (Васильев, 1988). Действительно, есть все основания понимать *фен* как *устойчивое состояние порогового признака*. Такое же в целом определение фена, но исходя из других соображений, дал М.В. Мина (1986). Учитывая природу появления фенов, следует дать более точное определение: *фены – устойчивые состояния неметрических признаков, дискретность которых обусловлена эпигенетическими пороговыми ограничениями морфогенеза*. Местоположение эпигенетических порогов на “количественной шкале” варьирования признака устойчиво сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в разных группах (линиях, популяциях). Именно на этом основан метод оценки MMD (mean measure of divergence) – “фенетических дистанций” по комплексу частот фенов неметрических пороговых признаков, примененный Берри (Berry, 1963, 1986) и его последователями.

Довольно часто на практике путают истинные фены – устойчивые состояния признака, и композиции – как сочетания фенов разных признаков. Композиции фенов представляют собой дискретности второго порядка. Например, морфотип рисунка жевательной поверхности коренного зуба

полевок определяется многими характеристиками, важнейшими из которых считаются складчатость (число и расположение входящих и выступающих углов), 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. В то же время 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. Однако некоторые композиции могут обладать устойчивыми сочетаниями фенов разных признаков и коррелированно проявляться в их определенной аранжировке. Возможно, именно таким устойчивым композициям фенов соответствует термин “морфа” или с учетом ее развития – “морфоз”. Поэтому анализ фенов и их композиций – “морфозов” – позволяет обнаружить в популяции реализованные альтернативные пути, отражающие структуру ее эпигенетического ландшафта.

Анализ эпигенетического ландшафта популяции начинается с изучения на группе особей регулярных стохастических билатеральных нарушений симметрии или флуктуирующей асимметрии фенов. На популяционном уровне это своеобразное окно, через которое можно “заглянуть” в процесс развития. Эта идея впервые четко сформулирована В.М. Захаровым (1987, с. 3): “В силу стохастической природы этого явления анализ его оказывается возможным лишь на наиндивидуальном уровне – уровне групп особей. Поэтому исследование флуктуирующей асимметрии требует подхода, совмещающего рассмотрение биологических явлений в двух аспектах: популяционном и онтогенетическом, а точнее, фенотипическом, связанном с выявлением особенностей реализации наследственной информации в индивидуальном развитии”.

В качестве примера проявления флуктуирующей асимметрии на качественном уровне можно рассмотреть различные билатеральные композиции, сочетания фенов дольчатости легких ряда видов тюленей, описанные в монографии Е.И. Соболевского (1988). Внутрииндивидуальная изменчивость композиций фенов-антимеров была проанализирована нами (рис. 2) на основе приведенного Е.И. Соболевским материала по тюленю-ларге. На рисунке показаны все из теоретически возможных билатеральных композиций фенов дольчатости легких ларги, полученные на основе нашей фенетической реконструкции. Черными квадратами помечены варианты строения легких, обнаруженные Е.И. Соболевским в природных популяциях. Возможно, что остальные варианты

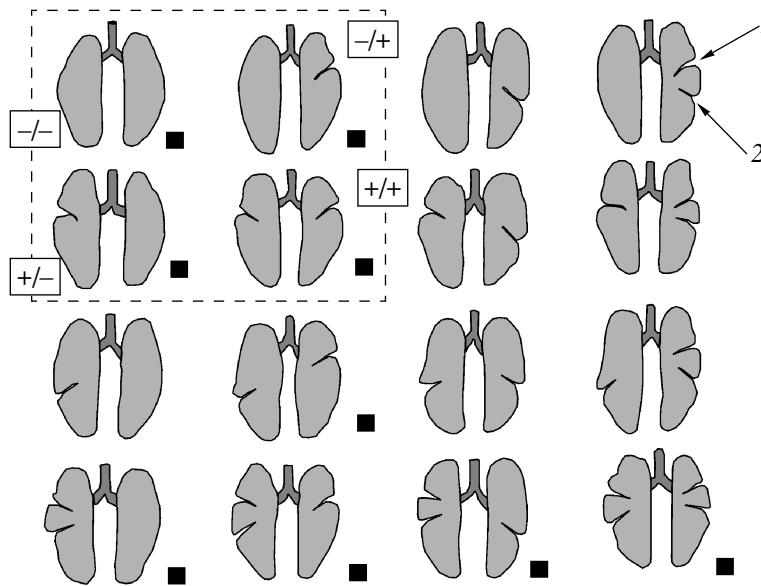


Рис. 2. Внутрииндивидуальная изменчивость билатеральных композиций фенотипов (1 и 2) “складчатости” легких тюленя-ларги. Черными квадратами помечены обнаруженные в природных популяциях ларги варианты, приведенные в монографии Е.И. Соболевского (1988).

строения легких либо имеют низкую частоту и поэтому не встречены, либо по каким-то причинам не могут проявиться в фенотипе. Видно, что выделяются четыре билатеральные композиции фена 1: а) полное отсутствие на обеих сторонах тела (-/-); б) асимметричное левостороннее проявление (+/-); в) асимметричное правостороннее проявление (-/+); г) симметричное проявление (+/+). Характерно, что проявление именно этих четырех типичных вариантов билатеральных композиций (-/-, +/-, -/+, +/+) отмечается в случае присутствия эффекта флуктуирующей асимметрии встречаемости фенотипических пороговых признаков. Однако для окончательного отнесения данного случая к категории флуктуирующей асимметрии фенотипических пороговых признаков необходимо убедиться, что данный фенотип случайно и независимо варьирует на разных сторонах особи (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Palmer, 1994; Moller, Swaddle, 1997).

Неодинаковая, но независимая реализация признака на разных сторонах особи обусловлена стохастическими сбоями (ошибками) развития, т.е. эпигенетическими причинами, так как генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон. Почти все фены билатеральных структур, которые мне известны у нескольких десятков разных видов животных и растений, подвержены такой флуктуирующей асимметрии, а, следовательно, имеют эпигенетическую природу варьирования. Эту обнаруженную Б.А. Астауровым в 1927 г. (Астауров, 1974) форму развитийной изменчивости, которая у конкретной особи не зависит от генотипа и среды, а определяется “несовершен-

ством фенотипической реализации генотипа”, В.А. Струнников и И.М. Вышинский (1991) назвали *реализационной изменчивостью*.

Однако в настоящее время для нас важен другой аспект, касающийся возможности использования явления “флуктуирующей асимметрии” как независимого случайного проявления признака на разных сторонах тела при групповом (другими словами, популяционном) анализе эпигенетической изменчивости и структуры самого процесса развития. При этом одинаково интересны как случаи тяготения к направленной асимметрии, так и случаи, близкие к флуктуирующей асимметрии, поскольку и те и другие, по-разному характеризуют изменчивость развития на внутри- и межиндивидуальном уровнях, позволяют приблизиться к характеристике эпигенетической системы популяции. Поэтому для наших целей правильнее говорить об использовании явления асимметрии билатеральных композиций антимеров в широком толковании как способе, позволяющем заглянуть в процесс развития на популяционном уровне.

МЕРОН, РЕФРЕН И БИЛАТЕРАЛЬНЫЕ КОМПОЗИЦИИ ФЕНОТИПОВ

Сопоставляя все множество теоретически возможных билатеральных композиций фенотипов с реально существующим, эмпирическим множеством, можно выявить и область преобладающих состояний (композиций) у данной группы (популяции, таксона), и реальную “структуру креода”, т.е. количественную и качественную характеристику связей и отношений между элементами порождае-

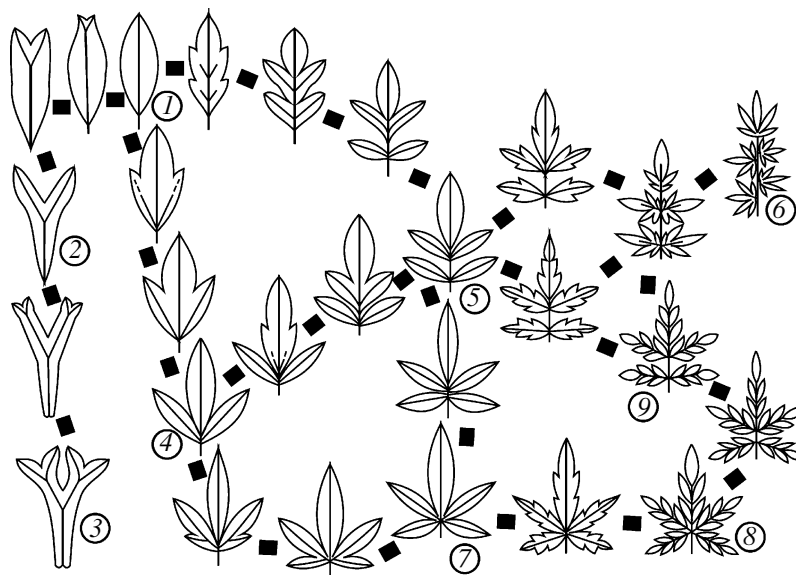


Рис. 3. Схема модусов расчленения листьев и листовидных органов растений (1–9). Расчленение выше второго порядка, диссимметрия частей и сочетание дихотомических с другими модусами расчленения в схему не включены (по: Мейен, 1974).

мого данной эпигенетической системой множества.

В этой связи важно напомнить схему модусов расчленения листьев растений (рис. 3), предложенную С.В. Мейеном (1974), которая, как мне представляется, в значительной мере была навеяна работами Н.П. Кренке. С.В. Мейен часто ссылался на эти работы и даже предложил назвать “правило родственных отклонений”, когда редкое состояние признака или уродство у одного таксона является нормой у другого, “правилом Кренке”. На схеме линиями показано, что вариантов модусов расчленения листьев немного и они могут встречаться у самых разных таксонов в широком спектре последовательных переходов. Эта схема является отчетливым прообразом представлений С.В. Мейена (1975, 1988) о мероне и рефренах. Поскольку понятие мерона не было строго определено С.В. Мейеном, то, как и многие другие (Чайковский, 1990; Любарский, 1996; Шаталкин, 2002, и др.), я попытаюсь это сделать.

Мерон – структура или признак (часть, фрагмент организма), который в данном случае понимается как *полиморфное множество всех своих возможных состояний*. Согласно Мейену, в каждом таксоне существует некое множество “состояний признака” или модальностей мерона и “процессуальное состояние”, т.е. морфогенетический закон трансформации мерона, на который накладываются конструкционные ограничения (запреты). Если сравнить разные таксоны, то их мероническое разнообразие может быть почти тождественным по “пенетрантности” модальностей – разнообразия состояний признаков, но не тожде-

ственным по “экспрессивности” – частотной представленности модальностей. У каждого таксона имеется ядро – преобладающие по частоте варианты и периферия данного мерона – более редкие модальности (Чайковский, 1990; Корона, Васильев, 2000). У разных таксонов полиморфные множества состояний мерона (модальности) могут существенно трансгрессировать (накладываться, перекрываться) и сериально повторяться. Этот феномен С.В. Мейеном был назван рефреном. При этом каждый таксон будет иметь свое пространство реализации и набор модальностей данного признака, а также их частотную представленность (вероятность проявления). Если вспомнить все, что говорилось выше об эпигенетическом ландшафте популяции, то вполне очевидна связь этой модели с идеей мерона С.В. Мейена. Нельзя не согласиться с мнением его ученика В.В. Короны о том, что “... мейенская концепция мерона изоморфна концепции эпигенетического ландшафта Уоддингтона...” (Корона, Васильев, 2000, с. 43).

Таким образом, я полагаю, что мерон с феноменологической точки зрения *представляет собой реализацию полиморфного множества вероятных дефинитивных состояний морфологической структуры*, т.е. является осуществленным множеством состояний признака. Однако одновременно мерон *представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество*. С.В. Мейен подчеркивал необходимость различения двух феноменов: “сохранение состояния” – воспроизведение определенных конечных состояний, обусловленных эквивинальностью морфоген-

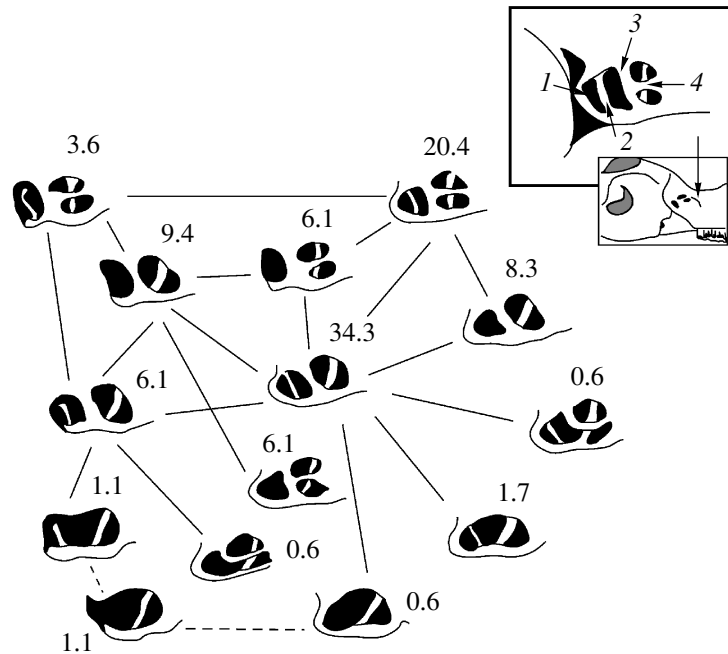


Рис. 4. Феногенетическая изменчивость билатеральных композиций костных элементов (перемычек) алисфеноида в области *foramen ovale* и *f. rotundum* в популяции прометеевой полевки. 1–4 – номера фенотипов. Линиями соединены структурные композиции фенотипов, одновременно встретившиеся у одной и той же особи, но на разных ее сторонах (выбраны правые проекции). Цифрами обозначены частоты встречаемости соответствующих структурных модальностей (%).

неза (морфогенетической программы – **А.В.**), и “процессуальное сохранение”, т.е. сохранение пути развития, или уоддингтоновского креода (Мейен, 1975). Таким образом, вводя *бинарное определение мерона*, включающее экстенциональный и интенциональный аспекты, я подчеркиваю оба эти аспекта его рассмотрения: мерон как закон трансформации (процессуальное сохранение, или интенционал) и его воплощение – реализацию в виде полиморфного множества (сохранение состояний, или экстенционал). Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный ими эпигенетический ландшафт (основа воспроизведения архетипа как совокупности меронов) и является тем законом-“клише”, который задает все многообразие состояний признака и их частотное (вероятностное) проявление у таксона, популяции или особи (если нами рассматривается внутрииндивидуальная – феногенетическая изменчивость). Конкретным примером реализации мерона может служить популяционная феногенетическая изменчивость структуры алисфеноида в области овального и круглого отверстий черепа (рис. 4) прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin).

Изучая изменчивость неметрических признаков черепа на серии прометеевых полевок, отловленных В.Н. Большаковым в окрестностях Бахмана Малом Кавказе, мы обнаружили значитель-

ное число аберраций в строении костных перемычек круглого (*foramen rotundum*) и овального (*f. ovale*) отверстий. Выделяются четыре элемента структуры, которые подвержены альтернативной изменчивости, условно обозначенные на рис. 4 номерами 1–4. Это костные столбики и перемычки алисфеноида, формирующие овальное и круглое отверстия, через которые проходят ветви тройничного нерва. Местоположение элементов во всех случаях проявления в фенотипе строго сохраняется, что позволяет рассматривать их как определенные гомологичные элементы структуры. При этом принимали во внимание лишь полное проявление элементов независимо от экспрессивности структур. В качестве альтернативы сознательно приняты все варианты отсутствия или неполного проявления. Понимая фены как устойчивые состояния пороговых признаков, по каждому признаку мы использовали только фены высшего порогового уровня.

В соответствии с рекомендациями Б.А. Астаурова (1974) единицей классификации по каждому признаку приняли сторону особи (антимер). Для каждой стороны особи записывали композицию – сочетание номеров элементов. Частоты отдельных элементов подсчитывали по отношению к общему числу изученных сторон. Оказалось, что частоты встречаемости каждой из дискретных вариаций для левой и правой сторон совпадают, несмотря на частую асимметрию проявления фе-

Таблица 1. Встречаемость перемычек овального отверстия у сеголеток и перезимовавших прометеевых полевок на сторонах черепа (в долях единицы)

Пере- мычка	Сеголетки ($n = 108$)		Перезимовавшие ($n = 72$)	
	наличие	отсутствие	наличие	отсутствие
1	0.7400	0.2600	0.7361	0.2639
2	0.6600	0.3400	0.6389	0.3611
3	0.9500	0.0500	0.9583	0.0417
4	0.3800	0.6200	0.3611	0.6389

Таблица 2. Сравнение теоретических и эмпирических частот симметричного проявления перемычек овального отверстия у сеголеток и перезимовавших прометеевых полевок

Перемычка	Сеголетки		Перезимовавшие	
	теорети- ческие	эмпири- ческие	теорети- ческие	эмпири- ческие
1	27.38	32	20.32	24
2	21.78	24	13.78	19
3	45.13	47	29.07	29
4	7.22	11	4.13	8
Критерий χ^2	3.06 ($p > 0.05$)		6.27 ($p > 0.05$)	

нов на разных сторонах особи. Сравнение внутрииндивидуальных несовпадений билатеральных композиций позволяет построить эмпирическую систему естественных (допустимых в ходе морфогенеза особи) эпигенетических отношений между композициями (см. рис. 4). Наиболее часто встречается сочетание 1, 2 и 3-й перемычек, а также 1, 2, 3 и 4-й, т.е. ядро мерона. Другие композиции – это периферия мерона, и встречаются они значительно реже, причем варианты 2; 2 + 4; 4 вообще не были обнаружены. На рисунке линиями соединены такие композиции (сочетания фенотипов), которые обнаружены одновременно у одной и той же особи, но на разных сторонах черепа. Хорошо видно, что эпигенетическая изменчивость не хаотична, а упорядочена (композиции не равновероятны) и поддерживается естественная, морфогенетически допустимая внутри особи система переходов от одной композиции к другой. Мерономическое разнообразие структуры (композиций фенотипов) носит в целом организованный характер, поскольку хорошо выражены ядро мерона и его периферия, а также, по-видимому, имеются структурно-механические запреты на проявление или сохранение определенных структур (композиции фенотипов: 2, 2 + 4, 4).

Рассчитывая вероятности проявления и отсутствия каждой из перемычек в группах сеголеток и перезимовавших прометеевых полевок (табл.1),

мы получили возможность вычислить теоретические частоты каждой композиции у животных разного возраста исходя из правила Б.Л. Астаурова (1974) о независимости проявления билатерального признака на разных сторонах особи. Из таблицы видно, что вероятности встречаемости каждой перемычки практически совпадают у молодых и старых зверьков.

Используя известные законы комбинаторики, по вероятностям проявления отдельных элементов, приведенным в таблице, легко вычислить вероятности проявления их сочетаний. Например, теоретическая вероятность появления у сеголеток композиции 1 + 2 + 3 + 4 представляет собой произведение вероятностей становления всех перемычек ($0.74 \times 0.66 \times 0.95 \times 0.38$), а композиции 1 + 2 + 3 – произведение вероятностей проявления перемычек 1, 2, 3 на вероятность отсутствия 4 ($0.74 \times 0.66 \times 0.95 \times 0.62$). Умножая полученные вероятности на реальное число изученных сторон, получим теоретически ожидаемое число сторон черепа с данной композицией фенотипов. В нашем случае композиция 1 + 2 + 3 должна теоретически встретиться на 31.07 стороны, а реально обнаружена на 34 сторонах. Такой расчет был проведен по всем обнаруженным 13 композициям отдельно для каждой возрастной группы. Оказалось, что как у молодых, так и у старых зверьков наблюдается хорошее соответствие эмпирических и теоретических частот композиций. Различия, оцененные с помощью критерия χ^2 , статистически недостоверны в обоих случаях. Это говорит о том, что композиции представляют собой случайные комбинации независимых элементов, образующих единую систему.

Аналогично можно рассчитать теоретические доли, например, симметричных билатеральных композиций отдельных антимеров (табл. 2). Теоретическая доля симметричных сочетаний по Б.Л. Астаурову (1974) вычисляется как квадрат вероятности одностороннего проявления признака на любой из сторон. Видно, что как у молодых, так и у старых зверьков доля симметричных проявлений фенотипов-антимеров хорошо согласуется с теоретическим (критерий χ^2 в обоих случаях не выявил значимых различий). Эмпирическая доля симметричных по отдельным антимерам особей с возрастом проявляет лишь слабую тенденцию к увеличению (статистически различия недостоверны). Эти факты также подтверждают, что билатеральные композиции фенотипов-антимеров формируются стохастически на основе случайного комбинирования “заданных морфогенезом” вероятностей проявления частот исходных четырех элементов.

Рассмотрим теперь соотношение симметричных и асимметричных композиций в целом (без учета структуры конкретных сочетаний) у молодых и старых зверьков. Общая доля симметричных композиций перемычек у перезимовавших

особей составила $61.11 \pm 6.70\%$, а у сеголеток – лишь $35.29 \pm 8.32\%$, т.е. они встречаются у перезимовавших зверьков почти в 2 раза чаще ($t = 2.41$; $d.f. = 86$; $p = 0.018$; перестановочный (permutation) тест при 1000 реплик: $p = 0.019$). Поскольку исходные частоты фенотипов с возрастом не изменяются, а композиции антимеров представляют собой независимую случайную комбинаторику фенотипов разных признаков, этот эффект можно объяснить лишь действием отбора против асимметричных билатеральных композиций. По этой причине относительная доля симметричных композиций с возрастом резко увеличивается, а средняя частота каждого фена не изменяется. Это действительно один из немногих доказанных случаев действия отбора, который практически не приводит к каким-либо сдвигам частот фенотипов исходных признаков, но стабилизирует их проявление из года в год.

Обнаруженный механизм стабилизирующего отбора на первый взгляд работает вхолостую. У молодых особей доля симметричных особей в соответствии с правилом Б.Л. Астаурова вновь будет невелика, а новое повышение относительной доли симметричных композиций с возрастом будет нарушено уже у их потомков, которые снова будут иметь невысокую частоту симметриков и т.д. Однако, на наш взгляд, отбор может приводить к постепенной стабилизации проявления композиций и их дальнейшему закреплению в онтогенезе в виде целостного морфофаза (альтернативного пути развития). Например, 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. Этот пример иллюстрирует проявление правила родственных отклонений Кренке в строении надглазничного отростка сусликов. Таких примеров, иллюстрирующих правило Кренке, для фенотипов неметрических признаков скелета млекопитающих можно привести достаточно много (Васильева, 2006).

Таким образом, анализ внутрииндивидуальной изменчивости перемычек овального отверстия позволяет сделать следующие общие выводы: изменчивость перемычек дискретна (структурные элементы проявляются или не проявляются), хотя выраженность элементов структуры, несмотря на дискретность, имеет количественную природу (в случае проявления той или иной структуры в фенотипе она может варьировать по размерам); местоположение каждого элемента структуры по отношению к другим строго определено и неслучайно; структура содержит устойчивые и неустойчивые элементы; сочетание элементов в композиции осуществляется стохастически в соответствии с законами комбинаторики на основе вероятно-

стей проявления исходных элементов; частоты проявления элементов устойчивы, в том числе и в возрастном отношении; эпигенетическая изменчивость упорядочена, и существует естественная единая система переходов между композициями, доминирующая из которых занимает центральное положение. Используя эти выводы как некие постулаты, легко прийти к представлению о системном характере наблюдаемой изменчивости. Действительно, обнаруженные факты можно истолковать в пользу реальности существования единой эпигенетической системы (эпигенетического ландшафта популяции), задающей формирование множества композиций элементов структуры овального отверстия на основе эпигенетических порогов. Такие же системные эффекты мною обнаружены у ряда других позвоночных и беспозвоночных животных (Васильев, 1988, 1996, 2005), а также у растений (Корона, Васильев, 2000).

Антимерные билатеральные композиции элементов, допустимые в ходе морфогенеза, позволяют построить естественную систему трансформаций структуры, т.е. визуализировать как мероническое разнообразие, так и пути трансформации мерона при групповом (популяционном) анализе внутрииндивидуальной изменчивости. Полагаю, что эта сравнительно несложная методология даст возможность использовать мерон как эффективный инструмент для описания (визуализации) эпигенетического ландшафта популяции и выявления системы креодов и субкреодов, т.е. особенностей “сохранения состояний” и “процессуального сохранения” в данной популяции по сравнению с другой. Анализ феногенетической изменчивости метамеров позволяет строить *индивидуальные мероны* для особей (разнообразие структуры листьев-метамеров в кроне дерева, пестрин перьев-метамеров у птицы, пигментного рисунка на тергитах и стернитах ос и др.) и проводить косвенное сравнение “эпигенетического ландшафта” у разных особей, используя ту же самую “популяционную” методологию. Сравнительный анализ индивидуальных меронов (например, структуры листьев отдельных растений) позволяет в свою очередь целенаправленно находить в популяции и различать сходные в феногенетическом отношении типы особей – фенотипы – по особенностям их “процессуального сохранения” или, что привычнее звучит, по “широте (ширине) нормы реакции” (точнее, по “структуре нормы реакции”). Это значит, что мы можем сортировать особей (фенотипы) по особенностям работы их эпигенетических программ при создании определенных структур (признаков). Мы можем “нагружать” эти программы, применяя метод “провокационного фона” Н.В. Глотова, т.е. экспериментально изменять условия развития, и исследовать полноту проявления субкреодов, “расположенных” в периферической зоне мерона. Это позволит выявить эф-

фекты *наведенной* (определенной экзогенной) изменчивости (Корона, Васильев, 2007). На контрольном “нормальном фоне” в этом случае можно будет проанализировать черты *собственной* (определенной эндогенной) изменчивости: то, как может реализовываться признак у данной особи вне стресса (Корона, Васильев, 2007). Другими словами, можно будет приблизиться к тому, чтобы через программу развития визуализировать эпигенотип особи (эпигенетическую систему популяции) в множестве порожденных им модальностей мерона. О необходимости визуализации эпигенетического ландшафта недавно писал А.П. Расницын (2002). Предлагаемый нами способ популяционно-мерономической “визуализации” эпигенетического ландшафта представляется перспективным и практически осуществимым. Наиболее эффективный прием визуализации – многомерная ординация индивидуальных композиций фенотипических признаков, характеризующая проявления фенотипической изменчивости (Васильев, Васильева, 2005; Васильева, 2006).

В этой связи процитирую мысль В.В. Короны: “Давно известно, что связующим звеном между генотипом и фенотипом является программа развития. Она и служит границей между молекулярным и морфологическим уровнями организации. Другими словами, эта операциональная граница (она же связующее звено) представляет собой не физический барьер, а набор операций, преобразующих элементы одного уровня организации в элементы другого уровня” (Корона, Васильев, 2007, с. 20). Для того чтобы “увидеть” особенности генотипа как программы развития, порождающей “фенотип”, необходимо изучить эту программу по проявлениям фенотипической изменчивости. В этом случае молекулярно-генетическая информация будет транслирована (визуализирована) в мероне особи, популяции или таксона.

Транзитивный полиморфизм (Мейен, 1988), обеспечивающий преемственность воспроизведения мерона для каждого таксона, представляет собой проявление мейеновского филокреода (прослеживающихся в ряду поколений морфогенетических ограничений при формообразовании), и очевидно, что его устойчивость зарегулирована инвариантной для популяций данного таксона эпигенетической системой. Известно, что С.В. Мейен (1988), опираясь на уоддингтоновские представления, ввел также понятия интракреода и экстракреода. Популяционная мерономия, изучая проявления интракреодов – внутрииндивидуальной изменчивости, позволяет на основе их фенетического анализа (редукционный этап) и дальнейшего фенотипического синтеза (композиционный этап) характеризовать особенности экстракреода популяции или таксона. Поскольку единицей наблюдения является сторона особи (половина особи или метамера) и антимерная индивидуальная фенети-

ческая композиция, то разрешающая способность такого анализа возрастает по сравнению с использованием “целых особей”. При этом дается характеристика не индивидуальной изменчивости (пластичности), а генерализованных для популяции (или таксона) эпигенетических особенностей интракреода, который при этом фактически становится экстракреодом.

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. Доказательством существования филокреода служат 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, когда редкие и / или считающиеся тератами варианты строения у представителей одного таксона могут быть нормой другого родственного или даже удаленного таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, мы приходим к тому, что фенотипическая изменчивость представляет собой морфогенетическую реализацию мерона. Она включает в себя две компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную). Организующая составляющая фенотипической изменчивости – эпигенетическая изменчивость – является детерминистической канализованной компонентой морфогенеза, обусловленной структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная составляющая – реализационная изменчивость – представляет собой стохастическую компоненту морфогенеза (например, явление флуктуирующей асимметрии), дающую возможность спонтанного переключения имеющихся программ развития и выбора того или иного субкреода. В самом общем виде *фенотипическая изменчивость – это реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков*. Нетрудно заметить, что это и есть наиболее общее определение важнейшего для двух последних веков развития биологии понятия *изменчивость*. Это следует уже из того, что структурные ряды фенотипической изменчивости Н.П. Кренке представляют собой стадии воплощения некоей морфогенетической программы, которая останавливается на том или ином этапе построения дефинитивной структуры. Особенно наглядно это видно при сравнении асим-

метричных вариантов структуры листьев. Например, на одной и той же листовой пластинке слева может проявиться простой, а справа очень сложный вариант структуры листа, что указывает на то, что программа структурогенеза слева остановилась на раннем этапе развертывания, а справа продвинулась на несколько шагов дальше. Поэтому изменчивость – явление *разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе*. Данное определение близко к упомянутому выше представлению М.Дж. Вест-Эберхард о фенотипической пластичности. Вполне понятно, что предложенный нами взгляд на изменчивость требует дальнейшего более обстоятельного изложения, что невозможно в рамках одной статьи.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 07-04-00161-а, 07-04-96096-р_урал_а, а также НШ-1022.2008.04 и целевой программы интеграционных проектов УрО, СО и ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л., 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.
- Беклемишев В.Н., 1994. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd. 250 с.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- 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.
- Васильев А.Г., 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 158–169.
- Васильев А.Г., 1996. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. д-ра 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., Васильева И.А., 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. № 1 (9). С. 27–38.
- 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., Большаков В.Н., 2000. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 132 с.
- Васильева И.А., 2006. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции: Автореф. дис. д-ра биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 46 с.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юданин А.Я., 1995а. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в селекционно-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.
- Вольф К.Ф., 1950. Теория зарождения. М.: Изд-во АН СССР. 630 с.
- Глотов Н.В., 1983. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. д-ра биол. наук. АН СССР. Л.: ЛГУ. 33 с.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 213 с.
- Конюхов Б.В., 1986. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих // Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука. С. 256–266.
- Корона В.В., Васильев А.Г., 2000. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 224 с.
- Корона В.В., Васильев А.Г., 2007. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. 2-е изд. Екатеринбург: УрО РАН. 280 с.
- Кренке Н.П., 1933–1935. Феногенетическая изменчивость. Т.1 // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М. 860 с.
- Любарский Г.Ю. 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК Scientific Press Ltd. 436 с.
- Магомедмирзаев М.М., 1974. Что такое “феногенетическая изменчивость”? // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 5. С. 710–716.
- Магомедмирзаев М.М., 1990. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука. 232 с.
- Мейен С.В., 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. 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., 1988. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т. 1. Ч. 4. М.: Недра. С. 497–511.
- 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.
- Расницын А.П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т. 73. 108 с.
- Семериков Л.Ф., 1986. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука. 139 с.
- Сингер М., Берг П., 1998. Гены и геномы. Т. 1. М.: Мир. 373 с.

- Соболевский Е.И., 1988. Популяционная морфология ластоногих. Изменчивость и пространственная структура вида. М.: Наука. 216 с.
- Струнников В.А., Вышинский И.М., 1991. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. С. 99–114.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В., 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Уоддингтон К.Х., 1947. Организаторы и гены. М.: 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.
- Чайковский Ю.В., 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 272 с.
- Чураев Р.Н., 2005. Контурь неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 2. С. 99–122.
- Шаталкин А.И., 2002. Проблема архетипа и современная биология // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 4. С. 275–291.
- Шварц С.С., 1968. Принцип оптимального фенотипа // Журн. общ. биологии. Т. 29. № 1. С. 12–24.
- 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., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра. С. 142–168.
- Шмальгаузен И.И., 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Шмальгаузен И.И., 1946. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 396 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк. 303 с.
- Alberch P., 1980. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. V. 20. P. 653–667.
- Alberch P., 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibian // Evolution. V. 39. P. 8–23.
- Berry R.J., 1963. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genet. Research, Cambr. V. 4. P. 193–220.
- 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. V. 28. P. 205–230.
- Berry R.J., Searle A.G., 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. V. 140. P. 557–615.
- Debat V., David P., 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // Trends in Ecol. & Evol. V. 16. № 10. P. 555–561.
- Haekker V., 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. (Phanogenetik.) Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte. Jena: G. Fischer. X + 344 S.
- Haekker V., 1925. Aufgaben und Ergebnisse der Phanogenetik // Bibliographia Genetica. Hrsg. / Eds Lotsy J. P., Kooiman H.N. The Hague: Martinus Nijhoff. B. 1. S. 93–314.
- Jablonka E., Lamb M.J., 1998. Epigenetic inheritance in evolution // J. Evol. Biol. V. 11. P. 159–183.
- Goldschmidt R.B., 1940. The Material Basis of Evolution. New Haven Conn.: Yale Univ. Press. 436 p.
- Gruneberg H., 1951. The genetics of a tooth defect in the mouse // Proc. R. Soc. B. V. 138. P. 437–451.
- Gruneberg H., 1955. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants // J. Genet. V. 53. P. 515.
- Moller A. P., Swaddle J. P., 1997. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press. 291 p.
- Palmer A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / Ed. Markow T.A. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer. P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 17. P. 291–321.
- West-Eberhard M.J., 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford Univ. Press. 816 p.
- West-Eberhard M.J., 2005. Phenotypic accommodation: adaptive Innovation due to developmental plasticity // J. Exp. Zool. V. 304B. P. 610–618.
- Zuckerandl E., 2002. Why so many noncoding nucleotides? The eukaryote genome as an epigenetic machine // Genetica. V. 115. P. 105–129.

Phenogenetic variability and population meronomy

A.G. Vasilyev

*Institute of Plant & Animal Ecology, Ural Division of Russian Academy of Science
620144 Yekaterinburg, 8 Marta str., 202, Yekaterinburg, Russia, 620144
e-mail: vag.ipae.uran.ru*

In accordance with M.A. Shishkin's epigenetic evolutionary theory and S.V. Meyen's concept of meron, N.P. Krenke's "phenogenetic variability" can be considered as a realization of developmentally determined laws of possible transformations of distinct characters (morphogenetic realization of meron). It comprises two components: deterministic (organizing) one, and stochastic (random) one. Organizing component (epigenetic variability) represents a canalized component of morphogenesis determined by creode structure and arrangement of epigenetic thresholds (in essence this permits to speak about morphogenetic rule of meronomic transformations). Random (realized) variability corresponds with stochastic component of morphogenesis, which permits spontaneous shifting of available developmental programs and selecting of alternative subcreodes. Con-

cepts of “population epigenetic landscape”, “population ontogenesis” and “population meronomy” are introduced.

Population ontogenesis (PO) can be considered as a peculiar deformation of species developmental program generalized for all individuals in particular population. This deformation is historically adjusted to concrete environmental conditions by natural selection. PO reflects general set of potential developmental patterns in concrete population, and in scale of the whole species it should be peculiar and unique one. It may be assumed that each individual contains information about invariant population epigenetic landscape (PEL), and thereby discrete individual phenotypes represent probable (random) replicas of general population epigenetic pattern.

Analysis of bilateral structures among members of the same generation permits to visualize the principal pattern of PEL. Epigenetic thresholds and constructional bans constrain probable morphogenetic transformations and creates PEL, which is a general rule-cliche that formats total disparity of character states and their stochastic manifestation in taxonomic units, populations and individuals.

Based on Waddington's ideas of creode, S.V. Meyen introduced concepts of intracreode and extracreode. To the author's mind population meronomy permits to characterize peculiarities of extracreode of population or taxonomic unit when studying intracreodes as intraindividual variability by means of phenetical analysis (reductional stage) and phenogenetic synthesis (compositional stage). In this case we don't estimate proper individual variability (plasticity), but generalized population or taxonomic epigenetic diversity of intracreode, which in facts becomes an extracreode.

Population-meronomic analysis of bilateral compositions of antimeres structure elements permits to construct a natural system of structure transformations and thereby to visualize meronomic diversity and transformation paths of meron.