

МАЛЕЦКИЙ С.И.

Институт цитологии и генетики СО РАН

Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Акад. Лаврентьева, 10, e-mail: stas@bionet.nsc.ru

ГЕНО- И ОРГАНИЗМОЦЕНТРИЧЕСКИЕ ПАРАДИГМЫ В БИОЛОГИИ

В биологии (совокупность наук о живой природе, о природных сообществах, о строении и функциях живых существ) проблемы наследственной изменчивости относятся к числу фундаментальных, хотя взгляды на природу изменчивости время от времени изменяются либо постепенно, либо радикально, что обозначается историческими сменами парадигм. Например, методология современных представлений об изменчивости базируется на геноцентрической парадигме (ГЦП), сменившей более раннюю – организмоцентрическую парадигму (ОЦП). Согласно ОЦП (вторая половина XIX в.), наследственность – это воспроизводство потомками признаков родителей («подобное рождает подобное»), т.е. наследственность – это онтогенетический процесс, формирующий ткани, органы и другие структуры, из которых состоит целостный организм – растение или животное. ОЦП рассматривала наследственность как слитное свойство, присущее организму как целому, а не его отдельным частям.

Согласно же ГЦП наследственность – это свойство, которое детерминируется дискретными единицами наследственности (генами), которые определяют не только формирование отдельных признаков у растений или животных, но и весь ход их развития от рождения до смерти. Считается, что именно изменения в генах (мутации) или их комбинации в геномах, а также хромосомные рекомбинации определяют не только наследственность и внутривидовую изменчивость, но и определяют основные тенденции эволюции всего живого на Земле посредством естественного отбора. «Основной единицей отбора служит не вид, не группа и даже, строго говоря, не индивидуум. Основная единица – это ген» [5].

Своими успехами ГЦП обязана бескомпромиссному редуционизму, основанному на использовании в исследованиях методов химии и физики. «По мнению ряда исследователей, решающим фактором успехов классической генетики явилось сознательное сужение исследователями поля своего зрения. <...> Идеологи

молекулярной биологии <...> имели обыкновение с нескрываемым презрением относиться к классической биологии как к "описательной", противопоставляя ей свою, которая, по их мнению, позволяла неизмеримо глубже проникнуть в "суть" <...> биологических явлений» [2]. Далее Л. В. Белоусов добавляет: «Главное ... – это понимание того, что в биосистемах любого уровня элементарные структуры и/или процессы приобретают сколько-нибудь определенное значение только в рамках <...> целостного контекста. Последний же является весьма сложным, трудно расчленимым образованием, ассоциирующимся в гуманитарной сфере с целым кругом понятий, таких как язык, алфавит, набор общественных договоренностей или же культура в целом. Очевидно, что ни бумажные деньги, ни слова, ни звуки, ни буквы и, тем более, ни молекулы типографской краски ничего не означают вне круга этих понятий» [2]. «Слепой редуционизм, олицетворяемый в наши дни, например, программой "Геном человека", несомненно, скоро себя исчерпает. <...> Если подходить к научной программе осознанно, необходима существенная переориентировка внимания на более верхние структурные уровни и на межуровневые отношения, которые и образуют тот регулирующий контекст, что придает смысл более элементарным структурам и процессам» [2]. Говоря другими словами, ГЦП должна быть дополнена другими представлениями, в частности, организмоцентрической парадигмой.

Несмотря на методологическое несоответствие двух парадигм в понимании природы изменчивости, в сознании биологов полное размежевание между этими парадигмами никогда не происходило, т.е. в одних вопросах исследователи опирались на одну парадигму, а в других – на другую. Это было связано с тем, что предмет биологии – «изменчивость» – относится к признакам различного организационного уровня, которые удовлетворительно удастся описать в рамках либо одной, либо другой парадигм, либо предмет не поддается анализу в рамках обоих методологий.

Классификация признаков у растений в рамках ГЦП и ОЦП. Для осознания парадигмальных пропорций в постижении феномена наследственности и изменчивости рассмотрим классификацию признаков, сложившуюся на протяжении последних двух столетий в биологических исследованиях. Для понимания различия двух парадигм обозначим базовые понятия – «ген»¹ и «признак»². Признак – понятие общебиологическое и его используют в исследованиях как в рамках ОЦП, так и ГЦП, так как признаки могут быть как молекулярного, так и надмолекулярного уровней. Понятие же «ген» – употребляется преимущественно в рамках ГЦП.

Общепринятое понятие признака сформировалось задолго до рождения генетики, например, в биометрии³, возникшей в рамках ОЦП еще в XIX в. [10]. Различают две группы признаков – *дискретные* (прерывные) и *континуальные* (непрерывные), которые регистрируются числовыми значениями, относимыми либо к арифметическим значениям, либо описываются в рамках трехмерной евклидовой геометрии. В свою очередь, дискретные признаки делятся на две подгруппы – *альтернативные* и *счетные* [8].

Альтернативные признаки регистрируются как наличие двух или большего числа состояний у предмета (например, окраска цветков – белая, розовая и красная и т.д., множественные формы одного фермента – изоферменты и др.), и, как следует из многочисленных наблюдений, обычно эти признаки наследуются в соответствии с правилами Менделя (ГЦП). К альтернативным относятся и все признаки, связанные со свойствами отдельных молекул клеток – ДНК, РНК, белков, сахаров и пр. Если альтернативный признак контролируется одним или небольшим числом генов, то в гибридологических экспериментах можно наблюдать четкое соответствие между поведением наследственных детерминантов (генов) и детерминируемого этими генами признаком. Этот раздел теории наследования можно было бы обозначить как *феноменальный* (феномен – явление постигаемое чувствами – зрение, слух и пр.), т.е. наследование, наблюдаемое и регистрируемое в гиб-

ридологических экспериментах за счет связи между генами и признаками [7].

Счетные признаки характеризуют число частей растения или число частей какого-либо органа (например, число листьев, соцветий, цветков, семян и плодов на растении, а также число структурных элементов в цветках и др.). Изменчивость счетных признаков подчиняется биномиальному закону (закону Кэтле) [6, 10]. В отличие от альтернативных, наследование счетных признаков, как правило, не подчиняется правилам Менделя (ОЦП). Среди счетных, есть признаки, относимые к таксономическим (архетипическим), которые идентифицируют один таксон (род или вид) от другого: их реализация наследственно детерминирована и они относительно стабильны.

Другую группу признаков составляют *континуальные*, к числу которых относят все или почти все линейные, поверхностные или объемные (весовые) признаки растений или отдельных их частей, получаемые путем измерений. Селекцию преимущественно интересуют именно континуальные признаки, для которых установить соответствие селекционируемого признака с активностью отдельного гена или определенного числа генов, как правило, не представляется возможным. В рамках менделевской парадигмы постулируется, что континуальные признаки контролируются большим числом генов, и потому их сегрегация в ряду поколений репродукции носит сложный (полигенный) характер и описывается уже не в частотах гено- и фенотипов, как при сегрегации альтернативных признаков, а на языке математической статистики [10]. Этот раздел теории наследования можно было бы обозначить как *ноуменальный* (умопостигаемый), который не опирается на зависимость между активностью генов и реализацией признаков.

В последние десятилетия особый взгляд на наследственность развивается в рамках эпигенетической⁴ парадигмы (ЭГП), которая связана с открытием третьего типа изменчивости. В рамках ГЦП до середины 1920-х гг. считали, что фенотип особи напрямую определяется ее генотипом (одномерность связи «ген – признак»), хотя и признавалась возможность модификации фенотипа условиями среды. Другими словами,

¹ Ген – специфическая последовательность нуклеотидов в ДНК, детерминирующих или нуклеотидную последовательность транспортных РНК, или рибосомных РНК, или последовательность аминокислот в белках – структурные гены.

² Признак – любая черта, особенность или свойство, присущее отдельной особи или их группе.

³ Биометрия – совокупность приемов планирования и обработки данных биологического исследования методами математической (вариационной) статистики.

⁴ Эпигенетическими называют такие изменения в геноме и пластомере клеток, которые не связаны с изменениями в нуклеотидных последовательностях ДНК. Частоты эпигенетических изменений всегда бывает на несколько порядков выше, чем частоты генетических (мутационных) изменений [6, 7, 29, 68]. Эпигенетика – изменчивость в наследственном аппарате клетки (например, репрессия или дерепрессия генов), не связанная с изменениями (мутациями) в молекулах ДНК.

различали два типа изменчивости – наследственную и ненаследственную (модификационную). В 1927 г. Б.Л. Астауровым был открыт третий тип изменчивости, который он обозначил как «асимметричная» или «случайная» изменчивость [1]. Позднее этот тип изменчивости стали обозначать как «эпигенетическая» изменчивость [4].

Отдельную группу признаков у растений можно обозначить как морфологические. Как известно, общепринятой теории морфогенеза растений в целом не существует. Справедливо утверждение, что «геном и морфогенез — сущности совершенно разного порядка. <...> Морфогенез – это разворачивающейся в пространстве-времени континуальный <...> процесс. Даже если принять, что каждый шаг морфогенеза связан с активацией или репрессией определенных генов ..., то пространственно временное расписание активации/репрессии генов должно определяться не ими самими, а <...> эпигенетическими факторами, прямо или косвенно связанными с морфогенезом» [3].

В рамках эпигенетической парадигмы (ЭГП) выделяются новые группы признаков – морфогенетические и репродуктивные, которые имеют специфическую изменчивость. Обозначим эти признаки как *фрактальные*, которые формируются в ходе морфогенеза растений или животных и потому не могут контролироваться отдельными генами напрямую. Например, процессы морфогенеза у растений описываются древовидными фракталами [9], а к числу фрактальных признаков у растений относят признаки сосудистых систем (ксилемы и флоэмы растений), признаки корневой системы, эмбриональные признаки растений и др.

Рассмотрим триаду признаков – *дискретные – континуальные – фрактальные* – и оценим их сходство и различие с математической точки зрения. Признаки этой триады четко различаются их геометрической размерностью – D^5 . Дискретные признаки с геометрической точки зрения это одномерные признаки, тогда как континуальные могут быть одно-, двух- или трехмерными, а фрактальные – всегда имеют *дробную* размерность [9]. Возвращаясь к репродуктивным признакам растений, отметим, что они

⁵ Размерность (D) любого геометрического объекта рассчитывается исходя из зависимости увеличения "размера" объекта S от увеличения его линейных размеров L. $D = \log(S)/\log(L)$. Для линии $D = \log(2)/\log(2) = 1$; для плоскости $D = \log(4)/\log(2) = 2$; для объема $D = \log(8)/\log(2) = 3$. В отличие от фигур евклидовой геометрии, фракталы – это геометрические объекты с дробной размерностью [9].

могут быть дискретными (число цветков, семян, плодов на растениях), счетными и фрактальными (эмбриональные структуры и др.). Счетные таксономические признаки растений, обычно находятся под жестким контролем генов (число частей и отдельных структур цветков). Изменчивость другой группы счетных признаков (число цветков, семян и плодов на растениях) контролируется внешними сигналами (например, плотностью размещения растений в фитоценозе), т.е. они по своей природе эпигенетические. Эмбриональные же признаки, и связанные с ними признаки клеток и тканей зародышевого пути, относятся к группе фрактальных и контролируются ходом морфогенеза (эпигенетически).

Столь же четко различаются понятия «признак» и «процесс». Процесс – это смена состояний во времени, т.е. совокупность последовательных действий по достижению некоего результата, конечного итога (например, онтогенез растения, производственный процесс и пр.). Подчеркнем, что онтогенез – это процесс, идущий вдоль оси времени, а изменчивость любого морфологического признака регистрируется в один из моментов времени, поэтому размах изменчивости этого признака, измеренный на разных этапах онтогенеза, всегда ортогонален оси времени.

С методологической точки зрения селекция отчасти опирается на четкие представления о наследовании отдельных признаков, и потому ее, с одной стороны, характеризуют как науку (опора на феноменологию наследственности), а с другой, селекцию рассматривают как искусство: опора на ноуменальные представления, где значительную роль играет интуиция селекционера.

Эпигенетика и репродуктивная биология растений. ЭГП открыла новые механизмы изменчивости, одним из замечательных результатов этого направления – открытие новых признаков и свойств, наследование которых возможно лишь в рамках ЭГП. Например, с эпигенетической изменчивостью связаны системы воспроизводства семян и процессы морфогенеза у растений. В частности, апогамные виды растений с теоретической точки зрения представляют особый интерес в том отношении, что функция пыльцы у этой группы не связана с донорством отцовского генома, а, следовательно, и с передачей генов от отца потомству. С одной стороны, цветки у апогамных (агамоспермных) видов по морфологии неотличимы от цветков гамоспермных видов. С другой стороны, пыльцевые зерна и трубки у апогамных видов выступают не как

доноры отцовского генома, но как сигналы (индукторы), активирующие запуск партеногенетического развития эмбрионов. Другими словами, пыльца и пыльцевые трубки выступают не в качестве донора отцовского генома, а в качестве «полового партнера» или в качестве сигнала, запускающего развитие эмбриона [11]. Понятие «половой партнер» указывает, что у агамных видов хорошо выражена прогамная фаза оплодотворения и отсутствует гаметогамная фаза оплодотворения (слияние мужских и женских гамет), однако партеногенетические семена у таких растений образуются в достаточно большом количестве. По нашему мнению, партеногенетическое развитие эмбрионов относится к эпигенетической изменчивости, и связано с получением клетками зародышевых мешков или семяпочек цветка внешних или внутренних сигналов, позволяющих перейти от одной программы развития (репродукции) к другой [7].

В ботанической литературе можно найти достаточно большое число примеров, в которых описаны иные, отличные и от гороха и от ястребинок (классические объекты исследований, введенные в эксперимент Г. Менделем), системы репродукции семян. Это приводит к тому, что у этих видов растений со специфической системой репродукции в гибридных потомствах

реализуются иные численные пропорции генотипов, отличные от пропорций, открытых Г. Менделем на горохе. Более того, способы репродукции семян у разных видов растений можно экспериментально регулировать, меняя сигналы из внешней или внутренней среды, т. е. осуществлять эпигенетическую регуляцию размножения.

Весьма вероятно, что виды растений можно классифицировать не только по морфологии, но и по репродуктивным стратегиям, связанным с их онтогенезами, которые могут быть похожими или отличными от репродуктивной стратегии репродукции семян у гороха и ястребинок, и не связанные с активностью отдельных генов. Репродуктивные признаки и процессы вполне попадают в круг проблем биологии развития, охватываемых рамками гомологической изменчивостью по Н.И. Вавилову. Все это указывает, с одной стороны, на различия онтогенетических программ развития, а с другой, на цикличность способов полового воспроизводства семян у растений. С теоретической точки зрения, это позволяет ставить вопрос о том, каким путем эволюционируют системы репродукции семян у растений – генетическим (мутационным и рекомбинационным) или эпигенетическим?

Настоящая работа выполнялась при финансовой поддержке гранта Президиумов СО РАН и НАНБ №3 (2012-2014 гг.), грантов РФФИ № 12-04-90000-Бел-а, №13-04-00012 и №13-04-90403.

Литература

1. Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журн. экпер. биологии. – 1927. – Т. 3, Вып. 1–2. – С. 1–61; Вып. 3–4. – С. 199–201.
2. Белоусов Л.В. Возможна ли общебиологическая научная программа? Философия биологии. Вчера сегодня, завтра. – М.: ИФРАН, 1996. – С. 109–115.
3. Белоусов Л.В. Морфогенез, морфомеханика и геном // Вестник ВОГиС. – 2009. – Т. 13, №1. – С. 29–35.
4. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Феногенетическая изменчивость и правило Б.Л. Астаурова // Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. – Екатеринбург: изд-во Уральского ун-та, 2007. – С. 8–18.
5. Докинз Р. Эгоистичный ген // Пер. с англ. – М.: Мир, 1993. – 318 с.
6. Малецкий С.И. Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. – 163 с.
7. Малецкий С.И. Семантическая структура понятий «наследственность» и «эволюция» // Информационный вестник ВОГиС. – 2009. – Т. 13., №4. – С. 820–852.
8. Малецкий С.И., Левитес Е.В., Батулин С.О., Юданова С.С. Репродуктивная биология покрытосеменных растений. Генетический словарь. – Новосибирск, ИЦиГ СО РАН, НГАУ МСХ РФ, 2004. – 106 с.
9. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. – Москва, Ижевск, Ижевский инст. компьютерных исследований. НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002. – 656 с.
10. Филипченко Ю.А. Индивидуальная изменчивость // Изменчивость и методы ее изучения. Основы биологической вариационной статистики. – Ленинград, 1926. – С. 5–32.
11. Urbanska K.M. Pollen, mating and paternity in agamosperous angiosperms // Plant Species Biology. – 1994. – Vol. 9. – P. 57–67.

S.I. MALETSKII

*Institute of Cytology and Genetics Siberian Branch of Russian Academy of Science.
Russia, 630090, Novosibirsk, av. Lavrenteva, 10; e-mail: stas@bionet.nsc.ru*

GENO-AND ORGANISM-CENTRIC PARADIGMAS IN BIOLOGY

A connection of theoretical conceptions of the heredity and variability nature with replacement of paradigms in biology was considered in historical context. In the paper three complementary paradigms (organismocentris, genocentric and epigenetics) were discussed.

Key words: geno-and organismcentric paradigmas, biology.

ПІСКУН Р.П., КОЛОМІЄЦЬ Н.Г., ЛИСА Н.А., ВАЩУК А.А., ПОЛЕСЯ Т.Л.

*Вінницький національний медичний університет імені М. І. Пирогова
Україна, 21018, м. Вінниця, вул. Пирогова, 56, e-mail: piskyn2006@mail.ru*

ІСТОРІЯ БІОЛОГІЇ В ДАТАХ ТА ІМЕНАХ – ДО 80-РІЧНОГО ЮВІЛЕЮ КАФЕДРИ БІОЛОГІЇ ВІННИЦЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО МЕДИЧНОГО УНІВЕРСИТЕТУ ім. М. І. ПИРОГОВА

Кафедра була організована в 1934 році в рамках фармацевтичного інституту, і тому була достатньо забезпечена наочними посібниками, препаратами, колекціями, реактивами, таблицями тощо. Першим завідувачем кафедрою був професор Севастьянов А., а першими асистентами кафедри були: А.У Новицький (вивчав молюски річки Південний Буг), М.І. Ельперина, яка займалась вивченням опісторхозу, М.В. Івасик, який виконував роботу «Практикум з фармакогнозії» (для фармінститутів) і В.Н. Пихтіна, яка в 1940 році захистила дисертацію на ступінь кандидата біологічних наук на тему: «Роль кори наднирників у розвитку рефрактерного стану щитоподібної залози» і після звільнення м. Вінниці від німецько-фашистських окупантів у 1944 році була призначена завідувачою кафедрою. Єдиного напрямку наукової роботи на кафедрі не було, хоча дослідження проводились досить цікаві в напрямках тогочасної лікувально-профілактичної медицини. Так, асистент О.О. Власенко вивчала біологію цвітіння первоцвіту і умови накопичення в ньому вітаміну "С". Разом з доц. А.Д. Бейкіною і ас. М.В.Івасиком брала участь в створенні фізико-географічного опису м.Хмільника і його околиць у зв'язку з відкриттям там підземних джерел радонової води. Пізніше колектив кафедри починає досліджувати питання паразитології. Асистент М.В.Івасик вивчав умови поширення глистних інвазій серед населення м. Вінниці. Асистент С.А. Худа вивчала поширення підвидів звичайного і малярійного комарів у Вінницькій області. До 1949 року були виконані дві наукові роботи, які мали медичне значення: "Глистні інвазії у дітей дитя-

чих закладів м. Вінниці" і "Дія екстрактів кори наднирників на нормальну щитоподібну залозу".

З 1952 року до вересня 1958 року кафедрою завідувала доцент А.Д.Бейкіна; нею були виконані роботи по вивченню джугу довгоплідного. Асистент П.Т. Зозуля проводив санітарно-гідробіологічне вивчення річки Південний Буг на ділянці Хмільник-Сабарів. На території інституту кафедрою була створена ділянка лікарських рослин площею 0,2 га. На ній було представлено до 20 груп лікарських рослин, серед яких відхаркуючі, вітамінні, сечогінні, блювотні, кровозупиняючі, інсектицидні, гіркі, глистогінні, потогінні, в'язучі та інші – всього більше 130 видів у відкритому ґрунті і більше 60 видів, розміщених в навчальних кімнатах та коридорі кафедри.

У 1957-1958 навчальному році кафедра отримала нове приміщення, де створюється біологічний музей. У ньому було зосереджено багато рідкісних рослин: гінґо, женьшень, тис, соромлива мімоза, живородна папороть, араукарія, криптомерія, монстери, різні види кактусів, агав, пальм і ін. Крім рослин у біологічному музеї були представлені колекції тварин у вигляді опудал, муляжів, скелетів та вологих препаратів. Тварини розміщувалися в еволюційному порядку у виставкових шафах. Тут, крім представників місцевої фауни, були наявні морські форми, що були завезені з інших країн та континентів. Окремо був створений куточок з медичної паразитології, де були представлені гельмінти людини: ціп'яки, стьожакі, котячий і печінковий сисун, ехінокок, гострики, аскариди, трихіNELI та ін. В ті роки музей поповнювався багатьма екс-