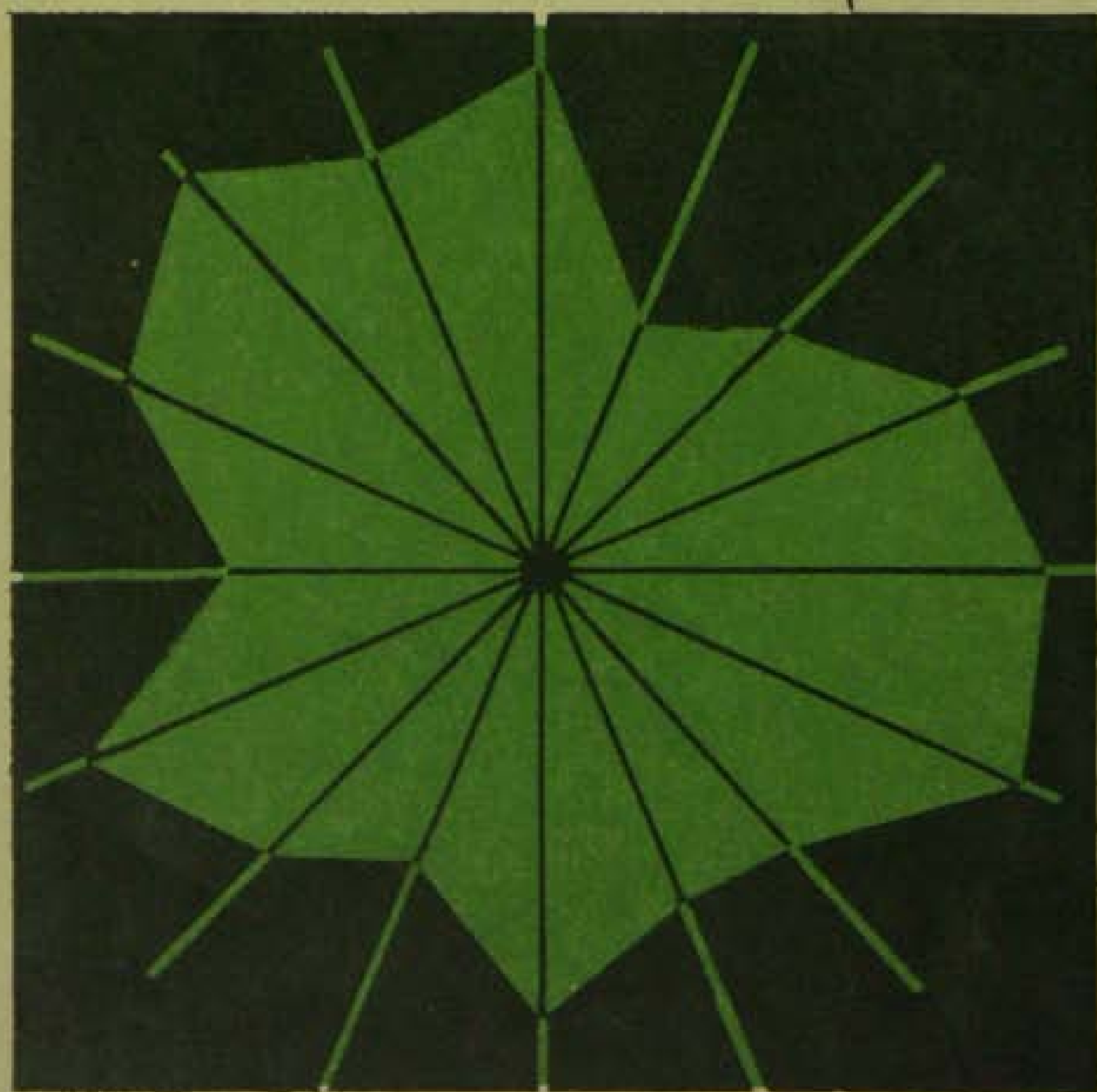


ФЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ



«НАУКА»

I/16719

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н. К. КОЛЬЦОВА

ФЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

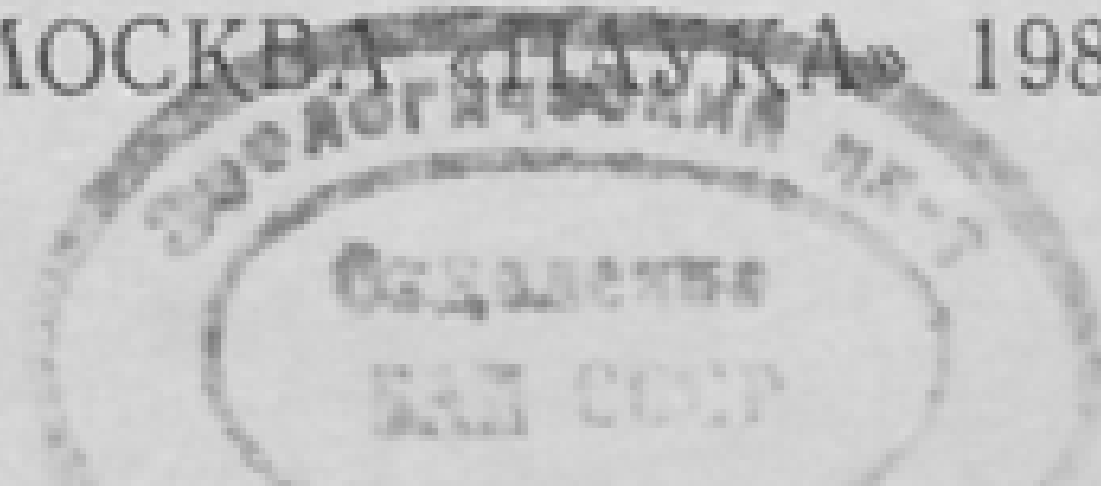
СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор
член-корреспондент АН СССР
А. В. ЯБЛОКОВ

210221



МОСКВА «НАУКА» 1988



В сборнике представлены материалы III Всесоюзного совещания по фенетике популяций, посвященные анализу фенетической изменчивости природных популяций млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий, рыб, беспозвоночных животных и высших растений. Рассматриваются методологические проблемы развития популяционной биологии в целом, оцениваются возможности применения фенетического метода для выяснения структуры и границ природных популяций, феноеографии и микрофилогенеза.

Для биологов, изучающих природные популяции.

Рецензенты:

доктора биологических наук

Д. А. КРИВОЛУЦКИЙ, Д. С. ПАВЛОВ

научное издание

ФЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Утверждено к печати Институтом биологии развития им. Н. К. Кольцова Академии наук СССР

Редактор издательства А. М. Гидалевич. Художник А. Д. Симаков.
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Т. С. Жарикова

Корректор Н. Г. Васильева

ИБ № 37238

Сдано в набор 28.01.88. Подписано к печати 11.08.88. Т-15955. Формат 60×90^{1/16}. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13. Усл. кр. отт. 13,25 Уч.-изд. л. 15,5 Тираж 1450 экз. Тип. зак. 4491. Цена 3 р. 10.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485. Профсоюзная ул., 90.

2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6.

Ф 1907000000—333
042(02)—88 231-88—III

ISBN 5—02—005260—4

© Издательство «Наука», 1988

МЕТОДЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

УДК 575.17

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ: НЕМЕТРИЧЕСКИЕ ПОРОГОВЫЕ ПРИЗНАКИ, ФЕНЫ И ИХ КОМПОЗИЦИИ

А. Г. ВАСИЛЬЕВ

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск

Фенетика как специфическое направление исследований (Яблоков, 1980) привлекает сейчас специалистов из разных областей биологии, однако не прекращаются споры о ее теоретических основах и содержании. В самые последние годы как в нашей стране, так и за рубежом резко возрос интерес к различным, в том числе эволюционным, аспектам эпигенетики (Шишкин, 1984, 1986; Белоусов и др., 1985; Alberch, 1980, 1985; и др.). В этой связи нам представляется важным обсудить феномен эпигенетической изменчивости и некоторые связанные с этим явлением понятия фенетики.

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 представляет собой эпигенетическую систему, или, как назвал его Уоддингтон, эпигенотип» (Конюхов, 1986, с. 264). В этом плане интересно напомнить высказывание Н. В. Тимофеева-Ресовского и В. И. Иванова, писавших, что «сложность взаимоотношений между кодом наследственной информации, с одной стороны, и фенотипом — с другой, давно уже ясна генетикам. И лишь критики генетики, не имеющие к ней отношения, приписывают генетикам примитивные линейные схемы ген—признак. ...Генотип работает в онтогенезе не как сумма генов, определяющих соответствующую сумму признаков, а как целостная система, в которой каждый ген ответствен за многие признаки, а каждый признак определяется многими генами» (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966, с. 116). Уже из приведенных высказываний следует, что те проявления альтернативной изменчивости, которые эмпирически сравнительно легко обнаруживаются и называются фенами, в генетическом отношении должны быть далеко не элементарными.

Хорошо известно, что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты (Конюхов, 1986). Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются эпигенетическими. К этому следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, — свойства «признаков», а не генов, так как гены на молекулярном уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977; Конюхов, Нончев, 1981). Трудно в свете этого сомневаться в том, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза. Таким образом, нам представляется, что эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должно строиться здание фенетики.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ ПОПУЛЯЦИИ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В соответствии со взглядами К. Уоддингтона (Waddington, 1957), функционирование эпигенотипа забуферено таким образом, что процесс развития оказывается «канализованным» — жестко направленным, несмотря на наличие различного рода помех как со стороны внешней среды, так и внутренней — генотипической. Однако эта устойчивость не безгранична: наряду с основной траекторией развития (креодом), которая ведет к формированию нормального для популяции или линии фенотипа («дикого типа»), имеется набор «субкреодов», направленных в ходе развития на реализацию определенных, отличных от нормы устойчивых состояний фенотипа. Для наглядности Уоддингтон ввел удачную аналогию — эпигенетический ландшафт. Это понятие было создано для описания морфогенеза особи, где каждая «долина» ведет к формированию того или иного органа или части организма. Я считаю вполне уместным говорить об эпигенетическом ландшафте популяции, опираясь при этом на многочисленные эмпирические факты определенности и предсказуемости фенооблика каждой популяции вида как по количественным параметрам, характеризующим форму, так и по частотам альтернативных вариаций признаков.

Понимая «онтогенез» не только как индивидуальное развитие особи — единичное событие, но и как общую видовую программу развития, легко прийти к третьему его толкованию. Можно рассматривать «популяционный онтогенез», определяя его как общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования. Очевидно, что «популяционный онтогенез», являя собой общие черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет уникален и единичен. В этом понятии явно проступают черты философской категории «особенного», являющейся буфером между категориями «общего» и «единичного».

Идеи К. Уоддингтона недавно получили развитие благодаря работам М. А. Шишкина (1984, 1986) и П. Олберча (Alberch, 1980, 1985). Рассмотрим в связи со сказанным нами выше один из важнейших логических выводов М. А. Шишкина о том, «что все зиготы одного вида имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления» (1986, с. 69). В свете сказанного выше 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. В этом смысле каждая особь содержит информацию о едином для популяции эпигенетическом ландшафте. Это не противоречит 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 развертывания онтогенетического креода. Фенотип отдельной особи поэтому можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции эпигенетической модели. Анализ множества особей популяции, принадлежащих одной и той же генерации, позволяет статистически рассмотреть как бы основной контур эпигенетического ландшафта популяции. Ниже мы приведем некоторые факты, позволяющие считать реальностью единую эпигенетическую систему популяции. Порождаемую этой системой закономерную изменчивость в протекании развития следует называть **эпигенетической изменчивостью**. Таким образом, эпигенетическая изменчивость представляет собой вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции набора устойчивых 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 вероятность осуществления. Разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут эпигенетически различными. Смежные, соседние популяции поэтому будут обладать сходным, но всегда нетождественным эпигенетическим ландшафтом.

ПОРОГОВЫЕ ПРИЗНАКИ, ФЕНЫ И ИХ КОМПОЗИЦИИ

Существенно важным мы считаем и другой вывод М. А. Шишкина, во многом созвучный с мыслями П. Олберча (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 концент-

раций реагирующих веществ и т. д.)» (Шишкин, 1986, с. 70). В этой связи уместно напомнить, что английские генетики (см.: Grüneberg, 1963) в 50—60-х гг. экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (threshold characters) и явлении эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963). Обсуждению этого вопроса посвящена большая литература, поэтому напомним лишь основные выводы этих исследований.

Есть множество альтернативно варьирующих признаков, которые на самом деле имеют количественную основу варьирования. В ходе развития на их варьирование накладываются эпигенетические пороговые ограничения. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может проявиться в фенотипе и варьирует как обычный количественный признак. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень не достигается, признак вообще не проявляется в фенотипе. Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний — пороговых уровней, преодолевая которые он качественно изменяется. Подавляющее 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 порогового признака. Примечательно, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений, пришел М. В. Мина (1986). Необходимо различать фены и их композиции. Следует подчеркнуть, что на практике очень часто путают истинные фены — устойчивые состояния признака — и композиции как сочетания фенов разных признаков (композиции представляют собой дискретности второго порядка).

Местоположение эпигенетических порогов на единой количественной шкале варьирования признака достаточно четко сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в разных группах (линиях, популяциях). Именно на этом основан метод оценки «фенетических дистанций» по комплексу неметрических пороговых признаков, как мы его называем (Васильев и др., 1986), широко примененный Берри (Berry, 1963) и его последователями.

«АБЕРРАТИВНАЯ» (ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ) ИЗМЕНЧИВОСТЬ РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ ЖУКОВ

Наиболее обстоятельно аберративная изменчивость рисунка надкрылий жесткокрылых обсуждена в работе Н. Н. Филиппова (1961). Выводы из нее можно сформулировать следующим образом: 1) аберративная изменчивость рисунка надкрылий жуков всегда дискретна; 2) выраженность элементов рисунка (пятен, перевязей), несмотря на дискретность, имеет количественную природу; 3) местоположение каждого элемента рисунка по отношению к другим строго определено и не случайно; 4) в ри-

сунке есть устойчивые и неустойчивые элементы; 5) развитие рисунка у каждого вида подчинено специфическим закономерностям. Зная пути развития рисунка, можно установить видовую принадлежность даже наиболее резко отклонившейся особи. Используя эти выводы как постулаты, трудно не прийти к предположению о системном характере абerratивной изменчивости.

Н. Н. Плавильщиков (1936) описал у усача изменчивого (*Evodinus interrogationis*) 150 aberrаций рисунка надкрылий, а Ю. И. Новоженев (1980) только на Урале обнаружил у этого вида порядка 80 новых вариаций. Выбрав этого усача как модель для изучения aberrативной изменчивости, мы отловили в начале лета в 1984 и 1985 гг. две выборки в свердловской популяции из места, где много лет собирал материал Ю. И. Новоженев (место сбора совпадает до 0,5 км), а для сравнения использовали опубликованные материалы по свердловской и ильменской популяциям усача (Новоженев, Коробицын, 1972).

В обеих изученных популяциях варьирующая часть рисунка надкрылий — перемычки между пятнами, местоположение которых строго сохраняется. Выявилось 10 способов соединения пятен перемычками, нумерация местоположений которых приведена на схеме (рис. 1, а). Для каждого надкрылья записывалась конкретная композиция — сочетание номеров перемычек (рис. 1, б). Частоты перемычек подсчитывались по отношению ко всем изученным надкрыльям. Частоты для левого и правого надкрылий практически совпадают, несмотря на частую асимметрию проявления на разных сторонах особи. Поэтому наши данные были вполне сравнимы с данными, вычисленными по работе Ю. И. Новоженева и Н. М. Коробицына (1972), где расчет частот проведен на число правых надкрылий (табл. 1). Для косвенной оценки относительного количества пигмента на надкрылье использовался индекс пигментации — площадь пигментированного участка, деленная на общую площадь надкрылья (в процентах).

Относительное количество пигмента, проявляющегося на надкрылье, по-видимому, в значительной степени определяется эндогенными причинами развития и в меньшей — экзогенными, так как практически отсутствует корреляция между общими размерами жуков, во многом определяющимися внешними условиями роста личинок и индексом пигментации ($r = -0,04$). Напротив, между индексом пигментации и числом перемычек обнаружилась жесткая положительная корреляция ($r = 0,98$): при увеличении относительной площади пигментированных участков надкрылий прямо пропорционально возрастает общее число перемычек.

По индексу пигментации были построены нормированные распределения надкрылий, маркированных наличием той или иной конкретной перемычки (рис. 2, а). При наиболее низком уровне пигментации проявляются только перемычки 2, 7 и 10. По мере роста пигментированности затем появляется перемычка 1, потом 4, 5, 6 и 8 и только после этого 3 и 9. При определен-

ном уровне пигментированности перемычка становится константной частью рисунка. Существует некий иерархический линейный порядок появления определенных перемычек и включения их в структуру рисунка. Это позволяет построить модель-аналогию (рис. 2, б). Представим, что имеется ландшафт, напоминающий русло высохшей реки, где есть глубокие ямы и соединяющие их протоки разной глубины. При повышении уровня грунтовых вод наиболее глубокие ямы заполнятся первыми, затем самые глубокие протоки между ямами, потом все русло и, наконец, образуется озеро. С «птичьего полета» будет видна картина, принципиально совпадающая с описанным для усача иерархическим порядком формирования структуры рисунка надкрылий. Легко заметить, что в целом для вида выполняется правило модели о заполнении

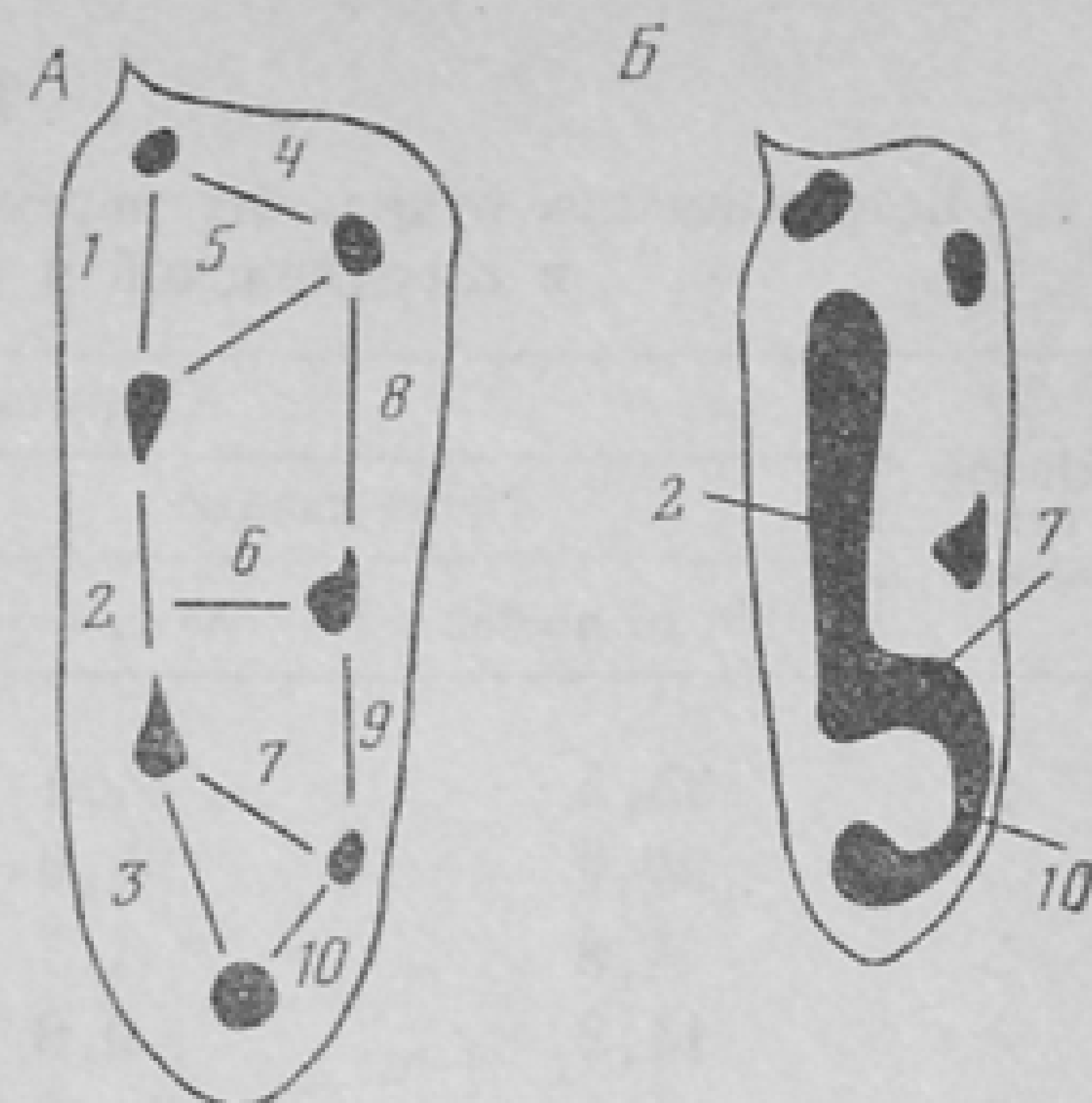


Рис. 1. Элементы структуры рисунка надкрылий усача изменчивого

А — схема нумерации перемычек;
Б — преобладающая композиция: 2, 7, 10

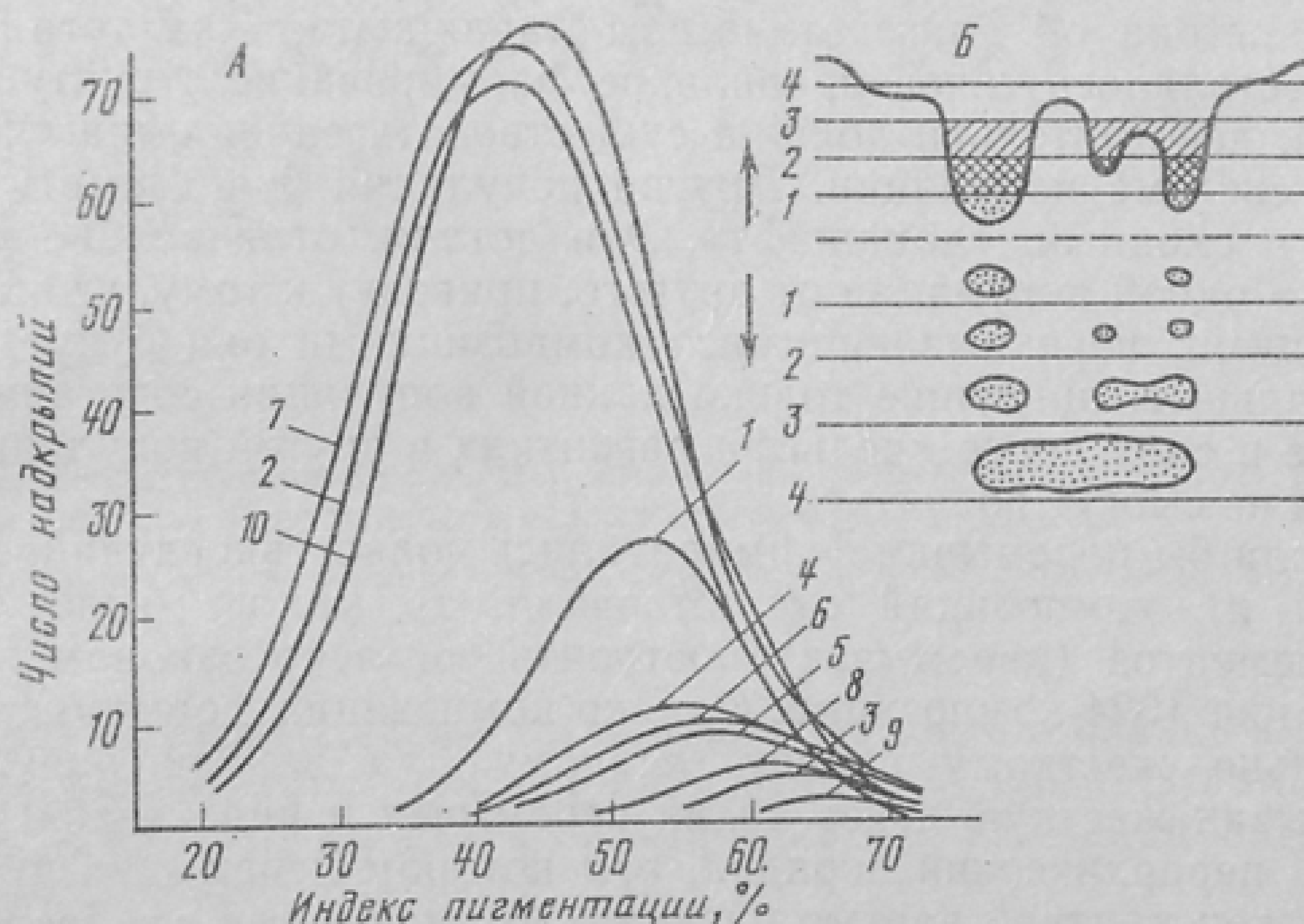


Рис. 2. Иерархия формирования структуры рисунка надкрылий жуков

А — нормированные распределения надкрылий, маркированных наличием определенных перемычек, по значениям индекса пигментации. 1—10 — номера перемычек. Б — теоретическая модель копирования композиций с единого «эпигенетического ландшафта» популяции. 1—4 — уровни заполнения пигментом надкрылий. Стрелки указывают направление возрастания количества пигмента. Внизу — гипотетические композиции «рисунка надкрылий», соответствующего заданным уровням пигментации

Таблица 1

Встречаемость отдельных перемычек на надкрыльях усача изменчивого
в свердловской и ильменской популяциях, %

Номер пере- мычки	Свердловская		Ильменская	
	Наши данные		По: Новоженев, Коробицын, 1972	
	1984 г. n=352	1985 г. n=490	1967—1970 гг. n=485	1969—1970 гг. n=1160
1	33,5	34,1	35,1	64,2
2	94,9	95,9	94,5	99,5
3	4,8	4,7	1,2	1,7
4	14,3	9,8	16,6	32,4
5	11,4	11,8	10,3	22,3
6	12,5	10,4	9,7	32,8
7	98,9	97,4	94,9	99,3
8	6,8	10,4	6,2	21,2
9	2,3	1,0	1,2	1,7
10	88,4	93,1	94,5	99,0

пигментом сначала центров пигментации — пятен, затем перемычек между ними и полного заливания пигментом надкрылья. Эту аналогию можно считать прямой иллюстрацией представлений Уоддингтона об эпигенетическом ландшафте. Для того чтобы осуществлялось такое правильное формирование структуры рисунка, действительно должна существовать единая эпигенетическая система популяции. Другая популяция будет иметь иной, хотя и сходный, «ландшафт». Эти детали, отличающие «ландшафт» одной популяции от другого, приведут к тому, что наряду с общими, перекрывающимися композициями они будут иметь уникальные, присущие только данной популяции сочетания, которые в силу иного «рельефа развития» в другой популяции никогда не смогут появиться.

Если бы перемычки формировались полностью случайно и система их композиций отсутствовала, то можно было бы из 10 элементов (перемычек) построить согласно законам комбинаторики 1024 композиции. Однако композиции формируются по довольно жесткому закону, единому для данной популяции. Учитывая жесткую связь числа перемычек и индекса пигментации и иерархический порядок, при котором перемычки и становятся константной частью рисунка, мы построили все теоретическое множество композиций, которые должны были бы проявиться в свердловской популяции (рис. 3). Теоретически оказалось возможным ожидать 94 композиции по 10 элементам. По нашим наблюдениям и данным Ю. И. Новоженева (1980), в свердловской популяции реально встречено 63% композиций от числа предсказанных. Заметим, что число предсказанных композиций

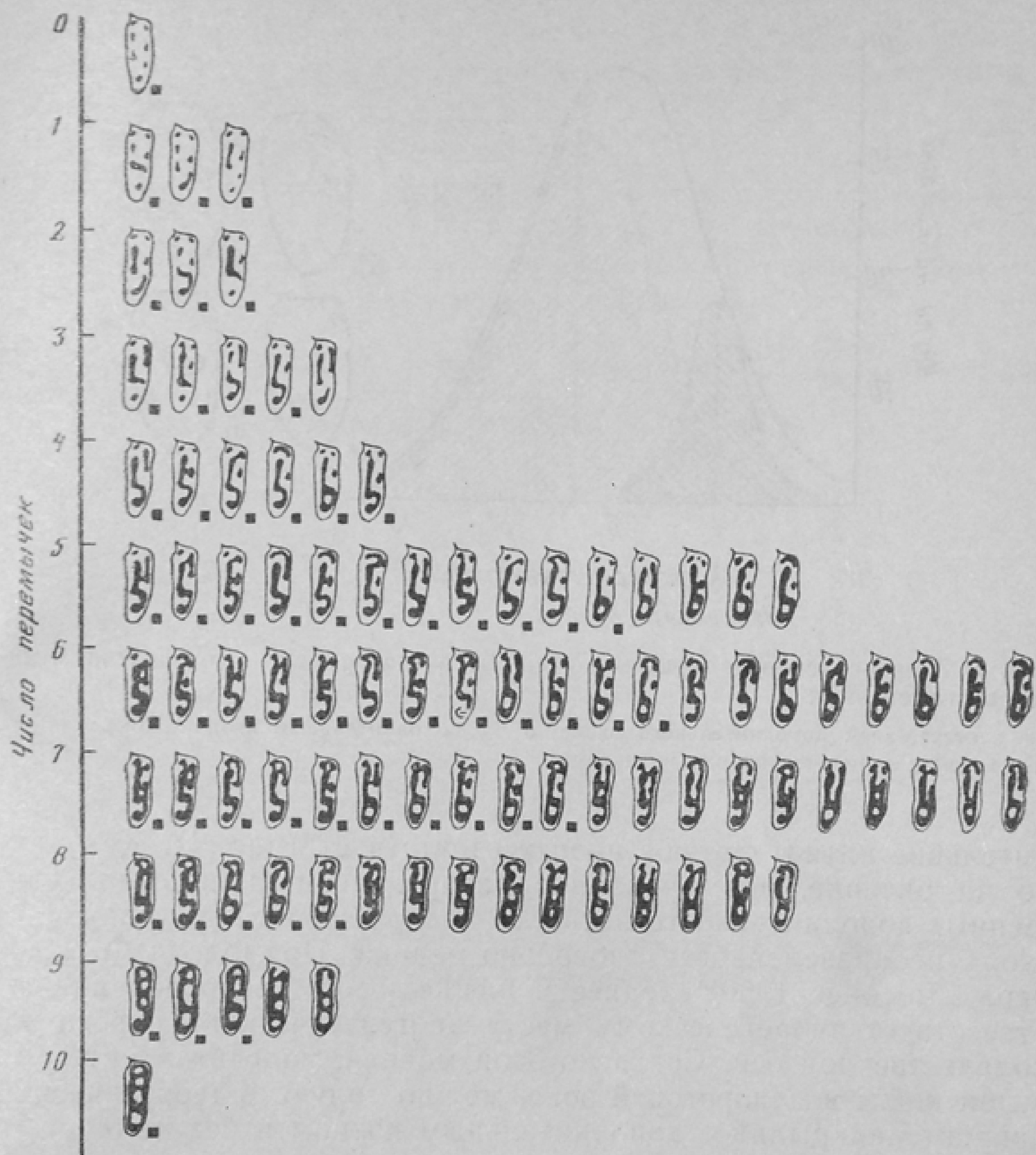


Рис. 3. Теоретическое множество композиций элементов структуры рисунка надкрылий усача изменчивого в свердловской популяции

Черными квадратиками показаны реально обнаруженные в популяции композиции

на порядок меньше числа случайных сочетаний и близко к реально обнаруженному. Есть основание считать, что, идя таким путем, можно предсказывать практически все даже наиболее редкие варианты структуры.

Формирование элементов рисунка у жуков идет по пороговому принципу, что тоже хорошо согласуется с моделью единого популяционного «рельефа развития»: появление конкретного пятна или перемычки возможно лишь при достижении некоторого критического (порогового) количества пигмента. Например, у пятиточечной коровки (*Coccinella 5-punctata* L.) в оренбургской популяции (окрестности г. Кувандык) появляется допол-

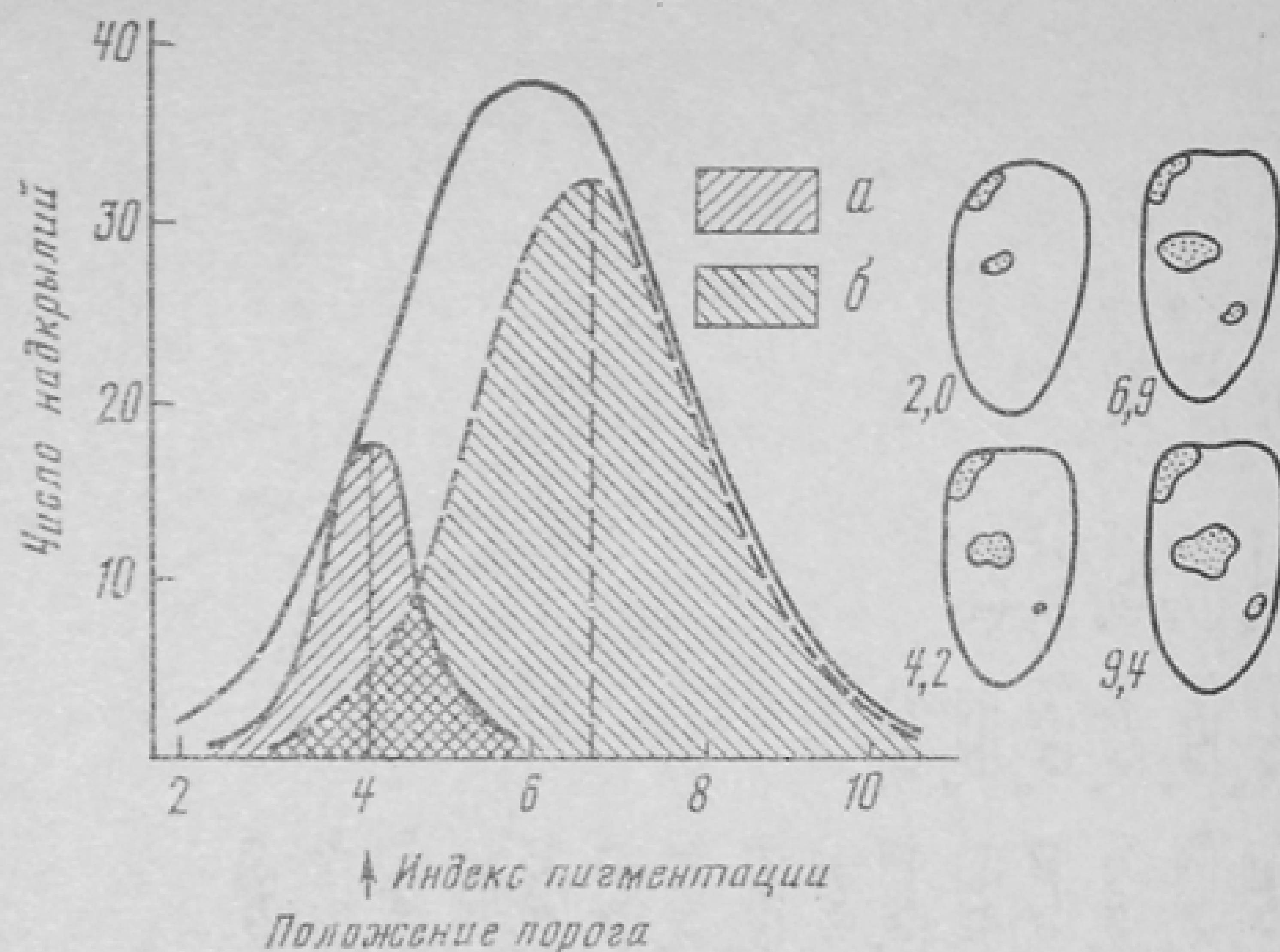


Рис. 4. Распределение надкрылий *Coccinella quinquepunctata* по значениям индекса пигментации

a — с отсутствием дополнительного пятна; *b* — с дополнительным пятном. Вверху — ряд надкрылий с соответствующими индексами

нительное пятно, которое иногда отсутствует (рис. 4). Как видно на рисунке, нормированное распределение надкрылий, лишенных дополнительного пятна, смещено влево и пороговая зона (зона неопределенности) довольно велика. По модели Фальконера (Falconer, 1960) среднее значение левого распределения соответствует теоретическому месту эпигенетического порога на количественной оси. Согласно этой модели, подсчитав интеграл вероятности в допороговой зоне, можно получить теоретический процент надкрылий с дополнительным пятном и без него.

Теоретические и эмпирические оценки вполне хорошо согласуются (табл. 2).

Аналогичный расчет, проведенный для свердловской популяции усача изменчивого, также показал хорошее согласование теоретических и эмпирических частот (табл. 2).

Явление неодинаковой реализации признака на разных сторонах особи обусловлено сбоями (ошибками) развития — эпигенетическими причинами, так как генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон. Это хорошо известно еще из пионерных работ Б. Л. Астаурова (1974) и Н. В. Тимофеева-Ресовского по фенотипике дрозофилы. В выборке из свердловской популяции усача было обнаружено 34% особей, у которых левое и правое надкрылья имели разные композиции. При анализе этих «нарушений развития» установлено, что композиции последовательно усложняются по мере увеличения числа перемычек. Причем обычно различия между рисунками надкрылий на разных сторонах особи заключаются в прибавлении или ис-

Таблица 2

Сравнение теоретических и эмпирических частот встречаемости фенов рисунка на надкрыльях пятиточечной божьей коровки и усача, %

Фен	Частоты	
	Теоретические	Эмпирические
Пятиточечная божья коровка		
Пятна нет	20,8	21,8
Пятно есть	79,2	78,2
Усач изменчивый (свердловская популяция)		
Наличие перемычек:		
1	28,9	33,5
2	93,6	94,9
3	4,8	4,8
4	19,7	14,8
5	12,4	11,4
6	13,6	12,5
7	98,4	98,9
8	7,7	6,8
9	2,5	2,3
10	86,5	88,4

Таблица 3

Фенетические дистанции между выборками усача изменчивого по комплексу неметрических пороговых признаков рисунка надкрылий

Источник	Выборка	1	2	3	4
Свердловская:					
Наши данные	1 — 1984 г.	—	0,006*	0,13	0,142
	2 — 1985 г.	0,002	—	0,010	0,140
	3 — 1967—1970 гг.	0,002	0,002	—	0,139
Ильменская:					
Новоженков, Коробицын, 1972	4 — 1969—1970 гг.	0,002	0,001	0,001	—

* Различия статистически недостоверны.

Примечание. В нижней треугольной матрице — значения среднеекватических отклонений.

чезновении только одной-двух перемычек. Таким образом, эти эпигенетические нарушения рисунка на групповом уровне оказываются упорядоченными и выстраиваются в некую единую естественную систему.

Атрибутом существования системы является ее устойчивость. Устойчивость системы рисунка на качественном уровне убедитель-

тельно доказана Ю. И. Новоженовым (1980), который сравнивал встречаемость основных композиций в свердловской популяции усача в течение многих лет. Частоты встречаемости перемычек в этой же популяции в разные годы (наши данные, 1984, 1985 гг.) чрезвычайно близки (см. табл. 1) и хорошо совпадают с частотами, вычисленными по опубликованным для этой популяции материалам (Новоженков, Коробицын, 1972). Напомним, что крайние выборки разделены 15—16 поколениями жуков. Разные популяции — свердловская и ильменская, — напротив, различаются по частотам встречаемости многих перемычек (см. табл. 1). Расчет фенетических дистанций по комплексу неметрических пороговых признаков рисунка между сравниваемыми выборками усача, проведенный методом Смита—Берри (Berry, 1963), показал следующее (табл. 3). Различия между выборками разных лет в свердловской популяции чрезвычайно малы и на порядок меньше межпопуляционных. Это позволяет обоснованно предполагать, что «эпигенетическая система» свердловской популяции обладает очень высокой устойчивостью и существенно отличается от «эпигенетической системы» формирования рисунка ильменской популяции.

Выше мы определили фены как устойчивые состояния пороговых признаков. Поэтому нет необходимости особо пояснять, что в рисунке надкрылий усача изменчивого пороговыми признаками являются конкретные перемычки, а фенами — их наличие или отсутствие. При естественном комбинировании фенов образуются композиции — дискретности второго порядка, которые иногда легко принять за фены. Проведенный выше анализ показывает, что структуры, называвшиеся «абберациями», не элементарны, не являются «генетически жестко детерминированными морфами» (такой взгляд весьма распространен), а представляют собой сочетания — композиции элементов (фенов); их дискретность вторична и имеет пороговую природу. Частоты встречаемости элементов (фенов) высокоустойчивы в популяции и маркируют ее эпигенетическую специфику. В каждой популяции существует специфическое местоположение эпигенетических порогов, что определяет единый закон и иерархический порядок формирования композиций. Это же позволяет теоретически предсказать все множество композиций для конкретной популяции. Наличие единого закона формирования структуры рисунка, специфичного для популяции и осуществляющегося через стохастическую процессов развития, может объясняться только тем, что каждой популяции присуща единая эпигенетическая система. Эти закономерности в отряде жесткокрылых проявляются в семействах усачей, нарывников, божьих коровок, листоедов, долгоносиков, пластинчатоусых, встречаются у чернотелок, зерновок, пилоусов и грибоедов, редки у жужелиц и не проявляются, по видимому, у златок. Без всякого сомнения, описанные принципы и подход не ограничиваются только жесткокрылыми. Положительными чертами описанного нами композиционного подхода

можно считать резкое уменьшение числа элементарных признаков, возрастание надежности и упрощение процедуры классификации, предсказание в полном объеме редких композиций фенотипов, а также широкие возможности применения во внутривидовой систематике, популяционной и эволюционной биологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Белоусов Л. В., Чернавский Д. С., Соляник Г. И. Приложения синергетики к онтогенезу: (О параметрическом управлении развитием)//Онтогенез. 1985. Т. 16, № 3. С. 213—228.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышц//Генетика. 1986. Т. 22, № 7. С. 1191—1198.
- Конюхов Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих//Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука, 1986. С. 256—267.
- Конюхов Б. В., Нончев С. Г. Экспрессия доминантных и рецессивных генов в онтогенезе млекопитающих//Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 3. С. 325—334.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб: Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности//Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 21—31.
- Новожилов Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых//Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 5. С. 668—679.
- Новожилов Ю. И., Коробицын Н. М. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых//Там же. 1972. Т. 33, № 3. С. 315—324.
- Плавильщиков Н. Н. Жуки-дровосеки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Ч. 1. 612 с. (Фауна СССР. Насекомые. Жесткокрылые; Т. 21).
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы фенотипики//Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114—130.
- Филиппов Н. Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых//Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 3. С. 372—385.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор//Онтогенез. 1984. Т. 15, № 2. С. 115—136.
- Шишкин М. А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования//Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 63—74.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
- Alberch P. Ontogeny and morphological diversification//Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 653—667.
- Alberch P. A developmental analysis of an evolutionary trend: A digital reduction in amphibian//Evolution. 1985. Vol. 39. P. 8—23.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*//Genetics. Camb. 1963. Vol. 4. P. 195—220.
- Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton//Proc. Zool. Soc. 1963. Vol. 140, N 4. P. 577—615.
- Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh; London, 1960. 365 p.
- Grüneberg H. The pathology of development. A study of inherited disorders in animals. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1963. 309 p.
- Waddington C. H. The strategy of the genes: A discussion on some aspects of theoretical biology. L.: Allen and Unwin, 1957. 262 p.