

**БИОЛОГИЯ**

УДК 582.475:631.523

***В.А. Драгавцев***

Агрофизический институт ФАНО, г. Санкт-Петербург

**О ВОЗМОЖНОСТИ БЫСТРОЙ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОГО ПОЛИМОРФИЗМА  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МОНОПОДИАЛЬНЫХ ХВОЙНЫХ  
ДЕРЕВЬЕВ**



*«Главные проблемы биологии связаны с системами и их организацией во времени и в пространстве» (Н. Винер, Кибернетика, Вестник АН СССР, 1964, № 7, С. 16)*

XXI век многие биологи называют веком эпигенетики. «Даже самая отличная генетика может вовсе не реализоваться, если эпигенетика будет неблагоприятной. По образному выражению П.и Д. Медавара, генетика предполагает, а эпигенетика располагает» (Ванюшин, 2004). В конце XX века генетикам были известны такие эпигенетические механизмы, как метилирование ДНК и ацетилирование гистонов, приводящие к эпигенетическому (без изменения генов) наследованию новых форм – феномен генотрофов (Dugant, 1962), феномен никотинотрофов (Богданова, Махмудова, 2012) и др. Были известны и другие эпигенетические феномены: дифференциальная активность генов в онтогенезе (Корочкин, 2002), длительные модификации (Драгавцев, Сахаров, 1972), генетическая ассимиляция (Уоддингтон, 1964), миксоплоидия (Юданова, 2004), парамутации (Шабанов, 2006), родительский импринтинг, эпигенетическая детерминация пола, инактивация X-хромосомы (Голубовский, 2000), прионы (Инге-Вечтомов, 2000), «сигнальная наследственность» (Лобашев, 1967). В 2004 г. были открыты эпигенетические механизмы яровизации (Bastow et al., 2004; Sung, Amasino, 2004), в 2012 г. – эпигенетические механизмы моногамии степных полевок (Химия верности, 2013).

Еще в 1984 г. группой исследователей был обнаружен новый эпигенетический феномен – смена спектра и числа генов, детерминирующих один и тот же количественный признак, при смене лимитирующего фактора внешней среды (Драгавцев и др., 1984). В период с 1984 по 2014 гг. на основе тщательного изучения этого феномена была создана теория эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП) и развиты 24 новых, селекционно важных следствий из нее (Драгавцев, 1998; Кочерина, Драгавцев, 2008; Драгавцев, 2008; Чесноков и др. 2008; Драгавцев, 2012). Кроме того, были созданы 9 мощных «ноу-хау», позволяющих существенно повысить скорость и эффективность селекционного процесса (Драгавцев, 2013).

Главное положение ТЭГОКП: при смене фактора внешней среды, лимитирующего рост и развитие, меняются спектр и число генов, детерминирующих один и тот же количественный признак (КП). Показано, что признаки «интенсивность транспира-

ции» и «интенсивность фотосинтеза» в течение суток детерминируются поочередно двумя и тремя разными спектрами генов соответственно (Драгавцев, 2005).

Механизм этого явления сегодня стал вполне очевиден. Известно (Alberts et al., 1994), что общее количество генов, экспрессируемых в клетках человека, составляет около 24000, из которых 11000 экспрессируются в клетках любого типа. Если этот принцип справедлив для растений, то очень легко объяснить результаты следующих опытов.

Если два сорта пшеницы – один с геном Lr (устойчивости к бурой ржавчине), другой – без этого гена – высеять рядом и заразить бурой ржавчиной, то у первого сорта только продукт одного гена Lr – фитоантисипин – будет «подпирать» признаки продуктивности, а у второго сорта эти признаки будут развиты слабо (больные растения). При скрещивании этих сортов на фоне бурой ржавчины в поколении F<sub>2</sub> мы получим расщепление по признакам продуктивности 3:1 – результат влияния продукта только одного гена, хотя параллельно с ним экспрессируются тысячи других генов. На фоне без ржавчины моногенная детерминация признаков продуктивности исчезает, их наследование традиционно описывается гипотезой полигении. Таким образом, лим-фактор среды «заставляет» влиять на признак продукты тех генов, которые обеспечивают максимальное преодоление негативного действия данного лим-фактора. При смене лим-фактора продукты других генов, имеющиеся в клетке, «выходят на борьбу» с новым «угнетателем».

Г. Кэксер (1963) в докладе на симпозиуме в Бристольском университете в 1959 г. подчеркнул: «Я, конечно, знаю, что вся генетика основана на предположении о высокой точности и воспроизводимости действия генов. Такое ложное предположение могло возникнуть из-за того, что нет никаких доказательств, подтверждающих, что в генетических экспериментах измеряется именно первичное действие генов... Результаты развития могут определяться не генами, а кинетической структурой системы» (С. 61). И далее: «В процессе индивидуального развития (а свойства продуктивности не наследуются, а развиваются в онтогенезе, ВД) гены следует рассматривать не как диктаторов, а скорее как государственных служащих, выполняющих свою работу в рамках определенных традиций» (С. 63).

ТЭГОКП подтвердила позицию Кэксера. Клетку растения можно, образно говоря, сравнить с осажденной крепостью, в которой работают бригады скромных оружейных мастеров (генов). Одна бригада делает винтовки, другая – пулеметы, третья пушки, четвертая – пули и снаряды. Но какие продукты этих оружейников будут применены при обороне крепости – это определяет противник (конкретный лим-фактор среды). Если на крепость наступает пехота – стреляют винтовки, если конница – пулеметы, если танки – то пушки. Блоки генов (бригады оружейников) – это не генералы, отдающие жесткие приказы о том, какой величины должен быть признак продуктивности, а скромные мастера, делающие свой оружейный продукт, который либо «выходит» на борьбу с противником (лим-фактором среды), либо – нет. Это определяется только спецификой противника, т.е. спецификой лим-фактора среды.

Главные следствия из ТЭГОКП: возникли гипотезы о механизмах многих феноменов и появились подходы к прогнозированию многих параметров популяций, которые ранее на базе традиционной геноцентрической парадигмы в принципе невозможно было прогнозировать. Рассмотрим природу феномена «взаимодействие генотип-среда» (ВГС). Этот феномен обнаруживает себя только на совокупности генотипов. Если у нас один генотип, то мы можем описывать только феномен его модификации в разных средах (природа модификаций до сих пор неясна). ВГС – это смена рангов генотипов в наборе генотипов в разных средах. Если ранги продуктивности сохранились в разных средах, значит ВГС равно нулю. Если ранги сменились, то чем меньше коэффициент ранговой корреляции от одной среды к другой, тем сильнее эффект ВГС.

Традиционная (менделевская), биометрическая и молекулярная ветви генетики в настоящее время не имеют ни одной гипотезы о природе и механизмах ВГС.

С позиций ТЭГОКП механизм ВГС – это смена спектров генов, детерминирующих признак, при смене лим-фактора внешней среды. Пусть мы имеем четыре сорта пшеницы – два были созданы в Саратове на фоне засухи, два в Швеции на фоне холода. При выращивании этих четырех сортов в Саратове саратовские сорта выйдут на первое место по продуктивности, шведы «просядут». Но в Тюмени (холодный климат) шведы выйдут на первое место, а саратовские резко снизят продуктивность. То есть, если мы знаем адаптивные свойства сортов (для этого достаточно знать лим-факторы той зоны, где эти сорта создавались), то мы легко (пока на качественном уровне) можем прогнозировать возникновение феномена ВГС для любой зоны, куда мы собираемся интродуцировать наш набор сортов, надо только знать типичную динамику лим-факторов в этой зоне. За 15 лет наших экспериментов с пшеницей мы сделали десятки таких прогнозов и ни разу не ошиблись.

ТЭГОКП расшифровала природу трансгрессий и создала научные методы подбора родительских пар для гибридизации, установила механизм экологически зависимо гетерозиса, объяснила причины смены знаков и величин генотипических корреляций в разных средах и создала методы прогноза корреляций от среды к среде. Установила природу сдвигов доминирования количественных признаков, гомеостаза продуктивности (пластичности сорта). Создала методы управления амплитудой генотипической изменчивости КП и числом генов, «выходящих» на КП.

ТЭГОКП показала, что эколого-генетическая природа сложного, экономически важного КП не может быть описана языками менделевской, биометрической и молекулярной ветвей генетики. Только язык ТЭГОКП строго описывает поведение сложных КП в эволюции и селекции (Драгавцев, 2012).

Элементы ТЭГОКП включены в Международную энциклопедию “Basic Life Science”, New York – Boston-London, а общая суть теории опубликована в Толковом словаре по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике, 2008. М. «Академкнига», М. «Медкнига», Т. 2. С. 308 (Драгавцев, 2008).

Рассмотрим с позиций вытекающей из ТЭГОКП гипотезы о природе феномена ВГС – смене спектров генов под тем же признаком при смене лим-фактора среды – общеизвестное явление изменчивости линейных приростов по годам у любого хвойного дерева. В пределах ствола приросты варьируют по длине от года к году. Однако и между деревьями в дикой популяции приросты за один и тот же год также варьируют очень сильно. Очевидно, что изменчивость длин приростов в пределах ствола определяется различием лет – холодный год, теплый год, влажный год, сухой год и т.д. А вот различие в приростах между деревьями в один и тот же год, с позиций ТЭГОКП, должно определяться наследственными факторами, например, засухоустойчивостью в сухой год, или холодостойкостью в холодный год. Если два дерева имеют одинаковую засухоустойчивость, то приросты у них в сухой год должны быть одинаковыми. Если они отличаются по наследственным факторам засухоустойчивости – приросты будут разными.

Хвойные растения не имеют интеркалярных (вставочных) меристем, поэтому величина каждого годового прироста (в длину или в толщину) фиксируется навсегда и не меняется за всю долгую жизнь дерева. Тогда, утверждает ТЭГОКП, если особь дала в холодный год длинный линейный прирост, это значит, что она несет полигены холодостойкости, которые в холодный год вышли на прирост. Если другая особь дала в засушливый год большой прирост, то она обладает полигенами засухоустойчивости. Для идентификации генетически отличающихся деревьев по разным генетико-физиологическим системам адаптивности достаточно в ряду лет (10, 20 или более)

определить по метеоданным, например, самый засушливый и самый холодный годы. Затем приехать в лес, отсчитать от самого верхнего прироста последнего года нужное число приростов до прироста самого сухого года, и найти деревья, у которых прирост в высоту в сухой год оказался самым большим. Это - засухоустойчивые генотипы. Этот же алгоритм позволяет найти самые холодостойкие деревья (конечно, работу надо вести при однородной полноте насаждения).

Этот подход был опубликован в 1998 г. (Драгавцев, 1998). Проверить справедливость его позволили привитые клоновые плантации сосны обыкновенной, созданные под руководством проф. В.В. Тараканова в Алтайском крае (Зацепина и др., 2014). Черенки, срезанные с одного дерева, прививали на семенные подвои (несколько десятков подвоев в ряду). Каждый ряд - это отдельный клон, в котором все привои имеют идентичные генотипы. Сегодня этим клоновым плантациям более 30 лет. Следовало ожидать, что линейные приросты любого года будут у деревьев каждого клона иметь минимальную дисперсию, поскольку генотипы привоев внутри клона одинаковы. А в популяции дисперсия должна быть существенно выше (фенотипическая дисперсия в популяции состоит из суммы генотипической и экологической компонент изменчивости, в клоне – только экологическая компонента).

Для того, чтобы избежать влияния крупных экологических «пятен» в длинном ряду каждого клона, мы оценивали дисперсию приростов одного года в каждом клоне по нескольким деревьям, стоящим на однородном участке, затем по другой группе деревьев того же клона, и так до конца всего длинного ряда одного клона. Затем дисперсии усредняли. Усредненные внутриклоновые дисперсии оказались в 4 раза меньше, чем дисперсии приростов одного года в естественной популяции ( $F$  – критерий Фишера = 2,4, для 1% уровня значимости). Это говорит о том, что линейные приросты внутри каждого моноподиального дерева генетически различны – прирост в засушливый год детерминируется генетическими системами засухоустойчивости, а в холодный год – системами холодостойкости. Если у одного дерева «хорошие» системы засухоустойчивости, но «плохие» - холодостойкости, а у другого наоборот, то в сухой год прирост будет больше у первого дерева, а в холодный – у второго. Эти «блуждания» систем адаптивности от года к году, вероятнее всего, не наследуются, но приросты по оси ствола внутри каждого дерева (с позиций ТЭГОКП) генетически различны.

Следует отметить, что такой метод «генетической инвентаризации» индивидуальных деревьев в естественных популяциях должен быть очень чувствительным, поскольку открытый Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Р.Р. Ромпе принцип усилителя в биологии (1959) утверждает, что малейшие генетические преимущества в скорости роста каждой отдельной клетки накапливаются в сумме десятков тысяч клеточных делений в линейном приросте между мутовками, поэтому малейшие генетические различия в системах засухоустойчивости между деревьями выразятся в сильном различии их линейных приростов в сухой год.

### Список использованной литературы

- Богданова Е.Д., Махмудова К.Х. Эпигенетика мягкой пшеницы. Алматы, 2012. 106 с.
- Ванюшин Б.Ф. Материализация эпигенетики, или небольшие изменения с большими последствиями // Химия и жизнь – XXI век. 2004. № 2. С. 32-37.
- Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб: Borey Art, 2000. 262 с.
- Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству. СПб.: Изд. ВИР, 1998. 52 с.

*Драгавцев В.А.* Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: Изд. ВИР, 2005. С. 20-35.

*Драгавцев В.А.* Теория эколого-генетической организации количественных признаков // Толковый словарь по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике. М.: «Академкнига», «Медкнига», 2008. Т. 2. С. 308.

*Драгавцев В.А.* Уроки эволюции генетики растений // Биосфера (СПб). 2012. Т. 4. № 3. С. 251-262.

*Драгавцев В.А.* Как помочь накормить человечество // Биосфера (СПб). 2013. Т. 5. № 3. С. 279-290.

*Драгавцев В.А., Сахаров В.И.* К методике статистического анализа длительных модификаций в растительных популяциях // Журнал общей биологии. 1972. № 6. С. 733-739.

*Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М.* и др. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Доклады АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720-723.

*Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г.* и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 230 с.

*Зацепина К.Г., Экарт А.К., Тараканов В.В.* и др. Генетическая изменчивость клоновых и естественных популяций сосны обыкновенной в Алтайском крае // Сб. матер. Всеросс. научн. конф., посвящ. 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика». Красноярск: ИЛ СО РАН, 2014. С. 544-547.

*Инге-Вечтомов С.Г.* Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник РАН. 2000. Т. 70. № 4. С. 299-306.

*Корочкин Л.И.* Биология индивидуального развития. М.: Изд. МГУ, 2002. 264 с.

*Кочерина Н.В., Драгавцев В.А.* Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб.: Изд. «Дон Боско», 2008. 86 с.

*Кэксер Г.* Кинетические модели развития и наследственности // Моделирование в биологии. М.: ИЛ, 1963. С. 42-64.

*Лобашев М.Е.* Генетика. Изд. 2-е. Л.: Изд. ЛГУ, 1967. 752 с.

*Тимофеев-Ресовский Н.В., Ромне Р.Р.* О статистичности и принципе усилителя в биологии // Проблемы кибернетики. Т. 2. М., 1959. С. 213-228.

*Уоддингтон К.Х.* Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 308 с.

Химия верности // Газета «Поиск». № 24. 14 июня 2013. С. 23.

*Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бёрнер А., Ловассер У., Гончарова Э.А., Драгавцев В.А.* Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Доклады РАН. 2008. Т. 418. № 5. С. 1-4.

*Шабанов Д.* Парамутациями не ограничимся // Журнал «Компьютерра». 2006. № 23. от 22 июня.

*Юданова С.С.* Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками: Дис...канд. биол. наук. 2004. СПб.: ВИР. 126 с.

*Alberts B., Bray D., Lewis R.M., Roberts K. Watson J.* Molecular biology of the cells / Ed. By Robertson. Garland; New York, 1994. 369 p.

*Bastow R., Mylue J.S., Lister C., Lippman Z., Martienssen R.A., Dean C.* Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histon methylation // Nature. 2004. Vol. 427. P. 164-167.

*Durrant A.* The environmental induction of heritable change in *Linum* // *Heredity*. 1962. Vol. 17. No. 1. P. 27-61.

*Sung S., Amasino R.M.* Vernalization and epigenetics: how plants remember winter // *Current Opinion in Plant Biology*. 2004. Vol. 7. No. 1. P. 4-10.

**Рецензент статьи:** доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН Б.Ф. Чадов.