

УДК 577.112+575+631.527

В. И. Авдеев

Некоторые проблемы использования молекулярно-биологических и генетико-эволюционных методов в ботанике

В статье на основе современных достижений молекулярной биологии, генетики, биометрии и других естественных наук рассматриваются актуальные проблемы, возникшие в теоретической и прикладной ботанике, намечаются пути их решения.

Ключевые слова: фенотипический признак, молекулярные маркёры, генетическая нейтральность и избыточность, термодинамические показатели биосистем, эволюция.

До недавнего времени в ботанике, прежде всего в фитосистематике, доминировали методы изучения морфологических, анатомических и т.п. внешних признаков, т.е. фенотипа. В фитосистематике они перспективны тем, что часть из них представляют собой внешне стабильные признаки, которые позволяют эффективно выделять те или иные таксоны (виды, роды и т.д.). В селекции, прикладной ботанике и в популяционной генетике перспективны прежде всего варьирующие признаки, позволяющие отслеживать генетические изменения, происходящие внутри таксонов в условиях природы и культуры.

Методы молекулярной биологии были впервые применены в селекции, прикладной ботанике для идентификации, паспортизации различных сортов и форм культивируемых растений. В наше время ставится и другая чрезвычайно важная задача: маркировать с помощью ДНК-маркёров и белковых маркёров отдельные ценные признаки и свойства растений. Белковое маркирование заключается в анализе на электрофореграммах (ЭФ) полипептидных компонентов запасных белков семян. Задача познания структуры и эволюции таксонов (в первую очередь дикорастущих предков культивируемых растений) решалась тогда на основе иммунохимического изучения маркёров запасных белков семян [1—4 и мн. др.]. Однако затем анализ ЭФ стал применяться для исследования таксонов и процессов эволюции растений [5—7], фактически сменив на сегодня иммунохимический метод. ДНК-маркирование развивается быстро, но успехи получены только при изучении отдельных генов. Поскольку самых различных генов у растений многие тысячи, а ДНК-метод очень сложен, дорог и, главное, имеет пока слабую экспериментальную воспроизводимость [4], то вкупе с общеизвестным и очень важным гибридологическим методом [8] он рискует попасть в число «безнадёжных методов».

Проблема нейтральности мутаций и избыточности генома. Представление о нейтральности многих молекулярных изменений было полностью изложено в монографии М. Кимуры [9]. Уже 45 лет его теорию активно обсуждают, однако мнения о ней противоречивы. Недопонимание этой новой теории связано с излишним акцентом М. Кимуры на преобладании в природе «нейтральной» (неадаптивной) эволюции, хотя сам автор никогда не отрицал существование естественного отбора. В итоге среди современных прикладных ботаников возникло мнение, что М. Кимура, говоря о нейтральных мутациях, отрицает дарвинский принцип адаптивности эволюции [4].

Теория нейтральности верна, например, в силу двух известных генетических явлений — это «вырожденность» (или избыточность) генетического кода и нейтральная реакция живого организма на мутационные замены третьей аминокислоты в триплете (кодоне) иРНК. Но при этой замене генетический смысл триплетта явно изменяется. Поэтому

© Авдеев В. И., 2013

очередная во времени новая замена аминокислоты в третьем положении (не говоря уже о втором и первом положениях) приводит к такой крупной генной мутации, которая может создать условия уже для дальнейшей эволюции генома. Избыточность же кодирования аминокислот, формирующих первичную структуру транслируемого белка, резко усиливает помехоустойчивость кода.

В пользу верности теории нейтральности накоплено много экспериментальных данных [10]. Однако в генетике под избыточностью генома обычно понимают исключительное преобладание (в 8—10 раз и более) некодирующей его части над кодирующей. Кстати, ЭФ-метод позволяет через анализ полипептидов запасных белков семян изучать именно только кодирующую часть генов, тогда как при ДНК-методе чаще всего анализируют весьма протяжённую некодирующую их часть. В этих различиях заключается несовпадение результатов обоих молекулярных методов. Надёжным на сегодня является только хорошо разработанный метод белковых маркёров.

В генетике и биологии существует представление об избыточности и на уровне фенотипа [11]. Поскольку полипептидные компоненты ЭФ являются частью молекулярного фенотипа [2, 12], рассмотрим в плане избыточности их соотношения с соответствующими генами, с одной стороны, и внешними (фенотипическими) признаками и свойствами — с другой.

Выявлено, что полипептидные компоненты запасных белков семян, как и изоферменты, являются полиморфными, т.е. представлены множественными молекулярными формами. Гены, их кодирующие, обычно рассредоточены по геному и также состоят из набора разных (избыточных) аллелей. Считается, что в эволюции эти аллели возникли от одного гена-предка. Однако в сравнении с множественностью полипептидных компонентов избыточность на генном уровне оказывается выше. Исследования также показали, что разнообразными являются и так называемые мономорфные белки, представленные на ЭФ очень сходными (неварьирующими) участками полипептидов, и они очень важны в систематике [5—7, 13].

Изменчивость внешних признаков связана с влиянием внешней среды. Если набор клеток небольшой, то организм резко уклонится в своём развитии, а если возникнет их избыточность, то срабатывает принцип интеграции отдельных клеток и тканей [11]. Однако диссоциация белков на ЭФ до полипептидов, с одной стороны, и избыточность внешних признаков, с другой стороны, резко осложняют установление между ними генетических корреляций.

С одним и тем же внешним признаком, свойством оказывается связанной целая группа полипептидов. Так, морозостойкость сортов озимой мягкой пшеницы на ЭФ маркируют две группы глиадиновых полипептидов, локализованных в её низкомолекулярной α -зоне (это 4 или же 5 компонентов) и в противоположной ей высокомолекулярной ω -зоне (5 компонентов ЭФ) [14].

Анализ эволюции местного формового состава абрикоса на зимнюю устойчивость в Оренбуржье показал, что это важнейшее свойство связано с присутствием у ряда сортов трёх компонентов в зонах 7S-глобулинов и кислых 12S-глобулинов, а у других сортов абрикоса — четырёх компонентов в зонах 7S-глобулинов, кислых и основных 12S-глобулинов [7, 15]. Однако единичными являются примеры связи внешних признаков только с отдельными полипептидами. Так, у вики сорта Белорозовая с оранжевой окраской семядолей семян связано выпадение одного из компонентов в зоне кислых полипептидов, а со светло-зелёной окраской кожуры её семян — выпадение тоже одного компонента основных полипептидов 12S-глобулинов [1]. Устойчивость же форм и сортов абрикоса к выпреванию можно связать с отсутствием компонента 47 в зоне кислых

12S-глобулинов семян [7 и др.]. Можно полагать, что полипептиды-маркёры, образующие на ЭФ тесную группу компонентов, являются генетически наиболее близкими, вознившими и за счёт нейтральной замены в кодоне третьей аминокислоты.

Для оценки цитогенетической близости и фенотипической избыточности внешних признаков предлагают рассчитывать существующие между ними корреляционные связи (r), вычленив вклад в них «экологических шумов» [11]. Корреляционный метод в ботанике используют, однако ему часто не придают необходимого генетического смысла. Суть же применения этого метода будет заключаться в следующем [16]. В пределах клона или отдельного растения вся фенотипическая изменчивость количественного признака (ph) определяется исключительно экологическими факторами (e). В этом случае коэффициенты корреляции признаков равны, т.е. $r_{ph} = r_e$. При высокой связи признаков ($r_e \sim 1,0$) генетическая связь признаков (g) близка к нулю ($r_g \sim 0$). Но, как и любой другой коэффициент корреляции, обычно же $1,0 > r_e > 0$. Поэтому необходимо осуществлять оценку r_e через исчисление его математической достоверности (P), сопоставляя его с коэффициентами вариации изучаемых признаков (V_e); при этом в теоретической биологии принимается $P \geq 0,99$ [17, 18]. В таблице 1 приведён результат таких статистических расчётов на примере двух явно тесно взаимосвязанных признаков эндокарпия («косточки») разных географических сортов абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris Lam.*) — продольной длины самой косточки и протяжённости (длины) дугообразного, выпуклого её брюшного шва («ребра»).

Таблица 1

Статистические показатели линейных признаков эндокарпия внутри кроны географических сортов абрикоса (здесь и далее теоретическое значение $t_{0,95} = 2,31$, $t_{0,99} = 3,36$)

Название сорта и его происхождение [5, 7]	Показатели размера и варьирования признака				Корреляционные показатели размеров обоих признаков		
	длина косточки		протяжённость ребра косточки		расчётный r_e	критерий Стьюдента (t)	
	M_e мм	V_e %	M_e мм	V_e %		расчётный	уровень достоверности (P)
Кан, Иран	22,1	4,4	31,6	3,5	+0,68	2,19	$P < 0,95$
Ласгардие Шахруд, Иран	24,4	6,5	37,1	5,3	+0,70	2,29	$P < 0,95$
Хасание Калле, Иран	22,8	6,2	34,1	3,8	+0,68	2,20	$P < 0,95$
Нахичеванский, Закавказье	25,8	3,6	36,3	1,3	+0,62	1,93	$P < 0,95$
Новраст Нахиджевани, Закавказье	20,4	1,7	32,2	2,7	+0,68	2,19	$P < 0,95$
Хосравшаи, Закавказье	25,1	4,4	36,7	4,5	+0,57	1,72	$P < 0,95$
Лючак Продолговатый, Западный Копетдаг	25,4	5,2	36,2	3,9	+0,69	2,25	$P < 0,95$
Лючак Сумбарский, Западный Копетдаг	21,8	5,5	30,0	5,4	+0,55	1,56	$P < 0,95$
Ак Мафтоби, Средняя Азия	24,1	3,0	33,1	3,9	+0,81	2,95	$0,95 < P < 0,99$
Ак Нукул, Средняя Азия	22,6	4,0	34,3	4,1	+0,78	2,72	$0,95 < P < 0,99$
Бадами, Средняя Азия	31,5	9,2	40,1	3,5	+0,64	1,98	$P < 0,95$
Бадахшони, Средняя Азия	25,6	5,7	36,2	5,5	+0,77	2,70	$0,95 < P < 0,99$
Кондузак, Средняя Азия	24,5	5,1	33,0	6,1	+0,78	2,80	$0,95 < P < 0,99$
Ровганнёш, Средняя Азия	25,6	4,3	38,7	4,5	+0,50	1,46	$P < 0,95$
Кандак 12, Средняя Азия	29,4	4,8	39,9	3,0	+0,63	1,95	$P < 0,95$
Супхани, Средняя Азия	31,0	5,0	40,9	5,7	+0,66	2,10	$P < 0,95$
Кзылкуш, Средняя Азия	22,6	4,1	34,6	5,5	+0,78	2,80	$0,95 < P < 0,99$
Хурмаи, Средняя Азия	25,4	2,4	37,3	4,4	+0,79	2,80	$0,95 < P < 0,99$

Продолжение табл. 1

Название сорта и его происхождение [5, 7]	Показатели размера и варьирования признака				Корреляционные показатели размеров обоих признаков		
	длина косточки		протяжённость ребра косточки		расчётный r_e	критерий Стьюдента (t)	
	M_e , мм	V_e , %	M_e , мм	V_e , %		расчётный	уровень достоверности (P)
Кабули, Афганистан	26,6	7,3	36,6	6,6	+0,72	2,40	0,95 < P < 0,99
Цао-син, Китай	23,5	4,5	37,5	6,4	+0,71	2,51	0,95 < P < 0,99
Чжан-гун-юань-син, Китай	31,8	2,4	51,6	3,4	+0,69	2,24	P < 0,95
Бленгейм, Западная Европа	21,6	6,3	35,4	3,8	+0,61	1,88	P < 0,95
Гумберт, Южная Европа	22,9	2,4	35,2	3,2	+0,61	1,88	P < 0,95
Прованс, Южная Европа	29,1	5,2	43,0	4,8	+0,68	2,16	P < 0,95
Riland, Южная Европа	23,2	2,3	35,8	7,1	+0,56	1,67	P < 0,95

Примечание. Форма косточки у изученных аборигенных сортов Кан и Кабули — продолговато-яйцевидная; Хасание Калле — яйцевидно-овальная; Новраст Нахиджевани и Ак Нукул — овально-яйцевидная; Нахичеванский, Кондузак и Лючак Сумбарский — яйцевидная; Хосравшаи, Ласгардие Шахруд и Ак Мафтоби — обратнойяйцевидная; Лючак Продолговатый — асимметричноэллиптическая; Бадами — широколанцетная; Бадахшони — плоскоовальная; Ровганнёш — эллиптическо-овальная; Кандак 12 — продолговатоэллиптическая; Супхани — асимметричнояйцевидная; Кзылкуш — овальная; Хурмаи — яйцевидно-эллиптическая; Цао-син — округлая; Чжан-гун-юань-син — асимметричноокруглая; Бленгейм — овально-округлая; Гумберт — продолговатоовальная; Прованс — эллиптическо-яйцевидная; Riland — эллиптическая. У всех сортов семя сладкое, а у сортов Бленгейм и Прованс — горькое.

Из таблицы 1 видно, что варьирование изученных двух признаков внутри сортов низкое, так что V_e составляет 1,3—9,2%, а значения r_e равны 0,50—0,81, но они математически недостоверны ($P < 0,99$). Эти показатели не зависят от самих сортов — их происхождения, формы эндокарпия. Анализ таких данных показывает, что, во-первых, длина косточки и длина её брюшного шва внутри одной особи (кроны дерева) взаимосвязаны в средней степени, определяясь экологическими факторами, а во-вторых, что эти признаки контролируются близкими генами. Различия же сортов по значениям r_e могут быть обусловлены набором лишь разных аллелей таких генов. За предыдущие годы было изучено варьирование признаков эндокарпия у огромного числа сортов и форм абрикоса [5]. В единую корреляционную плеяду [17] в средней степени связаны не только названные выше два признака, но также длина спинного шва, масса, ширина и толщина эндокарпия, но немного менее связаны размеры воронки. Между ними имеется корреляционная связь в такой же степени, а их варьирование (V_e) также оказывается невысоким. Для сравнения отметим, что у местных форм абрикоса Оренбуржья V_e по признакам эндокарпия составляет 4—11%, он выше (3—16%) у размеров воронки [19]. Именно низкое варьирование (т.е. высокая стабильность) количественных признаков позволяет использовать их и также очень слабоизменчивые качественные признаки эндокарпия (форма, характер его поверхности и строение швов, тип воронки и ряд других признаков) для успешной классификации мирового сортимента абрикоса [5, 7].

В таблицах 2—5 представлены аналогичные данные по признакам плода. С помощью коэффициента множественной корреляции [17] выявлено, что к числу ведущих у абрикоса относится корреляция «масса, ширина и толщина», равная в среднем 0,85—0,90. Так, для формы Бендесен-3 эта корреляция составила 0,99, т.е. эти три признака функционально, генетически жёстко зависимы [17]. Такое же редкое значение r_{ph} было получено для сортов таджикской яблони при сопоставлении признаков «длина тычинок и длина чашелистиков цветка» [20]. Корреляция же признаков «масса, высота и толщина

плода» у абрикоса была также высокой и равнялась в среднем 0,8. Поэтому для анализа двух признаков принята корреляция признаков «масса и толщина плода» (табл. 2). Таким же образом для алычи (*Prunus cerasifera Ehrh.*), близкой к абрикосу (оба вида — из подсемейства *Prunoideae*), была выявлена максимальная корреляция признаков «масса и длина плода» (табл. 3), у видов из подсемейства *Maloideae* — яблони туркменов (*Malus turkmenorum Juz. et M. Pop.*) точно так же были взаимосвязаны признаки «масса и высота плода» (табл. 4), а для груши туркменской (*Pyrus turcomanica Maleev*) — это связь признаков «масса и диаметр плода» (табл. 5).

Как в случае эндокарпия, у плода абрикоса варьирование толщины (также высоты, ширины), словом линейных признаков, довольно низкое (V_e равен 2,2—7,7%), тогда как по массе плода, т.е. признаку, связанному уже с трёхмерным объёмом, оно в 3,5 раза выше (8,3—26,1%). Значения r_e у плода составляют 0,68—0,85, они в среднем в 1,2 раза выше, чем у его же эндокарпия. У мелкоплодной дикорастущей алычи варьирование длины плода (3,9—10,2%) в 2,0—2,6 раза ниже, чем массы плода (10,2—20,3%); r_e равен 0,72—0,84 (табл. 3). У мясистых и мелкоплодных форм яблони туркменов эти данные по высоте плода (4,8—11,6%) и его массе (16,5—28,8%), как и у груши туркменской по диаметру (4,4—9,0%) и массе плода (7,5—27,5%), в среднем также различаются в 2,6—2,8 раза; r_e изменяется от 0,67 до 0,84 у яблони и от 0,62 до 0,86 у груши (табл. 4 и 5).

В эволюционной биологии придаётся большое значение экологическому анализу корреляционных плеяд [18], так как предполагается, что состав признаков этих плеяд, с одной стороны, есть проявление очень жёсткой генетической программы и стабилизации признаков в процессе онтогенеза на фоне изменчивых факторов среды, а с другой — есть проявление автономности (независимости) отдельных плеяд друг от друга. Критерием стабилизации являются низкие значения V и лимита (предела варьирования) признаков, критерием же автономности — те же низкие значения r [18] и, очевидно, число корреляционных плеяд. Полагают также, что оба эти критерия минимальны для высокоадаптивных генотипов и что слабоизменчивые (стабильные) признаки не зависят от внешних условий произрастания и от других зависимых признаков [21]. Но приведённые выше данные по плодам и семенам (табл. 1—5), т.е. важным в условиях природы и культуры признакам, не вполне подтверждают высказанные идеи. Так, самой низкой изменчивостью, т.е. высокой стабильностью, обладают только линейные признаки, что было хорошо известно в биометрии. Более того, они довольно сильно связаны с изменчивым (зависимым) признаком «масса плода», причём эта изменчивость выявляется и в пределах кроны растения, т.е. под действием экологических факторов. Значения r_e не связаны со значениями V_e , а в природе и культуре они оказались близкими (табл. 1—5). Заслуживает же пристального внимания идея об изменении в процессе эволюции числа плеяд как специфической черты адаптивной эволюции [18, 21]. Так, при изучении луизеанин вязолистной (*Prunoideae*) и боярышника понтийского (*Maloideae*) с использованием показателей V_{ph} и r_{ph} выявлены очень резкие различия соседних популяций по набору одних и тех же внешних признаков [22, 23].

Как же соотносятся представление об избыточности фенотипа и данные по корреляциям признаков? Оно основано на анализе признаков близнецов, у которых при идентичности генотипа наблюдается экологическая изменчивость ряда признаков [10, 11]. У растений таких «близнецов» нетрудно получить при вегетативном размножении. Ими же являются и экологически варьирующие признаки плодов, семян и т.д. в пределах особи (кроны) растения. Как следует из приведённых данных (табл. 1—5), значения r_e различаются немалыми, однако обычно $0,95 < P < 0,99$. Для генетики, биосистематики такой уровень P отражает недостоверность r_e . Если же рассчитать r_{ph} , то окажется, что $P > 0,99$

(или даже $P > 0,999$), т.е. различия по признакам между особями уже достоверны. Из этого следует, что в зависимости от видов, сортов и форм у линейных признаков на 2—10%, у массы косточки и плода на 8—28% изменчивость (V_e) является чисто экологической, или избыточной, а оставшиеся 72—98% общей (фенотипической, V_{ph}) изменчивости приходятся на генетическую изменчивость. Можно точнее по видам растений и их отдельным признакам оценить долю вклада в V_{ph} такой экологической избыточности (V_e). На этот счёт существует огромная научная литература (см. [16, 23, 24; и мн. др.]), однако эти очень важные для селекции, ботаники, теории эволюции расчёты — предмет отдельной работы.

Таблица 2

Статистические показатели признаков плода внутри кроны лучших западнотуркменских образцов абрикоса

Название образца, форма плода [5, 7]	Показатели размера и варьирования признака				Корреляционные показатели размеров обоих признаков		
	масса		толщина		расчётный r_e	критерий Стьюдента (t)	
	M_e , г	V_e , %	M_e , мм	V_e , %		расчётный	уровень достоверности (P)
Баба Эссен-6, округлая, приплюснутая по ширине	12,5	16,0	24,5	4,9	+0,82	3,05	0,95 < P < 0,99
Баба Эссен-11, яйцевидная, уплощенная по ширине	15,6	10,1	25,4	6,1	+0,85	3,29	0,95 < P < 0,99
Баба Эссен-15, яйцевидная и асимметричная	23,5	10,0	30,6	4,8	+0,71	2,31	P = 0,95
Бендесен-2, округлая, приплюснутая	20,5	10,0	32,2	4,7	+0,81	2,97	0,95 < P < 0,99
Бендесен-3, округлая, плосковатая по ширине	15,4	14,6	28,3	5,5	+0,83	3,13	0,95 < P < 0,99
Гаипкули-2, овально-яйцевидная	12,2	11,1	25,8	5,5	+0,80	2,89	0,95 < P < 0,99
Гаипкули-5, овально-яйцевидная	12,6	14,7	26,4	6,3	+0,77	2,68	0,95 < P < 0,99
Кара Байдак-1, яйцевидно-овальная, неправильная	23,8	12,8	31,0	5,1	+0,72	2,39	0,95 < P < 0,99
Кара Байдак-16, овальная	13,6	11,8	27,4	5,2	+0,75	2,55	0,95 < P < 0,99
Кара Байдак-19, яйцевидная	13,8	9,0	26,6	4,4	+0,84	3,21	0,95 < P < 0,99
Кара Байдак-21, яйцевидная	21,1	12,9	29,0	4,5	+0,80	2,89	0,95 < P < 0,99
Кара Ковак-25, продолговато-яйцевидная	13,5	18,8	20,1	7,7	+0,84	3,21	0,95 < P < 0,99
Кара Ковак-32, яйцевидная	9,2	13,1	22,2	4,6	+0,82	3,05	0,95 < P < 0,99
Кара Ковак-42, овальная	12,7	7,4	26,2	3,5	+0,74	2,50	0,95 < P < 0,99
Кара Ковак-43, овальная	16,1	10,9	28,9	3,4	+0,85	3,32	0,95 < P < 0,99
Пурнуар-1, округло-овальная	8,3	10,8	24,0	4,7	+0,70	2,31	P = 0,95
Пурнуар-6, яйцевидная	26,1	13,3	30,7	5,1	+0,77	2,68	0,95 < P < 0,99
Пурнуар-42, овально-яйцевидная	10,6	11,7	24,3	4,2	+0,68	2,18	P < 0,95
Умарат-9, продолговато-тупо-яйцевидная	18,8	9,3	28,4	2,2	+0,76	2,63	0,95 < P < 0,99

Примечание. Названия образцов (лучших отборных форм) даны по их принадлежности к сортотипам [5, 7]. Все местные образцы выделены в Ходжакалинской долине Туркменистана (Центральный Копетдаг), кроме образца Пурнуар-6 (Центральный Копетдаг, местечко Пурнуар, близ г. Кизил-Арват). Отбирали только формы, имеющие вкус мякоти плода на 4 балла и более (по 5-балльной шкале).

Таблица 3

Статистические показатели признаков плода внутри кроны дикорастущих образцов алычи из Юго-Западного Копетдага

Название образца, форма и окраска плода [5]	Показатели размера и варьирования признака				Корреляционные показатели размеров обоих признаков		
	масса		длина		расчётный r_e	критерий Стьюдента (t)	
	M_e г	V_e %	M_e мм	V_e %		расчётный	уровень достоверности (P)
<i>Урочище Алмали</i>							
№ 1, овальная, тёмно-розовая	1,8	14,3	14,7	5,0	+0,72	2,39	0,95 < P < 0,99
№ 4, овально-яйцевидная, тёмно-розовая	2,2	11,3	16,7	5,9	+0,76	2,63	0,95 < P < 0,99
№ 6, округлая, тёмно-красная	2,0	13,6	15,4	7,1	+0,84	3,21	0,95 < P < 0,99
№ 7, овальная, жёлтая	2,4	10,2	16,4	3,9	+0,73	2,45	0,95 < P < 0,99
<i>Долина Айidere</i>							
Колынхоз № 9, округлая, тёмно-розовая	1,7	20,3	14,1	10,2	+0,79	2,82	0,95 < P < 0,99

Таблица 4

Статистические показатели признаков плода внутри кроны дикорастущих образцов яблони туркменов из Юго-Западного Копетдага

Название образца, форма и окраска плода [5]	Показатели размера и варьирования признака				Корреляционные показатели размеров обоих признаков		
	масса		высота		расчётный r_e	критерий Стьюдента (t)	
	M_e г	V_e %	M_e мм	V_e %		расчётный	уровень достоверности (P)
<i>Урочище Алмали</i>							
Чагала-Ятах № 3, округлая, тёмно-жёлтая без румянца	16,3	16,9	28,6	7,9	+0,84	3,21	0,95 < P < 0,99
Чагала-Ятах № 5, округлая, жёлтая с тёмно-розовым сплошным румянцем	13,0	18,7	26,7	6,3	+0,82	3,05	0,95 < P < 0,99
Чагала-Ятах № 11, округло-плосковатая, зеленовато-жёлтая со слабым румянцем	21,8	21,2	30,7	7,2	+0,83	3,13	0,95 < P < 0,99
Хатын-Ага № 1, округло-плосковатая, жёлтая без румянца	16,2	28,8	27,2	11,6	+0,78	2,74	0,95 < P < 0,99
Хатын-Ага № 7, округлая, жёлтая без румянца	39,5	19,4	36,2	4,8	+0,67	2,13	P < 0,95
<i>Урочище Сеутли</i>							
№ 5, плосковато-округлая, жёлтая с розовым сильным полосатым румянцем	19,1	20,7	29,9	8,3	+0,83	3,13	0,95 < P < 0,99
№ 7, плосковато-округлая, жёлтая с розовым сильным полосатым румянцем	21,7	16,5	30,5	10,8	+0,82	3,05	0,95 < P < 0,99
№ 10, округло-плоская, жёлтая со сплошным оранжево-розовым полосатым румянцем	24,1	20,7	32,0	7,3	+0,67	2,13	P < 0,95

Таблица 5

Статистические показатели признаков плода внутри кроны дикорастущих форм груши туркменской из Юго-Западного Копетдага

Название образца, форма плода [5]	Показатели размера и варьирования признака				Корреляционные показатели размеров обоих признаков		
	масса		диаметр		расчётный r_c	критерий Стьюдента (t)	
	M_c г	V_c %	M_c мм	V_c %		расчётный	уровень достоверности (P)
Карагач-1, округло-плоская	17,6	20,7	32,4	7,5	+0,82	3,05	0,95 < P < 0,99
Карагач-3, овальная	19,1	27,5	32,2	9,0	+0,80	2,89	0,95 < P < 0,99
Карагач-4, овальная	18,5	22,0	31,4	8,1	+0,81	2,97	0,95 < P < 0,99
Карагач-5, округлая	9,4	16,7	25,5	4,4	+0,83	3,13	0,95 < P < 0,99
Карагач-7, овально-тупоконическая	20,8	7,5	33,5	5,1	+0,62	1,91	P < 0,95
Карадеде-5-9, коническая	7,2	9,2	22,3	3,5	+0,80	2,89	0,95 < P < 0,99
Кичи-Карадеде-1-4, плоскоокруглая	18,7	10,9	34,1	4,9	+0,86	3,36	P = 0,99
Кичи-Карадеде-5-9, плоскоокруглая	14,3	15,7	30,5	5,4	+0,82	3,05	0,95 < P < 0,99
Чорбаг-7, овально-широко-тупоконическая	33,2	11,1	37,5	4,4	+0,78	2,74	0,95 < P < 0,99
Чорбаг-9, широко-тупоконическая	34,5	16,9	38,1	5,2	+0,84	3,21	0,95 < P < 0,99

Примечание. В таблицах 1—5 приведены M — среднее значение признака, V — коэффициент вариации признака. Знак «+» означает положительное значение коэффициента корреляции.

К сказанному выше добавим, что на уровне белковых маркёров и даже внешних признаков избыточность бывает различной по типу. Так, у растений во внешних признаках могут не проявляться рецессивные аллели генов, тогда как на уровне белковых маркёров на ЭФ они всегда есть. Среди белковых маркёров семян современных оренбургских местных форм абрикоса часто присутствуют компоненты двух видов-основателей (абрикосов обыкновенного и маньчжурского), но признаки абрикоса маньчжурского не обнаруживаются на признаках эндокарпия, а только выявляются по признакам листа, побега [7, 19]. Избыточность по признакам эндокарпия выражается, например, и в том, что у типичного сортотипа Шалах и чрезвычайно близкой к нему по эндокарпию оренбургской местной формы абрикоса Ог-Ро-1[7] на ЭФ почти отсутствуют общие характерные полипептидные компоненты. На уровне белковых маркёров может не выявляться и полиплоидность генома, обычно хорошо выраженная во внешних признаках. Таких примеров можно привести множество.

Проблемы энтропии, информации и упорядоченности в биосистемах. В биологических системах энтропия — это дефицит свободной энергии, определяющий ход Времени, связанных с ним Пространства, гравитации, хаоса или же упорядоченности систем. Известно, что информация немного снижает энтропию, но в той же степени усиливает молекулярный хаос (беспорядок) в биосистемах. Максимум же энтропии (энергетической разреженности материи) сопряжён с минимальными параметрами Времени — Пространства, гравитации, хаоса, но соответственно с повышенной упорядоченностью систем [11, 25].

Понятие «упорядоченности» является в биосистемах ключевым, поэтому остановимся на нём подробнее. Нельзя смешивать понятия «упорядоченности» с «информацией» и «энтропией» [11]. Это приводит к тому странному выводу, что упорядоченность биосистем информационно (в битах) и термодинамически (кал/град) возникает «практиче-

ски бесплатно» [26]. Так, по этим расчётам, для перехода от хаотически расположенных клеток к упорядоченному организму человека нужно привнесение энергии (а это снижение энтропии), равной лишь испарению 10^{-9} г воды, а для построения упорядоченности белков и ДНК — соответственно 170 г и 0,8 г воды. Как показал ещё Б. М. Медников [11], такие расчёты ошибочны, они не учитывают, что математически сама информация максимальна именно при хаотической, беспорядочной системе. На самом деле, энергетическая устойчивость белков и ДНК чрезвычайно высокая, поэтому их упорядоченность, возникшая в процессе длительной эволюции, высочайшая. В этой связи более логично, математически обосновано представление о том, что упорядоченность биосистем у животных прямо связана с интенсификацией дыхания (как случая диссипации, рассеивания энергии), расходуемого на этот процесс свободную энергию, повышая тем самым энтропию системы [27].

Но нужно учитывать, что растения являются автотрофами, потребляя на порядок больше энергии. Чтобы сохранять свою самоупорядоченность, помимо дыхания и транспирации (т.е. диссипации), при избытке получаемой свободной энергии (например, в жарких и тёплых зонах) растения прежде всего наращивают биомассу, т.е. переходят, например, на гигантизм. Гигантизм у растений, в отличие от животных, — это, в первую очередь, огромная их диссипирующая поверхность. В холодных зонах у растений тенденция обратная. Встаёт вопрос: как измерить необходимые термодинамические показатели? Мерой энтропии, представленной у растений связанной энергией [25], является относительный валовый запас энергетических веществ (углеводы, масла и т.д.). Поглощение и выделение воды, накопление углеводов, расходы их на дыхание можно учесть, используя известные или же экспериментально установленные экологические показатели [26—28 и др.]. Так, например, на выработку 1 г глюкозы в процессе фотосинтеза используется 15,9 кДж (=3,3 ккал) тепла; соотношение испарённой воды и повышения энтропии равно 1 г : 1 эе (энтропийную единицу), а 1 эе = 1 кал/град $\sim 4 \times 10^{24}$ бит и т.д.

Для измерения степени упорядоченности (или хаоса) биосистем полезны обычные статистические показатели [25]. В общем виде ясно, что жёсткая генетическая программа, автономность онтогенеза [18, 21] всегда будут связаны с более слабым варьированием признаков, большим числом корреляционных плеяд. Термодинамические показатели, как выражение влияния экологических факторов среды, в первую очередь будут отражаться на значениях V_e . Так, даже в одном местообитании этот показатель у отдельных особей алычи, яблони, груши может различаться в 1,5—2 раза (табл. 3—5). Те из них, которые менее упорядочены по признакам, имеют повышенные значения V_e . Но этот подход применим только к отдельным особям. Можно согласиться с тем, что сортовые семенные популяции, представленные смесью биотипов, имеющих и разный состав ЭФ, — это высокоадаптированные культивары [4]; их «коллективная упорядоченность» будет выражена в повышенных значениях V_{ph} . Такой же подход полностью применим и к изменчивости популяций.

Так, если сопоставить, например, V_e по признакам косточки (в среднем 4,5%) и массе плода у абрикоса (12,0%; см. табл. 1 и 2) с V_{ph} , то варьирование в насаждении возрастает по всем этим признакам в среднем в 2,7 раза ($V_{ph} = 12\%$ по признакам косточки и $V_{ph} = 32\%$ по массе плода). У 11 особей дикорастущей алычи это варьирование выросло по массе и толщине плода в среднем в 1,3 раза (V_{ph} соответственно 21% и 8%; $r_{ph} = 0,85$ при $P > 0,99$), т.е. вдвое меньше, чем у абрикоса в коллекции. У плодов дикорастущей яблони туркменов, изученной в популяции на 32 особях, это превышение по массе и высоте плода (V_{ph} соответственно 31% и 11%) возросло на ту же величину, в 1,4 раза. При этом у яблони получен $r_{ph} = 0,90$ ($P > 0,999$). По дикорастущей груше туркменской изучены 82

особи, для расчётов использованы 33 особи, растущие в верхней части долины Айidere с притоком Дейнедере (близ аула Сапар-Бахар) [5]. По груше туркменской V_{ph} по массе и диаметру плода (соответственно 50% и 18%) превышает V_e в среднем в 2,9 раза (т.е. в 2 раза выше, чем у алычи и яблони туркменов); $r_{ph} = 0,89$ ($P > 0,999$). В других ущельях (Чорбаг, Карагач с Зеакли, Юзбеги, Карадеде с Кичи-Карадеде) у груши туркменской V_{ph} составляет по массе плода 31—40%, по его диаметру — 14—15% [5]. То есть превышение по V_{ph} у культивируемого абрикоса и дикорастущей груши туркменской близкое, составляет в среднем 2,8 раза. Итак, у этой груши изменчивость признаков напоминает изменчивость культивируемых насаждений. Неслучайно же было выдвинуто предположение, что у груши туркменской (как и у ореха грецкого) на юго-западе Копетдага через гибридизацию осуществилось генетическое влияние на дикорастущие популяции отселектированных культиваров [5, 29].

Превышение в 1,3—2,9 раза значений V_{ph} в сравнении с V_e в насаждениях и дикорастущих популяциях связано с высоким генетическим разнообразием по признакам изученных особей культивируемого абрикоса, дикорастущих алычи, яблони, груши. Выше говорилось, что низковарьирующие линейные признаки (толщина, высота плода и т.д.) взаимосвязаны с таким изменчивым признаком, как масса плода. Это говорит о том, что упорядоченность по одним признакам должна в определённой степени всегда сочетаться с «нормой хаоса» (высокой изменчивостью) интегральных признаков, к каким относится в данном случае масса плода. Другими словами, биосистема должна быть лишь относительно упорядоченной, чтобы остаться преадаптированной к будущим изменениям среды, чтобы противостоять своей возможной деградациии [25, 27, 30]. Поэтому сочетание стабильных и изменчивых коррелированных признаков у органов растений — это прямое свидетельство общей упорядоченности биосистемы, что должно учитываться в ботанических и других исследованиях. Другое дело, что это сочетание признаков нужно ранжировать по разным типам живых систем, а это уже предполагает проведение отдельных расчётов [25].

Список использованной литературы

1. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции // Теоретические аспекты селекции. М. : Колос, 1993. Т. 1. 448 с.
2. Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова. 1998. 376 с.
3. Кравцова Т. А., Акимов Ю. А., Денисов В. П. Дифференциация рода *Persica Mill.* по белкам семян // Доклады ВАСХНИЛ. 1983. № 10. С. 30—32.
4. Конарев А. В. Использование молекулярных маркёров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // Аграрная Россия. 2006. № 6. С. 4—22.
5. Авдеев В. И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции : дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1997. 328 с.
6. Авдеев В. И. Проблемы и перспективы белкового маркирования дикорастущих видов растений // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург : ОGPU, 2002. Вып. 2. С. 21—31.
7. Авдеев В. И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 408 с.
8. Яблоков А. В. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости как теоретическая основа фенетики популяций // Вавиловское наследие в современной биологии. М. : Наука, 1989. С. 27—37.
9. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 400 с.
10. Алиханян С. И., Акифьев А. П., Чернин Л. С. Общая генетика. М. : Высшая школа, 1985. 448 с.
11. Медников Б. М. Онтогенез и теория информации // Природа. 1971. № 7. С. 15—23.
12. Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М. : Наука, 1985. 272 с.
13. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М. : Наука, 1983. 280 с.

14. Губарева Н. К., Алпатьева Н. В. К вопросу об использовании белковых маркёров в оценке морозостойкости озимой мягкой пшеницы // *Аграрная Россия*. 2002. № 3. С. 31—34.
15. Авдеев В. И. Проблемы белкового маркирования признаков культивируемых и дикорастущих видов растений // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2012. № 4. С. 212—215.
16. Авдеев В. И. Методологические аспекты изучения изменчивости количественных признаков растений // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2006. № 2. С. 117—119.
17. Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л. : ЛГУ, 1977. 152 с.
18. Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // *Применение математических методов в биологии*. Л. : ЛГУ, 1964. Сб. 3. С. 23—60.
19. Стародубцева Е. П. Состав, классификация местных форм *Armeniaca Scop.* Оренбургского Приуралья : дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2012. 186 с.
20. Авдеев В. И. К вопросу о происхождении местного сортимента яблони Таджикистана // *Известия АН Таджикской ССР. Отд-ние биологических наук*. 1986. № 1. С. 40—45.
21. Берг Р. Л., Калинин О. М., Колосова Л. Д. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости у вероник (род *Veronica*) // *Журнал общей биологии*. 1973. Т. 34, № 2. С. 216—226.
22. Авдеев В. И. Сравнительно-популяционная изменчивость признаков плода *Louiseania ulmifolia (Franch) Pachom.* // *Растительные ресурсы*. 1988. Т. 24, вып. 1. С. 19—26.
23. Авдеев В. И. Популяционная изменчивость плодов *Crataegus pontica C. Koch* в Центральном Таджикистане // *Растительные ресурсы*. 1988. Т. 24, вып. 3. С. 368—373.
24. Гинзбург Э. Х. Описание наследования количественных признаков. Новосибирск : Наука, 1984. 350 с.
25. Авдеев В. И. К проблеме изучения термодинамических показателей в фитосистемах // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2006. № 4. С. 208—210.
26. Блюменфельд Л. А. Информация, термодинамика и конструкция биологических систем // *Соросовский общеобразовательный журнал*. 1996. № 7. С. 88—92.
27. Зотин А. И., Криволицкий Д. А. Скорость и направление эволюционного процесса организмов // *Журнал общей биологии*. 1982. Т. 43, № 1. С. 3—13.
28. Лархер В. Экология растений. М. : Мир, 1978. 384 с.
29. Авдеев В. И. Изменчивость признаков плода *Juglans regia L.* в Юго-Западном Копетдаге // *Научно-технический бюллетень ВНИИР им. Н. И. Вавилова*. 1992. Вып. 225. С. 62—65.
30. Климонтович Ю. Л. Введение в физику открытых систем // *Соросовский общеобразовательный журнал*. 1996. № 8. С. 109—116.

Поступила в редакцию 28.01.2013 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: nrem83@mail.ru; aleka_87@bk.ru

V. I. Avdeev

Some problems of molecular biological and genetic evolutionary methods in botany

The article, based on the latest achievements of molecular biology, genetics, biometrics and other sciences, considers topical problems arising in theoretical and applied botany, and outlines possible solutions.

Key words: phenotypic trait, molecular markers, genetic neutrality and redundancy, thermodynamic parameters of biological systems, evolution.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: nrem83@mail.ru; aleka_87@bk.ru