

УДК 57.063(075.4)

ЗАКОН ТАКСОНООБРАЗОВАНИЯ И МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

^{1,2}Зуев В.В.

¹Новосибирский государственный университет, Новосибирск;

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, e-mail: vasily.zueff@yandex.ru

Единицей эволюции живых организмов является фенотип – устойчивое проявление генетической программы, сформировавшейся исторически в ходе приспособления особей к изменяющимся условиям окружающей среды. Фенотип включает неизменяющиеся фены, определяющие основу облика организма (фоновые фены), и изменчивые (менделевские) фены, определяющие изменчивый характер некоторых частей организма. Менделевские, изменчивые фены составляют возможность организма для адаптации в меняющихся условиях среды: примером служит снижение частоты фена белой окраски у бабочек *Biston betularia* в районах с повышенным уровнем загрязнения среды – белые бабочки поедаются птицами в большем количестве, чем темные, поскольку становятся хорошо заметными на загрязненных стволах березы. Соответственно можно полагать, что эволюция фенотипа происходит на уровне менделевских фенов – в результате процессов адаптации частота неадаптивных менделевских признаков резко снижается, тогда как частота адаптивных признаков увеличивается. После прохождения различных вариантов менделевских признаков через «фильтр» адаптации, наименее удачные сочетания отсеиваются, а адаптивные включаются в состав устойчивых признаков, образующих основной габитус организма. На фоне устойчивых совокупностей фенов эволюционируют вновь возникающие менделевские признаки и цикл повторяется. В конечном счете, у организмов формируется «ядро» – совокупность устойчивых высокоадаптивных признаков, составляющих основу общего облика организма, и изменяющиеся признаки, как материал для эволюции. В системах классификации групп родственных организмов фены различной степени адаптации и, соответственно различной частоты, фиксируются в форме многоступенчатой иерархической структуры фенов различной степени общности как следствие реализации генетической программы на группах особей.

Ключевые слова: целостный фенотип, генетическая программа, правила наследования признаков, Закон таксонообразования, механизм эволюции живых организмов

LAW OF FORMATION OF TAXA AND MECHANISM OF EVOLUTION OF LIVE ORGANISMS

^{1,2}Zuev V.V.

¹Novosibirsk state University, Novosibirsk;

²Central Siberian Botanical garden SB RAS, Novosibirsk, e-mail: vasily.zueff@yandex.ru

Unit the evolution of living organisms is the phenotype – stable expression of genetic programs that have emerged historically in the course of adaptation of individuals to changing environmental conditions. The phenotype includes not changing the phenes, defining the basis of the appearance of the body (background-phenes), and changeable (Mendelian). Phenes that define the changing nature of certain parts of the body. Mendelian changeable phenes are the body's ability to adapt in a changing environment: an example is the reduction in the frequency of phene white color of *Biston betularia* moths in areas with high air pollution – white butterflies eaten by birds in greater numbers than dark, as they become clearly visible in the contaminated trunks of birch. Accordingly, we can assume that the evolution of the phenotype at the level of Mendelian phenes – as a result of the adaptation process of frequency non-adaptive Mendelian signs sharply decreases, whereas the frequency of adaptive traits increases. After passing various options for Mendelian traits using the filter adaptation, the least successful combinations are eliminated, and adaptive are included in the permanent features that form the primary habitus of the body. On the background of stable sets of phenes evolving emerging Mendelian traits and the cycle repeats. Ultimately, the organisms formed the «core» – a set of sustainable high-adaptive traits that form the basis of the General appearance of the body, and changing the signs, as the material for evolution. In the systems of classification of groups of related organisms phenes varying degrees of adaptation and, respectively, different frequencies are recorded in the form of multi-stage hierarchical structure of fans of various degree of generality as a consequence of the implementation of the genetic program for groups of individuals.

Keywords: complete phenotype, genetic programs, rules of inheritance of signs, Law of formation of taxa, mechanism of evolution of live organisms

Особенности наследования признаков с древних времен интересовали преимущественно селекционеров, главной задачей которых было выведение сортов с хозяйственно ценными свойствами: у растений – сортов с более крупными плодами, более устойчивыми к неблагоприятным условиям, с большим содержанием сахара, у животных – пород высокой молочности

и т.д. Все эксперименты с выведением различных сортов растений и пород животных производились главным образом на скрещивающихся организмах, поскольку в процессе скрещивания особей признаки довольно часто давали разнообразную гамму различных их сочетаний, из которых селекционеры выбирали интересующие их свойства и закрепляли в последующих по-

колениях посредством отбора наиболее перспективных особей. Исследователи замечали, что в процессе скрещивания организмов признаки ведут себя различным образом. В процессе наблюдений было выявлено, что при скрещивании особей одного вида часть признаков, характеризующих основные черты облика особей, остается неизменной, тогда как некоторая часть других признаков может изменяться в последующих после скрещивания поколениях как качественно, так и количественно. Большинство селекционеров привлекали именно качественные изменения признаков, поскольку они позволяли улучшать ценные хозяйственные показатели сортов и пород. Вместе с тем еще не было осознания того, что количественные соотношения признаков скрывают за собой механизмы наследования и механизмы эволюции живых организмов. Впервые на количественную сторону соотношений признаков при скрещивании обратил внимание Г. Мендель, который и зафиксировал различные варианты количественных соотношений признаков у гибридов различных поколений и отразил в форме правил наследования признаков, получивших название законов Г. Менделя.

Менделя, как и предшествующих ему селекционеров, интересовали главным образом признаки образующие различные сочетания, изменяющие облик отдельных частей особи, и особенности их наследования, тогда как массив неизменяющихся признаков не был включен Менделем в анализ. Он исходил из принятой в то время в биологии концепции, развивающейся в рамках классификационного подхода, полагающей, что свойства организмов определяются существенными признаками, фиксирующими классы организмов и определяющими их индивидуальность. Хотя в исследованиях Г. Менделя уже хорошо выражены элементы системного подхода: он рассматривает системы взаимосвязанных признаков.

Представляет интерес рассмотрение правил наследования с точки зрения системного подхода, принятого современной наукой. Поэтому, мы будем исходить из понятия «целостный фенотип», включающее все признаки, фены, слагающие облик организма. Конечно же, можно выделять бесконечное множество признаков, нас же будут интересовать главным образом признаки, характеризующие организм как целостную систему, позволяющие фиксировать целостность организма посредством буквенных символов, обозначающих части облика организма, фенотипа – фены. Целостный фенотип имеет огромное значение для понимания взаимосвязи различ-

ных частей организма, фиксации облика организма как некоего устойчивого образа, позволяющего выделять его среди других организмов или же, наоборот, относить его к группе сходных с ним организмов и т.д. Весь массив признаков – фенов, слагающих фенотипы организмов, был получен в результате многовековой кропотливой работы с организмами, их описаниями, классификацией, в ходе которой выявилось, что фиксировать сходства и различия между организмами удобно, выделяя альтернативные состояния признаков. Впоследствии оказалось, что альтернативные состояния признаков – фены – позволяют не только фиксировать сходства и различия между организмами, но и описывать закономерности наследования признаков у живых организмов. Впервые это ясно и отчетливо было сделано Г. Менделем для скрещивающихся организмов. Со времени открытия Г. Менделя прошло достаточно длительное время. На наш взгляд, наступило время для переосмысления этого открытия с учетом новых данных, накопленных биологией, а также развиваемой современной неклассической наукой системной методологией.

В качестве материала исследования взяты литературные и авторские данные по изучению количественных отношений между признаками в лабораторных и естественных условиях. Метод исследования: философско-научный анализ и обобщение всего массива литературных данных.

Цель исследования: переосмысление концепции наследования признаков живыми организмами, развивающейся до сих пор классической наукой в рамках классификационного подхода, в свете современного системного подхода, развивающегося неклассической наукой.

Механизм наследования признаков и механизм эволюции живых организмов

Характер изменчивости признаков живых организмов и основные типы их наследования были зафиксированы нами в Законе таксонообразования [1, 2]:

1. Образование таксонов происходит вследствие элементарных эволюционных процессов – *дивергенции* и *гибридизации*, действующих на генетическом уровне, в результате чего формируются *таксонообразующие наследственные единицы* – гены и супергены как материальное проявление *генетической программы*, которая фиксируется средствами наблюдения в форме фенотипических проявлений генов: фенов-маркеров таксонов.

2. **Дивергенция** – основной элементарный эволюционный процесс, «расхождение» признаков – образование нового признака на основе старого в процессе адаптации, происходящий на генетическом уровне, который имеет фенотипические проявления.

3. **Гибридизация** – это вторичный элементарный эволюционный процесс – взаимодействие вновь образовавшихся таксонообразующих единиц, специфицирующих таксоны, в результате чего формируются **промежуточные таксонообразующие наследственные единицы** и их фенотипические проявления.

4. Как следствие элементарных эволюционных процессов, образование таксонообразующих наследственных единиц идет по вполне определенным путям (типам), главных из которых два:

$A + \alpha$ (дивергенция),

$A + A\alpha + \alpha$ (гибридизация с образованием промежуточного типа, который можно рассматривать как частный случай гибридизации с образованием нескольких промежуточных типов: $nA + (n-1)A + 1\alpha + (n-2)A + 2\alpha + \dots + 1A + (n-1)\alpha + n\alpha$ [1, 2, 3].

5. **Таксон** – это генетическая программа, реализующаяся на особях в форме фенотипа; фенотип представляет адаптивную часть фенома – устойчивое фенотипическое проявление генома – совокупность фенотипов и суперфенотипов, отображающих характерные черты строения, физиологических особенностей и общего облика групп особей общего родства, сформировавшуюся в конкретный период времени, реализованную на всех особях (живших когда-либо, вымерших или живущих в настоящий момент), находящихся в отношении родства с конкретной особью, взятой в качестве таксономического типа.

С целью исследования целостного фенотипа в рамках системного подхода можно предложить более корректную трактовку законов Менделя: следует выделить всю систему признаков, внутри которой выделяются неизменяющиеся признаки – фоновые, создающие устойчивый облик организма, наследующиеся как одно целое – 1 часть (O), и варианты менделевских – рекомбинирующих признаков, определяющих неустойчивость облика некоторых частей организма, наследование которых происходит по типу либо неполного доминирования – $1A + 2A\alpha + 1\alpha$ (3 части: A, A α , α), либо полного – $3A + 1\alpha$ (две части: A, α). Соответственно, выделяется два основных типа соотношений признаков в системе фенотипа, составляющих фенотип организма:

1. Соотношение фоновые (устойчивые) признаки / рекомбинирующие при-

знаки с неполным доминированием – O: $A + A\alpha + \alpha$ (1:3);

2. Соотношение фоновые (устойчивые) признаки / рекомбинирующие признаки с полным доминированием – O: $A + \alpha$ (1:2).

В данных соотношениях представляют интерес как качественные характеристики организмов (O, A, A α , α), так и количественные их соотношения (1:3, 1:2), фиксирующиеся исследователями в процессе таксономических наблюдений и экспериментов и описанные в научных работах.

Внутри всей системы можно описать также наследование рекомбинирующих признаков по типу неполного $1A + 2A\alpha + 1\alpha$ (1:2:1) или полного доминирования $3A + 1\alpha$ (3:1), что и было сделано Г. Менделем.

У бесполок организмов будет иметь место главным образом элементарный эволюционный процесс – дивергенция, приводящая к одному варианту наследования признаков:

3. Соотношение фоновые (устойчивые) признаки / дивергирующие признаки – O: $A + \alpha$ (1:2).

Корректировка правил наследования признаков Г. Менделя имеет большое значение, поскольку характер наследования признаков обусловлен их адаптивными характеристиками, возникающими вследствие адаптивных процессов, происходящих в системе организм-среда, что отражается непосредственно в увеличении или уменьшении численности организмов в процессе эволюции [1,4]. Адаптивный характер изменчивости признаков обуславливает сходные изменения организмов как реакцию на определенные изменения условий среды, отражающиеся непосредственно в облике организмов: можно выделить сходные признаки различной степени общности, что демонстрирует классическая таксономия в форме иерархической системы классификации. Различная степень общности признаков обусловлена двумя факторами, вытекающими из приведенных выше расчетов: во-первых, частотой устойчивых фенотипов в популяциях, образующих ядро фенотипа и определяющих основные адаптивные свойства организма, во-вторых, различной частотой рекомбинирующих фенотипов в популяциях, определяющих адаптивность отклоняющихся от основного фенотипа вариантов. Соответственно, иерархическая система классификации отражает различные этапы эволюции живых организмов, как следствие изменения их адаптивных характеристик и, соответственно, их количественных соотношений.

Адаптивный характер изменений признаков не всегда представлен в явной фор-

ме и часто требует длительных наблюдений для выявления характера адаптаций и соответствия их изменениям окружающей среды. Наиболее важным и очевидным проявлением адаптивности или неадаптивности признака является его частота в популяциях особей [1, 4, 5]. В качестве наиболее простой модели адаптивности признаков можно принять характер наследования окраски бабочек *Biston betularia* – березовой пяденицы: в техногенных районах кора берез загрязняется и приобретает темный цвет, поэтому белые пяденицы поедаются птицами в большем количестве, чем темноокрашенные, поскольку становятся заметными на темной коре берез [3]. Соответственно фен белой окраски значительно снижает частоту в популяциях бабочек *Biston betularia*. Данная модель, дополненная математическими расчетами, была использована нами для изучения частоты фенов и показателей их адаптивности в популяциях родов горечавковых (*Gentianaceae*). Модель оказалась очень эффективной: она позволила математически рассчитать частоту и показатели адаптации фенов и фенотипов, которые полностью подтвердились на фактическом материале – данных по экологической амплитуде и величине ареалов фенов и фенотипов [1, 4, 5, 6].

С учетом сказанного, можно предложить следующую концепцию эволюции живых организмов [1, 2]. Как было показано выше, фены по своим адаптивным и эволюционным параметрам можно разделить на фоновые (устойчивые) и менделевские (рекомбинирующие). Эволюция фенов начинается с их «менделевского» состояния – когда они сформировались в результате дивергенции и способны к рекомбинации во время последующих процессов гибридизации. В дальнейшем, после прохождения различных их сочетаний через «фильтр» адаптации, наименее удачные сочетания отсеиваются, а адаптивные образуют устойчивую структуру – фоновые совокупности фенов, наследующиеся впоследствии без рекомбинаций, как одно целое, они могут рекомбинировать лишь в результате случайных мутаций, которые обычно оказываются нежизнеспособными. На фоне устойчивых совокупностей фенов эволюционируют вновь возникающие менделевские признаки и цикл повторяется.

Возникающая в результате исторического развития системы живых организмов структура была зафиксирована исследователями в форме многоступенчатой иерархической классификации, которая трактовалась как следствие эволюции таксонов различного ранга. Ранее мы показали,

что таксоны различного ранга, выделяемые классической таксономией, фактически представляют фены (существенные признаки – в терминологии классической таксономии), репрезентирующие группы организмов, не обладающие признаками индивидов, а не целостные фенотипы, репрезентирующие организмы и их группы как индивидуальные образования [1]. Фены или их совокупности не являются естественными объектами, поскольку представляют собой проявление части генетической программы, тогда как полное проявление генетической программы – есть целостный фенотип.

Соответственно, мы предлагаем новую трактовку иерархической классификации в рамках системного подхода. Процессы, происходящие в группах организмов аналогичны процессам в отдельном организме, поскольку являются следствием реализации общей генетической программы, сформировавшейся под воздействием условий окружающей среды. Каждая отдельная особь несет признаки всех рангов, которые классическая таксономия относит к таксонам разного ранга. Соответственно, как результат реализации генетической программы в группах родственных особей наблюдаются количественные соотношения между фоновыми и менделевскими фенами, аналогичные описанным выше для отдельного организма. Фоновые фены образуют устойчивое «ядро» – фенотип, наследующийся как одно целое, совместно с которым всегда присутствуют и менделевские фены, составляющие «кипящий» эволюционирующий слой всей иерархической структуры фенов. Исходя из расчетов приведенных выше, можно полагать, что при гибридизации и рекомбинации фенов расщепление идет либо по типу различных вариантов неполного доминирования фенов – $A + 2A\alpha + \alpha$, соответственно формируется три фена (суперфена) – A , $A\alpha$, α , или полного – $A + 3\alpha$, соответственно формируется два фена – A и α , по отношению к которым вся остальная многоступенчатая структура наследуется как одно целое. Получаются два типа структур: первая – (фоновые фены как одно целое) : (число менделевских фенов) = 1 : 3, и вторая – (фоновые фены как одно целое) : (число менделевских фенов) = 1 : 2.

Отмеченные количественные соотношения фенов подтверждаются на фактическом материале в различных систематических группах. С учетом того, что каждая ступень иерархической системы содержит в среднем два альтернативных и один промежуточный фены-маркеры, иерархию

можно описывать математически, оценивая приближенно число маркеров на каждой ступени иерархии. Данные расчеты проводились различными авторами в XX в. В качестве количественных параметров выступают число фенотипов (таксономических категорий – в классическом понимании) и различные константы при описании иерархической структуры. Для описания иерархической структуры разными авторами предложена следующая формула:

$$N_n = k^n,$$

где N_n – число фенотипов ранга n , k – константа, имеющая разные значения у разных таксономических групп. Например, Ги Роберти [7] вывел формулу для математического описания иерархической структуры на примере семейства сорговых:

$$N_n = 3^n$$

Л.Л. Численко [8] для гарпактицид (ракообразные) предложил формулу для определения полного таксономического разнообразия:

$$N_T = \sum_{n=1}^6 3,3^n \sum \lg N_n$$

где N_T – полное таксономическое разнообразие, N – число таксономических категорий (фенотипов), n – порядковый номер таксономического ранга. Им было также установлено, что среднее число таксономических категорий ранга $n-1$, принадлежащих категории ранга n равно 3,3. Соответственно, учитывая наши расчеты, число фенотипов ранга n можно определить по формуле $N_n = 3,3^n$. Автором настоящей работы на основе структурного анализа семейства *Gentianaceae* была выведена эмпирическая зависимость числа фенотипов от ранга [9, 10]:

$$N_n = 2,7^n$$

Из работ, касающихся иерархической структуры, но без математического описания, можно отметить работу А.Н. Голикова [11] по моллюскам. В ней отмечен закономерный характер изменения числа таксономических категорий в зависимости от таксономического ранга.

Из приведенных материалов по различным таксономическим группам растений и животных (сорговые, горчачковые и ракообразные – гарпактициды) видно, что число фенотипов ранга $n-1$, сцепленных с фенотипом ранга n , варьирует от 2,7 до 3,3 и в среднем, по-видимому, приближается к 3. Исходя из этого, можно сделать вывод, что при гибри-

дизации менделевских признаков преобладает неполное доминирование, поэтому соотношение между количествами фенотипов на каждой ступени всей иерархической структуры будет равно приблизительно 3:

$$f^n: f^{n+1} \approx 3.$$

Эта особенность конструируемых исследователями фенетических систем позволяет описать математически иерархическую структуру, а также прогнозировать число фенотипов на различных уровнях иерархии и приближенно оценивать число видовых фенотипов в различных таксономических группах. Автором для ряда семейств были рассчитаны теоретически числа фенотипов различного ранга, которые оказались очень близки к реальным числам фенотипов, например, у горчачковых расчетное число фенотипов 4-го ранга составило 81, реальное – 83, расчетное число фенотипов 7-го ранга (видов) – 972, реальное – 1050 [9]. Это подтверждает нашу мысль о том, что развитие теории таксономии идет по пути выявления альтернативных и промежуточных фенотипов-маркеров.

Соответственно, ранг определяется посредством ранжирования фенотипов-маркеров по степени их общности. Ранг – это оценочная категория, выявляющая степень общности фенотипа-маркера по представленности его у организмов: чем большее количество организмов охвачено данным фенотипом-маркером, тем выше его ранг. Например, самый высокий ранг (надцарство) фиксируется фенотипом, маркирующим наличие или отсутствие ядра в клетках, характеризующим крупные группы организмов: надцарства доядерных (бактерии) и ядерных (грибы, растения и животные). Результатом ранжирования являются имена, фенотипы-маркеры и соответствующие им символы или термины, фиксирующие ранг. Например, *Gentiana* – венчик с промежуточными складками – 1-ый ранг (общее, в рамках классической таксономии – род); *Gentiana lutea* – венчик желтый, отдельный до основания – 0-ой ранг (частное, в рамках классической таксономии – вид).

Итак, на группах особей мы наблюдаем совокупности фенотипов различного ранга, из которых часть составляют фоновые фенотипы – устойчивую структуру («ядро» или фенотип), наследующуюся как одно целое, и большое разнообразие эволюционирующих менделевских фенотипов (видовых и внутривидовых), которые в процессе рекомбинаций образуют большой спектр изменчивости фенотипов-маркеров и переходных их форм. Исходя из этого, целесообразно выделять таксоны ранга «род» и «вид» в соответствии с адаптивными и эволюци-

онными характеристиками фенотипов. Согласно представлениям К. Уоддингтона [12] можно полагать, что род (устойчивая часть фенотипа) – это основная траектория развития (креод), обуславливающая развитие нормального (дикого) фенотипа популяции, видовые признаки можно рассматривать как субкреоды (виды – рекомбинирующие фены), различные отклонения от нормального фенотипа, пока не имеющие высоких адаптивных свойств, которые могут в дальнейшем привести к прогрессивным адаптивным изменениям.

Таким образом, единицей эволюции живых организмов является фенотип – устойчивое проявление генетической программы, сформировавшейся исторически в ходе приспособления особей к изменяющимся условиям окружающей среды. Особенности наследования признаков в группах живых организмов определяются количественными соотношениями фенотипов, слагающих фенотипы, при этом количественное выражение фена определяется его адаптивными показателями. Механизм эволюции живых организмов обусловлен процессами дивергенции и гибридизации признаков, имеющими количественные выражения, в ходе которых формируется устойчивая структура – фенотип. Лабильность фенетической системы определяется эволюционирующими признаками, дополняющими устойчивое ядро системы – фенотип.

Заклучение

Единицей эволюции живых организмов является фенотип – устойчивое проявление генетической программы, сформировавшейся исторически в ходе приспособления особей к изменяющимся условиям окружающей среды. Фенотип включает неизменяющиеся фены, определяющие основу облика организма (фоновые фены), и изменчивые (менделевские) фены, определяющие изменчивый характер некоторых частей организма. Менделевские, изменчивые фены составляют возможности организма для адаптации в меняющихся условиях среды: примером служит снижение частоты фена белой окраски у бабочек *Biston betularia* в районах с повышенным уровнем загрязнения среды – белые бабочки поедаются птицами в большем количестве, чем темные, поскольку становятся хорошо заметными на загрязненных стволах березы. Соответственно можно полагать, что эволюция фенотипа происходит на уровне менделевских фенотипов – в результате процессов

адаптации частота неадаптивных менделевских признаков резко снижается, тогда как частота адаптивных признаков увеличивается. После прохождения различных вариантов менделевских признаков через «фильтр» адаптации, наименее удачные сочетания отсеиваются, а адаптивные включаются в состав устойчивых признаков, образующих основной габитус организма. На фоне устойчивых совокупностей фенотипов эволюционируют вновь возникающие менделевские признаки и цикл повторяется. В конечном счете, у организмов формируется «ядро» – совокупность устойчивых высокоадаптивных признаков, составляющих основу общего облика организма, и изменяющиеся признаки, как материал для эволюции. В системах классификации групп родственных организмов фены различной степени адаптации и, соответственно различной частоты, фиксируются в форме многоступенчатой иерархической структуры фенотипов различной общности как следствие реализации генетической программы на группах особей.

Список литературы

1. Зуев В.В. Введение в теорию биологической таксономии. – М.: НИЦ ИНФРА-М, 2015. – 168 с.
2. Zuev V. Project of a theoretical biological systematics: on a way to rapprochement biological systematics and genetics // Eastern European Scientific Journal. – 2014. – № 2. – P. 23–48.
3. Зуев В.В., Розова С.С. Проблемы таксономии и перспективы их решения // Успехи современной биологии. – 2000. – Т. 120, вып. 3. – С. 240–252.
4. Зуев В.В. Адаптация: качественный и количественный аспекты // Растительный мир Азиатской России. – 2015. – № 1(17). – С. 3–10.
5. Левонтин Р.К. Адаптация / Э. Майр, Ф. Айала и др. Эволюция. – М., 1981. – С. 241–264.
6. Зуев В.В. Проблема реальности в биологической таксономии. – Новосибирск, 2002. – 192 с.
7. Проханов Я.И. Математическая теория эволюции покрытосемянных (по Роберти) // Второе московское совещание по филогении растений. – М.: Изд-во МГУ, 1964. – С. 54–58.
8. Численко Л.Л. О структуре таксонов и таксономическом разнообразии // Журн. общей биол. – 1977. – № 38. – С. 348–358.
9. Зуев В.В. Ранжирование таксонов методами структурного анализа // Успехи соврем. биол. – 1994. – Т. 114, № 1. – С. 22–29.
10. Зуев В.В. Закономерности развития структуры таксонов высших растений в процессе адаптивной эволюции на примере семейства Gentianaceae // Успехи соврем. биол. – 1996. – Т. 116, № 6. – С. 673–685.
11. Голиков А.Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции. Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. – Л.: Изд-во Зоол. Ин-та, 1976. – С. 90–96.
12. Waddington C.H. The strategy of the genes: A discussion on some aspects of theoretical biology. London: Allen & Unwin, 1957.