

УДК 597.828:591.471.32

СВОЙСТВА НОРМЫ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

© 2011 г. Е. Е. Коваленко

Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, 199034 Санкт-Петербург
E-mail: kovalenko_i@mail.ru

Поступила в редакцию 11.06.2010 г.
Окончательный вариант получен 23.07.2010 г.

В статье обобщены многолетние данные автора по двум способам развития группы потомков бесхвостых амфибий – развитию с эффектом нормы признаков и развитию с эффектом массовых аномалий ряда признаков. Массовые аномалии конечностей получены в лаборатории у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (без применения специальных воздействий). Они представляют собой синдром, при котором коррелятивно меняется строение конечностей и их поясов, а также строение крестцового отдела позвоночника. Синдром имеет несколько стадий проявления (по степени усиления отклонений от нормы). При максимальном проявлении синдрома происходит смена нормы строения крестцового отдела. Показано, что смене нормы строения крестца предшествует изменение правила его изменчивости. Не имея возможности прямо наблюдать процесс эволюции (смену норм в крупном масштабе времени), мы вынуждены использовать любые данные (пусть даже косвенные), которые могут дать информацию о том, как происходит смена нормы и что происходит с изменчивостью в это время.

Биологическую эволюцию в самом общем виде можно определить как изменяемость (или непостоянство) биологических объектов в масштабах геологического времени. Ныне реальность самого явления эволюции уже не вызывает сомнений. Благодаря успехам палеонтологии явление постоянной изменяемости живого признано научным фактом и не нуждается в специальной аргументации.

Фактические данные палеонтологической летописи показывают и то, что изменяемость организмов не абсолютна (виды меняются не в каждый момент времени, не все виды одновременно, а изменения идут не во всех возможных направлениях). Кроме того, изменяемость регистрируется в крупном масштабе времени, тогда как на более мелких отрезках времени наблюдается относительное постоянство отдельных видов и даже их комплексов. Иными словами, кроме изменчивости наблюдается явление нормы – достаточно длительное воспроизведение одного и того же варианта с большей частотой, чем все остальные возможные для данного объекта варианты строения (см. подробнее Коваленко, 2003). Причем одна и та же норма воспроизводится так долго, что мы успеваем зарегистрировать ее существование по данным палеонтологической летописи, а в ней, как известно, остаются следы далеко не всех существ, живших на Земле. По законам тафономии наибольшую вероятность сохранения имеют самые многочисленные представители (и норма строения имеет значительно больше шансов сохраниться, чем отклонения от нее). То есть эволюцию мы регистрируем как смену норм строения

во времени и именно с этой позиции ее следует объяснять.

Первостепенной задачей эволюционного учения является установление механизмов постоянной изменяемости (смены норм) биологических объектов. Все остальные аспекты эволюции решаются относительно ответа на этот главный вопрос. Собственно, возникновение такой задачи и маркирует начало эволюционизма, и ставит границу между ним и предшествующим ему трансформизмом. Это легко видеть из контекста исторических обзоров на эту тему (см. например: История биологии, 1972; Чайковский, 2003; Воронцов, 2004; Назаров, 2005). Со времени возникновения первых эволюционных учений (Ламарк, 1809, цит. по 1955; Дарвин, 1859, цит. по 1907), было предложено множество версий, объясняющих (или описывающих) этот процесс. Пока не существует их общепринятой классификации – версии альтернативны по слишком многим позициям. К тому же, всякая классификация зависит от цели, ради которой она создается, и потому таких классификаций может быть несколько. Цель направления наших исследований – роль изменчивости в эволюции и возможные соотношения между нормой и изменчивостью. В связи с этим я предлагаю следующее деление известных объяснений смены норм биологических объектов во времени:

1. На основе идеи творения (креационизм и его производные).

Идея подразумевает создание новых норм из ничего, в результате актов творения Высшего Разума. Эта система объяснений лежит за рамками научных методов и подходов (см., например: В тени Дарви-

низма, 2005). Естественные механизмы, в том числе и закономерности соотношения нормы и изменчивости, в этой системе не имеют значения. Учитывая цель статьи, здесь не имеет смысла рассматривать эти версии.

2. Естественное происхождение новой нормы из имеющегося биологического материала (все версии в рамках эволюционизма).

а) Прямое превращение одной нормы в другую (ламаркизм и его производные).

Идея, как известно, принадлежит Жану Батисту Ламарку (1809, цит. по 1955). Она подразумевает, что организм может прямо сменять один вариант строения на другой в ходе индивидуальной жизни и передавать приобретенные свойства потомкам (закреплять их в следующих поколениях). Оставляя в стороне вопрос о принципиальной возможности таких явлений и их возможной роли в качестве основных механизмов изменчивости, заметим, что факт индивидуальной изменчивости в этой системе объяснений принципиального значения не имеет. Следовательно, привлекать эту систему к вопросу о соотношении между нормой и изменчивостью не имеет смысла.

б) Новая норма возникает из числа вариантов изменчивости.

Давно известно, что на ряду даже с ярко выраженной нормой вид всегда воспроизводит некоторое число вариантов изменчивости (вариантов, более редких по частоте). Эти варианты и являются источником новых норм. Идея, как известно, впервые независимо высказана двумя авторами – А. Уоллесом и Ч. Дарвиным (и опубликована в 1858 г.). Впоследствии она становится наиболее популярной среди версий о возможных механизмах эволюции. Ее используют не только в классическом дарвинизме и его производных (например, в СТЭ), но и в течениях, альтернативных дарвинизму по самым разным позициям. Можно с уверенностью сказать, что большинство известных версий о механизмах изменчивости полагает, что источником нового в эволюции является именно индивидуальная изменчивость.

Если это верно, то не может не удивлять, что вопросам о свойствах нормы (см. Коваленко, 2003), изменчивости (см. Коваленко, Попов, 1997) и их соотношению долгое время не уделялось должного внимания, во всяком случае, в теоретическом аспекте. Ранее было показано (Коваленко, Попов, 1997), что в отношении изменчивости тому были объективные исторические причины. Однако положение по сей день не изменилось. В связи с этим, цель данной статьи – обратить внимание на важность вопроса о свойствах нормы и изменчивости для анализа созданных или создания новых версий о механизмах эволюции. Задачей статьи является показать, что такие вопросы можно решать на современном материале (на модельных объектах). В

частности, в статье будут представлены уникальные данные по свойствам изменчивости в условиях смены нормы строения.

Основное внимание в статье уделено фактическим данным по строению крестца у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. Внимание именно этому виду¹ объясняется тем, что в ходе его разведения был зарегистрирован эффект массовых аномалий конечностей, не спровоцированный никакими специальными воздействиями (см. подробнее Коваленко, Кружкова, 2000). Массовые аномалии – это явление, при котором резко падает частота бывшей нормы и возрастают частоты вариантов индивидуальной изменчивости; а в некоторых случаях один из вариантов изменчивости становится преобладающим по частоте встречаемости. То есть происходит существенное снижение частоты нормы строения для определенного вида и даже смена его нормы по ряду признаков. Специальный анализ литературы (Коваленко, 2000а) показал, что массовые аномалии, в частности, конечностей у бесхвостых амфибий, представляют собой хотя и редкое, но регулярное явление в природных популяциях. Но даже направленные и многолетние исследования этого явления в природе (см. Dubois, 1979) не дают такой подробной информации, как при исследовании его в условиях лаборатории, когда известны производители и их фенотип, их плодовитость, условия развития потомков, смертность во время развития, сроки прохождения метаморфоза и т. д.

Не имея возможности прямо наблюдать процесс эволюции (смену норм в крупном масштабе времени), мы вынуждены использовать любые данные (пусть даже косвенные), которые могут дать информацию о том, как происходит смена нормы и что происходит с изменчивостью в это время. Данные по “поведению” нормы и изменчивости в условиях массовых аномалий тем более актуальны, что часть концепций эволюции предполагает именно такой характер возникновения новых норм (краткое и бурное видообразование). Например, разные варианты сальтационизма (см. обзоры: Татаринов, 1987; Чайковский, 2003; Назаров, 2005; Шишкин, 2006 и др.), а также пунктуализм (Gould, Eldredge, 1993).

Материал, методы и терминология

Материал

Основным модельным объектом исследований служит посткраниальный скелет бесхвостых амфибий (*Amphibia*, *Anura*). Он оказался удобным сразу в нескольких отношениях: высокая межвидовая и

¹ Группа морфологов нашей кафедры в течение многих лет проводила размножение целого ряда видов бесхвостых амфибий для получения материала по развитию и индивидуальной изменчивости.

индивидуальная изменчивость, высокая плодовитость многих видов, легкость разведения и выращивания в лаборатории, значимость признаков скелета для систематики отряда. В связи с последним — большой объем литературных данных в виде описаний нормы строения и отклонений от нее. Начиная с 1979 г. на кафедре зоологии позвоночных СПбГУ усилиями автора и его студентов создавалась коллекция норм строения и индивидуальной изменчивости скелета *Ampuza* (материалы из природных популяций и полученные в результате лабораторного выращивания); к настоящему моменту коллекция насчитывает более 10 тыс. экземпляров.

Кроме того, создана информационная база на основе собственных и литературных данных о нормах строения и индивидуальной изменчивости модельного объекта. Максимальный объем информации собран по строению крестцово-уростильного отдела (для краткости — крестца). Объединенная база включает данные по 260 видам (современным и вымершим), принадлежащим к 131 роду из 26 семейств (об источниках фактических данных см. подробнее Коваленко, Данилов, 2006). Этот материал послужил основой для расчета диапазона изменчивости крестца отряда в целом (см. ниже).

Материал по лабораторной шпорцевой лягушке

Индивидуальная изменчивость скелета исследована у личинок, проходящих метаморфоз и ранних сеголеток. Материал получен автором и его студентами при выращивании личинок в лаборатории. Для получения материала были использованы 28 внешне нормальных самцов и самок *X. laevis* (большинство — индивидуально меченые особи), проведено 28 спариваний с использованием производителей в разных сочетаниях. Размножение *X. laevis* и выращивание личинок проводилось (1989–1996 гг.) согласно стандартным рекомендациям (Детлаф, Руднева, 1975), без применения каких-либо экспериментальных воздействий на эти процессы. Оплодотворенные яйца, полученные в результате одного спаривания одной пары производителей, размещались в несколько кювет (объемом 8–12 л.) для создания оптимальной плотности личинок. Более подробная информация об условиях содержания и спаривания производителей, а также выращивания их потомства дана в предыдущих работах (Коваленко, 2000, 2000а; Коваленко, Кружкова, 2000). Выращивались все потомки, полученные от одной пары производителей. Так создавались следующие серии: 1) для анализа изменчивости (в этом случае все личинки доводились до стадии полного метаморфоза, после чего фиксировались); 2) для анализа хода развития (личинки фиксировались небольшими партиями по мере достижения определенных стадий онтогенеза). Строение скелета исследовано на тотальных препаратах, дифференцированно окрашенных на хрящ и кость и про-

Материал по шпорцевой лягушке

Типы серий	Число особей, исследованных на строение крестца		
	норма	изменчивость*	всего
NK	620**	60	680
AK	780***	237	1017
всего	1400	297	1697

NK — группа развивалась с эффектом нормы всех основных признаков;

AK — группа развивалась с эффектом массовых аномалий конечностей;

* — изменчивость крестца относительно его нормы для данной группы потомков;

** — норма крестца, обычная для *X. laevis*;

*** — норма крестца в условиях массовых аномалий конечностей (новая для вида норма крестца).

светленных в глицерине (Wassersug, 1976), а также на гистологических препаратах (см. подробнее Коваленко, 1992).

За несколько лет получено около 6000 потомков гладкой шпорцевой лягушки, из них (на настоящий момент) на строение конечностей исследовано — 3880, в том числе более 1150 особей с аномалиями конечностей (среди них и погибшие в ходе развития). На строение крестца исследовано: 12 серий с нормальным развитием конечностей и 29 серий с массовыми аномалиями конечностей и их поясов; всего 1700 экз., из них — 299 экз. с аномалиями крестца (таблица).

Терминология и метод спектров

Серия — группа потомков, полученных от одной пары производителей (от одного спаривания) и выращенных в одной кювете (в одинаковых условиях). *Норма* — вариант, преобладающий по частоте встречаемости в данной серии. *Изменчивость* — все остальные, возможные для данного вида варианты строения модельного объекта, более редкие по частоте, чем норма (синонимы — *аномалии*, *отклонения от нормы*).

Анализ полученных данных проводился методом спектров (Коваленко, 1996), суть которого сводится к анализу изменчивости относительно какой-то точки отсчета. Например, анализ реальной изменчивости группы относительно потенциальных возможностей данного таксона, или анализ потенциальных возможностей изменчивости данного таксона относительно теоретически ожидаемых его возможностей. Эта процедура позволяет устанавливать запреты на определенные комбинации признаков и выявлять закономерности изменчивости на межвидовом и внутривидовом уровне.

Алгоритм составления спектров следующий. Установить признаки строения (в данном случае

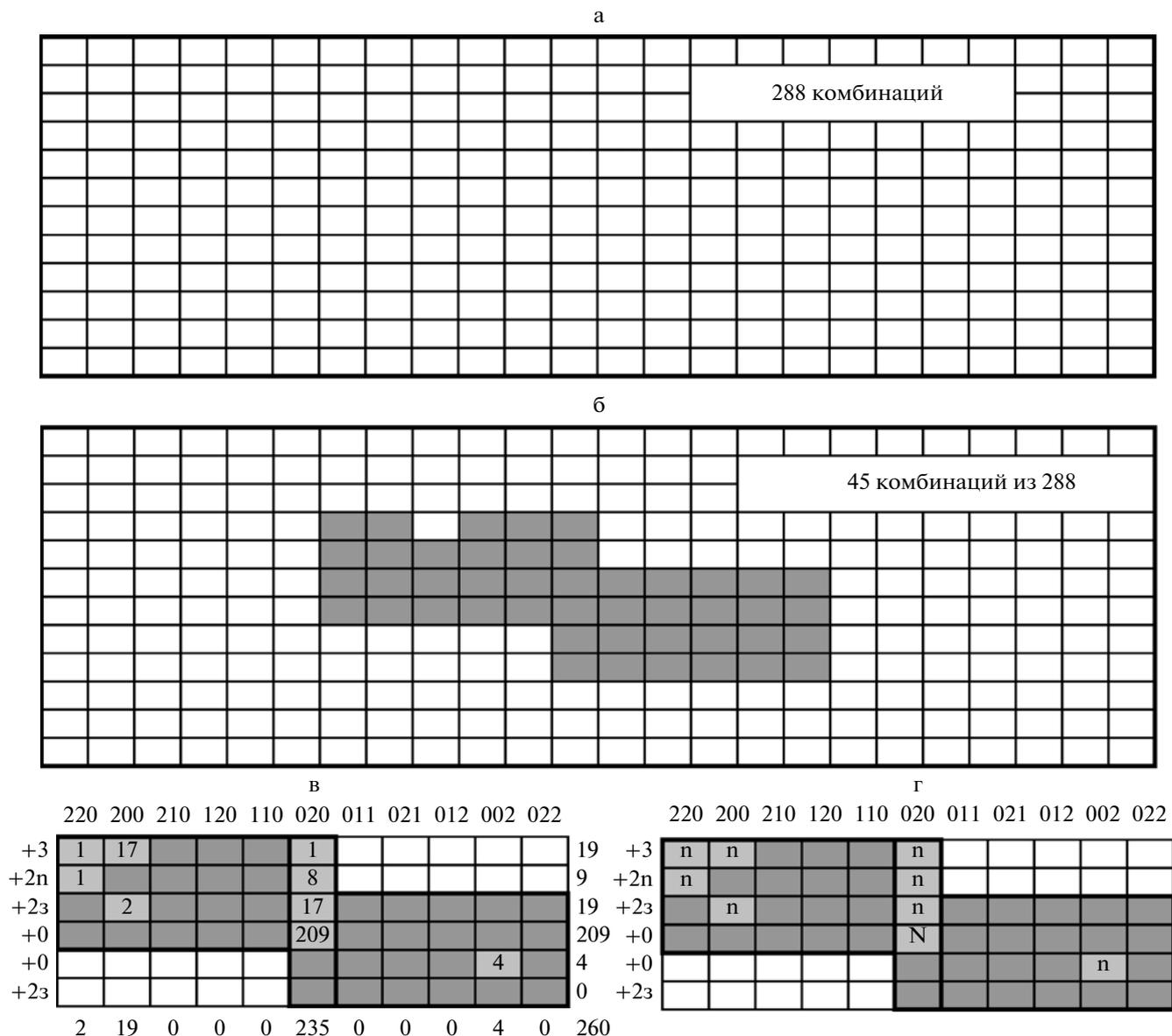


Рис. 1. Спектры изменчивости крестца Anura.
a – полный набор комбинаций или теоретически ожидаемый спектр (St Anura); *б* – комбинации, реально встреченные у представителей Anura (закрашены); Sr Anura в Sp (в спектре потенциальных возможностей Anura); *г* – спектр потенциальных возможностей крестца отряда (очерчен жирной линией) и в нем частоты известных норм строения крестца; *з* – положение редких (n) и наиболее частой (N) норм строения крестца в Sp Anura.

признаки крестца), варьирующие в межвидовой и индивидуальной изменчивости выбранного таксона (в данном случае – отряда). Установить возможные для таксона состояния каждого из этих признаков. Перекомбинировать состояния признаков между собой и получить максимально возможный набор вариантов строения, который можно представить в виде сетки, каждая ячейка которой представляет собой определенный вариант строения (определенное сочетание из состояний признаков). То есть получить максимально возможный набор вариантов строения. Так был получен спектр теоре-

тически ожидаемых вариантов изменчивости крестца отряда в целом (St Anura; рис. 1а), состоящий из 288 вариантов строения.

Затем следует внести в теоретически ожидаемый спектр те варианты, что реально встречены у всех исследованных представителей таксона, – совместить спектр реальной изменчивости (Sr) со спектром теоретически ожидаемой изменчивости (St). Для этого нужно заполнить ячейки спектра (например, просто отметить их в St; рис. 1б). Всего отмечено 45 таких вариантов. На основании характера заполнения St таксона реальными вариантами строе-

ния, выявить запреты (ограничения) на теоретически ожидаемые комбинации из числа незаполненных ячеек. В первую очередь исключению подлежат полностью незаполненные столбцы и строки, во вторую — крупные блоки столбцов или строк. Если со временем (скажем, при увеличении числа исследованных видов, увеличении объема выборок или других обстоятельствах) обнаружатся новые варьирующие признаки, или новые состояния уже известных признаков, или заполнится часть ранее пустых ячеек, то для дальнейшего анализа всегда можно увеличить, как теоретически ожидаемый спектр, так и спектр потенциальных возможностей.

Так или иначе, при совмещении St и Sr определяются ограничения — наименее вероятные для данного таксона комбинации. И в результате остается спектр потенциальных возможностей таксона — Sr таксона (или спектр его потенциальной изменчивости) — диапазон возможностей (Sp крестца Anura, рис. 1б). Этот спектр служит точкой отсчета для сравнения изменчивости таксонов более низкого ранга, анализа положения известных норм в диапазоне возможностей, связи между определенной нормой и характером изменчивости и др. вопросов.

На спектрах, представленных в статье, цифры в ячейках — это абсолютное число экземпляров (или видов), у которых встречена данная комбинация признаков; цифры слева и сверху от спектра — коды строк и столбцов (соответственно), которые вместе образуют код конкретного варианта; цифры справа и снизу от спектра — суммирование количественных данных по строкам и столбцам (соответственно), а цифра в правом нижнем углу — общее число исследованных экземпляров (объем выборки) или видов. По цифрам в ячейках легко определить преобладающий по частоте вариант строения — норму для данного вида (или наиболее часто встречающийся вариант нормы среди видов отряда). Поскольку задачи данной статьи ограничены анализом лишь самых общих тенденций изменчивости, то нет смысла здесь давать расшифровку кодов всех вариантов (см. о кодах Коваленко, 1996, 2000). В соответствующих местах текста будут даны необходимые комментарии к тому, что значат отдельные части спектра.

Анализ изменчивости методом спектров, прежде всего, позволяет установить закономерности ее проявления, которые формулируются в виде *правила спектра изменчивости* для данного таксона (правило изменчивости, правило спектра). Это правило устанавливает положение нормы (преобладающего по частоте варианта) в диапазоне возможностей таксона, а также соотношение между частотами остальных вариантов диапазона (какие комбинации более вероятны для данного таксона, а какие — менее вероятны). *Спектр (изменчивости) симметричен, асимметричен влево, асимметричен вправо* —

термины, описывающие какие части спектра наиболее вероятны для данного таксона.

Эффект падения нормы признаков (Коваленко, 2000) — термин, который обозначает редкую для таксона ситуацию, при которой в группе потомков резко падает частота бывшей нормы ряда признаков (признаков, коррелятивно связанных между собой в ходе развития). При падении частоты бывшей нормы резко возрастают частоты вариантов индивидуальной изменчивости (частоты аномалий), что, соответственно, ведет к увеличению в группе доли особей, отклоняющихся от нормы (*массовые аномалии*).

ОБЩИЕ ДАННЫЕ О СВОЙСТВАХ НОРМЫ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

Нормы крестца Anura в диапазоне потенциальных возможностей отряда

Сама процедура выделения спектра потенциальных возможностей показывает, что в эволюции отряда реализованы далеко не все теоретически ожидаемые варианты (45 из 288). Причем реализованные варианты располагаются в теоретическом ожидаемом спектре не равномерно, а очень компактно — заполняют всего 2 сектора (рис. 1б, закрашенные ячейки в St). Если бы спектр был заполнен равномерно (пусть даже мозаично), то можно было бы предположить, что все варианты имеют примерно одинаковую вероятность реализации (т.е. состояния признаков комбинируются без ограничений), а для выявления всех реальных возможностей отряда нужен просто больший объем материала. Неполное, но компактное заполнение St говорит о том, что часть вариантов имеет большую вероятность реализации по сравнению с остальными, следовательно, существуют запреты (ограничения) на определенные комбинации признаков. Явно выраженные запреты и помогают очертить спектр потенциальных возможностей — Sp отряда.

Если в ячейки Sp Anura внести абсолютные частоты встречаемости вариантов нормы (рис. 1в), то мы не только получим картину положения известных норм строения в общем спектре возможностей отряда (рис. 1г), но сможем оценить соотношение между частотами встречаемости вариантов норм. Прежде всего, видно, что нормы распределены в Sp неравномерно. То есть далеко не все варианты из числа возможных для бесхвостых амфибий реализованы в виде норм строения (в спектре есть, например, полностью незаполненные столбцы или строки). Кроме того, видно, что ячейка спектра с высокой частотой встречаемости может быть окружена пустыми ячейками; например, ячейка с частотой 209 (вариант встречен у 209 видов), а соседние варианты в качестве нормы не встречены ни у одного вида (незаполненные ячейки). Между тем соседние ячейки в спектре означают, что соответствующим

щие им варианты отличаются по состоянию всего лишь одного из признаков, что еще раз подтверждает существование ограничений именно на комбинации признаков. Иными словами, дело не в недостатке исследованного нами материала, а в том, что комбинации имеют разные вероятности реализации.

Это означает, что потенциальная изменчивость ограничена и уже поэтому ее можно исследовать. Еще одно обстоятельство привлекает внимание — это существенное частотное преобладание одного из реальных вариантов норм над всеми остальными (ячейка с частотой 209). Это не самый примитивный и не самый продвинутый с точки зрения систематиков вариант строения крестца. Он появляется в эволюции бесхвостых амфибий очень рано, рано начинает частотно доминировать и доминирует до сих пор (см. подробнее Коваленко, Данилов, 2006а).

Более подробный анализ закономерностей межвидовой изменчивости не входит в задачи данной статьи, но приведенных данных достаточно, чтобы сделать вывод о ее ограничениях и наличии разрывов между известными нормами строения.

Два варианта развития группы потомков бесхвостых амфибий

Понятия “норма строения”, “нормальное развитие”, “нормальные условия развития” и др. столь давно и столь прочно вошли в обиход биологии, что обычно мы не утруждаем себя разъяснениями того, что это значит. Для модельных лабораторных видов они определены опытным путем (см., например, “Объекты биологии развития”, 1975) и считаются эталоном. Однако на практике все не так просто, особенно, если в задачи исследования входит анализ соотношения между нормой и изменчивостью, который подразумевает не выбор особей, соответствующих норме, а анализ состава группы (какое число особей из группы соответствует норме, а какое — отклоняется от нее).

Во-первых, всем, кто занимался размножением модельных животных, хорошо известно, что диапазон условий, при которых в группе успешно воспроизводится норма (по крайней мере, для определенных признаков), значительно шире диапазона “оптимального”. Во-вторых, границу между нормальным и ненормальным *развитием* группы данного вида тем более трудно провести, что существует “парадокс нормы” (Коваленко, 2003) — на уровне отдельных признаков норма выделяется легко, а на уровне комплекса признаков (строение всего организма, темпы развития группы особей и др.) выделить ее можно только теоретически. Ранее это было показано на фактическом материале по строению и развитию посткраниального скелета *Aneides* (Коваленко, 2003), здесь лишь кратко сформулируем основные тезисы.

Норму строения обычно понимают, как комбинацию из нормальных состояний всех признаков, привлеченных к анализу (диагностических признаков). Нередко полагают, что такой вариант должен количественно доминировать над остальными вариантами, за что он и называется нормой строения. Однако чем больше признаков мы возьмем в анализ, тем ниже будет частота встречаемости предполагаемой “нормы строения” в группе (в выборке). И это легко объяснимо — вероятность воспроизведения комбинации равна произведению вероятностей ее составляющих. Элементарный математический анализ показывает, что при увеличении числа анализируемых признаков вероятность комбинации из их нормальных состояний падает (Коваленко, 2003).

И, наконец, одно дело определить по критерию “нормальное развитие” отдельных особей, другое — определить по этому же критерию группу потомков одной пары производителей (даже если она развивалась одновременно в одинаковых условиях). В такой группе (если она достаточно велика) всегда будут особи, не соответствующие типовому описанию строения или отклоняющиеся по темпам развития. И чем больше объем группы (число исследованных особей из этой группы), тем больше будет *абсолютное число* особей, отклоняющихся от эталона.

А поскольку для анализа изменчивости всегда требуется именно группа (причем, лучше не случайная собранная, а развившаяся одновременно и в одинаковых условиях), то было предложено (Коваленко, 2000) различать два варианта развития такой группы особей.

1. Развитие группы с эффектом нормы признаков

Это вариант, когда при одновременном развитии группы особей одного вида в одинаковых условиях (например, потомков, полученных от одной пары производителей и выращенных в одной кювете), наблюдается “эффект нормы” для отдельных признаков (скажем, диагностических). Это означает, что каждый из анализируемых признаков у большинства особей этой группы демонстрирует одинаковое состояние (то есть одно состояние признака из числа возможных для вида существенно преобладает по частоте). Обычно норма признака столь ярко выражена, что не требуется никаких специальных статистических методов для ее установления — ее частота на 1–2 (и более) порядка превосходит частоту каждого из остальных возможных вариантов. Это можно видеть на спектре изменчивости крестца шпорцевой лягушки (рис. 2а). Столбцы спектра различаются между собой по признакам, на каком позвонке сформированы крестцовые отростки и сколько их. Столбец с кодом “020” означает, что такие отростки расположены на IX позвонке и только на нем, и их два. Суммарная частота вариантов этого столбца (623 из 680 исследованных) не оставляет

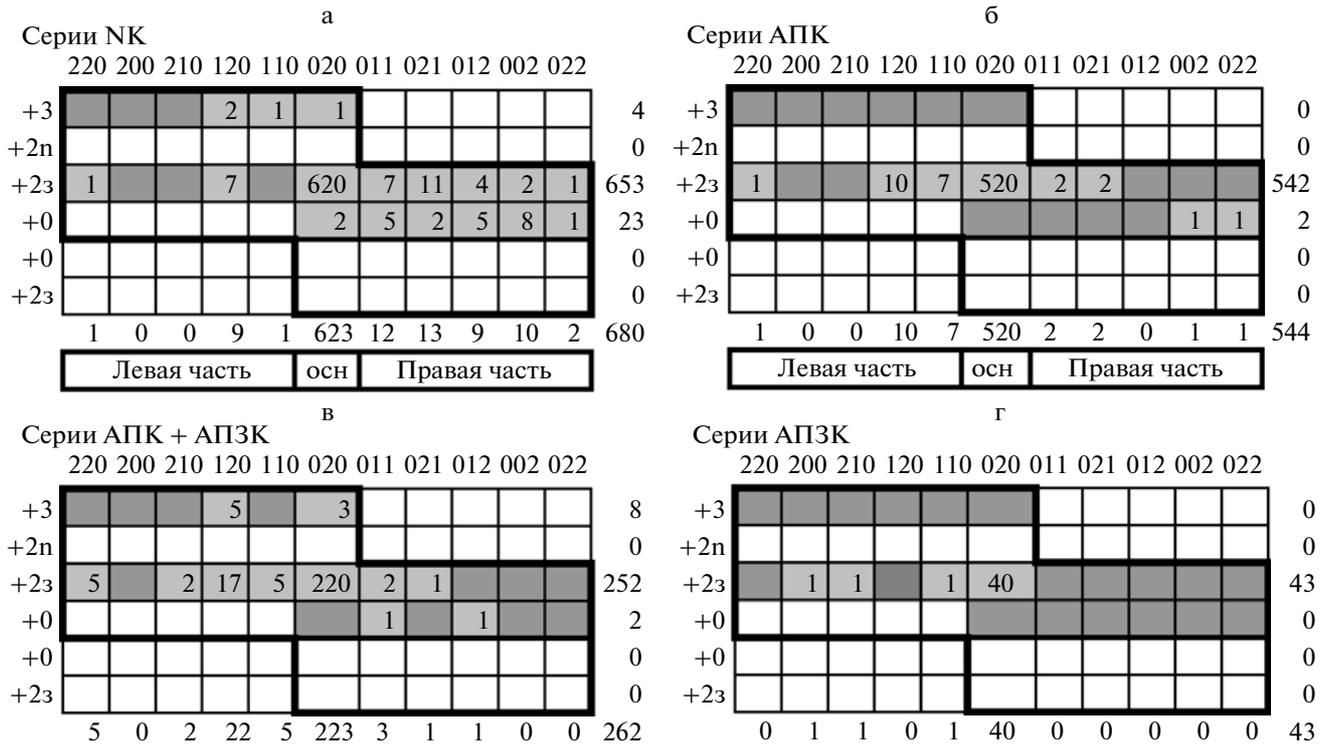


Рис. 2. Спектры изменчивости двухстороннего крестца *X. laevis* разных серий.

а–в, д – спектры составлены по данным всех исследованных в этих сериях особей; г – спектр составлен только по особям, имеющим двухсторонний крестец; е – спектр составлен только для внешне нормальных особей этих серий.

осн – основной столбец спектра (он содержит наиболее популярный вариант нормы строения крестца); справа и слева от него – правая и левая части спектра (соответственно). Объяснения других обозначений в спектрах даны в разделе “Материал и методы”.

сомнений в том, что именно это состояние признаков является нормой (наиболее часто встречающимся вариантом). Строки спектра (рис. 2а) различаются – по признаку, подвижно или неподвижно соединены между собой позвонки (какие именно и сколько позвонков слиты). Они показывают, что строка “+2з” (IX позвонок слит с уростилем) имеет существенно более высокую вероятность, по сравнению с другими вариантами (653 из 680 исследованных). Однако вероятность комбинации из нормальных состояний всех учтенных признаков уже имеет более низкую частоту, чем по каждому признаку в отдельности (620 из 680 исследованных).

Такой характер развития (с количественным преобладанием у потомков одного из возможных состояний *каждого признака*) мы предлагаем принимать как *нормальное развитие группы* особей данного вида (т.е. наиболее часто встречающийся характер развития). Из норм строения по каждому признаку в отдельности и составляется диагноз вида, который используется в систематике и филогенетических построениях. Аномалии (отклонения от нормы по каждому из признаков), проявляющиеся при нормальном развитии группы у части ее членов, были нами названы “фоновой изменчивостью”

(Коваленко, 2000; рис. 3б) – что означает эффект нормы признаков на фоне некоторого диапазона изменчивости. Частота каждого из вариантов фоновой изменчивости много ниже частоты нормы, но их частоты тоже не равны (рис. 2а) – одни варианты встречаются в несколько раз чаще, чем другие. Как оказалось, спектры изменчивости крестца разных видов при нормальном развитии группы различаются не только положением нормы строения и положением запретов в общем для отряда *Sp*, но и соотношением частот встречаемости вариантов из фоновой изменчивости (Коваленко, 2000). Соответственно, от объема исследованной выборки зависит, какова вероятность зарегистрировать тот или иной вариант изменчивости (чем ниже вероятность его встречаемости у данного вида, тем больший объем выборки нужно взять для анализа).

2. Развитие группы с эффектом потери нормы ряда признаков (или эффект массовых аномалий)

Во втором случае в результате одновременного развития группы потомков, полученных от внешне нормальных производителей и развивавшихся в одинаковых условиях, наблюдается исчезновение эффекта нормы по отдельным признакам (обычно

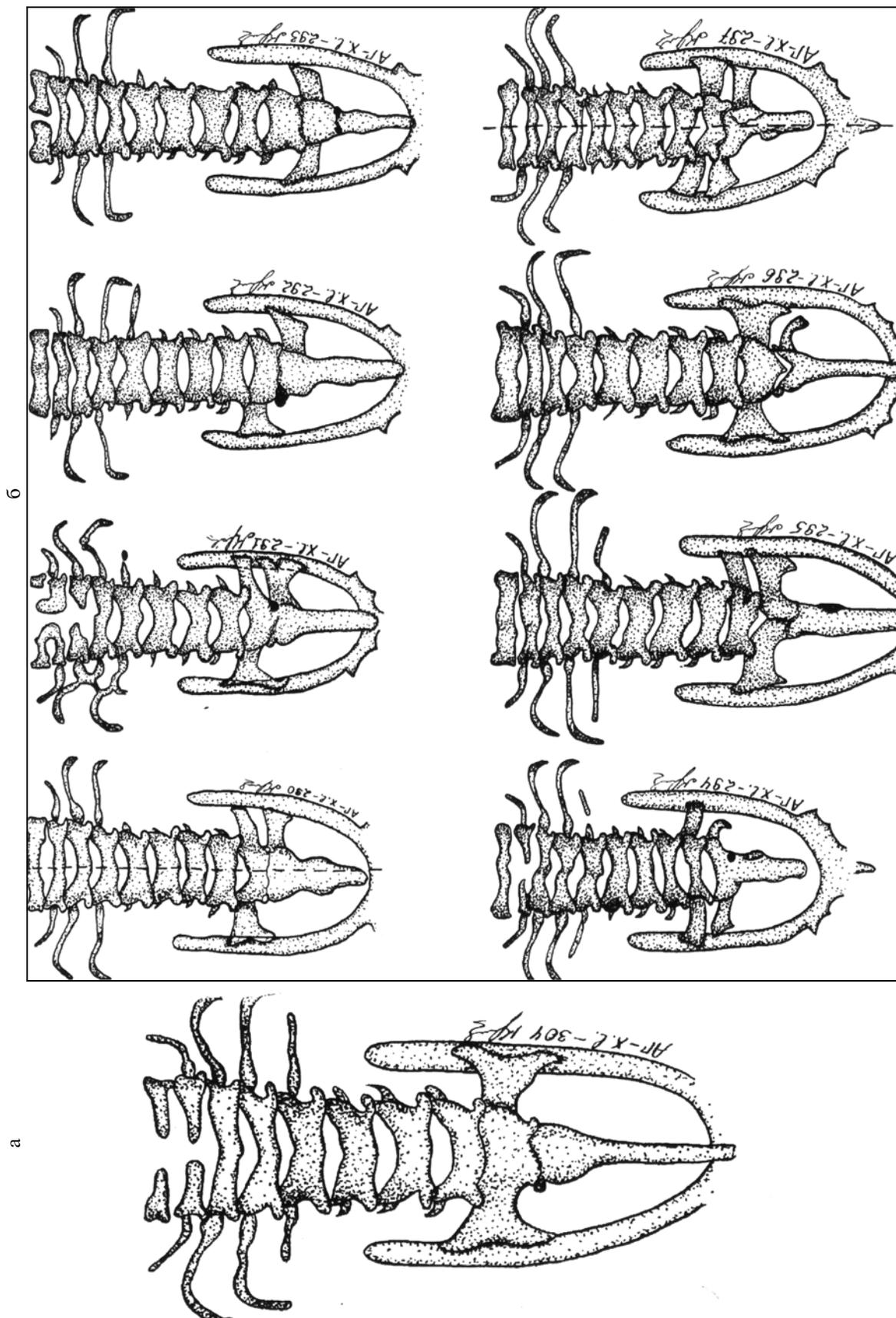


Рис. 3. Строение осевого скелета у постметаморфозных особей *X. laevis*.

а – норма строения крестца; б – некоторые варианты индивидуальной изменчивости.

сразу по нескольким, коррелятивно изменяющимся в ходе развития). Прежняя норма этих признаков (характерная для вида) перестает быть доминирующим вариантом. Она встречается не чаще, чем другие возможные варианты, реже или вовсе не воспроизводится. Частота нормы падает и, одновременно, возрастает частота вариантов из фоновой изменчивости — варианты, ранее бывшие редкими, становятся настолько более частыми, что их легко зарегистрировать даже в небольшой выборке (см. подробнее, Коваленко, Кружкова, 2001).

Если норма у данного вида ранее исследовалась при эффекте нормы признаков, да еще и с помощью маленьких выборок, не позволяющих зарегистрировать низкочастотные комбинации, то резко повышение частот встречаемости последних создает впечатление, что они возникли ниоткуда (во всяком случае, якобы не из фоновой изменчивости). Возможно, именно такие случаи служат основанием для сальтационистских взглядов на механизмы эволюции.

Явление массовых аномалий в потомстве от внешне нормальных производителей обычно определяется, как “внезапное” и заставляет наблюдателей искать его внешнюю причину, которую чаще всего видят или в нарушении условий развития, или в том, что производители являлись скрытыми носителями порока генетической информации (см. обзоры Dubois, 1979, Коваленко, 2000). Но наши данные по анализу этого явления заставляют иначе взглянуть на этот вопрос.

Прежде всего, важно, что при явлении массовых аномалий никакой другой вариант (комбинация признаков) не замещает бывшую норму по частоте встречаемости, не достигает ее бывшей частоты (см. подробнее Коваленко, 2000; Коваленко, Кружкова, 2001). Мы предполагаем, что первопричиной этого является именно падение “эффекта нормы” (падение вероятности ее воспроизведения), вслед за которым немедленно возрастают частотные возможности сразу нескольких вариантов изменчивости. При анализе диапазона изменчивости такой группы иногда становится невозможным применить понятие *норма* ни к одному из встреченных вариантов строения.

Эффект “падения нормы” можно получить искусственно, намеренно создавая экстремальные (по отдельным параметрам) условия развития группы. Например, при создании высокой плотности личинок (Коваленко, Данилевская, 1991; Коваленко, 1996а), при температурном шоке на ранних стадиях их развития, а также путем создания экстремальных значений многих других внешних факторов (см. Fowler, 1970; Коваленко, 1992). Мы предполагаем, что такой эффект может возникать и спонтанно в диапазоне “оптимальных условий” развития, о чем косвенно говорят данные анализа собственного и литературного материала по массовым аномалиям

конечностей *Anura* (см. Коваленко, 2000). Такое соотношение между нормой и изменчивостью (аномалиями) в потомстве от одной пары производителей мы предлагаем называть “эффектом падения нормы признаков”. Это название подчеркивает, что дело не в возникновении аномалий (повышении их частоты), а именно в том, что прежняя норма может резко терять вероятность своего воспроизведения; все остальное (возрастание вероятности фоновых аномалий) — лишь следствия этого события.

Итак, в результате разведения ряда видов бесхвостых амфибий в лаборатории, в их числе и гладкой шпорцевой лягушки, мы получили два варианта развития последнего вида:

1) развитие с эффектом нормы строения диагностических признаков посткраниального скелета, в том числе парных конечностей и их поясов (серии НК — нормальные конечности);

2) развитие с эффектом массовых аномалий парных конечностей и их поясов (серии АК — синдром аномалий конечностей); в этом варианте развития на фоне массовых аномалий конечностей отмечена смена нормы строения крестца и изменение спектра его изменчивости.

Фактические данные по соотношению нормы и изменчивости посткраниального скелета у бесхвостых амфибий при развитии с эффектом нормы признаков

Правило изменчивости крестца при развитии с “эффектом нормы признаков”

Анализ проявления нормы и индивидуальной изменчивости крестца у разных видов *Anura* в условиях “эффекта нормы признаков” показал следующие закономерности (Коваленко, 2000).

1. Норма строения крестца ярко выражена у всех исследованных видов. У одних видов она имеет очень высокую вероятность — до 97% (например, у *Rana temporaria*; Коваленко, 1996а), а у других норма менее устойчива — от 75% (например, у *Xenopus laevis*, Коваленко, 2003а; рис. 3а). Оставшиеся 3–25% приходятся на долю всех остальных вариантов, диапазон которых специфичен для вида.

2. Специфика внутривидовой изменчивости выражается в следующем:

— вид имеет определенные ограничения на диапазон изменчивости из числа возможного для отряда в целом; во всяком случае, пока не найден ни один вид, способный реализовать в индивидуальной изменчивости все возможности отряда;

— диапазон потенциальных возможностей вида (число возможных вариантов индивидуальной изменчивости) не связан прямой корреляцией с устойчивостью нормы; например, не наблюдается связи — чем больше доля особей, отклоняющихся от

нормы, тем больше вариантов изменчивости допустимо для вида; или наоборот;

– для вида характерно определенное соотношение между частотами вариантов из его индивидуальной изменчивости, которое сохраняется до тех пор, пока эффект нормы признаков воспроизводится в его потомстве (= *правило спектра изменчивости*);

– правило спектра изменчивости проявляется в частности в том, что по мере увеличении объема исследованной выборки определенного вида, спектр изменчивости заполняется согласно правилу, характерному для этого вида (первыми проявляются высокочастотные варианты, далее – согласно убыванию вероятности воспроизведения вариантов).

В результате выявляется связь между устойчивостью нормы (ее частотой) и правилом спектра изменчивости (Коваленко, 2000). Иными словами, для того, чтобы установить минимальный объем выборки, необходимый для анализа именно свойств изменчивости, нужно учитывать правило изменчивости конкретного вида. То есть, для биологических объектов не может существовать выборки универсального объема (одинаковой для всех видов и всех структур), с помощью которой можно было бы анализировать закономерности проявления изменчивости у самых разных видов. Понятие “репрезентативная выборка”, с успехом применяющееся в биологии, годится только для установления варианта нормы строения (нормы функционирования и пр.) в том случае, если эта норма ярко выражена и не более того. Так, при ревизии вариантов строения крестца в семействе жаб (*Bufo*idae), мы столкнулись с описанием видов, у которых индивидуальная изменчивость так высока, что установить норму строения у этих видов пока не удалось, т.к. исследованные выборки были слишком малы (Коваленко, Данилов, 2006).

Приведенные данные в свое время поразили мое воображение – если изменчивость ограничена и закономерна настолько, что можно выделить правило ее проявления для вида (имеются даже определенные частотные соотношения между известными вариантами), то откуда тогда берутся новые варианты норм в эволюции, если их источником является изменчивость?

Возможный вариант ответа на этот вопрос дают наши данные по сравнительному анализу “поведения” нормы и изменчивости в условиях “эффекта нормы” и в условиях “массовых аномалий”.

Дальнейшее изложение фактических данных базируется на данных о норме и изменчивости посткраниального скелета у лабораторной гладкой шпорцевой лягушки.

Правило изменчивости крестца в сериях НК шпорцевой лягушки

Напомним, что серии НК (нормальные конечности) – пример развития группы особей с “эффектом нормы” основных признаков (в том числе, парных конечностей и их поясов). То есть общий характер органогенеза типичен для данного вида. В этих сериях отмечено (как будет показано далее) не только ярко выраженное нормальное строение крестца (рис. 3а), но и определенное правило его изменчивости; и оно одинаково для всех таких серий.

Это правило хорошо прорисовывается в суммарном спектре изменчивости крестца всех серий НК *X. laevis* (рис. 2а). Видно, что кроме нормы (620 экз. из 680-ти исследованных) в спектре заполнены еще 16 ячеек, представляющие варианты индивидуальной изменчивости и показывающие их частоты. То есть, несмотря на довольно высокую изменчивость по показателю “доля аномальных особей” (9%), потенциальные возможности (Sp) этого вида много меньше, чем таковые отряда (Sp X.l. = 23 вариантов, Sp Anura = 46 вариантов). Интересно, что потенциальная изменчивость этого вида существенно меньше, чем возможности других видов. Например, Sp R.t. (*Rana temporaria*) = 40 вариантов из тех же 46-ти возможных (Коваленко, 1996а, 2000). При этом показатель “доля аномальных особей” у травяной лягушки существенно ниже, чем у шпорцевой лягушки (3–4%).

Спектр потенциальных возможностей шпорцевой лягушки легко вычислить, так как хорошо выражены ограничения на заполнение целых строк или крупных блоков ячеек в правой и левой частях спектра (рис. 2а). Эти комбинации выводятся за рамки потенциальных возможностей изменчивости данного вида. “Пустые” ячейки, особенно во всей строке или во всем столбце, рассматриваются как запреты на комбинации (или как варианты с очень низкой вероятностью воспроизведения). Другие строки спектра заполнены в разной степени: одни полностью, другие частично. Не полностью заполненные строки или столбцы (ячейки закрашены, но в них не проставлены частоты) включаются в спектр потенциальной изменчивости вида. Предполагается, что эти варианты могут проявиться при увеличении выборки (это потенциальные возможности вида). Итак, пустые ячейки – запреты (ограничения), ячейки с цифрами – реально встреченные варианты, все закрашенные ячейки – потенциальные возможности вида.

Прежде всего, следует установить правило спектра изменчивости данного вида – правило заполнения спектра его потенциальной изменчивости реальными вариантами. Спектр показывает (рис. 2а), что его правая часть заполнена более полно, чем левая. Частоты встречаемости многих вариантов правой части существенно выше, чем вариантов левой части. Иными словами, спектр резко асимметричен

вправо. Для основной цели статьи этого определения достаточно, но можно эту информацию немного развернуть, чтобы показать, что это значит.

У этого вида ярко выражена тенденция к смещению крестца назад от обычного IX позвонка (тенденция к заполнению правой части спектра). При этом хорошо выражены запреты на подвижное сочленение каудальных элементов осевого скелета (две нижние строки правой части спектра совсем не заполнены). Варианты смещения крестца вперед (на VIII-ой позвонки и более передние позвонки) — редки (левая часть спектра). При этом хорошо выражены запреты на подвижное сочленение с уростилем (2 незаполненные строки левой части спектра). Более подробный анализ спектра дает и другую информацию (см. Коваленко, 2003а).

Итак, спектр реальной изменчивости крестца у этого вида в норме (серии НК) асимметричен вправо (рис. 2а). И что особенно важно — это правило сохраняется для всех исследованных серий НК (всего 10 серий; таблица). Исключение составляет всего один случай — серия № I-II-92 (рис. 2д), который показывает симметричный спектр изменчивости крестца. Интерпретация этого факта будет дана дальше. Более того, изменчивость крестца и у *других исследованных видов* при развитии группы с эффектом нормы признаков показывала стабильность правила спектра (Коваленко, 2000) — для потомства от разных производителей в лаборатории, для выборок из разных природных популяций, для разных возрастных групп.

По этим данным напрашивался вывод об ограниченности и даже постоянстве изменчивости в условиях нормального (самого распространенного) для вида хода развития. Но этот вывод противоречил одному из важнейших положений дарвинизма (и его более поздним производным) — о неограниченной и незакономерной изменчивости. Кроме того, возникал целый ряд вопросов, на которые теоретически ответить однозначно было нельзя. Как меняется норма, если изменчивость ограничена? Как при смене нормы ведет себя правило изменчивости? Что раньше меняется — норма или правило изменчивости? Но получение эмпирических данных для анализа этих вопросов казалось невозможным. Как зафиксировать момент перехода от одной нормы к другой? Да еще предусмотреть получение материала по фоновой изменчивости в этот момент? Ведь мы не можем прямо наблюдать процесс эволюции. А палеонтологическая летопись не может предоставить данные такой точности (в ней фиксируется в основном норма строения на данный момент времени). Данные для анализа поступили со стороны явления массовых аномалий (явление МА).

Фактические данные по соотношению нормы и изменчивости посткраниального скелета у бесхвостых амфибий при развитии группы с эффектом массовых аномалий

Правило изменчивости крестца в условиях массовых аномалий (абберрантного развития конечностей)

Само явление МА известно давно (и в природных популяциях, и как результат экспериментов), но долгое время оно интересовало ученых только в отношении его причин, в частности, его наследственной природы (см. Коваленко, 2000а). Мы, столкнувшись с таким явлением в лаборатории (без применения специальных воздействий), сосредоточили свое внимание на его следствиях.

Явление массовых аномалий конечностей у шпорцевой лягушки (синдром АК — аномалии конечностей) было зарегистрировано в потомстве от внешне нормальных производителей и проявлялось следующим образом. Либо в нарушении строения только передних конечностей и их пояса (особи АПК-N — аномалии передних конечностей и/или их пояса, при нормальном строении задних), либо в нарушении строения и передних, и задних конечностей (особи АПК-АЗК). Обозначим особей с внешне нормальным строением всех конечностей и их поясов, как особей N-N.

Все исследованные серии были разделены по степени проявления синдрома АК, и для каждой из них был проведен анализ нормы крестца и правила его изменчивости.

1. Серии НК (нормальное строение конечностей) — группы, в которых встречаются только особи N-N (рис. 4а). В группе ярко выражена норма строения крестца, типичная для вида, а также правило изменчивости крестца, описанное выше. Спектр изменчивости их крестца всегда резко асимметричен вправо (рис. 2а).

2. Серии АПК (1-ая стадия проявления синдрома) — группы, в которых значительная часть особей демонстрирует нарушения строения только передних конечностей и их пояса (особи АПК-N; рис. 4б—д), но часть потомков могут быть внешне нормальными (особи N-N; рис. 4а). В таких сериях у всех особей сохраняется норма строения задних конечностей и таза, хорошо выражена норма строения крестца (типичная для вида), но правило изменчивости крестца этих серий меняется (рис. 2б). Диапазон изменчивости крестца сокращается (за счет вариантов правой части спектра) и спектр становится более симметричным.

3. Серии АПК + АПЗК (2-ая стадия синдрома) — группы, в которых большая часть аномальных представлена особями АПК-N (рис. 4б—д), часть — особями АПК-АЗК (рис. 4е) и небольшая часть особей внешне нормальными потомками — особями N-N. В этих сериях норма строения таза и задних конечностей все еще соответствует типичному для вида

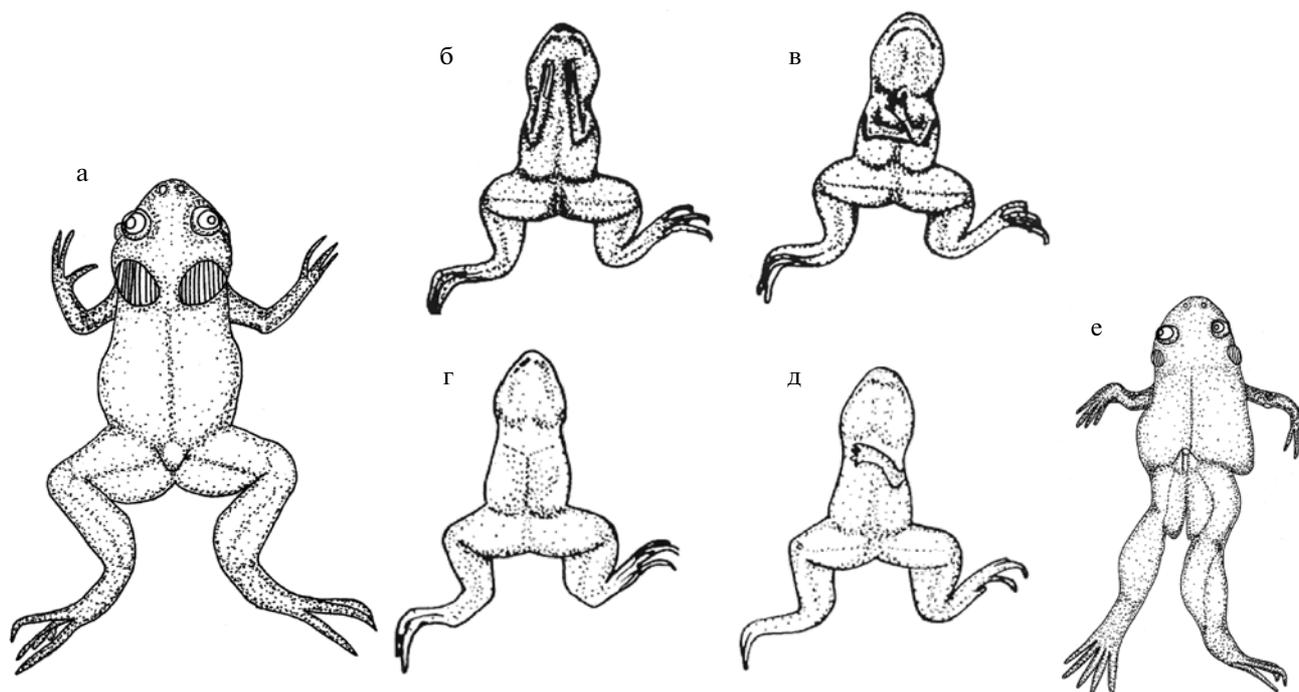


Рис. 4. Внешний вид постметаморфозных особей *X. laevis* из разных серий. а – особь N-N; б–д – особи АПК-N; е – особь АПК-АЗК.

строению; особи с редукцией таза и аномалиями задних конечностей еще редки. Типичная для вида норма крестца (рис. 3а) еще выражена, хотя частота ее немного падает. А вот правило изменчивости уже существенно отличается от того, которое наблюдается в сериях НК (рис. 2в). Спектр этих серий становится явно асимметричным влево (т.е. большую вероятность имеют варианты со смещением крестца вперед).

4. Серии АПЗК (максимальная стадия проявления синдрома) – группы, в которых все особи имеют нарушения в строении передних и задних конечностей (и/или их поясов). Преобладают особи АПК-АЗК (рис. 4е), в части серий встречаются только единичные особи АПК-N (рис. 4б–д), а особи с нормальным строением конечностей (N-N; рис. 4а) не встречаются вовсе. То есть в этих сериях исчезает бывшая норма строения, как передних, так и задних конечностей и их поясов (см. подробнее Коваленко, Кружкова, 2000). Кроме того, изменяется норма строения крестца – преобладающим вариантом становится редуцированный крестец (рис. 5г) – крестцовые отростки отсутствуют (обычно с двух сторон тела, редко – с одной стороны). Варианты двухстороннего крестца становятся вариантами индивидуальной изменчивости. Всего исследовано 128 экз., и только 43 из них имели двухсторонний крестец. Правило спектра двухстороннего крестца этих серий (рис. 2г) меняется на прямо противоположное по сравнению с таковым в сериях

НК (рис. 2а) – спектр этих серий становится резко асимметричным влево.

Из этой классификации серий выпадает потомство одной пары производителей (внешне нормальных производителей) – серия № I-II-92. Все потомки этой пары (от данного спаривания) тоже демонстрировали внешне нормальное строение конечностей и их поясов (все они особи N-N; рис. 4а), т.е. формально относятся к сериям НК. Однако ряд особенностей приближает эту группу к сериям АК. Во-первых, в той группе отмечены сразу 3 особи (3.3%), у которых крестец редуцирован: у двоих есть только один крестцовый отросток (рис. 5в), у одной – отсутствуют оба (рис. 5б). Такое строение крестца ранее отмечалось нами только в связи с нарушением строения задних конечностей и таза: 1) в составе синдрома АК – в качестве правила строения (рис. 5г); 2) при развитии группы с эффектом нормы признаков – как исключительно редкое явление – менее 0.01% (Kovalenko, Danilevskaya, 1994). Во-вторых, правило спектра изменчивости крестца этой группы заметно отличается от такового для всех остальных серий НК (сравнить рис. 2а и 2д), но сходно с правилом, характерным для первых стадий синдрома АК (сравнить рис. 2б, в и 2д), – спектр симметричен.

Эти факты наталкивали на заключение, что правило изменчивости может меняться еще до того, как изменилась норма строения. Теоретически, скорее можно было ожидать другое – сначала должна меняться норма, и только вслед за ней должен

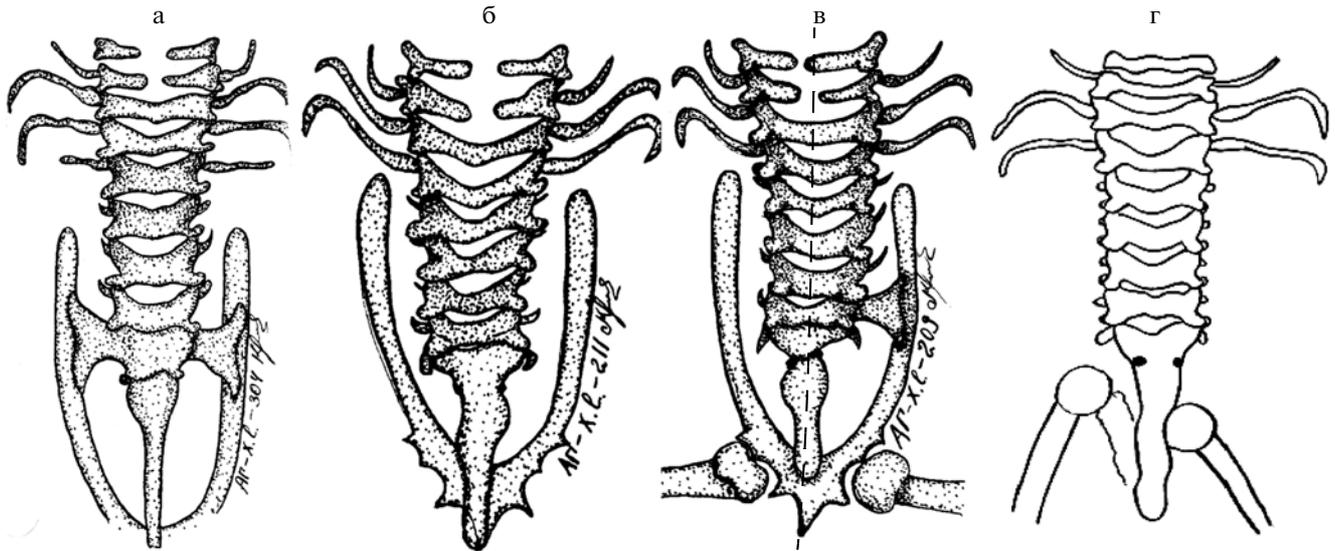


Рис. 5. Варианты строения крестцового отдела у постметаморфозных особей *X. laevis*.

а – из серий НК; б – из серии I-II-92; в – из серий с максимальной стадией проявления синдрома АК.

меняться характер изменчивости (если он вообще может меняться). Поэтому нами был проведен специальный анализ – анализ характера изменчивости крестца у особей N-N из разных типов серий (НК, АПК, АПК + АЗК; в сериях АПЗК – таких особей нет). Напомним, что N-N – это особи, у которых и передние, и задние конечности (а также их пояса) внешне развиты нормально. Результаты этого сравнения показали, что правило изменчивости крестца особей N-N из разных типов серий закономерно меняется – в зависимости от того, из каких серий они происходят. Чем больше сама группа отклоняется от нормального развития, тем больше спектр изменчивости ее внешне нормальных представителей отклоняется от типичного для ее вида. Спектр изменчивости группы сначала становится симметричным (для серий АПК; рис. 2е), а затем – явно асимметричным вправо (для серий АПК + АПЗК; рис. 2в). То есть группы внешне одинаково нормальных особей из разных серий показывают разные тенденции изменчивости крестца в зависимости от степени проявления синдрома в серии, к которой они принадлежат.

Обратим внимание, что факт связи между строением крестца и строением задних конечностей (и таза) не вызывает удивления. Ведь развитие этих структур происходит в непосредственной близости друг от друга (в последнем туловищном сегменте). Связь между нормой строения крестца и характером его изменчивости тоже можно было предполагать, хотя это и противоречит предполагаемому фундаментальному свойству изменчивости в рамках дарвинизма (неограниченность и неопределенность). Но корреляция между характером изменчи-

вости крестца и строением передних конечностей (в сериях АПК и АПК + АЗК) не может не удивлять.

Реально норма строения конечностей и их поясов, а вслед за ними и норма крестца меняется, казалось бы, резко (даже скачкообразно), но этому предшествует более постепенное изменение правила изменчивости крестца. Очевидно, что изменению нормы строения конечностей и их поясов предшествует изменение общего хода онтогенеза. Возникает предположение, что изменчивость крестца прежде его нормы (и даже прежде нормы конечностей) реагирует на изменение общего хода онтогенеза – правило изменчивости меняется до того, как изменится их норма (см. подробнее Коваленко, 2007). Это принципиально новые факты о свойствах изменчивости. И они позволяют предположить, что изменчивость может служить весьма тонким индикатором изменения способа онтогенеза, что, в свою очередь, является первым шагом к изменению нормы в эволюции (т.е. к видообразованию).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя полученные данные можно сделать следующие заключения:

1. Норма строения (важнейшая характеристика видов, и более высоких таксонов) представляет собой наиболее вероятный, но не единственный из возможных результатов *нормального развития группы*. Ее высокая частота при ограниченной плодовитости не позволяет реализоваться всем потенциальным возможностям одновременно и маскирует от наблюдателя весь возможный диапазон потенциальной изменчивости. Поэтому ставшие в биологии

традиционными “репрезентативные выборки” могут служить только для анализа устойчивости нормы (у данного вида, только в данный момент и только в данном месте).

2. Как индивидуальная, так и межвидовая изменчивость закономерны и ограничены – они подчиняются определенному правилу (*правилу спектра изменчивости* межвидовой или индивидуальной). Поэтому для выявления полного диапазона индивидуальной изменчивости (данной структуры и у данного вида) и анализа его закономерностей необходимо использовать специальные методы сбора материала (условия составления выборок для анализа), которые учитывают *правило спектра изменчивости*.

3. Норма строения может сменяться скачкообразно (или даже *должна* меняться именно так). Это означает, что норма консервативна и продолжает воспроизводиться какое-то время уже после того, как параметры онтогенеза изменились. Иными словами, развитие с эффектом нормы признаков еще не является гарантией стабильности вида (например, в данной популяции и в данное время).

4. Смене нормы (в данном случае крестца) предшествует изменение правила его изменчивости. Правило изменчивости более тонко реагирует на изменение общего характера онтогенеза, чем норма строения. Потомство внешне нормальных для вида производителей может постепенно менять правило изменчивости, а *вслед за этим* резко менять норму строения.

5. Массовые аномалии могут служить одним из модельных объектов для анализа возможных отношений между нормой и изменчивостью в эволюции.

Суммируя эти положения, вытекающие из фактических данных, можно *предположить*, что эволюция есть скачкообразная смена норм строения, которой предшествует постепенное изменение хода онтогенеза и постепенное изменение правила изменчивости. В то время как в дарвинизме (и его производных) постулируется очень постепенная смена норм и постоянно неограниченная изменчивость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ²

- Детлаф Т.А., Руднева Т.Б., Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* // Объекты биологии развития. М.: Наука. 1975. С. 392–440.
- Дарвин Ч., Происхождение видов // Собр. соч. Т. 1. М.: Изд. Ю. Лепковского, 1907. С. 65–431.
- Воронцов Н.Н., Развитие эволюционных идей в биологии. М.: КМК, 2004. 432 с.
- В тени дарвинизма, Альтернативные теории эволюции в XX веке. Сб. научн. трудов. СПб.: Fineday press, 2005. 248 с.
- История биологии, с древнейших времен до начала XX века / Под ред. С.Р. Микулинского. М.: Наука, 1972. 563 с.
- Коваленко Е.Е., Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий // СПб. 1992. С. 1–142.
- Коваленко Е.Е., Анализ изменчивости крестца Anura. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 1. С. 52–66.
- Коваленко Е.Е., Анализ изменчивости крестца Anura. 2. Изменчивости крестца у представителей рода Rana // Зоол. журн. 1996а. Т. 75. Вып. 2. С. 222–236.
- Коваленко Е.Е., Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий. Автореф. дис. на степень докт. биол. наук. СПб.: ЗАО “Познание”. 2000. 117 с.
- Коваленко Е.Е., Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журн. Общей биол. 2000а. Т. 61. № 4. С. 412–427.
- Коваленко Е.Е., Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. С. 66–87 / Под ред. Э.И. Колчинского, И.Ю. Попова. СПб, 2003. 218 с.
- Коваленко Е.Е., Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae) при нормальном морфогенезе конечностей // Зоол. журн. 2003а. Т. 82. № 10. С. 1222–1238.
- Коваленко Е.Е., Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Amphibia, Anura) при аберрантном морфогенезе конечностей // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 1. С. 66–80.
- Коваленко Е.Е., Данилевская С.Э., Экспериментальное получение аномалий позвоночника у бесхвостых амфибий. 1. Развитие личинок. 2. Аномалии позвоночника // Вестн. Ленингр. ун-та. 1991. Вып. 2. № 1. С. 11–23.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г., Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 1. Фактическое разнообразие крестца у буфонид // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 4. С. 500–516.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г., Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 2. Анализ разнообразия методом спектров // Зоол. журн. 2006 а. Т. 85. № 6. С. 725–740.
- Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И., Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). 1. Феномен массовых аномалий // Вестн. СПб ун-та. 2000. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 3–21.
- Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И., Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). 3. Характеристика спектра изменчивости // Вестн. СПб ун-та. 2001. Сер. 3. Вып. 3. № 3. С. 3–17.
- Коваленко Е.Е., Попов И.Ю., Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 1. С. 70–83.

² В статье сделаны ссылки в основном на работы самого автора и его соавторов, что продиктовано стремлением дать как можно больше фактических данных в ограниченном объеме. Но в приведенных источниках содержится более подробная информация и о данных автора, и о других источниках информации, на которые автор опирался.

- Ламарк Ж.Б., Избранные произведения. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 1.
- Назаров В.И., Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: Ком Книга, 2005. 520 с.
- “Объекты биологии развития”, М.: Наука, 1975.
- Татаринов Л.П., Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 250 с.
- Чайковский Ю.В., Эволюция. Вып. 22. “Ценологические исследования”. М.: Центр системных исследований – ИИЕТ РАН, 2003. 472 с.
- Шишкин М.А., Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Dubois A., Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana “esculenta”* complex (Amphibia, Anura) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. B. 1979. 55. H.1. S. 59–87.
- Fowler L.F., Control of vertebral members in teleosts – an embryological problem // Quart. Rev. Biol. 1970. Vol 45. P. 148–176.
- Gould S.J., Eldredge N., 1993. Punctuated equilibria comes of age // Nature. Vol. 366. P. 223–227.
- Kovalenko E.E. and Danilevskaya S.E., On unique forms of anomalous sacral structure in tailless amphibians // Rus. J. Herpetol. 1994. Vol. 1. № 1. P. 30–36.
- Wassersug R.J., A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates // Stain. Techn. 1976. V. 51. P. 131–134.

Properties of Norm and Variability

E. E. Kovalenko

Faculty of Soil Biology, St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia
e-mail: kovalenko_j@mail.ru

Abstract—Data of the authors from many years on the two ways of development of a group of offspring of tailless amphibians—development with the effect of the norm of characteristics and development with the effect of mass anomalies of a number of characteristics—are summarized. Mass anomalies of limbs in the African clawed frog *Xenopus laevis* were obtained in laboratory (without using any special influences). They represent a syndrome when the structure of limbs and their girdles, as well as the sacral part of the spine, change correlatively. The syndrome has several stages of manifestation (according to the degree of intensification of deviations from the norm). The maximum manifestation of the syndrome produces a change in the norm of the structure of the sacral part. It was shown that change in the rule of its variability precedes change in the norm of the structure of the sacrum. Not having an opportunity of observing the process of evolution directly (change in norms on the large scale of time), we have to use any data (even indirect), which can give us information on how the change in the norm takes place and what happens to the variability.