



Государственный Дарвиновский музей

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

Кафедра биологической эволюции МГУ

Материалы конференции

Современные проблемы биологической эволюции

К 100-летию

Государственного Дарвиновского музея

17—20 сентября 2007

г. Москва



**Государственный Дарвиновский музей
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ**

Материалы конференции

**Современные проблемы
биологической эволюции**

к 100-летию Государственного Дарвиновского музея

17—20 сентября 2007
Москва

ББК 28.02
С 568

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17—20 сентября 2007, г. Москва. — М.: Изд-во ГДМ, 2007. — 325 с.

ББК 28.02

Редакторы: Рубцов А.С., Самохина И.Ю.
Корректор: Янова А.С.
Компьютерная вёрстка: Цветков В.Э.
Дизайн обложки: Ольшанский Д.В.

Феногенетическая изменчивость и эпигенетические основы формообразования

Васильев А.Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург 620144, Россия,
e-mail: vag@ipae.uran.ru

Феногенетическая изменчивость (Кренке, 1933—1935) обсуждается с позиций эпигенетической теории М.А. Шишкина и представлений С.В. Мейена о мероне и рассматривается как реализация обусловленных развитием законов возможного преобразования отдельных гомотипичных признаков (морфогенетическая реализация мерона). Она включает в себя две основные компоненты: детерминистическую (организирующую) и стохастическую (случайную). Организирующая составляющая — эпигенетическая изменчивость — является канализованной компонентой морфогенеза, обусловленной структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная составляющая — реализационная изменчивость — представляет собой стохастическую компоненту морфогенеза, дающую возможность спонтанного переключения имеющихся программ развития и выбора того или иного субкреода. Вводятся представления об «эпигенетическом ландшафте популяции», «популяционном онтогенезе» и «популяционной мерономии». Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный ими эпигенетический ландшафт является общим законом-«клише», который задает все многообразие состояний признака и их вероятностное проявление у таксона, популяции и особи (например, листья в кроне дерева).

«Феногенетическая изменчивость» Н.П. Кренке — это внутрииндивидуальная изменчивость метамеров и антимеров, которая одновременно отражает два аспекта: направленное усложнение структуры последовательно закладываемых метамеров в морфогенезе и их стохастическое (случайное) формирование. Она отражает закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении ее усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этих структур. Анализ антимерных билатеральных композиций

структурных элементов позволяет построить естественную систему трансформаций структуры, то есть визуализировать мерономическое разнообразие и законы трансформации мерона при групповом (популяционном) анализе внутрииндивидуальной изменчивости. В ходе развития метамеры и антимеры сталкиваются с большим разнообразием условий реализации и по их фенотипическому разнообразию можно судить о морфогенетической «широте нормы реакции» данной особи. Н.В. Глотовым (1983) были продемонстрированы примеры влияния «провокационного фона» на диапазон варьирования количественных признаков дрозофил и модельных видов растений. Оказалось, что изменение корма дрозофилы или ухудшение эдафических условий у проростков пшеницы неизбежно приводит к резкому увеличению диапазона изменчивости. В этих случаях реализуется широкий спектр морфогенетических траекторий или «морфозов», который в «нормальных» условиях развития был зарегулирован и не проявлялся. В этом смысле эффект «провокационного фона» на индивидуальном уровне феноменологически сопоставим с проявлением феногенетической изменчивости на внутрииндивидуальном, поскольку диапазон условий развития (например, листьев в разных частях кроны) будет различен.

Единство многообразия в популяции обусловлено наличием у каждой особи общей эпигенетической системы, которая формирует единый для всех потенциальный эпигенетический ландшафт популяции. Этот ландшафт порождает эпигенетическую изменчивость, упорядоченность и закономерность которой обусловлены сходной для данной популяции расстановкой эпигенетических порогов и морфогенетических путей развития структур. Эпигенетическая система популяции исторически длительно и непрерывно формируется при творческом участии отбора как компромиссная деформация эпигенетической системы вида для локальных условий существования данной популяции.

Во всех популяциях характерный для вида эпигенетический ландшафт будет инвариантной частью популяционных эпигенетических ландшафтов. В этом смысле каждая популяция иерархически соотносится с видом так же, как отдельные особи с популяцией, к которой они принадлежат. В каждой из популяций вида ее собственный эпигенетический ландшафт будет инвариантен для входящих в нее особей, но окажется особенным по отношению к эпигенетическим ландшафтам других популяций. Поэтому в масштабе всего вида эпигенетический ландшафт конкретной популяции оказывается в целом уникальным, а из-за своих исторически сложившихся в данном регионе особенностей — единственным.

Применение технологии популяционного анализа к изучению групповой внутрииндивидуальной изменчивости гомодинамных и гомотипных структур (метамеров и антимеров) позволяет, на наш взгляд, решить не только многие до сих пор нерешенные проблемы феногенетики, экологической и эволюционной морфологии и биологии развития, но и приблизиться к общебиологическому

пониманию самого явления изменчивости. В самом общем виде можно заключить, что фенотипическая изменчивость — это реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков. Нетрудно заметить, что это и есть наиболее общее определение важнейшего для двух последних веков развития биологии понятия изменчивость. Это следует уже из того, что структурные ряды фенотипической изменчивости Н.П. Кренке представляют собой стадии воплощения некой морфогенетической программы, которая останавливается на том или ином этапе построения дефинитивной структуры. Поэтому изменчивость — явление разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе.

Рассмотрены примеры морфогенетических перестроек и эпигенетической дивергенции при экспериментальном формообразовании у тлей, domestikации серебристо-черных лисиц, акклиматизации ондатры, вековой изоляции популяции красной полевки на о-ве Беринга и хроническом радиоактивном облучении популяций грызунов на Урале.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 07-04-00161 и 07-04-96096.