
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ

Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования
«Уральский государственный университет им. А.М. Горького»

ИОНЦ «Экология природопользования»

Биологический факультет

Экологии кафедра

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ
«ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ»**

Екатеринбург
2007

Составитель: проф., д.б.н. А.Г. Васильев

Инновационный курс «Феногенетический анализ популяций» в рамках УМК магистерской программы «Экология природопользования» нацелен на устранение перекоса в преподавании дисциплин эволюционно-биологического и популяционно-экологического профиля, связанного с доминированием в течение второй половины XX века синтетической теории эволюции (СТЭ), или неodarвинизма. Наиболее полное изложение данной дисциплины дано в специально разработанном инновационном учебном пособии «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения» для студентов и магистрантов специальностей «биология» и «экология» биологического факультета университета при углубленном изучении проблем эволюционной и популяционной биологии. В учебном пособии рассмотрены теоретические представления в области изучения феногенетической изменчивости популяций и эпигенетических основ современной фенетики, представлены сведения о методах и исследовательских технологиях.

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ «ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ»

1. Описание комплекта учебно-методических материалов и средств курса

Цель инновационного курса «Феногенетический анализ популяций» магистерской программы «Экология природопользования» заключается в обучении учащихся основам феногенетического анализа популяций, рассмотрению феногенетической изменчивости и методов ее изучения, включая технологию феногенетического мониторинга экологического состояния популяций, таксоценов и экосистем.

Задачи дисциплины предполагают:

- 1) Изучить сущность феногенетической изменчивости как явления, на котором базируется феногенетический и фенетический анализ популяций;
- 2) Рассмотреть предысторию феногенетики, фенетики и современной эпигенетики и их взаимодействие при решении экологических проблем;
- 3) Освоить методы популяционной феногенетики и фенетики;
- 4) Познакомить студентов и магистрантов с фундаментальными молекулярными эпигенетическими процессами, лежащими в основе феногенетической изменчивости;
- 5) Изучить явление флуктуирующей асимметрии как одной из компонент феногенетической изменчивости, позволяющей оценить стабильность развития в популяциях животных и растений, обитающих в техногенной среде;
- 6) Рассмотреть роль фенетики и феногенетики в решении проблем популяционной и эволюционной экологии, включая проблему быстрых эпигенетических перестроек импактных популяций фоновых видов при антропогенных изменениях среды обитания;
- 7) Изложить базовые принципы и дать практические навыки проведения биомониторинга популяций и экосистем на основе феногенетических методов.

Структура курса «Феногенетический анализ популяций» представлена 16 лекциями (32 час.), двумя практическими лабораторными занятиями (4 час.) и итоговым зачетом по проверке усвоенных знаний. Для методического обеспечения курса разработаны программа курса, настоящие методические указания по изучению дисциплины, учебное пособие «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения» объемом 12,5 п.л., руководство для проведения практических и лабораторных работ (прилагается), комплект вопро-

сов для самопроверки знаний учащимися (24 вопроса), комплект вопросов для контроля знаний (база данных включает 120 вопросов и заданий), перечень тем для подготовки реферата (10 тем), комплект экзаменационных вопросов для проведения зачета (40 вопросов), презентация лекций в PowerPoint (более 200 слайдов). В состав методического обеспечения курса включен дополнительный компонент в виде мультимедийного электронного ресурса, разработанного в модульной форме с двухуровневой иерархической структурой, соблюдением требований к полноте и оформлению материала и формату данных. В структуру мультимедийного электронного ресурса включены следующие компоненты:

- Программа дисциплины
- Информация об авторах курса
- Путеводитель для студентов
- Видеопрелюдия
- Методические указания к изучению дисциплины
- Электронное учебное пособие
- Список рекомендованной литературы
- Путеводитель по пакету прикладных программ PHEN 3.0
- Глоссарий
- Тесты самоконтроля
- Вопросы для итогового контроля знаний в виде зачета
- Рекомендуемые темы для реферата
- Руководство к лабораторным и практическим занятиям
- Иллюстрированный атлас фенов.
- Путеводитель по пакету прикладных программ PHEN 3.0
- Архивированные компьютерные программы PHEN 3.0 и PAST 1.73.

2. Методические указания по лекционному сопровождению дисциплины

Курс «Феногенетический анализ популяций» в рамках УМК магистерской программы «Экология природопользования» нацелен на устранение перекоса в преподавании дисциплин эволюционно-биологического и популяционно-экологического профиля, связанного с доминированием в течение второй половины XX века Синтетической теории эволюции (СТЭ), или неodarвинизма. Поскольку СТЭ переживает в настоящее время системный кризис и нуждается в преодолении редукционизма, связанного с недооценкой роли онтогенетических процессов, необходимо привлечение внимания слушателей к реализации наследственной информации в процессе функционирования генома в форме феногенетической изменчивости. Наиболее полное изложение данной дисциплины дано в специально разработанном инновационном учебном пособии «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения» для студентов и магистрантов специальностей «биология» и «экология» биологического факультета университета при углубленном изучении проблем эволюционной и популяционной биологии. В учебном пособии рассмотрены теоретические представления в области изучения феногенетической изменчивости популяций и эпигенетических основ современной фенетики. Кратко изложены история и методы популяционно-феногенетических и фенетических исследований. Вводятся представления о популяционном онтогенезе и популяционной эпигенетике. Обоснованы концепции эпигенетического ландшафта популяции и порождаемой им эпигенетической изменчивости. Рассмотрены материалы по изменчивости фенотипических признаков и индивидуальных фенетических композиций у разных групп беспозвоночных и позвоночных животных, а также ряда модельных видов растений. Показаны примеры использования методов популяционной феногенетики при изучении проблем внутривидовой дифференциации, популяционной экологии и решении практических задач биомониторинга экосистем. Поэтому следует рекомендовать данное учебное пособие в качестве базового учебника при освоении настоящего курса. Лекционный материал специально организован в соответствии с последовательностью изложения положений курса в учебном пособии.

Лекция 1. «Феногенетическая изменчивость как предмет исследований фенетики»

Цель: Раскрыть сущность явления феногенетической изменчивости и обосновать предмет исследования фенетики.

Дается история изучения феномена фенотипической изменчивости российским ботаником Н.П. Кренке в 1933-1935 гг. Рассматриваются конкретные примеры фенотипической изменчивости, приведенные в работе Н.П. Кренке (1933-1935) и В.В. Короны и А.Г. Васильева (2000). Обсуждаются общие представления о двух компонентах фенотипической изменчивости: эпигенетической и реализационной изменчивости. Описывается история появления термина «реализационная изменчивость» и исходных представлений Б.Л. Астаурова об особой форме изменчивости, которая не зависит ни от генотипа, ни от условий среды, а обусловлена стохастикой развития. В этой связи излагается правило «независимой реализации антимеров» Б.Л. Астаурова (Бабков, 1985; Васильев, 2005), основанное на реализационной изменчивости. Вводится первое упрощенное толкование понятия «фен» на примере крыловой мутации «tetraptera» у *Drosophila melanogaster*, детальное изучение которой осуществлял Б.Л. Астауров. Приводятся конкретные формулы для вычисления теоретических вероятностей проявления симметричных и асимметричных билатеральных композиций дискретных вариаций фенов. Следует обратить внимание учащихся на эпигенетическую пороговую природу дискретного проявления фенов.

Иллюстративное обеспечение лекции: pic_1.jpg, pic_2.jpg, pic_3.jpg и др. из указанных выше публикаций Н.П. Кренке, а также В.В. Короны и А.Г. Васильева (презентация PowerPoint для курса лекций – 10 слайдов).

Лекция 2. «Предыстория фенотипики и фенетики».

Цель: Дать обзор предыстории появления фенотипики и фенетики, проанализировать их популяционно-генетические истоки, охарактеризовать современные направления фенетических исследований.

В историческом аспекте обсуждается переоценка роли популяционной генетики в описании эволюционного процесса. Материалы об этом детально изложены в статье С.Ф. Гилберта с соавт. (1997), в книге А.Г. Васильева (2005) и настоящем учебном пособии. Называются имена и демонстрируются фотографии основных фигурантов, о которых идет речь. В середине 20-х годов Т.Х. Морган решительно выступил против эмбриологии, считая эту науку устаревшей, и твердо стал отстаивать генетику и ее экспериментальные методы, считая, что только они способны прояснить проблему эволюции. Это послужило одной из ведущих причин расхождения эмбриологии и генетики (Гилберт и др., 1997).

Ф.Г. Добржанский в 1951 г. пришел к следующим выводам: «Эволюция – это изменение генетического состава популяций. Изучение механизмов эволюции лежит в области популяционной генетики». Эти взгляды резко изменили отношение биологов разных стран к популяционной генетике. Они породили мощную волну увлечения полиморфизмом как особым «инструментом» для изучения эволюционного процесса. Поэтому можно считать, что роль Ф.Г. Добржанского в развитии и появлении фенетики весьма велика. Велика его роль, по-видимому, и в том, что может быть названо переоценкой роли популяционной генетики в объяснении эволюции.

Далее обсуждаются три основные направления фенетики, показывается, что они связаны друг с другом на базе эпигенетических механизмов морфогенеза. Излагаются особенности развития фенетики в русле нумерической таксономии, а также российской и английской ветвей фенетики. Английская и российская ветви фенетики во многом были рождены на волне повышенного интереса к дискретным проявлениям изменчивости, и в частности полиморфизма. Российская ветвь фенетики связана с именами Н.В. Тимофеева-Ресовского и А.В. Яблокова (1973), которые предложили использовать мелкие дискретные элементарные вариации отдельных признаков, или фены, в качестве косвенных маркеров генотипического состава популяции, без проведения специальных исследований «характера их наследования». Отличительной чертой этой линии фенетики изначально было стремление использовать в качестве маркеров генотипического состава популяций элементарные дискретные вариации признаков – фены. Фены представляют собой «маркеры» особенностей организации процесса развития – «эпигенеза», т.е. могут служить маркерами особенностей эпигенетической системы популяции. Поэтому принцип маркирования наследственно обусловленных (эпигенетических) различий разных популяций на основе сравнения частот фенов, предложенный Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым и Н.В. Готовым (1973), оказывается вполне современным и правильным.

В заключение лекции излагается сущность кризиса синтетической теории эволюции (СТЭ) и подчеркивается важность пересмотра основ фенетики и фенетики, которые были основаны на популяционно-генетических представлениях.

Иллюстративное обеспечение лекции: Цифровые фотографии основных фигурантов (К.Ф. Вольф, К. фон Бэр, В. Иоганнсен, Т.Х. Морган, С.С. Четвериков, В. Геккер, Б.Л. Астауров,

Н.И. Вавилов, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ф.Г. Добржанский, П.Ф. Рокицкий, Е.А. Балкашина, К.Х. Уоддингтон, И.И. Шмальгаузен, А.С. Серебровский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов), фотография участников первого Всероссийского совещания по фенетике популяций и схема истории развития феногенетики, эпигенетики и фенетики (презентация PowerPoint для курса лекций – 20 слайдов).

Лекция 3. «Современная фенетика и эпигенетика».

Цель: Изложить современные представления о фенетике, вскрыть фундаментальную природу междисциплинарных связей между фенетикой, феногенетикой, генетикой развития и эпигенетикой.

В последние годы все яснее становится, что фенетика основана на популяционном анализе процессов развития (эпигенеза) и является своеобразным «популяционным окном» в онтогенез и морфогенез. Дается определение фенетики как науки и в кратком виде представляется структура фенетических научных направлений. Вновь обсуждается природа фена, но с эпигенетических позиций. Излагается история появления терминов эпигенез и преформизм, и понятийная связь эпигенеза и эпигенетики. В конце XX в. возрос интерес к различным, в том числе эволюционным аспектам эпигенетики (Alberch, 1980; Alberch et al., 1979; Шишкин, 1984, 1988; Белоусов, 1987; Васильев, 1988, 2005; Saunders, 1990; Васильев и др., 2000; Гродницкий, 2001; Расницын, 2002). Особенно важны в этом отношении теоретические работы М.А. Шишкина и П. Олберча, которые фактически объединяют и развивают взгляды И.И. Шмальгаузена (1946, 1969) и К.Х. Уоддингтона (1947, 1970).

Далее обсуждается предмет изучения эпигенетики К.Х. Уоддингтона как особого научного направления. В последние годы успехи молекулярной биологии позволили установить, что предсказанные Уоддингтоном эпигенетические механизмы реально существуют и активно регулируют функционирование генома и морфогенез (Гилберт и др., 1997; Zuckerkandl, 2002; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2004). Показано, что эпигенетические процессы главным образом определяют канцерогенез и другие морфогенетические нарушения. В этой связи обучаемым сообщается о возникновении в XXI в. новых синтетических эволюционных направлений «Evo-Devo» и «Eco-Devo», а также «Эпигеномики» и их роль в переосмыслении содержания феногенетики и проведении феногенетического анализа популяций. Хорошо известно, что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты

(Конюхов, 1986; Zuckerkandl, 2002). Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов собственно и называются *эпигенетическими*. Они и обеспечивают весь сложный процесс самосборки организма, т.е. «развитие с новообразованием», или *эпигенез*, как его определил еще Каспар Фридрих Вольф в 1764 г. Не вызывает сомнения то, что явления доминантности и рецессивности признаков макрофенотипа обеспечиваются эпигенетическими механизмами. Эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должны строиться современная фенетика и популяционная феногенетика. В заключение лекции обучаемым объясняется фундаментальная природа междисциплинарных связей, которые существуют между фенетикой, феногенетикой, генетикой развития и эпигенетикой.

Иллюстративное обеспечение лекции: Цифровые фотографии К.Х. Уоддингтона, Б.Л. Астаурова, А.В. Яблокова, С.Ф. Гилберта и поясняющие схемы междисциплинарных отношений между фенетикой, феногенетикой, генетикой развития и эпигенетикой (презентация PowerPoint для курса лекций – 20 слайдов).

«Лекция 4. Молекулярные эпигенетические процессы. Часть 1».

Цель: Дать общее представление об открытиях, поколебавших «центральную догму молекулярной генетики», и переформулировать ее в современной редакции.

В первой лекции на тему «Молекулярные эпигенетические процессы» вначале даются современные представления о модификации «центральной догмы молекулярной генетики». В частности, прионизация белков и обратная транскрипция рассматриваются как иные пути передачи наследственной информации. Поскольку эпигенетика и эпигенетические процессы в последние годы из области гипотез перешли на твердую почву изучения реальных молекулярных процессов, причем главным образом за счет усилий молекулярных биологов, то это обстоятельство привело и к резкому сужению области эпигенетики до молекулярных процессов. Теперь основными молекулярными эпигенетическими изменениями считают те, которые связаны с изменением экспрессии генов без нарушения нуклеотидной последовательности ДНК. Это вполне справедливо, но эпигенетика данными явлениями не исчерпывается. Несомненно, что сфера эпигенетики значительно шире явлений метилирования ДНК, о которых ниже пойдет речь. Она объединяет всю совокупность сложнейших процессов регуляции функционирования генома в процессах клеточ-

ной дифференцировки и морфогенеза, включая поливариантность морфогенеза на всех его этапах, механику развития, нелинейную термодинамику развития, экологические факторы развития, и тесно связана с эволюционным процессом.

Доказывается, что не существует жесткой молекулярно-генетической детерминации признаков. Рассматриваются полученные в начале XXI в. данные о структуре и экспрессии гена, явлении альтернативного сплайсинга и транс-сплайсинга, новые материалы о псевдогенах и мобильных элементах генома. Обсуждается концепция сайзера и молекулярно-генетической системы управления (МГСУ), предложенная В.А. Ратнером (2001), а также новая концепция генных сетей и их роль в эпигенетических процессах. В заключение лекции делается вывод о том, что роль эпигенетических (надгенетических) взаимодействий продуктов генома, обеспечивающих процессы по переводу молекулярно-генетической информации в молекулярно-фенотипическую, крайне велика. От слаженности и надежности работы эпигенетической системы зависят все этапы извлечения нужной генетической информации и ее фенотипического овеществления в развитии.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_4.jpg, pic_5.jpg, pic_6.jpg, pic_7.jpg, pic_8.jpg, и ряд иллюстраций из иностранных статей о мобильных элементах генома. (презентация PowerPoint для курса лекций – 10 слайдов).

Лекция 5. «Молекулярные эпигенетические процессы. Часть 2».

Цель: Дать современное представление о гомеобоксе и Нох-генах, их роли в процессах развития. Обсудить явление метилирования ДНК и системы эпигенетической наследственности (СЭН). Познакомить с концепциями С- и G-парадоксов, «хламовой ДНК». Обосновать регуляторную роль молекулярной эпигенетической системы (эпигенома) в обеспечении адаптивных реакций генома. Изложить концепцию морфогенетического поля.

Гомеобокс – это особый класс генов, обладающих чрезвычайной консервативностью структуры и распространенных в самых разных таксономических группах и филумах от растений до млекопитающих. Впервые гомеобокс обнаружили у дрозофил. Оказалось, что эти гены играют важную роль в раннем развитии, участвуя в формировании сегментации и плана строения организма, в частности переднезадней оси тела. При этом особо

подчеркивается то, что гомеобокс не является «хозяином генов», а как и все другие гены встроен в систему эпигенетических отношений и регуляций.

Во второй части лекции обсуждается явление метилирования и системы эпигенетической наследственности. Метилирование ДНК считается в настоящее время одним из наиболее изученных эпигенетических механизмов при функционировании генома. Метилирование – это обратимая ковалентная модификация структуры ДНК у некоторых азотистых оснований, вызванная присоединением метильной группы – CH_3 к углероду.

Подчеркивается приоритет российских ученых школы академика А.Н. Белозерского в открытии феномена метилирования ДНК и роль этого явления в процессах морфогенеза, включая апоптоз, органоптоз и фенотоз. Объясняется, что гипер- и гипометилирование ДНК может приводить к канцерогенезу, а при подавлении (нокауте) одного из генов ДНК-метилаз может прекращаться эмбриогенез и вызываться апоптоз – запрограммированная гибель клеток. Излагается сформулированная на рубеже XXI в. концепция Е. Яблонки и М. Лэмб о существовании системы эпигенетической наследственности (СЭН), приводятся доказательства этого феномена. В связи с проблемой нелинейности отношений ген-признак обсуждается С-парадокс, G-парадокс, а также роль «хламовой ДНК» (junk DNA). Все элементы генома, которые ранее относили к «хламовой ДНК», оказались функционально важными для работы генома, причем все структурно-функциональные блоки и процессы оказались подверженными эпигенетической регуляции.

В заключение излагается концепция морфогенетического поля и ее связь с эпигенетическими процессами. Взаимодействие клеток в морфогенетических полях во многом обусловлено функционированием эпигенотипа и динамически может быть изменено при перенастройке и перестройке эпигенетической системы. Итогом лекции является мысль о том, что молекулярная эпигенетическая система (эпигеном) обеспечивает адаптивную регуляцию функционирования генома в процессе эпигенеза – развития с новообразованием и формировании фенома (макрофенотипа).

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_7.jpg, pic_9.jpg и ряд иллюстраций из иностранных и отечественных статей о генных сетях (презентация PowerPoint для курса лекций – 7 слайдов).

Лекция 6. «Эпигенетические основы фенетики. Часть 1».

Цель: Изложить сущность концепции эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона и понятия об адаптивной норме И.И. Шмальгаузена, направления их развития в эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина. Обосновать пороговую природу неметрических признаков.

Лекция начинается с обсуждения представлений об эпигенезе Аристотеля и К.Ф. Вольфа, которые вылились в эпигенетику К.Х. Уоддингтона. Термин «эпигенетика» предложил Конрад Хэл Уоддингтон в 1947 г., который следующим образом определяет это направление: «я ввел термин эпигенетика, произведя его от аристотелевского «эпигенеза» – слова, которое почти вышло из употребления, – и предложил называть эпигенетикой ветвь биологии, изучающую причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип». Уоддингтон наметил общий контур будущих исследований в области эпигенетики, полагая, что именно фенотипическая изменчивость, отражающая регуляторные свойства развития, должна быть областью повышенного интереса. Он считал, что случайность генотипической изменчивости вовсе не означает случайности изменчивости фенотипической и развитие эпигенетики позволяет проникнуть в то, что лежит в основе фенотипической изменчивости. Далее излагаются основополагающие постулаты эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ), предложенной М.А. Шишкиным, и проводится их сравнение с эпигенетической концепцией ограничений эволюционного процесса П. Олберча. В основе ЭТЭ лежит представление о том, что эволюционный процесс рассматривается как преобразование системы развития, которая определяет характерное для вида потенциальное пространство возможных фенотипов. Утверждается, что эволюция фенотипов не может быть описана в терминах генов и их частот, как полагал в свое время Ф.Г. Добржанский. Это вытекает из того, что любые из осуществимых путей развития воспроизводятся как целостная реакция системы развития или эпигенетической системы (креодов по Уоддингтону) и не могут быть сведены к действию каких-либо отдельных ее элементов. Эпигенетическая система содержит информацию о главном пути развития – адаптивной норме (креоде) и аберративных путях (субкреодах. – авт.), т.е. создает динамическое равновесное состояние системы и общее пространство всех возможных отклонений от него – флуктуаций. Причем наиболее устойчивым будет развитие фенотипов, являю-

щихся нормой. Поскольку весь эпигенетический ландшафт представляет собой «фазовый портрет» целостной системы взаимодействий элементов генома и является «свойством высшего порядка», то спонтанное происхождение такой сложной системы нереально и его нельзя приписать действию отдельных случайных мутаций. Затем учащиеся информируются о концепции дискретных доменов фенотипической изменчивости П. Олберча и эпигенетических порогах, обуславливающих их возникновение в ходе индивидуального развития. Обсуждается связь этих теоретических конструкций, возникших в 80-х годах XX в. с представлениями К.Х. Уоддингтона и И.И. Шмальгаузена, сформулированных в 30-40-е гг. Эти представления позволяют перейти к заключительной части лекции и сформулировать представления о пороговых неметрических признаках, фенах и их композициях. В конце лекции показывается важность сочетания редукционного и композиционного подхода при анализе феногенетической изменчивости. Формулируется представление о двух фазах фенетического исследования: аналитической (редукционистской) и синтетической (композиционистской). Эпигенетические представления, лежащие в основе фенетики, позволяют перейти от редукционистских позиций, свойственных ранней ее стадии, к композиционистским холистическим воззрениям, а также к осознанию важности сочетания редукционизма и композиционизма (анализа и синтеза) в изучении процессов морфогенеза в контексте «Evo-Devo», опираясь на представления об эпигенетическом ландшафте популяции и эпигенетической изменчивости.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_10.jpg, pic_11.jpg, pic_12.jpg, pic_13.jpg, pic_14.jpg, pic_15.jpg, pic_16.jpg, pic_17.jpg, pic_18.jpg, pic_19.jpg, pic_21.jpg (презентация PowerPoint для курса лекций – 11 слайдов).

Лекция 7. «Эпигенетические основы фенетики. Часть 2».

Цель: Изложить авторскую концепцию эпигенетического ландшафта популяции и ввести понятия "популяционного онтогенеза" и реализационной изменчивости. Обсудить современные представления о соотношении роли «мутаций» и «модификаций» в эволюционных преобразованиях.

В начале лекции обучаемым объясняется сущность представлений о популяционном онтогенезе и излагается концепция эпигенетического ландшафта популяции. Обсуждаются две взаимосвязанные компоненты фенотипической изменчивости: эпигенетическая и реализационная изменчивость, приводятся конкретные примеры для позвоночных и беспозвоночных животных. Детально рассматривается проблема связи ген – признак, приводятся основные аргументы, характеризующие нелинейность отношений ген-признак. Затрагивается проблема программированности морфогенеза и рекурсивный характер программ и подпрограмм индивидуального развития. Соотносятся понятия «изменчивость» и «биоразнообразие». Изменчивость определяется как реализация законов возможного (допустимого в морфогенезе) преобразования отдельных признаков (Васильев, 1996), а биоразнообразие на популяционном уровне как многомерное отражение в фенотипах особей альтернативных путей развития, присущих эпигенетическому ландшафту популяции (Васильев, 2005). При сравнении разных внутривидовых форм, т.е. поднимаясь на более высокий уровень внутривидовой иерархии, элементом биоразнообразия выступает сама популяция, целостность которой также обусловлена ее эпигенетическим ландшафтом.

Во второй части лекции вводится представление о популяционной эпигенетике. Обсуждается соотношение роли «мутаций» и «модификаций» в эволюционных преобразованиях адаптивной нормы. Объясняется, что на уровне популяции эпигенетическая система – это исторически формирующаяся и интегрирующаяся за счет скрещиваний и отбора единая (общая) для всех особей данной популяции программа развития (креод) – «адаптивная норма», включающая все основные пути ее реализации (субкреоды). Принципиально важно, что каждая особь в популяции обладает такой общей, характерной для данной популяции эпигенетической системой (Васильев, 1996), а следовательно, и набором всех возможных вариантов и путей развития, которые в ней рекурсивно запрограммированы. Поскольку эпигенетическая система забуферена и весьма устойчива к различным воздействиям как внутренней (молекулярно-генетической), так и внешней среды, это позволяет ей почти всегда адекватно регулировать процесс развития. В заключение лекции делается вывод о том, что существование единой эпигенетической системы, несмотря на индивидуальные геномные различия, может приводить к формированию у любой из особей данной популяции сходных фенотипов в виде фенокopies и генокopies.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_11.jpg, pic_13.jpg, pic_22.jpg, pic_23.jpg, pic_24.jpg, pic_25.jpg, pic_26.jpg, pic_27.jpg, pic_28.jpg, pic_29.jpg, pic_30.jpg, pic_31.jpg, pic_32.jpg (презентация PowerPoint для курса лекций – 13 слайдов).

Лекция 8. «Методы популяционной феногенетики».

Цель: Ознакомить слушателей с методами феногенетического анализа и дать общий обзор программ обработки фенетических данных.

Лекция построена в форме изложения алгоритма действий при проведении феногенетического анализа. Обучаемые предупреждаются о том, что по материалам данной лекции предполагаются практические лабораторные занятия, а также о возможности получить полезные сведения о работе конкретных компьютерных программ, использующихся в практике экологических и феногенетических исследований (PHEN 3.0 и PAST 1.73). Подробно рассказывается как осуществляется поиск фенов, демонстрируются конкретные примеры их оцифрованных фотографий из имеющейся мультимедийной базы данных «Атлас и каталог фенов грызунов» (БД включает более 300 слайдов и фотографий). На примере сравнения фенов неметрических признаков у близких и отдаленных видов грызунов двух подсемейств Cricetinae и Arvicolinae демонстрируются особенности методики практической гомологизации морфологических структур и техники фенетической классификации объектов сравнения. На примере работы в программе PHEN 3.0 (для демонстрации используется мультимедийный «Путеводитель для пользователей программы «ФЕН» PHEN 3.0») наглядно показывается как следует осуществлять подсчет частот фенов, проводить первичную выбраковку признаков и выполнять расчет фенетических MMD-дистанций. В заключение лекции показываются примеры оценки уровня эпигенетической дифференциации экспериментальных групп линейных мышей, а также виварной колонии рыжей полевки по отношению к ее исходной природной популяции рыжей полевки, демонстрирующие устойчивость частот фенов при разных средовых воздействиях. Приводятся результаты сравнения устойчивости метрических и неметрических признаков линейных мышей к средовым воздействиям на одном и том же экспериментальном материале. В конце лекции делается вывод о том, что феногенетические методы популяционного

анализа позволяют получать устойчивые оценки, обеспечивающие возможность наследственной интерпретации фенетических различий.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_19.jpg, pic_20.jpg, pic_21.jpg, а также 42 слайда из двух модулей мультимедийного электронного ресурса (презентация PowerPoint и модульные блоки «Атлас и каталог фенов грызунов» и «Путеводитель для пользователей программы «ФЕН» PHEN 3.0» для курса лекций – 45 слайдов).

Лекция 9. «Статистические методы и программное обеспечение фенетических исследований».

Цель: Знакомство с возможностями пакетов программ PHEN 3.0. и PAST 1.73. Излагаются основы многомерного статистического анализа фенетических данных: метод главных компонент, факторный, дискриминантный и кластерный анализ.

В самом начале данной лекции кратко подводятся итоги предыдущей, и напоминает, каким образом вычисляются матрицы фенетических MMD-дистанций в программе PHEN 3.0. Излагается метод Мантеля при сравнении матриц MMD- и географических дистанций и поясняется, как практически выполнить такое сравнение, используя программу PAST 1.73. Тест Мантеля (Mantel, 1967) широко используется в популяционной биологии и географии и предполагает, что две матрицы получены независимо. Нельзя его использовать, если одна матрица является производной от другой. Параллельно поясняются общие принципы работы статистической программы PAST 1.73 и ее потенциальные возможности. Важно подчеркнуть, что это свободно распространяемая программа, и она может быть крайне полезна студентам и магистрам при выполнении исследовательских работ. Во второй части лекции излагаются основы многомерного статистического анализа, включая метод главных компонент, факторный, дискриминантный и кластерный анализ. Демонстрируется, как может быть использован метод главных компонент при проведении многомерной ординации индивидуальных композиций фенов. В заключение приводятся примеры использования дискриминантного анализа значений главных компонент индивидуальных композиций фенов и основанная на этом процедура индивидуального фенотипирования.

Иллюстративное и техническое обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из статьи И.А. Васильевой с соавт. (2005), где показана процедура индивидуального фенотипирования представителей двух видов-двойников обыкновенной и восточноевропейской полевок (презентация PowerPoint – 10 слайдов), а также через ноутбук с помощью проектора демонстрируется практическая работа по выполнению статистических вычислений в программе PAST 1.73.

Лекция 10. «Флуктуирующая асимметрия и эпигенетическая система популяции».

Цель: Дать представление о флуктуирующей асимметрии и ее использовании для характеристики стабильности индивидуального развития. Обсудить другие показатели оценки онтогенетической нестабильности.

В начале лекции дается определение феномена флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических признаков. Дается обзор научной литературы, посвященной изучению флуктуирующей асимметрии и использованию ее при оценке дестабилизации индивидуального развития. Анализ фенотипической изменчивости начинается с группового изучения регулярных стохастических билатеральных нарушений симметрии или флуктуирующей асимметрии. Флуктуирующая асимметрия проявления билатеральных структур – это своеобразное «окно», через которое можно «заглянуть» в процесс развития, зондировать онтогенез на популяционном уровне. Привлекается внимание обучаемых к циклу специальных работ В.М. Захарова, а также Р. Палмера, в которых изложены основы популяционно-фенотипического анализа.

Рассматриваются и соотносятся друг с другом понятия «канализованность развития» как способность структуры устойчиво реализовываться в самых различных условиях и «фенотипическая пластичность» – способность идентичных генотипов продуцировать различные фенотипы в разных условиях среды. Приводятся конкретные примеры флуктуирующей асимметрии и проявлений фенотипической изменчивости пороговых неметрических признаков на примере позвоночных и беспозвоночных животных, а также модельных видов растений. Обсуждаются разные типы асимметрий: флуктуирующая и направленная асимметрия, а также антисимметрия. Дается информация о фенотипических проявлениях фенотипической изменчивости, приводятся конкретные примеры. Сопоставляя все множество теоретически возможных билатеральных композиций фенотипов с ре-

ально существующим, эмпирическим, можно выявить и область преобладающих состояний (композиций) у данной группы (таксона), и реальную «структуру креода», т.е. количественную и качественную характеристику связей и отношений между элементами порожденного данной эпигенетической системой множества структур и их состояний (фенетического разнообразия).

Предлагаются способы оценки уровня морфогенетических aberrаций, а также обсуждаются показатели Л.А. Животовского для оценки среднего числа фенов и доли редких фенов в популяциях. С помощью ноутбука и проектора демонстрируется практическая работа в программе PHEN 3.0 по вычислению показателей Л.А. Животовского.

Иллюстративное и техническое обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_17.jpg, pic_22.jpg, pic_33.jpg, pic_34.jpg, pic_35.jpg, pic_36.jpg, pic_51.jpg, (презентация PowerPoint – 7 слайдов), а также через ноутбук с помощью проектора демонстрируется практическая работа по выполнению статистических вычислений в программе PHEN 3.0 и в модуле мультимедийного электронного ресурса «Путеводитель для пользователей программы «ФЕН» PHEN 3.0» - 17 слайдов.

Лекция 11. «Флуктуирующая асимметрия как инструмент биомониторинга».

Цель: Обсудить достоинства и недостатки различных показателей ФА, привести конкретные примеры использования оценок ФА для целей биомониторинга.

В данной лекции флуктуирующая асимметрия (ФА) рассматривается как инструмент для эпигенетического измерения средового и геномного стресса в ходе индивидуального развития. Детально обсуждаются конкретные методы количественной оценки ФА и требования, предъявляемые, по Р. Палмеру, к известным индексам ФА. Излагается особый подход к вычислению индивидуальных и групповых дисперсий общей асимметричности, а также ее компонент: направленной асимметрии и флуктуирующей асимметрии, предложенный А.Г. Васильевым (1995, 2005, 2006) для качественных (альтернативных) и количественных (метрических и меристических признаков). Предлагается формула свертки, примененная Д.Б. Гелашвили с соавт. (2004) для оценки ФА. В заключительной части лекции приводятся конкретные примеры использования оценок ФА для целей биомониторинга на примере модельных видов растений, беспозвоночных и позвоночных животных.

Демонстрируются возможности программы PHEN 3.0 при оценке общей, флуктуирующей и направленной асимметрии. При использовании метрических признаков обязательно требуется учитывать ошибку измерения, для чего все измерения должны проводиться, по крайней мере, дважды. В заключение дается информация о программе SAGE, которая позволяет оценивать уровень флуктуирующей и направленной асимметрии на основе использования методов геометрической морфометрии.

Иллюстративное и техническое обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_57.jpg, pic_58.jpg, pic_59.jpg, pic_60.jpg, pic_36.jpg (презентация PowerPoint – 5 слайдов), а также через ноутбук с помощью проектора демонстрируется практическая работа по выполнению статистических вычислений в программе PHEN 3.0 и в модуле мультимедийного электронного ресурса «Путеводитель для пользователей программы «ФЕН» PHEN 3.0» - 23 слайда.

Лекция 12. «Фенетический анализ внутривидовой дифференциации и популяционной структуры».

Цель: На конкретных примерах продемонстрировать эффективность фенетического анализа для изучения популяционной структуре вида и процесса диверсификации популяций в пределах ареала.

В начале лекции указывается, что наиболее адекватное представление о популяционной структуре вида можно получить при последовательном изучении диверсификации популяций в пределах ареала. При проведении географических сравнений в силу случайных колебаний условий среды в разных участках ареала и в разные годы необходим параллельный сбор информации из изучаемых популяционных группировок. Это предполагает синхронный сбор проб из разных участков ареала в течение нескольких лет для получения адекватного представления о масштабах хронографических колебаний в каждой популяционной группировке по сравнению с географическими различиями. Такой подход к анализу внутрипопуляционной изменчивости можно назвать хроно-географическим. Он включает в себя возможность оценки степени устойчивости фенооблика популяций в пространстве и времени, а следовательно, и потенциальную возможность выявить устойчивость популяционной структуры в пределах ареала конкретного вида. Приводятся приме-

ры фенетического анализа популяционной структуры вида. Популяционная диверсификация обсуждается как процесс, направленный на наибольшее приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением экологических, генетических и фенотипических различий между ними. Собственно, по этим свойствам и можно оценить проявление диверсификации и уровень дифференциации популяций.

Далеко зашедшая диверсификация ведет к возникновению необратимых особенностей, изменяющих отношение популяции к среде, т.е. к образованию подвидов. Эта стадия фактически отражает начальные этапы внутривидовой дивергенции, а в дальнейшем и видообразования. Рассматриваются конкретные примеры выявления фенотипическими методами иерархии внутривидовых групп: от демов до дифференцированных подвидов. Обсуждается хроно-географический аспект фенетического сравнения популяций как метод оценки устойчивости популяционной структуры вида. В заключение лекции рассматриваются другие фенетические методики оценки устойчивости популяционной структуры вида во времени и пространстве. Делается вывод о том, что становление внутривидовой дифференциации популяций – длительный, обусловленный отбором исторический процесс, а явление диверсификации – результат этого процесса. Поэтому очевидно, что мера дифференциации связана с интенсивностью давления отбора и отражает в конечном итоге результат его работы. Изучая относительную дифференциацию популяций (меру различий), мы тем самым оцениваем в той или иной степени и действенность отбора в историческом масштабе времени.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_37.jpg, pic_38A.jpg, pic_38Б.jpg, pic_39.jpg, pic_40.jpg pic_41.jpg, а также фотографии ландшафтов Оренбургской области, и модельного вида - рыжей полевки (презентация PowerPoint – 10 слайдов).

Лекция 13. «Роль популяционной феногенетики и фенетики в решении проблем популяционной экологии».

Цель: Обосновать возможности популяционной феногенетики и фенетики в выявлении внутривидовых структурно-функциональных групп – биотипов, проиллюстрировать конкретными примерами.

Многие внутрипопуляционные функциональные группы, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность популяции, могут рассматриваться как проявление альтернативных путей развития (креодов Уоддингтона). Биотип В. Иоганнсена рассматривается как альтернативный путь развития, исторически сформированный в популяции и обеспечивающей ей возможность адаптивного маневра при изменении условий среды. Внутри популяции проявляются различные структурно-функциональные группы (биотипы), имеющие высокое фенотипическое и функциональное сходство внутри себя, которые представляют собой устойчивые развитийные траектории морфогенеза. Они обеспечивают устойчивость популяции как экологической надорганизменной системы. Обсуждаются примеры обнаружения внутрипопуляционных биотипов и факты обнаружения между ними эпигенетических различий. Обнаружены такие различия между окрасочными морфами слепушонки. Выявленная между морфами фенетическая дистанция приближается к межпопуляционному уровню различий. Обнаружены эпигенетические различия и при сравнении групп мигрирующих и оседлых особей в популяции, толерантных и не толерантных к инвазии животных и др. Разбирается феномен избирательного отлова ушастой совой обыкновенных полевков с определенными композициями фенов, которые тоже можно рассматривать как представителей разных биотипов.

Потеря популяцией тех или иных биотипов, т.е. альтернативных путей развития, в некоторых экологических ситуациях может оказаться роковой и привести к ее исчезновению или резкому преобразованию. В этом проявляется экологическая роль биотипов в популяции – обеспечение минимального развитийного разнообразия, дающего возможность адаптироваться к меняющимся условиям среды. Тем не менее, из-за буферных инерционных свойств эпигенетической системы потеря одного из альтернативных путей развития возможна лишь при существенном инадаптивном изменении всей системы. Это позволяет надеяться на то, что биологическое разнообразие биотипов в популяции избыточно и чрезвычайно устойчиво, являясь свойством всей системы. К потере разнообразия биотипов в популяции может привести длительный инбридинг, физическое нарушение генома (индуцированный мутагенез), транспозиции мобильных диспергированных элементов генома. Последние два фактора могут, напротив, способствовать и повышению биотипическое разнообразия популяции при «творческой» поддержке естественного отбора.

Изменение функционирования популяции требует адекватных перестроек в системе индивидуального развития (эпигенетической системе), что выразится в первую очередь в изменении фенотипического разнообразия популяции и может привести к эволюционным новациям, т.е. к диверсификации. С другой стороны, вынужденные изменения в эпигенетической системе непосредственно отразятся на функционировании внутривидовых структур и их роли в динамике популяции и, следовательно, в ее эволюционной судьбе.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_37.jpg, pic_38A.jpg, pic_38Б.jpg, pic_39.jpg, pic_40.jpg pic_41.jpg, а также фотографии ландшафтов Оренбургской области, и модельного вида - рыжей полевки (презентация PowerPoint – 10 слайдов).

Лекция 14. «Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса».

Цель: Обсудить эпигенетические механизмы возможных быстрых преобразований популяций фоновых видов, являющихся основными компонентами сообществ, под влиянием их антропогенной трансформации, привести примеры.

Фенетические оценки основаны главным образом на изучении эпигенетических особенностей сравниваемых групп животных и растений, индивидуальных и групповых характеристик морфогенеза, поэтому наряду с задачами практического характера фенетические методы мониторинга могут быть нацелены и на решение фундаментальных проблем. В первую очередь это касается изучения темпов и факторов эпигенетических перестроек, а также механизмов морфогенетической устойчивости и толерантности популяций и ценозов к естественным и техногенным воздействиям. В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдалась бы трансформация ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Даже вдоль северных, труднодоступных рубежей РФ отмечается существенное трансформирующее воздействие добывающей, энергетической и перерабатывающей промышленности на природные ландшафты Крайнего Севера. Имеются основания ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося

ся антропогенного давления на окружающую среду, что может неожиданно превратить эволюционную теорию в прикладную науку (Васильев, Большаков, 1994). Эти представления согласуются с результатами исследований В.В. Жерихина, который одним из первых обнаружил быстрые, катастрофические изменения в составе энтомофауны в мезозое на рубеже верхнемелового времени.

Преобразование фауны осуществилось за относительно короткое геологическое время и проявилось на уровне смены целых семейств (Жерихин, 2003). Катастрофические смены фауны были обнаружены и в другие эпохи планетарной истории и названы В.В. Жерихиным «глобальными биоценотическими кризисами», который писал, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценотического кризиса на фоне усиливающегося антропогенного изменения ландшафтов. Поэтому важным направлением исследований становится поиск вероятных механизмов, способствующих наступлению биоценотического кризиса, и в частности механизмов быстрых преобразований популяций фоновых видов, являющихся основными компонентами сообществ, подвергающихся антропогенной трансформации.

Далее обсуждается системная роль биоценозов в сдерживании быстрых эволюционных изменений биоты. Приводятся примеры быстрых эпигенетических перестроек популяций животных при техногенной трансформации природных ландшафтов. Делается заключение о ведущей роли эпигенетических процессов индивидуального развития в формировании быстрых репаративных адаптивных откликов популяций фоновых видов и сообществ на естественные и техногенные трансформации среды обитания. Анализ приведенных материалов позволяет сделать следующие важные выводы. Во-первых, установлено, что быстрые изменения популяций в новых условиях среды не миф, а реальность. Показано, что в их основе лежат перестройка и перенастройка эпигенетической системы популяций. О масштабах этих эпигенетических и генетических преобразований можно косвенно судить по изменениям частот встречаемости фенотипических признаков, проявление которых в фенотипе зависит от расстановки эпигенетических порогов. Во-вторых, сама возможность быстрых эпигенетических преобразований популяций свидетельствует о том, что они могут быть реальным механизмом наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса, предсказанного В.В. Жерихиным (2003). В

конце лекции делается вывод о том, что эпигенетические перестройки популяций могут быть вполне вероятным механизмом наступления биоценотического кризиса при техногенном разрушении ценотических связей.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_37.jpg, pic_38A.jpg, pic_38Б.jpg, pic_39.jpg, pic_40.jpg pic_41.jpg, а также фотографии ландшафтов Оренбургской области, и модельного вида - рыжей полевки (презентация PowerPoint – 10 слайдов).

**Лекция 15. «Изучение эволюционно-экологических механизмов
формообразования методами популяционной феногенетики».**

Цель: Обсудить эколого-генетические механизмы действия изоляции расстоянием и связь внутривидовой дифференциации с вагильностью вида. Ввести индекс популяционной дифференцированности (*IPD*).

Формирующаяся в ходе внутривидовой дифференциации уникальность эпигенетической системы локальной популяции должна постоянно нарушаться в ходе скрещиваний с мигрантами из смежных соседних популяций. Априори не ясно, каковы механизмы поддержания устойчивости фенооблика популяций в пространстве и во времени. В качестве одного из таких возможных эколого-генетических механизмов, способствующих поддержанию популяционной устойчивости и стабильности популяционной структуры вида, можно считать действие изоляции расстоянием (*isolation by distance*), которая как эволюционный механизм впервые была предложена к обсуждению Сьюэлом Райтом в 1943 г. Для случая изоляции расстоянием можно говорить о двух противоположных процессах, способствующих ее возникновению. С одной стороны, существуют постоянный обмен наследственной информацией между смежными группировками за счет миграции и скрещивания и нивелировка возникающих различий между популяциями, с другой – воздействие отбора, создающего в каждой популяции свою аранжировку эпигенетической системы и генома и соответственно свой фенооблик. При достаточном удалении популяций и сильном разнонаправленном отборе в каждой из них теоретически возможно ожидать проявления эффекта изоляции расстоянием. Рассматриваются пять возможных эколого-генетических механизмов действия изоляции расстоянием, которые могут приводить к

усилению дифференциация популяций. На огромных пространствах, на которых осуществляется процесс внутривидовой дифференциации, наиболее распространенным явлением будет изоляция расстоянием, роль которой обычно недооценивается. При достаточно большом удалении популяционных группировок изоляция расстоянием фактически превращается в полную изоляцию, так как противодействие внутривидовому потоку наследственной информации в пространстве происходит уже в соседних группировках, и локальная дифференциация может осуществляться на сплошном участке ареала на сравнительно небольшом удалении. Для популяций мелких мышевидных грызунов критическое расстояние, на котором проявляется отчетливая дифференциация, может составлять, по видимому, 100-150 км.

Во второй части лекции обсуждается проявление внутривидовой дифференциации в экологическом ряду видов, ранжированных по степени вагильности: от слепушонки до человека. Вводится индекс популяционной дифференцированности (*IPD – index of population differentiation*), представляющих собой средние (удельные) значения фенетических дистанций (*MMD*) в пересчете на 100 км относительно сплошного участка ареала. Величина *MMD*, равная 0,001, А.Г. Васильевым (1996) была введена в качестве условной единицы, которой было предложено дать название *1 берри* (по имени английского зоолога Р. Берри). Индекс *IPD* может быть выражен в берри на 100 км. Исследования показали, что в экологическом ряду видов на общем фоне сохранения обратной зависимости уровня внутривидовой дифференциации от степени вагильности животных лишь обыкновенная слепушонка отличается непропорционально высокой стабильностью эпигенетической системы, что, возможно, может быть связано с ее специализацией к роющему образу жизни. Человек, обладающий максимальным уровнем вагильности, замыкает по значениям индекса *IPD* экологический ряд видов млекопитающих, обладая крайне низкой величиной эпигенетического внутривидового разнообразия и, соответственно, высоким межгрупповым сходством и однородностью эпигенетической системы.

Приводится пример параллелизма внутривидовой и межвидовой эпигенетической изменчивости гомологичных морфологических структур (фенетических композиций) у разных видов с одинаковой экологической специализацией. В заключение обсуждается викарианс внутривидовых форм и близких таксонов, выявленный фенетическими метода-

ми, который доказывает ведущую роль географического формообразования при эпигенетической дивергенции таксонов. В конце лекции делается вывод о том, что фенетический анализ внутривидовой дифференциации позволяет выявлять популяционную структуру и оценивать популяционную организацию вида, устанавливать микрофилогенетические связи и восстанавливать естественноисторический генезис популяционной структуры видов.

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_37.jpg, pic_38A.jpg, pic_38B.jpg, pic_39.jpg, pic_40.jpg, pic_41.jpg, pic_42.jpg, pic_43.jpg, а также фотографии ландшафтов Оренбургской области, и модельного вида - рыжей полевки (презентация PowerPoint – 12 слайдов).

Лекция 16. «Биомониторинг популяций и экосистем на основе феногенетических методов».

Цель: Сформулировать основные принципы феногенетического мониторинга, продемонстрировать его эффективность на конкретных примерах.

В начале лекции формулируются основные требования к биомониторингу популяций и экосистем. Феногенетический мониторинг рассматривается как метод популяционного анализа процессов морфогенеза и выявления адаптивной нормы (в понимании И.И. Шмальгаузена). Вводятся новые методы индивидуальной и групповой оценки двух компонент дисперсий общей асимметрии: дисперсий флуктуирующей и направленной асимметрии для качественных (альтернативных) и количественных (метрических и меристических) признаков. Подробно обсуждаются результаты проведения феногенетического мониторинга популяций в зонах техногенного загрязнения среды, включая территории с повышенным уровнем содержания радионуклидов на Урале. На конкретных примерах демонстрируется, что по дискретным нарушениям морфогенеза и проявлениям эпигенетической и реализационной изменчивости фенотипических признаков фенетические методы позволяют достаточно эффективно оценивать состояние импактных популяций модельных видов, а по ключевым фоновым видам – и ценотическое состояние.

Изучение обеих взаимосвязанных форм феногенетической изменчивости: эпигенетической и реализационной – при биомониторинге морфогенеза у особей разных внутрипопуляционных группировок и популяций в «определенных» контрастно различающихся

условиях среды позволяет оценить эволюционный потенциал их эпигенетических систем и выявить латентные (скрытые) пути развития. В качестве таких естественных хронографических «нагрузок» на морфогенез могут служить обитание и развитие в контрастных биотопах, локальная техногенная нагрузка в виде различного рода поллютантов, параллельное выращивание представителей разных популяций в одних и тех же условиях (оценка взаимодействия – «эпигенетическая система» х «среда»).

Феногенетический мониторинг представляет собой один из достаточно эффективных инструментов экспериментального тестирования развитийных систем у сравниваемых форм. В то же время биомониторинг, основанный на оценке групповых проявлений феногенетической изменчивости, позволяет обнаруживать дестабилизацию развития, скрытый морфогенетический резерв в виде инадаптивных морфозов и выявлять границы адаптивной нормы развития (в понимании И.И. Шмальгаузена).

Иллюстративное обеспечение лекции: Приводится серия слайдов с иллюстрациями из учебного пособия А.Г. Васильева с соавт. «Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения»: pic_37.jpg, pic_38A.jpg, pic_38B.jpg, pic_39.jpg, pic_40.jpg pic_41.jpg, а также фотографии ландшафтов Оренбургской области, и модельного вида - рыжей полевки (презентация PowerPoint – 10 слайдов).

Темы лабораторных занятий.

Предусмотрено проведение двух практических лабораторных занятий, при которых учащиеся освоят методы поиска, гомологизации и классификации фенов и получают навыки работы с оригинальным авторским пакетом прикладных программ PHEN 3.0, а также программой PAST 1.73 при проведении феноетического анализа неметрических признаков.

Тема 1. «Методика поиска фенов неметрических признаков, их гомологизации и классификации».

Цель: Научить технологии поиска фенов, осуществления процедур гомологизации и классификации на примере нескольких видов грызунов (полевки, мыши) и насекомых (жуки, бабочки).

Тема 2. «Фенетический анализ неметрических признаков в контрольной и импактной популяциях: алгоритм действий».

Цель: Провести тренинг обучаемых в получении навыков практического проведения фенетического анализа на примере грызунов.

Методические рекомендации для практического выполнения фенетического анализа неметрических признаков: алгоритм действий

Предварительно прочитайте главу 5 учебного пособия, которая содержит описание методов и необходимых формул. После обнаружения необходимых для работы билатеральных и небилатеральных фенов неметрических признаков следует приступить к классификации их проявления у конкретных особей в выборке.

Для записей результатов классификации фенов лучше всего использовать широкие листы (формата А3), разлинованные так, чтобы по строкам записывалась информация о наличии фена того или иного признака у особей, а по колонкам (столбцам) были размещены сами неметрические признаки. Проявление классифицируемого фена рекомендуется обозначать знаком «+», а его отсутствие не отмечать никакими символами. Опыт показал, что так значительно удобнее считывать информацию. Если данная структура повреждена, и наблюдение данного фена в этой части объекта невозможно, то введите при записи в ячейку таблицы специальный знак (например, «?» или «z»), указывая, что здесь существует неопределенность. Проявление билатеральных признаков лучше записывать в соответствующую ячейку таблицы в виде дроби, где, например, левая сторона особи всегда числитель, а правая – знаменатель: +/ или +/+. Пометьте полярность записи сторон в дроби, например, s/d, где s (от sinister – левый) – левая сторона, а d (от dexter – правый) – правая сторона. Использование записей на перфокартах, как показал опыт работы, не облегчает, а усложняет и затягивает подсчет частот фенов.

При вводе данных по итогам классификации в ячейки электронных таблиц Excel удобно вместо дроби с плюсиками записывать буквенное сочетание «sd», обозначающее симметричный вариант проявления фена «+/+», «s» для варианта «+/-» и «d» для «-/+». Это достаточно удобно делать на клавиатуре компьютера, поскольку клавиши с этими латинскими буквами расположены рядом. В случае, когда с одной стороны тела для билатерального признака наблюдение невозможно и выставляется символ «z» (эта клавиша расположена поблизости), тогда с другой стороны, где наблюдение возможно, но признак не проявился, возникает неопределенность. Для того, чтобы это практически отобразить, за-

писывается сочетание «zn», если это «z/-», либо «nz», если речь идет о билатеральном сочетании (композиции) «-/z». В иных ситуациях, когда фен с одной стороны тела проявился, а с другой его наблюдать затруднительно из-за повреждения или сильного загрязнения этой части объекта, запись следует производить как «sz» (фен по этому признаку проявился слева, а справа наблюдается повреждение) или «zd» (слева повреждение, а справа фен). Если повреждены обе стороны, следует записывать сочетание «zz». В случаях, когда классифицируется небилатеральный, медиально-расположенный фен, его проявление можно записывать буквой «у», а невозможность его наблюдать – «z». Буквенная кодировка необходима для подсчета строчных (индивидуальных) оценок флуктуирующей асимметрии и других расчетов с помощью Excel. Пример ввода данных по встречаемости фенов неметрических признаков в ячейки Excel показан в таблице 1.

Таблица 1. Образец цифровой и буквенной кодировки ввода данных для особей разного пола (sex) в двух выборках (sample) по встречаемости 7 фенов неметрических признаков в ячейки электронной таблицы Excel.

Номера особей	Sample	Sex	Фены неметрических пороговых признаков						
			FPman	FPmlaan	FPmI	FPmII	FPmlapo	FNspo	FNsme
120	1	1	sd	d		sd	sd		sd
121	1	2	s		d	d	sd	y	
122	1	1	sz	sd	s	sd		y	sd
123	1	2	d	sd		d	zd	z	sd
124	1	1	d		d	s	s		
125	2	1		sd		s		y	
126	2	1			sd		d		sd
127	2	2	s		s		d		sd
128	2	1		s		sd		y	
129	2	2	s	d		s		z	d
130	2	2	d	sd	d	d	s		

Если обозначить наличие соответствующего фена в виде цифры «1», а отсутствие – «0», то индивидуальная односторонняя фенетическая композиция будет записываться как последовательность нулей и единиц. Это позволяет легко подсчитать частоты фенов (со-

ответственно вычислить MMD-дистанции), а также проводить многомерный анализ таких индивидуальных фенетических композиций, коррелировать признаки друг с другом и т.д.

Краткие сведения по освоению и использованию ППП PHEN 3.0

Пакет прикладных программ PHEN 3.0 был разработан А.Г. Васильевым в 1995 г. для операциональной системы MS-DOS, но был написан на языке QuickBASIC 4.5, который оказался способен обеспечить работу программ и на быстрых современных компьютерах с тактовой частотой, превышающей на порядки величин «скорость» исходных машин. Кратко рассмотрим некоторые возможности расчетов с помощью свободно распространяемого пакета программ PHEN 3.0.

При первом знакомстве со структурой пакета программ используйте функциональную клавишу F1 и постарайтесь прочитать тексты помощи во всех разделах, где указан этот ключ (появляется F1 [Помощь] внизу экрана с левой стороны). Общая структура пакета такова, что при необходимости можно запускать его в сокращенном виде и не пользоваться блоками, в которых нет нужды. Обязательно наличие файлов phen.exe (стартовый файл), phenet.vas, а к ним можно добавлять по отдельности следующие сочетания файлов: distall.vas + neirzhiv.vas (расчет MMD-дистанций); astaurov.vas (блок, связанный с флуктуирующей асимметрией); anova.vas (дисперсионный анализ); test.vas (блок специальных статистических тестов); zhivtvs.vas + stziv2.vas (расчет показателей Л.А.Животовского); scph.vas (калькулятор с встроенной общей статистической обработкой). Полный набор файлов размещается на стандартной дискете. Скачать архивный файл PHEN 3.0, содержащий все необходимые блоки, можно по адресу: <http://ecoinf.uran.ru/phen/phen3.html>

Большая часть блоков опирается на использование двух заранее введенных файлов: 1 – абсолютных частот фенотипов каждого признака; 2 – числа изученных сторон или особей по каждому признаку. При этом используются только альтернативные фенотипы: лишь один фенотип для каждого признака (например, его наличие или отсутствие). Редактировать созданные файлы можно в любом текстовом редакторе. Можно вводить данные в виде текстовых файлов MS-DOS из Excel. Файлы представляют собой одну колонку цифр вдоль левого края экрана. После ввода данных проверьте: общее число значений введенных частот фенотипов (число признаков) и объемов наблюдений (число сторон или особей) должны совпадать.

Для работы блока "Фенетические дистанции" желательно создать третий файл, в котором должны приводиться значения коэффициентов ассоциации между сторонами тела по каждому признаку. Расчет фенетических дистанций по Сьевальду требует ввода этого третьего файла. Если этот файл не вводить, то автоматически будет произведен расчет MMD-дистанций по Хартману (Hartman, 1980).

Приведем пример ввода данных для трех выборок по двум билатеральным признакам с заранее вычисленными коэффициентами ассоциации проявления фенов на сторонах тела (табл. 26). Эти данные «сшиваются» в три отдельных текстовых (MS-DOS) файла.

Таблица 2. Пример данных о частотах фенов, объеме выборок и коэффициентах ассоциации для ввода в файлы при расчете MMD-дистанций в программе PHEN 3.0.

Признак	Частоты фенов			Коэффициент ассоциации «ф»		
	Выборка 1	Выборка 2	Выборка 3	Выборка 1	Выборка 2	Выборка 3
1	23	13	45	0.10	0.02	1.0
2	2	4	33	0.03	0.01	0.0
N (сторон)	100	120	140	100	120	140

Рассмотрим, как должны вводиться данные таблицы в соответствующие файлы: 1) пример ввода первого файла (числителей): 23 2 13 4 45 33; 2) пример ввода второго файла (знаменателей): 100 100 120 120 140 140; 3) пример ввода третьего файла (ассоциаций): 0.1 0.03 0.02 0.01 1.00 0.0. Обратите внимание на то, что каждый введенный массив должен представлять собой вертикальную текстовую колонку цифр (слева на мониторе).

Если по данному признаку встречены два фена: «наличие аномалии строения» и «норма», то всегда записываются частоты только по одному фену. Например, проявление фена по признаку 1 в выборке 1 составило 23 случая из 100 наблюдений, а альтернатива, т.е. 77 наблюдений, имеющих нормальное строение, в этом случае не учитывается.

Так вводятся исходные данные для вычисления фенетических дистанций, вычисления попарных и множественных тестов оценки значимости различий между выборками по отдельным признакам и для ускоренного упрощенного расчета показателей А.А. Животовского (1991): «μ», «h», «r», «I» по двум альтернативным фенам.