

Проблемы, обзоры

УДК 631.522/.524:[575+575.22]/.23+575.16/.162

doi: 10.15389/agrobiology.2013.5.3rus

**ТРЕТЬЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ТИПЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ
И ВОСПРОИЗВОДСТВА СЕМЯН У РАСТЕНИЙ***

С.И. МАЛЕЦКИЙ¹, Н.В. РОИК², В.А. ДРАГАВЦЕВ³

Я спросила у Н.И. Вавилова — почему расщепления гибридов между яровыми и озимыми формами дают все, что угодно, но не 3:1 по Менделю. «Так и должно быть, — ответил Николай Иванович, — 3:1 — это пошлость — как правило, в более сложных скрещиваниях должны иметь место более сложные числовые отношения».

*С.П. Зыбина. Учитель на всю жизнь
(«Природа», 1987, № 10, с. 105)*

Рассмотрена идея Г. Менделя о наследственных факторах (генах) и возникшая на основе этой модели геноцентрическая парадигма, согласно которой гены контролируют не только наследование отдельных простых признаков растений и животных, но и определяют онтогенез, морфогенез и основные тенденции эволюции живого. В статье показано, что, наряду с открытием дискретной наследственности у *Pisum sativum* L., Г. Мендель фактически описал (в дополнение к известным генотипической и модификационной) иную (третью) изменчивость у растений рода *Hieracium* L., которую в настоящее время обозначают как эпигенетическую. Анализ данных литературы позволяет сформулировать представление о том, что реальный характер распределения генотипов в потомствах определяется не только правилами наследования по Менделю, но и структурой геномов (плоидностью), а также способом репродукции семян у растений (одно- или двуродительский). В частности, данные о способах воспроизводства семян у разных видов и родов свидетельствуют, что репродуктивные признаки по большей части трудно отнести к менделевским, и их наследование, как правило, носит эпигенетический характер. Различия в способах воспроизводства семян у гороха (двойное оплодотворение) и видов ястребинки (апогамия) иллюстрируют полиморфизм репродуктивных стратегий у двух ботанических родов и никак не обусловлены активностью постулируемых специфических «генов партеногенеза» или их отсутствием. По нашему мнению, партеногенетическое развитие эмбрионов у растений относится к эпигенетической изменчивости и связано с получением клетками зародышевых мешков или семязпочек цветка внешних или внутренних сигналов, позволяющих перейти от одной программы развития к другой. Множественность способов воспроизводства семян у ряда растительных видов (*Beta vulgaris* L., *Cannabis sativa* L., *Rosa canina* L. и видов рода *Fragaria* L.) иллюстрирует как сходство, так и различия в их наследственных системах. Продемонстрирована решающая роль советских (российских, украинских) биологов в становлении новой (эпигенетической) парадигмы развития и наследственности.

Ключевые слова: менделизм, геноцентрическая парадигма, правило Астаурова, эпигенетическое наследование, одно- и двуродительское размножение растений.

В методологии биологической науки XX века центральное место занимает геноцентрическая парадигма (ГЦП), согласно которой гены контролируют не только отдельные простые признаки у растений или животных, но также определяют весь ход развития организма от рождения до смерти. Постулируется, что именно изменения в генах (мутации) и в комбинациях генов (рекомбинации) обуславливают главные тенденции эволюции всего живого на Земле. Утверждается также странная точка зрения, что «основной единицей отбора служит не вид, не группа и даже, строго говоря, не индивидуум. Основная единица — это ген» (1, с. 243). ГЦП можно уподобить геноцентрической парадигме устройства солнечной системы, господствовавшей в сознании людей до Коперника.

* Настоящая работа выполнялась при финансовой поддержке гранта Президиумов СО РАН и НАНБ № 3 (2012-2014 годы), грантов РФФИ №№ 12-04-900000-Бел_а, 13-04-90403.

Идея о главенстве генов в управлении онтогенезом, а также в эволюции организмов сформулирована довольно давно, повторена многими, и уже почти забыто, что она не более чем гипотеза. В последние годы высказывается мнение, что «всевластие генов — это популярная в научном обществе метафора» (2, с. 46). Существует вполне обоснованная позиция, что единицы отбора — отнюдь не гены (3). Некоторые авторы поднимают вопрос о драматической ситуации в постгеномную эру биологии, возникшей в том числе вследствие появления ГЦП. Ведь живая клетка представляет собой динамическую, очень лабильную систему, включающую не только гены хромосом и цитоплазмы, но также десятки тысяч белков и бесчисленных малых молекул, взаимодействующих друг с другом на путях, которые не определяются генами. Понимание основ жизни должно охватывать представления не только об активности, комбинаторике и изменчивости генов и признаков, но также о процессах, происходящих в функциональных модулях клеток (4).

Представления ГЦП об обусловленности признаков и свойств организмов только генами, а также различные соображения о реальных или мифических возможностях генов контролировать изменчивость и эволюцию живого возникли одновременно с рождением генетики (начало XX века). Однако ГЦП по сути плохо соотносится с сущностными свойствами самих генов, представляющих собой, как известно, полимерные нуклеотидные последовательности. Экспрессию генов вызывает не их автономная активность, а физические и химические сигналы, поступающие в клетку извне и индуцирующие сначала регуляторные, а потом и структурные гены. Иными словами, гены выполняют лишь инструментальную роль, проявляя активность под воздействием внешних сигналов и обеспечивая субстратную реализацию тех или иных функций клетки. Такова контурная схема сложных интеграционных связей между генами хромосом и цитоплазмы, рецепторами внутренних и внешних мембран клеток, а также информационными сигналами, поступающими как из внутриклеточной, так и из внешней среды, и индуцирующими развитие признаков и свойств организмов в онтогенезе.

Многие гипотезы в генетике, построенные на базе ГЦП еще в начале XX века, находились и находятся в прямом противоречии с селекционно-генетической практикой. Так, исходя из механизма трансгрессий, предлагаемого в рамках ГПЦ ($AaBb \times aaBB = AABb$), их не удастся прогнозировать в селекционном процессе. Гипотезы о механизмах гетерозиса (накопление доминантных аллелей и сверхдоминирование) не позволяют предсказывать эффект гетерозиса (вся селекция на гетерозис ведется «методом проб и ошибок», хотя эффект гетерозиса — важнейший рычаг повышения продуктивности для всех сельскохозяйственных растений). Современная биометрическая генетика, созданная на базе ГЦП, и гипотеза о полигенной природе признаков продуктивности до сих пор не стали полезными для технологий селекции.

В настоящее время бурно развиваются эпигенетические исследования (эпигенетическая парадигма наследственности — ЭГП) (5), на основе которых доказывается эпигенетическая природа трансгрессий (6) и гетерозиса (7), разрабатываются методы их прогноза. Так, описанные ранее гены яровизации оказались эпигенетическими феноменами, но не специфическими локусами ДНК-овой природы (8, 9).

На наш взгляд, очередное переосмысление исходных экспериментов Г. Менделя (G. Mendel) с семантических и семиотических позиций дает возможность вернуться к истокам понятий о природе наследственных факторов и об их реальной или мифической роли в наследственной де-

терминации признаков у растений. Современное понимание природы наследственности позволяет осознать связь наследственной вариабельности признаков не только с изменчивостью генов и их комбинаций, но также со структурой геномов (их плоидностью) и с репродуктивными системами у ботанических видов.

В середине XIX века Г. Мендель впервые сформулировал идею о дискретных факторах (генах, контролирующих развитие признаков у растений), хотя его наблюдения с феноменологической точки зрения не были однозначными, поскольку объекты, выбранные им для эксперимента, различались способами воспроизводства семян. У растений возможны два способа воспроизводства (одно- и двуродительское), которые однозначно определяют наследование признаков в потомствах. Однородительская репродукция, рассматриваемая многими как обычный менделевский признак, на самом деле таковым не является, будучи процессом или стадией в онтогенезе. Это важно подчеркнуть, рассматривая менделевские правила наследования, поскольку параметры изменчивости в потомствах при одно- и двуродительской репродукции близки или почти неразличимы.

Наследственность. Под наследственностью на клеточном уровне понимают свойство клеточных ядер и внутриклеточных компартментов обеспечивать структурную и функциональную преемственность между смежными поколениями («каждая клетка от клетки»). Наследственность на уровне организмов — это воспроизводство потомками признаков родителей («подобное рождает подобное»), реализуемое через системы биохимических реакций, физиологических и морфогенетических процессов как в клетке, так и в организме в целом. «Закон наследственной передачи состоит в том, что каждое растение или животное производит подобных себе потомков: причем это подобие заключается не столько в повторении индивидуальных признаков, сколько в повторении общего строения. Пшеница производит пшеницу, каждый развивающийся организм принимает форму, свойственную классу, порядку, роду и виду, которому он принадлежит. В этом-то и проявляется, главным образом, наследственность» (10, с. 173).

Под изменчивостью понимают «наличие наследственных или ненаследственных различий в структурах клеток (внутрииндивидуальная изменчивость), среди индивидов одной популяции (индивидуальная изменчивость) или между популяциями (групповая изменчивость)» (11, с. 501). Наследственная (генотипическая) изменчивость обусловлена мутациями генов и их комбинациями и реализуется при скрещиваниях, ненаследственная (модификационная, или паратипическая) — внешними условиями и жестко не закрепляется в генотипе. «Наследственность проявляется как в сохранении неизменного, так и в сохранении изменившегося, только последнее наблюдается далеко не во всех случаях, и вопрос, когда же именно, составляет одну из важнейших современных задач учения о наследственности» (12, с. 165).

В XIX веке Ч. Дарвин (Ch. Darwin) различал две формы изменчивости — неопределенную (позднее ее стали обозначать как генотипическую) и определенную (ныне паратипическую, в нее входят экологическая, или модификационная, и метамерная изменчивость). Эти две формы прочно вошли в понятийный аппарат современной генетики. Р. Фишер (R. Fisher) в начале XX века ввел фундаментальное уравнение для описания изменчивости количественных признаков: $V_{ph} = V_g + V_e$, согласно которому фенотипическая дисперсия признака есть сумма двух дисперсий — генотипической и паратипической (13).

Наследственность неразрывно связана с размножением, то есть с воспроизведением новых особей, которое осуществляется либо посредст-

вом клеточного клонирования, либо половым путем, обеспечивая непрерывность и преемственность жизни. Биологическое наследование у растений при половом воспроизведении включает как репродукционные процессы на уровне отдельных молекул, клеток и тканей, так и морфогенетические процессы на уровне организма. Выделим три системы (три типа) репродукции у семенных растений — самоудвоение или дробление (деление целого на две части) и воспроизводство. Очевидно, что каждому типу репродукции присущ свой характер наследования и изменчивости.

В ядрах и цитоплазме клеток самоудваиваются молекулы ДНК, хромосомы, субклеточные органеллы (хлоропласты и митохондрии), с завершением самоудвоения обычно происходит деление (дробление) клетки как целого на две части, включающее кариокинез (митоз, или деление ядра и хромосом с помощью внутриклеточного веретена) и цитокинез (образование перегородки между дочерними клетками с их последующим обособлением). При самоудвоении молекул ДНК, хромосом и внутриклеточных органелл реализуется первая форма наследования (структурная наследственность), а удвоенные полимерные молекулы и внутриклеточные структуры представляют собой точные копии материнских молекул и внутриклеточных структур. При карио- и цитокинезе реализуется вторая форма наследования (клеточная наследственность): в этом случае дочерние клетки либо полностью копируют материнскую, либо нет (например, в случае асимметричного деления), а точного распределения органелл между дочерними клетками вообще не существует. Первые два типа репродукции характерны для всех представителей растительного царства, которые размножаются как вегетативным, так и половым путем, а третий тип (воспроизводство семян) связан со сменой поколений и реализуется только при спорогенезе и половом процессе у растений (14). Воспроизводство семян происходит при смене фаз развития (спорофит→гаметофит→спорофит). Гаметофиты (мега- и микроспоры) растений, сформированные на спорофитах, в процессе репродукции воспроизводят новое поколение спорофитов (семян) либо двуродительским (двойное оплодотворение, зиготический эмбриогенез), либо одnorodительским (партеногенез, апозиготический эмбриогенез) способами. Очевидно, что способы воспроизводства семян должны определять доли генотипов в потомствах семенных (цветковых) растений.

Учение Г. Менделя о наследственности у растений. Историческую роль в развитии представлений о природе наследственности сыграли гибридные опыты Г. Менделя на горохе посевном (*Pisum sativum* L.), ознаменовавшие смену парадигмы слитного наследования на парадигму дискретного наследования (15). Согласно представлениям Г. Менделя, дискретные признаки гороха контролируются специфическими факторами (генами) клетки. «Гению Менделя удалось с поразительной ясностью и убедительностью экспериментально показать, что отдельные наследственные признаки ведут себя при скрещивании независимо, свободно комбинируясь в потомстве по законам вероятности в определенных числовые соотношения. Им дан метод исследования наиболее запутанных биологических явлений, перед тайной которых останавливался естествоиспытатель прошлого века» (16, с. 98). «Экспериментальная разработка явлений гибридизации приводит к установлению ряда закономерностей. Так вырастает экспериментальное учение о наследственности и изменчивости — генетика. Значительная часть содержания генетики как науки определяется изучением наследственного состава организмов методом скрещивания и детального изучения потомства. Эта часть генетики ведет начало от Менделя и получила название менделизма. Часто она называется также факториальной генетикой, ибо ее задача — установить

гены — наследственные факторы, детерминирующие те или другие признаки организмов» (16, с. 103).

Идея Г. Менделя о дискретных факторах наследственности подтвердилась в многочисленных экспериментах как на растениях, так и на животных, что обеспечило ей широкую поддержку в среде биологов (15). Менделевская парадигма также нашла логическое подтверждение и получила завершение сначала в 1911-1915 годах в хромосомной теории наследственности Т. Моргана (Th. Morgan) (хромосомы — носители генов), а в середине 1950-х годов — в открытии химического кода молекул ДНК. Это позволило заменить абстрактное понятие «фактор» (ген) на более конкретное — информационная последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК. Согласно центральной догме молекулярной генетики, двуцепочечные молекулы ДНК служат матрицей для синтеза информационных РНК, а последние выполняют роль матрицы для синтеза полипептидов, из которых формируются белковые молекулы — строительный материал для воспроизводства основных внутриклеточных структур и обеспечения функций клетки.

Задолго до открытия информационной роли ДНК менделевский анализ позволил экспериментально изучать генетическую изменчивость в гибридных поколениях — сегрегацию признаков, связанных со спонтанными или индуцированными мутациями. Мутация — «любое структурное или композиционное изменение в ДНК (в последовательности нуклеотидов, хромосом, генома), произошедшее спонтанно или индуцированное мутагенами. Мутация приводит или не приводит (молчащие мутации) к изменению тех или иных признаков организма» (17, с. 559). Менделевское видение наследственности носит вероятностный характер и рассматривает растение как биоморфу, составленную из множества дискретных признаков (фенов). В рамках менделевской парадигмы (ГЦП) принято считать, что каждый признак (фен) находится под контролем одного или нескольких (иногда множества) факторов (генов) генома. Постулированные однозначные связи между генами, локализованными в хромосомах, и признаками индивидов позволили ввести алгебраические символы для обозначения генов, использовать вероятностные правила сложения и умножения, рассчитывая частоты генов, генотипов и фенотипов в потомствах, описывать сегрегацию признаков в гибридных поколениях и пр.

Можно ли полагать, что генотипическая изменчивость (изменчивость между фенотипами в идеально одинаковых условиях роста) в семенных поколениях растений связана исключительно с «командами» конкретных генов или с мутационными изменениями молекул ДНК и не имеет какую-либо иную природу? Нелишне напомнить, что в начале XX века существовало мнение, разделяемое основоположниками генетики Г. Де Фризом (H. De Vries), К. Корренсом (C. Correns), У. Бэтсоном (W. Batson) и др., что есть не одна, а две системы наследственности — *Pisum* type и *Hieracium* type (15, 18). Различия между ними, как теперь очевидно, коренятся не в строении молекул ДНК и не в особенностях митотических и мейотических делений клеток, а в способах воспроизводства семян у разных видов растений.

Последующее развитие представлений о природе наследственности и изменчивости показало, что наряду с двумя названными формами изменчивости (генетической и паратипической) существует третья — эпигенетическая изменчивость, проявляющаяся как в процессе морфогенеза у животных (19), так и в репродуктивных стратегиях у растений (14). Эпигенетическими называют такие модификации в геноме и пластомах клеток, которые не связаны с изменениями в нуклеотидных последовательностях ДНК. Частота эпигенетических изменений всегда на несколько порядков выше частоты генетических (мутационных) изменений (20-23).

Наследственность типа *Pisum*. Факты передачи дискретных признаков в ряду поколений репродукции у гороха посевного (рис. 1) и некоторых других видов растений оказались столь убедительным, что позволили сформулировать три закона (правила) наследования по Менделю. Первый — закон единообразия гибридов первого поколения F_1 , или закон доминирования, согласно которому при скрещивании двух гомозигот все гибриды F_1 единообразны по генотипу и фенотипу, а при гаметогенезе у гетерозигот в каждую из гамет с равной вероятностью переходит один из двух факторов (аллелей), определяющих признак; второй — закон расщепления (при скрещивании двух растений F_1 или их самоопылении примерно четвертая часть потомков обладает рецессивным признаком) (см. рис. 1); третий — закон независимого наследования отдельных признаков (24, с. 390).



Рис. 1. Две формы гороха посевного с альтернативной окраской цветков (наследуется по моногенной схеме).

Г. Мендель, как известно, проводил скрещивания не только на горохе, но и на фасоли,

отмечая, что у фасоли «...числовые отношения, в которых появлялись различные формы в отдельных поколениях, были такими же, как и у *Pisum*» (24, с. 34). Ясно осознавая, что результаты проявления признаков в гибридных поколениях у *P. sativum* L. не могли быть случайными и им открыты фундаментальные правила наследования, он пытался расширить круг растений для включения в гибридологический анализ, чтобы продемонстрировать справедливость этих правил для новых видов.

Наследственность типа *Hieracium*. Поиск Г. Менделем новых объектов исследования охватывал примерно 20 видов. В этом списке были растения, ставшие позже классическими для генетики, — *Antirrhinum*, *Melandrium*, *Lychnus (Silene)*, *Mirabilis*, *Zea mays* и др. (18). Но свои упования он все-таки связал с полиморфным родом *Hieracium* L. Род *Hieracium* (ястребинка) — один из наиболее полиморфных в мировой флоре. Общее число видов около 15 000. В качестве типичных представителей можно отметить ястребинку волосистую *H. pilosella* L., часто произрастающую в европейской части России на сухих местообитаниях, в сосновых лесах, на выгонах, вдоль дорог и т.п., и ястребинку зонтичную *H. umbellatum* L. — крупное растение высотой до 120 см с корзинками (от одной до 140 в щитовидно-метельчатых соцветиях) (25). Среди ботаников этот род пользовался «дурной» славой за свое немыслимое разнообразие. Г. Менделю казалось, что в эксперимент следует взять именно виды *Hieracium* для подтверждения законов наследования, открытых им на *Pisum*. Скрещивания, осуществленные им для выяснения наследования окрасок цветковых корзинок, были следующими (26):

- H. auricula* ($2x = 18$) \times *H. aurantiacum* ($2n = 4x = 36$; $5x = 45$),
- H. auricula* ($2x = 18$) \times *H. pilosella* ($2n = 4x = 36$; $5x = 45$; $6x = 54$; $7x = 63$),
- H. auricula* ($2x = 18$) \times *H. pratense* ($2n = 4x = 36$),
- H. echoides* ($2n = 4x = 36$) \times *H. aurantiacum* ($2n = 4x = 36$; $5x = 45$),
- H. praealtum* ($2n = 5x = 45$) \times *H. flagellare* Rchb. ($2n = 4x = 36$; $5x = 42$),
- H. praealtum* ($2n = 5x = 45$) \times *H. aurantiacum* ($2n = 4x = 36$; $5x = 45$);

в скобках указано число хромосом и геномов в ядрах клеток (27, с. 111).

Наблюдения по наследованию окраски цветочных корзинок у гибридов *Hieracium* не подтвердили открытые на *P. sativum* правила и привели Г. Менделя к неожиданному, но важному, как нам представляется, для современной биологии результату: законы наследования, приемлемые для одного рода(ов) растений, оказываются неподходящими для других родов. Характер проявления признаков окраски и морфологии цветков у гибридов *Hieracium* вызвал у Г. Менделя полное замешательство и заставил осознать, что законы наследования у *Pisum* и *Hieracium* неодинаковы, хотя природа различий осталась ему неизвестной (15, 18). Если быть более точным, результаты наблюдений на двух этих объектах оказались диаметрально противоположными: гибриды F₁ между видами *Hieracium* расщеплялись самым немыслимым образом, хотя были получены в ходе скрещиваний, аналогичных выполненным ранее на *Pisum*, тогда как в F₂, напротив, были однородными и не расщеплялись, чего Г. Мендель также никак не мог ожидать (рис. 2).

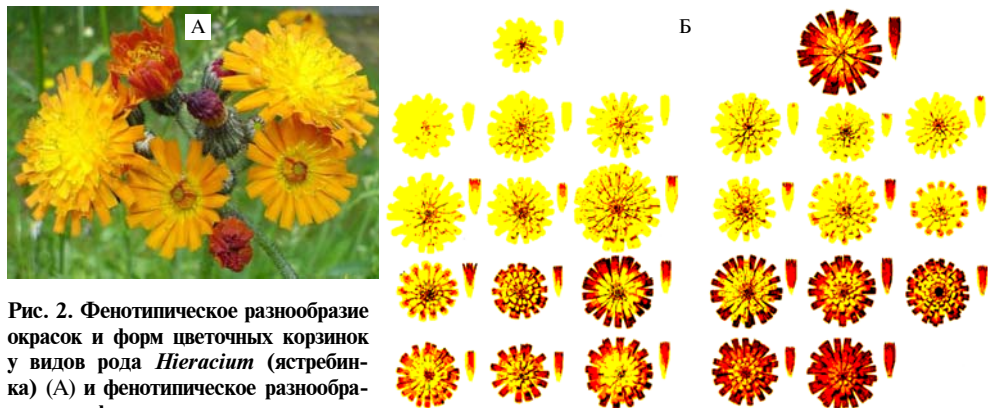


Рис. 2. Фенотипическое разнообразие окрасок и форм цветочных корзинок у видов рода *Hieracium* (ястребинка) (А) и фенотипическое разнообразие по форме и окраске цветков (цветочных корзинок) у гибрида F₁ (*Hieracium auricula* × *H. aurantiacum*) (Б) (цит. по 28).

Гибрид *H. auricula* × *H. aurantiacum* представляет собой один из вариантов скрещиваний, выполненных Г. Менделем (15, 18). Опираясь на предварительные наблюдения, он считал, что оба родителя фенотипически однородны, то есть полностью гомозиготны. Изучение одного из крупных потомств такого гибрида, полученного Г. Менделем и воспроизведенного позднее датским ботаником К. Остенфелдом (С.Н. Ostenfeld) (28) (см. рис. 2, Б), показало, что в поколении F₁ нет двух растений с одинаковым фенотипом по окраске и размеру цветочных корзинок. Лишь в начале XX века стало понятно, что несходство в правилах наследования у гороха и ястребинки связаны не с дискретными факторами наследственности, а с различиями в репродуктивной биологии этих растительных родов. Горох — растение с двуродительским типом репродукции семян: эмбрионы возникают из зиготических клеток после слияния яйцеклеток и спермиев пыльцевой трубки (двойное оплодотворение); ястребинка — одна из многочисленных групп покрытосеменных растений, у которых эмбрионы могут развиваться с помощью как двуродительского, так и одноподительского (партеногенетического) размножения (26, 28, 29).

Партеногенез — девственное размножение, или развитие организма из яйцеклетки без оплодотворения. Впервые описан швейцарским естествоиспытателем Ш. Бонне (Ch. Bonnet) в XVIII веке. Он сообщил, что всем хорошо известные тли летом обычно представлены только бескрылыми самками, рождающими живых детенышей. Осенью же среди тлей появляются самцы. Из оплодотворенных яиц, перенесших зиму, выходят крыла-

тые самки. Они разлетаются по кормовым растениям и основывают новые колонии бескрылых партеногенетических самок. Похожий цикл развития у многих насекомых, у мелких рачков — дафний и микроскопических водных животных — коловраток. У некоторых видов коловраток и насекомых вообще не найдено самцов, половой процесс полностью отсутствует, популяция представлена партеногенетическими самками (<http://ru.wikipedia.org>). Есть авторитетные ученые, по мнению которых партеногенез — одна из форм полового размножения, широко распространенная среди многих групп живых существ (насекомые, рыбы, растения), другие считают партеногенез формой бесполого размножения, что, как мы полагаем, ошибочно. Важно подчеркнуть, что партеногенез — это не один из множества альтернативных признаков, присущих конкретному виду растений или животных, а один из вариантов развития, одна из стадий онтогенеза, когда в пределах цикла полового воспроизводства особей (семян) формируется одно или несколько поколений партеногенетических особей (семян). Существуют различные формы партеногенеза как у животных, так и у растений, у которых партеногенез встречается даже чаще, чем у животных (29, 30).

Партеногенез у растений впервые описан в XIX веке у алькорнеи (*Alcornea illicifolia*). Это двудомное растение, на одних экземплярах которого развиваются цветки с тычинками, на других — с пестиками (соответственно андроцейные и гинецейные цветки). В Ботаническом саду Кью близ Лондона были высажены только формы с пестичными цветками, и в 1839 году к удивлению ботаников они принесли обильный урожай семян. Теперь известно, что многие представители семейства Сложноцветные, а также других семейств — Злаковые, Розоцветные, Крестоцветные и пр. (например, многие сорта малины, обыкновенные одуванчики) производят семена партеногенетически (30, 31). Н.А. Холодковский писал: «Партеногенез есть особая форма полового размножения, но с участием одного лишь женского пола, то есть без оплодотворения. Кто бы подумал, что такое обыкновенное растение, как всем известный одуванчик, размножается партеногенетически? И здесь показания об отсутствии оплодотворения встречались и встречаются с глубоким недоверием» (32, с. 351). Процесс партеногенетической репродукции семян у растений обозначают разными синонимическими терминами — апогамия (апомиксис), агамоспермия, апозиготия (33).

Исследования К. Остенфелда (26, 28) по кастрации и гибридизации ястребинок (см. рис. 2), у многих из которых, как отмечалось выше, эмбрионы развиваются партеногенетически, с одной стороны, были проведены с целью изучения способов воспроизводства семян, с другой — продиктованы желанием повторить скрещивания, выполненные в 1860-е годы Г. Менделем. К. Остенфелд писал: «Я провел наблюдения с большим числом видов (около 65) и нашел, что большинство из них апогамные. Только два вида, *H. umbellatum* и *H. virgaurea*, нуждаются в оплодотворении при получении семян и не образуют семян при кастрации. Тем не менее, одна из апогамных форм *H. umbellatum* завязывает немного семян после кастрации, если ее сравнивать с некастрированными цветками. Несколько других видов, вероятно, являются только частично апогамными, если сравнивать число семян у кастрированных и некастрированных цветков. Таким образом, мы наблюдаем три стадии в развитии апогамии: 1) сексуальные виды, 2) частично апогамные виды, 3) абсолютно апогамные виды (26, с. 347). В итоге было показано, что семена у ястребинок могут развиваться как однородительским, так и двуродительским способами (18, 28). При партеногенезе инициальной клеткой нового зародыша могут быть как клетки зародышевого мешка (гаметофитная апозиготия), так и соматиче-

ские клетки нуцеллуса (соматическая апозиготия).

Один из интригующих вопросов для истории биологии — знал ли Г. Мендель о существовании однородительского способа репродукции семян у растений? Ответ, на наш взгляд, скорее всего положительный. Статья Дж. Смита (J. Smith) (34) о партеногенезе у *A. ilicifolia* могла быть неизвестна лично Г. Менделю, скромно подписавшему свои статьи «любитель ботаники». Однако в период проведения опытов с ястребинками он опирался на постоянные консультации с самым знаменитым в ту пору ботаником Европы — профессором К. Негели (C.W. Nägeli) из Мюнхена. Весьма вероятно, что К. Негели располагал информацией о наблюдениях Дж. Смита, хотя это никак не отражено в их переписке с Г. Менделем. В 10 письмах Г. Менделя к К. Негели, опубликованных в научных журналах, нет упоминаний о работе Дж. Смита по партеногенезу у растений (35).

Г. Менделя как любителя ботаники «подвела», вероятно, его убежденность в том, что ястребинки и горох, как и любые другие виды растений, размножаются одноплодно, то есть воспроизводят семена посредством опыления цветков и реализации процесса оплодотворения. В цветках ястребинок действительно формируются как мега-, так и микроспоры, в пыльниках образуется большое число пыльцевых зерен, но догадаться, что эти пыльцевые зерна не принимают прямого участия в получении нового поколения семян, было очень трудно.

Еще одним обстоятельством, осложнившим работу Г. Менделя, оказалось то, что род *Hieracium* в природе представлен множеством высокополиплоидных видов. Это установил только в начале XX века О. Розенберг (O. Rosenberg) (36) и в дальнейшем было показано, что среди ястребинок встречаются ди-, три-, тетра-, пента-, гекса- и гептаплоидные виды (27). Цитологические исследования О. Розенберга, а затем и других авторов привели к представлению, что полиплоидия и партеногенез у растений взаимосвязаны (30, 31, 36, 37).

Полиплоидия (увеличение числа хромосом или хроматид в ядре, кратное основному) приводит к многократному повторению гомологичных хромосом или хроматид и полностью меняет пропорции гено- и фенотипов в гибридных потомствах (38), то есть она — один из вариантов внутригеномной изменчивости, хотя сам процесс полиплоидизации клеточных ядер не приносит никаких изменений в последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК. В природе наиболее часто встречаются виды растений с четной полиплоидией: тетра-, гекса-, октаплоиды и т.д. Менее распространены виды растения с нечетной полиплоидией: три-, пента-, гептаплоиды. Переход на более высокий уровень пloidности не только меняет соотношение генотипов в гибридных потомствах (полисомическая сегрегация генов) (38), но также ведет к изменению множества морфологических и физиологических признаков, что давно и широко используется в селекции растений (39). Эту форму изменчивости у растений можно рассматривать как одну из наиболее распространенных в природе форм эпигенетической изменчивости (14, 40).

С современных научных позиций очевидно, что итоги гибридизационных работ Г. Менделя на ястребинках никак не могли поколебать выдвинутую им концепцию дискретных факторов наследственности у *P. sativum*. Проблему следует обозначить иначе. Во-первых, существуют ли специфические наследственные факторы (гены), которые вызывают партеногенетическое воспроизводство семян у растений (в частности, у ястребинок) и сами по себе так же подвержены сегрегации, как, например, признаки окраски цветков у гороха, или нет? Во-вторых, повлияла сегрегация по «генам партеногенеза» на сегрегацию по окраске цветков у *Hieracium*

или нет, а значит, может ли экспериментатор манипулировать «генами партеногенеза» для переноса их в другие виды растений с помощью межвидовой или межродовой гибридизации?

Согласно ГЦП, все признаки и свойства растений находятся под контролем генов, а потому должны существовать гены партеногенеза, и есть немалое число приверженцев такой гипотезы (31, 37). Более того, ожидаемые успехи по переносу генов апомиксиса между растениями разных видов связывают с новой волной «зеленой революции» в земледелии, которую ожидают в XXI веке (41-43). Однако успешных примеров подобного переноса пока нет, несмотря на длительность проведения таких работ.

Во многих публикациях обсуждается вопрос о генном контроле апогамии (апомиксиса) и высказываются мнения, что апогамия — один из множества дискретных, генетически контролируемых признаков растений, что подкрепляется обильными ссылками на конкретные исследования, посвященные этой теме (37, 41-45). С селекционно-генетической точки зрения вопрос формулируется с «большевистской прямоотой»: коли у диких видов растений есть гены апогамии (апомиксиса), то их перенос в культурные виды методами генной инженерии — всего лишь вопрос времени, ибо современная биотехнология, как известно, «может почти все» (11, 41).

В то же время о генах партеногенеза ничего не известно зоологам, и прежде всего потому, что партеногенез ими рассматривается не как дискретный признак, контролируемый менделевскими генами, а как процесс или стадия онтогенетического развития у видов с циклическим типом полового процесса. Партеногенетическое развитие эмбрионов начинается не с активации «генов партеногенеза» в геноме, а с побуждения яйцеклеток к развитию. «Запуск развития в яйце называется активацией. Она может быть вызвана различными агентами. Один из них, самый привычный, — сперматозоид [не сливающийся с яйцеклеткой, а только активирующий ее — *прим. авт.*]. Без активации яйца нет развития, без сперматозоида оно возможно [за счет других активаторов — *прим. авт.*] и в природе, и в эксперименте» (17, с. 3). Пока что никому из энтомологов не приходила мысль о поиске генов партеногенеза у тлей, так как партеногенетическая репродукция у них связана с сезонными колебаниями температуры. Этот процесс рассматривался и рассматривается как однородительская репродукция наряду с существованием двуродительской репродукции у тлей или других насекомых (29, 46, 47). Если структурных генов партеногенеза (апогамии) у растений, по-видимому, нет, то задача экспериментатора состоит не в «инфицировании» культурных растений «мифическими» генами апогамии от дикорастущих форм (11, 41), а в подборе сигналов, инициирующих партеногенетическое развитие клеток репродуктивной сферы у культурных растений (44) или животных (46).

Признавая партеногенез особой формой половой репродукции, необходимо подчеркнуть, что этот способ нельзя рассматривать как тупиковый, который лишь фиксирует (клонировает) накопленную ранее изменчивость. Известно, что партеногенетическим потомствам присуща существенная изменчивость как по дискретным, так и по континуальным признакам. Об этом с полной определенностью писал основоположник отечественной генетики Ю.А. Филипченко: «Известный теоретик наследственности Вейсман [A. Weismann — *здесь и далее прим. ред.*] (1874 год) давно уже высказал мысль, что изменчивость в значительной степени обуславливается смешением наследственных субстанций отца и матери во время оплодотворения. Справедливость подобного предположения может быть проверена лишь путем специальных статистических исследований, которые были проведены значительно позже. Однако такие исследования, по-

скольку дело идет об индивидуальной изменчивости, не подтвердили этого предположения Вейсмана и при сравнении изменчивости форм, произошедших путем партеногенеза, с изменчивостью таких же форм, но возникших путем полового акта, не удалось подметить какого-нибудь особенного различия между теми и другими. Подобные исследования были проведены Варреном по отношению к дафниям и тлям, Кастлем [W.E. Castle] и Филипсом [E.F. Phillips] по отношению к трутням и работницам нашей обыкновенной пчелы, Пирсоном [C. Pearson], Ли [C.C. Li] и Райтом [S. Wright] по отношению к осам, Кастлем с коллегами по отношению к мухе *Drosophila ampelaphila*, наконец, Уолтоном по отношению к водоросли *Spirogira inflata* — и всюду с одинаковым результатом, не подтверждающим взгляда Вейсмана. У дафний, например, произошедшие партеногенетическим путем особи были даже более изменчивы, чем те, которые возникли путем полового акта; у ос наибольшей изменчивостью отличались работницы (возникают, как известно, половым путем), за ними следуют самцы (возникают путем партеногенеза) и, наконец, наименьшей изменчивостью отличаются самки (возникают в результате оплодотворения). Таким образом, следует, вопреки Вейсману, признать, что происхождение из оплодотворенных или неоплодотворенных яиц, то есть наличие или отсутствие смешения различных наследственных субстанций, не отражается на индивидуальной изменчивости» (47, с. 29-30).

Третий тип изменчивости. Разнообразие способов воспроизводства семян у различных видов растений указывает на то, что экспериментаторы должны сталкиваться с различными системами распределения наследственного материала в ряду поколений, что приводит к неодинаковым типам расщеплений по изучаемым признакам, а иногда и к отсутствию расщепления. Именно с подобной ситуацией столкнулся Г. Мендель в 1860-х годах в гибридных экспериментах на *Hieracium*, большую часть результатов которых следовало бы связывать с эпигенетической, а не с генетической изменчивостью.

Перечислим некоторые работы, поддерживающие эпигенетическую парадигму (ЭГП) наследования признаков. Г. Кэксер (48) в 1960 году показал, что переключения биохимических циклов при наличии иерархии катализаторов дают фенотипические картины дискретного разнообразия, которые в генетике традиционно соответствуют менделевским генам. А. Durgant в 1962 году описал генотрофы льна (23), а Е.Д. Богданова в том же году получила никотинотрофы у пшеницы (20, 21). Т.Б. Батыгина продемонстрировала эпигенетическую природу изменчивости эмбриональных стадий развития у растений (49), показав, что в зависимости от происхождения зародышей могут возникать разные категории семян: с половыми (зиготическими) зародышами (двуродительское наследование); с гемигамными химерными зародышами (дву- и одnorodительское наследование); с партеногенетическими зародышами (одnorodительское — материнское или отцовское наследование) — диплоидными (нередуцированный партеногенез), гаплоидными (редуцированный партеногенез или редуцированный андрогенез); с эмбриоидами (одnorodительское наследование) — нуцеллярными, интегументальными, монозиготическими. В.А. Драгавцев с соавт. (50) в 1984 году обнаружили смену спектров и числа генов для признаков продуктивности пшеницы при смене лим-фактора внешней среды и позднее ее доказали на обширном материале (6). С позиций ЭГП С.И. Малецкий с соавт. (7) в 2013 году рассмотрели эпигенетическую природу гетерозиса у растений на примере сахарной свеклы. В доместикационных опытах Д.К. Беляев с коллегами описали как феномен новый тип отбора (дестабилизирующий), механизм которого тогда был неясен. Е. Яблонка и М. Лэмб

проанализировали эти эксперименты с современных позиций и выявили наследственную изменчивость в поведении чернобурых лисиц и других диких животных, имеющую эпигенетическую природу (51). В 2012 году С.В. Савельев описал 13 новых подстадий нормального развития головного мозга человека и более 200 случаев нарушений в его работе у эмбрионов (52). Оказалось, что самые ранние стадии формирования головного мозга зависят не столько от работы генов, сколько от взаимодействия клеток друг с другом.

Примеров эпигенетической изменчивости и эпигенетического наследования признаков у растений и животных к настоящему времени известно достаточно много. Все они относятся к феноменам так называемой «неканонической генетики» (точнее — неканонического наследования): это длительные модификации, генетическая ассимиляция, нестабильность генома, вызванная мобильными генетическими элементами, парамутации, родительский импринтинг, горизонтальный перенос генов, обратная транскрипция, эпигенетическая детерминация пола, свойства, проявляемые примоном, инактивация X-хромосомы и даже «сигнальная наследственность» по М.Е. Лобашеву. Однако становление целостной картины ЭГП наследования происходит только в наше время. М.Д. Голубовский разделил элементы генома на две подсистемы — на облигатные (гены и их регуляторные комплексы в хромосомах и органеллах) и факультативные (разные ДНК- и РНК-носители, число и топография которых варьирует в клетках организма) элементы, и предложил типичную эпигенетическую триаду регуляции: сигнал→восприятие сигнала локусом-переключателем→поддержание выбранного состояния (53).

Открытие эпигенетической изменчивости имеет длительную историю, начало которой, по нашему мнению, положили исследования русских биологов — Б.Л. Астаурова и Н.В. Тимофеева-Ресовского. Ими впервые открыт третий тип изменчивости, который разные ученые обозначали как «асимметричную» (или «случайную») (19, 54), позднее — как «автономную» (55), «реализационную» (56) и, наконец, «эпигенетическую» изменчивость (57).

До середины 1920-х годов считали, что фенотип особи напрямую определяется ее генотипом (одномерность связи «ген—признак»), хотя признавали, что фенотип может модифицироваться условиями среды. Другими словами, в 1920-е годы различали два типа изменчивости — наследственную и ненаследственную (модификационную). В эти же годы показано, что у *Drosophila funebris* фенотипическая изменчивость у гомозигот по мутации «radius incompletes» поддерживается на весьма высоком уровне,

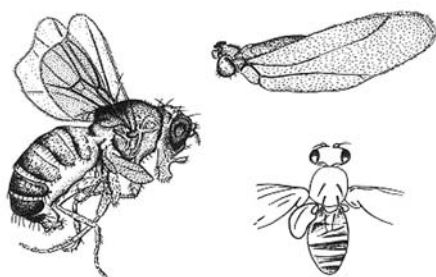


Рис. 3. Мутация tetraptera у *Drosophila melanogaster* — пример асимметричного наследования признака четырехкрылости у насекомых (19, 55).

несмотря на постоянство условий внешней среды. «Самые “слабые” линии давали 39,4 %, 36 %, 34 % не проявления, были вполне рецессивные и при расщеплении часто отставали от соотношения 3:1. Самые сильные давали все 100 % фенотипического проявления в чистокровной культуре и около 6 % (а одна линия даже 17 %) доминирования от скрещивания с нормальными линиями. Таким образом, на основании имеющегося у меня материала пределами “силы проявления” *radius incompletes* в разных генотипах надо считать, с одной стороны, 40 % не проявления, а с другой — около 15 % доминирования. Поскольку в ряде линий *radius incompletes* наблюдался переход в частично доминантное состояние, встал во-

прос: справедливо ли представление, что доминантность (рецессивность) являются фундаментальным свойством гена? Среди линий *radius incompletes* были такие, которые доминируют при скрещивании с обеими нормальными линиями L5 и КП, и были такие, которые доминируют только при скрещиваниях только с одной из них» (55, с. 49).

Эксперименты Н.В. Тимофеева-Ресовского были дополнены оригинальными исследованиями Б.Л. Астаурова (19, 54) с мутацией *tetraptera* (четырёхкрылость) у *D. melanogaster*. Ему с особенной ясностью удалось показать независимость экспрессии фенотипов от генотипа. Сравнивая проявление мутантного признака на левой и правой стороне тела мух, Б.Л. Астауров заключает, что асимметричное наследование мутации объясняется самостоятельной изменчивостью, не сводимой ни к генетическим, ни к внешним условиям и детерминированной внутренними условиями развития. «Геновариация *tetraptera* (*tr*) рецессивна. Присутствуя в гомозиготном состоянии, фактор вызывает весьма разнообразные изменения *галтеров*, а в некоторых случаях превращая их в настоящее крылышко. Вариационно-статистический анализ этого явления приводит к поразительному на первый взгляд выводу *о независимой изменчивости признака на разных сторонах организма*» (54, с. 54). «В вариации индивидуального развития, не сводимой к *генотипическим различиям и прямым воздействиям среды*, видит Н.В. Тимофеев-Ресовский (1925) причину неполного проявления геновариации *radius incompletus* у *Drosophila funebris*. Планкет (Plankett, 1926) держится того же взгляда по отношению к асимметричному выражению признака *Diacheta* у *D. melanogaster* — явлению, принципиально сходному с асимметрией *tr*» (54, с. 58). Асимметричный тип изменчивости у гомозигот в литературе нередко обозначают как «правило наследования по Астаурову» (55-57).

Объясняя природу нового типа изменчивости, Б.Л. Астауров использует следующую логику. Становление фенотипов мух по мутантному признаку он описывает с помощью стандартной формулы: $a = F(p, g, e)$, где p , g и e — вклады соответственно цитоплазмы, генотипа и условий среды обитания в реализацию признака. Отмечено, что у мутантных мух все три фактора идентичны, и потому они никак не могут объяснить природу обнаруженной им изменчивости. «Если обратимся к конкретному примеру изменчивости *галтеров* в гомозиготных культурах (*tr*) и зададим себе вопрос — непостоянству какого из трех факторов (p , g , e) обязана вариация нашего признака, то первое, что мы можем утверждать категорически, это полная непричастность к этой изменчивости генотипа и непосредственных воздействий внешней среды. Решающим основанием для такого утверждения является независимость выражения и проявления признака на разных сторонах одного и того же индивидуума. Обе половины мух развиваются в совершенно одинаковых внешних условиях, генотипические условия также вполне однородны, тем не менее, строение признака на разных сторонах может выразиться в двух крайних формах вариационного ряда и даже в альтернативной форме (наличие или полное отсутствие признака). Очевидно, не здесь надо искать причины изменчивости» (54, с. 57).

Асимметрическую изменчивость по гену *tr* приписывают «внутренним» факторам без уточнения их природы. «Обозначим внутренние условия буквой (i), имеем окончательную формулу развития: $a = F(p, g, e, i)$. Будем называть ту изменчивость, которая зависит от непостоянства фактора i , *самостоятельной изменчивостью* органов, зачатков и т.п.» (54, с. 58). «Основной вывод заключается в том, что *огромное количество признаков Drosophila* обладает изменчивостью, которая не может быть сведена ни к *вариации генотипических, ни к влиянию внешних условий*. Изменчивость эта

особенно отчетлива у лабораторных мутаций, где мы ее находим то в виде неполного проявления, то в виде сильно варьирующего выражения. Однако, она имеется и у нормальных видовых признаков, отличаясь от изменчивости первых лишь своим масштабом. Иначе говоря, если вернуться к нашему условному способу обозначения развития организма или органа, то при данных вполне постоянных p, g, e функция $a = F(p, g, e)$ имеет целый ряд возможных значений $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$ и это происходит в силу вариации некоторого фактора i , который приходится ввести в число аргументов нашей функции. Мы видим, что явление, воспринятое нами на примере геновариации *tetraptera* как исключительное, представляет собой лишь бьющий в глаза демонстративный пример очень широко распространенной закономерности. Парадоксальность того, что «правая сторона не ведает, что творит левая», несколько уменьшается в наших глазах» (54, с. 72). «Здесь мы воочию видим, как зыбки такие свойства живых существ, как наследственность, симметрия, точная регуляция онтогенетических процессов, свойства, которые мы нередко склонны воспринимать как неотъемлемые атрибуты органического мира» (54, с. 103).

В последние годы установлены факты принципиально неустранимой стохастичности в экспрессии генов (58). Выяснение того, сводится ли гипотетический фактор i Астаурова к указанной стохастичности, варьирующей от клетки к клетке, или он определяется гистоновым кодом, регулирующим экспрессию в большой совокупности клеток, образующих признак, — это важная задача будущих исследований природы гипотетического фактора i .

Экспрессия мутаций *tetraptera* и *radius incompletes* у гомозигот наглядно показала, что ГЦП (фенотип особей определяется их генотипом и влиянием условий среды) не способна объяснить реальную картину изменчивости. Эти наблюдения привели русских биологов Б.Л. Астаурова и Н.В. Тимофеева-Ресовского к открытию третьего типа изменчивости, имеющего, по нашему мнению, особую значимость как для общей теории наследственности, так и для теории селекции. «Всякому процессу формообразования в организме свойственна некоторая доля самостоятельной, случайной изменчивости, несводимой ни к действию генотипических различий, ни к прямым воздействиям внешней среды» (54, с. 103). «Астауров объяснил неполное и асимметричное проявление этого признака (четырёхкрылости) его самостоятельной изменчивостью, не сводимой ни к генотипу, ни к внешним условиям» (56, с. 18).

Адекватное описание изменчивости по любым дискретным морфологическим признакам должно учитывать как арифметические, так и геометрические свойства признаков, что блестяще продемонстрировал Б.Л. Астауров (54). Эта адекватность осуществляется через использование понятий «симметрия—асимметрия», соответствующих эпигенетической (реализационной) изменчивости у растений и животных. Из литературы можно подобрать множество примеров асимметрической изменчивости дискретных признаков. К наиболее ранним примерам относится описание Р. Гольдшмидтом (R. Goldschmidt, 1915 год) гинандроморфов дрозофилы, у которых одна половина тела была мужской, а другая — женской. «У таких мух продольная — сагиттальная — плоскость, отделяющая левую половину от правой, из обычной зеркальной симметрии стала необычной антисимметричной» (59, с. 132). «Гинандроморфизм у насекомых является следствием потери X-хромосомы при оплодотворении зиготы. Половина тела у таких мух по фенотипу и набору половых хромосом является мужской, а другая — женской» (60, с. 111-112).

Наблюдаемые результаты изменчивости у гомозиготных мух проти-

воречили «правилу Менделя» для *Pisum* об отсутствии генотипического разнообразия при репродукции гомозигот и «правилу Йоганнсена» о снижении фенотипического разнообразия в потомствах гомозигот (61). Коллизия между открытием нового типа изменчивости и менделевской парадигмой наследования указывала на неполноту менделевских правил наследования, что должно было привести к включению «правил наследования по Астаурову» (наряду с менделевскими) в некие «общие правила» наследования. Однако этого не произошло, и коллизия завершилась всего лишь появлением двух терминов — «пенетрантность» и «экспрессивность» (62), не объясняющих причин и сути нового типа изменчивости. Напомним, что пенетрантность измеряется процентом особей — носителей изучаемого гена (аллеля), у которых он проявился, от числа всех особей в популяции (17, с. 623), а экспрессивность — это «степень фенотипического проявления гена, как мера силы его действия, определяемая по степени развития признака. Мутанты с неполной пенетрантностью имеют, очевидно, во многих случаях особое предрасположение к изменчивой экспрессивности» (17, с. 840).

Асимметричная изменчивость по Б.Л. Астаурову затрагивает самые различные группы признаков и, как отмечалось выше, по современной классификации ее относят к эпигенетической изменчивости (56, 63, 64). Внутренние факторы асимметрии в развитии признаков включают эпигенетические механизмы активации и инактивации как структурных генов, так и генов-регуляторов, а также внешние сигналы, участвующие в реализации отдельных стадий морфогенеза у высших растений и животных. Иллюстрациями асимметрий при морфогенезе служат многочисленные примеры «гомеозиса» («Bateson, 1894) — появление у особи частей тела, которые в норме должны быть расположены в другом сегменте» (60, с. 117). Такие тератологические нарушения обозначают как «гомеозисные, или гетероморфические», мутации, когда у организма на месте одного органа развивается орган другого типа (например, у дрозофилы при мутации *antennapedia* на голове на месте антенны формируется конечность). Исследование этих мутаций позднее привело к открытию транскрипционных факторов (ТФ) морфогенеза (ТФ — белки, контролирующие синтез мРНК на матрице ДНК, которые функционируют либо самостоятельно, либо в комплексе с другими белками; репрессоры обеспечивают снижение, активаторы — повышение константы связывания РНК-полимеразы с регуляторными последовательностями регулируемого гена). Именно гомеозисная мутация *tetraptera* у *D. melanogaster* позволила Б.Л. Астаурову в 1927 году открыть третий тип изменчивости — асимметричную изменчивость (54).

В 1914 году в Лондоне состоялась публичная дискуссия между научными школами К. Пирсона (наследование пегости у собак) и Н.Г. Нильсона-Эле (N.H. Nilsson-Ehle), предложившего в 1909 году гипотезу полимерных генов для описания наследования количественных признаков у хлебных злаков (позднее полимерные гены были переименованы в полигены). Н.И. Вавилов в то время работал в Германии — в Йене у Э. Геккеля (E. Haesckel), очень хотел побывать на этом диспуте, но начавшаяся мировая война заставила его кружным путем через Норвегию, Швецию, Финляндию вернуться в Россию. Гипотезу Н.Г. Нильсона-Эле школа К. Пирсона не приняла, но и сама не смогла объяснить наследование пегости у собак. Позднее вместо предположения о полимерных генах была выдвинута гипотеза, согласно которой при морфогенезе в тканях животных и растений носителями позиционной информации служат морфогены (активаторы и ингибиторы), реализующие свои свойства посредством пространственной диффузии (65).

Рассмотрим следующий пример: в яблоневом саду, где все деревья

одного сорта генетически идентичны (клоны), имеется как такое дерево, у которого первая скелетная ветвь ответвляется от штамба на высоте 50 см и направлена на юг, так и другое, у которого она расположена на высоте 1 м и сориентирована на восток. Это типичное проявление «третьей изменчивости» морфологических признаков по Б.Л. Астаурову (54).

Общеизвестен морфогенез у кристаллов, образование ледяных узоров (схожих с листьями растений) на оконном стекле, морфологическое разнообразие снежинок, дендритов, вырастающих при электролизе металлов на краях электрохимической ванны и т.п. Подобные примеры показывают, что морфогенетические процессы в широком смысле слова могут реализовываться за счет самоорганизации и совсем не контролируются непосредственно генами (в перечисленных примерах о генах не может быть и речи).

Классификация признаков у растений и эпигенетика. Согласно современным определениям, геном называют специфическую последовательность нуклеотидов в ДНК (у некоторых вирусов — в РНК), детерминирующую либо нуклеотидную последовательность транспортных или рибосомных РНК, либо последовательность аминокислот в белках (структурные гены). Как правило, гены состоят из лидерной и трейлерной областей, между которыми находятся кодирующие (экзоны) и некодирующие (интроны) последовательности (17, с. 210). ГЦП четко различает понятия «ген» и «признак», относя первое — к молекулярной генетике, второе — к общей биологии. Столь же четко следует разделять понятия «признак» и «процесс». Признак — это любая черта, особенность или свойство, присущее отдельной особи или их совокупностям в данный момент времени, тогда как процесс означает смену состояний во времени, то есть совокупность последовательных действий по достижению некоего результата, конечного итога (например, онтогенез растения, производственный процесс). Подчеркнем дополнительно, что онтогенез — процесс, идущий вдоль оси времени, а изменчивость любого признака регистрируется лишь в один из моментов времени, поэтому размах изменчивости признака на разных этапах онтогенеза всегда ортогонален временной оси.

Переходя к классификации признаков, отметим, что в рамках ГЦП различают дискретные (прерывные) и континуальные (непрерывные) признаки, которые при проведении измерений отдельных частей и целых растений регистрируются в пределах числовых значений, относимых либо к арифметическим понятиям, либо к понятиям трехмерной евклидовой геометрии. В свою очередь, дискретные признаки распадаются на две группы — на альтернативные и счетные. Альтернативные признаки имеют несколько состояний (два или больше: окраска цветков — белая, розовая и красная, множественные формы фермента — изоферменты и др.) и, как следует из многочисленных наблюдений, у растений обычно наследуются в соответствии с правилами Менделя. Счетные признаки характеризуют число частей растения или 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 Кетле) (47). В отличие от альтернативных признаков у счетных наследование, как правило, не подчиняется правилам Менделя (кроме таксономических счетных признаков, которые идентифицируют род или вид; они жестко детерминированы генами и стабильны как в метамерах, так и в экологических рядах).

В рамках ЭГП выделяются особые группы признаков — морфогенетические, репродуктивные и др. К морфогенетическим можно отнести фрактальные признаки, которые формируются у растений и животных при морфогенезе и потому не могут контролироваться генами напрямую. На-

пример, у растений к фрактальным причисляют признаки сосудистых систем (образование ксилемы и флоэмы), корневой системы, эмбриональные признаки (49, 66). Процессы морфогенеза у растений описываются древоподобными фракталами (66).

Сформируем триаду признаков (дискретные—континуальные—фрактальные) и с математической точки зрения рассмотрим их сходство и различие. Признаки полученной триады четко различаются геометрической размерностью D . У любого геометрического объекта ее можно рассчитать, 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 (67). Дискретные признаки с геометрической точки зрения одномерные, тогда как континуальные могут быть одно-, двух- или трехмерными, а фрактальные — всегда имеют дробную размерность (66). Таким образом, репродуктивные признаки растений могут быть счетными (число цветков, семян, плодов на растениях) и фрактальными (эмбриональные структуры цветков и др.). Счетные таксономические признаки 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), то есть они скорее эпигенетические. Эмбриональные же признаки и связанные с ними признаки тканей зародышевого пути относятся к фрактальным и контролируются ходом морфогенеза (эпигенетически).

Эпигенетика и репродуктивная биология растений. В современной биологии в основном исследуют только генетические управляющие системы в рамках ГЦП, хотя любая молекула белка или любой биохимический цикл в клетке, способные находиться в двух состояниях («+» или «-»), могут передавать информацию следующему поколению молекул или клеток. Такие переключения в пределах клеток способны приводить к эпигенетической форме изменчивости и наследования.

Развитие ЭГП выявило новые феномены и механизмы наследственной изменчивости, один из замечательных результатов этого направления — открытие новых признаков и свойств, наследование которых возможно лишь в рамках ЭГП. Формирование концепции ЭПГ происходило не одномоментно. В начале XX века были описаны длительные модификации, постепенно затухающие в ряду поколений. В 1927 году Б.Л. Астауров открыл «третью изменчивость» (19, 54). Достаточно давно расшифрованы механизмы эпигенетических феноменов — ацетилирование гистонов и метилирование ДНК (68). «Гистоновый код» представляет собой набор модификаций гистоновых «хвостов» на поверхности нуклеосом, который можно целенаправленно менять, подвергать отбору и передавать по наследству. Это основной эпигенетический механизм, контролирующий включение или выключение генов и передачу программы контроля от материнской клетки к дочерней.

У растений с эпигенетической изменчивостью связаны системы воспроизводства семян и процессы морфогенеза. Апогамные виды с теоретической точки зрения представляют особый интерес в том отношении, что функция пыльцы у этой группы не обязательно связана с донорством отцовского генома и передачей генов от отца потомству. С одной стороны, у апогамных (агамоспермных) и родственных гамоспермных видов цветки по морфологии не различаются. С другой стороны, пыльцевые зерна и трубки у апогамных видов могут выступать не донорами отцовского генома,

а сигналами (индукторами), активирующими запуск партеногенетического развития эмбрионов, иными словами, выполнять роль «полового партнера» (69). Понятие «половой партнер» указывает, что у агамных видов хорошо выражена прогамная фаза оплодотворения (пыльца попадает на рыльца цветков, прорастает, но не производит оплодотворения) и отсутствует гаметогамная фаза (слияние мужских и женских гамет), однако семена у таких растений образуются в достаточно большом количестве.

Различия в способах воспроизводства семян у гороха и ястребинок (соответственно дву- и одnorodительское наследование) иллюстрируют полиморфизм репродуктивных стратегий у двух ботанических родов (15) и никак не обусловлены активностью или неактивностью «специфических генов партеногенеза» у *Hieracium*. По нашему мнению, партеногенетическое развитие эмбрионов относится к эпигенетической форме наследственности и изменчивости и связано с получением клетками зародышевых мешков или семяпочек цветка внешних или внутренних сигналов, позволяющих перейти от одной программы развития к другой.

В ботанической литературе имеется достаточно большое число описаний для систем репродукции семян, отличающихся от таковых и у гороха, и у ястребинок (70). Весьма вероятно, что растения можно классифицировать по репродуктивным стратегиям (они могут быть похожими или отличными от известных у гороха и ястребинок), которые разворачиваются в онтогенезе, а не определяются активностью отдельных олигогенов (или «генных блоков» и тем более «генных сетей»). Репродуктивные признаки и процессы вполне попадают в круг проблем биологии развития, охватываемых гомологической изменчивостью у растений по Н.И. Вавилову (71). Все это указывает не на специфичность генов, якобы присутствующих у тех или иных видов растений и управляющих партеногенезом, а на различия в онтогенетических программах и связано с цикличностью способов полового воспроизводства семян. Перечисленное позволяет ставить крайне важный в теоретическом отношении вопрос: каким путем эволюционируют системы репродукции семян у растений — генетическим (мутационным и рекомбинационным) или эпигенетическим?

Для иллюстрации множественности способов воспроизводства семян кратко опишем системы их репродукции у некоторых видов растений (*Beta vulgaris* L., *Cannabis sativa* L., *Rosa canina* L. и видов рода *Fragaria* L.). Они широко известны из ботанической литературы, при этом одновременно и похожи, и не похожи на таковые у *Pisum sativum* и *Hieracium*, то есть у них эволюционно сложились типы воспроизводства семян, отличные от таковых у гороха и ястребинок. У названных выше видов в гибридных потомствах реализуются иные числовые пропорции генотипов, чем открытые Г. Менделем на горохе. Более того, можно экспериментально регулировать способы репродукции семян, меняя сигналы из внешней или внутренней среды, то есть осуществлять эпигенетическую регуляцию размножения.

Система репродукции семян у *Beta vulgaris* L. ($2n = 18$). Сахарная свекла (сем. *Chenopodiaceae*) введена в культуру в конце XVIII века немецким физико-химиком Ф. Ахардом (F.C. Achard) (72). Считается, что растениям свеклы присуще перекрестное оплодотворение (двуродительское воспроизводство семян) (73, 74). Многочисленными наблюдениями установлено, что основная часть растений в популяциях свеклы самостерильны (самонесовместимы), то есть не образуют зигот после самоопыления. При попадании пыльцы на рыльце собственного цветка начавшееся развития пыльцевой трубки вскоре замедляется, и в течение 8-9 сут она не успевает прорасти по всей длине пестика (74). При перекре-

стном же опылении пыльцевые трубки достигают микропиле и производят оплодотворение уже к концу 1-х сут после распускания цветков. Считается, что все самонесовместимые растения воспроизводят семена благодаря пыльце, принесенной с других растений.

Модифицировать процесс воспроизводства семян у свеклы удалось при изменении температурного режима: при 10-13 °С аутостерильные растения становятся частично аутофертильными (псевдосовместимость). Для получения семян от самооплодотворения цветonoсные растения культивировали до цветения при температуре 12-13 °С, лишь временно повышая ее до 15-17 °С (75). Система репродукции у сахарной свеклы также изменяется, если выращивать растения в высокогорных условиях с умеренными среднесуточными температурами (67, 76).

Семена можно воспроизводить и апозиготическим способом: партеногенез у сахарной свеклы впервые описал еще в 1920-х годах Н.В. Фаворский (77) — сотрудник Белоцерковской селекционной станции на Украине. Информация о партеногенезе у свеклы по неясным причинам долгое время никем не была востребована, и статью Н.В. Фаворского стали цитировать лишь в 1970-е годы. Украинские биологи, повторив опыты Н.В. Фаворского, обнаружили у свеклы нуцеллярную эмбрионию — дополнительные зародыши, возникающие из клеток нуцеллуса и прорастающие в зародышевые мешки (73, 78, 79). Вскоре эти исследования в СССР расширились, и кроме украинских биологов (70), работы по партеногенезу у свеклы стали проводить казахстанские (80, 81) и российские (82) ученые.



Рис. 4. Эпигенетическая изменчивость по окраске кожицы и мякоти корня в апозиготическом потомстве сахарной свеклы (70).

Эксперименты по партеногенетической репродукции позволили изменить представления о механизмах воспроизводства семян у *B. vulgaris*: растениям свеклы присущи оба способа — как одно-, так и двуродительский (83). В настоящее время одnorodитель-

ский способ репродукции у свеклы обозначают как партеногенетический, или беспыльцевой. С этой целью для получения семян стали выращивать не пыльцефертильные, а пыльцестерильные растения свеклы, либо помещая их под изоляторы, либо выращивая на изолированных участках. Работы по получению семян в беспыльцевом режиме уже выполнены на обширном материале и в течение многих поколений репродукции (83-85). Отмечено, что пыльцестерильные растения свеклы дают достаточно большое число семян (причем лучшего качества) именно при партеногенетической репродукции (86). Наиболее неожиданным, на первый взгляд, оказалось то обстоятельство, что при беспыльцевой репродукции происходит расщепление по любым маркерным признакам (автосегрегация) (40, 83, 84, 87-89).

Пример подобного расщепления — фенотипическое разнообразие по окраске кожицы и мякоти корня в одном апозиготическом потомстве растения с белой окраской корня (рис. 4). Апозиготической репродукции семян у сахарной свеклы сопутствуют эпигенетические изменения в геноме. В частности, от материнского растения с белыми корнями возникли

растения, корни которых имеют красную (розовую) или желтую окраску. Анализ автосегрегации по признакам окраски показал, что наблюдаемый феномен, вероятно, связан с активацией локуса *Pp*, контролирующего синтез пигментов у различных форм свеклы. Это значит, что в апозиготическом потомстве произошла активация генов окраски, то есть имеет место эпигенетическая изменчивость (70, 90), которая в половых потомствах не проявлялась. Если в менделевских расщеплениях на горохе по моногенно наследуемому маркерному признаку возникают пропорции генотипов 1AA:2Aa:1aa (или 3:1), то в апозиготических потомствах у свеклы мы имеем дело с соотношением 3AA:8Aa:3aa (или 11:3) (83, 84). Следовательно, получение семян у свеклы включает как систему воспроизводства, аналогичную таковой для гороха (двуродительский способ), так и характерную для ястребинок (партеногенетический способ). Примеров подобного полиморфизма в способах воспроизводства семян у растений, вероятно, существует множество.



Рис. 5. Цветущие растения конопли (*Cannabis sativa* L.).

Наследование и регуляция пола цветков у конопли (*Cannabis sativa* L., $2n = 20$). Конопля посевная (сем. *Cannabaceae*) (рис. 5) — двудомное растение, у которого пол цветков определяется половыми хромосомами: у XX-растений цветки пестичные (гинецейные) (матерка), а у XY-растений они тычиночные (андроцейные) (посконь). «В обычных посевах у конопли соотношение мужских и женских растений близкое к 1:1, что считается результатом гетерогаметности одного из полов» (91, с. 7). В норме конопле присущ сингамный способ детерминации пола цветков (хромосомное определение пола реализуется в момент слияния мужских и женских гамет), но возможна и эпигенетическая детерминация.

Регуляция пола цветков в ходе развития растения обозначается как эпигамное определение пола: кариотипически идентичные фитомеры формируют либо тычиночные, либо пестичные, либо обоеполые цветки. «У конопли мы наблюдаем резкое и разнообразное изменение цветка под влиянием внешних условий. Под влиянием укороченного дня, при выращивании в теплице, а также при травматических повреждениях у конопли появляются интерсексуальные цветки и цветки противоположного пола как на мужских, так и на женских растениях. Мужские и женские растения могут производить цветки противоположного пола и обоеполые. Это говорит о том, что при селекционной работе травматические повреждения и фотопериоды могут быть использованы в качестве провокационного метода для выявления степени однодомности» (91, с. 8). Условия среды (сигналы), как следует из экспериментов Н.Н. Гришко и его сотрудников (91), позволили регулировать как пол цветков, так и систему репродукции семян у конопли, сохранив статус половых хромосом в геноме. Если в норме у конопли реализуется исключительно перекрестное оплодотворение и семена воспроизводятся только на растениях с женскими цветками, то, модифицируя цветки (раневой стресс) у растений обоих полов, удастся репродуцировать семена не только у женских, но и у мужских растений (91, 92). Исследования, выполненные украинскими биологами, привели к

революционным изменениям в селекции конопли: были получены однодомные формы, которые можно подвергнуть самоопылению. Это позволило, в частности, создать сорта конопли без каннабиоидов, чего фактически невозможно было сделать у двудомной конопли (93).

Система репродукции семян у растений земляники (род *Fragaria* L.) (сем. *Rosaceae*). Принимая во внимание тот факт, что в роде *Fragaria* имеется нескольких раздельнополых видов, принято считать, что репродукция семян у земляники осуществляется при перекрестном оплодотворении. Обоеполые (гермафродитные) цветки встречаются лишь у диплоидных видов (94), а в популяциях полиплоидных видов наряду с растениями, формирующими обоеполые цветки, имеются растения как с чисто гинецеевыми, так и с чисто андроцеевыми цветками (рис. 6). У земляники к тому же встречается мультивидуальная изменчивость — «есть сорта крупноплодной земляники, имеющие на одном соцветии все три типа цветков» (94, с. 107).



Рис. 6. Цветки земляники (род *Fragaria*) — андроцеевый, гинецеевый и гермафродитный (слева направо).

Между тем половой (гамоспермный) способ репродукции семян у земляники может, как и у свеклы, например, сочетаться с агамоспермным, то есть у растений рода *Fragaria* наблюдается как одно- так и двуродительский тип воспроизводства семян.

У земляники не описан автономный партеногенез, но известен индукционный (эмбриогенез вызывается чуждоопылением, то есть нанесением на гинецеевые цветки пыльцы от других видов земляники или других родов семейства *Rosaceae*).

«При отдаленных скрещиваниях (как у *Fragaria*, так и других родов) очень часто возникают растения материнского типа с тем же числом хромосом, что и у женского родителя. Изучение показало, что обязательное условие возникновения матроклинных сеянцев — опыление. Согласно сводке С.С. Хохлова, псевдогамия [механизм индукции партеногенеза, при котором спермий оплодотворяет центральное ядро зародышевого мешка, а яйцеклетка развивается партеногенетически; при псевдогамии пыльцевой партнер не является отцовским родителем, так как передача генов от гаметы (спермия) к яйцеклетке (апозиготе) не происходит — прим. авт.] встречается в 6 из 14 родов *Rosaceae*, для которых известен апомиксис» (31, с. 88). «Октоплоиды восточной земляники опыляли: пыльцой диплоидной лесной земляники (*F. vesca*, $2n = 14$), индуцированных автотетраплоидов лесной земляники (*F. vesca*, $2n = 28$), диплоидной лесной клубнички (*F. collina*, $2n = 14$), автотетраплоидной лесной клубнички (*F. collina*, $2n = 28$), гексаплоидной садовой клубники (*F. moschata*, $2n = 42$), крупноплодной земляники (*F. ananassa*, $2n = 56$), а также смесью пыльцы восточной земляники (*F. orientalis*, $2n = 28$) и 16-плоидной крупноплодной земляники. Во всех вариантах завязываемость <...> плодов и семян была практически одинаковой, за исключением комбинаций № 20-3 × *F. collina* $2n$ и № 25 × *F. collina* $2n$. В этих комбинациях плоды значительно превосходили по величине плоды, развившиеся при свободном опылении. Сеянцы были весьма нетипичны для отдаленных гибридов. Сеянцы от свободного опыления октоплоидов и от скрещивания их с различными видами превосходят как октоплоиды, так и тетраплоидную восточную землянику по мощности и облиственности. У большинства сеянцев цветоносы выше ли-

ствьев и число их больше, чем у $4n$ и $8n$ восточной земляники. Плодовитость сеянцев выше, чем у исходных октоплоидов, и в ряде случаев выше, чем у $4n$ восточной земляники. Цитологический анализ показал, что независимо от варианта опыления на индуцированных октоплоидах восточной земляники, растения, полученные из семян, завязавшихся на индуцированных октоплоидах, имели $2n = 28$ вместо ожидаемых 56, 21, 35, 84 и т.д. Объяснить появление тетраплоидных сеянцев при опылении октоплоидов *F. orientalis* пыльцой различных видов представляется возможным лишь при помощи апомиксиса» (31, с. 93-94). Д.Ф. Петров с сотрудниками выполнили большой объем работ по опылению автотетраплоидной земляники (*F. vesca*, $2n = 28$) пыльцой других видов земляники с разной пloidностью клеточных ядер (31). Итог всех опылений был один и тот же — индукция развития у *F. vesca* партеногенетических семян (гибридные в опыте никогда не возникали).

В других аналогичных экспериментах при опылении цветков крупноплодной земляники *F. ananassa* L. пыльцой отдаленного вида гусиной лапчатки (*Potentilla anserine* L.) в семенных потомствах, получаемых за счет псевдогамного оплодотворения, наблюдается автосегрегация по базовым репродуктивным признакам — по полу цветков и ремонтантности. Это означает, что партеногенетические семенные потомства, полученные от чужеопыления и псевдогамного оплодотворения, развились из генеративных клеток зародышевых мешков, прошедших мейоз. В силу полиплоидности генома *F. ananassa* ($2n = 8x = 56$) сегрегация по маркерным признакам осуществляется по полисомическому типу (95, 96) и аналогична той, что описана при автосегрегации у сахарной свеклы (71).



Рис. 7. Цветки пентаплоидного шиповника *Rosa canina*, формирующего анизогамные мега- и микроспоры (97).

Система репродукции семян у *Rosa canina* L. ($2n = 5x = 35$, сем. *Rosaceae*). Шиповник *R. canina*, или собачья роза (рис. 7), — пентаплоидный вид, то есть один из видов с нечетной полиплоидией. Несмотря на пентаплоидность генома, семена у *R. canina* воспроизводятся посредством двойного оплодотворения, но вклад материнского и отцовского родителей в геномный состав потомства неодинаков. Способ формирования макро- и микроспор у *R. canina* отличается от такового у большинства растений как из семейства *Rosaceae*, так и из других семейств с четным числом геномов на клетку.

В работах шведских цитогенетиков А. Густафсона, А. Хаконсена и Ф. Фагерланда (A. Gustafsson, A. Hakonsson, F. Fagerland) (97, 98) было показано, что у *R. canina* в мейотическом делении принимают участие не все хромосомы, а только 14 из 35. Эти 14 хромосом образуют при конъюгации 7 пар бивалентов, причем конъюгация гомологов в клетках материнских мегаспор и отцовских микроспор одинакова. Остальные хромосомы (21 шт.) в мейозе участия не принимают и на препаратах представлены унивалентами. По завершении первого деления мейоза 28 хромосом располагаются на микропилярном конце, а остальные 7 — на другом конце клетки. Второе деление мейоза протекает нормально, и в итоге возникают линейные тетрады из мега- и микроспор (по две клетки с 28 и 7 хромосомами). Одна из 28-хромосомных мегаспор превращается в функциональный зародышевый мешок. В пыльниках, наоборот, функциональными оказываются толь-

ко пыльцевые зерна с 7 хромосомами, а клетки с 28 хромосомами дегенерируют. При перекрестном оплодотворении 28-хромосомные яйцеклетки сливаются с 7-хромосомными спермиями, восстанавливая пентаплоидное состояние ядра ($2n = 5x = 35$). Таким образом, у гетерогаметного шиповника *R. canina* вклад пыльцевого и материнского родителя в геном семенного потомства составляет соответственно 20 и 80 %. Подобные случаи анизогамии обозначают в литературе терминами «сегментный партеногенез» или «сегментная агамоспермия». Очевидно, что схема расщеплений и числовые пропорции генотипов по ряду признаков у шиповника *R. canina* могут как соответствовать правилам Менделя, открытым для гороха (для одной части генома), так и кардинально от них отличаться (для другой части генома).

В заключение, подводя краткий итог обсуждению двух парадигм наследственности, изменчивости и развития, отметим, что в рамках геноцентрической парадигмы, сформировавшейся в XX веке, основной источник наследственной изменчивости в популяциях растений и животных связывают с мутациями и рекомбинациями генов в геномах. Впервые правила наследования признаков у растений были сформулированы Г. Менделем в 1865 году на основе экспериментов с горохом посевным (*Pisum sativum*). Эти опыты привели к рождению в начале XX века новой науки — генетики, оказавшей сильное влияние на весь ход развития исследований по наследственности и изменчивости на протяжении всего XX века. Логическими вершинами развития идеи Г. Менделя о наследственных факторах стали хромосомная теория наследственности Т. Моргана (1915 год) и открытие химического кода молекул нуклеиновых кислот Дж. Уотсоном (J.D. Watson) и Ф. Криком (F. Crick) (1953 год).

Между тем результаты работ Г. Менделя (1869 год) по изучению наследования окраски цветков у растений рода *Hieracium* оказались по сути противоположными полученным им на *Pisum sativum*. Однако эти наблюдения Г. Менделя, по нашим представлениям, не менее значимы для понимания природы наследственной изменчивости, чем опыты на горохе посевном. Изменчивость в гибридных поколениях у растений ястребинки оказалась связанной не только с дискретными факторами окраски цветков у скрещиваемых форм, как это отмечалось у гороха, но также была обязана структуре ядра клеток (полиплоидия) и способу репродукции семян — одно- или двуродительскому. Оценить в полном объеме сложность и важность открытых им у видов ястребинки закономерностей наследования Г. Мендель не смог, но в настоящее время эти результаты фактически находятся в русле исследований по эпигенетической наследственности и изменчивости (99-101).

ЭГП не менее популярна среди современных биологов, чем ГЦП в XX веке. Эксперименты на многих биологических объектах в течении XX века привели к пониманию ограниченности ГЦП, не позволяющей объяснить многие факты наследственной изменчивости у растений и животных. Например, изменчивость числа геномов в ядрах растительных клеток (полиплоидия) абсолютно не затрагивает строение генов и их расположение в хромосомах, но у полиплоидных растений наблюдаются очень сильные отличия от диплоидов и значимая изменчивость по любым морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам.

Одним из важнейших этапов становления ЭГП было открытие Б.Л. Астауровым в 1927 году третьей («асимметричной») изменчивости, получившей позднее обозначение эпигенетической. Возникновение представлений об этом типе изменчивости следует, вероятно, отнести к началу XIX века и Ж.Б. Ламарку (J.-B. Lamarck) с его концепцией о наследовании

приобретенных признаков, которую в конце жизни был вынужден признать и Ч. Дарвин.

Итак, с третьим, эпигенетическим типом изменчивости у растений связаны системы воспроизводства семян и морфогенетические процессы, особенно возникновение различных типов симметрии и фрактальных структур (как известно, они реализуются посредством самоорганизации и не контролируются напрямую генами). Рассмотрение способов образования семян у различных видов и родов свидетельствует, что репродуктивные признаки растений по большей части трудно отнести к менделевским, а их наследование, как правило, имеет эпигенетическую природу. Различия в способах воспроизводства семян у гороха (двойное оплодотворение) и ястребинок (апогамия) иллюстрируют полиморфизм репродуктивных стратегий у двух ботанических родов и никак не связаны с активностью или неактивностью специфических «генов партеногенеза». По нашему мнению, партеногенетическое развитие эмбрионов у растений относится к эпигенетической изменчивости и связано с получением клетками зародышевых мешков или семяпочек цветка внешних или внутренних сигналов, позволяющих перейти от одной программы развития к другой. Множественность способов воспроизводства семян у ряда растительных видов (*Beta vulgaris* L., *Cannabis sativa* L., *Rosa canina* L. и рода *Fragaria* L.) иллюстрирует как сходство, так и различия в их наследственных системах.

Авторы выражают благодарность заместителю главного редактора журнала «Биосфера» А.Г. Голубеву за ценные критические замечания и предоставление нескольких важных ссылок на работы, не учтенные в первом варианте статьи.

¹Институт цитологии и генетики СО РАН,
630090 Россия, г. Новосибирск, просп. Лаврентьева, 10,
e-mail: stas@bionet.nsc.ru;

Поступила в редакцию
25 апреля 2013 года

²Институт биоэнергетических культур и сахарной
свеклы УААН,
03321 Украина, г. Киев, ул. Клиническая, 25,
e-mail: sugarbeet@ukr.net;

³ГНУ Агрофизический НИИ Россельхозакадемии,
195220 Россия, г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14, e-mail:
dravial@mail.ru

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2013, № 5, pp. 3-29

THIRD VARIABILITY, THE INHERITANCE TYPES AND SEED REPRODUCTION IN PLANTS

S.I. Maletsky¹, N.V. Roik², V.A. Dragavtsev³

¹Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, 10, prosp. Lavrentieva, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail stas@bionet.nsc.ru;

²Institute of Bioenergetic Crops and Sugar Beet, Ukrainian Academy of Agricultural Sciences, 25, Klinicheskaya ul., Kiev, 03321 Ukraine, e-mail sugarbeet@ukr.net;

³Agrophysical Research Institute, Russian Academy of Agricultural Sciences, 14, Grazhdanskii prosp., St. Petersburg, 195220 Russia, e-mail dravial@mail.ru

Received April 25, 2013

doi: 10.15389/agrobiol.2013.5.3eng

Acknowledgements:

Supported by Presidium of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences and Belarusian National Academy of Sciences, and Russian Foundation for Basic Research

Abstract

The G. Mendel's model for hereditary factors (genes) and appeared on its base the genecentric paradigm, which postulates that genes control not only inheritance of simple traits of plants and animals, but determine ontogenesis, morphogenesis and all cardinal tendencies of life evolution, are examined. In the article, it is indicated, that along with the discovery of discrete heredity for *Pisum sativum* L., G. Mendel by fact described, in addition to well-known genotypic and paratypic variability, a one more variability for plants of genera *Hieracium* L., which now is denominated as an epigenetic variability. Analysis of literature permits to evolve the idea, that the real distribution of genotypes is determined not only by the G. Mendel's laws for inheritance, but by structure of genomes (a ploidy) and by a manner of plant seeds reproduction (uniparental or biparental). In particular, the

facts about the manner of reproduction of seeds of different species and genera demonstrate, that very often the reproductive characters are difficultly dedicated as mendelian, and their inheritance usually has an epigenetic nature. Distinctions in the manner of reproduction of *Pisum* seeds (double impregnation) and in *Hieracium* species (apogamy) illustrate the polymorphism of reproductive strategies of two botanical genera and can not be determined, by no means, by activity of postulated specific «genes of parthenogenesis» or their absence. In our opinion, a partenogenetic development of plants embryos can be attributed to epigenetic variability, and it is determined by receiving the external or internal signals, which make the switch from one development program to another, by cells of embryo sacks or seed buds of flower. A lot of manners for seed reproduction in many plant species (*Beta vulgaris* L., *Cannabis sativa* L., *Rosa canina* L., and *Fragaria* L.) illustrate both likeness and distinction in their hereditary systems. In the article the main role of the Soviet (Russian and Ukrainian) biologists in settling the new (epigenetic) paradigm of development and inheritance is demonstrated.

Keywords: mendelism, genocentric paradigm, principle of Astaurov, epigenetic heredity, uniparental and biparental mode of seed reproduction.

REFERENCES

1. Dokinz R. *Egoistichnyi gen* [Selfish gene]. Moscow, 1993.
2. Lipton B. *Umnyekletki: biologiyaubezhdenii. Kak myshlenie vliyaet na geny, kletki i DNK* [Smart cells: Conviction biology. How the thinking affects genes, cells and DNA]. Moscow, 2011.
3. Buss L.W. Evolution, development and units of selection. *PNAS USA*, 1983, 80: 1387-1391.
4. Hartwell L.H., Hopfield J.J., Leibler S., Murray A.W. From molecular to modular cell biology. *Nature*, 1999, 402: 47-52.
5. Hurd P.J. The era of epigenetics. *Brief. Funct. Genomics*, 2010, 9(5-6): 425-428.
6. Dragavtsev V.A. *Biosfera*, 2012, 4(2): 245-256.
7. Maletskii S.I., Melent'eva S.A., Tatur I.S., Yudanova S.S., Maletskaya E.I. *Vesti NAN Belarusi (seriya agrarnykh nauk)*, 2013, 1: 65-72.
8. Bastow R., Mylue J.S., Lister C., Lippman Z., Martienssen R.A., Dean C. Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation. *Nature*, 2004, 427: 164-167.
9. Sung S., Amasino R.M. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2004, 7: 4-10.
10. Spenser G. *Nasledstvennost'. Osnovaniya biologii* [Heredity. The base of biology]. St. Petersburg, 1870: 173-187.
11. Rieger R., Michaelis A., Green M.M. *Glossary of genetics. Classical and molecular*. Berlin-Heidelberg-NY-London etc., Springer-Verlag, 1991.
12. Timiryazev K.A. *Nasledstvennost'* [Heredity]. Moscow, 1939: 164-195.
13. Fisher R.A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. *Royal Society of Edinburgh*, 1918, 52: 399-433.
14. Maletskii S.I. *Informatsionnyi vestnik VOGiS*, 2009, 13(4): 820-852.
15. Bateson W. *Mendel's principles of heredity*. London, Cambridge, NY, 1909.
16. Vavilov N.I. *Mendelizm i ego znachenie v biologii i agronomii. Gregor Mendel'. Opyty nad rastitel'nymi gibridami* [Mendelianism and its importance in biology. Gregor Mendel. Experiments on plant hybrids]. Moscow, 1965: 98-106.
17. Kartel' N.A., Makeeva E.N., Mezenko A.M. *Genetika* [Genetics]. Minsk, 2011.
18. Nogler G.A. The lesser-known Mendel: his experiments on *Hieracium*. *Genetics*, 2006, 172: 1-6.
19. Astaurov B.L. *Zhurnal eksperimental'noi biologii*, 1927, 3(1-2): 1-61; 3(3-4): 199-201.
20. Bogdanova E.D. *Morfologicheskaya izmenchivost' pshenicy, inducirovannaya nikotinovoi kislotoi* [Wheat morphogenetic variability induced by nicotinic acid]. Alma-Ata, 1984.
21. Bogdanova E.D., Makhmudova K.Kh. *Epigenetika myagkoi pshenicy* [Epigenetics of soft wheat]. Almaty, 2012.
22. Maletskii S.I. *Epigenetika rastenii* [In: Plant epigenetics]. Novosibirsk, 2005: 7-54.
23. Durrant A. The environmental induction of heritable change in *Linum*. *Heredity*, 1962, 17(1): 431-439.
24. Mendel' G. *Opyty nad rastitel'nymi gibridami (1865)* [Experiments on plant hybrids (1865)]. Moscow, 1965: 7-48.
25. Khrzhanovskii V.S. *Rod yastrebinok — Hieracium. Kurs obshchei botaniki* [General Botany]. Moscow, 1976: 327.
26. Ostenfeld C.H. Experiments on the origin of species in the genus *Hieracium* (apogamy and hybridism). *New Phytologist*, 1912, 11(9): 347-354.
27. *Khromosomnye chisla tsvetkovykh rastenii* [Chromosome numbers of flowering plants]. Leningrad, 1969: 111-114.
28. Ostenfeld C.H. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. *Zeitschrift fur Inductive Abstammungs und Vererbungshere*, 1910, 3(1): 241-285.
29. Khokhlov S.S. *Uspekhi sovremennoi genetiki* [Achievements in modern genetics]. Moscow, 1967, Vol. 1: 43-105.

30. Khokhlov S.S., Zaitseva M.I., Kupriyanov P.G. *Vyyavlenie apomiktichnykh rastenii vo flore tsvetkovykh rastenii SSSR* [Detection of apomictic plants in the flora of flowering plants in the USSR]. Saratov, 1978.
31. Petrov D.F., Sankin L.S., Sukhareva N.B., Lukina L.A. *Problemy apomiksisa u rastenii i zhivotnykh* [Problems of apomixes in plants and animals]. Novosibirsk, 1973: 88-95.
32. Kholodkovskii N.A. *Biologicheskie ocherki* [Biological essays]. Moscow-Petrograd, 1923.
33. Maletskii S.I., Levites E.V., Baturin S.O., Yudanova S.S. *Reproduktivnaya biologiya rastenii. Geneticheskii slovar'* [Plant reproductive biology]. Novosibirsk, 2004.
34. Smith J. *Notice of plant produced seeds without any apparent action of pollen. Transaction of the Linn. Society (Meeting of June 18th 1839)*. London, 1841: 509-512.
35. Mendel' G. *Opyty nad rastitel'nymi gibridami* [Experiments on plant hybrids]. Moscow, 1965: 57-96.
36. Rosenberg O. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. *Sv. Bot. Tidskr.*, 1907, 7: 918-919.
37. Petrov D.F. *Apomiksisa v prirode i opyte* [Apomixis in nature and in experiments]. Novosibirsk, 1988.
38. Haldane J.R.S. Theoretical genetics of autoployploids. *J. Genet.*, 1930, 22: 359-372.
39. Lutkov A.N. *Eksperimental'naya poliploidiya v selektsii rastenii* [Experimental polyploidy in plant breeding]. Novosibirsk, 1966: 7-34.
40. Levites E.V., Ovechkina O.N., Maletskii S.I. *Genetika*, 1999, 35(8): 1086-1092.
41. Hanna W.W. Use of apomixes in cultivar development. *Adv. Agronomy*, 1995, 54: 333-350.
42. Kindiger B., Sokolov V. Progress in the development of apomictic maize. *Trends in Agronomy*, 1997, 7: 75-94.
43. Savidan Y. Apomixis and agamic complex: from theory to practice. In: *Species complex, gene flow and plant genetic resources*. Paris, 1992: 291-300.
44. Petrov D.F. *Geneticheskie osnovy apomiksisa* [Genetic basis of apomixis]. Novosibirsk, 1979.
45. Richards A.J. Agamospermy. *Plant breeding system*. London-Weinheim-NY-Melburne-Madras, 1997: 396-450.
46. Klimenko V.V. *Biologiya v shkole*, 2006, 4: 3-12; 7: 3-7.
47. Filipchenko Yu.A. *Izmenchivost' i metody ee izucheniya. Osnovy biologicheskoi variatsionnoi statistiki* [Variability and methods for its study. A basis of variation statistics]. Leningrad, 1926: 5-32.
48. Kekser G. *Modelirovanie v biologii* [Modeling in biology]. Moscow, 1963: 42-64.
49. Batygina T.B. *Teoreticheskie osnovy reproduksii rastenii. Ot mikrospory k sortu* [Theoretical basis of plant reproduction. From microspores to plant variety]. Moscow, 2010: 12-74.
50. Dragavtsev V.A., Lutin P.P., Shkel' N.M., Nechiporenko N.N. *DAN SSSR*, 1984, 274(3): 720-723.
51. Yablonka E., Lemb M. *Vistnik Ukr. tov. genetikiv i selektsioneriv*, 2008, 6(2): 337-355.
52. Savel'ev S.V. *Izmenchivost' i genial'nost'* [Variability and genius]. Moscow, 2012.
53. Golubovskii M.D. *Vek genetiki: evolyutsiya idei i ponyatii. Nauchno-istoricheskii ocherk* [A century of genetics: Evolution of ideas and concepts]. St. Petersburg, 2000.
54. Astaurov B.L. *Issledovanie nasledstvennykh narushenii bilateral'noi simmetrii v svyazi s izmenchivost'yu odinakovykh struktur v predelakh organizma. Nasledstvennost' i razvitiye* [Study of inherited disorders in bilateral symmetry as related to variability of identical structures in organism. Heredity and development]. Moscow, 1974: 54-109.
55. Babkov V.V. *Moskovskaya shkola evolyutsionnoi genetiki* [The Moscow school of thought on evolutionary genetics]. Moscow, 1985: 59-72.
56. Strunnikov V.A., Vyshinskii I.M. *Problemy genetiki i teoriya evolyutsii* [Problems of genetics and evolution]. Novosibirsk, 1991: 99-114.
57. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Bol'shakov V.N. *Fenologicheskaya izmenchivost' i metody ee izucheniya* [Phenogenetic variability and methods for its study]. Ekaterinburg, 2007: 8-18.
58. Golubev A.G. Genes at work in random bouts. *Prospects & Overviews. Bioessays*, 2012, 34: 311-319.
59. Urmantsev Yu.A. *Simmetriya prirody i priroda simmetrii* [Symmetry of nature and the nature of symmetry]. Moscow, 1974.
60. Riger R., Mikhaelis A. *Geneticheskii i tsitologicheskii slovar'* [Genetic and cytological dictionary]. Moscow, 1967.
61. Iogannsen V. *Elementy tochnogo ucheniya ob izmenchivosti i nasledstvennosti s osnovami biologicheskoi variatsionnoi statistiki* [Elements of the precise doctrine for variability and heredity with the basics of variation statistics]. Leningrad, 1933.
62. Timofeev-Resovskii N.V. *Zhurn. eksp. biol. (ser. A)*, 1925, 1(3-4): 93-142.
63. Arinshhtein A.I. *Nasledstvennost' i izmenchivost' rastenii, zhivotnykh i mikroorganizmov*. [Heredity and variability in plants, animals and microorganisms]. Moscow, 1959, Vol. 2: 104-110.
64. Strunnikov V.A. *Priroda*, 1989, 2: 17-27.
65. Turing A.M. The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1952, 237(641): 37-72.

66. Mandel'brot B. *Frektal'naya geometriya prirody* [Fractal geometry in nature]. Moscow-Izhevsk, 2002.
67. Maletskii S.I., Denisova E.V., Lutkov A.N. *Genetika*, 1970, 6: 180-184.
68. Holliday R., Pugh J.D. DNA modification mechanisms and gene activity during development. *Science*, 1975, 187: 226-232.
69. Urbanska K.M. Pollen, mating and paternity in agamosperous angiosperms. *Plant Species Biology*, 1994, 9: 57-67.
70. Roik N.V., Koval'chuk N.S., Yatseva O.A., Maletskii S.I. *Sakharnaya svekla*, 2012, 9: 85-93.
71. Maletskii S.I., Maletskaya E.I., Yudanova S.S. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2011, 15(1): 66-80.
72. Achard F.C. *Ausfürliche Beschreibung der Methode nach welcher bei der Kultur der Runkelröbe verfahren werden muß, um ihren Zuckerstoff nach Möglichkeit zu vermehren: Reprint*. Berlin, Akademie-Verlag, 1984, Bd. 63.
73. Zaikovskaya N.E. *Biologiya i selektsiya sakharnoi svekly* [In: Sugar beet: biology and breeding]. Moscow, 1968: 137-207.
74. Kharchenko-Savitskaya E.I. *Tsitologiya i embriologiya sakharnoi svekly. Sveklovodstvo* [Cytology and embryology of sugar beet. Beet cultivation]. Kiev, 1940, Vol. 1: 453-550.
75. Kharchenko-Savitskaya E.I. *Doklady AN SSSR*, 1938, 18: 469-474.
76. Oldemeyer R.K., Smith P.B. Importance of sugar beet hybrid development. *J. Int. Inst. Res. Beet*, 1965, 1: 16-27.
77. Favorskii N.V. *Trudy nauchnogo instituta seleksii (Kiev)*, 1928, II: 3-11.
78. Shiryayeva E.I., Yarmolyuk G.I., Kulik A.G. In: *Tsitogeneticheskie i tsitoembriologicheskie issledovaniya v seleksii sakharnoi svekly*. Kiev, 1988: 28-38.
79. Shiryayeva E.I., Yarmolyuk G.I., Kulik A.G., Chervyakova V.A. *Tsitologiya i genetika*, 1989, 24(3): 39-44.
80. Seilova L.B. *Apomoksis u sakharnoi svekly i ego ispol'zovanie v prakticheskoi seleksii* [Sugar beet apomixis and its use in practical breeding]. Almaty, 1996.
81. Seilova L.B. *Entsiklopediya roda: biologiya, genetika i selektsiya svekly* [In: Annual encyclopedia: sugar beet biology, genetics and breeding]. Novosibirsk, 2010: 158-163.
82. Bogomolov M.A. *Entsiklopediya roda: biologiya, genetika i selektsiya svekly* [In: Annual encyclopedia: sugar beet biology, genetics and breeding]. Novosibirsk, 2010: 504-513.
83. Maletskii S.I., Maletskaya E.I. *Genetika*, 1996, 32(12): 1643-1650.
84. Maletskii S.I. *Binomial'nye raspredeleniya v geneticheskikh issledovaniyakh na rasteniyakh* [Binomial distribution in plant genetics]. Novosibirsk, 2000.
85. Yudanova S.S., Maletskaya E.I. *Dosyagnennyya i problemi genetiki, seleksii ta biotekhnologii* [In: Achievements and problems in genetics, breeding and biotechnology]. Kiev, 2007, Vol. 2: 221-225.
86. Tsil'ke R.A., Poznyak S.I., Maletskaya E.I., Yudanova S.S., Maletskii S.I. *Vestnik Novosibirsk GAU*, 2010, 5(3): 19-25.
87. Levites E.V., Maletskii S.I. *Genetika*, 1999, 35(7): 939-948.
88. Levites E.V., Shakhova I.S., Kirikovich S.S. *Povtornyy tsikl yarovizatsii i tsveteniya kak faktor epigeneticheskoi izmenchivosti u sakharnoi svekly* [Recycled vernalization and flowering as factors of epigenetic variability in sugar beet]. Novosibirsk, 2001.
89. Levites E.V., Shkutnik T., Ovechkina O.N., Maletskiy S.I. *Doklady RAN*, 1998, 362(3): 430-432.
90. Roik N.V., Koval'chuk N.S., Yatseva O.A., Maletskii S.I. *Vistnik agrarnoi nauki UAAN (Kiev)*, 2012, 10: 42-48.
91. Grishko N.N. *Doklady VASKHNIL*, 1935, 3(1): 5-14.
92. Grishko N.N., Delone L.N. *Kurs genetiki* [Genetics]. Moscow, 1938.
93. Virivits V.G., Laiko I.M., Sitnik V.P. i dr. *Faktori eksperimental'noi evilyutsii organizmiv* [The factors of experimental evolution of organisms]. Kiev, 2006, Vol. 3: 18-22.
94. Fedorova N.Ya. *Sotsialisticheskoe rastenievodstvo*, 1935, 15: 101-110.
95. Baturin S.O., Sukhareva N.B., Maletskii S.I. *Genetika*, 1995, 31(10): 1418-1424.
96. Maletskii S.I., Sukhareva N.B., Baturin S.O. *Genetika*, 1994, 30(2): 237-243.
97. Fagerland F. Die bastarde der Canina rosen, ihre Syndese und Formbildungsverhältnisse. *Act. Hort. Berg.*, 1945, 14: 9-37.
98. Gustafsson A., Hakonsson A. Meiosis in some rose hybrids. *Botanical Naturalist*, 1942: 331-342.
99. Thomas P.T. Reproductive versatility in *Rubus*. II. The chromosome and development. *J. Genet.*, 1940, 40: 119-128.
100. Roik N.V., Koval'chuk N.S., Yatseva O.A. *Vistnik agrarnoi nauki UAAN*, 2010, 9: 19-22.
101. Kunakh V.A. *Zherbakovskie chteniya III* [Proc. 3d Zhebrakov's Scientific Meeting]. Minsk, 2011.