

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СИСТЕМ ИЗМЕНЧИВОСТИ (НА ПРИМЕРЕ *AGROPYRON CRISTATUM* (L.) BEAUV.)

© 2009 С.И. Неуймин¹, С.А. Шавнин¹, А.И. Монтиле², А.А. Монтиле¹

¹Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург;
e-mail: sergneu@mail.ru; sash@botgard.uran.ru; org17@mail.ru

²Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург;
e-mail: amontile@gmail.com

Представлен новый подход к изучению изменчивости отдельных признаков и их сочетаний. Совместное рассмотрение элементарных и финальных признаков обеспечивает учет основных элементов строения, которые определяются наследственностью и факторами среды. Траектории (последовательности признаков) отображают индивидуальные особенности онтогенеза. Предложенный метод проиллюстрирован примером анализа генеративной сферы четырех генетических форм *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. за четыре вегетационных периода.

Ключевые слова: эпигенетика, изменчивость, структурные элементы, паспортизация генетических форм.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия явно прослеживается возрастание интереса к различным, в том числе эволюционным, аспектам эпигенетики [2, 7, 9, 20, 21, 23, 26], «изучающей причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип» [18, с. 18]. Несмотря на то, что основной объем исследований сосредоточен на изучении процессов, которые имеют место при синтезе белков, в теоретическом плане продолжается разработка концепций, охватывающих все иерархические уровни организации жизни. По-прежнему далека от разрешения проблема объяснения взаимообусловленности двух «краев» спектра: молекулярно-генетического и организма в целом, соотношения наследственности и фенотипа [3, 20, 25].

Различия в наследственности проявляются не только в статически фиксируемых морфометрических признаках, но и в специфике протекания биологических процессов на разных уровнях организма, в том числе динамики адаптации, как гомеостатической, так и связанной с переходом в новые устойчивые состояния. По словам Б.С. Эфрусси, «внехромосомная наследственность обуславливается информацией, находящейся в ядре», однако «в некоторых случаях передача информации основана на чисто генетических механизмах, то есть на передаче частиц, содержащих собственную структурную информацию, а в других случаях – на эпигенетических механизмах, т.е. передаче функционального состояния ядра» [24]. Е.Н. Синская [17, с. 109], кроме структурных информаций (которые не обязательно относятся к хромосомной информации, так как

существуют и внехромосомные информации, связанные со структурными частицами иного рода), указывает еще и эпигенетические надстройки (эпигенез) и отмечает: «В основе эпигенеза лежит развитие особых динамических равновесий».

Представляется очевидным, что выявление динамической специфики, фиксируемой результатами наблюдений, возможно только с позиций изучения комплексной изменчивости всей совокупности параметров и структуры организма, как системы. Основные трудности связаны, с одной стороны, с отсутствием системных моделей процессов развития, объединяющих физиологический и морфологический подходы, а с другой – с недостаточностью средств формального анализа результатов наблюдений с точки зрения отображения собственно структурных компонентов описаний многоуровневых объектов [6, 20].

В современных исследованиях жизненные формы растительного организма рассматриваются как многоуровневые системы. Ставятся вопросы о наличии в любом организме набора конструктивно-морфологических элементов определяющих их внешний облик независимо от среды обитания [1, 5, 22, 27-32]. Рассматриваются аналитический и синтетический принцип комплектации внешнего облика организма с использованием различных моделей строения. Так при аналитическом подходе осуществляется синтез составных частей объекта с учетом типов элементов и типов связей между ними. Особо подчеркивается важность набора строительных единиц (состав объекта) и способов их соединения друг с другом [4, 19]. В основу данного подхода заложен принцип раскрытия структуры объектов по свойствам и числу их элементов, а также отношени-

ями между ними [19]. При архитектурном подходе осуществляется анализ правил взаимного расположения частей с конечным выходом на строение объектов и их архитектуру [5, 8]. В то же время представленные авторы в своих исследованиях предполагают существование набора конструктивно-морфологических элементов, которые имеют ограниченное число способов комплектации [1, 22]. При этом подчеркивается влияния среды на модели строения организмов [27-32].

Одним из направлений в изучении изменчивости, является полноценное раскрытие различных ее механизмов (систем) [10,15, 16]. Само понятие изменчивость рассматривается в различных контекстах, ключевым из которых является многовариантность ее проявления на различных уровнях организации. Способность любого организма адаптироваться к условиям произрастания реализуется в формировании траекторий элементов и признаков различного ранга. Соответственно, механизмы формирования траекторий признаковой структуры предопределяются и могут проявляться взаимосвязанной комбинаторикой последовательностей структурированных признаков, фиксирующей в системе организма особенности протекания динамических процессов.

Проводимые исследования закономерностей изменчивости признаков различного ранга в большинстве случаев фактически не учитывают особенности измеряемых варьирующих характеристик, применительно к иерархическому положению их групп в описании системы. В частности, не фиксируется «архитектурное» построения ее структурных элементов. Параметризация структурных компонентов, т.е. формальное, доступное для аналитического исследования, определение конструкции в смысле Кренке остается основной проблемой [6]. По нашему мнению, влияние среды на строение организмов значимым образом проявляется в различных аспектах изменчивости траекторий развития элементов, формирующих признаки различного ранга [13, 14].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Перевод биологических сведений на язык математических символов позволяет в сжатой, корректной форме получать конечный результат, подлежащий интерпретации в терминах и понятиях биологии. Для такой формализации эмпирических данных при работе с различными категориями изменчивости предложено использовать «Радикальный показатель системы сжатых отображений» (Рп ССО) [10-12,14]. В основу расчета Рп ССО заложен принцип сжатых отображений и метод последовательных приближений (последовательный анализ), используемый в математической статистике. Траектории развития организмов описываются последовательностью элементов. В растительной системе на разных уровнях ее организации, таковыми являются варьирующие признаки, также состоящие из совокупности элементов.

Мы предлагаем следующую модель построения траекторий развития количественных признаков на уровне растительного организма. Задана случайная последовательность количественных «финальных» признаков: $a, b, c, d, \dots$ которая соответствует организму – A , и аналогичная последовательность организму – B . Соответственно, организмы также формируют ряды субэлементов: $A, B, C, D, \dots$, но на другом уровне организации – экотипическом. При формировании «финального» признака « a » возможно в свою очередь выделить последовательность элементов $a_1, a_2, a_3, a_4, \dots$, суммарное значение которых, составляет данный признак, в силу чего он определен нами как экоэлемент « a ». Экоэлементы $b, c, d, \dots$ так же состоят из соответствующих последовательностей элементов. Совокупность траекторий или последовательностей признаков-элементов одного генотипа подчиняется единому организационному принципу построения структурных элементов растительной системы.

В качестве иллюстрации приведем схему формирования «финального» признака – «длина колосковой оси» у *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. В нашем опыте соцветия растений *A. cristatum* (L.) Beauv. описаны по 14 финальным признакам колоса ($a, b, \dots, n$) и соответствующим каждому из них последовательностям аналогичных признаков-элементов ($\{a_1, a_2, \dots, a_s\}, \{b_1, b_2, \dots, b_s\}, \dots, \{n_1, n_2, \dots, n_s\}$). Значением, определяющим величину «финального» признака « a » (длина колосовой оси), является сумма длин сегментов оси колоса. Длины отдельных сегментов оси колоса в направлении от основания к его вершине входят в соответствующий вариационный ряд последовательностей: $a_1, a_2, a_3, a_4, \dots$. Траектории формирования «финального признака» у разных образцов житняка различны при сходных условиях развития признаков ($a_1 \neq a_2 \neq a_3 \neq a_4, \dots$). Соответственно экоэлементы $b, c, d, \dots$ взаимосвязано формируют свои специфические траектории развития в виде элементов. При последовательной свертке элементов траекторий (анализируется ниже) получаем числовые значения Рп ССО. В дальнейшем проводится частотный анализ значений Рп ССО и, на основании полученных данных, идентификация в частотном пространстве генетических форм.

Таким образом, при формировании финального признака возникают промежуточные вариан-

ты числовых значений элементов составляющие различные траектории развития. Данный процесс, в конечном итоге, соответствует формированию нормального для популяции или линии фенотипа. Так называемый набор промежуточных последовательностей элементов, по сути, в ходе своего развития направлен на реализацию определенных, отличных от нормы, устойчивых состояний фенотипа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В систематике растений совокупности варьирующих признаков используются как описательные комплексы. Для формального выражения представленных комплексов и их траекторий развития нами использован математический алгоритм «Радикальный (интегральный) показатель системы сжатых отображений». В условиях применимости принципа повторных преобразований элементов растительной системы стал возможным интегральный анализ последовательностей количественных и качественных признаков в зависимости от их уровня организации. При первичном агрегировании последовательностей элементов растительной системы (с их перестановкой, которая обусловлена чувствительностью алгоритма к порядку вхождения элементов) получаем унифицированную систему единиц измерения для их дальнейшего анализа. Последующее агрегирование унифицированных элементов с использованием того же алгоритма дает качественную характеристику сложных растительных описательных комплексов. Исходные данные признаков-элементов, формирующих финальные признаки, представленные в количественном числовом выражении, преобразовывались по алгоритму Рп ССО [14] с использованием компьютерных возможностей по следующей схеме:

1. Первичная унификация элементов последовательностей аналогичных признаков колоса *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. (представлены финальные признаки a и b , остальные последовательности обрабатываются таким же образом)

$$\begin{array}{rcl}
 a_1, a_2, a_3, \dots, a_{s-1}, a_s & & Fa_1 \\
 a_2, a_3, \dots, a_{s-1}, a_s, a_1 & & Fa_2 \\
 a_3, \dots, a_{s-1}, a_s, a_1, a_2 & & Fa_3 \\
 \dots & & \dots \\
 a_s, a_1, a_2, a_3, \dots, a_{s-1} & & Fa_s
 \end{array}$$

Результат - последовательность признаков вида свертки $Fa = \{Fa_1, Fa_2, Fa_3, \dots, Fa_s\}$

$$\begin{array}{rcl}
 b_1, b_2, b_3, \dots, b_{s-1}, b_s & & Fb_1 \\
 b_2, b_3, \dots, b_{s-1}, b_s, b_1 & & Fb_2 \\
 b_3, \dots, b_{s-1}, b_s, b_1, b_2 & & Fb_3 \\
 \dots & & \dots \\
 b_s, b_1, b_2, b_3, \dots, b_{s-1} & & Fb_s
 \end{array}$$

Результат - последовательность признаков вида свертки $Fb = \{Fb_1, Fb_2, Fb_3, \dots, Fb_s\}$.

2. Вторичное агрегирование (с перестановкой) унифицированных аналогичных признаков-элементов колоса *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.

$$\begin{array}{rcl}
 Fa, Fb, Fc, \dots, Fm, Fn & & Ra = FFa \\
 Fb, Fc, \dots, Fm, Fn, Fa & & Rb = FFb \\
 Fc, \dots, Fm, Fn, Fa, Fb & & Rc = FFc \\
 \dots & & \dots \\
 Fn, Fa, Fb, Fc, \dots, Fm & & Rn = FFn.
 \end{array}$$

Получаем результаты вторичного агрегирования с перестановкой $Ra, Rb, Rc, \dots, Rn$. Вид свертки в этом случае тот же, что и при первичной унификации элементов.

Результаты вторичного агрегирования унифицированных аналогичных признаков-элементов колоса *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. записываются в виде таблицы для последующего анализа совокупности элементов растительной системы (таблица).

Ниже приведен один из вариантов анализа полученных результатов. В частности, при распределении частоты встречаемости вторично агрегированных элементов отмечены характерные распределения последних в частотном пространстве (рисунок).

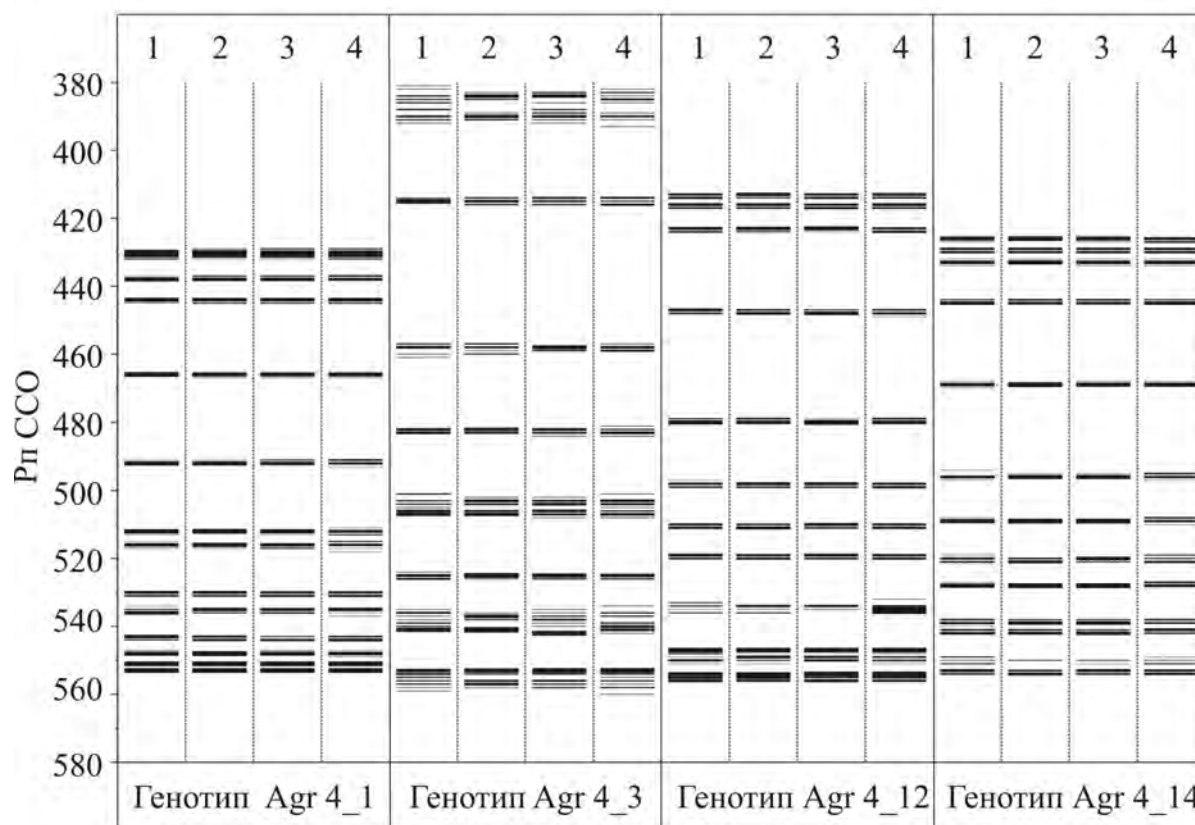
Установлено, что независимо от года выращивания *Agropyron cristatum* L. (Beauv.) четыре генотипа имеют четко детерминированную локализацию частот значений Рп ССО. Отдельные варианты имеют рассеянную характеристику частот, хотя в целом соответствуют примерному расположению в относительном частотном ряду. Так генотип Agr 4_3 имеет наиболее полиморфную систему подвижности частот Рп ССО практически во все годы изучения. Генотип Agr 4_1 отличается от остальных незначительной коррекцией в распределении частот. Соответственно, все генотипы имеют характерные частоты встречаемости Рп ССО.

В то же время представленные формы *Agropyron cristatum* L. (Beauv.) различаются между собой по локализации частот вторично агрегированных элементов. Генетически более близкими являются Agr 4_1 и Agr 4_14, так как у них большее количество совпадающих частот в близких позициях. Особого внимания заслуживает распределение незначительных частот (тонкие линии) вторично агрегированных элементов. Таковые частоты имеют характерные позиции, их подвижность является специфичной для каждого конкретного участка в комбинации вариантов признаков.

Таким образом, использование модели сжатия эпигенетических признаков, выраженных через Рп ССО, позволяет решать задачи дифференциации растительного многообразия и раскры-

Таблица. Вторично агрегированные значения элементов последовательностей аналогичных признаков колоса *Agropyron cristatum* L. (Beauv.)

Последовательности элементов в колосе	Вторично интегрированные элементы колоса													
	Ra	Rb	Rc	Rd	Re	Rf	Rg	Rh	Ri	Rj	Rk	RI	Rm	Rn
1.	400	419	454	493	525	547	557	559	554	543	530	512	489	398
2.	402	419	453	491	524	545	556	559	554	544	530	513	490	400
3.	400	418	453	493	527	548	558	559	554	543	529	512	489	399
4.	402	418	452	491	525	547	558	559	554	544	530	512	490	400
5.	400	417	452	492	526	548	559	560	554	543	529	511	488	399
6.	400	417	452	492	526	548	559	560	554	544	529	511	488	399
7.	400	418	453	492	526	548	559	560	554	543	529	512	489	399
8.	401	419	453	492	525	547	557	559	554	544	530	512	490	399

**Рис.** Частотное распределение вторично агрегированных элементов у различных генотипов *Agropyron cristatum* L. (Beauv.): толщина линии – пропорциональна частоте встречаемости Рп ССО; 1 - 2006 г., 2 - 2005 г., 3 - 2004 г., 4 - 2003 г.

вает свойства систем изменчивости. Получаемые результаты дают возможность идентифицировать генетические формы графически отображаемыми спектрами, которые аналогичны штрих-кодам.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (ПП-1).

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
2. Белоусов Л.В., Чернавский Д.С., Соляник Г.И. Приложения синергетики к онтогенезу: (О параметрическом управлении развитием) // Онтогенез. 1985. Т. 16, № 3. С. 213-228.

3. Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость неметрических пороговых признаков, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158-169.
4. Кирпотин С.Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 3. С. 239-250.
5. Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: УроРАН, 2007. 280 с.
6. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М: Наука, 1990. 232 с.
7. Малецкий С.Н. Иерархия единиц наследственности, изменчивость, наследование признаков и видообразование у растений // Эпигенетика растений. Новосибирск, 2005. С. 7-53.
8. Мамкаев Ю.В. Гомология и аналогия как основные понятия морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб.: С.-Петербургский союз ученых, 2001. С. 39-50.
9. Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига, 2005. 520 с.
10. Неуймин С.И. Система изменчивости пшеницы эфиопской (*Triticum aethiopicum* Jakubz.): Автореф. Дис.к.б.н. Л., 1991. С. 19.
11. Неуймин С.И., Мамаев С.А., Филатенко А.А. Паспортизация уровней проявления полигенных комплексов выраженных через «Систему-Р» / Сборник науч. тр. Бот. сада УрО РАН, Екатеринбург, 1998.: С. 133-140.
12. Неуймин С.И., Шмырин Н.И. Популяционная экология и интродукция растений // Новый подход к формализации структурных подразделений растительной системы / Сб. тр. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 210-218.
13. Неуймин С.И., Монтиле А.И., Шавнин С.А. Модель сжатия совокупности и эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя // Математическая биология и биоинформатика: Докл. I Международная конф. М.: МАКС Пресс, 2006. С. 162-163.
14. Неуймин С.И., Монтиле А.И., Шавнин С.А. Модель сжатия совокупности эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя // Электронный журнал «Математическая биология и биоинформатика». 2007. Т. 2, № 1. С. 154-159.
15. Неуймин С.И., Шавнин С.А., Зимницкая С.А. Структурно-функциональная организация генеративной сферы *Agropyrum cristatum* (L.) Beauv. в связи с адаптацией к новым условиям // «Вестник» ОГУ. 2007. Ч. 2. Вып. 75. С. 241-243.
16. Неуймин С.И., Зимницкая С.А., Филатенко А.А. Архитектурная модель оценки равновесных состояний растительной системы // Тезисы докл. Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке, состояние, проблемы, перспективы. Санкт-Петербург, 2007. С. 676-678.
17. Синская Е.Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений // Проблем популяций у высших растений / Тр. Всесоюз. ин-та растениеводства. Л., 1963. Вып. 2. С. 3-134.
18. Уоддингтон К.Х. Зависит ли эволюция от случайного поиска? // На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены. М.: Мир, 1970. С. 108-115.
19. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 230 с.
20. Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 712 с.
21. Чураев Р.Н. Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1276.
22. Шафранова Л.М. Проблема гомологии в растительном мире: растение как объект гомологизации // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия; Тр. IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб.: С.-Петербургский союз ученых. 2001. С. 30-38.
23. Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. 1981. Т.42, № 1. С. 38-54.
24. Эфрусси Б.С. О ядерной и цитоплазматической наследственности // Изв. АН СССР, сер.-биол., 1959. № 3.
25. Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
26. Alberch P. A developmental analysis of an evolutionary trend: A digital reduction in amphibian // Evolution. 1985. V. 39. P. 8-23.
27. Balogh J. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin: Akad-Verl; Budapest: Verl. ung. Akad. Wiss, 1958. 560 p.
28. Gisin H. Analyses et syntheses, biocenotiques // Arch. sci. phys. natur. Geneve. 1947. V. 29. P. 42-75.
29. Kuhnelt W.: VEB Fisher. 1970. 433 p.
30. Remane A. Die Besiedlung des Sandboden im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie // Zool., Anz., suppl. 1952. V. 16. P. 357-369.
31. Tischler W., Synökologie der Landtiere. Stuttgart: Fischer, 1955. 414 p.
32. Warming E. Om planterigets livsformer. Kjobenhavn: Festskr. udg. Univ. Kjobenhavn, 1908. 86 p.

EPIGENETIC LAWS OF VARIABILITY SYSTEMS (ON EXAMPLE OF *AGROPYRON CRISTATUM* (L.) BEAUV.)

© 2009 S.I. Neuymmin¹, S.A. Shavnin¹, A.I. Montile², A.A. Montile¹

¹Botanical Garden, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg;
e-mail: sergneu@mail.ru; sash@botgard.uran.ru; org17@mail.ru

²Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg;
e-mail: amontile@gmail.com

New approach to the study of separate organism characteristics and their combinations variability is proposed. Combined analysis of elementary and final characteristics allows to describe the main elements of construction, which are determined by genetic and environmental factors. Trajectory (characteristics sequence) reflects individual peculiarities of ontogenesis. Proposed method is illustrated by generative organs construction analysis for four genetical *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. forms within four periods of vegetation.

Key words: *epigenetics, variability, elements of structure, genetic passport system*