

Мнимая альтернативность эпигенетической теории эволюции

В. Н. Якимов

Нижегородский государственный университет им. Н.И.Лобачевского

Доминирующей парадигмой теоретической биологии на данный момент является синтетическая теория эволюции (СТЭ), оформившаяся в 30-50-е годы как результат объединения неodarвинизма с основами популяционной генетики (подробный исторический обзор см. в Reif et al., 2000). Этот факт настолько широко признается научной общественностью, что приверженность СТЭ является своего рода общим местом. Затянувшееся господство одной научной парадигмы вызывает чувство неудовлетворенности некоторым «застоем» прогресса. Естественной реакцией на эту ситуацию являются многочисленные попытки сформулировать альтернативную систему взглядов.

На роль такой альтернативы СТЭ претендует так называемая эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ), основы которой были заложены в трудах И. И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона, развитие которых осуществил М. А. Шишкин, а основным популяризатором ее в настоящее время является Д.Л.Гродницкий. В последних обзорных работах по ЭТЭ (Гродницкий, 2001, 2002; Шишкин, 2006) открытым текстом говорится об абсолютной несовместимости двух обсуждаемых теорий и в первую очередь о том, «что синтетическая и эпигенетическая теория строятся на взаимоисключающих основаниях» (Шишкин, 2006, с. 181). Нам такая точка зрения представляется чересчур резкой. Тезис о непримиримом противоречии СТЭ и ЭТЭ не выдерживает критики, которая и составляет основную цель настоящей заметки.

Основой теоретического фундамента ЭТЭ являются представления о регулируемом характере онтогенеза. Ход типичного онтогенеза определяется схемой: генотип + среда → фенотип-цель. Само развитие происходит устойчиво: влияние различных факторов в определенном диапазоне поглощается буферными свойствами онтогенетической системы и слабо отражается на результате. Это свойство онтогенеза И. И. Шмальгаузен (1938) назвал автономностью, а К. Уоддингтон (1942) – канализованностью развития. В дальнейшем мы будем пользоваться именно термином «канализованность» как более рельефным и распространенным в мировой литературе. Элементарные онтогенетические факторы логично разделяются (в полном соответствии с приведенной схемой) на генетические и средовые, соответственно можно говорить о канализованности по отношению к этим группам факторов. Стандартной метафорой течения онтогенеза, кочующей из публикации в публикацию, является представление его в виде движения точечного объекта по эпигенетическому ландшафту. Под эпигенетическим ландшафтом понимается многомерное пространство (в общем виде – бесконечномерное) всех факторов развития. Канализованная система развития называется креодом и изображается в виде долины в таком ландшафте, глубина и крутизна склонов которой характеризует ее буферные свойства. Небольшие возмущения при движении по такой долине гасятся и развитие происходит устойчиво.

Возникновение канализованности развития получило объяснение в рамках теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена (1982, с. 365-366): «Стабилизирующая форма естественного отбора осуществляется на основе преимущества в борьбе за существование установившейся уже... нормы перед всеми отклонениями от нормального фенотипа. Элиминируются все отклонения, как мутации, так и модификации (которые в данном случае оказываются неадаптивными). В результате как будто не создается новой дефинитивной нормы, но происходит перестройка ее наследственной базы вследствие беспрепятственного накопления «нейтральных» мутаций, укладывающихся в пределах

нормы. Соответственно меняются и пути ее индивидуального развития. В особенности вырабатываются регуляторные механизмы, определяющие более надежное осуществление данного фенотипа. Это изменение представляет генотипический ответ вида (популяции) на неопределенную изменчивость внутренних (при мутациях) и внешних (при модификациях случайного характера) факторов онтогенеза. Оно отражает определенность положения организма, приспособленного к известным условиям существования, и случайный характер изменений в факторах внешней среды».

Итак, развитие нормального фенотипа («дикого» типа) предстает как канализованный креод, в определенных пределах устойчивый к возмущениям среды и изменениям генотипа. Эти возмущения можно визуализировать как своего рода рябь на поверхности долины креода. Если амплитуда возмущения сопоставима с глубиной долины, то ход онтогенеза будет нарушен и будет сформирован вместо нормального фенотипа так называемый морфоз. Типичный морфоз неадаптивен, поскольку эпигенетический ландшафт за пределами канализованного креода формирования «дикого» типа представляет собой просто пространство, сформированное случайным шумом. Здесь уместна аналогия с течением жидкости: траектория развития, покидая область канализованного ламинарного движения, попадает в область турбулентности, характеризующуюся непредсказуемыми завихрениями. Креод возникает на основе «турбулентного» эпигенетического ландшафта под действием стабилизирующего отбора.

Как видим, эпигенетическое описание онтогенетической системы ни коим образом не противоречит СТЭ. Наоборот, творцы этой теории заслуженно считаются видными представителями лагеря СТЭ, внесшими существенный вклад в развитие этой теории. Эпигенетический ландшафт, канализованность креода и ее возникновение прекрасно описываются в терминологии случайного мутационного шума, подверженного действию отбора.

Элементарная последовательность эволюционных событий в эпигенетической теории представляется следующим образом. При постепенном изменении условий существования популяции средовые возмущения онтогенетического развития достигают определенной пороговой величины, в результате чего онтогенез значительной доли особей выходит из креода, ведущего к прежней норме. Итогом является рост частоты появления морфозов, что на популяционном уровне получило наименование «дестабилизации фенотипа». Если популяция попала в совершенно новые для нее условия среды, то большинство морфозов будут неадаптивными, поскольку формируются через «турбулентную» область эпигенетического ландшафта. Однако небольшая доля адаптивных морфозов все равно будет присутствовать и отбор будет способствовать носителям этих морфозов. Финальным этапом эволюции к новой норме является выбор и стабилизация адаптивного морфоза. Это происходит под действием стабилизирующего отбора по описанной выше схеме. Адаптивный морфоз сначала неустойчиво воспроизводится в ряду поколений, но затем отбираются особи, обладающие сначала лишь зачатками нового креода, а затем и носители вполне полноценного канализованного креода.

Описанная схема сдвига нормы разработана И. И. Шмальгаузенем и в полном объеме описана в его трудах (например, в уже цитированной работе «Стабилизирующий отбор и эволюция индивидуального развития», написанной в 1950-е годы, но опубликованной только посмертно в сборнике избранных трудов 1982 года). Что же было внесено нового в эту схему создателями ЭТЭ? На каких основаниях эта схема противопоставляется СТЭ?

Нам представляется, что до настоящего времени ничего принципиально нового в базовую схему И. И. Шмальгаузена апологетами ЭТЭ внесено не было. Эта исходная схема лишь снабжается амплифицированной аргументацией, конкретными примерами, а также дополняется наглядным иллюстративным материалом (см. напр. рис. 26-27 в работе [Шишкин, 1988]). При этом в обсуждении базовой схемы употребляется заведомо неприемлемая для сторонников СТЭ терминология. Мы считаем, что неразрешимых

противоречий между схемой Шмальгаузена и СТЭ не существует и сам вопрос о соотношении СТЭ и ЭТЭ пролегает исключительно в терминологическом русле.

Рассмотрим наиболее яркие высказывания.

1. «...эволюция начинается с изменения в окружающей среде и заканчивается в геноме... Это положение делает эпигенетическую теорию альтернативой неodarвинизма, который рассматривает эволюцию как прямо обратную последовательность событий: от нового гена к новой экосистеме» (Гродницкий, 2001, с. ???).

Не совсем ясна интерпретация неodarвинизма (в данном случае неodarвинизм отождествлен со СТЭ), однако основное положение высказывания состоит в том, что изменения генома являются финалом эволюции, а не его материалом. В данной конкретной фразе под «геномом» понимается эпигенетический ландшафт, а результатом эволюции является новый креод. Однако собственно формирование креода происходит на основе отбора мутационной ряби на эпигенетическом ландшафте. Исходным материалом все равно остается эта самая рябь и от нее никуда не деться.

2. «Устойчивость (наследуемость) нормы зиждется здесь на регулятивных взаимодействиях внутри системы, создаваемых отбором и канализирующих определенную траекторию развития. Таким образом, *наследственность* в этой теории - не *партнер естественного отбора, а его продукт*, выступающий как целостное свойство нормального развития. Эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются по мере их стабилизации в направлении генома, а не наоборот» (Шишкин, 2006, с. 181).

Здесь «наследственность» понимается исключительно в смысле воспроизводимости в ряду поколений определенного фенотипического результата. Такая «наследственность» является прямым следствием канализованности и действительно является продуктом стабилизирующего отбора. В последней же фразе просто опущен начальный момент процесса: само существование «турбулентной» области эпигенетического ландшафта, в которой происходит первичное формирование морфозов, обусловлено генотипом. Сами морфозы впервые проявляют себя на уровне фенотипа и в этом смысле видимые эволюционные изменения, доступные действию отбора, действительно начинаются с фенотипа. А стабилизация нового креода действительно имеет итогом сохранение в популяции особей с определенной конфигурацией генотипа. В этом заключается так называемая «творческая роль отбора». Приведенная формулировка способна эпатировать приверженца традиционной СТЭ, однако при подробном рассмотрении ее содержательное наполнение СТЭ не противоречит.

Возникает вопрос о причинах такого намеренного противопоставления эпигенетической теории СТЭ. Подробное изложение взглядов М. А. Шишкина на историю теоретической биологии ушедшего века содержится в его последней обзорной работе (Шишкин, 2006). Мы не будем подробно излагать представленные там историографические реконструкции, отметим лишь, что по мнению автора СТЭ исходно построена на противоречивых основаниях. Главным элементом критики СТЭ является отождествление ее с элементарной схемой жесткой детерминации фенотипа генотипом. Все конкретные претензии предъявляются именно этой схеме, а не собственно СТЭ. Фактически здесь имеет место намеренная примитивизация критикуемой теории.

Концепция однозначного соответствия генотипа фенотипу действительно довольно часто используется в СТЭ, например в простых моделях популяционной генетики. Однако она не является основополагающей для СТЭ позицией. Сущность СТЭ составляют скорее представления о случайном поиске и закреплении находок отбором. Эпигенетическая теория о канализованности онтогенетического развития просто акцентирует внимание на том факте, что реальный поиск происходит в пространстве эпигенетического ландшафта, а не в пространстве фенотипов. Ее можно и нужно рассматривать как разработку СТЭ в области, касающейся индивидуального развития.

Можно предложить следующую интерпретацию настойчивых попыток апологетов ЭТЭ противопоставить ее СТЭ. Синтетическая теория была сформулирована в эпоху классической генетики, когда «ген» был абстрактной корпускулой, не слишком определенно локализованной где-то в хромосоме. Развитие классической генетики начиналось с элементарного представления о жесткой детерминации признаков корпускулярными наследуемыми элементами. В процессе развития генетики были вскрыты факты, противоречащие этой простой схеме, что получило выражение в понятиях экспрессивности и пенетрантности аллелей, полимерии признаков, плейотропном действии гена. Логичным завершением этого направления стала формулировка И. И. Шмальгаузенем и К. Уоддингтоном эпигенетической теории. Можно сравнить ход развития генетики с эволюцией физики элементарных частиц, в которой также сначала были созданы представления о корпускулярном характере электронов, протонов и нейтронов, а в ходе дальнейшего развития была разработана квантовая механика с ее принципом неопределенности. Таким образом, были оформлены два уровня: квантовомеханический микроуровень и макроуровень классической механики. В генетике этим уровням соответствуют уровни генотипического и фенотипического описания.

В истории биологии произошел прорыв: были вскрыты конкретные химические носители наследственной информации. Биологи получили непосредственный доступ к изучению микроуровня. Однако заполнения пропасти между генотипическим и фенотипическим уровнями до сих пор не произошло, в этом направлении достигнуты определенные результаты, но о полном преодолении разрыва говорить не приходится. Прорыв на молекулярном уровне обусловил отток интереса от проблем классической генетики, в том числе и от эпигенетической теории. Гораздо интереснее изучать конкретные молекулярные механизмы функционирования биологических систем, чем заниматься полуабстрактным теоретизированием. Фактически возникла новая молекулярная парадигма, в рамках которой появилась надежда на приобретение биологией статуса строгой «количественной» науки.

В процессе становления молекулярной парадигмы создалось впечатление, что вопрос об устойчивости наследования признаков исчез. Субстратом наследственности является первичная структура ДНК, в ее адекватной передаче потомству сейчас мало кто сомневается. Но генотип конкретной особи является лишь основой развития, конкретные онтогенетические механизмы на молекулярном уровне досконально не разработаны, так что на фенотипическом уровне классическая генетика до сих пор актуальна. И основные усилия должны быть направлены именно в сторону концептуальной унификации новой молекулярной парадигмы и классической парадигмы СТЭ, включая эпигенетическую теорию. Попытки же апологетов ЭТЭ противопоставить себя всей остальной теоретической биологии могут иметь успех, но навряд ли выльются в новую парадигму...

Список литературы

- Гродницкий Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // ЖОБ. 2001. Т. 62. С. 99-109.
- Гродницкий Д. Л. Две теории биологической эволюции. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2002. 160 с.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология / Под ред. Меннера В.В., Макридина В.П. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142-169.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. С. 179-198.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и эволюция индивидуального развития // Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды / Шмальгаузен И. И. М.: Наука, 1982. С. 348-372.
- Reif W.-E., Junker T., Hobfeld U. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // Theory Biosci. 2000. V. 119. P. 41-91.
- Waddington C. H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. 1942. V. 150. P. 563-564.