

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ЯВЛЕНИЯ
«ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОТИП-СРЕДА»
В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА
(НА ПРИМЕРЕ КУЛЬТУРЫ АБРИКОСА)¹**

Драгавцева И.А., д-р с.-х. наук, Моренец А.С.

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия"
(Краснодар)*

Драгавцев В.А., д-р биол. наук, академик РАН

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Агрофизический научно-исследовательский институт»
(Санкт-Петербург)*

Реферат. Впервые эффект взаимодействия «генотип-среда» (ВГС) – смена рангов морозостойкости изучен у трех сортов абрикоса за два длительных периода: 1985-2000 и 2001-2017 гг. Ожидалось, что эти периоды должны были «записать» на себе динамику глобального потепления. При этом стабильные генотипы сортов должны были прореагировать на изменение климата сменой рангов снижения урожая по периодам, поскольку при потеплении климата низкие температуры начинают действовать на другие фазы онтогенеза. Отчетливые эффекты ВГС были обнаружены.

Ключевые слова: абрикос, взаимодействие «генотип-среда», изменение климата

Summary. For the first time it was study the effect of "genotype-environment interaction" (GEI) – change of frost-hardy grades in 3 apricot varieties for two long periods: 1985-2000 and 2001-2017. It was awaited what this two periods should have “to write down” the dynamic of global warming. In this case the stable genotypes of varieties should have to react on climate changing by change of grades of yield decreasing from period 1 to period 2, because in the process of global warming the low temperatures begin to act on another phases of ontogenesis. The clear effects of GEI were discovered.

Key words: apricot, "genotype-environment" interaction, change of climate

Введение. В современной биологии понятие «взаимодействие генотип – среда» (ВГС) используется в широком и узком смыслах слова. В широком смысле под ВГС понимают тот бесспорный факт, что любой живой организм не может существовать без внешней среды. В узком смысле слова ВГС – это смена рангов продуктивности в наборе сортов, которые выращивались в разные годы в одной географической точке или в один год в разных точках [1]. Явление ВГС обнаруживается при наличии не менее двух генотипов и выражается в смене их рангов по количественным признакам не менее чем в двух средах.

Н.И. Вавилов еще в 1935 году писал: «Мы не будем удивлены, если основательное изучение наследственности количественных признаков приведет к коренной ревизии упрощенных менделистических представлений» [2].

Японские генетики показали, что менделизм описывает только 10 % всех феноменов наследования и проявления генов в фенотипе [3, 4]. Гипотеза С.И. Малецкого постулирует, что из 100 % явлений наследования, обнаруживаемых на уровне целостного растения, 10 % контролируются менделевскими факторами, 40 % – законами эпигенетики (науки, изучающей наследование и развитие на надгенных уровнях организации («эпи» – означает «над»)),

¹ Поддержано грантом 16-04-00199-А РФФИ; в рамках выполнения госзадания ФАНО

и 50 % морфогенетических признаков воспроизводятся по общим законам формирования фракталов и биосимметрии [5].

Одна из недавно открытых эпигенетических систем регуляции – смена наборов продуктов генов, детерминирующих один и тот же количественный признак при смене лим-фактора внешней среды, – легла в основу создания Теории эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП) [6]. Г. Кэксер показал, что дискретные расщепления фенотипов (феномены Г. Менделя) могут детерминироваться не менделевскими генами, а пороговыми переключениями в системах развития, построенных на иерархии катализаторов [7].

Явления ВГС на сегодня обнаружены и описаны для всех таксонов живых организмов, но особенно сильно они проявляются у растений, у которых нет гомеостаза внутренней среды (он есть у теплокровных животных) и которые не могут физически передвинуться, например, с солнцепёка в тень (как земноводные) [8, 9, 10].

Большинство работ с феноменами ВГС обычно проводят на однолетних культурах и, как правило, по единому алгоритму: набор генотипов выращивается в разных средах, визуально обнаруживают смену рангов изучаемого количественного признака от среды к среде и затем количественно измеряют эффект ВГС путем расчета ранговой корреляции (по С. Спирмену [11] и К. Пирсону [12]).

Если коэффициент ранговой корреляции (R_r) равен единице, то эффекта ВГС нет. Чем ближе R_r к нулю, тем сильнее эффект ВГС. В итоге, качественно (визуально) мы умеем обнаруживать эффекты ВГС и умеем их количественно измерять методами, созданными в начале 20-го века. Но, к сожалению, до 2010 года в традиционной генетике (менделизме, биометрической и молекулярной ветвях генетики) не было выдвинуто ни одной гипотезы о природе (механизме) явлений ВГС. А если мы не знаем механизма любого явления, в частности ВГС, то мы не можем создать научную систему прогнозирования возникновения этого явления для разных наборов генотипов и для разных сред.

ТЭГОКП впервые выдвинула гипотезу о природе (механизме) явления ВГС [13]. Гипотеза постулировала, что механизм ВГС есть смена наборов продуктов генов, детерминирующих один и тот же количественный признак, при смене лимитирующего фактора внешней среды. Проверку справедливости гипотезы мы провели на признаке «годовой прирост в толщину» на скелетных ветвях яблони и абрикоса в контрастные годы (влажные-холодные и сухие-жаркие). Эксперименты полностью подтвердили правомерность и работоспособность нашей гипотезы [14].

В данной работе мы проверили дееспособность гипотезы о природе явления ВГС другим путем, изучая сдвиги рангов сортов за длительные интервалы времени, чтобы уловить влияние глобального изменения климата, наблюдающегося в настоящее время, на эффекты ВГС. Глобальное изменение климата вызвало разбалансировку фаз развития. Причем, как показали исследования, каждая культура и даже сорт имеют свою специфическую реакцию на измененные условия среды [15].

Объекты и методы исследований. Изучали эффекты ВГС на примере абрикоса (культуры с наиболее устойчивыми приспособительными свойствами, приобретенными в процессе длительной эволюции). Место проведения работы – прикубанская зона Краснодарского края (метеостанция г. Краснодара (ООО «Плодовод») и г. Усть-Лабинск (ООО «ОПХ им. К.А. Тимирязева»)), Западные предгорья (метеостанция г. Крымск)), Восточные предгорья (метеостанция г. Лабинск). Исследования проводили по методике оценки климатических условий перезимовки плодовых культур [16].

Обсуждение результатов. На основе полученных нами результатов исследований проанализирована вероятность гибели урожая абрикоса от воздействия низкотемпературных стрессоров за последние 33 года по двум периодам – 1985-2000 и 2001-2017 гг.

Выяснены уровни критической минимальной температуры воздуха для цветковых почек абрикоса по фенофазам развития в зимне-весенний период (табл. 1).

Таблица 1 – Критическая минимальная температура для цветковых почек сортов абрикоса по фенофазам развития

Название сорта и характеристика (зимостойкость)	Фазы развития									
	Органический и вынужденный покой		Набухание цветковых почек		Распускание цветковых почек		Появление лепестков		Цветение	
	Декады	Абсолютный минимум, °С	Декады	Абсолютный минимум, °С	Декады	Абсолютный минимум, °С	Декады	Абсолютный минимум, °С	Декады	Абсолютный минимум, °С
Краснощекий (контроль, сорт средней зимостойкости, районирован)	Январь I	-25	Февраль I, II	-20	Март I	-13	Март III	-8	Апрель I	-3
	II, III	-24	III	-16	II	-10				
Жердель 1-22 (гибридная форма с высокой зимостойкостью)	Январь I, II, III	-26	Февраль I, II	-24	Март I	-15	Март III	-8	Апрель I	-3
			III	-18	II	-12	Апрель I	-6		
Нью-Джерси (пониженная зимостойкость)	Январь I, II	-22	Январь III	-20	Март I	-10	Март III	-5	Апрель I	-3
	Январь III	-20	Февраль I, II	-18		II				
			III	-15						

При рассмотрении воздействия низкотемпературных стрессоров, имеющих место в Прикубанской зоне края (г. Краснодар), на сорт абрикоса Краснощекий установлено, что в период 2001-2017 гг. изменилась очередность наступления их проявления. Они переместились с фазы набухания и распускания цветковых почек на фазы органического и вынужденного покоя (рис. 1, табл. 2, 3).

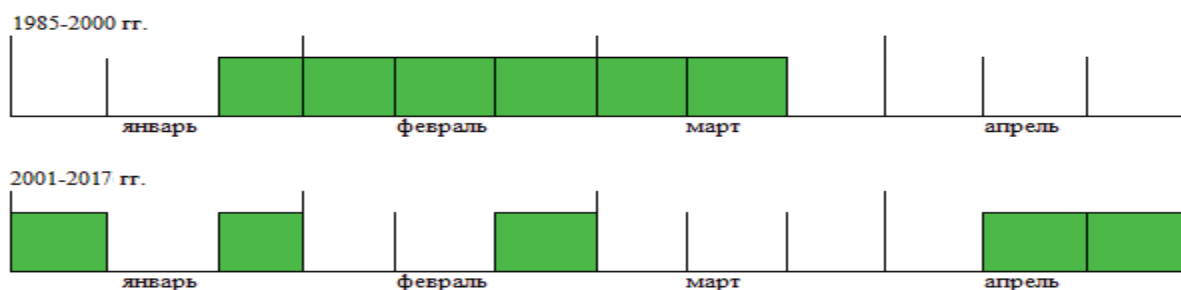


Рис. 1. Наиболее уязвимые для цветковых почек деревьев периоды наступления низкотемпературных стресс-факторов зимне-весеннего периода для абрикоса Краснощекий в Прикубанской зоне Краснодарского края (периоды 1985-2000 гг. и 2001-2017 гг.)

Таблица 2 – Уровни низких температур для фаз развития абрикоса Краснощекий в Прикубанской зоне Краснодарского края (метеостанция г. Краснодар за период 1985-2000 гг.)

Месяц, декада	Фаза развития растений	Типичные лимиты	Фактический год проявления	Фактическая минимальная температура, °С
Январь I	Органический и вынужденный покой	-25		
Январь II		-24		
Январь III	Вынужденный покой	-24	1988	-26,5
Февраль I		-22	1991	-23,5
Февраль II	Набухание цветковых почек	-20	1991	-21,6
Февраль III			1994	-20,5
		-16	1985	-17,1
1986			-21,2	
Март I	Распускание цветковых почек	-13	1985	-26,5
Март II			1986	-25,6
Март III	Появление лепестков	-8	0	
Апрель I		-6	0	
Апрель II	Цветение	-3		
Апрель III		-3		
Итого, лет			5	
Вероятность 31,3 %				

Таблица 3 – Уровни низких температур для фаз развития абрикоса Краснощекий в Прикубанской зоне Краснодарского (период 2001-2017 гг.)

Месяц, декада	Фазы развития	Типичные лимиты	Фактический год проявления	Фактическая минимальная температура, °С
Январь I	Органический и вынужденный покой	-25	2002	-24,6
Январь II		-24		
Январь III	Вынужденный покой	-24	2005	-27,7
Февраль I		-22		
Февраль II	Набухание цветковых почек	-20	2007	-17,5
Февраль III		-16		
Март I	Распускание цветковых почек	-13		
Март II		-10		
Март III	Появление лепестков	-8		
Апрель I		-6		
Апрель II	Цветение	-3	2004	-5,6
Апрель III		-3	2009	-3,3
Итого лет			5	
Вероятность 29,4 %				

Такой же анализ был выполнен и для других сортов абрикоса – Нью-Джерси (пониженной зимостойкости) и Жердель 1-22 (повышенной зимостойкости). Далее были проанализированы вероятности проявления минимумов низких температур (ВПМНТ), снижающих урожай сортов абрикоса в разных точках Краснодарского края за два многолетних периода – 1985-2000 и 2001-2017 гг. (табл. 4).

Число лет с губительными низкими температурами в фазы органического и вынужденного покоя в период 1985-2000 гг. было равно нулю, а в 2001-2017 гг. – двум. В фазы набухания и распускания цветковых почек (февраль-март) во второй период опасные для урожая низкотемпературные стресс-факторы не проявлялись, а их проявление в фазу цветения осталось неизменным. В целом, условия Краснодара улучшились для выращивания абрикоса. Если раньше «удары» низкой температурой проявлялись в 37,5 % лет, то во второй период – только в 17,6 %.

В Крымске и Усть-Лабинске в первый период низкие температуры имели место в фазах набухания, распускания цветков и цветения абрикоса сорта Краснощекий, однако во втором периоде (особенно к 2017 г.) они переместились в основном на фазу органического покоя. Причем сила низкотемпературных стрессоров увеличилась в отдельные годы до -29 °С (2002 г.) и даже -31 °С (вызывали гибель древесины). Таких температур в первый период здесь не было. В целом, условия в Крымске и Усть-Лабинске стали менее подходящими для выращивания абрикоса.

Таблица 4 – Вероятности проявления минимумов низких температур (ВПМНТ), снижающих урожаи сортов абрикоса различной зимостойкости в условиях изменения климата за периоды 1985-2000 и 2001-2017 гг. в различных точках Краснодарского края

Сорт	Периоды лет	
	1985-2000 гг.	2001-2017 гг.
Краснощекий (районированный, средняя зимостойкость)	Краснодар	
	31,3	29,4
	Крымск	
	50,0	29,4
	Усть-Лабинск	
	31,3	64,7
Жердель 1-22 (повышенная зимостойкость)	Лабинск	
	50,0	52,9
	Краснодар	
	31,3	17,6
	Крымск	
	31,3	35,3
Нью-Джерси (пониженная зимостойкость)	Усть-Лабинск	
	43,8	41,2
	Лабинск	
	56,3	47,1
	Краснодар	
	37,5	29,4
Нью-Джерси (пониженная зимостойкость)	Крымск	
	43,8	70,5
	Усть-Лабинск	
	43,8	76,5
	Лабинск	
	62,5	64,7

В Лабинске вероятность проявления низкотемпературных стрессоров в фазы органического покоя, набухания и распускания цветковых почек остались прежними. Стресс-факторы в фазу цветения стали проявляться почти в 2 раза реже. Сила их действия уменьшилась. По данным метеостанции г. Лабинска, расположенной в понижении, вероятность гибели цветковых почек понизилась со 100 % до 73 %. Выращивание абрикоса может быть успешным на возвышенных (более 600 м над уровнем моря) элементах рельефа (микроразностях), например, в станице Каладжинская Лабинского р-на, в станицах Передовая, Удобная, Спокойная Отрадненского р-на.

В период 1 сорт Краснощекий занял первое место по устойчивости к низким температурам во всех четырех точках исследования, сортоформа Жердель 1-22 – второе (за исключением Усть-Лабинска, где он уступил второе место сорту Нью-Джерси, причину этого еще предстоит выяснить), а сорт Нью-джерси оказался самым неустойчивым – третье место (табл. 5). Лучшие условия для сортов Краснощекий и Жердель 1-22 оказались в Крымске, худшие – в Лабинске. Для сорта абрикоса Нью-Джерси – лучшие условия в Краснодаре, худшие – в Лабинске.

Таблица 5 – Смена рангов сортов при изменении вероятности проявления минимумов низких температур, снижающих урожай абрикоса в разных точках Краснодарского края в разные периоды (в условиях изменения климата)*

Сорт	Обозначения сортов	Краснодар	Ранг	Крымск	Ранг	Усть-Лабинск	Ранг	Лабинск	Ранг
1 период: 1985-2000 гг.									
Краснощекий	К	31,3	К	20,3	К	31,3	К	50,0	К
Жердель 1-22	Ж	31,3	Ж	31,1	Ж	43,8	Н	56,3	Ж
Нью-Джерси	Н	37,5	Н	43,8	Н	48,8	Ж	62,5	Н
2 период: 2001-2017 гг.									
Краснощекий	К	17,6	Ж	35,3	Ж	41,2	Ж	47,1	Ж
Жердель 1-22	Ж	29,4	К	41,2	К	64,7	К	52,9	К
Нью-Джерси	Н	29,4	Н	70,5	Н	76,5	Н	64,7	Н

* Примечание: К – Краснощекий, Ж – Жердель 1-22, Н – Нью-Джерси.

Установлено, что для абрикоса Краснощекий в Краснодаре в период 2 (2001-2017 гг.) изменилась очередность наступления стресса. В период 2 сорт Жердель 1-22 вышел на первое место по устойчивости во всех географических точках, сорт Краснощекий оказался на втором месте, а Нью-Джерси – на третьем, как и в период 1. Однако для сорта Нью-Джерси самый сильный стресс отмечен в Усть-Лабинске (как и для сорта Краснощекий), но не в Лабинске.

Выводы. Обнаружено явление смены рангов сортов абрикоса при изменении вероятности проявления минимумов низких температур в двух многолетних периодах (1985-2000 и 2001-2017 гг.), то есть типичный феномен взаимодействия «генотип-среда» (ВГС).

Установлен механизм ВГС – различия в морозостойкости у каждого из изучаемых сортов абрикоса по фазам онтогенеза, то есть разных метаболических путей и их конечных продуктов, детерминирующих морозостойкость каждой фазы (смена спектров продуктов генов, влияющих на устойчивость к низким температурам).

Показано, что смена рангов от первого ко второму периоду происходит для сортов Краснощекий и Жердель 1-22 практически одинаково во всех четырех географических точках, что свидетельствует об очень слабом вкладе экологических различий между географическими точками в феномен ВГС. Сорт Нью-Джерси практически стабильно занимает третье место (самый неустойчивый) во всех точках (за исключением Усть-Лабинска в период 1).

Обнаружен надежный путь селекционного повышения морозостойкости абрикоса: необходимо в Селекционном фитотроне оценивать устойчивость к морозам и заморозкам разных сортов в каждую фазу онтогенеза, и затем, путем последующих скрещиваний, «накапливать» максимально устойчивые фазы в принципиально новом будущем сорте.

Показано, что сорта абрикоса отличаются гомеостатами морозостойкости. Так, сорт Краснощекий в период 1 и период 2 имеет различия по вероятностям проявления минимумов низких температур – 29,7 и 35,3; сорт Жердель 1-22 – 25,2 и 29,5; сорт Нью-Джерси – 25,0 и 41,1. Самая гомеостатичная морозостойкость у сорта абрикоса Жердель 1-22. Природу различий по гомеостатичности морозостойкости предстоит выяснить в дальнейшем.

Литература

1. Драгавцев, В.А. Управление взаимодействием «генотип-среда» – важнейший рычаг повышения урожаев сельскохозяйственных растений / В.А. Драгавцев, И.А. Драгавцева, И.А. Ефимова [и др.] // Труды КубГАУ. – Краснодар, 2016. – № 2 (59). – С. 105-121.
2. Вавилов, Н.И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – С. 224-246.
3. Matsudo, A. Non-Mendelian inheritance induced by gene amplification in the germ nucleus of *Paramecium tetraurelia* / A.Matsudo, M.Takahashi // *Genetics*. – 2005. – Vol. 169. – No 1. – P. 137-147.
4. Драгавцев, В.А. Пути «гены-признаки» неисповедимы / В.А. Драгавцев, С.И. Малецкий // *Биосфера*. – 2016. – Т. 8. – № 2. – С. 143-150.
5. Драгавцев, В.А. Н.И. Вавилов как один из основателей современной эпигенетики / В.А. Драгавцев, Е.Б. Попов, С.И. Малецкий // *Успехи современной науки*. – 2017. – Т. 1. – № 9. – С. 8-17.
6. Драгавцев, В.А., Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений / В.А. Драгавцев, П.П. Литун, Н.М. Шкель [и др.] // *Доклады Академии наук СССР*. – 1984. – Т. 274. – № 3. – С. 720-723.
7. Кэксер, Г. Кинетические модели развития и наследственности / Г. Кэксер // *Моделирование в биологии* – М.: Иностранная литература, 1963. – С. 42-64.
8. Dehghani, H. Genotype × environment interaction for grain yield of some lentil genotypes and relationship among univariate stability statistics / H.Dehghani, S.H.Sabaghpour, N.Sabaghnia // *Spanish Journal of Agricultural Research*. – 2008. – V. 6. – № 3. – Pp. 385-394.
9. Kosev, V. Evaluation of genotypic and genetic variances of quantitative traits in pea (*Pisum sativum* L.) / V.Kosev, N.Georgieva, // *Emirates Journal of Food and Agriculture*. – 2016. – V. 28. – № 11. – Pp. 755-763.
10. Tariku, S. Genotype by environment interaction and grain yield stability analysis of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes evaluated in north western Ethiopia / S.Tariku, T.Lakew, M.Bitew [et. all.] // *Net Journal of Agricultural Science*. – 2013. – Vol. 1. – № 1. – Pp. 10-16
11. Spearman, C. Correlation of ranks as measure of GxE interaction // *Psychology*. – 1904. – No 15 (88). – P. 72-101.
12. Пирсон, К. Грамматика науки / К. Пирсон. – М. 1905. – 655 с.
13. Драгавцев, В.А. Уроки эволюции генетики растений / В.А. Драгавцев // *Биосфера*. – 2016. – Т. 8. – № 2. – С. 143-150.
14. Драгавцева, И.А. Методологические подходы к оптимизации систем продуктивности плодовых культур в условиях глобального изменения климата / И.А. Драгавцева, А.С. Моренец // *Современная методология, инструментарий оценки и отбора селекционного материала садовых культур и винограда: монография*. – Краснодар: ФГБНУ СКФНЦСВВ, 2017. – 282 с.
15. Драгавцева, И.А. Экологические основы оптимального размещения абрикоса на Северном Кавказе: дис. ... д-ра. с.-х. наук : 06.01.07 / Драгавцева Ирина Александровна. – Краснодар, 1991. – 366 с.
16. Важов, В.И. Методические указания по оценке климатических условий перезимовки плодовых культур в Крыму / В.И. Важов. – Ялта: ГНБС, 1979. – 36 с.