

УДК 575.581.5

СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКОГО ТИПА РАСТЕНИЙ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИССЛЕДОВАНИЙ ТАБАКА)

© 2014 г. А.Э. Шпаков^{1,2}, Ю.А. Волчков², В.В. Дробышев³

¹ ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий, Краснодар, Россия, e-mail: dagmara97@mail.ru;

² ФГБОУ ВПО Кубанский государственный университет, Краснодар, Россия, e-mail: dagmara97@mail.ru;

³ ООО Агентство правовой информации «Гарант», Краснодар, Россия, e-mail: direct@apigarant.ru

Поступила в редакцию 4 июня 2013 г. Принята к публикации 9 сентября 2013 г.

Целью работы является выявление фенологических признаков, существенных для оценки генетически обусловленных различий табака по фенологическому типу и его генетической детерминации. В результате анализа структуры изменчивости комплекса фенологических признаков в коллекции сортов табака выявлена независимость генетической детерминации вегетативного и генеративного периодов развития табачных растений. В коллекции сортов по фенологическому типу выявлено 6 различных генотипических классов. Характер независимости генетических систем вегетативного и генеративного периодов развития табака исследован с помощью логического анализа соотношения понятий «генотип», «фенологический тип» и «генетическая программа» с использованием элементов теории множеств.

Ключевые слова: табак, структура популяций, генотип, фенологический тип, генетическая программа, факторный анализ, метод главных компонент, теория множеств, доминанта.

ВВЕДЕНИЕ

Фенологический тип растений представляет собой конституциональный признак, т. е. отражает конституцию организма, его целостность, эмерджентные свойства. Понятие «конституциональные признаки» разработано Н.К. Беляевым в серии работ по сопряженной изменчивости вольтинизма (число генераций в год) и комплекса хозяйственно ценных признаков у тутового шелкопряда. В этих работах установлена связь вольтинности с продуктивностью и устойчивостью к болезням и неблагоприятным условиям внешней среды. В результате сложилось представление о породах и сортах как о динамичных целостных системах, быстро реагирующих на отбор согласованным изменением всей системы фенотипа (Бабков, 1985). У табака, помимо фенологического типа, к кон-

ституциональным признакам можно отнести: габитус (морфологический тип), систему морфогенетических корреляций, экологическую пластичность.

Фенологический тип растений – это система фенологических признаков (фенодат и феноинтервалов), динамика которой есть способ ответа организма на изменяющиеся условия внешней среды (Шпаков, Волчков, 1991). На сложность вегетационного периода как генетически детерминированного признака и, следовательно, необходимость разделения его на элементы указывал еще Н.И. Вавилов (1967), отмечая, что при соответствующем подборе родителей можно, например, от скрещивания двух поздних форм получить формы ранние. Выявление элементов фенологического типа и является главной задачей анализа изменчивости этого конституционального признака в исходном ма-

териале. Выявить элементы системы и означает изучить ее структуру.

Фенологический тип агрикультур связан со всеми основными группами их хозяйственно ценных признаков: качества, устойчивости к болезням и вредителям, продуктивности. Связь фенологического типа со всеми категориями характеристик растительного организма означает, что изучение фенологического разнообразия – эффективный путь оценки, использования и сохранения генетического потенциала природных и сортовых растительных популяций.

Целью данной работы является выявление фенологических признаков, существенных для оценки генетически обусловленных различий табака по фенологическому типу и его генетической детерминации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исходная выборка сформирована по принципу возможно полного отражения разнообразия табака, представленного в мировой коллекции. По признаку «число листьев» 4,5 тыс. сортов были разделены на 10 классов. К первому классу отнесены сорта с числом листьев 10–15, к десятому – превышающие 60. Из каждого класса пропорционально частоте встречаемости в коллекции выбрано от одного до шести сортов. «Число листьев» является одним из сортовых признаков табака, составляющих его продуктивность. Из опыта селекционной работы известно, что этот признак менее других компонент продуктивности подвержен влиянию условий возделывания.

В состав выборки включены сорта: 1) Калицина; 2) Енидже 159; 3) Качариновский Старо-Енидже; 4) Енидже 4; 5) Perustitza; 6) Киречилер; 7) Унгушет; 8) Сигарный 89; 9) Манджурка Американская; 10) Многолистный 55; 11) Хаджи Хусейн Дереш; 12) Самсун 155; 13) Американ 8; 14) Американ Киргизский; 15) Американ 23; 16) Американ 146; 17) **Burley J. Prayd**; 18) **Havana Criollo**; 19) **Sterling**; 20) Банат; 21) Прилукский 148; 22) Остролит Октябрьский 6; 23) Дюбек Никитский 580; 24) Дюбек 84; 25) Дюбек Местный; 26) Трапезонд 4–3; 27) Трапезонд 213; 28) Тык-Кулак 210; 29) Тык-Кулак 219.

Фенологический тип табака описан комплексом признаков, отражающих качественные изменения в процессе сезонного развития растений. Список признаков составлен из 6 фенодат (число дней от даты посадки): 1) начало бутонизации;

2) бутонизация; 3) начало цветения; 4) цветение; 5) начало созревания коробочек; 6) полное созревание коробочек. Между фенодатами, в числе дней вычислены 15 феноинтервалов (табл. 1). Таким образом, в каждом сорте описано 24–25 растений по 21 фенологическому признаку.

Кластеризация сортов табака по комплексу фенологических признаков и последующее выявление элементов фенологического типа, определяющих различия между выделенными сортовыми кластерами, проведены с использованием методов главных компонент (МГК) и факторного анализа из категории многомерных (Ольдендерфер, Блешфилд, 1989; Ким, Мьюллер, 1989).

В работе также использованы ряд стандартных биометрических методов и модель двухфакторного иерархического дисперсионного анализа (факторы: кластер, сорт) (Терентьев, Ростова, 1977). С целью логического анализа полученных результатов проведена формализация понятий с использованием элементов теории множеств (Колмогоров, Фомин, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кластеризация 29 изученных сортов табака проведена на плоскости I и II главных компонент, поскольку эти главные компоненты учли в совокупности 90 % полной дисперсии комплекса признаков. Для оценки межсортовых различий оставалось сравнить сортовые средние значения двух главных компонент в дисперсионном анализе (табл. 2).

В структуре изменчивости значений обеих главных компонент, очевидно, доминирует межсортовая дисперсия: 60,2 и 67,1 % соответственно. Анализ завершен сравнением сортовых средних значений главных компонент с использованием множественного t-критерия.

По значениям I главной компоненты из 29 сортов составлено 5 групп со статистически достоверными различиями. По значениям II главной компоненты выявлено также 5 различных групп. Учет значений обеих главных компонент,

т. е. группировка сортов в их пространстве, привел к выявлению 9 кластеров: 1) Енидже 159; Качариновский Старо-Енидже, Манджурка Американская; 2) Енидже 4, Хаджи Хусейн

Дереш, Американ 8, Американ Киргизский; 3) Американ 23, Дюбек Никитский 580; 4) Тык-Кулак 210, Тык-Кулак 249; 5) Perustiza, Банат; 6) Киречилер, Sterling; 7) Сигарный, Остролист

Таблица 1

Координаты фенологических признаков в пространстве I и II главных компонент и состав корреляционных плеяд

Индекс плеяды	Признак	I	II
А	1. Начало бутонизации	0,30	-0,32
	2. Бутонизация	0,30	-0,32
	3. Начало цветения	0,30	-0,28
	4. Полное цветение	0,31	-0,29
	5. Начало созревания коробочек	0,30	-0,20
В	7. Начало бутонизации – бутонизация	0,01	0,00
	8. Начало бутонизации – начало цветения	0,01	0,03
	9. Начало бутонизации – полное цветение	0,02	0,03
	10. Начало бутонизации – начало созревания коробочек	0,02	0,08
	12. Бутонизация – начало цветения	0,00	0,03
	13. Бутонизация – полное цветение	0,01	0,02
	14. Бутонизация – начало созревания коробочек	0,02	0,11
	16. Начало цветения – полное цветение	0,01	0,00
	17. Начало цветения – начало созревания коробочек	0,02	0,08
19. Полное цветение – начало созревания коробочек	0,00	0,08	
С	11. Начало бутонизации – полное созревание коробочек	0,24	0,33
	15. Бутонизация – полное созревание коробочек	0,23	0,36
	18. Начало цветения – полное созревание коробочек	0,24	0,35
	20. Полное цветение – полное созревание коробочек	0,23	0,35
	21. Начало созревания коробочек – полное созревание коробочек	0,22	0,26
–	6. Полное созревание коробочек	0,52	0,62

Таблица 2

Дисперсионный анализ значений главных компонент, объединяющих фенологические признаки сортов табака

Изменчивость	Df	mS	F	Дисперсия	Вклад в общую дисперсию, %
I главная компонента					
Общая	681	–	–	146	100,0
Межсортовая	28	2116	36,5*	88	60,2
Внутрисортовая	653	58	–	58	39,8
II главная компонента					
Общая	681	–	–	73	100,0
Межсортовая	28	1174	48,9*	49	67,1
Внутрисортовая	653	24	–	24	32,9

* Значимость F-критерия (достоверность межсортовых различий по значениям I и II главных компонент).

Октябрьский 6; 8) Многолистный 55, Американ 146, Дюбек 84, Трапезонд 4–3; 9) Унгушет, Дюбек Местный. Пять сортов в состав кластеров не вошли: Калицина, Самсун 155, *Burley J. Prayd*, *Havana Criollo*, Прилукский 148.

Таким образом, в результате кластеризации сортов табака по фенологическому типу вместе с единичными сортами выявлено 14 групп. В контексте обсуждения их правомерно рассматривать как группы с генетически детерминированными различиями по фенологическому типу.

Метод главных компонент применен повторно, но уже на средних по кластерам и односортовым группам значений того же комплекса признаков. В условиях искусственного «выключения» внутрикластерной и внутрисортовой изменчивости характеристики получаемого ортогонального пространства определяются главным образом генетически обусловленными различиями групп, включенных в анализ, что, естественно, открывает возможности оценить относительную информативность признаков в различении этих групп. Вновь достаточными оказались две первые линейные комбинации (главные компоненты), которые учли 98 % полной дисперсии. На плоскости, заданной первыми двумя главными

компонентами, выполнен факторный анализ, т. е. исследована ординация признаков. Поскольку координатами признаков являются их вклады в компоненты (коэффициенты линейных комбинаций), происходит группировка признаков по сходству уровня и направления сопряженной изменчивости, за которыми оправданно видеть общий ее источник. Группы наиболее тесно коррелированных признаков, отделенные от других таких же групп относительно слабыми связями или их отсутствием, принято называть корреляционными (или факторными) плеядами (Терентьев, Ростова, 1977). Выявлены три плеяды признаков, обозначенных А, В и С. Как по модулям, так и по знакам вкладов признаков плеяды столь явственно различны, что предусмотренная факторным анализом процедура вращения (ротации) осей для их выявления не потребовалась (табл. 1, рис.).

Данные табл. 1 указывают на высокую плотность трех выявленных корреляционных плеяд, о чем свидетельствует практически полное совпадение координат признаков в пределах плеяды. В то же время плеяды А, В и С значительно удалены друг от друга. Сопоставление знаков при координатах указывает на распо-

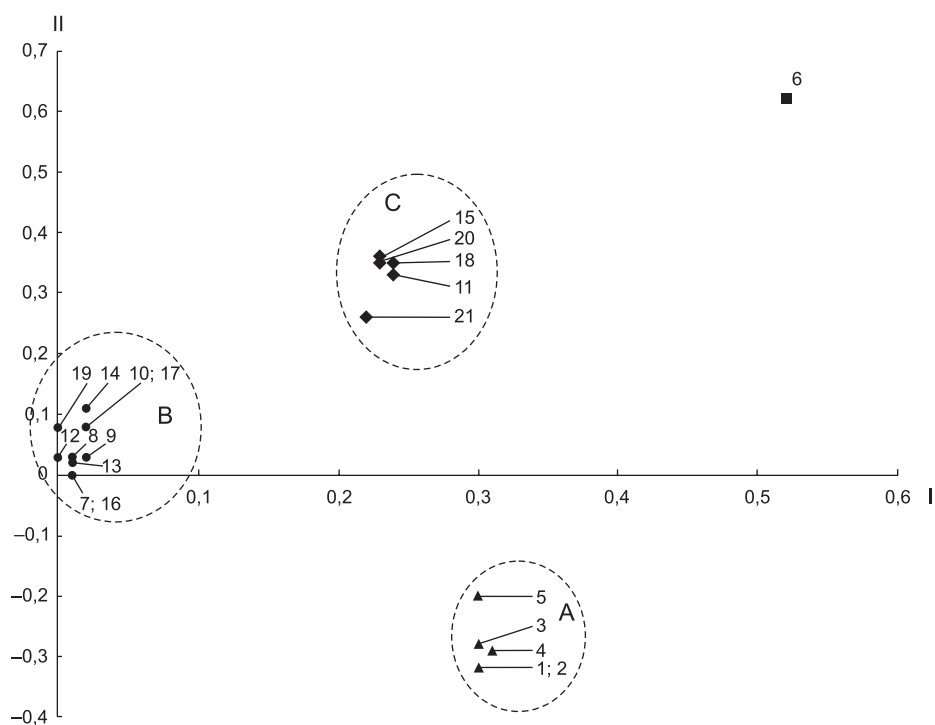


Рис. Ординация фенологических признаков в пространстве I и II главных компонент.

Номера признаков соответствуют списку в табл. 1.

ложение плеяд А и С в различных квадрантах плоскости I и II **главных компонент** (рис.). Признаки плеяды В группируются в области начала координат. Будучи тесно связанными в своей плеяде, признаки разных плеяд изменяются в пределах коллекции сортов относительно независимо. С генетических позиций полученный результат возможно интерпретировать как указание на различие систем генов, контролирующих разные плеяды признаков. С этих позиций не следует обсуждать только состав плеяды В: расположение ее признаков вблизи начала координат (нулевые нагрузки по обоим главным компонентам) свидетельствует о том, что эти признаки не формируют самостоятельного вектора в дисперсии объектов, т. е. не отражают генетического разнообразия по фенологическому типу.

Состав двух других плеяд биологически ясен. Плеяду С образовали все без исключения феноинтервалы, включающие в качестве конечной фенофазы «полное созревание коробочек». Иными словами, эта плеяда характеризует продолжительность генеративного периода развития растений и темп прохождения отдельных его фенофаз.

Плеяда А, в которую вошли 5 из 6 учтенных фенодат, отражает целостность сезонного развития растений. Состав этой плеяды определен, прежде всего, общностью точки отсчета – датой посадки. Удаленность плеяды А от плеяды С, характеризующей генеративный период развития, позволяет особо акцентировать присутствие в ней признаков № 1 «начало бутонизации» и № 2 «бутонизация», т. е. признаков, характеризующих продолжительность вегетативного периода развития растений. Таким образом, различные генетические системы, выявленные в результате анализа корреляционной структуры фенологических признаков, естественно связать с вегетативным и генеративным периодами развития растений.

В плеядах А и С выделены признаки-индикаторы, учет которых достаточен для описания как вегетативной, так и генеративной фаз развития растений. Использован двухфакторный иерархический дисперсионный анализ каждого из фенологических признаков, составляющих выявленные плеяды. В иерархии в качестве первого фактора установлена принадлежность

к выявленным сортовым кластерам, второго – к сорту. Остаточная дисперсия оценивалась по внутрисортной вариации фенологических признаков. В дисперсионных комплексах такой структуры для признаков-индикаторов следует ожидать установления статистически достоверных различий между кластерами при отсутствии таковых между сортами. Оказалось, что условиям для признаков-индикаторов соответствуют только два признака: № 2 фенодата «бутонизация» и № 15 феноинтервал «бутонизация–полное созревание коробочек». Как и следовало ожидать, это продолжительность вегетативного и генеративного периодов соответственно (табл. 3).

Дисперсионный анализ завершен сравнением средних по кластерам, что позволило разделить сорта из коллекции табака на группы с генетически детерминированными различиями по признакам № 2 и № 15. В обоих случаях выявлены по три группы сортов, не показывающих трансгрессии. Эти группы условно обозначены как «короткий», «средний» и «длинный». Для вегетативного периода этим трем классам соответствует продолжительность в днях: 43–50, 56–58 и 67–71. Для генеративного периода: 45–51, 56–60 и 75 дней (в последнем классе один сорт). По правилам комбинаторики это могло бы дать 9 типов сортов в Мировой коллекции. В изученной нами выборке встречено 6 типов (табл. 4). Отсутствие трех остальных классов, по-видимому, связано с тем, что сорта с этими комбинациями признаков не успевают созреть.

Различие генетических систем, контролирующих вегетативный и генеративный периоды развития, означает возможность их комбинаторики в пределах коллекции сортов. Статистически это должно проявиться в отсутствии корреляции между продолжительностью того и другого периодов с общей продолжительностью вегетации. В соответствии с ожидаемым частные коэффициенты корреляции оказались равными 0,21 и 0,27 ($P > 0,05$). Следует обратить внимание и на то обстоятельство, что фенодата «полное созревание коробочек», характеризующая продолжительность вегетационного периода в целом, не вошла ни в одну из выявленных корреляционных плеяд фенологических признаков (табл. 3).

Таблица 3

Основные результаты иерархического дисперсионного анализа признака «полное созревание коробочек» и фенологических признаков, составляющих выделенные плеяды А, С и «полное созревание коробочек»

Плеяда А			Плеяда С		
Признак	Индекс фактора	Вклад в общую дисперсию, %	Признак	Индекс фактора	Вклад в общую дисперсию, %
1. Начало бутонизации	a b c	53,2 22,3 24,5	11. Начало бутонизации– полное созревание	a b c	36,9 41,1 22,0
2. Бутонизация	a b c	19,6 0,0 80,0	15. Бутонизация– полное созревание	a b c	6,7 0,0 93,3
3. Начало цветения	a b c	33,0 55,0 13,0	18. Начало цветения– полное созревание	a b c	36,4 23,8 39,8
4. Полное цветение	a b c	60,6 18,5 20,9	20. Полное цветение– полное созревание	a b c	0,0 46,7 53,3
5. Начало созревания коробочек	a b c	0,0 95,3 4,7	21. Начало созревания– полное созревание	a b c	6,8 29,9 23,3
6. Полное созревание коробочек (продолжительность вегетационного периода табака) – признак, не вошедший ни в одну из плеяд			a b c	0,0 62,9 37,1	

Пр и м е ч а н и е . a – между кластерами, b – между сортами, c – внутри сортов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Установленный факт независимого генетического контроля вегетативного и генеративного периодов развития табака согласуется с представлениями о дискретности онтогенеза, в ходе которого происходит качественная смена процессов, проявляющихся в изменении характера роста и дифференцировки (Лобашёв, 1967). О том, что собой представляет программа развития организма, известно очень мало. Реализация наследственной информации генотипа представляется в форме последовательного появления в ходе индивидуального развития организма все новых и новых биологически активных молекул, среди которых есть и специфические для тканей и клеток, специализирующихся в разных направлениях. Развитие, однако, не сводится к разворачиванию последовательных цепей молекулярных событий и метаболических циклов. Оно также проявляется в формообразовательных процессах, в станов-

Таблица 4

Типы сортов табака по длине вегетативного и генеративного периодов развития растений табака

Вегетативный период	Генеративный период		
	длинный	средний	короткий
Длинный			10; 16; 17; 24; 26
Средний		8; 20; 21; 22	11; 12; 18
Короткий	7; 25	2; 3; 5; 6; 9; 15; 19; 23; 27	1; 4; 13; 14; 28; 29

Пр и м е ч а н и е . Приведенные номера сортов соответствуют списку в разделе «Материал и методъ».

лении специализированных органов и тканей, которые специфичны для каждого биологического вида. Связь между реализацией наследственной информации на молекулярном уровне, с одной стороны, и процессами морфогенеза, с другой, не имеет хоть сколько-нибудь полного

объяснения, что представляет реальную трудность генетики развития (Корочкин, 1986). В конкретном экспериментальном исследовании, таким образом, особенную актуальность приобретают логический анализ и ясное понимание используемых генетических понятий, содержание которых связано с описываемым уровнем биологических систем (Драгавцев, 1997). Для выявления характера генетической детерминации фенологического типа растений проведен логический анализ полученных результатов, реализованный путем формализации используемых понятий на основе теории множеств (Колмогоров, Фомин, 1976). Содержание логического анализа используемых понятий и полученных результатов представлено отдельно в конце настоящей статьи после раздела «Обсуждение», перед разделом «Выводы».

Выявление независимого генетического контроля вегетативного и генеративного периодов развития табака и логический анализ соотношения понятий «генотип», «фенологический тип» и «генетическая программа» свидетельствуют в пользу того, что интерпретация генетической программы как единого алгоритма регуляции работы генотипа в течение всей жизни растения является недостаточной для решения проблемы реализации наследственной информации в индивидуальном развитии. Правильнее говорить об «онтогенетической программе» в том смысле, что не только генотип определяет в нашем случае фенологический тип, но и динамика развития растения, непосредственно связанная с лимитирующими факторами среды, оказывают влияние на регуляцию генетических процессов (Драгавцев и др., 1984; Драгавцев, 1997).

Изучение сложных биологических процессов неизбежно приводит к попыткам уловить во всем их многообразии какие-либо константы, инварианты, возможные постоянства, позволяющие определить ключевые звенья для дальнейшего описания и прогнозирования поведения биологических систем всех уровней.

Одной из таких констант в современной биологии, несомненно, является ген. Однако со времен зарождения генетики простое соотношение «ген–признак» оказалось весьма условным. Фенотипическое проявление признака, определяемое конкретным геном, не является строго фиксированным. Поэтому в 1909 г. Р. Вольтерек

предложил понятие «норма реакции», характеризующее весь возможный спектр выражения генетически детерминированного признака. К тому же оказалось, что один ген может влиять на развитие ряда признаков или же его действие проявляется по-разному на различных стадиях развития организма. Для множественного действия генов Л. Плате в 1910 г. предложил термин «плейотропия» (Гайсинович, 1988). Помимо этого, было установлено, что действие гена зависит от «генотипической среды» или «генотипической конституции» организма (Бабков, 1985).

В физиологии высшей нервной деятельности константой поначалу считали рефлекторный акт и лежащую в его основе рефлекторную дугу. Казалось, что центральная нервная система представляет собой агрегат громадного количества рефлекторных дуг с надежным постоянством работы каждой из них. Однако достаточно скоро выяснилось, что на одном и том же материальном субстрате при сочетании нескольких независимых переменных можно наблюдать эффекты, закономерно переходящие от возбуждения к торможению. Развитие системного подхода в физиологии высшей нервной деятельности с целью понимания организма как интегрально целой единицы привело А.А. Ухтомского к созданию учения «о доминанте». Доминанта им определена как «орган поведения». Обычно с понятием «орган» наша мысль связывает нечто морфологически «отлитое», характеризующее постоянными статистическими характеристиками. На самом деле, это совершенно не обязательно. Органом является всякое временное сочетание сил, способное осуществить определенное достижение. По словам А.А. Ухтомского: «Когда в текущей динамике вещества определенное сочетание действующих сил всякий раз дает однозначно определенный рабочий результат, мы называем это сочетание действующих сил органом, производящим работу» (Ухтомский, 2002).

Понятие «орган» в контексте учения о доминанте вполне может быть полезным для решения задач в рамках проблематики фенотипической реализации генов и в целом всей генетики индивидуального развития. Геном, хромосомы, отдельные гены как материальные носители информации, несомненно, участвуют в процессах онтогенеза различных уровней и в

сочетании с другими силами организма формируют разнообразные органы, позволяющие достигать цели, определенные строгими, но до сих пор малоизвестными законами индивидуального развития. Эти представления о роли генов в онтогенезе согласуются с такими хорошо известными явлениями, как изменения проявлений гена от «доминантности» к «рецессивности» в зависимости от генотипической среды; фенкопиями как ненаследственными фенотипическими изменениями, сходными по проявлению с мутациями и др. Работа органов и в том числе генов как материальных носителей генетической информации, не представляет собой неизменного качества, но является функцией от их состояния.

Характер независимости выявленных генетических систем фенологического типа табака теоретически возможно представить в трех вариантах. Во-первых, вегетативный и генеративный периоды развития растений последовательно контролируют независимые группы генов. Во-вторых, возможен вариант,

противоположный первому, т. е. гены остаются те же самые при последовательной смене типа регуляции их работы. В-третьих, возможен и промежуточный вариант, при котором некоторая часть генов при переходе в генеративный период прекращает свою работу, вместо них активируется некоторое число «новых» генов, а, быть может, большая часть носителей генетической информации продолжает работать в условиях измененного типа регуляции.

Второй и третий варианты независимости генетических систем фенологического типа табака вполне логичны в рамках представлений о «центральных регуляторах онтогенеза», сформированных в работах Н.К. Беляева, В.П. Эфроимсона и Б.Л. Астаурова, посвященных каналам изменчивости и конституционным признакам, на примере вольтинизма (число поколений за кормовой сезон) у тутового шелкопряда (Бабков, 1985). Смена типа регуляции может быть также рассмотрена и в контексте учения А.А. Ухтомского как смена доминанты (Ухтомский, 2002).

ЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ПОНЯТИЙ

Каркас формализованной системы понятий составили определения, аксиомы и теоремы. Формальные конструкции, не требующие доказательства, выступают в качестве «предположений».

Определение 1. Пусть M – произвольное множество, $M \times M$ – совокупность всех упорядоченных пар (a, b) , где $a, b \in M$. В множестве M задано бинарное отношение T , если в $M \times M$ выделено произвольное подмножество $R_T \subset M \times M$. Соотношение $T(a, b)$ между двумя общими элементами множества M будем называть **соотношением порядка** в M , если оно удовлетворяет условиям:

- 1) рефлексивности: если $T(a, a)$, то $a = a$;
- 2) транзитивности: если $T(a, b)$ и $T(b, c)$, то $T(a, c)$;
- 3) антисимметричности: если $T(a, b)$ и $T(b, a)$, то $a = b$.

Соотношение порядка $T(a, b)$ определяет на множестве M структуру упорядоченного множества или структуру порядка. В рамках нашей формализованной системы будем рассматривать следующие соотношения порядка:

1) соотношение $T_v(a, b)$, которое определяется как « a предшествует b », будем называть **слабой структурой порядка**;

2) соотношение $T_w(a, b)$, которое определяется как «если a , то b », будем называть **сильной структурой порядка**.

Предположение 1. Если на множестве M определена сильная структура порядка $T_w(a, b)$, где $a, b \in M$, то на множестве M определена и слабая структура порядка $T_v(a, b)$. Обратное утверждение в общем случае неверно.

Определение 2. Пусть M и N – упорядоченные множества, f – отображение M в N . Будем говорить, что это отображение сохраняет структуру порядка, если из $T(a, b)$, где $a, b \in M$, следует $T(f(a), f(b))$, где $f(a), f(b) \in N$. Отображение f называется **изоморфизмом** или изоморфным отображением упорядоченных множеств M и N , если f – взаимно однозначное отображение, сохраняющее структуру порядка. Множества M и N будем называть при этом изоморфными между собой.

Определение 3. Семейство непустых и попарно непересекающихся множеств $(M_i), i \in I$ (где I – множество индексов) будем называть **покрытием** множества M , если $M = \cup M_i$.

Определение 4. Фенологический тип – множество F -состояний фенологических признаков (фен-состояний), на котором определена слабая структура порядка.

Определение 5. Генетическая система – упорядоченное множество G -состояний генотипа (ген-состояний), на котором определена слабая структура порядка.

Определение 6. Интервал времени, за который происходит изменение фен-состояния, будем называть феноинтервалом.

Определение 7. Интервал времени, за который происходит изменение ген-состояния, будем называть геноинтервалом.

Предположение 2. Произвольная последовательность феноинтервалов индуцирует разбиение множества F на семейство непустых и попарно непересекающихся множеств $(F_i), i \in I$, являющихся покрытием множества F .

Предположение 3. Произвольная последовательность геноинтервалов индуцирует разбиение множества G на семейство непустых и попарно непересекающихся множеств $(G_i), i \in I$, являющихся покрытием множества G .

Аксиома 1. Существует генетическая программа: множество предписаний P такое, что для любого покрытия (G_i) множества G можно указать одно и только одно сильно упорядоченное множество $P_i \subset P$, для которого определен изоморфизм $g: P_i \rightarrow (G_i), i \in I$.

Предположение 4. Изоморфизм $g: P_i \rightarrow (G_i)$, где $i \in I$, определяет на множестве G сильную структуру порядка.

Аксиома 2. Для любого покрытия (F_i) , где $i \in I$, множества F можно указать одно и только одно множество $P_i \subset P$, такое, что существует изоморфизм $f: P_i \rightarrow (F_i), i \in I$.

Предположение 5. Изоморфизм $f: P_i \rightarrow (F_i)$, где $i \in I$, определяет на множестве F сильную структуру порядка.

Замечание. В отношении Аксиом (1) и (2) необходимо сделать уточнения неформального характера. С математической точки зрения, изоморфное отображение **биективно**, т. е. прямой и обратный изоморфизм равноправны, и без дополнительных предположений нельзя выделить одно из них в качестве «первичного». С генетической точки зрения, именно g -изоморфизм можно считать «первичным» в том смысле, что множество P представляет собой «программу» работы именно генетической системы, понимаемой как комплекс структур и механизмов передачи наследственной информации. Обратный g^{-1} -изоморфизм в определенном смысле отражает процесс реализации генетической информации на молекулярном уровне. В то же время на основе Аксиомы (2) мы не можем сделать никаких дополнительных предположений, пока нам не известен характер связи между реализацией генетической информации на молекулярном уровне, с одной стороны, и процессами морфогенеза – с другой. Таким образом, с формальной точки зрения, следует говорить не о детерминации, например, ген–признак, но только о строгом взаимном соответствии генетической программы и фенологического типа.

Определение 8. Элементы покрытия (G_i) множества G будем называть функциональными генетическими элементами, если для каждого G_i существует изоморфизм $g: P_i \rightarrow G_i$.

Определение 9. Пусть $G = G_1 \cup G_2$, $(a_1, b_1) \in G_1$, $(a_2, b_2) \in G_2$. Будем говорить, что множество G – локально упорядоченное множество, если структура порядка на G определяется соотношениями $T(a_1, b_1)$ и $T(a_2, b_2)$. Будем говорить, что множество G – глобально упорядоченное множество, если структура порядка на G определяется соотношениями $T(a_1, a_2)$ и $T(b_1, b_2)$.

Предположение 6. Пусть $G = \cup G_i$ и $F = \cup F_i$. В случае, если для каждого G_i и F_i существует g -изоморфизм $g: P_i \rightarrow (G_i)$ $i \in I$ и f -изоморфизм $f: P_i \rightarrow (F_i)$, $i \in I$, и если хотя бы одно из множеств G , F или P имеет глобальную сильную структуру порядка, то остальные множества также имеют глобальную сильную структуру порядка.

Теорема 1. Если элементы любого покрытия (G_i) множества G являются функциональными генетическими элементами, то множество G также является функциональным генетическим элементом.

Доказательство Теоремы (1) очевидно, поскольку на каждом элементе покрытия (G_i) множества G , в силу Предположения 4, определена сильная структура порядка и $G = \cup G_i$.

Аксиома 3. Существуют функционально независимые генетические системы – множества G_1 и G_2 , являющиеся функциональными генетическими элементами, такими, что если $G = G_1 \cup G_2$, то глобальная структура порядка на G есть слабая структура порядка.

Теорема 2. Если множества G_1 и G_2 – функционально независимые генетические системы, то множество $G = G_1 \cup G_2$ не является функциональным генетическим элементом.

Доказательство Теоремы (2) очевидно, поскольку глобальная структура порядка на множестве $G = G_1 \cup G_2$ есть слабая структура порядка, а следовательно, для $G = G_1 \cup G_2$ не определен изоморфизм $g: P \rightarrow G$.

Теорема 3. Пусть $G = G_1 \cup G_2$, где множества G_1 и G_2 – функционально независимые генетические системы. Для произвольного покрытия (G_i) множества G можно указать одно и только одно множество $P_i \subset P$, глобальная структура порядка которого есть слабая структура порядка, для которого существует изоморфизм $g^{-1}: (G_i) \rightarrow P_i$, $i \in I$.

Доказательство. Поскольку на множествах G_1 и G_2 задана сильная структура порядка в силу существования изоморфизмов $g: P_1 \rightarrow G_1$ и $g: P_2 \rightarrow G_2$, то на основании Предположения 1 она определяет на множестве $G = G_1 \cup G_2$ слабую структуру порядка. В силу биективности изоморфизма g обратный изоморфизм $g^{-1}: (G_i) \rightarrow P_i$, $i \in I$ также определяет на множестве $P_i \subset P$ слабую структуру порядка.

Теорема 4. Пусть G_1 и G_2 – функционально независимые генетические системы, $G = G_1 \cup G_2$. Композиция изоморфизмов $f^{-1} \circ g$, где $f^{-1}: (F_i) \rightarrow P_i$, $i \in I$ и $g: P_i \rightarrow (G_i)$, $i \in I$ определяет на множестве G глобальную сильную структуру порядка.

Доказательство теоремы (4) становится очевидным, если учесть, что на множестве F в силу Аксиомы (2) определена глобальная сильная структура порядка и справедливо Предположение 6.

На основании теоремы (2) и теоремы (3) можно сделать вывод о том, что сама по себе генетическая программа, рассматриваемая в свете Аксиомы (1), не может обеспечить регуляцию работы генотипа на протяжении всего периода вегетации. В этом смысле единая генетическая программа отсутствует. Формальный ответ на вопрос о принципах регуляции генотипа в целом, в ходе всего процесса онтогенеза растений, дает теорема (4). Утверждение о сохранении на множестве G глобальной сильной структуры порядка, обусловленной наличием взаимно однозначного соответствия множеств G (генетической системы) и F (фенологического типа), позволяет сделать вывод о том, что именно динамика развития растения, формально выраженная в виде системы фенологических состояний, оказывает непосредственное влияние на регуляцию генетической системы,

обеспечивая при этом целостность онтогенеза. Этот вывод имеет вполне определенные биологические основания и вполне согласуется с известными в генетике фактами связи «организм–признак–ген»: 1) зависимость реализации генотипа в фенотип от структуры и метаболизма цитоплазмы; 2) зависимость считывания генетического кода от физиологического состояния клетки и организма; 3) зависимость частоты кроссинговера и различных типов мутационного процесса от возраста организма, пола и физиологического состояния; 4) зависимость редупликации хромосом и митотического цикла клеток от нервно-гуморального влияния организма; 5) зависимость проявления нормы реакции организма от факторов внешней среды. В онтогенезе нельзя изменить какую-либо одну функцию или структуру, не затронув при этом систему в целом, которая складывается во времени из последовательных, строго регламентированных морфофизиологических процессов (Лобашёв, 1967).

ВЫВОДЫ

В результате анализа структуры изменчивости комплекса фенологических признаков в коллекции сортов табака выявлена независимость генетической детерминации вегетативного и генеративного периодов развития табачных растений. Установлено, что учет фенодаты «бутонизация» (вегетативный период) и феноинтервала «бутонизация»–«полное созревание коробочек» (генеративный период) достаточен для вскрытия межсортовой и внутрисортовой изменчивости по фенологическому типу. В коллекции сортов по фенологическому типу выявлено 6 различных генотипических классов.

С целью выявления характера независимости генетических систем, контролирующих вегетативный и генеративный периоды развития табака, с использованием элементов теории множеств проведен логический анализ соотношения понятий «генотип», «фенологический тип» и «генетическая программа». В результате анализа установлено, что интерпретация генетической программы как единого алгоритма регуляции работы генотипа в течение всей жизни растения является недостаточной для решения проблемы реализации наследственной информации в индивидуальном развитии. С формальной точки зрения, целостность онтогенеза обеспечивает динамика развития растения, выраженная в виде системы фенологических состояний.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 216 с.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы // Вавилов Н.И. Избранные произведения. М.: Наука, 1967. Т. 2. 480 с.
- Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 424 с.
- Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель И.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.
- Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству. СПб.: ВИР, 1997. 51 с.
- Ким Дж.О., Мьюллер Н.И. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 5–78.
- Колмогоров А.Н., Фомин С.В. Элементы теории функций и функционального анализа. М.: Наука, 1976. 542 с.
- Корочкин Л.И. Молекулярно-генетические аспекты онтогенеза // Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука, 1986. С. 267–284.
- Лобашев М.Е. Генетика. Л.: ЛГУ, 1967. 751 с.
- Олдендерфер М.С., Блешфилд С.К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 139–210.
- Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. Л.: ЛГУ, 1977. 152 с.
- Ухтомский А.А. Доминанта. СПб.: Питер, 2002. 448 с.
- Шпаков А.Э., Волчков Ю.А. Фенологический тип растений как предмет генетических исследований // Генетика. 1991. № 8. Т. 27. С. 1379–1387.

VARIABILITY STRUCTURE AND GENETIC DETERMINATION OF PLANT PHENOLOGICAL TYPE (ACCORDING TO RESULTS OF TOBACCO RESEARCH)

A.E. Shpakov¹, Yu.A. Volchkov^{1,2}, V.V. Drobyshev³

¹ All-Russia Research Institute of Tobacco, Krasnodar, Russia, e-mail: dagmara97@mail.ru;

² Kuban State University, Krasnodar, Russia, e-mail: dagmara97@mail.ru;

³ Garant Legal Information Agency, Krasnodar, Russia, e-mail: direct@apigarant.ru

Summary

The objectives of the study were the detection of phenological traits essential for the evaluation of genetically determined differences in phenological type in tobacco and investigation of their genetics. Analysis of the variation pattern of the phenological trait complex in a tobacco variety collection showed no difference in the genetic determination between the vegetative and generative periods of tobacco plant development. Six genotype classes were found in the collection with regard to phenological type. The mode of independence between the genetic systems operating at the vegetative and generative stages of tobacco development was considered by logical analysis of relationships among the terms genotype, phenological type, and genetic program with the use of the set theory.

Key words: tobacco, population structure, genotype, phenological type, genetic program, factor analysis, principal component analysis, set theory, dominant.