ГЕНЕТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

А.В. Кильчевский

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, 220072, Минск, Беларусь,
e-mail: A.Kilchevsky@igc.bas-net.by

Рассмотрена взаимосвязь средовых факторов, направлений и задач селекции растений. Обсуждаются концептуальные модели сортов растений, соответствующие уровню энерговклада в технологию возделывания сорта. Предложена концепция малого и большого информационного канала в селекции растений с целью повышения эффективности селекционного процесса. Проведен анализ основных закономерностей взаимодействия «генотип × среда» для генотипов и сред. Обсуждаются принципы и подходы к экологической организации селекционного процесса.

Селекция растений и экология

Сорт растений как основа технологии возделывания любой культуры является результатом сложного взаимодействия «генотип–среда», поскольку может реализовать продукционный потенциал и технологические качества только в конкретных средовых условиях. В данном случае под средой имеются в виду как почвенно-климатические, так и технологические условия возделывания. Фактически создание сорта предполагает не только получение и отбор новых генотипов, но и поиск экологической ниши, где этот генотип (генотипы) обеспечит высокую продуктивность, экологическую стабильность и качество продукции как основные цели селекции растений. Таким образом, селекционер, по сути, не изучает и отбирает генотипы как таковые, а оценивает их норму реакции на абиотические, биотические и антропические факторы среды (табл. 1).

Взаимодействие генотипа с отдельными группами факторов давно является предметом исследований генетиков, селекционеров, физиологов, экологов, фитопатологов. Достаточно глубоко изучена природа взаимодействия генотипов растений с абиотическими факторами. Что касается взаимодействия с биотическими факторами, то ряд типов взаимодействия представляет интерес как объект изучения селекционеров. Ю. Одум (1986) классифицировал все типы взаимодействия живых организмов знаками +, 0, – (от конкуренции *(– –) до симбиоза $^{+}$(+ +). Как известно, именно в этом направлении обычно движется в сукцессионном процессе любой природный биоценоз. Поэтому задачей селекционера, создающего сорт как основу устойчивого агробиоценоза, является минимизация взаимодействий типа (– –) и максимизация взаимодействий типа (+ +). Особый интерес в этой связи представляют направления селекции на создание многолинейных сортов, устойчивых к различным расам патогенов, с компонентами – линиями, минимально конкурирующими за ресурсы среды. Новым направлением селекции является симбиотическая селекция, причем не только по отношению к бобовым, вступающим в облигатный симбиоз с бактериями, но и по отношению к ряду других растений, генотипы которых проявляют специфическое взаимодействие с ассоциативной микрофлорой почвы. Представляет интерес отбор генотипов, подавляющих сорняки, привлекающих насекомых и др. Третья группа факторов – антропическая – предполагает создание генотипов, адекватных определенной технологии и вкладу в нее энергии в виде удобрений, пестицидов, регуляторов роста, топлива и т. д. (low input variety, high input variety – сорта низкого и высокого энерговклада в технологию).

S. Ceccarelly (1989, 1994) показал, что создание универсальных сортов для различных уровней энерговклада в технологию – нерешаемая задача. Каждому уровню энерговклада

Таблица 1

Связь средовых факторов, направлений и задач селекции

Факторы среды	Направления и задачи селекции
Абиотические: Температура Освещенность Осадки Почвенные условия (гранулометрический состав, pH, засоленность и др.).	Селекция на устойчивость к лимитирующим значениям и максимальное использование оптимальных значений факторов среды.
Биотические: Популяционный уровень	Селекция конкурентоспособных генотипов для одновидовых посевов.
Биоценотический уровень: взаимодействие с организмами, подавляющими развитие культурного растения (сорняки, вредители, микроорганизмы-патогены).	Селекция на устойчивость к вредителям и патогенам, подавление сорной растительности.
Взаимодействие с организмами, способствующими развитию культурного растения.	Селекция генотипов, проявляющих повышенный урожай в смесях с другими видами растений; отбор генотипов, вступающих в симбиотические взаимоотношения с почвенной микрофлорой; отбор генотипов, привлекающих насекомых-опылителей и др.
Антропические факторы Внесение дополнительной энергии в агробиоценоз (удобрения, пестициды, регуляторы роста, орошение, обработка почвы, регуляция микроклимата в теплицах и др.).	Создание сортов для технологий с определенным уровнем энергозатрат (интенсивные технологии, традиционные технологии, биологическое земледелие).
Загрязнение агроландшафта поллютантами (радионуклиды, тяжелые металлы, пестициды, нитраты и др.).	Создание сортов с высоким качеством продукции и минимальным накоплением поллютантов.
Усиление эрозионных процессов.	Повышение средообразующей функции сортов в процессе селекции.

должен соответствовать и свой идиотип (модель) сорта. Кроме того, особый интерес в связи с загрязнением агроландшафта поллютантами (радионуклиды, тяжелые металлы, нитраты, пестициды и др.) представляет подбор или создание генотипов с минимальным их накоплением. Нами установлено, что внутривидовое разнообразие по накоплению поллютантов (нитраты, тяжелые металлы, радионуклиды) у овощных культур может различаться в 2–5 раз, что позволяет вести эффективный отбор генотипов, обеспечивающих получение экологически безопасной продукции. А.В. Кильчевский и Л.В. Хотылева (1997) предложили концептуальные модели сортов для различного уровня энерговклада в технологию (табл. 2).

Селекция растений и информация

Проблема взаимодействия «генотип–среда» проявляется на двух уровнях: в онтогенезе, что приводит к канализации развития генотипа в определенном направлении и в селекционном процессе в целом. Селекция представляет собой процесс микроэволюции, сжатый во времени и пространстве (Кадыров, 1991). Эволюция может рассмат-

Таблица 2

Концептуальные модели сортов растений

Тип сорта	Уровень энергетических затрат	Цель производства	Отзывчивость на регулируемые факторы среды	Устойчивость к нерегулирумым факторам среды	Использование средств интенсификации	Способность к накоплению поллютантов	Степень загрязнения окружающей среды при возделывании
Сорт для биологического земледелия	Низкий	Урожай средний, экологический, чистая продукция	Низкая	Высокая	Минимальное применение удобрений и природных средств защиты	Низкая	Низкая
Полуинтенсивный стабильный сорт, сорт широкого ареала	Средний	Урожай средний или выше среднего, экологически безопасная продукция	Средняя	Высокая или средняя	Умеренное применение удобрений, пестицидов, регуляторов роста	Низкая	Средняя
Интенсивный сорт	Высокий	Урожай высокий, экологически безопасная продукция	Высокая		Интенсивное применение удобрений, пестицидов, орошения, регуляторов роста	Низкая	Средняя

риваться как автоматически регулируемый процесс и является предметом биологической кибернетики, изучающей самоорганизацию биологических систем, информационные процессы в них и управление этими процессами. И.И. Шмальгаузен (1968, 1983) выделяет два канала связи для передачи информации. Первый канал – реализация генетической информации в процессе онтогенеза (носитель прямой информации ген). Второй канал – естественный отбор приспособленных генотипов в результате действия биоценозов на популяцию особей (носитель обратной информации фенотип).

На наш взгляд, весьма продуктивным может быть использование кибернетических подходов к эволюции, разработанных И.И. Шмальгаузеном, применительно к информационному обеспечению селекционного процесса. Поскольку действие естественного отбора имеет место и при селекции, сохраняют свое значение первый канал связи (в онтогенезе) и второй канал связи (на уровне популяции). Однако передача информации по первому и второму каналам связи имеет свою специфику.

Специфика реализации генетической информации по первому каналу связи выражается в первую очередь в комфортных условиях культивирования и управляемости онтогенезом по воле человека. В результате в культуре обычно сильно проявляются признаки, связанные с условиями культивирования и представляющие интерес для человека. Среда «подставляет» под действие отбора одни признаки и может не выявлять другие. При этом приспособительное значение признаков отходит на второй план. Для селекционера важны здесь два момента: соответствие условий культивирования генотипа будущей эконише сорта (отсутствие адекватности условий приводит к резкому изменению фенотипов и может рассматриваться как информационная помеха) и стадия онтогенеза, на которой возможен отбор, в том числе косвенный. Отбор на уровне клетки или группы клеток (клеточная селекция), а также на ранних стадиях онтогенеза (гаметофит, зиготы, семена, проростки) возможен только при наличии связи между проявлениями признака на этих стадиях и на уровне взрослого растения.

Второй канал связи имеет место и в селекции. Специфика его проявляется в ослаблении действия биоценоза на селектируемую популяцию; организованности всех этапов селекционной работы; качественном отличии методов и направления отбора в питомниках и др. В связи с этим в селекции правильнее рассматривать не отдельные звенья селекционной цепи в качестве элементарных информационных каналов, а всю их совокупность начиная от выбора исходного материала до использования сорта в конкретном регионе возделывания. Такой канал связи мы назвали большим информационным каналом (рис.), а реализацию генетической информации в онтогенезе – малым информационным каналом (Кильчевский, 1994).

Введение этих терминов позволяет более четко подойти к проблеме использования информации в селекции. Понятие «большой информационный канал» позволяет более конкретно поставить вопрос об адекватности эколого-генетической информации идиотипу, условиям культивирования в производстве, типизации условий отбора на всех этапах селекции и их привязке к будущим условиям возделывания, правильной экологической целенаправленности на конкретную эконишу сорта, отбору как по среднему значению признака, так и по норме реакции. Потеря или искажение информации в большом информационном канале равноценна потере селекционного материала и снижению эффективности селекции.

Большой интерес представляет вопрос о помехах в большом и малом информационных каналах и их устранении. Главной помехой получения объективной информации является взаимодействие «генотип–среда» (ВГС).

Взаимодействие генотипа и среды связано с различной нормой реакции генотипов и изменением их рангов в различных средах. Конкретными причинами проявления ВГС могут быть резкие отклонения условий культивирования от нормальных (лимиты абиотических факторов, эпифитотии и др.) ВГС на организменном уровне изменяет «траекторию онтогенеза», что выражается в изменении фенотипов; на популяционном уровне ВГС выражается в изменении группы генотипов, «подставляемых» средой под действием отбора в качестве лучших. Целе-

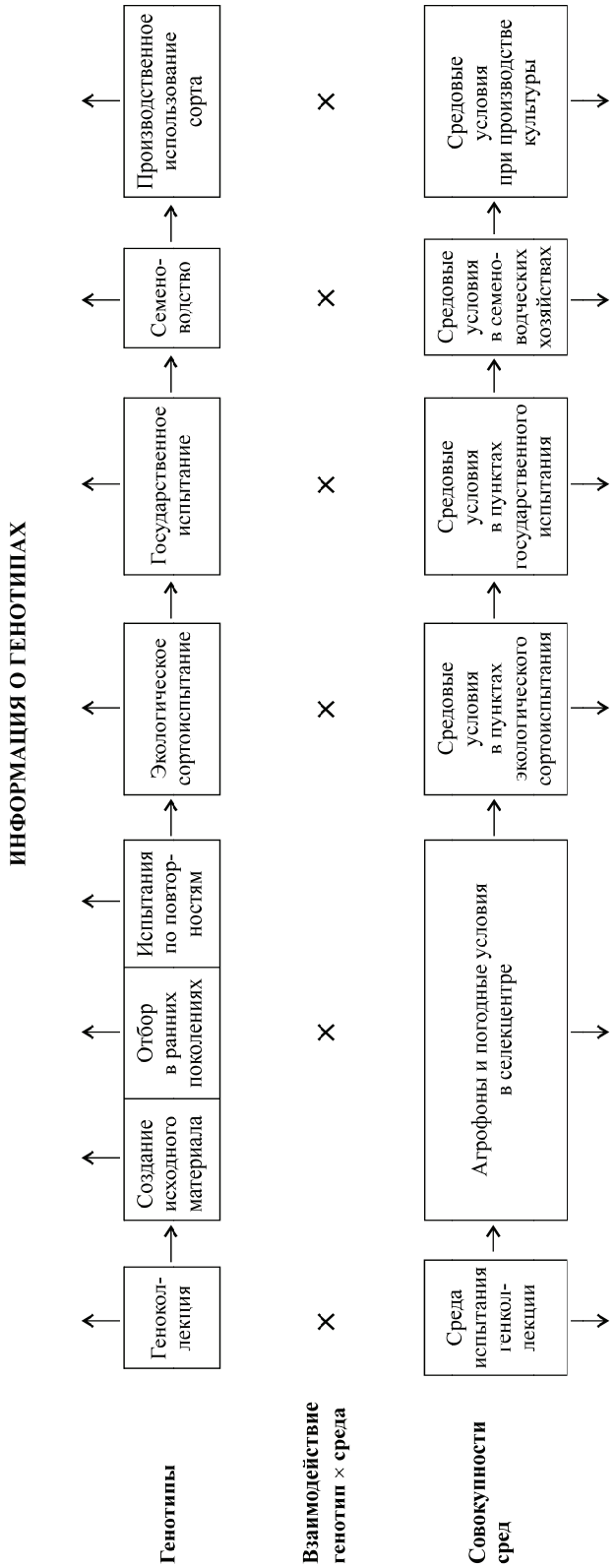

Рис. Большой информационный канал в селекции растений.

сообразно использовать единые биологические индикаторы – сорта-тестеры, которые, сохраняя или изменяя ранги в различных условиях среды в большом информационном канале, могут служить свидетельством наличия или отсутствия помех в информационном канале. В этом случае следует снижать интенсивность отбора.

Взаимодействие «генотип–среда» и его оценка

Существуют различные статистические методы анализа взаимодействия генотипа и среды. При их выборе селекционеру следует обратить внимание на два момента. Во-первых, взаимодействие генотипа и среды является статистическим феноменом, связанным с неаддитивностью эффектов генотипов и сред. Когда изучается совокупность генотипов (популяция), эффект ВГС, определенный на основе дисперсионного, регрессионного или иного анализа, говорит о «несхожести» норм реакции генотипов и может представлять интерес для характеристики селектируемой популяции. Однако ряд статистических методов предполагает расчленение вариансы ВГС пропорционально конкретным генотипам (Wricke, 1962; Eberhart, Russell, 1966; Tai, 1971), причем этот параметр авторами предлагается как мера экологической стабильности. Такой подход неправомерен. К примеру, уникальный сорт, сочетающий в себе продуктивность и стабильность, в популяции нестабильных генотипов с близкой нормой реагирования на среду может вносить существенный вклад во взаимодействие «генотип–среда», что приведет к его выбраковке. C.S. Lin, M.R. Binns (1988, 1991) установили, что параметры такого типа (эковаленса G. Wricke и варианса отклонений от линии регрессии S.A. Eberhart, W.A. Russell) не наследуются и бесполезны для селекции. Наиболее информативны и наследуемы средовая варианса каждого генотипа и коэффициент вариации генотипа в средах.

Как правило, большинство методов статистического анализа ВГС предполагают оценку приспособленности генотипов или параметров среды. А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева (1985, 1989) предложили метод анализа ВГС, который позволяет одновременно анализировать общую и специфическую адаптивную способность генотипов и давать оценку среде как фону для отбора.

Под адаптивной способностью понимается способность генотипа поддерживать свойственное ему фенотипическое значение признака в определенных условиях среды.

Общая адаптивная способность генотипа (ОАС) характеризует среднее значение признака в различных условиях среды, специфическая адаптивная способность (САС) – отклонение от ОАС в определенной среде.

Предложенный нами метод оценки ОАС и САС основан на испытании популяции из n генотипов в m средах. Число повторений равно c. Тогда

$$x_{ikr} = u + v_i + d_k + (vd)_{ik} + e_{ikr},$$

где x_{ikr} – фенотипическое значение i-го генотипа, выращенного в k среде в r повторении; u – общая средняя всей совокупности фенотипов; v_i – эффект i-го генотипа; d_k – эффект k среды; $(vd)_{ik}$ – эффект взаимодействия i-го генотипа с k средой; e_{ikr} – эффект, обусловленный случайными причинами и отнесенный к ikr фенотипу.

Эффект общей адаптивной способности i-го генотипа OAC_i равен v_i, отклонение от суммы $u + v_i$ будет составлять эффект специфической адаптивной способности i-го генотипа в k среде – CAC_{ik}.

В качестве меры стабильности i-го генотипа предлагается применять вариансу CAC_i:

Введем понятие относительной стабильности генотипа:

$$\sigma^2_{CAC_i} = \frac{1}{m-1}\sum_k (d_k + vd_{ik})^2 - \frac{m-1}{m}\sigma^2.$$

Этот показатель позволяет сравнивать результаты опытов, проведенных с различным набором культур, генотипов, сред, изучаемых признаков.

$$S_{gi} = \frac{\sigma_{CAC_i}}{u + OAC_i} \cdot 100\ \%.$$

Для одновременного отбора по продуктивности и стабильности предлагается использовать селекционную ценность генотипа, которая вычисляется по формуле:

$$СЦГ_i = u + ОАС_i - p\sigma_{САС_i},$$

$$P = \frac{100}{2\bar{S}_g}, \qquad \bar{S}_g = \frac{S_{g1} + \ldots + S_{gn}}{n}.$$

Предлагаемой для вычисления *СЦГ* формулой можно пользоваться только в том случае, если отбор идет в сторону увеличения значения признака. Если отбираются генотипы с наименьшим значением признака, формула имеет вид:

$$СЦГ_i = u + ОАС_i + p\sigma_{САС_i}.$$

Важным аспектом ВГС в селекции растений является оценка среды как фона для отбора. Основными параметрами, характеризующими пригодность среды как фона, являются: типичность среды; способность среды выявлять изменчивость в селектируемой популяции (дифференцирующая способность); продуктивность среды; повторяемость параметров среды по годам и при изменении набора генотипов.

Под типичностью конкретной среды понимается ее способность сохранять ранги генотипов, полученные при усредненной оценке во всей совокупности сред, для которых ведется селекция. Количественной мерой типичности среды может служить коэффициент корреляции t_k между значениями признака у генотипов в данной среде и средними значениями генотипов при их изучении в ряде сред.

$$\sigma^2_{ДДС_i} = \frac{1}{n-1}\sum_i (v_i + vd_{ik})^2 - \frac{n-1}{n}\sigma^2.$$

Для определения дифференцирующей способности k среды можно использовать вариансу:

Относительная дифференцирующая способность среды:

$$S_{ek} = \frac{\sigma_{ДСС_k}}{u + d_k} 100\ \%$$

позволяет сопоставлять способность среды выявлять изменчивость по различным признакам в популяциях разных культур.

В качестве комплексного показателя, позволяющего ранжировать среды по их пригодности в качестве селекционного фона (Кильчевский, 1986), предложен коэффициент предсказуемости:

$$P_k = \frac{t_k S_{ek}}{100\%}.$$

Селекционный материал в процессе селекционно-семеноводческой работы оценивается в нескольких основных совокупностях сред, а именно: в генбанках при изучении коллекции; научно-исследова-тельских учреждениях, создающих сорт и осуществляющих экологическое сортоиспытание; в специализированных семеноводческих хозяйствах; хозяйствах, непосредственно занимающихся производством данной культуры.

Общая направленность селекционного процесса – увеличение количества пунктов испытания и переход от последовательной оценки материала в одном пункте за один год к параллельной оценке в нескольких пунктах в течение нескольких лет. В качестве особой совокупности сред могут быть выделены также условия культивирования клеток и тканей *in vitro* при проведении клеточной селекции. Именно эти среды, а также условия отбора в ранних поколениях (F_2–F_4) являются наиболее «узкими» местами при оценке генотипов по хозяйственно ценным признакам. Предложенная нами концепция основных совокупностей сред в селекции растений предъявляет к ним следующие требования:

- совокупности сред должны моделировать разнообразие предсказуемых и непредсказуемых условий производства в том регионе, для которого ведется отбор;
- схема селекционного процесса должна позволять вести оценку не только среднего значения признака генотипа, но и его экологической стабильности, а также давать возможность анализировать и оптимизировать параметры среды как фона для отбора;
- в селекционном процессе должен быть реализован принцип экологической направленности на конечную совокупность сред – производственные условия региона, где будет возделываться сорт. Для этого необходимо использование на различных этапах биологических индикаторов (3–4 сортов-тестеров), ранее испытанных в Госсортосети. Нами определены основные тре-

бования к тестерам. Сорта-тестеры должны различаться по продуктивности, реагировать на изменения условий среды (быть нестабильными), обладать различной реакцией на среду.

Предлагаемый подход позволит рассматривать отдельные этапы селекционного процесса как единое целое, обосновать методические подходы к выбору пунктов экологического и государственного сортоиспытания, правильность расположения селекционного учреждения, выбор агроприемов, соответствующих селекционной задаче.

Экологическая организация селекционного процесса

Нами изучены проблемы взаимодействия «генотип × среда» на различных этапах селекционного процесса овощных культур и картофеля от выбора исходного материала и до испытания в Госсортосети включительно (Кильчевский, 1994). Установлен ряд закономерностей ВГС для генотипов и сред, имеющих методологическое значение для оптимизации селекционного процесса. Основными закономерностями ВГС для генотипов являются следующие положения:

- среднее значение признака и его средовая чувствительность относительно независимы и могут сочетаться в одном генотипе в различных комбинациях;
- генотип может быть стабильным по одному признаку и нестабильным по другому;
- стабильность по продуктивности может быть связана с нестабильностью по другим признакам;
- в ранних поколениях происходит расщепление не только по среднему значению признака, но и по экологической стабильности;
- гетерозисное состояние организма не всегда обеспечивает стабильность, а стабильность не всегда связана с гетерозисом.

Установлены также основные закономерности ВГС для сред.

- Среда канализирует изменчивость по продуктивности и стабильности. В средних по продуктивности средах сохраняется изменчивость генотипов по норме реакции и максимальная эффективность отбора на общую адаптивную способность. Отбор в богатых или бедных средах может привести к потере экологической стабильности и выделению узкоприспособленных генотипов.
- Последовательность прохождения генотипов через среды испытания сильно влияет на эффективность селекции.
- Среда «*in vitro*» может канализировать изменчивость в нежелательном направлении.
- Отсутствует универсальная среда для испытания генотипов разных видов по комплексу признаков.
- Желательно применение 2–3 сред для анализа экологической стабильности в ранних поколениях.
- Для контроля основных параметров сред (типичность, дифференцирующая и предсказующая способность), а также реализации принципа экологической целенаправленности на конечную совокупность сред целесообразно использовать сорта-тестеры, ранее испытанные в Госсортосети.

Выявленные закономерности являются методической основой экологической организации селекционного процесса как средства повышения эффективности селекции.

Экологическая организация селекционного процесса должна, по нашему мнению, быть основана на следующих принципах.

1. Создание идиотипа – модели сорта на основе средовых и агротехнических условий будущей экониши (регион с конкретными почвенными и климатическими условиями; преобладающие вредители; патогены и сорняки; полезная биота; тип агротехники, уровень энерговклада). Определение генетической структуры сорта (уровень гетерозиготности и гетерогенности), типов его взаимодействия с другими видами агробиоценоза (как полезными, так и вредными).
2. Выбор в генколлекции исходного материала, соответствующего поставленным задачам. Создание генетической изменчивости (гибридизация, мутагенез, трансгенез).
3. Оценка продуктивности и экологической стабильности генотипов в селектируемой популяции на различных этапах селекционного процесса, анализ взаимодействия генотипов с абиотическими, биотическими и антропическими факторами.
4. Создание единой стратегии сред на всех этапах селекции с ориентацией на конеч-

ные условия (эконишу сорта); оценка параметров фона (типичность, дифференцирующая и предсказующая способность) на каждом этапе; реализация принципа экологической целенаправленности.

5. Оптимизация малого и большого информационных каналов, устранение помех, связанных со взаимодействием «генотип × среда», использование единых сортов – индикаторов среды во всех совокупностях сред для оценки их типичности, коррекция интенсивности отбора в зависимости от типичности среды.
6. Использование механизмов естественного отбора в прямой (элиминация неприспособленных генотипов) и косвенной (смена рангов генотипов в популяции) форме, совпадение действия естественного и искусственного отбора.
7. Поддержание адаптивного потенциала сорта в процессе семеноводства в результате правильного выбора условий репродуцирования и сохранения оптимальной структуры сортовой популяции.

Таким образом, создание сорта как основы высокопродуктивного и устойчивого агробиоценоза предполагает обязательную оценку реакции генотипов сорта на абиотические, биотические и антропические факторы и отбор высокопродуктивных и экологически стабильных сортов, обеспечивающих получение экологически безопасной продукции при использовании природоохранных технологий.

Литература

Кадыров М.А. Принципы и методы оптимизации селекционного процесса самоопыляющихся культур (на примере *Hordeum sativum* L.): Автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. Жодино, 1991. 30 с.

Кильчевский А.В. Комплексный подход к оценке среды как фона отбора в селекционном процессе // Докл. АН БССР. 1986. Т. 30, № 9. С. 846–849.

Кильчевский А.В. Взаимодействие генотипа и среды в селекции растений (на примере овощных культур и картофеля): Дис. ... д-ра биол. наук. Горки, 1993. 424 с.

Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение 1. Обоснование метода // Генетика. 1985. Т. 21, № 9. С. 1481–1490.

Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. Минск: Наука и техника, 1989. 191 с.

Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997. 372 с.

Одум Ю. Экология: В 2-х т. М.: Мир, 1986. 436 с.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Изб. труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Ceccarelly S. Wide adaptation. How wide? // Euphytica. 1989. V. 40. P. 197–205.

Ceccarelly S. Specific adaptation and breeding for marginal conditions // Euphytica. 1994. V. 77, N 3. P. 205–219.

Eberhart S.U., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties // Crop Sci. 1966. V. 6, N 1.

Lin C.S., Binns M.R. A superiority measure of cultivar performance for cultivar-location data // Canad. J. Plant. Sci. 1988. V. 68, N 1. P. 193–198.

Lin C.S., Binns M.R. Genetic properties of four types of stability parameter // Theor. Appl. Genet. 1991. V. 82, N 4. P. 505–509.

Wricke G. Uber line methode zur Erfassung der okologischen Stren. Breite in feldversuchen // Z. Pflanzenzuchtung. 1962. Bd. 47, N 1. S. 92–96.

Genetic and ecological bases of plant breeding

A.V. Kilchevsky

Institute of Genetics and Cytology of NASB, 220072, Minsk, Belarus,
e-mail: A.Kilchevsky@igc.bas-net.by

Summary

Relationship between environmental factors, trends and tasks of plant breeding is considered. Conceptual models of plant varieties corresponding to the level of energy input to technology of variety growing are discussed. The conception of small and large information channels in plant breeding is proposed for increasing the efficiency of selection. Analysis of basic patterns in genotype x environment interaction is made. Principles and approaches to ecological organization of plant breeding are discussed.