

УДК 576.2

С.Т. Нуртазин

Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы
e-mail: nurtazin.sabir@gmail.com

Способы филогенетических преобразований клеток и тканевых систем позвоночных

Рассматриваются различные подходы к анализу морфофункциональных основ эволюционной теории: тихогенетическая концепция ведущей роли в эволюции внешних факторов (классический дарвинизм) и номогенетическая концепция с приматом собственных свойств живого в эволюционном процессе. Приводится краткий обзор по эпигенетической теории эволюции, основанной на признании фиксированного числа целостных фенотипических реакций живого организма на внешние воздействия (набор стабильных морфозов). Анализируется применимость классических принципов (типов) филогенетических морфофункциональных изменений органов на тканевом и клеточном уровнях. Описываются 10 основных типов морфофункциональной эволюции тканевых систем и клеток на примере биодинамике органов внешнего газообмена в ряду Tetrapoda.

Ключевые слова: тихогенетическая и номогенетическая теории эволюции, эпигенетическая теория эволюции, селективный и стабилизирующий отбор, морфофункциональная эволюция, стабильные морфозы.

С.Т. Нуртазин

Омыртқалылардың клеткалық және ұлпа жүйелерінің филогенетикалық трансформациясының тәсілдері

Мақалада эволюциялық теорияның морфофункционалдық негізіне әр түрлі бағытта талдау жүргізілген: жайгенетикалық концепция эволюция барысында қоршаған отра факторларының атқаратын рөлі (классикалық дарвинизм) және номогенетикалық концепция бойынша приматтардың эволюциялық даму барысында өзіндік қасиетінің эволюция барысында атқаратын рөлін қарастырады. Организмнің сыртқы орта факторларына фенотипикалық тұрақты жауап қайтару қасиетін (тұрақты морфоз жиынтығы) мысалға ала отырып эпигенетикалық эволюциялық теорияға шолу жасалынған. Органдардың морфофункционалды және филогенетикалық классикалық өзгерістерін ұлпа және клеткалық деңгейде қарастырылған. Tetrapoda өкілдерінің тыныс алу органдарының клеткалық деңгейінде биодинамикасын мысалға ала отырып, морфофункционалды эволюциясының негізгі 10 типін ұлпалық деңгейде қарастырылған.

Түйін сөздер: жайгенетикалық және номогенетикалық эволюциялық теориясы, эпигенетикалық эволюциялық теория, таңдамалы және тұрақтандырушы сұрыптау, морфофункционалды эволюция, тұрақты морфоздар.

S.T. Nurtazin

Methods of phylogenetic transformations of cells and tissue systems of vertebrates

This article discusses the different approaches to the analysis of morphological and functional foundations of evolutionary theory: tihogenetic concept leading role in the evolution of external factors (classical Darwinism) and nomogenetic concept of the primacy of own properties the living in the evolutionary process. Also provides a brief overview the epigenetic theory of evolution based on the recognition a fixed number of holistic living organism phenotypic reactions to external influences (stable morphoses set). It analyzes the applicability of the classical principles (types) of phylogenetic morphofunctional organs changes at the tissular and cellular levels. Examined 10 major types of morphofunctional evolution of tissue systems and cells on the example organs biodynamics of external gas exchange among the Tetrapoda.

Key words: the tihogenetic and nomogenetic theories of evolution, epigenetic theory of evolution, selective and stabilizing selection, morphofunctional evolution, stable morphoses.

Императивом эволюционного процесса является приспособительный характер лежащих в его основе изменений. По глубокому замечанию Х. Осборна (1934) Ч. Дарвином исследовалось не происхождение видов, а происхождение адаптаций [1]. Взаимоотношение организма и окружающей среды отчетливо проявляется в разнообразных адаптационных перестройках, при этом морфофункциональное или поведенческое выражение приспособленности определяется не только средой, но и особенностями организации животных. Так рыбы, морские птицы и морские звери прекрасно адаптированы к водной среде, однако строение их тела, органов локомоции, ориентации, кардиореспираторной системы, покровы и др. разительно отличаются. Приспособленность является суммарным итогом морфологической, физиологической, биохимической, поведенческой и т.д. специфичности организма в целом и его отдельных систем органов в частности. Фундаментальный принцип естественного отбора наиболее приспособленных форм до сих пор никем не опровергнут. Однако дарвинизм не объясняет достаточно убедительно появление видов с различным уровнем организации, тогда как приспособленность логично вытекает из селективного характера естественного отбора – главной движущей силы эволюционного процесса. При этом некоторые признаки могут и не носить выраженного приспособительного характера, являясь, напротив, слабым местом в борьбе за существование (хвост самца павлина, например). Для снятия этого противоречия Ч. Дарвин специально разработал теорию полового отбора, не всегда убедительно объясняющую многие факты. Отсюда взгляды на адаптации, как на второстепенные явления в эволюции [2]. При этом основным движущим фактором эволюции традиционно считают макромутации, посредством которых сразу формируются новые адаптации, новые виды, новые типы организации [3].

Создатель нового направления в эволюционной морфологии – биоморфологии академик Б. А. Домбровский объяснял появление разнообразных типов строения организма животных и уровня их общей организации пластичностью живой материи в результате специфической реактивности на различные спектры условий внешней среды. При этом на огромном фактическом материале он особенно детально исследо-

довал сложные цепи коррелятивных перестроек внутри организма, как единого целого в результате реактивной изменчивости органов, особенно экзосоматических, на изменения средовых факторов [4]. Слабым местом взглядов Б. А. Домбровского критики считали вопрос о механизмах наследственной передачи протекающих в филогенезе реактивных и коррелятивных морфофункциональных изменений

Большой вклад в теорию морфобиологической эволюции внес крупнейший морфолог, успешно работавший в области теоретической биологии академик И. И. Шмальгаузен (1939, 1945, 1961, 1983). Известно, что Ч. Дарвин описал только селективную ведущую форму отбора, а стабилизирующая форма отбора и ее прогрессивная творческая роль были впервые описаны И. И. Шмальгаузеном. Именно ему принадлежит мысль о том, что «любая адаптивная модификация является выражением нормы реакций, прошедшей длинный путь исторического развития в меняющихся условиях существования. Она связана с выработкой «каналов», по которым идет развитие той или иной модификации. При этом внешний фактор среды только вызывает переключение развития «в один из существующих каналов». Постепенно стабилизирующий отбор элиминирует неудачные «преждевременные» модификационные реакции на случайные колебания среды и заменяет их более «надежными» устойчивыми ответами. В итоге работы стабилизирующей формы отбора снижается детерминирующее значение внешних факторов индивидуального развития и возрастает значение внутренних, наследственных факторов. На основе этого создаются все более автономные, не зависящие от внешних раздражителей механизмы развития. И. И. Шмальгаузен считал наследственные изменения фенотипа не прямыми эффектами мутаций, а результатом длительного процесса фиксации естественным отбором целостных онтогенетических процессов (реакций) – стабильных морфозов [5].

Теоретические разработки Б. А. Домбровского и И. И. Шмальгаузена во многом предвосхитили базовые положения «эпигенетики» К. Х. Уоддингтона, который следующим образом определил это новое направление: «...я ввел термин эпигенетика, произведя его от аристотелевского «эпигенеза» – слова, которое почти вышло из употребления, – и предложил называть эпиге-

нетикой ветвь биологии, изучающую причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип» [6]. Основные интересы эпигенетики Уоддингтон связывал с регуляцией развития, ведущей к созданию фенотипа, хотя и полагал, что при этом должен проводиться и поиск молекулярных механизмов осуществления развития. Он видел две стороны эпигенетики: изменение клеточного строения, включая тканевую дифференцировку, и изменение формы, т.е. морфогенез, считая, что развивающийся «фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси». По его представлениям, существует огромный разрыв между молекулярными процессами, приводящими к формированию третичной структуры белков и, например, образованием в развивающейся конечности пяти пальцев разной формы и длины. Заметим, что и сегодня, кроме некоторых первоначальных успехов в области изучения гомеобокса (Нох-генов) и их связи с членением организма в ходе развития, этот разрыв не преодолен, а единой теории морфогенеза по-прежнему не создано. Вместе с тем, один из наиболее эффективных подходов в современной эволюционной эмбриологии – исследования экспрессии гомеобоксных генов как универсальных регуляторов морфогенеза. Набор этих генов сходен у представителей разных эволюционных ветвей билатерально-симметричных животных. Исследователи научились выявлять экспрессию этих генов, т.е. места в зародыше, где эти гены проявляют активность. Это дает возможность устанавливать гомологию осей и сторон тела, сегментов, отдельных органов в очень далеких группах животных: ведь если один и тот же ген проявляет активность в разных по положению и функции органах, то, скорее всего, эти органы имеют общее происхождение.

Развитием вышеописанных взглядов является эпигенетическая теория эволюции, которая была сформулирована М. А. Шишкиным в 80-х годах XX-го столетия (1984, 1986, 1987, 1988, 2006). В ее основе лежит представление о том, что эволюционный процесс рассматривается как преобразование системы развития, которая определяет характерное для вида потенциальное пространство возможных вариантов фенотипов. Согласно данной теории эволюция фенотипов не может быть описана в терминах генов и их частот, как

полагал в свое время Ф.Г. Добржанский. Это вытекает из того, что любые из осуществимых путей развития воспроизводятся как целостная реакция системы развития или эпигенетической системы (креодов по Уоддингтону) и не могут быть сведены к действию каких-либо отдельных ее элементов. Эпигенетическая система содержит информацию о главном пути развития – адаптивной норме (креоде) и абerratивных путях (субкреодах), т.е. создает динамическое равновесное состояние системы и общее пространство всех возможных отклонений от него – флуктуаций. Причем наиболее устойчивым будет развитие фенотипов, являющихся нормой [7,8]. В этом отношении теория М. А. Шишкина опирается и на взгляды К. Х. Уоддингтона, и соответствует взглядам И.И. Шмальгаузена и Б.А. Домбровского.

Сегодня серьезно обсуждаются реальные молекулярно-генетические механизмы эпигенетической наследственности, а идеи Ламарка из области, бывшей научной «мифологии» вновь вошли в пространство актуальной научной аргументации [9]. Японский молекулярный биолог С. Оно предложил простой механизм: эволюция происходит за счет тиражирования существующих генетических структур и их дальнейшей дивергенции. При этом даже неважно, откуда в геноме появляются новые копии генов: с помощью мигрирующих генетических элементов или специальных ферментов, дублирующих (удваивающих) участки ДНК. Главное, что существует реальная физическая возможность для умножения как отдельных участков и целых хромосом, так и всего генома. Отсюда вытекает блочный принцип генетической теории эволюции: все существующее генетическое разнообразие произошло за счет тиражирования и комбинаторики относительно небольшого числа исходных генетических структур [10]. То-есть, можно говорить о том, что наметились точки соприкосновения морфологов и молекулярных биологов по вопросу о механизмах формирования в геноме популяции тех производных от него эпигенотипов, которые биологически наиболее прогрессивны, т.к. дают наибольший спектр возможностей организму (популяции) в данных условиях среды.

В ходе эволюции во всех сообществах живых организмов идут непрерывные процессы адаптации к постоянно меняющимся условиям существования. При этом адапционные

преобразования общей организации животных (ароморфоз, алломорфоз, дегенерация и т. п.), как целостных систем являются интеграцией частных приспособительных изменений отдельных частей и органов. Выдающийся морфолог, акад. А. Н. Северцов (1949) показал, что эволюция животных и филогенетические изменения их органов совершаются на функциональной, морфофизиологической основе. Он творчески переработал то, что было достигнуто до него в области сравнительной и эволюционной морфологии, прежде всего немецкими морфологами (L. Plate, N. Kleinberg, H. Dorn, A. Reutane) и создал стройную систему принципов (типов) филогенетических изменений органов, исходя прежде всего, из ведущей роли в этих процессах функций. Рассматривая данные принципы с позиций современной эволюционной морфологии необходима определённая корректировка (Нуртазин, 1997), однако в целом они охватывают все основные варианты эволюционных изменений органов, являясь органической частью современной морфобиологической теории эволюции животного мира. Последняя получила подтверждение при изучении путей эволюции, как позвоночных, так и беспозвоночных животных.

Более специфические проблемы возникли при решении вопроса о возможности приложения принципов филогенетических изменений органов к клеточному и тканевому уровню организации. Известно, что в биологии возможны два способа сравнительного анализа. Первый, традиционный, способ (диахронный), заключается в выяснении родственных отношений между объектами в целях анализа их конкретной эволюции.

При втором, (синхронном) способе все объекты считаются равноценными, и целью исследования является изучение особенностей строения конкретного варианта. Оба способа анализа дополняют друг друга и в сравнительной анатомии равноценны. Но в сравнительной гистологии более продуктивным оказался синхронный способ анализа, использованный акад. А. А. Завазиным. Его основная идея состоит в том, что у всех организмов ткани, выполняющие одинаковые функции, эволюционируют параллельно и независимо приобретают сходное строение. Отсюда задача эволюционной гистологии – выяснение принципов организации различных тка-

ней и законов их эволюционных преобразований, их эволюционной динамики.

Любая клетка, как и одноклеточный организм Protozoa, демонстрирует несколько элементарных активных и пассивных функций, обеспечивающих их жизнедеятельность (движение, раздражимость, биосинтетические процессы, поглощение и выделение веществ). То же можно видеть на примере любого органа или системы органов Metazoa. Так в системе внешнего дыхания животных выделяют респираторно-моторный аппарат, воздухопроводящий и собственно респираторные отделы. Каждый из компонентов дыхательной системы характеризуется специфической главной и целым рядом вспомогательных функций. Например, основной функцией проводящих путей является проведение воздуха. Вместе с тем, данные пути обеспечивают согревание и увлажнение воздуха, его очистку от различных дисперсных частиц пыли и микрофлоры, терморегуляцию, испарение влаги, генерацию звука, защитные, экскреторные и опорно-механические функции. Прекращение основной функции, при этом, имеет витальное значение, тогда как купирование любой из дополнительных функций менее важно для организма и может частично компенсироваться другими органами.

Давая общую оценку принципам морфофункциональных преобразований органов животных в ходе филогенетического развития, можно отметить, что они далеко неравноценны по своему значению в эволюции, по широте охватываемых явлений, по глубине обобщения. Некоторые из них входят частью в другие, часто описывают различные аспекты одних и тех же явлений, дублируют друг друга. Что касается применимости типов филогенетических преобразований органов к более глубокому тканевому и клеточному уровням, то здесь необходимо учитывать два основных момента:

1. Все органы построены из клеток и тканей;
2. Любые преобразования органов имеют в основе качественные и количественные изменения на клеточном и тканевом уровнях. Вместе с тем существуют специфические особенности онто- и филогенетических перестроек клеток и тканевых систем, как соподчиненных по отношению к органам;

Согласно данным сравнительной морфологии, гистологии и цитологии, а также нашим данным по биодинамике органов дыхания

Tetrapoda, структурно-функциональная эволюция клеток и тканевых систем осуществляется соответственно следующим принципам:

1. Принцип интенсификации функции тканей и клеток является одним из магистральных путей прогрессивного преобразования тканей и клеток в филогенезе животных. Обычно осуществляется путём усиленного развития специализированных клеточных и тканевых структур, улучшения межклеточных взаимодействий. Интенсификация функции тканевой системы – это многокомпонентный ступенчатый процесс, затрагивающий все её элементы.

Например, интенсификация дыхательной функции лёгких у более активных видов животных сопровождается перестройкой респираторного эпителия: возрастает доля пневмоцитов 1-го типа, образуемые ими вуали становятся более тонкими (как и аэрогематический барьер в целом), изменяется его ультраструктура АГМС, что указывает на функциональную активизацию;

2. Редукция тканевых систем – процесс обратный предыдущему. Выражается в упрощении структурной организации ткани в связи с ослаблением функциональной нагрузки. Примером может служить примитивный характер дифференциации тонких бронхиальных стенок лёгких насекомых и мелких грызунов, в которых отсутствуют хрящевая и часто мышечная ткани, рыхлая соединительная ткань слизистой оболочки редуцирована. Ярким примером редукции клеточных органоидов являются высокоспециализированные клетки, в частности эритроциты млекопитающих, лишённые большинства органоидов и ядерного аппарата.

3. Принцип расширения числа функций, выполняемых тканевой системой является одним из самых универсальных, сопровождается увеличением разнообразия клеточных и неклеточных элементов ткани и обычно предшествует процессу специализации. Примером мультифункциональной ткани является рыхлая соединительная ткань, включающая разнообразные клетки, фибриллярные образования и межклеточное аморфное вещество. Благодаря сложной структуре, данная ткань выполняет разнообразные функции: трофическую, защитную, механическую, заместительную и т. д. Примером узкоспециализированной ткани являются

миоциты, выполняющие одну основную сократительную функцию на основе белков актино-миозинового комплекса. Примером полифункциональных клеток являются альвеолярные макрофаги, выполняющие не только защитные функции, но и синтезирующие широкий ряд (до 60) биологически активных соединений;

4. Принцип уменьшения числа функций и выпадения промежуточных функций тканей и клеток обусловлен специализацией на каких-то узких функциях. Соответственно усиливаются структуры клеток и тканевых систем, ответственные за реализацию данных функций, а остальные редуцируются. В лёгких многих видов низших позвоночных, в частности хвостатых амфибий у которых внешний газообмен осуществляется в значительной мере через кожу, нами, помимо пневмоцитов 1го и 2-го типа описаны несколько «смешанных» типов клеток, совмещающих в себе морфологические и функциональные признаки разных клеточных популяций. В качестве примера можно привести реснитчато-слизистые клетки, участвующие в выполнении функции удаления слизи и аэрозольных частиц (основная функция) и секреции (вспомогательная). Совершенствование и усиление основной респираторной функции вызывает редукцию вспомогательных функций и связанных с ней клеток;

5. Принцип смены функций ткани и клеток в ходе филогенеза встречается не столь часто, как вышеописанные. Происходит смена главной функции. Сменой функций является процесс трансформации в ходе филогенеза рыхлой соединительной ткани общего характера в специализированную жировую ткань. При этом трофическая, барьерно-защитная, заместительная и др. функции сменяются, прежде всего, резервной трофической, вследствие гипертрофии липоцитов. Другим примером является преобразование части мерцательного реснитчатого эпителия трахеобронхиального дерева в железистый эпителий многоклеточных желёз;

6. Субституция тканей и клеток и функций (гомотопная и гетеротопная) на наш взгляд могут быть объединены, так как в обоих случаях функция остаётся константной, лишь происходит смена тканей, клеток и органоидов её выполняющих. Примером может служить смена в филогенезе (и онтогенезе) хрящевого скелета костным. На

клеточном уровне субстанцию функций можно проиллюстрировать эволюцией способов перемещение Protozoa: амeboидный---реснитчатый---жгутиковый;

7. Принцип разделения тканей, клеток и функций один из наиболее распространённых, выражающийся в прогрессивной дифференциации тканей и клеток. Данный тип филогенетических преобразований совпадает с идеей «эволюционного расщепления» А. А. Заварзина. Нами описано прогрессивное увеличение специализированных клеточных типов эпителиальной выстилки лёгких в ряду Tetrapoda;

8. Принцип полимеризации – также носит общий характер и объясняет один из способов интенсификации функций на основе увеличения числа клеток и органоидов её выполняющих. Обычно предшествует олигомеризации;

9. Принцип олигомеризации или уменьшения в филогенезе числа гомологичных образований при интенсификации функции соответствующей системы. Переключается с принципом концентрации функций Кокшайского (1980 г.);

10. Принцип компенсации функций (Догель, 1954) и эволюционной стабилизации функций (Kokshaysky, 1978) в принципе сходны и включают варианты компенсаторной гипертрофии одних органов при ослаблении других на тканевом уровне. Примером является перестройка тканей и клеток иммунной системы в ряду позвоночных животных.

Нам удалось выявить некоторые новые закономерности и моменты в эволюции и адаптации органов дыхания в ряду наземных позвоночных, которые подтверждают принцип единства формообразовательных процессов в органах дыхания наземных позвоночных на основе усложнения архитектоники органа и его тканевых и клеточных структур. Специфичность наиболее примитивных в морфофункциональном отношении лёгких амфибий обусловлена параллельным участием во внешнем газообмене покровов. Видимо ослабление газообменной функции обусловило то, что в лёгких низших наземных позвоночных, особенно примитивных хвостатых амфибий (например, сибирского углозуба) нами были обнаружены малодифференцированные клетки, совмещающие в себе ультраструктурные особенности пневмоцитов как I-го, так и II-го типов. Такие клетки были названы нами «промежуточными».

В целом усложнение тонкой архитектоники легочной паренхимы в ряду рептилии-птицы-млекопитающие идет весьма сходно. Интенсификация внутрилегочной циркуляции воздуха как у рептилий, так и у птиц осуществляется благодаря резервной воздушной емкости -каудального отдела легочного мешка мелких рептилий (да и амфибий) и воздушных мешков у более крупных рептилий, а также у всех птиц. Мы показали, что легкие птиц удивительно напоминают легкие высших рептилий, филогенетически им очень близких. Система воздушных мешков в органах дыхания птиц- это усложнение воздушных мешков дыхательной системы рептилий. А то, что называют воздушными капиллярами легочной паренхимы птиц, на деле является парабронхами, а на уровне собственно респираторного отдела газообмен происходит так же, как и у других тетрапод, включая млекопитающих, в альвеолярных ходах и мешках, но у птиц морфологически очень своеобразных – широких и коротких. Выявить эту организацию респираторного отдела удалось только на серийных срезах с построением объемной модели.

Исследуя ультраструктуру респираторного отдела легких тетрапод, нам удалось выявить большое сходство в клеточном составе эпителиальной выстилки легких у всех исследуемых животных. Например, в респираторном эпителии легких во всех случаях обнаруживались три основных клеточных типа: пневмоциты I-го, II-го типов и легочные макрофаги. Клетки I-го типа сильно уплощены и являются одним из важнейших элементов аэрогематической мембранной системы легких, обеспечивающих газообмен между воздухом и кровью. Пневмоциты II-го типа вырабатывают т.н. сурфактант, формирующий тончайшую фосфолипидную пленку на поверхности респираторного эпителия. Считается, что данная пленка предотвращает спадение и слипание альвеолярных перегородок. Представляется, что другой важной функцией сурфактанта является снижение уровня испарения воды через колоссальную, многократно превышающую по площади поверхность тела, респираторную выстилку при дыхании. Это функция особенно важна для животных, обитающих в аридных условиях, в жарких пустынях. В легких представителей видов из разных классов, обитающих в жарких пустынях, нами была описана однотипная морфофункциональная перестройка

и гипертрофия осмиофильных телец в пневмоцитах II-го типа.

Исследуя филогенез железистых структур воздухоносных путей, мы выявили закономерности их усложнения, которые образуют параллельные ряды у представителей разных классов наземных позвоночных. Появление подобных трахеобронхиальных желез происходило в эволюции тетрапод всегда однотипно от диффузно рассеянных одиночных мукоцитов, через так называемые «скопления железистых клеток» и «железистые ямки» до многоклеточных разветвленных слизистых и серозных желез, коррелятивно с усложнением мезенхимных соединительнотканых производных (птицы и млекопитающие);

Изучая клеточные и тканевые механизмы адаптации органов дыхания к воздействию экстремальных внешних воздействий (гипоксии, высокой и низкой температуры вдыхаемого воздуха и т.д.) мы обнаружили, что существуют два уровня морфофункциональных адаптаций: филогенетические и онтогенетические, принципиально отличающиеся друг от друга. При этом, филогенетические адаптации не являются простой аккумуляцией, усилением онтогенетических адаптаций. То-есть адаптации органов дыхания к холодному воздуху у видов-аборигенов высоких широт и у недавно интродуцированных чужеродных видов имеют принципиально разную морфофункциональную основу.

Литература

- 1 H.Osborn, Aristogenesis, the creative principle in the origin of the species.//*Amer.Natur*/-1934.vol.68, №716,p.193-235.
- 2 Levin R., Evolutionary theory under fire. //*Science*.,1980.vol.210, №4472.,p.883-887.
- 3 Корочкин Л. И., Параллелизм в молекулярной организации геномов и проблемы эволюции // Молекулярные механизмы генетических процессов. – М.: , изд-во «Наука», 1985.
- 4 Домбровский Б.А., Сравнительная морфология животных и синтетическая зоология.//Алма-Ата, Изд-во «Наука». 1982. 305с.
- 5 Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М., изд-во «Наука», 1983.–360 с.
- 6 Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир. С.108–115.
- 7 Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С.142–168.
- 8 Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т.37. №3. С.119–138.
- 9 Jablonka E., Lamb M.J. 2008. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // *The Herald of Vavilov society for geneticists and breeding scientists*. Vol.12. No.1/2. P.242–254.
- 10 С.Г.Инге-Вечтомов.//Поиски периодической системы... в эволюции, "Наука из первых рук", №2(3). 2004. С. 21-25

Reference

- 1 H.Osborn, Aristogenesis, the creative principle in the origin of the species.//*Amer.Natur*/-1934.vol.68, №716,p.193-235.
- 2 Levin R., Evolutionary theory under fire. //*Science*.,1980.vol.210, №4472.,p.883-887.
- 3 Korochkin L. I., Parallelizm v molekulyarnoj organizatsii genomov i problemy ehvolyutsii // Molekulyarnye mekhanizmy geneticheskikh protsessov. – М.: , izd-vo «Nauka», 1985.
- 4 Dombrovskij B.A., Sravnitel'naya morfologiya zhivotnykh i sinteticheskaya zoologiya.//Alma-Ata, Izd-vo «Nauka». 1982. 305s.
- 5 SHmal'gauzen I. I. Puti i zakonmernosti ehvolyutsionnogo protsesssa. – М., izd-vo «Nauka», 1983.–360 s.
- 6 Uoddington K.KH. 1970. Osnovnye biologicheskie kontseptsii // Na puti k teoreticheskoy biologii. М.: Mir. S.108–115.
- 7 Shishkin M.A. 1988. Ehvolyutsiya kak ehpigeneticheskij protsess // Sovremennaya paleontologiya. М.: Nedra. T.2. S.142–168.
- 8 Shishkin M.A. 2006. Individual'noe razvitie i uroki ehvolyutsionizma // Ontogenez. T.37. №3. S.119–138.
- 9 Jablonka E., Lamb M.J. 2008. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // *The Herald of Vavilov society for geneticists and breeding scientists*. Vol.12. No.1/2. P.242–254.
- 10 S.G.Inge-Vechtomov.//Poiski periodicheskoy sistemy... v ehvolyutsii, "Nauka iz pervykh ruk", №2(3). 2004. S. 21-25