

УДК 631.527; 575.22; 575.165

## НОВЫЕ ПОДХОДЫ К ЭКСПРЕССНОЙ ОЦЕНКЕ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ (АДДИТИВНОЙ) ДИСПЕРСИЙ СВОЙСТВ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

© 2012 г. В.А. Драгавцев, Г.А. Макарова, А.А. Кочетов,  
Г.В. Мирская, Н.Г. Синявина

ГНУ Агрофизический научно-исследовательский институт Россельхозакадемии  
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: dravial@mail.ru

Поступила в редакцию 13 января 2012 г. Принята к публикации 21 марта 2012 г.

Впервые рассмотрены все существующие принципы быстрой оценки генотипической дисперсии, предложены теория и методы экспрессной оценки аддитивной дисперсии для прогнозирования трансгрессий при селекционном улучшении свойств продуктивности растений-самоопылителей.

**Ключевые слова:** количественные признаки, принципы экспрессной оценки генотипической и аддитивной дисперсий, прогнозы трансгрессий.

### Введение

Селекционеру, приступающему к отбору лучших генотипов на ранних этапах селекционного процесса в расщепляющихся популяциях (в  $F_2$ ,  $M_2$  или диких популяциях), очень важно знать величину генотипической изменчивости количественного признака продуктивности в данной популяции, т. е. генотипическую дисперсию ( $V_G$ ). Если растения данного вида в производстве размножаются вегетативно, то знание  $V_G$  и наличие у селекционера экспрессных методов идентификации генотипов по фенотипам отдельных растений популяции  $F_2$  уже гарантируют успешную селекцию. Если селекционер ведет селекцию растений-самоопылителей (например пшеница, ячмень, овес, томат и др.), которые размножаются семенами, то ему необходимо знать еще и величину генетической (аддитивной) изменчивости признака ( $V_A$ ).

Из количественной генетики известно, что  $V_{Ph} = V_G + V_E$ , где  $V_{Ph}$  – фенотипическая дисперсия признака, видимая в популяции и легко оцениваемая по изменчивости фенотипических значений особей популяции;  $V_G$  – генотипическая дисперсия, имеющая следующую структуру:  $V_G = V_A + V_D + V_I$ , где  $V_A$  – генетическая (аддитивная) дисперсия, определяемая варьировани-

ем аддитивных вкладов полигенов в признак;  $V_D$  – дисперсия доминантных вкладов полигенов в признак и  $V_I$  – дисперсия эпистатических вкладов полигенов в признак.  $V_E$  – экологическая дисперсия признака, вызываемая различиями индивидуальных условий роста каждого растения в популяции (Falconer, 1961).

Если  $V_A$  близка по величине  $V_G$  и коэффициент наследуемости в узком смысле слова  $h^2 = V_A/V_{Ph}$  достаточно высок (например, больше 0,4 для пшеницы) и близок по величине к коэффициенту наследуемости в широком смысле слова:  $H^2 = V_G/V_{Ph}$ , то отбор по плюсовым генотипическим отклонениям (при наличии надежных методов идентификации генотипов по их фенотипам) даст хороший селекционный сдвиг признака. Если  $h^2$  низок, а  $H^2$  высок, значит  $V_A$  много меньше  $V_G$ , т. е. аддитивная генетическая изменчивость низкая, и отбор не даст почти никакого генетического улучшения признака. В этом случае высокая  $V_G$  обусловлена неаддитивным разнообразием ( $V_D + V_I$ ) и селекционный успех для данного вида может быть достигнут только на базе технологий гетерозисной селекции.

Если оба коэффициента ( $h^2$  и  $H^2$ ) низки, то ни отбор, ни гетерозисная селекция не приведут к генетическому улучшению признака. В этом

случае необходимо увеличить  $V_G$  и  $V_A$  искусственно (дальнейшая гибридизация, включая отдаленную, мутагенез, методы клеточной и генной инженерии и т. п.).

Информацию об уровнях  $V_G$  и  $V_A$  для научного управления селекционным процессом селекционер должен иметь перед проведением отборов в  $F_2$ , т. е. ее необходимо получать экспрессно (без смены поколений).

В настоящее время для быстрой (экспрессной) оценки  $V_G$  селекционного признака существуют следующие подходы:

1. Принцип идеального выравнивания фона выращивания расщепляющейся популяции (Матвеев, 1966).

2. Принцип эталонов – сравнение изменчивости в популяции с изменчивостью в клонах или чистых линиях, полученных из этой популяции (Falconer, 1961).

3. Принцип Шриханди (Shrikhande, 1957; Sakai, Hatakeyama, 1963; Sakai, Mukaide, 1967).

4. Принцип фоновых признаков (Драгавцев, 1961, 1963, 1966, 2008; Драгавцев, Острикова, 1972; Драгавцев и др., 1981).

5. Принцип разнонаправленности эффектов 7 генетико-физиологических систем в двумерных признаковых координатах (Драгавцев, 1994, 2008).

Методы оценки  $V_G$ , основанные на последних трех принципах, наименее трудоемки (не требуют больших затрат сил и средств на идеальное выравнивание фона выращивания и создание эталонов). К сожалению, принцип Шриханди дает существенные ошибки при оценках  $V_G$ . Наименее затратную и наиболее надежную оценку  $V_G$  дают принципы 4 и 5 (Литун, 1982; Гронин, 2007).

Однако, имея только величину  $V_G$  и не зная величины  $V_A$ , селекционер не может выбрать верную стратегию работы с популяцией  $F_2$  растений-самоопылителей, размножаемых семенами. Селекционер должен иметь адекватную оценку  $V_A$  признаков еще на этапе подбора родителей для суждения о вероятности возникновения трансгрессий в  $F_2$  и для прогноза селекционного сдвига признака.

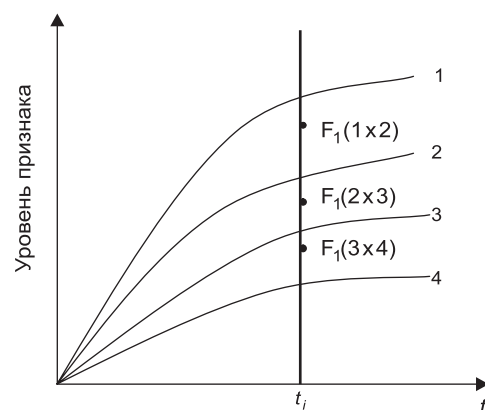
Все существующие в количественной генетике принципы оценки  $V_A$  (по ковариансе родитель–потомок:  $COV_{PO} = 1/2 V_A$  и по ковариансе полусибов:  $COV_{HS} = 1/4 V_A$ ) требуют

трудоемкого и обязательно связанного со сменой поколений эксперимента (Mather, 1964; Никоро, Васильева, 1974), при этом информация о величине  $V_A$  поступает к селекционеру с запозданием на год и более. Поэтому поиск возможностей экспрессной оценки  $V_A$  имеет огромной важности методическое и практическое значение.

### Теория вопроса

При сопоставлении понятия «аддитивность» по Р. Фишеру (Fisher, 1918), широко используемого в количественной генетике, и понятия «аддитивность» в общем смысле, широко используемого в химии (Хит, 1972), обнаруживаются их принципиальные различия. Рассмотрим эти различия на простых моделях. На рис. 1 даны траектории онтогенеза по уровню количественного признака четырех абстрактных генотипов (1–4). Условно назовем эту совокупность генотипов популяцией. Рассечем эту популяцию в момент времени  $t_i$ . Если  $V_G = V_A$ , то гибриды  $F_1(1 \times 2)$ ,  $F_1(2 \times 3)$ ,  $F_1(3 \times 4)$  должны занять промежуточное положение между родителями. Это значит, что аддитивная дисперсия, по Р. Фишеру, выражает изменчивость основных вкладов генов в признак в один момент времени и совершенно не выходит во временной градиент.

В химии и физиологии существует иное («нефишеровское») понятие аддитивности (Хит, 1972). В соответствии с ним, если, напри-



**Рис. 1.** Временные траектории генотипов, генотипические значения (уровни) признака и аддитивность, по Р. Фишеру, в момент времени  $t_i$ .

мер, некий фактор вносит аддитивный вклад в сложный многофакторный процесс, изображаемый некоторой кривой, то изъятие этого фактора сдвинет кривую процесса параллельно самой себе на величину аддитивного вклада фактора, т. е. процесс в присутствии аддитивного фактора будет симилярен процессу без этого фактора (рис. 2).

Применим это понятие аддитивности, по О. Хиту, к развитию количественного признака растения. Будем рассматривать количественный признак растения как сложный пул биохимических процессов любого типа: цепных, разветвленных, кольцевых и т. п. Пусть в этом пуле возникла мутация с отрицательным аддитивным вкладом, т. е. вкладом, снижающим уровень признака, но не вносящим никаких возмущений в остальной пул биохимических процессов. Тогда в метрической шкале динамика роста мутанта будет выглядеть так же, как нижний луч на рис. 3, так как вклад мутации в признак растет по мере роста признака, т. е. обычно он мультипликативен. В логарифмической шкале траектории роста признака двух растений – исходного генотипа и генотипа, несущего мутацию с аддитивным вкладом в признак, – должны быть параллельны (если траектории – прямые линии) или симилярны (если траектории – кривые линии).

Если аддитивность по Р. Фишеру связана с аддитивностью по О. Хиту мы ожидаем обнаружить высокую положительную корреляцию между уровнем аддитивной дисперсии коли-

чественного признака и мерой симилярности его реакций у разных генотипов во временном или экологическом градиентах, на которых выращивается модельная популяция.

Если такая корреляция обнаружится, мы вправе ставить вопрос о срочной разработке метода экспрессной оценки аддитивной дисперсии ( $V_A$ ), что существенно ускорит селекционный процесс и даст возможность прогнозировать появление трансгрессий в  $F_2$ , анализируя степень симилярности реакции сортов (набор сортов – это модель популяции  $F_2$ ) в коллекционном питомнике селекцентра и подбирая оптимальные пары родителей до проведения скрещиваний (т. е. оценивать  $V_A$  без смены поколений).

Получены факты наличия таких высоких положительных корреляций на очень большом экспериментальном материале кооперативной межведомственной программы ДИАС – около 5 млн замеров количественных признаков (Драгавцев, Аверьянова, 1979; Драгавцев и др., 1984б).

Обнаруженная нами связь между аддитивностью, по Р. Фишеру (т. е. аддитивностью в ряду поколений), и аддитивностью реагирования в градиенте лим-фактора (или временном градиенте) требует биологической интерпретации. Кроме того, лучевой характер реагирования разных генотипов (отличающихся по генам с аддитивными вкладами) в метрической шкале и параллельный (или симилярный) характер их реагирования в логарифмической шкале также требуют биологического объяснения.

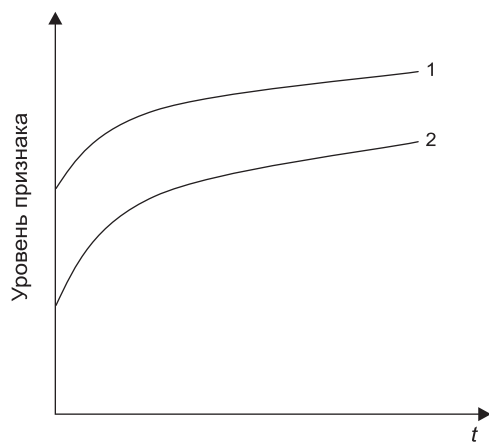


Рис. 2. Траектории нормальной системы (1) и системы без аддитивного фактора (2) во временной шкале ( $t$ ).

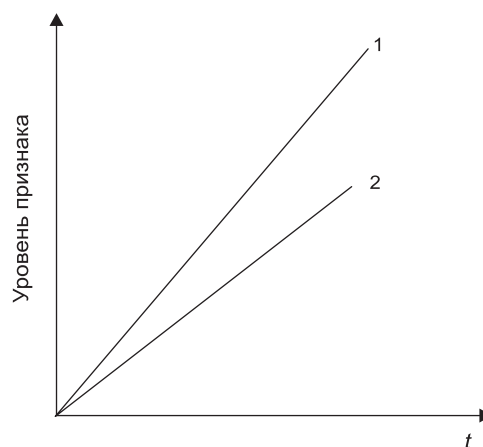


Рис. 3. Динамика роста дикого типа (1) и мутанта с аддитивным отрицательным вкладом мутантного гена (2) в метрической шкале во времени ( $t$ ).

Мы считаем наиболее логичным следующий механизм этих феноменов.

Для ферментативного продукта каждого аддитивного структурного гена в температурном градиенте существует хорошо известная зависимость:  $Q_{10} = (K_2/K_1)/(10/(T_2 - T_1))$  (Паттон, 1968), где  $Q_{10}$  – термический коэффициент скорости катализа,  $K_1$  – коэффициент активности энзима при низкой температуре,  $K_2$  – при высокой температуре,  $T_2$  – более высокая температура,  $T_1$  – более низкая.

Известно, что при повышении температуры на 10 °С скорость катализа возрастает примерно в 2 раза. Если вклад мутантного гена в признак при низкой температуре, например, 2, а нормального гена – 4, то при повышении температуры на 10 °С мутантный ген даст вклад  $2 \times 2 = 4$ , а при нормальной –  $2 \times 4 = 8$ , т. е. в метрической шкале норма и мутант дадут два луча. В логарифмической шкале эти лучи станут параллельными линиями.

Алгоритм экспрессной оценки  $V_A$  для любого компонента продуктивности (или урожая) некоторого набора сортов растений-самоопылителей сводится к следующему: сорта, несущие компоненты продуктивности, которые необходимо объединить в будущем сорте, выращиваются на градиенте (на 3–4 ступенях градиента) того лим-фактора, который более всего «срезает» продуктивность в данной зоне селекции в определенной фазе онтогенеза. Если компоненты реагируют симилярно, значит, в  $F_2$  появятся трансгрессии, объединяющие нужные компоненты на многие годы выращивания нового сорта. По сумме этих компонент можно прогнозировать «прибавку» продуктивности у будущего нового сорта.

Рассмотрим возможности принципа 5 для экспрессной оценки  $V_A$ , например, для генетико-физиологических систем адаптивности и аттракции (Драгавцев, 1994).

И.Л. Савинский (1991) показал полную неприменимость алгоритмов диаллельного анализа для получения информации о генетической организации количественных признаков. По мнению Т.И. Аксенович (1999), генетику количественного признака невозможно изучать методами классической генетики по Г. Менделю и методами только молекулярной генетики. Таким образом, в период 1991–1999 гг. было

однозначно доказано отсутствие надежных методов генетического анализа количественных признаков.

Модель эколого-генетической организации количественного признака (МЭГОКП), (Драгавцев и др., 1984а) показала, что попытки изучить некоторую инвариантную («паспортную») генетику количественного признака в разные годы в одной точке и в разных точках в один год – бессмысленны. Конечно, в селекции существуют частные случаи, когда факторы среды из года в год фиксированы (тепличное и оранжерейное растениеводство). Кроме того, если создать алгоритмы типизации лет для разных культур в любой конкретной зоне селекции, то можно воспроизводить этот типичный год в камерах искусственного климата и многократно тиражировать его. Тогда переопределения генетических формул признака в онтогенезе будут многократно воспроизводиться и для данного типичного года генетическая «конструкция» количественного признака будет вполне однозначна.

В отличие от методов собственно «генетического анализа» количественных признаков (Falconer, 1961) и от методов «педигри-анализа» (Ginsburg *et al.*, 2006), мы предлагаем методы эколого-генетической инвентаризации генофонда. Для этого мы изучаем не признаки, а вклады в признак продуктивности каждой из 7 генетико-физиологических систем, с помощью которых селекционеры эмпирически улучшают виды по сложным количественным свойствам продуктивности. Эти генетико-физиологические системы таковы:

1) аттракции, обеспечивающая в период налива перекачку пластических веществ из соломы и листьев в колос (*attr*);

2) микрораспределений аттрагированных в колос пластических веществ между зерном и мякиной у колосовых или между лузгой и ядром семени у подсолнечника (*mic*);

3) адаптивности (морозо-, холодо-, засухо-, жаро-, солеустойчивость, устойчивость к рН и т. п. (*ad*);

4) полигенного (горизонтального) иммунитета (*im*);

5) «оплаты» единицы лимитирующего фактора почвенного питания (азот, фосфор, калий) (*ef*);

6) толерантности к загущению (*tol*);

7) вариабельности периодов онтогенеза (ont), например, у пшеницы принято выделять 12 фаз онтогенеза (по: Куперман, 1984).

Первые 6 систем генетически почти не изучены. Седьмая система более изучена по сравнению с остальными. Ее определяют *Vrn*- и *Ppd*-гены, а также некоторые системы генов адаптивности.

Очевидны два блока задач, стоящих перед исследователями в области МЭГОКП: 1) тщательное эколого-генетическое изучение каждой из 7 генетико-физиологических систем; 2) инвентаризация коллекций генотипов, оценка степени аддитивности «работы» каждой системы, выявление доноров ценных систем, подбор родительских пар для получения трансгрессий.

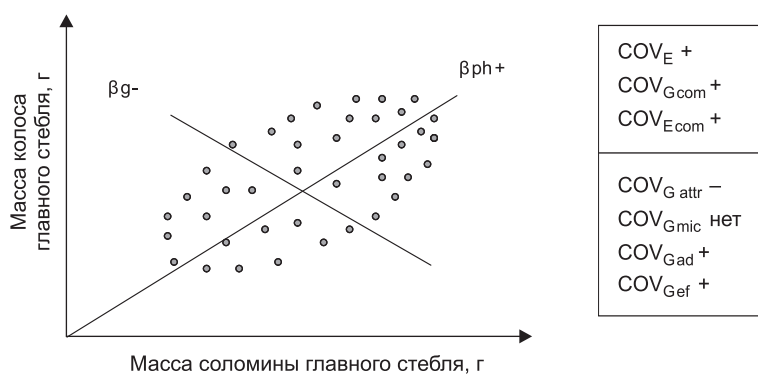
Для решения селекционных задач более важен второй блок. Имеющийся опыт показал, что и без наличия глубокой генетической информации об «устройстве» каждой системы можно успешно вести селекционный процесс, если найден мощный положительный сдвиг по любой из систем и если этот сдвиг аддитивен в некотором интервале средовых флуктуаций.

Рассмотрим для примера метод генотипической инвентаризации генетико-физиологических систем аттракции и адаптивности. На рис. 4 представлена двумерная система признаковых координат: «масса колоса главного стебля»–«масса соломины главного стебля». Исследователь может модифицировать координаты, например, «масса колосьев с растения»–«масса колосоносных стеблей на растении». Для вычленения фитоценологических эффектов можно работать и в такой системе координат: «масса колосьев с одного квадратного метра»–«масса соломы с одного квадратного метра».

Показано (Дьяков, Драгавцев, 1975; Драгавцев, 1994), что наряду с 7 генетико-физиологическими системами, которые обеспечивают в любой популяции генотипическую изменчивость количественных признаков, в этой же популяции существуют другие виды негенетической и генетической изменчивости (так называемые шумы), мешающие идентификации селекционно ценных генотипических сдвигов характеристик продуктивности и урожая.

**Первый шум – экологическая дисперсия ( $V_E$ )**, вызываемая случайной пестротой микроэкологических ниш существования каждого растения. Если некоторое растение популяции попало в ямку с более влажной почвой, то у него увеличатся оба признака – «масса колоса» и «масса соломины», т. е. точка этого растения на графике сдвинется вправо и вверх. Если другое растение попало на сухой бугорок, то у него уменьшатся показатели обоих признаков и его точка на графике сместится влево и вниз. Таким образом, экологический шум обеспечивает в координатах на рис. 4 движение точек вдоль положительной линии регрессии, т. е. коварианса (взаимная изменчивость признаков), вызванная этим шумом, будет положительной ( $COV_E +$ ).

**Второй шум – дисперсия генотипической конкуренции ( $V_{com}$ )**, вызываемая разной генотипической агрессивностью растений. Если средовые микрониши одинаковы, но один генотип в популяции  $F_2$  обладает способностью быстро расширять в стороны корневую систему и захватывать больший объем почвы, то тем самым он отбирает объем почвенного питания у соседа и, увеличивая свою массу, уменьшает массу соседа. Этот шум также порождает положительную ковариансу ( $COV_{G\ com} +$ ), так как агрессор будет увеличивать оба признака



**Рис. 4.** Распределение отдельных растений расщепляющейся популяции  $F_2$  пшеницы в двумерной системе признаковых координат.

одновременно, а слабый конкурент будет оба признака уменьшать.

**Третий шум – дисперсия негенотипической (стартовой) конкуренции ( $V_{E\ com}$ )**, вызываемая в одинаковых экологических микронизах и между одинаковыми генотипами конкуренцией, возникшей за счет неодинаковых условий стартового роста семян (разная глубина заделки, разная ориентация семян в почве). Этот шум также вызывает положительную ковариансу между координатными признаками ( $COV_{E\ com}^+$ ).

Не будем рассматривать здесь эколого-онтогенетический шум ( $V_{E\ ont}$ ), который встречается не столь часто в реальных селекционных ситуациях.

Перейдем к рассмотрению коварианс, вызываемых селекционно значимыми компонентами генотипической изменчивости.

**Генотипическое разнообразие по аттракции ( $V_{G\ attr}$ )** индуцирует отрицательную ковариансу ( $COV_{G\ attr}^-$ ), поскольку пластические вещества, «высасываемые» из соломины, переходят в колос. В системе координат на рис. 4 существует лишь одна причина, вызывающая отрицательную ковариансу признаков – это генотипическая изменчивость аттракции.

**Генотипическое разнообразие по микро-распределениям аттрагированной «пластики» ( $COV_{G\ mic}$ )**. Это разнообразие вообще не проявляется в данной системе координат, поскольку колос взвешивается целиком, без разграничений на массу зерен и массу мякоти ( $COV_{G\ mic}$  отсутствует).

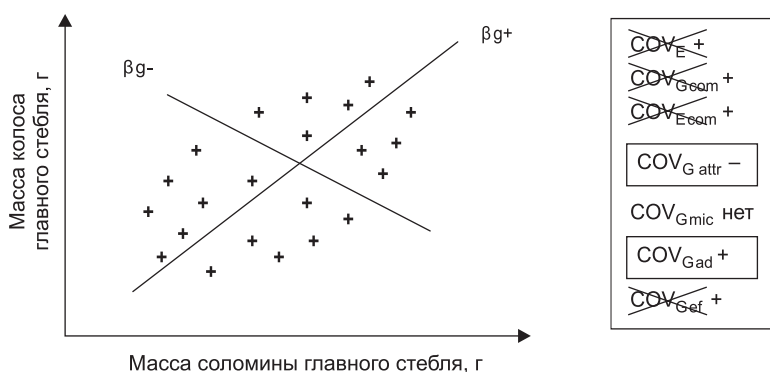
**Генотипическое разнообразие по системам адаптивности ( $V_{G\ ad}$ )** вызывается теми генами адаптивности, которые «выходят» на оба признака на соответствующем провокаци-

онном фоне (засуха, холод, жара, засоление и т. п.). Однако можно организовать работу и без создания специального провокационного фона, тогда понятие «адаптивность» будет относиться просто к данному году и данному полю. Если эксперимент заложен в типичный для данной зоны и данного растения год, то генотипические сдвиги по адаптивности имеют прямое селекционное значение. Любые генотипические системы адаптивности вызывают положительную ковариансу ( $COV_{G\ ad}^+$ ), поскольку повышенная адаптивность одновременно увеличивает оба признака.

**Генотипическое разнообразие по системам эффективности «оплаты» лимитирующего фактора почвенного питания ( $V_{G\ ef}$ )**. Варьирование этой генетико-физиологической системы на фоне недостатка азота или фосфора (калия) вызывает положительную ковариансу между координатными признаками ( $COV_{G\ ef}^+$ ). На рис. 4 в правом столбце компактно приведены все рассмотренные нами ковариансы. Для сокращения изложения опустим рассмотрение 6-й и 7-й систем – **tol** и **ont**, так как они ведут себя точно так же, как описанные системы.

Теперь рассмотрим, что произойдет с ковариансами, если на график будут нанесены не точки индивидуальных растений популяции  $F_2$ , а средние величины делянок каждого сорта (рабочие коллекции селекционеров, коллекции генофонда ВИР и т. п.).

На рис. 5 показано преобразование общей картины коварианс по сравнению с рис. 4.  $COV_E$  исчезает, поскольку при усреднении признаков по 50–100 растениям элиминируются все отклонения, вызванные вариациями микрониз под каждым растением.  $COV_{G\ com}$  тоже исчезает, поскольку при усреднении



**Рис. 5.** Распределение средних значений сортов коллекционного питомника в двухмерной системе признаков координат.

признаков все отклонения, вызванные генами конкурентоспособности, элиминируются. По тем же причинам исчезает  $COV_{E\ com}$ ,  $COV_{G\ attr}$  остается (с отрицательным знаком),  $COV_{G\ mic}$  отсутствует изначально. Если мы внесли на делянки достаточные дозы **N, P, K**, то **исчезает** и  $COV_{G\ ef}$ .

Таким образом, при нанесении на график средних значений признаков сортов мы оставляем на графике всего две генетические причины изменчивости: разнообразие полигенов адаптивности «растягивает» эллипс корреляции по положительной линии регрессии, разнообразие полигенов аттракции – по отрицательной. Если по генам аттракции между сортами нет генотипических различий, то все точки средних значений признаков сортов лягут точно на положительную линию регрессии, если генотипические различия по генам аттракции есть, но их нет по генам адаптивности, то все точки средних значений признаков сортов лягут на отрицательную линию регрессии.

Если генотипическая изменчивость адаптивности сортов (по амплитуде) больше изменчивости по аттракции, мы получим на графике эллипс, вытянутый по положительной линии регрессии. Если изменчивость по системам аттракции больше, чем по системам адаптивности, эллипс вытянется по отрицательной линии регрессии. Если амплитуды изменчивости сортов по адаптивности и аттракции одинаковы, то эллипс превратится в круг, т. е. корреляция между массой колоса и массой соломины в таком наборе сортов станет равна нулю.

Можно видеть, что эта корреляция не определяется какими-либо биологическими механизмами, например, перераспределениями пластических веществ между органами (компенсационные отрицательные корреляции) или действием адаптивных полигенов на оба признака. Эта корреляция является ложной и зависит только от соотношений размахов изменчивости по генам адаптивности и аттракции. В случае если в наборе сортов эти размахи одинаковы, корреляция исчезает. Если же эта корреляция между координатными признаками высока (положительная или отрицательная), то ни в коем случае нельзя делать вывод о том, что, отбирая лучшие по адаптивности генотипы, мы будем параллельно генетически улучшать аттракцию.

Рассмотрим вопрос: под каким углом на графике должны располагаться линии регрессии? Если масса колоса равна массе соломины, то положительная линия регрессии пойдет под углом в 45 °С. Если соломина превышает по массе колос, то положительная линия регрессии будет наклоняться к оси абсцисс соответственно этому превышению. Линия отрицательной регрессии не может идти круче, чем под углом 45 °С. Такой угол будет обеспечен лишь в случае если процесс аттракции идет без затрат энергии, т. е. когда один грамм пластических веществ из соломы перешел в колос полностью сохраненным. В реальности процесс аттракции всегда идет с затратами энергии, так что от единицы пластики, «вышедшей» из соломины, до колоса доходит только часть этой единицы. Таким образом, чем сильнее отрицательная линия регрессии отклоняется от угла 45 °С к оси абсцисс, тем энергетически менее эффективно работают системы аттракции у данного набора сортов.

Можно видеть, что положительная и отрицательная линии регрессии могут быть ортогональны (перпендикулярны) друг другу только в теоретическом случае, когда обе они идут под углом к абсциссе в 45 °С.

В реальных ситуациях они пересекаются под углом, меньшим, чем 90 °С, а по отношению к оси абсцисс идут под углом, меньшим, чем 45 °С.

Рассмотрим вопрос: можно ли из графика на рис. 5 получить информацию о генетической связи между генами аттракции и генами адаптивности?

Нами предложен новый метод экспрессной оценки генотипической связи между системами аттракции и адаптивности (или любыми другими). Он основан на том факте, что экологическая линия регрессии координатных признаков отражает истинную (эталонную) реакцию двух признаков на улучшение или ухудшение условий роста данного генотипа. Каждая точка на графике есть генотипическое выражение средних величин двух признаков, рассчитанных по 50–100 растениям одного сорта. Для каждой точки графика рассчитываем свою экологическую регрессию (по 50–100 парным замерам признаков внутри каждого сорта). Затем усредняем все экологические регрессии

по правилам усреднения регрессий: отдельно усредняем числители (ковариансы) и отдельно знаменатели (дисперсии), затем, разделив усредненный числитель на усредненный знаменатель, получаем среднюю экологическую регрессию. Проведем эту линию регрессии через среднюю точку графика, которая уже получена нами при расчетах генотипической регрессии, и посмотрим, в какой степени накладываются линии генотипической и средней экологической регрессий друг на друга.

Если данные линии полностью совпадают, то это говорит о том, что между генетическими системами аттракции и адаптивности нет никакой связи, они обе работают совершенно независимо. Если генотипическая регрессия «наклонилась» по часовой стрелке вниз, то это означает, что «хорошие» полигены адаптивности генетически связаны с «плохими» полигенами аттракции, а «плохие» полигены адаптивности связаны с «хорошими» полигенами аттракции. Если генотипическая линия регрессии повернулась против часовой стрелки (вверх правой частью), то это означает, что с «хорошими» полигенами адаптивности генетически связаны «хорошие» полигены аттракции, а с «плохими» полигенами адаптивности – «плохие» полигены аттракции.

Следует подчеркнуть, что обнаруженная таким методом связь между полигенами аттракции и адаптивности есть генотипическая связь, обусловленная аддитивными и эпистатическими вкладками полигенов. Для прогнозирования трансгрессий необходимо знать степень аддитивной детерминации сдвигов по адаптивности и аттракции.

Ранее было показано (Драгавцев, Аверьянова, 1979), что существует очень высокая корреляция между величиной  $V_A$  признака, рассчитанной традиционным методом по ковариансе родитель-потомок, и симилярностью (степенью подобия) реагирования признака по градиенту лим-фактора или временному градиенту.

Это означает, что можно судить об аддитивной «работе» полигенов аттракции, если сдвиг по аттракции у данного сорта в относительно худших условиях роста равен сдвигу того же сорта в относительно лучших условиях роста. На графике (рис. 5) это должно выразиться в параллельности линии экологической регрессии

данного сорта усредненной линии экологической регрессии для всего набора сортов.

Поскольку опыт обычно закладывается в 3–4 повторностях, то на график следует нанести одну общую среднюю точку данного сорта и 3–4 точки по повторностям. В искусственном климате легко сделать градиент по любому стрессору и разместить повторности вдоль градиента. Если сдвиг по аттракции стабилен на всех точках градиента (линия, соединяющая средние величины сдвигов по аттракции, параллельна усредненной линии экологической регрессии), то полигены аттракции аддитивны и их можно объединить в будущем сорте с полигенами максимальной адаптивности.

### **Общий алгоритм анализа коллекций сортов на начальных этапах селекции**

1. В камерах искусственного климата создается динамика лимитирующих факторов для типичного года конкретной зоны селекции. Изучается генотипическая изменчивость 7 генетико-физиологических систем, идентифицируются сорта, которые несут самые ценные плюсовые сдвиги по каждой системе в отдельности.

2. Выясняется природа трансгрессий для данного сочетания лим-факторов в их динамике по фазам онтогенеза (Драгавцев, 1994), подбираются на графиках пары для скрещивания с предварительной оценкой аддитивности действия объединяемых в будущем гибриде генетико-физиологических систем.

3. Скрещиваются отобранные пары, полученное  $F_2$  анализируется на тех же графиках, но не по средним величинам признаков, а по признакам индивидуальных растений.

4. Идентифицируются трансгрессии в  $F_2$  с использованием принципа фоновых признаков, если лим-фактор имеет собственную дисперсию и за него есть конкуренция в фитоценозе (например, пятна почвенной влаги, пятна азота), или идентифицируются трансгрессии визуально, если лим-фактор не имеет собственной дисперсии и за него нет конкуренции в фитоценозе (например, холод, жара). На фоне специфических лим-факторов (кислотность почвы и засоление), которые имеют собственную дисперсию, но за них нет конкуренции в



фитоценозе, используются фоновые признаки в сочетании с визуальной идентификацией.

5. В  $F_2$  отбираются трансгрессивные особи и выращиваются семьи  $F_3$ , которые опять проверяются на графиках, с нанесением на них средних величин семей. Лучшие семьи запускаются в экологические испытания. Это родоначальники будущего сорта.

На основе вышеприведенных разработок в Агрофизическом институте проведены многолетние эксперименты, в результате которых были получены прогнозируемые трансгрессии (Макарова, 1991; Макарова, Ермаков, 1992; Макарова, Нерушева, 1995; Кочетов, 2004).

### Литература

- Аксенович Т.И. Генетический анализ: этапы развития, проблемы и перспективы // Информ. вестник ВОГиС. 1999. № 10. С. 4–7.
- Гронин В.В. Использование качественных и морфометрических признаков для обеспечения отличимости родительских линий и гибридов подсолнечника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: ВНИИ риса, 2007.
- Драгавцев В.А. Философские вопросы учения о формообразовании и теории наследственной информации // Усп. соврем. биологии. 1961. Т. 52. Вып. 3 (6). С. 347–361.
- Драгавцев В.А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях // Вестн. АН КазССР. 1963. № 10 (223). С. 33–42.
- Драгавцев В.А. Метод оценки роли наследственности и среды в развитии признаков древесных растений, не требующий смены поколений // Ботан. журнал. 1966. Т. 51. № 7. С. 939–946.
- Драгавцев В.А. Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству // Методические рекомендации (новые подходы). СПб: ГНЦ ВИР, 1994. С. 32–38.
- Драгавцев В.А. Основы будущих наукоемких селекционных технологий для генетического улучшения полигенных экономически важных свойств растений // Аграрная Россия. 2008. № 4. С. 2–10.
- Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. О корреляции между уровнем аддитивной вариации и степенью симилярности реакции количественных признаков пшеницы // Генетика. 1979. Т. 15. № 3. С. 518–526.
- Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н. и др. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984а. Т. 274. № 3. С. 720–723.
- Драгавцев В.А., Острикова В.М. Поиск фоновых признаков для экспрессной оценки генетической изменчивости в растительных популяциях // Генетика. 1972. Т. 8. № 4. С. 33–37.
- Драгавцев В.А., Погожев И.Б., Соколова Т.А. Количественные оценки генотипических значений признаков растений с учетом распределения экологических отклонений у фенотипов // Модели экосистем и методы определения их параметров. Новосибирск: Вычислительный центр СО АН СССР, 1981. С. 109–116.
- Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984б. 230 с.
- Дьяков А.Б., Драгавцев В.А. Конкурентоспособность растений в связи с селекцией. Сообщение 1. Надежность оценки генотипов по фенотипам у растений // Генетика. 1975. Т. 11. № 5. С. 11–22.
- Кочетов А.А. Генотипическая адаптация восточноазиатских подвидов *Raphanus sativus* при интродукции в Северо-Западный регион России // С.-х. биология. Сер. Биология растений. 2004. № 1. С. 83–91.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1984. 240 с.
- Литун П.П. Разрешающая способность современных схем селекционных отборов. Докл. на 4-м Всесоюзном съезде ВОГиС. 2 февраля 1982. г. Кишинев.
- Макарова Г.А. Рекомбинации фотопериодической реакции исходных сортов как основа прогнозирования скороспелости при селекции пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1991. № 4. С. 6–9.
- Макарова Г.А., Ермаков Е.И. Физиолого-генетические основы прогноза сроков колошения и управления формированием рекомбинантных линий пшеницы с заданной скороспелостью // Докл. АН. 1992. Т. 326. № 1. С. 189–193.
- Макарова Г.А., Нерушева Г.В. Прогноз длительности периодов онтогенеза у рекомбинантных по сроку колошения линий пшеницы // Докл. РАСХН. 1995. № 2. С. 10–12.
- Матвеев Н.Д. Об одном из путей совершенствования начальных этапов селекционного процесса // Генетика. 1966. № 4. С. 158–165.
- Никоро З.С., Васильева Л.А. Экспериментальная проверка возможности использования генетико-статистической модели для оценки неравновесных популяций // Генетика. 1974. Т. 10. № 10. С. 58–67.
- Паттон А. Энергетика и кинетика биохимических процессов. М.: Мир, 1968. С. 88–98.
- Савинский И.Л. Разрешающая способность метода генетического анализа количественных признаков по Хейману: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: ВИР, 1991.
- Хит О. Фотосинтез. М.: Мир, 1972. 128 с.
- Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. Oliver-Boyd Publ., 1961.
- Fisher R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian Inheritance // Papers on Quant. Genetics and Related Topics. Dept. of Genetics. North Carolina State College. Raleigh. USA. Trans. Roy. Soc. Edinburg. 1918. P. 399–433.
- Ginsburg E., Malkin J., Elston R.S. Theoretical aspects of pedigree analysis. Ramot Publ. House – Tel-Aviv University. Israel, 2006. 224 p.
- Mather Wharton B. Principles of Quantitative Genetics. Bur-

- gress Publ., 1964. 152 p.
- Sakai K.I., Hatakeyama S. Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progeny // *Silvae Genetica*. 1963. V. 12. No. 5. P. 152–160.
- Sakai K.I., Mukaide H. Estimation of genetic, environmental and competition variances in standing forest // *Silvae Genetica*. 1967. V. 16. No. 5/6. P. 159–168.
- Shrikhande V.J. Some considerations in designing experiments on coconut trees // *J. Indian Soc. Agric. Statistics*. 1957. P. 82–91.

## PROXIMATE ESTIMATION OF GENOTYPIC AND GENETIC (ADDITIVE) VARIANCES OF PLANT PRODUCTIVITY TRAITS

V.A. Dragavtsev, G.A. Makarova, A.A. Kochetov, G.V. Mirskaya, N.G. Sinyavina

Agrophysical Research Institute, Russian Academy of Agricultural Sciences,  
St. Petersburg, Russia,  
e-mail: dravial@mail.ru

### Summary

For the first time all existent approaches to proximate estimation of genotypic variance are considered. A theory and methods of rapid estimation of genetic (additive) variance for prediction of transgressions in the course of breeding of self-pollinated plants for productivity traits are proposed.

**Key words:** quantitative traits, rapid estimation of genotypic and additive variances, prediction of transgressions.