

УДК: 575.22; 575.23; 575.162; 575.167

ПАРАДИГМИ НАСЛЕДОВАНИЯ И ИХ РОЛЬ В СОЗДАНИИ ИННОВАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

В.А. ДРАГАВЦЕВ¹, С.И. МАЛЕЦКИЙ²

¹Агрофизический институт ФАНО

Россия, 195220, г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14

e-mail: dravial@mail.ru

²Институт цитологии и генетики СО РАН ФАНО

Россия, 630090, г. Новосибирск, просп. акад. Лаврентьева, 10

e-mail: stas@bionet.nsc.ru

Цель. Показать возрастающую роль эпигенетической парадигмы для развития новых представлений о наследственности и изменчивости организмов и ее значение в создании инновационных технологий селекции. **Методы.** Анализ истории смены парадигм в учении о наследственности. Описание обнаружения нового важного феномена эпигенетической организации количественных признаков – смены спектра генов под одним и тем же признаком при смене лим-фактора внешней среды. **Результаты.** Новое знание о природе и механизмах эколого-генетического «устройства» компонентов продуктивности позволяет прогнозировать эффекты взаимодействия «генотип-среда», появление трансгрессий и экологически зависимого гетерозиса, сдвиги доминирования количественных признаков, знаков и величин генотипических корреляций и другие характеристики, необходимые для быстрого и эффективного конструирования новых сортов с высокой продуктивностью, устойчивостью и качеством продукции.

Ключевые слова: парадигмы наследования, эколого-генетическая природа количественных признаков.

«Я, конечно, знаю, что вся генетика основана на предположении о высокой точности и воспроизводимости действия генов.

Такое ложное предположение могло возникнуть из-за того, что нет никаких доказательств, подтверждающих, что в генетических экспериментах измеряется первичное действие генов»

(Г. Кэксер [1], С. 61)

«К сожалению, у современных генетиков нет мостов с практической селекцией»

(М.В. Келдыш [2], С. 63)

Введение. Основные парадигмы наследования

«Парадигма устанавливает те первичные отношения, в соответствии с которыми формулируются аксиомы, определяются понятия, протекают размышления и строятся теории» [3]. «Смены парадигм – это исторические революции в науке» [4].

В XIX и XX веках в истории биологии происходила смена парадигм, выражающих представления о природе биологических процессов, лежащих в осно-

ве наследственности и изменчивости организмов. До появления генетики существовали организмоцентрическая (**ОЦП**) и видоцентрическая (**ВЦП**) парадигмы. В XX веке к ним добавились геноцентрическая (**ГЦП**) и эпигенетическая (**ЭГП**) парадигмы. Особо выделим биосфероцентрическую парадигму жизни (**БЦПЖ**) В.И. Вернадского [5]. Названные парадигмальные установки – комплексные концепции, они не являются полностью взаимоисключающими, но каждая из них позволяет давать неидентичные интерпретации одним и тем же явлениям и процессам природы. Они акцентируют внимание на тех или иных представлениях о предмете, которые складывались в прошлом и складываются сейчас в научном сознании естествоиспытателя. Так, «согласно ОЦП, наследственность – это воспроизводство потомками признаков родителей («подобное порождает подобное»), т. е. наследственность рассматривалась как последовательность в череде поколений онтогенетических процессов, формирующих во времени ткани, органы и другие структуры, из которых состоит целостный организм. В рамках ОЦП – наследственность это слитное свойство, присущее организму как целому, а не отдельным его частям [5].

На рубеже XIX–XX веков возникла новая концепция наследственности – менделизм, исследующая дискретные факторы наследственности, т. е. возникла ГЦП.

Наиболее универсальна БЦПЖ – парадигма жизни В.И. Вернадского, сформулированная им в рамках учения о биосфере и живом веществе Планеты. На наш взгляд, самая существенная часть этой парадигмы – особая роль пространственных (геометрических) свойств живого вещества Планеты. В частности, Вернадский особо выделил роль симметрии и диссимметрии органических молекул. Другими словами, симметрия и диссимметрия ор-

ганических молекул рассматривается им не как отдельное свойство растения или животного, а как фундаментальная характеристика живого вещества, адекватная таким понятиям как материя или энергия. БЦПЖ в едином реестре рассматривает геометрию живого вещества и диссимметрию его молекул, принципы симметризации на разных уровнях организации природных тел, начиная с атомного и молекулярного и кончая планетарным, включая при этом также всю совокупность биосферных процессов. Такой подход исключает противопоставление внутреннего и внешнего и рассматривает в рамках БЦПЖ единый процесс реализации жизненной программы.

Селекция растений

Селекция растений – набор технологий и методов создания новых сортов и гибридов растений, обладающих нужными экономически значимыми свойствами. В энциклопедиях и словарях обычно указывают, что теоретической основой селекции является генетика, хотя возраст селекции исчисляется несколькими тысячелетиями, а возраст генетики лишь недавно перевалил за 100 лет. Это несоответствие позволяет подобрать из истории селекции достаточное число примеров, из которых следует, что выдающиеся успехи селекции были достигнуты задолго до появления менделизма и, отнюдь, не в рамках ГЦП.

Так в 1852 г. Луи Вильморен предложил проводить оценку сахарной свеклы по комплексу хозяйственно-ценных свойств (с последующими гибридизацией и отбором) не по средним величинам признаков популяций, а у индивидуальных потомств. Это позволило ему создать совершенно новый тип растений, ранее не известный в природе. Если содержание сахара в корнях у исходных популяций варьировало в пределах 6–8 %, то у вновь отобранных индивидуальных потомств содержание саха-

ра достигло 14–16 % [6]. Этот уровень фактически сохраняется и поныне. В своих представлениях Вильморен ориентировался на ОЦП наследования. Следует подчеркнуть, что это выдающееся достижение селекции растений произошло за полтора десятилетия до начала опытов Г. Менделя и за полвека до рождения генетики.

Две парадигмы генетики

В современной генетике существуют две базовые парадигмы: ГЦП и ЭГП. Недавно их сложное противостояние мы постарались строго описать [7]. Первая считает гены, образно говоря, «диктаторами» (генералами), отдающими «команды» признакам, которые согласно «приказу» проявляют определенное качество (качественные признаки), или определенную величину или число (количественные признаки). Строгое и бескомпромиссное следование одной из парадигм порождает в головах исследователей мифологическое мышление. Например, некоторые упорные сторонники ГЦП заявляют, что единицей эволюции является ген (последовательность ДНК) [8], а не популяция, как это следует из теории микроэволюции. В импактных научных журналах публикуются работы типа [9, 10], пропагандирующие «молекулярную» селекцию растений. Некоторые традиционные и молекулярные генетики, к сожалению, забывают о том, что сложные свойства продуктивности и урожая не наследуются, подобно простым менделевским признакам, а развиваются в тесном взаимодействии с меняющимися в течение суток, недель, месяцев лимитирующими факторами внешней среды, к тому же на фоне дифференциальной активности генов на разных фазах развития растений.

Н.И. Вавилов еще в 1935 г. писал: «Мы не будем удивлены, если основательное изучение наследственности количественных признаков приведет к коренной реви-

зии упрощенных менделистических представлений» [11, С. 275]. К сожалению, сегодня «упрощенные менделистические представления» лежат в основе традиционной (менделевской), биометрической и молекулярной ветвей генетики.

Еще в начале 70-х годов прошлого века акад. В.А. Энгельгардт призывал развивать интегратизм – путь от простого к сложному в познании явлений жизни [12]. Он понял, что классический редукционизм, господствующий в биологии и сегодня (ГЦП – это итог редукционизма в генетике), не способен создать методы точного управления сложными биосистемами – организмами, популяциями, фитоценозами, биогеоценозами, ландшафтами, биосферой.

Акад. П.К. Анохин [13] уже давно сформулировал важнейшее свойство систем: «Целое, или система, обретает свои собственные принципы организации, не переводимые на принципы и свойства тех отдельных компонентов и процессов, из которых она формируется».

Известный молекулярный генетик Гюнтер Стент еще в 1974 г. предупреждал: «Поиски «молекулярного» объяснения сознания являются напрасной тратой времени, поскольку физиологические процессы, ответственные за это ощущение, задолго до того, как будет достигнут молекулярный уровень, распадутся до ординарных рабочих реакций, не более удивительных, чем процессы, происходящие, например, в печени [14, С. 524]. Тем самым Стент дал прекрасную иллюстрацию известному тезису А. Сент-Дьерди: «Одним из основных принципов жизни является «организация»: мы понимаем под этим, что при объединении двух вещей рождается нечто новое, качества которого не аддитивны и не могут быть выражены через качества составляющих его компонент» [15, С. 41]. Работы Сент-Дьерди подчеркнули важность изучения неаддитив-

ных эффектов взаимодействия компонент сложной системы, так называемых **эмерджентных** (заново возникающих) **свойств**. Именно существование таких свойств обусловило необходимость разделить биологию на несколько уровней организации. На каждом более высоком уровне возникают новые эмерджентные свойства, **которых не было вообще** на более низком уровне организации. Например, популяционная генетика изучает эмерджентное свойство популяции – частоту конкретного аллеля в данной популяции. Этого свойства **нет вообще** на уровне классической менделевской генетики при проведении парных скрещиваний.

В последнее время бурно развивается ЭГП, отрицающая многие базовые положения ГЦП. Так Томас и др. [16] показали, что многие факты современной физиологии растений несовместимы с ГЦП. Хард обрисовал наступающую эру эпигенетики [17]. Продолжается критика редукционизма [18, 19, 20], показана эпигенетическая феноменология у условных доминантных мутантов дрозофилы [21], продолжает развиваться синергетика [22], показаны эпигенетические феномены, определяющие сложные свойства организмов [23], выдвинута гипотеза о механизме инициации малыми РНК метилирования ДНК *de novo* и аллельного исключения [24].

Век эпигенетики – век ЭГП

«Только со смертью догмы начинается наука»

(Г. Галилей)

Многие биологи называют XXI век – веком эпигенетики. Б.Ф. Ванюшин [25] подчеркивает: «Нельзя забывать, что у организмов существуют мощные регуляторные элементы (в геноме и на уровне клетки), которые контролируют работу генов. Эти сигналы накладываются на генетику и часто по-своему решают «быть или

не быть». Даже самая отличная генетика может вовсе не реализоваться, если эпигенетика будет неблагоприятной. По образному выражению П. и Д. Медавара «генетика предполагает, а эпигенетика располагает».

К концу XX века генетикам были известны следующие эпигенетические механизмы и феномены: метилирование ДНК и ацетилирование гистонов, приводящие к наследованию эпигенетических феноменов (генотрофы А. Даррента [26], никотинотрофы Е. Богдановой [27] и т. п.). Были известны эпигенетические феномены: дифференциальная активность генов в онтогенезе [28], длительные модификации [29], генетическая ассимиляция [30], миксоплоидия [31], парамутации [32], родительский импринтинг, эпигенетическая детерминация пола, инактивация X-хромосомы [33], наследование белков-прионов [34], «сигнальная наследственность» [35]. В 2004 г. открыты эпигенетические механизмы яровизации [36, 37], в 2012 г. – эпигенетические механизмы моногамии степных полевков [38].

Сегодня мы знаем, что первый (низший) уровень организации наследственности – структура ДНК, открытая в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком и немедленно превращенная в идеализированную икону – управляет отнюдь не всеми признаками, свойствами и процессами в организме. Е.Д. Свердлов пишет: «Учебники рассматривают процесс репликации ДНК как систематическое движение ДНК-полимеразы вдоль одной линейной цепи ДНК, выстроенной подобно линии железной дороги. То же самое относится и к транскрипции, осуществляемой РНК-полимеразой. Создается впечатление, что геном – это открытая книга, готовая для чтения. Однако это не так. Книга закрыта, запечатана и запакована. Более того, все записано не просто на страницах этой книги. Функционирование ДНК зависит от многоступенча-

той передачи информации разного рода. Оно не самым простым образом связано с ее последовательностью» [39, С. 498].

Следующий уровень структурной организации наследственного материала – хромосомы. «Не надо думать, что этот клубок может быть понят на основе идеальной двойной спирали» [39, С. 498]. С.А. Лавров и Е.В. Мавродиев [40] подчеркивают: «Веществом наследственности у эукариот является не ДНК как таковая, а хроматин – сложный комплекс ДНК и ряда белков, в числе которых гистоны и их аналоги – негистоновые хроматиновые белки, а также факультативные составляющие – транскрипционные факторы и компоненты систем транскрипции, репликации ДНК и репарации (субъединицы РНК и ДНК-полимераз, компоненты кинетохора, топоизомеразы, теломеразы, белки ядерной оболочки и многие другие (в хромосоме содержание белков в 2 раза больше, чем ДНК, авторы). Основной структурный элемент хроматина всех эукариот – нуклеосома. Это комплекс из восьми гистонов – по две молекулы четырех различных типов. Гистоны формируют глобулярную структуру (кор), на которую «намотана» ДНК, примерно 140 пар нуклеотидов (или 1,7 оборота) на нуклеосому».

На уровне хромосом работают системы дифференциальной активности генов, обеспечивающие тканевое разнообразие у каждой особи, экологически индуцируемые гены, продуцирующие белки теплового, холодового и других шоков [41], ацетилирование гистонов, регулирующее время цветения и другие эпигенетические процессы, обеспечивающие онтогенез [42].

Следующий уровень организации наследования и реализации свойств в онтогенезе – эпигенетический (известные эпигенетические феномены перечислены выше). Теорию эпигенов для фагов и вирусов развил Р.Н. Чураев [43], он же создал

экспериментальную модель искусственного эпигена [44]. В 2005 г. вышли две капитальные коллективные монографии по эпигенетической наследственности и изменчивости у растений [45, 46]. Эпигенетические («надгенетические» или «реализационные») феномены не связаны с изменениями структуры генов и очень широко распространены в мире растений [47, 48].

Уникальное открытие асимметрической изменчивости (или флуктуирующей асимметрии, ФА) было сделано Б.Л. Астауровым в конце 1920-х гг. при анализе наследования гомеозисной мутации «tetraptera» у *Drosophila melanogaster* [49]. Ученик и соратник Б.Л. Астаурова, В.А. Струнников назвал открытый эпигенетический феномен «Третья изменчивость» в дополнение к уже известным двум – генотипической и экологической (модификационной) изменчивостям [50]. А.Г. Васильев в своей замечательной книге [51] очень точно описал механизм ФА: «Проявление реализационной изменчивости (формирующей ФА, авторы), которая не связана ни с генотипом, ни с условиями внешней среды ... обусловлено механикой развития. Данное явление прямо указывает на отсутствие однозначной связи между генами и дискретными вариациями признаков и хорошо согласуется с представлениями о существовании эпигенетической системы, которая порождает такого рода внутрииндивидуальную изменчивость» (С. 168).

И в настоящее время проблема отношений «гены – признаки» далека от строго количественного решения. Вопрос: «что есть ген?», возникший в 1905 г. (что такое «фактор», «зачаток» Г. Менделя?) актуален и поныне, и, по мнению В.С. Баранова и др. [52], «даже полное секвенирование ДНК геномов вовсе не снимает вопроса – «что есть ген?».

И в довоенные годы, и в наши дни мы видим повторение дискуссий, возникших сразу же после 1900 г. (переоткрытия работ и законов Менделя). Так Н.И. Вавилов [53] писал: «Учение о корреляциях исчезает из селекционных руководств, как устаревшее и опровергнутое. Генетическая, а за ней и селекционная мысль под влиянием менделизма устремляются к упрощенному пониманию организма как мозаики признаков, в которой можно заменять одни звенья другими. Отражение этих представлений можно найти и у советских генетиков (Н.К. Кольцов, А.С. Серебровский). Выведение сортов и пород представляется сравнительно простым делом. Устремление к схематизации, к упрощению явлений доходит до крайности» (С. 230). И далее: «Харланд стал объяснять поведение количественных признаков, например, длины волокна хлопчатника, действием десятков и даже сотен однозначных факторов, сводя генетические исследования к формальной эквилибристике» (С. 232). В итоге Н.И. Вавилов предлагает мудрый путь развития теории селекции: «Необходимо подходить к организму с учетом всей сложности комплекса признаков и свойств органов и их функций, их взаимоотношения со средой в развитии» (С. 233).

А.А. Жученко [54] подчеркивает: «Характерной особенностью адаптивных реакций в онтогенезе у высших эукариот является их интегрированность вследствие функциональной коадаптации генетического материала..., что опровергает представление о геноме как о «мешке с бобами» и об аддитивных реакциях целостного организма как о «реестре» отдельных признаков» (С. 36).

Г. Кэксер [1] пришел к очень важному принципиальному результату: «Некоторые результаты развития могут определяться не генами, а кинетической структурой системы... Кинетическая система, осно-

ванная на иерархии катализаторов, обнаруживает тип поведения, обычно связываемый с генами, как функциональными единицами, являющимися основным предметом изучения генетики» (С. 63–64). Здесь Кэксер прямо говорит о существовании генов-фантомов, которые возникают в умах генетиков только потому, что многие генетики твердо верят в гипотезу о высокой точности и воспроизводимости действия генов, хотя эта гипотеза не имеет строгих доказательств, и, как будет показано ниже, – не имеет никакого отношения к сложным временным процессам, таким как: онтогенез, яровизация, длина соломины злаков, формирование во времени компонентов продуктивности, урожая и т. п.

Теория эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП) – теория, базирующаяся на ЭГП

Проблему взаимоотношений генетики и селекции отметил Н.И. Вавилов еще в 1935 г. «Между искусством селекции и генетикой лежит очень глубокая пропасть, и нужно сделать многое, чтобы перекинуть через нее мост» [11].

Показано, что современные ветви генетики (классическая, биометрическая и молекулярная), претендующие быть теоретическими основами селекции, до недавнего времени мало способствовали решению задач, без которых невозможно построить количественную теорию селекции растений для эколого-генетического улучшения сложных экономически важных количественных свойств растений, в первую очередь продуктивности и урожая. Оказалось, что к 70–80-м годам прошлого века существовала не одна, а 14 «пропастей» между современной генетикой и практической селекцией [55, 56].

Эти «пропасти» удалось отчасти «засыпать» с помощью развития ТЭГОКП и

24-х следствий из нее, полученных в период 1984–2013 гг. Главный блок экспериментальных данных получили при выполнении Межведомственной кооперированной программы ДИАС (диаллельные скрещивания для изучения генетики признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири). Программу инициировал акад. Д.К. Беляев (директор Ин-та цитологии и генетики СО АН – куратор программы) при активной поддержке со стороны Председателя СО АН акад. М.А. Лаврентьева и, позднее, сменившего его на этом посту, акад. Г.И. Марчука (впоследствии Председателя ГКНТ СССР и затем Президента АН СССР). Программа выполнялась с 1973 по 1983 гг. силами 9-и селекционных центров ВАСХНИЛ и двух институтов СО АН, числом специалистов более 100 человек. Были организованы скрещивания (каждого сорта с каждым) 15-и сортов из нескольких стран мира. Родительские сорта, гибриды первого и второго поколений выращивали по стандартным схемам в 9-и географических точках в течение двух лет в случайных блоках, в 4-х кратной повторности. В рядке каждого блока – 40 учетных растений. На каждом растении замеряли 19 количественных признаков. Данные (5 млн замеров признаков продуктивности) обрабатывали по специально созданным программам диаллельного анализа на ЭВМ Вычислительного центра СО АН (куратор вычислений акад. Г.И. Марчук). В 1984 г. вышла коллективная монография [57].

В 1984 г. группой исследователей, участвующих в анализе данных программы ДИАС, был обнаружен новый эпигенетический феномен (НЭФ) – смена спектров и числа генов, детерминирующих один и тот же количественный признак, при смене лимитирующего фактора внешней среды, и была опубликована новая Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений (МЭГККП) [58].

В период 1984–2013 гг. на основе тщательных исследований причин и механизмов НЭФ и совершенствования МЭГККП были развиты теоретически и проверены экспериментально 24 новых селекционно-важных следствия [56] и 9 мощных ноу-хау, позволяющих существенно повысить скорость и эффективность селекционного процесса с растениями [59]. В результате была создана Теория эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП), наиболее компактно изложенная в [59].

Главное положение теории: при смене лимитирующего рост и развитие растения фактора внешней среды меняются спектр и число генов, детерминирующих один и тот же количественный признак (КП). Показано, что признаки «интенсивность транспирации» и «интенсивность фотосинтеза» в течение суток детерминируются поочередно двумя и тремя разными спектрами генов соответственно [60]. Механизм этого явления сейчас стал вполне очевиден. Известно [61], что общее число генов, экспрессируемых в клетках человека, – около 24000, из которых 11000 экспрессируются в клетках любого типа. Если этот принцип справедлив для растений, то очень легко объяснить результаты следующих опытов. Если два сорта пшеницы – один с геном Lr (устойчивость к бурой ржавчине), другой – без этого гена – высеять рядом и заразить спорами бурой ржавчины, то у первого сорта только продукт одного гена Lr – фитоантисипин – будет «подпирать» признаки продуктивности, а у второго сорта эти признаки будут развиты очень слабо (больные растения). При скрещивании этих сортов на фоне бурой ржавчины в поколении F₂ мы получим расщепление по признакам продуктивности 3 : 1 – результат влияния продукта только одного гена, хотя параллельно с ним экспрессируются тысячи других генов. На фоне без ржавчины моногенная

детерминация признаков продуктивности исчезает, а их наследование традиционно описывается с помощью гипотезы полигении. Таким образом лим-фактор среды «заставляет» влиять на признак продукты тех генов, которые обеспечивают наибольшую защиту данного генотипа от воздействия данного лим-фактора.

В 2008 г. ТЭГОКП получила подтверждение на уровне традиционного картирования QTL [62, 63], в совместном исследовании с генетиками Германии и, позднее, – в широких экспериментах в разных географических точках России [64, 65].

Недавно Брюс Липтон опубликовал свою теорию, очень сходную с ТЭГОКП [66], созданную им в процессе изучения реакций клеток человека на средовые воздействия. Но его первые публикации вышли из Стэнфордского университета только в 1991 г., тогда как ТЭГОКП появилась в ДАН СССР в 1984 г.

Элементы ТЭГОКП включены в Международную энциклопедию «Basic Life Science», New York – Boston – London, Vol. 8 – Genetic Diversity in Plants – P. 233–240, а краткое изложение теории опубликовано в Толковом словаре по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике [67]. На базе ТЭГОКП созданы элементы инновационных технологий эколого-генетического повышения продуктивности и урожая, некоторые из них сегодня успешно работают в более чем 30-и российских и зарубежных генетических и селекционных центрах [68].

ТЭГОКП прояснила причины того, почему «превращение дикорастущих видов растений в сельскохозяйственные произошло без всякого применения достижений современной генетики и каких-либо представлений менделевской генетики. Современные селекционеры растений с успехом применяют в основном эту же стратегию [69, С. 270]. Стало понятным,

почему «никакой существенной корреляции между конечной урожайностью и эффективностью какого-либо определенного биохимического пути не обнаружено» [69, С. 275].

ЭГП и фундаментальные положения традиционных ветвей генетики – менделевской, биометрической и молекулярной

Эти три ветви современной генетики базируются на ГЦП, а ТЭГОКП – на ЭГП. Различия в концептуальных подходах ведут к различиям в понимании и интерпретации биологических процессов, что не приводит к ясности при работе с селекционным материалом. Сегодня на базе ТЭГОКП обнаружены и исследованы реальные механизмы многих феноменов, которые традиционная генетика называет **генетическими**, а ТЭГОКП считает их – **эпигенетическими** (эколого-генетическими).

С позиций ГЦП и ЭГП механизмы одного и того же феномена выглядят совершенно по-разному.

Рассмотрим несколько примеров вероятного появления генов-фантомов в рамках ГЦП.

1. В традиционной генетике давно существует каталог менделевских генов яровизации пшениц. Однако, недавние исследования [36, 37] показали, что довольно длительный и сложный процесс яровизации (не признак, а именно процесс) имеет эпигенетическую природу. С этих позиций необходимо более тщательно изучить существующий каталог генов яровизации, исследовав поведение каждого «гена» в градиенте низких температур с позиций ЭГП.

2. В традиционной генетике уже давно существует каталог генов короткостебельности пшениц, т. е. постулируется, что укорочение стебля детерминируется одним (или двумя-тремя) «большими» генами

Г. Менделя. Однако, программа ДИАС [57] показала, что генетика длины каждого междоузлия отлична от таковой всех других междоузлий и меняется для каждого междоузлия специфически при смене динамик лим-факторов среды в разных географических точках. Кроме того, сорта, не имеющие гена короткостебельности, но созданные в мезофитных условиях (напр. в Швеции) – на фоне засухи в Усть-Каме-ногорске имеют длину стебля меньшую, чем сорта, имеющие такой ген, но обладающие большей засухоустойчивостью. Налицо феномен взаимодействия «гено-тип-среда» (ВГС) – т. е. смена рангов по высоте, а ВГС – это эпигенетический феномен.

Жесткий каталог генов короткостебельности и факты ВГС по длине соломины находятся в противоречии, которое требует дополнительного изучения поведения образцов каталога генов короткостебельности и причин смены рангов по длине соломины в разных средах в рамках ЭГП.

3. В программе ДИАС мы изучали с позиций ГЦП генетику гомеостаза продуктивности (пластичности) сортов [70], построив матрицу Хеймана из коэффициентов регрессии 15-и сортов и их гибридов F_1 по экологическому градиенту – от географической точки с минимальной средней продуктивностью к точке с максимальной. ЭВМ выдала нам вполне значимые все генетические параметры Хеймана, включая параметр «число генов, детерминирующих гомеостаз продуктивности». Оказалось, что только один ген определяет различие по пластичности сортов. Этот ген – есть достоверный ген-фантом, поскольку природа пластичности оказалась совершенно иной. Анализ тех же материалов методами ТЭГОКП показала реальную природу гомеостаза продуктивности. Его механизм таков: если один сорт обладает хорошими генетико-физиологическими системами засухоустойчивости и

холодостойкости, а другой – хорошей засухоустойчивостью, но плохой холодостойкостью, то в двух средах – «засуха» и «холод» – первый проявит гомеостаз продуктивности, второй резко снизит продуктивность на фоне холода (не пластичный сорт). Природа реальной пластичности сорта – это смена спектров генов под компонентами продуктивности при смене лим-факторов внешней среды, т. е. в ее основе лежит эпигенетический (эколого-генетический) механизм.

4. С позиций ГЦП доминирование количественных признаков (КП) имеет тот же механизм, что и качественных: для доминирования нужны доминантные гены (в менделевской генетике) и, соответственно, доминантные полигены в биометрической генетике. Анализ природы доминирования и ее смен с позиций ТЭГОКП [71] показал, что смена доминирования КП в разных средах – есть смена спектров продуктов генов при смене лим-фактора среды, т. е. доминирование КП и смена доминирования КП имеют эпигенетическую природу.

5. С позиций ГЦП феномен гетерозиса имеет генетическую природу (гипотезы гетерозиса: накопление доминантных аллелей, сверхдоминирование, компенсационный комплекс генов и т. п.). Эти гипотезы существуют как в менделевской генетике, так и в биометрической (анализ «сверхдоминирования» по Хейману предполагает тот же механизм взаимодействия двух аллелей в локусе, что и в менделевской генетике).

Нам удалось на основе ТЭГОКП получить в фитотроне, давая засуху в фазу кущения и холод в фазу налива, эффект гетерозиса по продуктивности у яровой пшеницы около 100 % от лучшего родителя, и доказать, что природа экологически зависящего гетерозиса – это не генетические механизмы, постулированные ГЦП, а эпигенетические (или, что тоже самое, эколо-

го-генетические) [72]. К такому же выводу пришли другие коллективы [73].

Рассмотрим природу некоторых селекционно-важных феноменов с позиций ГЦП и ЭГП

1. *Природа ВГС.* В рамках ГЦП современные ветви генетики (менделевская, биометрическая, молекулярная) до сих пор не имеют ни одной гипотезы о механизме феномена ВГС (смене рангов генотипов по продуктивности в разных средах), хотя сам феномен ВГС – есть главный «рычаг» повышения продуктивности и урожайя в селекции растений [74]. С позиций ТЭГОКП ВГС – это смена спектра продуктов генов при смене лим-фактора внешней среды [59]. Эффекты ВГС можно прогнозировать, сравнивая типичные динамики лим-факторов в зоне создания сорта и в зоне, куда сорт предполагается интродуцировать [59].

2. *Природа трансгрессий.* В рамках ГЦП учебники генетики приводят такой механизм трансгрессий: $AaBb \times aabb = AaBb$. Эта гипотеза ничего не дает селекционеру, так как он никак не может в коллекционном питомнике найти генотипы $AaBb$ и $aabb$, поэтому вынужден отыскивать трансгрессии методом «проб и ошибок», производя тысячи скрещиваний. В рамках ЭГП (ТЭГОКП) трансгрессии – это поочередная смена генетико-физиологических систем у гибридов под компонентами продуктивности на разных лим-факторах [59]. Трансгрессии для конкретной зоны селекции можно прогнозировать, зная типичные динамики лим-факторов в географических точках происхождения сортов-родителей [59].

3. *Природа генотипических корреляций.* В учебниках генетики утверждается, что механизм генотипических корреляций – это плейотропия или сцепление генов. Но тогда генотипические корреляции должны быть стабильны в разных средах. Фактически величины и знаки генотипиче-

ских корреляций обнаруживают «пляску святого Витта» от среды к среде. Гипотезы плейотропии и сцепления (созданные в рамках ГЦП) не проходят. В рамках ЭГП сдвиги знаков и величин генотипических корреляций есть результат смены спектров продуктов генов при смене лим-факторов среды. Из ТЭГОКП вышли методы строгого прогноза сдвигов знаков и величин коэффициентов генотипической корреляции в разных средах [59].

4. *ГЦП и морфогенез.* В рамках ГЦП морфогенез есть процесс, управляемый дифференциальной активностью генов по фазам онтогенеза [75]. Однако Л.В. Белоусов [76] пришел к другому выводу: «Геном и морфогенез – сущности совершенно разного порядка. При всех изменениях взглядов на гены со времен Менделя они всегда рассматриваются как статистические дискретные факторы, тогда как морфогенез – это разворачивающийся в пространстве-времени континуальный (нерасчлененный по ходу своему на отдельные признаки) процесс. Даже если принять, что каждый шаг морфогенеза связан с активацией или репрессией определенных генов (на самом деле это не так), то пространственно-временное расписание активации/репрессии генов должно определяться не ими самими, а вне-(эпи)-генетическими факторами, прямо или косвенно связанными с морфогенезом» (С. 29). С.В. Савельев [77] описал 13 новых подстадий нормального развития головного мозга человека и более 200 случаев нарушений в его работе у эмбрионов. Оказалось, что самые ранние стадии формирования головного мозга зависят не столько от работы генов, сколько от взаимодействия клеток друг с другом. Общеизвестен морфогенез у кристаллов, образование ледяных узоров (схожих с листьями растений) на замерзшем оконном стекле, самые разные типы морфогенезов снежинок, развитие дендритов (ма-

леньких деревьев, например, из меди), вырастающих при электролизе металлов на бортах электрохимической ванны и т.п. Эти примеры показывают, что морфогенез в широком смысле слова может реализовываться за счет процессов самоорганизации и совсем не контролируется напрямую генами (в приведенных примерах о генах не может быть и речи) [7, С. 18].

5. *Биометрическая генетика и ЭГП – (ТЭГОКП)*. Все методы биометрической генетики (Мазер, Джинкс, Хейман и др.) – это положения традиционной менделевской генетики, перенесенные на ситуацию, когда четкая гистограмма расщеплений в генерации F_2 исчезает и возникает нормальное (для речистых процессов – логнормальное) распределение генотипических значений КП отдельных индивидуумов. Фундаментом биометрической генетики служит гипотеза о полигенах, выдвинутая только лишь на основании фактов отсутствия четких менделевских расщеплений. ТЭГОКП показала, что превращение гистограммы Менделя в нормальное распределение имеет совершенно иной механизм, чем тот, который постулирует гипотеза полигении [59].

В.А. Ратнер [78] исследовал вопрос «что такое полигены?» Это исследование отвечает и на вопрос «что такое гены количественных признаков – QTL-ы?»

В.А. Ратнер пишет: «Примерно 5 % суммарной ДНК генома непосредственно участвует в кодировании, а остальные 95 % считаются некодирующими (интроны, межгенные промежутки, которые содержат многие знаки управления – энхансеры, инсультаторы и другие участки и, возможно, выполняют какие-то иные функции). Указанные гены, если так можно выразиться, «известны нам в лицо», т. е. они клонированы и секвенированы. Примерно для половины секвенированных генов известны их функции или сходство с известными функционирующими генами,

часто известны их механизмы управления, выявлены их белковые продукты и т. д. Другая половина секвенированных генов пока функционально не описана и ни на что не похожа. Их анализ ожидается в будущем.

Что касается полигенов (и QTL, поскольку неизвестно чем отличаются QTL-ы от полигенов, авторы), то ни один полиген (как и QTL) «не известен нам в лицо», т. е. не выделен, не клонирован и не секвенирован. Неясно, чем полигены отличаются от обычных генов. Однако, если все полигены различны, то их число в геноме дрозофилы должно было бы достигать 100 000. А если они сопоставимы по длине с генами, то должны были бы занимать до 50 % генома, что маловероятно» (С. 106).

Таким образом гипотеза полигении, как и гипотеза QTL, пока не имеют никаких экспериментальных подтверждений, а с позиций ТЭГОКП – полигены и QTL вообще не существуют. «В каждый короткий момент времени любой количественный признак является моногенным (его генетическая изменчивость в популяции детерминирована одним «узким местом» (одним геном) в определенном метаболическом пути). Однако при смене лим-фактора внешней среды ранее детерминирующий признак ген сменяется другим геном, детерминирующим тот же признак, но лежащим в другом метаболическом пути, и очень часто в другой хромосоме. Это приводит к «смазыванию» классической гистограммы расщепления по Менделю, возникает кривая нормального (лог-нормального) распределения, в которой невозможно выделить классы расщеплений» [79, С. 22].

При этом не существует никакого «набора генов» («полигенов»), которые бы одновременно (одновременно) детерминировали бы признак, точно так же, как нет и набора QTL.

Кривая нормального распределения возникает не потому, что много генов (по-

лигены) одновременно вносят каждый свой вклад в величину количественного признака, а потому, что в каждый последующий небольшой промежуток времени другой ген начинает детерминировать тот же признак, придя на смену первому гену соответственно смене прежнего лим-фактора среды на новый.

Список литературы

1. Кэксер Г. Кинетические модели развития и наследственности / В книге «Моделирование в биологии». – М.: Иностранная литература, 1963. – 300 с.
2. Кононков П. Ф. Очерк о развитии биологии и сельскохозяйственных наук в советский период. – М.: Рос. Ун-т Дружбы народов, 2007. – 82 с.
3. Аршинов В. И., Буданов В. Г. Роль синергетики в формулировании новой картины мира / Вызов познанию. Стратегии развития науки в современном мире. – М.: Наука, 2004. – 386 с.
4. Кун Т. Структура научных революций. – М.: И-Л, 1975. – 258 с.
5. Малецкий С. И. Геометрический код жизни Владимира Вернадского // Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2013. – Т. 11, № 2. – С. 321–348.
6. Паншин Б. А. Селекция сахарной свеклы // Теоретические основы селекции растений. – М.-Л.: Госсельхозиздат, 1937. – Т. 3. – С. 439–482.
7. Малецкий С. И., Роик Н. В., Драгавцев В. А. Третья изменчивость, типы наследственности и воспроизводство семян у растений // С/х биология. – 2013. – № 5. – С. 3–29.
8. Докинз Р. Эгоистичный ген. – М.: Мир, 1993. – 318 с.
9. Moose S. P., Mumm R. H. Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement // Plant Physiol. 2008. – Vol. 147. – P. 969–977.
10. Thomas W. T. B. Prospects for molecular breeding of barley // Ann. Appl. Biol. – 2003. – Vol. 142. – P. 1–12.
11. Вавилов Н. И. Избранные труды. – М.-Л., 1965. – Т. 5. – С. 275.
12. Энгельгард В. А. Интегрализм – путь от простого к сложному в познании явлений жизни // Вопросы философии. – 1970. – № 11. – С. 103–115.
13. Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональных систем. – М., 1980. – 197 с.
14. Стент Г. Молекулярная генетика. – М.: И-Л, 1974. – 320 с.
15. Сент-Дьерди А. Введение в субмолекулярную биологию. – М., 1966. – С. 41.
16. Sinclair T. R., Pursell L. C. (Opinion paper). Is a physiological perspective relevant in a «genocentric» age? // J. of Exper. Botany. – 2005. – Vol. 56, № 421. – P. 2777–2782.
17. Hurd P. J. The era of epigenetic // Brief Funct. Genomics. – 2010. – Vol. 9, № 5–6. – P. 425–428.
18. The limits of reductionism in biology. – London: CIBA Foundation, 1997.
19. Nurse P. Reductionism. The ends of understanding // Nature. – 1997. – Vol. 387, № 657.
20. Rosenberg A. Darwinian Reductionism, or How to Stop Worrying and Love Molecular Biology. – Chicago University: Chicago Press, 2006. – P. 272.
21. Чадов Б. Ф. Эпигенетическая феноменология у условных мутантов *Drosophila melanogaster*: морфозы и модификации / В книге «Эпигенетика». – Изд. СО РАН, 2013. – С. 500–533.
22. Хакен Г. Синергетика. – М.: Мир. – 1980. – 406 С.
23. Schmitz R. J. The secret garden – epigenetic alleles underlie complex traits // Science. – 2014. – Vol. 343. – P. 1082–1083.
24. Галицкий В. А. Гипотеза о механизме инициации малыми РНК метилирования ДНК *de novo* и аллельного исключения // Цитология. – 2008. – Т. 50, № 4. – С. 277–286.
25. Ванюшин Б. Ф. Материализация эпигенетики или небольшие изменения с большими последствиями // Химия и жизнь – XXI век. – 2004. – № 2. – С. 32–37.
26. Durrant A. The environmental induction of heritable change in *Linum* // Heredity. – 1962. – Vol. 17, № 1. – P. 27–61.
27. Богданова Е. Д., Махмудова К. Х. Эпигенетика мягкой пшеницы. – Алматы, 2012. – 106 С.
28. Корочкин Л. И. Биология индивидуального развития. – М.: Изд. МГУ, 2002. – С. 63–64.
29. Драгавцев В. А., Сахаров В. И. К методике статистического анализа длительных модификаций в растительных популяциях // Журнал общей биологии. – 1972. – № 6. – С. 733–739.
30. Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. – М.: Мир. – 1964 с.
31. Юданова С. С. Миксплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками. Дисс. кандидата биологических наук. СПб.: ВИР, 2004. – 126 с.
32. Шабанов Д. Парамутациями не ограничимся // Журнал «Компьютерра». – 22 июня 2006. – № 23.
33. Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. – СПб., 2000. – 262 с.
34. Инге-Вечтомов С. Г. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник РАН. – 2000. – Т. 70, № 4. – С. 299–306.
35. Лобашев М. Е. Генетика. – Изд. 2-е. – Л.: Изд. ЛГУ, 1967. – 752 с.

36. *Bastow R., Mylue J.S., Lister C., Lippman Z., Martienssen R.A., Dean C.* Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation // *Nature*. – 2004. – Vol. 427. – P. 164–167.
37. *Sung S., Amasino R.M.* Vernalization and epigenetics: how plants remember winter // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2004. – Vol. 7. – P. 4–10.
38. *Химия* верности // Газета «Поиск» – 14 июня 2013. – № 24. – С. 23.
39. *Свердлов Е.Д.* ДНК в клетке: от молекулярной иконы к проблеме «что есть жизнь» // *Вестник РАН*. – 2003. – Т. 73, № 6. – С. 497–505.
40. *Лавров С.А., Мавродиёв Е.В.* Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений // *Журнал общей биологии*. – 2003. – Т. 64, № 5. – С. 403–420.
41. *Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А.* Физиология растений. – М.: Изд. «Абрис», 2011. – 784 с.
42. *He Y., Michaels S.D., Amasino R.V.* Regulation of flowering time by histone acetylation // *Science*. – 2003. – Vol. 302, № 5. – P. 1751–1754.
43. *Чураев Р.Н.* Прикладные аспекты концепции эпигенов // *Журнал общей биологии*. – 1982. – Т. 43, № 1. – С. 79–87.
44. *Чураев Р.Н.* О синтезе эпигенов // *Новосибирск: Препринт ИциГ СО АН СССР*, 1981. – 35 с.
45. *Эпигенетика* растений: сб. научных трудов / Составители – С.И. Малецкий и Е.В. Левитес. – Новосибирск: ИциГ СО РАН, 2005. – 374 с.
46. *Plant epigenetics* / Ed. Peter Meyer. – UK. University of Leeds, 2005. – 320 p.
47. *Alleman M., Doctor J.* Genomic imprinting in plants: observation and evolutionary implications // *Plant Molecular Biology*. – 2000. – Vol. 43. – P. 147–161.
48. *Greval S.I.S., Moased D.* Heterochromatin and epigenetic control of gene expression // *Science*. – 2003. – Vol. 301. – P. 798–802.
49. *Астауров Б.Л.* Наследственность и развитие. – М.: Наука, 1974. – 359 с.
50. *Струнников В.А.* Третья изменчивость // *Журнал «Природа»*. – 1989. – № 2. – С. 17–27.
51. *Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к эволюционной мерономии. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
52. *Баранов В.С., Баранова Е.В., Иващенко Т.Э., Асеев М.В.* Геном человека и гены предрасположенности. (Введение в предиктивную медицину). – СПб.: Интермедика, 2000. – 272 с.
53. *Вавилов Н.И.* Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных / Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – С. 224–246.
54. *Жученко А.А.* Генетическая природа адаптивного потенциала возделываемых растений / В книге: Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб.: ВИР, 2005. – С. 36–101.
55. *Dragavtsev V.A.* Algorithms of an eco-genetic survey of the gene-fund and methods of creating the varieties of crop plants for yield, resistance and quality. – St. Petersburg: VIR, 2002. – 41 p.
56. *Драгавцев В.А.* Как помочь накормить человечество // *Биосфера*. – 2013. – Т. 5, № 3. – С. 279–290.
57. *Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др.* Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука СО АН, 1984. – 230 с.
58. *Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М. и др.* Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // *Доклады АН СССР*. – 1984. – Т. 274, № 3. – С. 720–723.
59. *Драгавцев В.А.* Уроки эволюции генетики растений // *Биосфера*. – 2012. – Т. 4, № 3. – С. 251–262.
60. *Драгавцев В.А.* Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений / Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб.: ВИР, 2005. – С. 20–35.
61. *Alberts B., Bray D., Lewis Raff M., Roberts K., Watson J.* *Molecular biology of the cells.* / Ed. by Robertson. – New York: Garland Publishing, 1994. – 369 p.
62. *Borner A., Schulman T., Furste A., Costel H., Leithold B., Roder M.S., Weber W.E.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – Vol. 105. – P. 921–936.
63. *Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бернер А., Ловассер У., Гончарова Э.А., Драгавцев В.А.* Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // *Доклады Академии наук (РАН)*. – 2008. – Т. 418, № 5. – С. 1–4.
64. *Сюков В.В., Кочетков Д.В., Кочерина Н.В., Чесноков Ю.В., Бернер А., Ловассер У.* Выявление QTL, определяющих количественные признаки у яровой пшеницы в условиях Среднего Поволжья // *Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова*. – 2012. – № 10. – С. 91–94.
65. *Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Козленко Л.В., Ситников М.Н., Митрофанова О.П., Сюков В.В., Кочетков Д.В., Ловассер У., Бёрнер А.* Картирование QTL, определяющих проявление агрономически важных и хозяйственно ценных признаков у яровой пшеницы в различных экологических регионах России // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2012. – Т. 16, № 4/2. – С. 970–986.

66. Липтон Б. Умные клетки: биология убеждений. – М.: София, 2011. – 224 с.
67. Толковый словарь по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике. – М.: Академкнига, Медкнига, 2008. – Т. 2. – С. 308.
68. Драгавцев В.А. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и теория селекционных индексов / Экологическая генетика культурных растений. – Сб. докладов на Школе молодых ученых по экологической генетике, Геленджик, 2011. – Краснодар: ВНИИ риса, 2012. – С. 31–50.
69. Рекомбинантные молекулы: значения для науки и практики / Под ред. Р. Бирса, Э. Бэсита. – М.: Мир, 1980. – 624 с.
70. Драгавцев В.А., Цилке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 172–182.
71. Dragavtsev V.A., Dragavtseva E.V. Mechanisms sustaining displacement of quantitative trait dominance in spring wheat of various geographical regions // Russian Journal of Genetics. – 2011. – Vol. 47, № 5. – P. 53–57.
72. Рахман М.М., Драгавцев В.А. Новые подходы к прогнозированию гетерозиса у растений // С/х биология. – 1990. – № 1. – С. 3–12.
73. Малецкий С.И., Мелентьева С.А., Татур И.С., Юданова С.С., Малецкая Е.И. Сохранение гибридной мощности в апозиготическом потомстве сахарной свеклы // Вестник НАН Беларуси (серия агр. наук). – 2013. – Т. 1. – С. 65–72.
74. Драгавцев В.А., Макарова Г.А., Кочетов А.А., Кочерина Н.В., Мирская Г.В., Синявина Н.Г. Некоторые задачи агрофизического обеспечения селекционных технологий для эколого-генетического повышения продуктивности и урожая растений // Агрофизика. – 2011. – № 1. – С. 14–22.
75. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. – М.: Мир, 1964. – 267 с.
76. Белоусов Л.В. Морфогенез, морфомеханика и геном // Вестник ВОГиС. – 2009. – Т. 13, № 1. – С. 29–35.
77. Савельев С.В. Изменчивость и гениальность. – М., 2012. – 128 с.
78. Ратнер В.А. Генетика, молекулярная кибернетика. Личности и проблемы. – Новосибирск: Наука, 2002. – 272 с.
79. Кочерина Н.В., Драгавцев В.А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. – СПб., 2008. – 87 с.

Представлена С.С. Малютой
Поступила 09.09.2014

INHERITANCE PARADIGMS AND THEIR ROLE IN DEVELOPMENT OF INNOVATIVE PLANT BREEDING TECHNOLOGIES

V.A. Dragavtsev¹, S.I. Maletskiy²

¹ Agrophysical Institute of FASO
Russia, 195220, St. Petersburg, Grazhdansky
ave., 14

e-mail: dravial@mail.ru

² Institute of Cytology and Genetics of SB RAS
FASO

Russia, 630090, Novosibirsk, ave. Acad.

Lavrentiev, 10

e-mail: stas@bionet.nsc.ru

Aim. To show increasing role of epigenetic paradigm for development of new notions about heredity and variability of organisms and its significance for creating new breeding technologies.

Methods. Analysis of history paradigms changing in notions about heredity. Description and analysis of new important phenomenon of epigenetic organization of quantitative characters, change in spectrum of genes under the same character upon change in the limiting factor of environment. **Results.** New knowledge of nature of eco-genetic «construction» of productivity components allows to predict the effects of genotype-environment interaction, appearance of transgressions, ecologically dependent heterosis, displacements of dominance for quantitative characters, signs and levels of genotypical correlations and other characteristics necessary for fast and effective constructing of new varieties with high productivity, steadiness and quality.

Keywords: paradigms of heredity, eco-genetic nature of quantitative characters.