

Эпигенетическая наследственность у растений. К эпигенетическим относят такие изменения в клетках, которые не затрагивают химический код нуклеиновых молекул. Предмет эпигенетики – наследуемые новообразования в идиоплазме клеток, возникающие в ходе онтогенеза и приводящие к наследуемым изменениям признаков на уровне целых растений. К эпигенетической форме изменчивости у растений можно отнести: а) автополиплоидию (кратное изменение числа хромосом в ядрах клеток); б) аллополиплоидию (объединение двух кариоплазм при отдаленных скрещиваниях); в) внутригеномные перестройки структуры хромосом (транслокации); г) перенос геномов из цитоплазмы одного вида в цитоплазму другого вида; д) «ротационная» изменчивость макропризнаков в популяциях, т. е. перепрограммирование онтогенеза и системных признаков особей на базе альтернативных программ развития; е) феномен белковой наследственности и др. Экспериментальные изменения в цитоскелете клеток под воздействием цитостатиков, наглядный пример аналоговой формы наследственности, на основе которой формируется эпигенетическая изменчивость и наследственность у полиплоидных форм растений.

Эпигенетическая парадигма наследственности вернула биологии системный стиль мышления, позволяя рассматривать наследственную изменчивость не только отдельных генов или блоков генов в популяциях, но и наследственную изменчивость целостных систем (например, репродуктивных признаков растений). Многие эффекты полиплоидии у растений связаны со свойствами цитоскелета и веретена деления клеток (аналоговая наследственность): числа хроматид в хромосомах, числа хромосомных наборов в ядрах клеток и др.

Литература

1. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1989. 864 с.
2. *Инге-Вечтомов С.Г., Борхсениус А.С., Задорская С.П.* Белковая наследственность: конформационные матрицы и эпигенетика // Информ. вестник ВОГиС, 2004. Т.8. №2. С.60–66.
3. *Лен Ж.М.* Супрамолекулярная химия: Концепции и перспективы. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН.1998. 334 с.
4. *Малецкая Е.И., Юданова С.С.* Особенности цветения и микроспорогенеза у гаплоидных растений свеклы. 2008 (настоящий сборник). С. ? ??
5. *Малецкий С.И.* Иерархия единиц наследственности, изменчивость, наследование признаков и видообразование у растений // Эпигенетика растений. Новосибир. ИЦиГ СО РАН, 2005а. С. 7–53.
6. *Малецкий С.И.* Эволюционная биология. Словарь терминов. Новосибирск, ИЦиГ СО РАН, 2005б. 180 с.
7. *Оленов Ю. М.* Эпигеномная изменчивость // Онтогенез 1970. Т.1. №1. С. 10–16
8. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.
9. *Спенсер Г.* Наследственность // Основания биологии. С.-Петербург, 1870. Издание Н.П. Полякова. С. 173–187.
10. *Тер-Ованесян М.Д., Паушкин С.В., Кушниров Н.В.* Молекулярные механизмы белковой наследственности: прионы дрожжей // Молекулярная биология, 1998, т.32, №1, с. 32–42.
11. *D'Amato F.* Cytogenetics of plant cell and tissue culture and their regenerates // CRC Critical Reviews in Plant Sciences. 1985. V. 3. № 1. P. 73–112.

МИХЕЕВ А.Н.

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины,
Украина, 03143, г. Киев, ул. акад. Заболотного, 148, ИКБГИ НАНУ, тел.: 257-82-44,

О СООТНОШЕНИИ СЕЛЕКТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И НОМОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ФИЛОГЕНЕЗА

При исследовании биологических процессов исследователи стараются использовать максимально простые «модельные объекты». Примером успешности применения такого подхода является использование плодовой мушки в генетических исследованиях, кишечной палочки в радиобиологическом эксперименте и др. Очевидно, что «модельный объект» не обязательно должен иметь биологическую природу. Достаточно чтобы он соответствовал принципам и методам построения аналоговых моделей, особенностью которых является приемлемый уровень изоморфности с моделируемым объектом, что, в свою очередь, обеспечивает эвристичность таких моделей. Технологические процессы также могут быть аналогом процессов биологических и, в частности, эволюционных. Поскольку феноменологическим проявлением эволюции биологических систем является преобразование их структурно-функциональных параметров, то представляется возможным использовать в качестве ее модели технологию штамповки, которая имеет много общих формальных признаков с процессом эволюционных преобразований. По нашему мнению это поможет приблизиться к решению одной из самых важных проблем теории эволюции – определению соотношения селектогенетических и номогенетических механизмов.

В рассматриваемой технологии всегда присутствует преобразуемая заготовка-объект (ЗО) и форма-штамп (ФШ), действующая на заготовку и имеющая определенные физические характеристики. Вероятно, что аналогом ФШ является комплекс эволюционных факторов, придающих биологическому объекту определенные структурно-функциональные характеристики, оптимизирующие его взаимодействия с окружающей средой. Таким образом, заготовка в этом случае является аналогом эволюционирующего объекта, а ФШ – субстратным (вещественным) носителем своеобразного «плана строительства» биологического объекта, фактически «цели», к которой он «свободно» стремится. Вместе они (заготовка-объект и форма-штамп-план-цель) образуют систему, способную, подобно любой другой системе «работать», т.е. эволюционировать. Каким же образом «работает» такая система? Вернемся снова к модели. На заготовку давит форма-штамп, который выступает одновременно как внешний (экзогенный) фактор «изменчивости» ЗО и фактор отбора, поскольку, во-первых, он (ФШ) изменяет исходные характеристики ЗО, а, во-вторых, ФШ может разрушить («убить») ЗО. Фактически, наблюдается «селектогенетический» эффект «деятельности» ФШ (как аналога комплекса эволюционных факторов). И не просто селектогенетический, а его экзогенный компонент, который дополняется эндогенным («собственным») компонентом, сформировавшимся на этапе предыстории ЗО. Разумеется, в этой ситуации следует также учитывать экзогенный («принадлежащий» ФШ) и эндогенный («принадлежащий» ЗО) «номогенетический» аспекты «деятельности» такой системы. Например, комплекс факторов («ФШ») может просто «загонять» биологический объект («ЗО») в экологическую нишу, или же сам может быть достаточно сложным, чтобы преобразовывать биологические объекты, как это бывает в случае участия в эволюционном процессе собственно биологических факторов. Предшествующие характеристики ФШ, параметры которого существенны для данной технологии, и которые, в конечном счете, приобретает («отражает» в себе) ЗО и есть тот внутренний компонент номогенетического, направляющего фактора преобразования системы «ФШ – ЗО» в «лице» ЗО под влиянием внешнего ФШ-фактора.

В любой системе, образующие ее элементы, можно разделить на «элементы-формы» и «элементы-заготовки», т.е. на элементы направляющие (осуществляющие номогенетический процесс) и элементы направляемые, различие между которыми, разумеется, не абсолютное. При этом форма заготовки, которую в конечном итоге она приобретает, не обязательно должна соответствовать форме пресса. Так, например, в случае литья под давлением заготовка (металл) приобретает форму абсолютно не связанную с формой устройства, обеспечивающего лишь давление на расплавленный металл в определенном направлении. Иначе говоря, факторы-системы и элементы объекта-системы обладают как селектогенетическими, так и номогенетическими свойствами. Предшествующую форму (в общем случае исходные условия, состояние элементов объекта, их свойства) можно рассматривать как своеобразный план, проект (квазиплан), который при определенных внешних и внутренних условиях может реализоваться (актуализироваться) в виде соответственно преобразованного элемента-«заготовки».

Следует различать две «эволюциогенные» причины-факторы: во-первых, внешнюю причину-фактор с различными в разных случаях соотношениями селектогенетических (хаотически возникающих позитивных и негативных) и номогенетических (направленных позитивных и негативных) потенциалов и, во-вторых, внутреннюю причину-фактор с таким же различным в разных случаях соотношением селектогенетических и номогенетических потенциалов (от практического хаоса через квазиплан до собственно плана). Первая (внешняя) причина способствует не только реализации внутренних потенциалов (возможностей) системы, на которую она действует, но и оказывает определенное эмерджентное (новообразующее) действие, меняя параметры формы объекта. Другими словами, ФШ «может» изменить параметры предшествующей формы в объекте (ЗО) или даже создать ее, т.е. оставить «отпечаток», который может выступать в роли новой формы. Вторая, внутренняя причина (при рассмотрении ее номогенетического, преформистского компонента) канализирует, направляет действие внешнего фактора-причины, обеспечивая его «подвод» к соответствующей части объекта. Внешний фактор (внешняя причина) при этом «находит» специфическую (критическую), соответствующую точку приложения в объекте и «придает» ему ту форму, на которую он (объект) потенциально способен. В этом можно было бы усмотреть некое подобие целесообразности поведения объекта (системы-объекта – СО), поскольку его преобразование как бы «предначертаны» (заданы, предопределены) собственными свойствами. Однако, поскольку без внешнего фактора (системы фактора - СФ) эта реализация невозможна, то следует говорить лишь о квазицелесообразности.

Чем менее организованы внешние факторы (например, ионизирующая радиация, химические мутагены и т.п.), тем в меньшей степени они способны оказывать формообразующее действие на СО. Для таких факторов остается главным образом лишь функция разрушения. В лучшем случае они выполняют роль «шлифовальщиков» предшествующих форм СО (например, мутагенез под действием физических и/или химических факторов) или некоего подобия спусковых крючков, освобождающих потоки вещества, энергии и информации в СО, «протекающих» по предсуществующим формам. Для биологических факторов следует отметить наличие у них более выраженной способности к «штамповочной» роли, т.е. к передаче определенной информации СО. В общем случае внешние факторы могут изменить количество элементов СО, их качество и отношения между ними, но при этом характер этих изменений будет зависеть и от самой СО, число возможных состояний которой (в рамках ее индивидуальности) не бесконечно (Урманцев, 1988). Что касается внутренних факторов, то они представляют собой, фактически, все характеристики СО, включая ее способность реализовывать закономерные и случайно возникшие программы изменений (роста, развития, перемещения в пространстве и т.д.). Давление внешних факторов изменяет программы и квази-программы СО, делая их более или менее адаптированными к действующему фактору, который в данном случае выступает и в роли фактора отбора. Направленность измене-

ний СО определяется предсуществующим набором программ (квазипрограмм, свойств, параметров) системы.

Рассмотрим конкретный пример, который часто приводится в литературе по теории эволюции – происхождение рыбки-брызгуна. Что здесь могло выступать в роли «пресса», давящего на «бедного» предка этого вида? Иначе говоря, какой фактор преобразовал первоначальную морфофункциональную организацию далекого предка метко плюющей рыбки? Допустим, это был биологический фактор в виде добычи-корма, плавающей на поверхности воды. Этот фактор «вынуждал» определенную часть популяции (наиболее «удачливую») к рефлекторной деятельности в виде хватательно-глотательного рефлекса. Со временем действие фактора постепенно ужесточалось, т.е. становилось все труднее добывать насекомых, большая часть которых находилась над водой. Если бы уровень фактора оставался постоянным, то срабатывала бы обычная рефлекторная схема. Постепенно фенотипически (поведенчески, и не обязательно генетически) приспособленные особи начинают доминировать. Происходит это на первых порах путем подражания, т.е. миметического процесса (Докинз, 1993). Таким способом формируется новый стереотип поведения, подкрепленный в определенной степени морфофункциональными «приобретениями» и не обязательно закрепленными генетически. Однако, рано или поздно эти «приобретения» закрепляются генетически, поскольку физиолого-биохимическая активность в соответствующих тканях, обусловленная репрессией/дерепрессией соответствующих генов, в определенной степени сказывается на генетической активности генеративных тканей. В свою очередь, активность локусов делает их более мутабельными, что обеспечивает определенную степень направленности мутагенного процесса и, в конечном счете, позволяет генетически «закрепить» «благоприобретенные» признаки и навыки (Чайковский, 1990). В чем здесь проявилась «направленность» эволюции? Внешний фактор не задавал содержание преобразований. Он лишь «позволял» (создавал условия) для имманентного (внутреннего) процесса преобразования системы, которая была поставлена в условия, вынуждающие ее меняться. Однако меняться не вообще, а лишь в том направлении, в котором она могла измениться в силу своих внутренних «обстоятельств» (свойств, параметров и т.п.). Система не «стремится» эволюционировать, не стремится реализовывать свои «задумки». К этому ее вынуждают внешние обстоятельства (или внутренние в виде «свободной» эволюции, являющейся результатом суперпозиции предшествующих влияний). Даже если эволюция системы выглядит как «внешне беспричинная», то следует при этом иметь ввиду наличие определенной инерционности в реагировании систем на внешнее воздействие. Так, даже когда действие внешнего фактора закончилось, система продолжает, например, двигаться («реагировать»), создавая впечатление «свободно двигающейся» (свободно эволюционирующей) системы.

В отношении онтогенеза можно сказать нечто аналогичное. Внешние факторы (свет, температура, вода и др.) загоняют биосубстраты (составляющие, элементы биосистемы) в формы, которые «лепит» геном, выступающий в роли главного «преформиста». Эпигенетический компонент развития появляется (или проявляется) за счет того, что в процессе «лепки» геномом форм последние способны объединяться («самособираться», интегрироваться), образуя новые формы, «непредусмотренные» напрямую (непосредственно) геномом. Эти новые формы способны повлиять на работу самого генома, изменяя спектр его активности, т.е. формируя новый эпигенотип.

Все вышесказанное позволяет сделать метавывод о том, что в процессе онтогенеза идет формирование программ от генотипа до программ фенотипа, а в процессе филогенеза фенотипические (социальные, поведенческие, когнитивные, физиолого-биохимические и т.д.) программы, в конечном счете, закрепляются генетически, т.е. движение программ (по сравнению с онтогенезом) идет в обратную сторону – от фенотипических к генотипическим.

Литература

1. Докинз Р. Эгоистичный ген. – М.: Мир, 1993. – 318 с.
2. Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы // Система. Симметрия. Гармония; Под ред. В.С. Тюхтина, Ю.А. Урманцева. – М.: Мысль, 1988. – С. 38–130.
3. Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатроники. – М.: Наука, 1990. – 272 с.

Резюме

Рассмотрено соотношение селектогенетических и номогенетических механизмов эволюции. С использованием аналоговой модели эволюционного процесса показано существование преформистского и эпигенетического компонентов экзогенных и эндогенных факторов эволюции. Высказаны предположения о возможном механизме наследования «благоприобретенных признаков».

Розглянуто співвідношення селектогенетичних і номогенетичних механізмів еволюції. З використанням аналогової моделі еволюційного процесу показано існування преформістського та епігенетичного компонентів екзогенних і ендогенних факторів еволюції. Висловлені припущення про можливий механізм успадкування «набутих позитивних ознак».

The correlation of selectogenetic and nomogenetic mechanisms of evolution is considered. With the use of analog model of evolutionary process existence of preformistic and epigenetics components of exogenous and endogenous factors of evolution is shown. Suppositions about the possible inheritance mechanism of «acquiring signs» are outspoken.

СИВОЛАПОВ А.И.

Воронежская государственная лесотехническая академия,
Россия, 394613, Воронеж, ул. Тимирязева, 8, e-mail: lescul@vglta.vrn.ru

РОЛЬ ИНТРОГРЕССИВНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ РОДА *POPULUS*

Представления об эволюционной роли интрогрессивных гибридов древесных пород разноречивы. Дискуссионным является вопрос о значении гибридов в видообразовании. У хвойных пород примером такой гибридизации может служить лиственница Чекановского – гибрид лиственницы сибирской и Гмелина [6], что подтвердил В.Л. Семериков в 2007 г.; ель финская – гибрид ели европейской и сибирской (отметил Л.Ф. Правдин в 1975 г. и др.). Аналогичные закономерности интрогрессивной гибридизации наблюдаются среди тополей [1,2,8, 9, 10, 11].

У более 10 % всех покрытосеменных установлены хромосомные числа. Эволюция кариотипов покрытосеменных растений шла в основном двумя путями: изменение числа хромосом, без изменения их морфологии, и изменение морфологии хромосом с изменением или без изменения их числа.

Материалы и методы.

Тополь относится к древнейшему роду покрытосеменных растений, встречается с верхнего мела и широко распространен в третичных отложениях [5]. Предполагается, что тополь возник в высоких широтах и распространился к югу.

Род *Populus*, входящий в семейство *Salicaceae*, включает в северном полушарии 110 видов тополей (Соколов, 1951). В бывшем СССР В.Л. Комаров (1934) выделяет 30 аутохтонных видов, которые объединяет в три подрода: Туранга (*Turanga Vge.*), Лейка (*Leuce Duby*) и Настоящие тополи (*Eurpopulus Dode*). Подрод *Turanga* и *Leuce* В.Л. Комаров разделяет на ряды, а Настоящие тополя – на секции. Эта система принята также в сводке «Деревья и кустарники СССР» (т. II, 1951). Французский систе-