

Теория корреляционной системы как основа эпигенетической теории эволюции

А.А.Поздняков

Александр Александрович Поздняков. Институт систематики и экологии животных СО РАН.
Ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 13 августа 2019

Значение и перспективы исследования *корреляционной системы* очень хорошо понимали ранее: «подобные исследования особенно интересны. Во-первых, они дают возможность реально перестраивать корреляционную систему и таким образом вмешиваться в самый процесс создания и перестройки корреляций. Во-вторых, они могут дать решающие данные в пользу того или иного представления о соподчинении частей развивающегося организма. Подобные исследования – новый путь, позволяющий устанавливать закономерности развития отдельных частей развивающегося организма» (Камшилов 1941, с. 110). К сожалению, в середине и во второй половине XX века такие исследования не получили активного развития.

Однако с конца XX века публикуются многочисленные исследования, особенно за рубежом, посвящённые модульности организации и морфологической интеграции, в основе которых лежит изучение корреляций. В нашей стране такие исследования ещё не приобрели массовый характер, хотя по сравнению с молекулярными исследованиями они требуют гораздо меньше средств. Получаемые на этой основе результаты разнообразны, и их можно использовать для познания не только организации особей и их функционирования, но и для изучения эволюции онтогенеза, а также организации и эволюции надорганизменных объектов (видов и надвидовых таксонов). Таким образом, исследование модульности и морфологической интеграции входит в предметную сферу эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ).

Основные понятия теории корреляционной системы

Основу любой теории составляет понятийный (терминологический) аппарат. Но в строгом логическом смысле дать определение базовым естественнонаучным понятиям очень сложно, поскольку естественные явления, с которыми соотносятся такие понятия, находятся между собой в сложных взаимоотношениях и взаимозависимостях, а не в родовидовом отношении, как это требуется логикой. Таким образом, описываемые ниже понятия, скорее, не определяются, а поясняются, т.е. указывается значение терминов и сфера их приложимости.

Объектом различных исследований (морфологических, анатомических, эмбриологических, таксономических, эволюционных) в первую очередь является *особь, индивид*. Обусловлено это тем, что человек, обладающий определёнными органами чувств, в состоянии наиболее полно воспринимать объекты, сходные с ним по размерам и иным близким характеристикам. Предметом же исследования будут различные аспекты особи. Соответственно, в рамках определённого аспекта особь может быть представлена некой *моделью* или *концепцией*. Например, различают *предикативный* (атрибутивный) и *конструктивный* (архитектонический, организационный) способы описания (Шаталкин 2012).

В случае предикативного способа особь описывается на основании *свойств* – особенностей, как-то выделенных и поименованных исследователем. Причём выделение этих свойств производится при сравнении чем-то различающихся особей, соответственно, внимание привлекают такие свойства, которыми взятые особи *различаются*. Выделенное таким образом свойство обозначается термином *признак*. В контексте этого способа описание представляет собой перечень признаков различной степени полноты и подробности.

В случае конструктивного способа даётся описание строения особи в целом. Поскольку *целое* соотносится с частями, то конструктивное описание представляет собой описание *частей* (анатомических структур, меронов) и их соотношений между собой. Каждая из таких частей обладает одной или несколькими *функциями*, поэтому анатомическая структура, трактуемая как наделённая определённой функцией, называется *органом*. Собственно говоря, связи органов формируются именно в процессе их функционального взаимодействия. Таким образом, конструктивное описание как описание органов и их соотношений между собой будет называться *организационным* описанием, а строение особи в этом аспекте – её *организацией*. Тогда термином *организм* обозначается особь, рассматриваемая в организационном аспекте, т.е. особь представляется как система функционально взаимодействующих органов.

Итак, ядром теории корреляционной системы является *организационное* описание особи. Анатомические структуры (мероны), особенно построенные из твёрдых тканей (кость, дентин, хитин), могут быть описаны в отношении их формы и размеров. Также могут быть использованы и другие характеристики: масса, консистенция и т.д. Описание должно быть представлено в виде, пригодном для статистического анализа, т.е. все характеристики должны быть представляемы в математической форме. Таким образом, различные параметры, характеризующие анатомические структуры, могут быть получены либо путём прямого измерения, либо путём балльных оценок. Однако не все параметры могут быть представлены в количественном виде. Так, многие дис-

кретные параметры представляют в символическом виде, но и в этом случае крайне желательна их количественная оценка.

Полученную таким способом совокупность параметров различных анатомических структур анализируют на наличие связи. В математическом смысле различают *функциональную связь*, когда одному значению аргумента соответствует одно определённое значение функции, и *корреляционную*, когда одному значению аргумента соответствует некое множество значений функции, связи. Поскольку организмы изменчивы в той или иной степени в своих частях, то функциональная связь между анатомическими структурами встречается очень редко – в случаях, когда изменчивость таких структур практически не выражена. В подавляющем большинстве случаев связь между анатомическими структурами является корреляционной.

Принцип корреляции органов

Идею корреляции частей впервые высказал Аристотель (1937, 1940), который трактовал принцип корреляции как следствие из принципа экономии, т.е. «природа не делает ничего лишнего».

Соотношения между органами, согласно Э.Жоффруа Сент-Илеру, регулируются *принципом уравнивания органов*, который является причиной разнообразия форм, причём этот принцип касается не только массы или размера органов, но и других их характеристик: «если вы видите у некоторых животных очень длинные ноги, мощное тело, обладающее какими-либо аксессуарами, или причудливо украшенную голову, одним словом, необычность формы, в чём бы она ни выражалась и какова бы ни была её природа, будьте уверены в том, что все эти преимущества приобретены за счёт ущерба, понесённого другими органами» (Жоффруа Сент-Илер 1970, с. 347).

Аналогичная идея примерно в то же самое время была высказана также И.В.Гёте (1957, с. 158): «ни к одной части не может быть ничего прибавлено без того, чтобы у другой, напротив, не было что-либо отнято, и наоборот».

Представление о соотношении органов Ж.Кювье дополнил идеей их функционального взаимодействия и идеей целостности организма. Собственно, в отличие от морфологии, анатомия трактовалась им как исследование различий органов, обусловленных различием их функций (Cuvier 1800, р. 35). В этом контексте все органы коррелируют друг с другом: «всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют, путём взаимного влияния, одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие» (Кювье 1937, с. 130).

Основываясь на аристотелевских представлениях о первичности функций, Ж.Кювье выстроил их иерархию с точки зрения их общности (Cuvier 1800). Главные функции – возникновение путём размножения, рост посредством питания, уничтожение путём смерти – свойственны всем органическим телам. Другие функции свойственны лишь отдельным группам организмов. Например, животным свойственны функции *ощущения* и *движения*, которые выполняют органы чувств и опорно-двигательная система. Регуляцию их деятельности осуществляет нервная система. Эти животные функции определяют характер функций и строение органов следующего уровня иерархии. Так, для осуществления животных функций необходима функция пищеварения, представленная соответствующими органами: органами для разделения пищи, желудком для её накопления, соками для её расщепления. Растения, не имеющие животных функций, соответственно, нервной и опорно-двигательной систем, не нуждаются и в пищеварительной системе. Также для осуществления животных функций нужна кровеносная система, переносящая питательный раствор ко всем органам. С кровеносной системой непосредственно связана и дыхательная, так как кровеносная система у многих животных переносит не только питательные вещества, но и кислород. Эти функции – пищеварения, кровообращения и дыхания, а также некоторые другие: выделения, потоотделения – составляют иерархический уровень витальных функций (Rus-sel 1916).

В соответствии с иерархией функций следует выстраивать и иерархию систем органов. По представлению Ж.Кювье, основными системами органов животных являются нервная, опорно-двигательная, пищеварительная, кровеносная и дыхательная. Если брать каждый орган в отдельности, то его изменчивость в пределах животного царства очень велика. Однако в природе наблюдаются не любые возможные комбинации органов, что объясняется необходимостью взаимодействия разных органов для достижения одной цели. Например, «если кишечник животного устроен так, что он может переваривать только мясо, притом мясо свежее, то и его челюсти должны быть построены так, чтобы проглатывать добычу, его когти, чтобы её схватывать и разрывать; его зубы – чтобы разрезать и разделять; вся система его органов движения, – чтобы замечать её издали; нужно также, чтобы природа наделила его мозг необходимым инстинктом, чтобы уметь прятаться и строить ловушки своим жертвам» (Кювье 1937, с. 130). Отсюда Ж.Кювье выводил представление о гармонии между органами как необходимом условии существования животного (Канаев 1976, с. 71), причём гармония органов является результатом взаимозависимости функций и, в конечном счёте, функционального единства организма. Из представлений о функциональном единстве и гармоничном строении организ-

ма вытекает несколько принципов, имеющих, в том числе, и методологический характер.

Важнейшим из них является *принцип корреляций*. Так как функционирование какого-либо органа зависит от функционирования других органов, а функция определяет форму, то строение данного органа соотносится со строением других органов. На этом принципе с учётом знания о строении организма в целом основывается метод реконструкции организма по одной части, т.е. установление строения остальных его частей. Этот метод Ж.Кювье с большим успехом применял при описании ископаемых позвоночных, когда он по единичным костям реконструировал целые скелеты. Однако если бы гармоничность строения организма осуществлялась в строгом виде, то законы корреляции органов и соотношения функций имели бы всеобщий характер, сопоставляемый с математическими или физическими законами, т.е. во всех случаях имели бы дедуктивный характер, и реконструкция организма по одной части всегда была бы успешной. Однако, как отмечал Ж.Кювье, также имеются зависимости, получаемые путём обобщения фактов, т.е. имеющие не всеобщий, а частный характер. Для установления таких эмпирических закономерностей, определяющих соотношение строения разных органов, необходимо использовать сравнительный метод.

Несмотря на представление о гармонии строения и невозможности изменения организации, Ж.Кювье отметил большое разнообразие строения органов. Один и тот же орган разных животных можно расположить в ряд, начиная от совершенного его строения и заканчивая таким его состоянием, при котором невозможно его функционирование. Такой ряд можно рассматривать как ряд дегенерации органа, заканчивающийся рудиментарным состоянием. По мнению Ж.Кювье, на подобных рядах основывается представление о «лестнице существ» (Канаев 1976, с. 72). Однако при всём разнообразии строения сохраняется комбинация главных органов, создающая впечатление, что они расположены в определённом, одном и том же порядке. Значимость органа обусловлена степенью его изменчивости, а также характером влияния изменения органа на его функционирование. По степени значимости в организме Ж.Кювье разделил органы и системы органов на главные (необходимые, господствующие) и подчинённые, менее важные. По его представлению мозг и ствол нервной системы образуют своего рода центр животных функций, а сердце и другие органы кровообращения – центр витальных (вегетативных) функций. Характер строения этих систем составляет основу подразделений животного царства.

Также следует заметить, что, несмотря на утверждение, что план строения является относительно устойчивым и что между животными,

организованными по разным планам, нет переходов, Ж.Кювье не разделял представление Э.Жоффруа Сент-Илера, что план строения имеет постоянный состав и не способен к видоизменениям (Канаев 1963, с. 187). Согласно Ж.Кювье, сходство планов строения может быть объяснено как результат сходства функций (Appel 1987, p. 203).

Представления И.И.Шмальгаузена о корреляционной системе достаточно подробно описаны в отдельной статье (Поздняков 2019б). Следует сказать, что он интерпретировал корреляцию между органами в статическом отношении как их *сосуществование* или *соотношение*, а в динамическом – как их *взаимодействие* (Шмальгаузен 1982).

Как правило, корреляционную связь пытаются интерпретировать в причинном контексте. Считается, что в случае корреляции двух органов интерпретация причинной зависимости одного органа от другого чаще всего оказывается некорректной, так как корреляция между двумя органами означает не зависимость их друг от друга, а зависимость от какого-то третьего фактора. Если в эту схему включить большое количество органов, то соотношения между ними следует рассматривать не по типу линейной связи, а по типу сети.

Согласно Р.Сэттлеру, сетевые связи широко представлены в живых системах. Однако эти связи не могут рассматриваться в контексте традиционной трактовки причинности. И здесь возможны два варианта: либо понятие причинности следует рассматривать очень широко; тогда существуют разные типы причинности, соответственно, сетевая причинность не может быть сведена к традиционной (линейной) причинности, либо понятие причинности надо трактовать только в традиционном варианте, а в случае сетевых связей использовать термин сетевые взаимодействия (*network interactions*) или сетевое мышление (*network thinking*) (Sattler 1986).

Сетевое мышление предполагает целостный подход к исследованию явлений. В этом контексте системы рассматриваются как составленные из структурно и функционально интегрированных элементов. Наблюдатель также является элементом сети, причём его мысли и эмоции могут оказывать воздействие на наблюдаемое. С этой точки зрения исследование частей в их изоляции от целого не позволяет достичь понимания. Поскольку элементы сети существуют и взаимодействуют одновременно, а не последовательно во времени, как это предполагается в контексте линейной причинности, то биологические законы должны формулироваться в коррелятивной форме, т.е. *биологические законы – это законы сосуществования* (Sattler 1986).

В этой сети взаимодействия могут быть разными: сильными или слабыми. В математическом смысле в конкретном случае говорят о силе (тесноте) корреляции, которую отражает *коэффициент корреляции*. Действительно, коэффициент корреляции отражает меру связи между

двумя переменными. Тогда нулевой коэффициент корреляции свидетельствует об отсутствии связи между переменными, т.е. структуры, характеризующиеся этими переменными, изолированы (в функциональном смысле) друг от друга.

Как замечает Р.Сэттлер, в этом контексте любой конкретный эффект в сети вызван всей сетью взаимодействий. Однако поскольку сила связей между элементами этой сети разная, то фрагмент сети с наиболее сильными связями может оказаться определяющим в выражении данного конкретного эффекта. Более того, выражение некоторых элементов при изменении коэффициента корреляции может иметь не постепенный, а скачкообразный характер из-за порогового эффекта.

Фенотипическая интеграция и модульность организации

В этой области ведутся многочисленные работы, направленные на исследование морфологической, или фенотипической интеграции, а также модульности организации (Павлинов и др. 2008; Goswami, Polly 2010a; Klingenberg 2013; Armbruster *et al.* 2014). Как правило, под *интеграцией* понимается общая структура внутренней корреляции (inter-correlation), а под *модульностью* – разделение её на относительно независимые блоки признаков (Goswami, Polly 2010b). Предполагается, что морфологическая интеграция является результатом генетических, эволюционных и функциональных отношений между признаками (Murren *et al.* 2002).

Имеются две основные трактовки морфологической интеграции. По одной версии она воспринимается как отражение адаптации организмов к условиям обитания. По второй версии морфологическая интеграция интерпретируется как внутренний фактор, ограничивающий фенотипическую пластичность, соответственно, ограничивающий потенциальные эволюционные изменения. В таком контексте пластичность и интеграция интерпретируются как альтернативные механизмы, способствующие выживанию индивидов в изменённых (стрессирующих) условиях. В этом случае интеграция ограничивает пластические функциональные реакции организмов на изменение условий среды (Gianoli, Palacio-López 2009). Согласно компромиссной версии интеграция и пластичность (адаптация) дополнительны друг другу (Pigliucci 2003; Merilä, Björklund 2004).

Во многих исследованиях указывается, что функциональные взаимодействия органов оказывают значительное влияние на структуру морфологической интеграции (Murren *et al.* 2002; Badyaev, Foresman 2004; Young, Badyaev 2006; Martín-Serra *et al.* 2014).

Также значительные усилия в области исследования морфологической интеграции направлены на обоснование молекулярно-генетиче-

ских механизмов интеграции под действием дарвиновского отбора (Wagner 1996; Eble 2004; Ordano *et al.* 2008; Murren 2012; Clune *et al.* 2013; Dall *et al.* 2015; Haber, Dworkin 2017), что находится в логическом противоречии с собственно дарвиновскими представлениями (Поздняков 2019б). Например, некоторые исследователи указывают на отсутствие корреляции между фенотипической интеграцией и генетическими популяционными параметрами (Pérez-Barrales *et al.* 2014).

В качестве длительной эволюционной тенденции указывается на усиление модульности организации. Так, в результате исследования черепа млекопитающих выявлено, что структура сходства корреляционных матриц не связана с филогенией, а основной эволюционной тенденцией является увеличение количества модулей и их большая внутренняя интегрированность (Porto *et al.* 2009). Также постпалеозойские морские лилии отличаются от палеозойских большей гетерогенностью корреляционной матрицы, что свидетельствует об усилении модульной организации (Gerber 2013). Усиление модульности черепа млекопитающих уменьшает его общую интегрированность и увеличивает эволюционную гибкость отдельных филогенетических линий (Marroig *et al.* 2009).

Модули могут рассматриваться в двух аспектах. Во-первых, в контексте организма (плана строения) они являются организационными единицами. В данном случае описание модулей делается посредством функционально-анатомического подхода. Во-вторых, в статистическом отношении (межиндивидуальная изменчивость) они выступают как коррелятивно связанные единицы изменчивости (Eble 2005; Klingenberg 2009). В целом эти два аспекта должны соответствовать одним и тем же анатомическим структурам или их частям.

На объединение признаков в модули влияют условия среды обитания (Paz-García *et al.* 2015) и функционирование (Guidarelli *et al.* 2014; Klenovšek, Jojić 2016). Причём в качестве объяснительной схемы эти факторы чаще всего прилагают к растениям, тогда как модульность животных объясняют посредством функций и устойчивостью развития (Klingenberg *et al.* 2001; Esteve-Altava 2017). Отмечают различие скорости эволюции разных модулей (Goswami *et al.* 2014).

Основные методические подходы

Основным результатом описания корреляционной системы должна быть модульная организация индивида. В техническом отношении это очень сложная задача, а из-за большого количества измерений – практически невыполнимая в случае масштабных исследований. Поэтому на практике приходится ограничиваться фрагментами корреляционной системы, важными в каком-то отношении (таксономическом, функциональном и т.д.).

На начальном этапе эта задача решается с помощью корреляционного анализа, который описан во многих руководствах по статистической обработке данных (Урбах 1975; Шмидт 1984; Зайцев 1990; Ефимов, Ковалева 2008). С помощью такого анализа оценивают коэффициенты корреляции между разными показателями. На основании этих оценок можно выделить модули.

Одним из способов выделения модулей является метод корреляционных плеяд П.В.Терентьева, предназначенный, в первую очередь, для таксономических целей – нахождения признаков, дифференцирующих таксоны разных рангов. Группа признаков, связанных сильной корреляционной связью, обозначается термином *плеяда*. Согласно Терентьеву (1959), между элементами одной плеяды коэффициент корреляции стремится к единице, а между элементами данной плеяды и элементами других плеяд – к нулю. Элемент плеяды, средний коэффициент корреляции которого с другими элементами данной плеяды является наибольшим, в таксономическом отношении называется *признаком-индикатором* (Смирнов 1924). Для нашей цели этот метод следует рассматривать как способствующий установлению количества плеяд на основе изучения изменчивости индивидов в рамках выбранной группы определённого таксономического ранга или морфологического типа.

Метод П.В.Терентьева, в первую очередь, приложим к количественным признакам (метрическим и счётным). Сначала вычисляют матрицу попарных коэффициентов корреляции между всеми признаками. Затем, на основе этой матрицы строят график – *корреляционное кольцо*. На этом графике признаки размещают на окружности и соединяют линиями, причём линии (сплошные или пунктирные) могут быть разной толщины (или цвета) в зависимости от величины коэффициента корреляции. Группы признаков, объединяемые наибольшей величиной коэффициента корреляции, образуют плеяды. Количество признаков, входящих в данную плеяду, характеризует её *мощность*.

Дальнейшее описание корреляционной системы производят методом частной (парциальной) корреляции. Так, в самой мощной плеяде исключают признак-индикатор. Затем вычленивают плеяды низшего порядка, на которые распалась самая мощная плеяда. Таким способом можно выявить плеяды и более низких уровней (порядков)*. Очевидно, количество иерархических уровней будет находиться в связи с количеством задействованных признаков.

Другой способ оценки значимости признаков в плеяде заключается в поочерёдном исключении признаков и в последующей оценке струк-

* Здесь намечается очень интересное направление исследований. Так, в этом контексте количество таксономических рангов можно сопоставить с количеством порядков (уровней) плеяд, причём иерархическую структуру плеяд можно исследовать на материале изменчивости особей как принадлежащих одному виду, так и принадлежащих многим видам.

туры плеяды. Данный способ наиболее эффективен для выявления признаков, наименее связанных с остальными, так как их исключение практически не влияет на структуру плеяды (Канеп 1968).

Также П.В.Терентьевым (1960) предложен способ подвижного уровня, или способ «корреляционного цилиндра», который заключается в том, что в корреляционном кольце между признаками наносятся все связи, превышающие самое низкое значение коэффициента корреляции. Затем порог повышают на определённое деление, соответственно, в корреляционном кольце некоторые связи между признаками выпадают. Таким образом, выстраивают «сечения цилиндра» до самого высокого значения коэффициента корреляции. Полученные графики анализируют и выбирают тот из них, на котором плеяды можно осмысленно интерпретировать. Среднее арифметическое значение внутриплеядных коэффициентов корреляции определяет *крепость* плеяды. Также этот параметр можно вычислить и другим способом – как отношение количества внутриплеядных связей к теоретически максимальному их количеству (Терентьев 1960). Между мощностью и крепостью плеяды существует обратная зависимость (Терентьев 1960).

Помимо кольца, имеются и другие способы расположения признаков на плоскости. Например, признаки обозначают символами в кружках или квадратах, а связи между ними – линиями различного типа в зависимости от величины коэффициента корреляции. При таком подходе признаки можно расположить в любом порядке в зависимости от поставленной цели (Рыбцов и др. 1976). Чаще всего эта методика применяется в фаунистических и флористических исследованиях (Нешатаев 1969). П.В.Терентьев (1960) наметил три *формы*, или *конструкции* плеяды: цепь, звезда и сеть.

Самая простая конструкция – это *цепь*; в ней признак имеет не более двух связей. Однако реальные плеяды вряд ли имеют такую конструкцию. В качестве усложнённого варианта такой конструкции можно рассматривать дендрит, который строится способом максимального корреляционного пути (Выханду 1964). Этот способ наиболее ярко показывает различия корреляционных структур близких видов (Канеп 1970). При задании определённого значения коэффициента корреляции в качестве порогового такой дендрит разбивается на плеяды, в том числе и линейной формы.

При перекрёсте цепей получается конструкция *звезда*, в которой значение имеет центральный признак. При формировании связей между признаками, входящими в отрезки цепей, получается конструкция *сеть*, в предельном развитии которой все признаки оказываются одинаково важными, т.е. среди них невозможно выделить какой-либо признак, могущий претендовать на роль центрального.

По силе связей признаков в плеяде можно выделить *ядро*, образо-

ванное сильно коррелирующими признаками, и *периферию*, сформированную признаками, слабо связанными с признаками ядра. Признаки, составляющие периферию какой-либо плеяды, образуют слабые связи и с другими плеядами. При изменении условий сила связи признаков меняется, так что какие-то из признаков, составлявших периферию одной плеяды, могут приобрести более сильную связь с признаками другой плеяды, т.е. войти в периферию последней плеяды.

Во многих исследованиях высчитывают *индекс морфологической интеграции*, или *степень интегрированности* – как среднее арифметическое значение коэффициентов корреляции (Olson, Miller 1958; Шмидт 1963). Но некоторые авторы считают, что оценка степени интегрированности не имеет смысла (Pigliucci 2003). При анализе корреляционной структуры способом подвижного уровня можно вычислить *коэффициент гомогенности* – отношение количества связей между признаками на данном уровне к общему количеству связей между признаками (Терентьев, 1960). Согласно П.В.Терентьеву, график изменения коэффициента гомогенности в зависимости от уровня может указывать на степень интегрированности. Учитывая наличие положительных и отрицательных корреляций, для оценки корреляционной системы предложены такие параметры, как *корреляционная плотность*, рассчитываемая как средняя арифметическая величина положительных коэффициентов, и *корреляционная расхожимость* – как средняя арифметическая величина отрицательных коэффициентов (Кузьмин 1988).

Для сравнения корреляционных матриц в целом применяют *коэффициент детерминации* – усреднённый квадрат коэффициента корреляции; его можно использовать и для отдельных признаков. Этот показатель отражает средний уровень связей отдельного признака или всей матрицы (Ростова 1999). Предпочтительно сопоставлять корреляционные матрицы по двум параметрам: относительной изменчивости, выражаемой коэффициентом вариации, и согласованности, выражаемой коэффициентом детерминации (Ростова 1999).

Следующий этап описания корреляционной системы осуществляется с помощью факторного анализа, представляющего собой методику, в основе которой лежит предположение, что измеряемые параметры являются косвенными характеристиками изучаемого явления, а их значения определяются латентным (скрытым) фактором, который нельзя непосредственно измерить. В случае живых объектов результаты факторного анализа следует считать окончательными в том случае, если выявленным факторам дана биологическая интерпретация, т.е. фактор (внутренний или внешний), который влияет на измеряемые параметры и обеспечивает их взаимозависимости, должен быть проинтерпретирован (осмыслен) в контексте биологически содержательной кон-

цепции. Следует также учитывать, что отсутствуют критерии, позволяющие верифицировать интерпретацию результатов факторного анализа, так что любая интерпретация является в той или иной мере субъективной (Митина, Михайловская 2001).

Основой для расчёта является корреляционная матрица, которая может быть проанализирована двумя основными методами. В случае метода главных компонент используется такая корреляционная матрица, на диагонали которой стоят единицы. В результате анализа исходная система координат ортогонально преобразуется в новую систему координат. Первая главная компонента представляет линейную комбинацию исходных параметров, учитывающую максимум их суммарной дисперсии. Следующая главная компонента расположена ортогонально к первой главной компоненте и учитывает максимум оставшейся дисперсии. Выделение главных компонент идёт до тех пор, пока не будет учтена полностью вся дисперсия (Харман 1972).

В случае метода главных факторов используется такая корреляционная матрица, на диагонали которой стоят значения общностей. Могут быть использованы следующие основные способы оценки общности: 1) способ наибольшей корреляции – абсолютное значение наибольшего коэффициента корреляции данного столбца матрицы; 2) способ квадрата коэффициента множественной корреляции; 3) способ усреднённого коэффициента корреляции данного столбца (Иберла 1980).

Всё вышесказанное касается метрических (мерных) и меристических (счётных) признаков. Неметрические (дискретные, качественные) признаки, как правило, характеризуются как присутствующие или отсутствующие. В случае, когда неметрический признак имеет несколько (иногда много) вариантов, можно вычислить их частоты. Билатеральные признаки в случае множественности их состояний характеризуются симметрией и асимметрией их проявления. Таких признаков достаточно много, например, морфотипы жевательной поверхности щёчных зубов полёвок, фolidоз головы пресмыкающихся, рисунок и жилкование крыльев насекомых. Такие признаки могут анализироваться с применением различных подходов, причём могут быть получены результаты, аналогичные тем, которые даёт корреляционный анализ метрических признаков. Также парные органы билатерально симметричных животных, а также стороны органов различных организмов, обладающих билатеральной (двусторонней) симметрией, могут рассматриваться в качестве модулей.

На основе анализа симметрии и асимметрии состояний билатерального признака может быть установлена структура его изменчивости, которую можно рассматривать в качестве аналога формы плеяды. Узлы такой структуры представляют особи с симметричным состоянием признака, а связи между узлами – особи с асимметричным состоянием

признака (Поздняков 2007, 2011). На данном этапе разработки методики возможно визуальное сравнение структур изменчивости разных видов или при значительной выборке – структур изменчивости внутривидовых групп.

В случае если вариантам неметрического билатерального признака может быть дана количественная характеристика, например, в случае морфотипов жевательной поверхности щёчных зубов полёвок оценивается их сложность, то могут быть вычислены различные параметры, характеризующие асимметрию (Поздняков 2004). Посредством таких параметров может быть произведена оценка устойчивости развития данного органа.

Для билатеральных признаков может быть построена таблица сопряжённости, показывающая соотношение вариантов на левой и правой сторонах. На её основе вычисляется коэффициент Коэна, который можно интерпретировать как показатель наследуемости (Ковалёва 2017). В случае неметрических признаков также может быть произведена оценка корреляции между различными параметрами, описывающими изменчивость, и внешними факторами. Например, оценена корреляция между частотами морфотипов и температурой внешней среды (Поздняков 2003), а также между сложностью морфотипов и показателями асимметрии и температурой среды (Поздняков 2004).

Основные направления исследований корреляционных систем

Вполне очевидно, что исходной задачей является описание корреляционной системы, содержащее элементы, характеризующиеся различными показателями, и корреляционные связи между ними. Поскольку сила корреляции различна, причём коэффициент корреляции может изменяться от -1 до +1, то элементы корреляционной системы формируют группы. В этих группах элементы связаны между собой сильными связями, соответственно, сила корреляции с элементами других групп более низкая. Такие группы элементов следует интерпретировать как модули. Корреляционная система в целом может быть охарактеризована степенью интегрированности элементов (и модулей), которая может служить показателем интегрированности организации. На основе описанных корреляционных систем могут решаться следующие задачи.

Оценка соответствия модулей анатомическим структурам (органам) должна быть одним из основных направлений исследований. Соответственно, необходима оценка корреляционных связей между органами в рамках функциональной системы органов, а также выявление организации корреляционной системы, которая предположительно должна быть иерархической. Иерархичность корреляционной системы подразумевает, с одной стороны, объединение органов (модулей) в

комплексы (системы модулей) таких структур, связанных между собой, и, с другой стороны, выделение в отдельном органе частей, организационно являющихся модулями.

Хотя количественную характеристику функций органов невозможно прямо включить в качестве составляющей корреляционной системы, поскольку методик количественной оценки функций не существует, однако необходима разработка подходов хотя бы балльной оценки интенсивности функций.

Сравнение корреляционных систем разных видов или морфологических вариантов в рамках одного вида в случае выраженного полиморфизма (Венгеров 2001; Herrera J. 2001; Стасюк и др. 2011) является одним из важных направлений исследований. Результаты сопоставления трактуют как отражающие преобразования корреляционной системы как в отношении силы внутри- и межплеядных (модульных) связей, так и самого состава плеяд.

Так, у близких видов выявлена различная структура корреляционной системы (Миклухо-Маклай 1963; Шмидт 1963; Канеп 1965). Соответственно, предлагаются методики оценки дивергенции корреляционных плеяд и дивергенции корреляционных систем в целом (Шмидт 1964, 1984; Колосова 1973). Например, коэффициент дивергенции корреляций вычисляют как средний модуль значимых разниц между всеми соответствующими парами коэффициентов корреляции в сравниваемых матрицах (Шмидт 1964). Надо заметить, что методики далеки от совершенства, в том числе и по чисто статистическим основаниям, так как существующие методики ориентированы на анализ случайных величин, а не величин, коррелирующих друг с другом.

При сравнении отдельных плеяд и признаков выявляется сложная картина. Так, наряду с усилением связей в одних плеядах происходит ослабление связей в других плеядах. Происходит изменение силы межплеядных связей, а также перегруппировка признаков по плеядам. Выявлено отсутствие связи между силой корреляции и её стабильностью (Ростова 2002). Если анализировать признаки по отдельности, то они по характеру общей и согласованной изменчивости делятся на четыре группы.

Первая группа включает высокоизменчивые и сильно коррелирующие друг с другом признаки. К этой группе относятся, например, признаки, отражающие размеры как общие, так и частные. Указывается, что степень различий между корреляционными системами близких видов меньше степени различий между ними по внешним морфологическим признакам, что может свидетельствовать в пользу большего консерватизма корреляционных систем по сравнению с морфологическими признаками (Шмидт 1964). Признаки, относящиеся к этой группе, интерпретируют как *эколого-биологические системные индикато-*

ры; они отражают согласованную изменчивость в неоднородной среде (Ростова 2002). При ухудшении условий такие признаки реагируют увеличением диапазона изменчивости и увеличением детерминированности. В данном случае сказывается влияние интенсивности роста. Так, быстро растущие растения раньше заканчивают развитие и достигают более крупных дефинитивных размеров (Ростова 2002). Аналогично, интенсивно растущие животные характеризуются взаимосвязанностью и согласованностью изменчивости.

Вторая группа включает малоизменчивые признаки с высокой детерминированностью. К этой группе относится, например, количество метамеров побега. Такие признаки интерпретируют как *биологические индикаторы* – показатели, отражающие общее состояние системы (Ростова 2002).

Третья группа включает признаки, мало изменчивые и слабо связанные с другими признаками. Такие признаки характеризуются высокой автономностью развития, и их интерпретируют как *таксономические индикаторы* (Ростова 2002). При ухудшении условий такие признаки реагируют усилением автономности развития.

Четвёртая группа включает признаки, высокоизменчивые и слабо согласованные с изменчивостью других признаков. Для признаков, относящихся к этой группе, характерен полиморфизм, и они сильно реагируют на внешние факторы. Такие признаки интерпретируют как *экологические индикаторы* (Ростова 2002). При ухудшении условий они реагируют увеличением диапазона изменчивости, но их детерминированность может как увеличиться, так и ослабнуть. Однако если удаётся определить соотношение между конкретным средовым фактором и компонентой изменчивости, то для последней фиксируется высокая согласованность (Ростова 2002).

Изучение изменения корреляционных систем в онтогенезе представляет собой направление исследований (Северцова, Северцов 2013; Tomašević *et al.* 2017), результаты которых могут быть проинтерпретированы с эволюционной точки зрения. В соответствии с современным уровнем знаний свойства организма представляют собой результат их формирования в онтогенезе, представляющем собой длинный путь от зиготы до взрослого состояния. Очевидно, что разнообразие строения взрослых форм связано с неравномерным ростом органов в процессе онтогенеза. Неравномерный рост частей тела, а также результат такого роста – различные пропорции у организмов разных размеров – называется *аллометрией*. Аллометрические зависимости изучают в различных аспектах, чаще всего в аспекте соотношения онтогенетических и филогенетических изменений (Huxley 1932; Gould 1966; Шмидт 1969; Заика 1985; Reiss 1991; Gayon 2000).

Следует также указать, что разным стадиям онтогенеза, например,

у насекомых с полным превращением, свойственны *хронологические плеяды*, включающие различные комплексы признаков (Берг 1964).

Сравнительный анализ параметров парных органов или сторон билатерально симметричных органов является важным аспектом в исследовании *нестабильности развития* (Palmer, Strobeck 1986; Захаров 1987; Graham *et al.* 2010). Количественные различия между билатеральными органами чаще всего описывают как флуктуирующую асимметрию*, которая нередко интерпретируется как «шум», отражающий нестабильность развития. Иными словами, мейнстримная теория сводит возникновение асимметрии к влиянию стрессирующих средовых факторов (Вершинин и др. 2007; Гордеева 2016; Ялковская и др. 2016). Однако не все случаи флуктуирующей асимметрии объясняются влиянием внешней среды (Kellner, Alford 2003; Гилева и др. 2007). Более того, выявлено, что некоторые популяции при высокой стрессирующей нагрузке характеризуются меньшими показателями флуктуирующей асимметрии (Ерофеева 2014; Рахмангулов и др. 2014; Козлов 2017).

Объяснить всё это можно тем, что между билатеральными органами имеется корреляция, которая формируется в процессе развития (Klingenberg, Zaklan 2000; Ялковская и др. 2014). А при сильных внешних воздействиях происходит усиление корреляционной связи между исследуемыми признаками, следствием чего является снижение уровня флуктуирующей асимметрии (Ростова 2002).

Оценка влияния внешних факторов на корреляционные системы. Взаимосвязь между внешними и внутренними факторами имеет сложный характер, зависящий, в том числе, и от структуры корреляционной системы. Так, «относительная автономизация в развитии отдельных органов, следовательно, зависит не от того, что они перестают реагировать на внешние факторы, а от возникновения внутренних связей в развитии частей» (Камшилов 1974, с. 148).

Изменение условий, как правило, оказывает отрицательное влияние, причём «первоначальная реакция системы взаимосвязей на внешние воздействия состоит в более и менее пропорциональном изменении уровня большинства связей, т.е. при ухудшении условий – в повышении внутривидовых связей, усилении корреляций между признаками, входящими в “ядро” плеяды и “примыкающими” к нему. Более существенные изменения среды, выходящие за пределы адаптивной нормы реакции, приводят к перегруппировке признаков в корреляционных плеядах, смене признаков-индикаторов, т.е. к существенным изменениям структуры взаимосвязей» (Ростова 2002, с. 277).

* Случаи, когда количественные различия между билатеральными органами статистически значимы, оценивают как проявление направленной асимметрии. Однако во многих случаях флуктуирующая асимметрия «становится» направленной всего лишь после увеличения размера выборки. Вполне очевидно, что к направленной асимметрии следует относить случаи, при которых парные органы сильно дифференцированы, например, клешни у крабов. Но различать *направленную* и *флуктуирующую* асимметрию недифференцированных парных органов с помощью статистических методов явно излишне.

Разные признаки на первоначальном этапе изменения корреляционной системы реагируют следующим образом: адаптивно важные признаки (1-я и 2-я группы) усиливают связи, т.е. повышают устойчивость системы; относительно автономные признаки (3-я группа) повышают собственную устойчивость; признаки 4-й группы «выпадают» из системы (Ростова 2002).

В рамках данного исследовательского направления можно указать на несколько проблем. Во-первых, на основании различных экологических связей можно предполагать наличие корреляций между органами разных индивидов, например, между цветками и их специфическими опылителями, средствами нападения хищника и средствами пассивной и активной защиты жертвы и т.п. Во-вторых, связь параметров различных органов с абиотическими факторами: температурой, влажностью, сезонными изменениями климатических параметров. К отдельной проблеме следует отнести оценку здоровья среды, которая рассчитывается на основе анализа асимметрии органов (Захаров и др. 2000).

Последняя проблема является очень непростой в решении, требующей корректного анализа. Так, асимметрия возникает по разным причинам. В качестве возможных факторов указываются развитийные факторы (Гилева и др. 2007; Ковалёва и др. 2010; Ялковская и др. 2014), функциональная нагрузка, техногенный стресс (Захаров 1987; Ялковская и др. 2016). Вполне очевидно, что, прежде чем устанавливать корреляцию асимметрии того или иного признака с техногенным стрессом как фактором, ухудшающим «здоровье среды», необходимо выяснить, действительно ли загрязняющие вещества оказывают влияние именно на этот орган. Тем более, что при ухудшении условий увеличивается диапазон изменчивости и увеличивается сила корреляционных связей, причём при более детальных исследованиях выявляется параллелизм между силой действия фактора и изменениями корреляционных матриц. Напротив, в благоприятных условиях происходит ослабление взаимосвязей (Ростова 2002). Таким образом, необходима разработка подходов, позволяющих оценить вклад в асимметрию какого-либо признака разных факторов. Только в таком случае возможна оценка влияния техногенного стресса на асимметрию признаков.

В некоторых случаях связь параметров органов с внешними факторами является более высокой по сравнению со связью с параметрами других органов. Так, была обнаружена высокая автономность трубчатых частей околоцветника, т.е. их размеры не имеют корреляционную связь с размерами растения в целом (Берг 1956, 1958). Объясняют это явление тем, что растения с такими цветками опыляются специфическими опылителями, т.е. на первое место в данном случае выступают корреляции между размерами цветка и размерами параметров (длина

хоботка) насекомых-опылителей. В подтверждение этого утверждения указывают, что параметры цветков растений, опыляемых неспецифическими опылителями, коррелируют с размерами растений в целом (Берг 1959, 1964).

Проблеме внутренних связей параметров цветков, в частности, их морфологической интеграции и их соотношению с опылителями посвящены многочисленные исследования. Приводятся доводы как в пользу реальности таких соотношений, в частности длина шпорцев трубчатых частей околоцветника коррелирует с длиной хоботка специфических опылителей (Johnson, Steiner 1997; Armbruster *et al.* 2004; Gómez *et al.* 2014, 2016; González *et al.* 2015), так и против них (Herrera C.M. 2001; Herrera *et al.* 2002; Sánchez-Lafuente, Parra 2009). Анализируют и другие соотношения. Так, выявлено, что специализированные плодоядные животные (птицы и млекопитающие) по-разному модулируют фенотипическое пространство мясистых плодов деревьев (Valido *et al.* 2011).

В целом, взаимоотношения организмов и среды можно охарактеризовать как *экологические корреляции*, причём при изменении условий среды перестройка организма характеризуется следующим образом: «во-первых, переход от одной экологической системы в другую должен происходить не как постепенное изменение, а как скачкообразный процесс, более или менее длительный; во-вторых, что переход из одной системы в другую регулируется какими-то присущими закономерностями, и каждая данная система может перейти не в любую систему, а в закономерно определённую» (Васнецов 1938, с. 576).

Экспериментальное исследование корреляционных систем. Чаще всего опыты проводят на насекомых, что обуславливается лёгкостью их содержания и коротким периодом смены поколений. Следует также указать на особенности морфологии имаго. Так, хитиновый внешний скелет и крылья с хитиновыми опорными жилками могут обеспечить функционирование органов движения и пищедобывания только после завершения развития. Соответственно, предполагается минимальное влияние функциональной нагрузки на развитие органов насекомых.

Опыты на синей мясной мухе показали, что в группах с обильным и недостаточным питанием личинок коэффициенты корреляции между длинами отрезков некоторых жилок крыла оказались разными (Смирнов 1923), т.е. эти эксперименты показали, что корреляционная система лабильна.

Более подробные наблюдения и эксперименты, проделанные Р.Л. Берг на дрозофиле, привели её к следующему выводу: «Изучение соотносительной изменчивости размеров крыла и степени его костализации в процессе мутационной, модификационной и географической из-

менчивости у *D. melanogaster* показало, что согласованное изменение размеров крыла и положения жилок на нём наблюдается при модификационной изменчивости, намечается при географической изменчивости и полностью отсутствует при мутационной изменчивости. Согласованные изменения, наблюдаемые при модификационной изменчивости, полностью обратимы» (Берг 1960, с. 63).

Выведение сортов культурных растений и пород домашних животных представляет собой выведение и поддержание линий с определёнными свойствами. Искусственный отбор направлен на стабильность воспроизводства нужных свойств, следствием чего, вполне очевидно, является уменьшение диапазона изменчивости и снижение пластичности, т.е. способности давать разнообразные реакции в колеблющихся условиях. В данном случае характер условий содержания domestизируемых растений и животных сложно оценить однозначно. С одной стороны, условия содержания домашних животных являются более благоприятными по сравнению с естественными, что способствует выживанию самых разнообразных вариантов. С другой стороны, если поддерживается линия со строго заданными свойствами, соответственно, отбраковываются все отклоняющиеся варианты, то такие условия содержания можно интерпретировать как достаточно жёсткие. Ужесточение условий способствует повышению уровня интеграции и уменьшению пластичности корреляционной системы. Верно и обратное: если условия обитания становятся более благоприятными, то уровень интеграции уменьшается, и пластичность корреляционной системы возрастает. Таким образом, результаты экспериментов с домашними и domestизируемыми животными в отношении корреляционной системы будут зависеть от конкретных условий проведения опытов. Однако выявляются некоторые общие закономерности.

Так, опыты по domestикации различных зверей, начатые под руководством Д.К.Беляева, привели к интересным результатам. Искусственный подбор на дружелюбное поведение по отношению к человеку привёл к перестройке корреляционной системы. Например, у лисиц эта перестройка привела к появлению свойств, характерных для домашних животных: пегости окраски, повислости ушей, загнутой хвоста (Беляев 1974, 1983). Проявление этих свойств объясняют параллелизмом и гомологической изменчивостью (Беляев, Трут 1989).

Однако опыты с отбором лисиц на агрессивность по отношению к человеку привели к аналогичным морфологическим изменениям, что и в случае отбора на дружелюбное поведение (Трут и др. 2017). Таким образом, следствием отбора на поведение, по сути, в противоположных направлениях является сходная перестройка некоторых элементов корреляционной системы. В таком случае эти опыты требуют детального исследования в контексте представлений о корреляционной системе, в

частности, необходимо принимать во внимание характер признаков, очевидно, окраска и форма в онтогенезе будут осуществляться разными путями.

Также указывают, что искусственный отбор носит совершенно иной характер, чем естественный отбор. Так, при искусственном отборе отбираются не «средние» особи, а наиболее уклоняющиеся от них, результатом чего является дестабилизация онтогенеза, «размывание» плеяд, снижение общей интеграции организма (Егоров 1979).

Здесь следует сказать несколько слов про нередко применяемую *объяснительную схему*. В ней предполагается наличие *запретов* и *ограничений*, следствием которых будет ограниченность изменчивости и параллелизм в её проявлении. Эта объяснительная схема основывается на концепции *мозаичности* особи, в контексте которой полагается, что структуры, тем или иным способом выделяемые в особи, а также признаки, описывающие выделенные структуры, независимы и могут варьировать в любых мыслимых направлениях. Когда же эмпирические данные показывают совсем иную картину, то для согласования концепции и наблюдаемых фактов вводится представление о наличии каких-то запретов варьирования в том или ином направлении или запретов на сочетание тех или иных признаков.

В контексте концепции целостности организма и теории корреляционной системы ограниченность изменчивости объясняется соотносительными связями между признаками. Эти связи определяют направление изменчивости признаков, соответственно, ограничивают их изменение в других направлениях. В таком случае не требуется вводить лишние сущности вроде запретов. Надо сказать, что появление сходных признаков у домашних и domesticируемых животных объясняется ограниченностью формообразования (Трапезов 2007) или закономерными, т.е. сходными изменениями онтогенетических регуляторных систем (Трут 2007), т.е. как раз в контексте теории корреляционной системы.

Эксперименты с изменением внешних условий, результатом которых является увеличение диапазона изменчивости, а также формирование зависимости развития некоторых признаков от внешних факторов, в контексте теории корреляционной системы следует трактовать так, что при изменении внешних условий уменьшается корреляционная связь как внутри модулей, так и между ними. Вследствие уменьшения силы корреляции увеличивается диапазон изменчивости признаков, характеризующих данные модули. На фоне уменьшения силы внутренних корреляционных связей начинают проявляться корреляционные связи с внешними факторами, что воспринимается как формирование зависимости развития признаков от факторов среды. В дальнейшем, в новых условиях по мере повышения силы корреляци-

онных связей внутри модулей и между ними понижается диапазон изменчивости, соответственно, перестаёт проявляться эффект корреляционной связи между некоторыми признаками и факторами среды, поскольку коэффициент корреляции между этими и другими признаками превышает коэффициент корреляции между ними и внешними факторами.

Устойчивость корреляционной системы и её отдельных модулей, в первую очередь, можно оценить по стабильности воспроизводства в череде поколений как отдельных свойств, так и организации в целом. С этой точки зрения некоторые авторы интерпретируют корреляцию как повторяемость, соответственно, коэффициент корреляции интерпретируется как коэффициент повторяемости (Шрейбер 2007).

Здесь надо вспомнить Ф.Гальтона и К.Пирсона, которые прямо интерпретировали наследственность как корреляцию между степенью родства и степенью сходства (Поздняков 2019а). Также Р.Л.Берг (1964) интерпретировала соотношение между коэффициентами корреляции некоторых признаков как характеристику их наследуемости. Близки к этой идее представления М.А.Шишкина о наследственности как устойчивости развития. Идея корреляционной связи как показателя наследуемости может служить основой перспективного направления исследований.

Однако корреляционная система лабильна. Например, выявлено, что в течение морфогенеза листа древесных растений динамика корреляционных параметров имеет колебательный характер (Кузьмин 1988). Также у млекопитающих корреляционная структура признаков черепа меняется в течение постнатального онтогенеза (Прушинская и др. 1984). Поэтому необходимы специальные исследования для оценки возможности применения корреляционных параметров как показателей наследуемости.

В заключение следует подчеркнуть, что теория корреляционной системы представляет собой понятийный аппарат, с помощью которого можно описывать различные элементы организации, их изменение в онтогенезе, а на основе сравнения корреляционных систем различных видов выяснить особенности их эволюции, оценить влияние внешних факторов на корреляционную систему. Поскольку для проведения корреляционного анализа признаки тем или иным способом измеряются, а затем проводится статистическая обработка данных, то результаты получаются с математической точки зрения строгими, в том числе и допускающими проверку.

Исследование размеров и формы с помощью корреляционного анализа — это часть исследования организации в целом. Корпускулярная концепция наследственности в её современной версии и построенная на ней современная синтетическая теория эволюции неспособны объ-

яснить наследование и эволюцию организации. Однако на объяснение этой проблемы нацелена эпигенетическая теория эволюции. Вполне очевидно, что именно теория корреляционной системы должна стать основой ЭТЭ.

Нет сомнений, что идеи, изложенные в статье, нуждаются в дальнейшем развитии в отношении как теоретических оснований, так и методических подходов. Поскольку в контексте теории корреляционной системы может быть проинтерпретирован большой фактический материал как описательный, так и экспериментальный, то корректировка теории будет производиться как раз на соответствие фактам.

Л и т е р а т у р а

- Аристотель. 1937. *О частях животных*. М., Л.: 1-219.
- Аристотель. 1940. *О возникновении животных*. М., Л.: 1-250.
- Беляев Д.К. 1974. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // *История и теория эволюционного учения*. Л., 2: 76-84.
- Беляев Д.К. 1983. Дестабилизирующий отбор // *Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970-е годы)*. Л.: 266-277.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // *Вавиловское наследие в современной биологии*. М.: 155-169.
- Берг Р.Л. 1956. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // *Бот. журн.* 41, 3: 318-334.
- Берг Р.Л. 1958. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка // *Бот. журн.* 43, 1: 12-28.
- Берг Р.Л. 1959. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // *Вестн. Ленинград. ун-та* 9: 142-152.
- Берг Р.Л. 1960. Межвидовая и внутривидовая изменчивость жилкования крыла в семействе дрозophilид (*Drosophilidae*) // *Применение математических методов в биологии*. Л., 1: 47-64.
- Берг Р.Л. 1964. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // *Применение математических методов в биологии*. Л., 3: 23-60.
- Васнецов В.В. 1938. Экологические корреляции // *Зоол. журн.* 17, 4: 561-581.
- Венгеров П.Д. 2001. *Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц*. Воронеж: 1-246.
- Вершинин В.Л., Гилева Э.А., Глотов Н.В. 2007. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: методические аспекты // *Экология* 1: 75-77.
- Выханду Л.К. 1964. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // *Применение математических методов в биологии*. Л., 3: 19-22.
- Гёте И.В. 1957. *Избранные сочинения по естествознанию*. М., Л.: 1-553.
- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кшнясев И.А. 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (*Mammalia: Rodentia*): межвидовые и межпопуляционные сравнения // *Журн. общ. биол.* 68, 3: 221-230.
- Гордеева И.В. 2016. Коэффициент флуктуирующей асимметрии листовой пластинки как показатель общего экологического стресса // *Успехи соврем. науки* 9, 12: 105-109.
- Егоров Ю.Е. 1979. Корреляционные плеяды и стабилизация онтогенеза у млекопитающих // *Журн. общ. биол.* 40, 4: 579-586.
- Ерофеева Е.А. 2014. Влияние свинца на флуктуирующую асимметрию листа гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // *Вестн. ННГУ* 1: 162-165.

- Ефимов В.М., Ковалёва В.Ю. 2008. *Многомерный анализ биологических данных*. СПб: 1-86.
- Жоффруа Сент-Илер Э. 1970. *Избранные труды*. М.: 1-706.
- Заика В.Е. 1985. *Балансовая теория роста животных*. Киев: 1-192.
- Зайцев Г.Н. 1990. *Математика в экспериментальной ботанике*. М.: 1-296.
- Захаров В.М. 1987. *Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход)*. М.: 1-216.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. 2000. *Здоровье среды: методика оценки*. М.: 1-68.
- Иберла К. 1980. *Факторный анализ*. М.: 1-398.
- Камшилов М.М. 1941. Корреляции и отбор // *Журн. общ. биол.* **2**, 1: 109-128.
- Камшилов М.М. 1974. О гипотезе замены фенкопий генокопиями // *История и теория эволюционного учения*. Л.: 57-60.
- Канаев И.И. 1963. *Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии*. М.; Л.: 1-299.
- Канаев И.И. 1976. *Жорж Кювье (1769–1832)*. Л.: 1-212.
- Канеп С.В. 1965. Корреляционная структура черепа некоторых серых полёвок // *Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция*. Свердловск: 229-235.
- Канеп С.В. 1968. Эволюция корреляционных плеяд признаков черепа у мелких грызунов // *Зоол. журн.* **47**, 9: 1378-1393.
- Канеп С.В. 1970. Принцип коррелограмм // *Журн. общ. биол.* **31**, 3: 276-287.
- Ковалёва В.Ю. 2017. *Блочно-модульная организация фенотипической изменчивости мелких млекопитающих*. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: 1-388 (рукопись).
- Ковалёва В.Ю., Ефимов В.М., Литвинов Ю.Н. 2010. Возрастная динамика направленной асимметрии билатеральных признаков в популяции полёвки-экономки (*Microtus oeconomus*, Rodentia, Cricetidae) Горного Алтая // *Зоол. журн.* **89**, 9: 1139-1147.
- Козлов М.В. 2017. Исследования флуктуирующей асимметрии растений в России: мифология и методология // *Экология* **1**: 3-12.
- Колосова Л.Д. 1973. К вопросу о дивергенции корреляционных плеяд (на примере 12 видов вероник) // *Журн. общ. биол.* **34**, 1: 58-65.
- Кузьмин А.В. 1988. *Количественная морфогения растений: Анализ корреляционных и факторных систем*. Апатиты: 1-99.
- Кювье Ж. 1937. *Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара*. М.; Л.: 1-368.
- Миклухо-Маклай К.В. 1963. Применение биометрии в палеонтологии (Изучение ископаемых фораминифер) // *Применение математических методов в биологии*. Л., **2**: 118-123.
- Митина О.В., Михайловская И.Б. 2001. *Факторный анализ для психологов*. М.: 1-169.
- Нешатаев Ю.Н. 1969. Корреляционный анализ видового состава фитоценозов лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // *Применение математических методов в биологии*. Л., **4**: 99-105.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Лисовский А.А. 2008. Корреляционная структура щёчных зубов песка (*Alopex lagopus*) // *Зоол. журн.* **87**, 7: 862-875.
- Поздняков А.А. 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полёвки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // *Успехи соврем. биол.* **124**, 4: 371-377.
- Поздняков А.А. 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полёвок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // *Успехи соврем. биол.* **127**, 4: 416-424.
- Поздняков А.А. 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полёвок) // *Журн. общ. биол.* **72**, 2: 127-139.

- Поздняков А.А. 2019а. Мнемонические, инерционные и реляционная теории развития и наследственности // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1773): 2331-2365.
- Поздняков А.А. 2019б. Эпигенетическая теория эволюции: предшествующие идеи, проблемы и перспективы // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1791): 3021-3059.
- Прушинская И.М., Большаков В.Н., Гилёва Э.А. 1984. Изменчивость корреляционной структуры черепа копытного лемминга // *Популяционная экология и морфология млекопитающих*. Свердловск: 37-52.
- Рахмангулов Р.С., Ишбирдин А.Р., Салпагарова А.С. 2014. Флуктуирующая асимметрия – показатель дестабилизации или поиск путей адаптивного морфогенеза? // *Вест. Башкир. ун-та* **19**, 3: 831-834.
- Ростова Н.С. 1999. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) // *Бот. журн.* **84**, 11: 50-66.
- Ростова Н.С. 2002. *Корреляции: структура и изменчивость*. СПб.: 1-308.
- Рыбцов С.Е., Дубравина Н.Б., Житомирский В.Г. 1976. Изучение «внутриплеядных» и «межплеядных» связей признаков на примере лесной куницы (*Martes martes uralensis* Kuznetsov) // *Журн. общ. биол.* **37**, 4: 575-583.
- Северцова Е.А., Северцов А.С. 2013. Критические периоды в постэмбриональном развитии остромордой лягушки (*Rana arvalis*). Часть 3: Модульность или целостность развития // *Онтогенез* **44**, 5: 364-371.
- Смирнов Е.С. 1923. О строении систематических категорий // *Рус. зоол. журн.* **3**, 3/4: 358-391.
- Смирнов Е.С. 1924. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях // *Изв. РАН. Сер. А*, 2: 81-84.
- Стасюк А.И., Железнова Н.Б., Железнов А.В. 2011. Корреляционный анализ некоторых видов амаранта (*Amaranthus* L.) // *Вавилов. журн. генет. селекции* **15**, 1: 173-182.
- Терентьев П.В. 1959. Метод корреляционных плеяд // *Вестн. Ленинград. ун-та* **9**: 137-141.
- Терентьев П.В. 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // *Применение математических методов в биологии*. Л., 1: 27-36.
- Трапезов О.В. 2007. Гомологические ряды изменчивости окраски меха у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) в условиях domestikации // *Вестн. ВОГУС* **11**, 3/4: 547-560.
- Трут Л.Н. 2007. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // *Вестн. ВОГУС* **11**, 2: 273-289.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимирова А.В., Гербек Ю.Э. 2017. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях // *Вавилов. журн. генет. селекции* **21**, 4: 392-401.
- Урбах В.Ю. 1975. *Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях*. М.: 1-295.
- Харман Г. 1972. *Современный факторный анализ*. М.: 1-486.
- Шаталкин А.И. 2012. *Таксономия. Основания, принципы и правила*. М.: 1-600.
- Шмальгаузен И.И. 1982. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.: 1-383.
- Шмидт В.М. 1963. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* Zinn. (сем. Scrophulariaceae) // *Применение математических методов в биологии*. Л., 2: 81-89.
- Шмидт В.М. 1964. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий // *Применение математических методов в биологии*. Л., 3: 61-69.
- Шмидт В.М. 1969. Аллометрический рост органов растений // *Применение математических методов в биологии*. Л., 4: 109-116.
- Шмидт В.М. 1984. *Математические методы в ботанике*. Л.: 1-288.

- Шрейбер В.К. 2007. «Функция» и её категориальный кластер // *Вестн. Челябинск. ун-та* **17**: 100-114.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А. 2014. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // *Журн. общ. биол.* **75**, 5: 385-393.
- Ялковская Л.Э., Фоминых М.А., Мухачёва С.В., Давыдова Ю.А., Бородин А.В. 2016. Флуктуирующая асимметрия краниальных структур грызунов в градиенте промышленного загрязнения // *Экология* **3**: 213-220.
- Appel T.A. 1987. *The Cuvier–Geoffroy debate. French biology in the decades before Darwin*. Oxford: 1-305.
- Armbruster W.S., Pélabon C., Bolstad G.H., Hansen T.F. 2014. Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals // *Phil. Trans. R. Soc. B.* **369**: 20130245
- Armbruster S., Pélabon C., Hansen T.F., Mulder C.P.H. 2004. Floral integration, modularity, and accuracy: distinguishing complex adaptations from genetic constraints // *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford: 23-49.
- Badyaev A.V., Foresman K.R. 2004. Evolution of morphological integration. I. Functional units channel stress-induced variation in shrew mandibles // *Am. Nat.* **163**, 6: 868-879.
- Clune J., Mouret J.B., Lipson H. 2013. The evolutionary origins of modularity // *Proc. R. Soc. B.* **280**: 20122863.
- Cuvier G. 1800. *Leçons d'anatomie comparée*. P.: 1-521.
- Dall S.R.X., McNamara J.M., Leimar O. 2015. Genes as cues: phenotypic integration of genetic and epigenetic information from a Darwinian perspective // *TREE* **30**, 6: 327-333.
- Eble G.J. 2004. The macroevolution of phenotypic integration // *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford: 253-273.
- Eble G.J. 2005. Morphological modularity and macroevolution: Conceptual and empirical aspects // *Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems*. Cambridge: 221-238.
- Esteve-Altava B. 2017. In search of morphological modules: a systematic review // *Biol. Rev.* **92**, 3: 1332-1347.
- Gayon J. 2000. History of the concept of allometry // *Am. Zool.* **40**, 5: 748-758.
- Gerber S. 2013. On the relationship between the macroevolutionary trajectories of morphological integration and morphological disparity // *PLoS ONE* **8**, 5: e63913.
- Gianoli E., Palacio-López K. 2009. Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants // *Oikos* **118**, 12: 1924-1928.
- Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg C.P. 2014. The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade // *Phil. Trans. R. Soc. B.* **369**: 20130257.
- Gómez J.M., Torices R., Lorite J., Klingenberg C.P., Perfectti F. 2016. The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity and integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan // *Ann. Bot.* **117**, 5: 889-904.
- González A.V., Murúa M.M., Pérez F. 2015. Floral integration and pollinator diversity in the generalized plant-pollinator system of *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae) // *Evol. Ecol.* **29**, 1: 63-75.
- Goswami A., Polly P.D. 2010a. Methods for studying morphological integration and modularity // *Paleontol. Soc. papers* **16**: 213-243.
- Goswami A., Polly P.D. 2010b. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia) // *PLoS ONE* **5**, 3: e9517.
- Goswami A., Smaers J.B., Soligo C., Polly P.D. 2014. The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time // *Phil. Trans. R. Soc. B.* **369**: 20130254.

- Gould S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev.* **41**, 4: 587-640.
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. 2010. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // *Symmetry* **2**: 466-540.
- Guidarelli G., Nicolosi P., Fusco G., de Francesco M.C., Loy A. 2014. Morphological variation and modularity in the mandible of three Mediterranean dolphin species // *Ital. J. Zool.* **81**, 3: 354-367.
- Haber A., Dworkin I. 2017. Disintegrating the fly: A mutational perspective on phenotypic integration and covariation // *Evolution* **71**, 1: 66-80.
- Herrera C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? // *J. Evol. Biol.* **14**, 4: 574-584.
- Herrera C.M., Cerdá X., García M.B., Guitián J., Medrano M., Rey P.J., Sánchez-Lafuente A.M. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus* // *J. Evol. Biol.* **15**, 1: 108-121.
- Herrera J. 2001. The variability of organs differentially involved in pollination, and correlations of traits in Genisteeae (Leguminosae: Papilionoideae) // *Ann. Bot.* **88**, 6: 1027-1037.
- Huxley J.S. 1932. *Problems of relative growth*. N.Y.: 1-276.
- Johnson S.D., Steiner K. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae) // *Evolution* **51**, 1: 45-53.
- Kellner J.R., Alford R.A. 2003. The ontogeny of fluctuating asymmetry // *Am. Nat.* **161**, 6: 931-947.
- Klenovšek T., Jojić V. 2016. Modularity and cranial integration across ontogenetic stages in Martino's vole, *Dinaromys bogdanovi* // *Contrib. Zool.* **85**, 3: 275-289.
- Klingenberg C.P. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses // *Evol. Develop.* **11**, 4: 405-421.
- Klingenberg C.P. 2013. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data // *Hystrix* **24**, 1: 43-58.
- Klingenberg C.P., Badyaev A.V., Sowry S.M., Beckwith N.J. 2001. Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings // *Am. Nat.* **157**, 1: 11-23.
- Klingenberg C.P., Zaklan S.D. 2000. Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing // *Evolution* **54**, 4: 1273-1285.
- Marroig G., Shirai L.T., Porto A., de Oliveira F.B., De Conto V. 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull. II. Evolutionary consequences // *Evol. Biol.* **36**, 1: 136-148.
- Martín-Serra A., Figueirido B., Pérez-Claros J.A., Palmqvist P. 2014. Patterns of morphological integration in the appendicular skeleton of mammalian carnivores // *Evolution* **69**, 2: 321-340.
- Merilä J., Björklund M. 2004. Phenotypic integration as a constraint and adaptation // *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford: 107-129.
- Murren C.J. 2012. The integrated phenotype // *Integr. Comp. Biol.* **52**, 1: 64-76.
- Murren C.J., Pendleton N., Pigliucci M. 2002. Evolution of phenotypic integration in *Brassica* (Brassicaceae) // *Am. J. Bot.* **89**, 4: 655-663.
- Olson E.C., Miller R.L. 1958. *Morphological integration*. Chicago: 1-355.
- Ordano M., Fornoni J., Boege K., Domínguez C.A. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration // *New Phytol.* **179**, 4: 1183-1192.
- Palmer A.R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis and patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 391-421.
- Paz-García D.A., Aldana-Moreno A., Cabral-Tena R.A., García-De-León F.J., Hellberg M.E., Balart E.F. 2015. Morphological variation and different branch modularity across contrasting flow conditions in dominant *Pocillopora* reef-building corals // *Oecologia* **178**, 1: 207-218.

- Pérez-Barrales R., Simón-Porcar V.I., Santos-Gally R., Arroyo J. 2014. Phenotypic integration in style dimorphic daffodils (*Narcissus*, Amaryllidaceae) with different pollinators // *Phil. Trans. R. Soc. B*. **369**: 20130258.
- Pigliucci M. 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes // *Ecology Letters* **6**, 3: 265-272.
- Porto A., de Oliveira F.B., Shirai L.T., De Conto V., Marroig G. 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull. I. Morphological integration patterns and magnitudes // *Evol. Biol.* **36**, 1: 118-135.
- Reiss M.J. 1991. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge: 1-182.
- Russel E.S. 1916. *Form and function*. L.: 1-383.
- Sánchez-Lafuente A.M., Parra R. 2009. Implications of a long-term, pollinator-mediated selection on floral traits in a generalist herb // *Ann. Bot.* **104**, 4: 689-701.
- Sattler R. 1986. *Biophilosophy: analytic and holistic perspectives*. B.: 1-281.
- Tomašević N.K., Cvijanović M., Denoël M., Ivanović A. 2017. Morphological integration and alternative life history strategies: a case study in a facultatively paedomorphic newt // *J. Exp. Zool. B (Mol. Dev. Evol.)* **328**, 8: 737-748.
- Valido A., Schaefer H.M., Jordano P. 2011. Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays // *J. Evol. Biol.* **24**, 4: 751-760.
- Wagner G.P. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity // *Am. Zool.* **36**, 1: 36-43.
- Young R.L., Badyaev A.V. 2006. Evolutionary persistence of phenotypic integration: influence of developmental and functional relationships on complex trait evolution // *Evolution* **60**, 6: 1291-1299.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск 1816: 4077-4079

О размножении кобчика *Falco vespertinus* на южном берегу Выборгского залива (окрестности посёлка Советский)

С.А.Коузов, А.В.Кравчук

Сергей Александрович Коузов, Анна Валентиновна Кравчук. Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская набережная, д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: skouzov@mail.ru

Поступила в редакцию 18 августа 2019

Кобчик *Falco vespertinus* является одним из самых редких видов хищных птиц Ленинградской области (Высоцкий 2002; Пчелинцев 2018). Ранее северная граница его гнездовой области проходила по южному Приладожью. Во второй половине XX века считалось, что этот вид перестал гнездиться в Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский 1983). Однако в последние десятилетия число его встреч в южном Приладожье несколько возросло, известен также случай размножения кобчика в Нижне-Свирском заповеднике (Патрикеев 1989).