

ПРОБЛЕМЫ ПРЕОДОЛЕНИЯ РАЗРЫВОВ МЕЖДУ ГЕНАМИ
И ПРИЗНАКАМИ В СОВРЕМЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

В.А. ДРАГАВЦЕВ*

Рассматриваются проблемы низкой эффективности внедрения методов общей и частной генетики в практическую селекционную работу. Выделено 14 основных факторов, затрудняющих возможность использования результатов генетических исследований для нужд практической селекции. В качестве основных причин выделяются изменения вклада различных генов в фенотипическое проявление одних и тех же признаков в зависимости от факторов окружающей среды, специфики аллельных сочетаний различных генов (генотипической среды). Обсуждается необходимость подробного анализа фенотипической изменчивости контрастных генотипов культурных растений на фоне контролируемых изменений средовых факторов с использованием методов полифакторного анализа.

Ключевые слова: генотип, фенотип, полифакторный анализ, изменчивость, взаимодействие генотип - среда, селекция.

В наши дни в течение суток на Земле рождаются 250000 младенцев. К 2020 г. население Земли достигнет 6,5 млрд человек. Если аграрии всех стран не смогут за оставшееся время увеличить объем растениеводческой продукции в 2 раза, то 2,5 млрд человек умрут от голода.

Сейчас в развитых странах системы агротехники доведены почти до «потолка». Дальнейший вклад в повышение урожая, например, озимой пшеницы в Англии на 95% зависит от генетико-селекционных технологий, в США прирост урожая кукурузы определяется на 93% вкладами эффектов гетерозиса, сои — на 94% взаимодействиями новых генных комбинаций.

Однако проблема взаимоотношений генетики и селекции, обрисованная Н.И. Вавиловым в 1935 г., — «Между искусством селекции и генетикой лежит очень глубокая пропасть, и нужно сделать многое, чтобы перекинуть через нее мост» [4] — до последнего времени существенно мешала созда-

нию генетико-селекционных высоких технологий (хай-теков).

До недавнего времени невозможно было построить количественную теорию селекции растений для генетического улучшения сложных экономически важных полигенных признаков: 1) не имея решения теории и методов экспрессной идентификации генотипа особи по ее фенотипу при селекционных отборах в F_2 , M_2 и диких популяциях по количественным признакам; 2) не зная полного перечня генетико-физиологических систем, с помощью которых селекционеры, де-факто, генетически улучшают виды с.-х. растений; 3) не зная механизмов трансгрессий и не умея прогнозировать появление трансгрессий, не имея строгой теории подбора оптимальных родительских пар для скрещивания и достоверного получения трансгрессий; 4) не зная механизмов экологически зависимого гетерозиса и не умея его прогнозировать (вся гетерозисная селекция во всем мире до сих пор ведется мето-

* Агрофизический НИИ РАСХН.

дом проб и ошибок); 5) не зная природы и механизмов полигенного наследования и механизмов реакции сложных признаков продуктивности на лим-факторы внешней среды; 6) не зная эколого-генетических механизмов формирования генотипических, генетических (аддитивных) и экологических корреляций и механизмов их сдвигов в разных средах, не умея прогнозировать знаки и величины этих корреляций при смене лим-факторов внешней среды; 7) не зная природы доминирования полигенных признаков и не умея прогнозировать сдвиги доминирования в разных средах; 8) не зная механизмов формирования генетических параметров популяций, в частности, параметров и графов диаллельного анализа по Хейману, и не умея их прогнозировать без экспериментального проведения сложных и трудоемких диаллельных скрещиваний; 9) не зная природы эффектов взаимодействия генотип — среда и не умея предсказывать эти эффекты и их сдвиги в разных средах; 10) не зная механизмов изменения числа генов, детерминирующих генетическую изменчивость признаков продуктивности в разных средах и без предсказания сдвигов чисел генов от среды к среде; 11) не зная механизмов генетического гомеостаза урожая в разных средах и не имея теории селекции растений на гомеостаз урожая; 12) не зная механизмов изменения амплитуды генетической изменчивости признаков продуктивности в разных средах и не умея предсказывать изменения этой амплитуды; 13) не зная механизмов ухудшения сортов в процессе улучшающих отборов в семеноводстве и не имея хорошей эколого-генетической теории улучшающего семеноводства; 14) не имея методов научной типизации лет для конкретной

зоны селекции, для конкретного вида с.-х. растений по оценке динамики лим-факторов по фазам онтогенеза в типичном для данной зоны селекции году.

Таким образом оказалось, что в 70-80-е годы прошлого века обнаружено 14 существенных «пропастей» между современной генетикой классической, биометрической и молекулярной и практической селекцией. Как их «засыпать»?

С 1973 по 1983 гг. в СССР выполнялась Кооперативная программа «ДИАС»* — изучение генетики признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири, инициированная акад. Д.К. Беляевым — директором Института цитологии и генетики СО АН СССР (куратор программы), при активной поддержке Председателя СО АН акад. М.А. Лаврентьева и позднее сменившего его на посту Председателя СО АН, акад. Г.И. Марчука (впоследствии Председателя ГКНК и затем Президента АН СССР).

Программа диаллельных скрещиваний — 15x15 сортов яровой пшеницы и экологических испытаний родителей и гибридов F_1 , F_2 с замерами на каждом растении 19 количественных признаков в 9 географических точках (с запада на восток от Урала, Красноуфимска до Забайкалья, Иволгинска и с севера на юг от Тюмени до Усть-Каменогорска). Экологические испытания и замеры признаков проводили в 9 точках в течение 2 лет с регистрацией в каждой точке динамики основных лим-факторов среды (метеохарактеристик). Всего получили более 5 млн замеров количественных признаков. Данные обработали по специально созданной программой диаллельного анализа на ЭВМ БЭСМ-6 Вычислительного центра СО АН (куратор вычислений акад. Г.И. Марчук).

* Оперативное руководство программой «ДИАС» осуществляли: В.А. Драгавцев (руководитель), Р.А. Цильке, Б.Г. Рейтер, А.Г. Бабакишиев, В.П. Максименко, В.В. Новохатин, Н.И. Коробейников, А.Г. Дубровская, В.Г. Илющенко, В.А. Воробьев, Н.А. Калашник и сотрудники Вычислительного центра СО АН: Ю.Л. Зуйков, А.М. Федотов, Б.Ф. Синенкин. В 1984 г. выпущена коллективная монография [2].

Программа «ДИАС» дала Западной Сибири и Казахстану 8 новых районированных сортов яровой пшеницы [3]: Алтайская 81 (районирован с 1987 г.), ДИАС 2 (с 1988 г.), Казахская 17 (с 1989 г.), Казахская раннеспелая (с 1991 г.), Лютесценс 70 (с 1993 г.), Кантегирская 89 (с 1993 г.), Алтайская 92 (с 1995 г.), Багамская 93 (с 1999 г.).

Более важный результат программы «ДИАС», чем выведение 8 новых сортов, — это создание на основе ее анализа огромного эмпирического материала новой теории эколого-генетической организации (ТЭГО) количественных признаков растений [2, 4, 5], следствия которой (их более 20) «сумели засыпать» все 14 «пропастей» между генетикой и селекцией.

С 1984 по 2008 гг. эта теория развивалась в лабораториях В.А. Драгавцева: в ИЦиГ СО АН, в Краснодарском НИИСХ имени П.П. Лукьяненко, в ВИРе имени Н.И. Вавилова и в отделе экологической физиологии растений Агрофизического института. За этот период были обнаружены и исследованы 23 следствия из этой теории.

В 2008 г. ТЭГО получила полное подтверждение на молекулярном уровне [5, 6] в совместном исследовании с немецкими генетиками.

Из ТЭГО получены следующие наиболее важные приоритетные следствия:

1. Экспериментально доказано, что при смене лим-фактора внешней среды меняются спектр и число генов, детерминирующих один и тот же количественный признак. Показано, что такие количественные признаки, как интенсивность транспирации и интенсивность фотосинтеза в течение суток детерминируются соответственно поочередно двумя и тремя генетическими системами [7, 8].

2. Если сорта имеют близкие по величине признаки продуктивности на фоне без экологических лимитов, то на фоне засухи все признаки продуктивности этих сортов детерминируются полигенами засухоустойчивости и

«пишут» на себе различия вкладов этих полигенов в признаки продуктивности. На фоне холода эти же признаки детерминируются полигенами холодоустойчивости.

3. Для количественных признаков, подверженных феномену взаимодействия генотип — среда, невозможно получить стабильную, «паспортную», генетическую характеристику для всех сред.

4. На фоне разных лим-факторов среды генетические детерминации признака (спектр и число генов) будут разными, донорские качества сортов изменятся, поэтому разными должны быть и селекционные технологии, начиная с подбора родительских пар для гибридизации.

С точки зрения ТЭГО количественных признаков понятие признак сыграло существенно отрицательную роль при изучении эколого-генетической природы экономически важных свойств растений. Признаками в генетике со времен Г. Менделя стали называть реальные качественные признаки, у которых путь ген — признак — однозначен, стабилен и не подвержен сдвигам при смене лим-фактора внешней среды. Признаками стали называть и количественные признаки, которые заведомо не являются признаками, подобно признакам Г. Менделя, а представляют собой результат взаимодействия генотип — среда (ВГС), т.е. развиваются в результате работы единой системы: меняющихся лимитирующих факторов среды внутри и между фазами онтогенеза и лабильных спектров и чисел генов, блуждающих соответственно смене лим-факторов среды.

Понятие признак, необдуманно привязанное к количественным характеристикам продуктивности и устойчивости, породило в умах генетиков ничем не обоснованное убеждение в том, что подобно генетике менделевских признаков, генетику количественных характеристик продуктивности вполне можно изучать с помощью алгоритмов Г. Менделя или Хеймана без

включения в единую систему ВГС, продуцирующую уровень признака у каждого генотипа — факторов внешней среды.

Уместна следующая аналогия: давайте будем пытаться предсказать свойства воды в градиенте температур по свойствам только одного компонента воды — водорода или кислорода. Ясно, что мы не сможем создать систему научных прогнозов, так как вода — это результат взаимодействия атомов водорода и кислорода.

Традиционные алгоритмы Г. Менделя и подходы современной молекулярной генетики, к сожалению, не соответствуют набору уровней организации генетических и эколого-генетических систем и процессов, с которыми работает селекционер, повышающий урожай создаваемого сорта.

Рассмотрим эти системы в совокупности от самой сложной до самой элементарной [15]: 1 — взаимодействие генотип — среда, 2 — дифференциальная активность олигогенов и полигенов в онтогенезе, 3 — мультилокусный эпистаз, 4 — полигены с доминированием и парным эпистазом, 5 — полигены с аддитивным действием, 6 — олигогены с межлокусными взаимодействиями (парные эпистазы разных типов); 7 — олигогены с внутрислокусными взаимодействиями (доминирование, сверхдоминирование), 8 — олигогены с аддитивным действием.

Классический менделизм достаточно хорошо работает на 8-м уровне. Эксперименты Г. Менделя были сделаны именно с олигогенами 8-го уровня. Однако описанный Н.В. Тимофеевым-Ресовским в 1934 г. [9] феномен пенетрантности показал, что и на этом уровне классический менделизм не всегда работает идеально, как обычно излагается в учебниках генетики. Серию серьезных вопросов вызывает 7-й уровень.

Вопрос 1. О природе доминирования.

В 1925 г. Н.В. Тимофеев-Ресовский [10] подчеркнул: «Доминантность или

рецессивность не является специфическим свойством самого гена, а зависит от того, на какую генотипическую почву попадает этот ген».

В 1994 г. В.Г. Митрофанов [11] четко показал, что «после расшифровки генетического кода стало ясно, что ген как таковой не может взаимодействовать с другими генами. Все известные типы взаимодействий осуществляются через признаки, которые контролируются генами» (следовало бы добавить: детерминирующими признаком в единой системе с конкретными меняющимися лим-факторами среды). И далее: «Иными словами, доминантность — это свойство признака, а не гена».

В коллективной монографии [2] содержится огромное количество фактов смены доминирования практически у всех экономически важных свойств яровой пшеницы в разных географических точках. Сдвиги доминирования (практически такой же силы, как по географическим точкам) были найдены и в каждой точке по годам выращивания блоков диаллельных скрещиваний. Эти факты противоречат общей традиции до сих пор называть гены (аллели) доминантными и рецессивными в большинстве генетических публикаций и во всех существующих каталогах генов.

Вопрос 2. О природе сверхдоминирования. Дж. Финчем в 1968 г. [12] постулировал следующий механизм моногибридного (моногонного) гетерозиса. Если некий фермент является тетрамером, то на аллелях гетерозиготного локуса будут «штамповаться» две полипептидные цепочки: А и а. При случайной «сборке» молекул энзима в клетке будут образовываться структуры: АААА, АААа, ААаа, Аааа, и аааа, т.е. пять типов молекул энзима, так называемые изозимы (изоферменты). Если все пять изозимов имеют разные температурные оптимумы каталитической активности (например 10, 13, 16, 19 и 22°C), то в течение

суток при колебании температур от 10 до 22°C растение, имеющее 5 изоцимов, будет расти быстро в течение всего дня. Родители с гомозиготными локусами будут расти хорошо, один лишь при 10°, другой — при 22°C. При других температурах они приостановят рост. За несколько суток у гибрида накопится существенный гетерозисный эффект по приросту. Напомним, что этот гибрид имеет только один гетерозиготный locus.

Таким образом, генетическая комплементация (в частности, моногенный гетерозис) немислима без переопределений вкладов каждого изоцима в признак на фоне меняющихся температурных оптимумов для каждого изоцима. Это значит, что сверхдоминирование — это совместный продукт смены внешних оптимальных температур с поочередным «подключением» в «работу» на прирост разных изоферментов.

Итак, 7-й уровень генетических процессов — олигогены с внутрилочусными взаимодействиями — не может быть строго описан только генетически на языке алгоритмов Г. Менделя, без тщательного изучения лим-факторов среды во времени и по фазам онтогенеза. Этот уровень в сильной степени экологически зависим.

Следующие уровни — от 6-го до 1-го — также в сильной степени экологически зависимы.

6-й уровень — парные эпистазы разных типов — обнаруживает сдвиги по географическим точкам и по годам выращивания блоков в каждой точке [2].

5-й уровень — полигены с аддитивным действием включает в себя кроме аддитивных вкладов все эпистазы гомозиготных локусов. Известно, что они входят в коварианс родитель-потомок [13], по которой оценивается аддитивная дисперсия признака в алгоритмах количественной генетики.

4-й уровень — полигены с доминированием и парным эпистазом — в эк-

спериментах программы «ДИАС» показал очень сильную зависимость от смены лим-факторов среды [2].

3-й уровень — мультилокусный эпистаз [14] сегодня не может быть строго идентифицирован современными алгоритмами генетического и молекулярно-генетического анализов, однако, по косвенным данным (частые превращения на графах Хеймана в разных средах комплементарного эпистаза в дубликатный, и наоборот), можно с большой вероятностью предположить, что мультилокусный эпистаз также очень зависим от смены лимфакторов внешней среды.

2-й уровень в сильной степени индуцируется внешними лим-факторами: это белки теплового и холодового шоков, Ca₂-кальмодулин, трансмембранный потенциал, модуляторы, сайленсерсы, энхансерсы, транспозоны, эпигенетические переключения [15].

1-й уровень — ВГС. Механизмы ВГС, как показала ТЭГО, — это смена спектров и чисел генов, детерминирующих сложный признак растения при смене лим-фактора внешней среды. Это и есть то самое «единство организма и среды», о котором говорилось в философско-биологических публикациях, но оно до сих пор не вошло в практически работающие алгоритмы.

Можно видеть, что из 8 уровней организации эколого-генетических систем, с которыми работает селекционер, генетически улучшающий сложные хозяйственно важные свойства растений, традиционный менделизм способен более или менее строго описать лишь 8-й самый нижний уровень. Остальные 7 уровней могут быть поняты и строго описаны только на языке ТЭГО сложных продуктов взаимодействия генотип — среда.

Итак, оказалось, что ни язык традиционной генетики Г. Менделя и производные от него языки моделей Хеймана, Гриффинга, Лаша, Райта и др., ни язык современной молекулярной

генетики не способны строго описать эколого-генетическую организацию любого сложного, экономически значимого свойства растений, развивающегося на фоне меняющихся лим-факторов внешней среды и «блуждающих» спектров генов, детерминирующих это свойство во времени (по фазам онтогенеза и меняющимся лим-факторам) и дать прогнозы (сначала качественные, в будущем количественные) генетическим параметрам популяции, эффектам трансгрессий, эффектам гетерозиса, сдвигам знаков и величин генотипических корреляций и тд. Сделать это способен только язык ТЭГО количественных признаков.

Можно видеть, что вряд ли давняя традиция генетики — «надо изучать генетику признаков» — сегодня является бесспорной при решении селекционных задач. В принципе на растениях можно замерить десятки и сотни тысяч признаков, т.е. число измеренных признаков может существенно превышать число генов в геноме данного вида. Изучив менделевскую генетику каждого из этих признаков, мы получим огромный «ворох» экспериментальной генетической информации, который вряд ли будет полезен селекционеру.

Для селекции много важнее — создание экспрессных методов точной идентификации семи главных физиолого-генетических систем (аттракции, микрораспределений продуктов фотосинтеза, адаптивности, горизонтальной устойчивости, «оплаты» лим-факторов почвенного питания, толерантности к загущению и генетической вариабельности длин фаз онтогенеза), способных генетически повысить урожай в конкретной среде [15].

Генетическая характеристика хозяйственно важного признака, полученная при больших затратах труда и времени методами генетического анализа по Менделю или Хейману, обязательно изменится в следующем году или в новой экологической нише.

Эту ситуацию, ставшую ясной для нас в период 1984-2008 г., чувствовал и предвидел НМ. Вавилов еще в 1935 г. Он писал: «Мы не будем удивлены, если основательное изучение наследственности количественных признаков приведет к коренной ревизии упрощенных менделистических представлений» [16].

К сожалению, сегодня мы знаем только то, что в нужные селекционеру плюсовые эколого-генетические сдвиги аттракции, микрораспределений, адаптивности, горизонтальной устойчивости, «оплаты» лим-факторов почвенного питания, толерантности к загущению и оптимальных длин фаз онтогенеза вносят вклад все 8 вышеперечисленных уровней организации систем и процессов, однако в каких пропорциях, с какой стабильностью и с какой иерархией приоритетов вкладов они работают — вот этого не знает никто.

Назовем итоговое плюсовое эколого-генетическое отклонение особи (или сорта) от популяционной средней, порожденное всеми 8 уровнями эколого-генетических систем, «сложным полезным сдвигом» (СПС), или «complex useful displacement» (CUC).

С позиций ТЭГО для резкого повышения эффективности селекции по хозяйственно важным признакам необходимо создать специальный уникальный фитотрон, позволяющий в любую фазу онтогенеза родителей и гибридов «выводить» с помощью «удара» нужным лим-фактором среды все 8 эколого-генетических систем на признак, закладывающийся в эту фазу, и оценивать характер «противостояния» данной фазы (по уровню признака) лим-фактору-стрессору. При этом поведение гибридов покажет некую «среднюю» характеристику передачи потомству всей совокупности 8 эколого-генетических систем. Но нельзя гарантировать, что мы достигнем максимально возможной эффективности генетического улучшения продуктив-

ности и урожая, однако, повысить ее в десятки раз, а по точности идентификации генотипов в 1000 раз вполне возможно [17].

Общепринятая во всем мире система организации селекции растений для генетического улучшения сложных хозяйственно ценных признаков размещает селекционные центры по зонам селекции — регионам, в которых экологические условия в среднем достаточно однородны, так что новый сорт способен на территории данной зоны в среднем обогнать по продуктивности и урожаю прежний (стандартный) сорт. Такая структура системы селекцентров возникла только потому, что до последнего времени генетика не могла расшифровать и объяснить селекционерам механизм ВГС — важнейшего феномена повышения урожая в любой конкретной зоне селекции. Отсутствие фундаментальных знаний о природе ВГС и отсутствие методов его прогнозирования и управления им привели к ситуации, когда даже очень опытные и заслуженные селекционеры, пытаясь максимизировать вклад эффекта ВГС в повышение урожая, используют сегодня ту же технологию визуального отбора по фенотипическому уровню признака, которую применяла 10 тыс. лет тому назад первобытная женщина в набедренной повязке из козьей шкуры, выйдя из древней пещеры и отбирая колосья на привлекающем поле пшеницы. Технология повышения вклада ВГС в продуктивность и урожай не подверглась какой-либо модернизации со стороны генетики, экологии, физиологии и других наук за последние 143 года (это возраст современной генетики). Эти науки, уйдя в глубины молекулярной биологии, просто перестали работать в направлении изучения природы ВГС, природы трансгрессий, генотипических и других корреляций, т.е. над задачами, решения которых насущно востребованы человечеством. «Более половины населения нашей плодород-

ной Земли имеет слишком мало пищи, и даже очень глубокое знание гена дает небольшое утешение голодным людям, пока оно не выражается в калориях» — справедливо считает известный сельскохозяйственный генетик Дж. Л. Брюейкер [18].

С позиций ТЭГО стали четко видны существенные недостатки традиционной структуры современных систем селекции растений.

1. Год отборов из популяции F_2 (или M_2) для каждого селекционера может быть либо типичным годом (по динамике лим-факторов среды) для данной зоны селекции, либо нетипичным. В нетипичный год лучшие фенотипы сформируют те генотипы, которые в типичный год «сядут». При отборе лучших фенотипов в нетипичный год и выбраковке оставшихся на делянках F_2 растений селекционер теряет все лучшие генотипы, способные дать наибольший урожай в типичный год. Вся работа по подбору пар для скрещивания, трудоемкого скрещивания (тысячи комбинаций), выращивания F_1 и F_2 — пропадает зря.

Типичные годы, которые обычно бывают от 4 до 6 в каждом десятилетии, позволяют селекционеру использовать в среднем только 5-летних сезонов из 10, зима — не используется, т.е. селекционер работает только 5 сезонов из 20. Если отборы из поля перености в фитотрон, где поворотом рукояток можно создать типичный год для любой точки Земли и любой зоны селекции, то надежность идентификации генотипов при отборе возрастет в 1000 раз, а сам селекционный процесс ускорится в 4 раза.

2. А.С. Серебровский [19] подчеркивал: «Для генетика-аналитика основной интерес представляют особенности генотипического каркаса популяции, и все его усилия должны быть направлены на то, чтобы обнажить этот каркас от одевающего его паратипического покрова». При отборе в поле «генотипический каркас» популя-

ции F_2 закрыт не только «паратипическим покровом», т.е. экологическим шумом (ЭШ), который обычно составляет 70–80% от фенотипической изменчивости (генотипическая изменчивость обычно около 10–30%). На делянках F_2 присутствуют еще генотипический конкурентный шум (ГКШ) и экологический конкурентный шум (ЭКШ). Их величины превышают в 4–5 раз генотипическую изменчивость, которую хочет «увидеть» селекционер при отборе. Оценки разрешающей способности визуальных отборов в поле проведены П.П. Литуном [20]. Селекционер при отборе по фенотипу 10000 растений получает одно генетически действительно ценное, в среднем это 0,01%.

В нашем коллективе созданы приоритетные принципы надежной идентификации генотипов по фенотипам в расщепляющихся популяциях: 1) принцип фоновых признаков (включен в энциклопедию «Основы жизни», повышающий надежность идентификации в 1000 раз [17]; 2) принцип «ортогональной» идентификации [21], работающий с еще большей эффективностью, и принцип метамерной идентификации для хвойных моноподиальных деревьев [22].

При идентификации лучших генотипов и их отборе из популяций F_2 в фитотроне можно легко убрать шумы ГКШ и ЭКШ путем посева зерен F_2 в кассеты с вертикальными трубками, изолирующими корни растений друг от друга, и уменьшить ЭШ тщательным перемешиванием и выравниванием субстрата. Это резко повысит эффективность работы принципа фоновых признаков. В поле с помощью фоновых признаков эффективность отборов уникальных генотипов повысилась с 0,01 до 15%, т.е. в 1500 раз [20]. В фитотроне эффективность идентификации генотипов на основе принципа фоновых признаков можно повысить до 80–90%.

В кассетах можно оценивать генетическую толерантность к загущению

агроценоза по отдельным растениям F_2 , в поле эту работу проводят только в $F_5 - F_6$, когда появляется возможность организовать делянки с градиентом густот, что требует наличия большого количества семян в каждой семье и затрат времени, до $F_6 - 4$ года

В фитотроне можно легко организовать в любую фазу онтогенеза один единственный (действующий в течение нужного промежутка времени) лим-фактор внешней среды и на его фоне подобрать фоновый признак с максимально эффективной разрешающей способностью для идентификации генетических систем «противостоящих» данному лим-фактору. Таким образом постепенно сформируется «библиотека» фоновых признаков для прецизионной идентификации наиболее ценных генетических систем, повышающих урожай. В полевых условиях организовать такую работу в принципе невозможно.

3 В современном растениеводстве открытого грунта пока отсутствуют методы строгой идентификации лим-факторов среды, действующих на разных фазах онтогенеза растений. Для закрытых систем, в т.ч. для ферментёров и для закрытого грунта в ростовых камерах разработана [23] хорошая формализованная теория и созданы алгоритмы идентификации лим-фактора путем поочередного «покачивания» каждого из факторов среды в замкнутой системе. Это в принципе позволяет отобрать нужные эколого-генетические системы для каждой фазы онтогенеза на фоне типичной динамики лим-факторов конкретной зоны селекции. «Фазовая» селекция позволит создавать сорта, превышающие стандартные по урожаю не на 3–4 ц/га, а на 8–12 ц/га и более.

4 Каждый селекционер, например, работающий с пшеницей, ежегодно организует от 1000 и более скрещиваний. Это вызвано тем, что до последнего времени не была расшифрована эколого-генетическая структура транс-

грессий и отсутствовала строгая теория подбора родительских пар для гибридизации. Сейчас механизм трансгрессий расшифрован, теория подбора пар в основном создана, поэтому для надежного получения трансгрессий достаточно скрещивать не 1000 сортов, а лишь 5~6 прошедших строгий эколого-генетический подбор родителей. Это означает, что возможно сокращение объемов гибридизации в 200 раз по сравнению с традиционной полевой селекцией.

5. В поле при селекции на скороспелость короткие фазы онтогенеза (например, фазы выход в трубку и колошение) протекают так быстро, что почти невозможно измерить их генетический полиморфизм и надежно подобрать пары для скрещивания: один родитель — с наиболее короткой фазой выход в трубку, другой — с кратчайшей фазой колошение. В работе [24] показана возможность «растянуть» эти фазы в условиях закрытого грунта, четко их увидеть и создать генотипы на 10⁴–12 дней более скороспелые, чем родительские сорта твердой пшеницы.

6. В фитотроне можно создавать любые типы и уровни засоления и кислотности почвы, что очень сложно осуществить в полевых экспериментах. Так, Международный центр консультативной группы по с.-х. исследованиям «ИКАРДА» (Сирия) совместно с Казагро инновациями недавно организовал под Кзыл-Ордой проект селекции ячменя на солестойкость, засухоустойчивость и устойчивость к поздним весенним заморозкам. Главный метод — диагностирование соле- и засухоустойчивости на ранних фазах роста и развития в фитотронных камерах с помощью маркерных черт высокой продуктивности [25].

7. В фитотроне легко воздействовать на растения ультрафиолетом, моделируя эффект озоновых дыр, чего нельзя сделать в поле. Селекция на устойчивость растений к ультрафио-

лету объявлена ФАО ООН всемирной актуальной проблемой.

8. В фитотроне можно строго количественно вести селекцию на увеличение выделения корнями пшеницы, ячменя и других злаковых культур аллелопатических веществ, угнетающих и даже убивающих сорняки на полях. Это новое направление селекции успешно реализуется сейчас в Японии и Китае в специально сконструированных фитотронных камерах.

9. В фитотроне можно строго организовать эксперименты по взаимодействию градиентов почвенных лим-факторов с метеорологическими, градиентов средств химической и биологической защиты, градиентов заражения болезнями и вредителями и т.п.

10. Благодаря искусственной выравниваемости лим-факторов (почвенных и метеорологических) в фитотроне можно существенно сократить число растений в повторностях и число самих повторностей в организации эксперимента, что позволит уменьшить себестоимость селекционного процесса.

11. Сейчас множество людей на Земле, особенно женщины и дети, страдают от недостатка в пище микроэлементов. По данным Академии питания Казахстана, более 1,5 млн человек в Казахстане поражены железодефицитной анемией. Добавки микроэлементов не решают проблемы, надо повышать естественное содержание микроэлементов в зерне. Недавно сформулирован биологический (селекционно-генетический) подход естественного повышения содержания микроэлементов в растениях. Он получил название «биофортификация» [25]. Под эгидой ООН, Всемирного банка, Консультативной группы по международным с.-х. исследованиям (КГМСХИ) начата реализация международной программы «Harvest Plus». Это — альянс из 40 научных организаций, занимающихся генетикой и селекцией с.-х. культур (в основном зерновых) для повышения

содержания микроэлементов. Международный центр пшеницы и кукурузы (СИММИТ, Мексика) является одним из лидеров этой важнейшей программы. Первый этап — изучение генетической вариабельности содержания железа, цинка и бета-каротина в пшенице, рисе, кукурузе, просо, сорго, картофеле и др., оценка генетической стабильности повышенного содержания микроэлементов, оценка взаимодействия генотип — среда применительно к признакам содержания в зерне железа и цинка, оценка взаимодействия генотип — технология по тем же признакам.

Эти работы не могут быть выполнены без фитотрона особой конструкции с возможностью точного составления микроэлементного состава субстрата.

12. Только в фитотроне возможна селекция на способность генотипа давать много качественной продукции в закрытом грунте при недостатке света (экономия электроэнергии), при пониженной температуре (экономия топлива).

13. Только в фитотроне можно точно количественно изучать генетику минерального питания растений и вести селекцию на высокую оплату урожая малых доз азота, фосфора, калия и других элементов минерального питания. Известно, что в общую себестоимость растениеводческой продукции стоимость азотных удобрений вносит вклад не менее 50-60%.

14. Только в селекционном фитотроне может быть эффективно «перелопачена» коллекция ВИР имени Н.И. Вавилова для обнаружения максимальных СПС для каждой зоны селекции РФ и для каждой фазы онтогенеза любой культуры. Сегодня в ВИРе (как и в РФ) нет конвейерно работающей технологии по оценке конкретных донорских качеств сортов по агрономически важным характеристикам для типичных лет в разных зонах селекции.

Конструкция уникального селекционного фитотрона не должна повторять типы ранее построенных фито-

тронов в СССР (Одесса, Харьков, Омск, Красноярск, Краснодар и т.д.). Это должен быть специализированный генетико-селекционный фитотрон, впитавший в себя новейшие разработки XXI века. Фитотрон должен быть сердцевиной Российского федерального центра исследований по селекции с.-х. культур. В Германии такой федеральный центр уже создан и сейчас он очень эффективно работает. Фитотрон обязательно должен иметь оригинальную приоритетную конструкцию, поскольку ТЭГО — приоритетная теория России. Многие узлы его, очевидно, будут защищены патентами. Селекционные технологии в нем пойдут по уже сформулированным и апробированным эколого-генетическим направлениям и десяти ноу-хау, созданных в рамках ТЭГО. Компьютерные программы сопровождения селекционных технологий будут приоритетными и закрытыми.

Фитотрон с приоритетными научными и инженерными насыщениями сможет предложить на мировом уровне быстрое и надежное выведение нужного сорта определенного вида растений для любой растениеводческой точки Земли и для любой агротехнологии. При этом заказчик получит образец семян созданного нового сорта, а все ноу-хау, патенты, программы сопровождения наукоемких селекционных технологий, вся «кухня» центра останется закрытой на достаточно длительное время и сможет приносить России существенные доходы, создавая и реализуя новые урожайные и устойчивые сорта как для России, так и для любого зарубежного заказчика.

Известно [26], что любой мегапроект развивается во времени путем осуществления следующих этапов: 1. Формирование идеи. Осуществляется первооткрывателями. Этот этап фактически выполнен. Созданы принцип фоновых признаков и ТЭГО.

2. Осмысление идеи. Этот этап осуществляется мыслителями. Они дово-

дят идею до той степени ясности, когда возможность (или невозможность) мегапроекта становится очевидной для относительно широкого круга элиты (под элитой понимаются люди, способные мыслить в заданных масштабе и теме).

Для данного мегапроекта нужны мыслители в научных направлениях: экологическая генетика сложных хозяйственно ценных признаков, экологическая физиология тех же признаков, математические модели сложных признаков, агрометеорология, подходы к инженерному воплощению фитотрона и осмысление элементов его конструкции, уточнение целей и задач селекции внутри разных родов и видов растений, энергетические параметры фитотрона, анализ себестоимости и результативности селекции в фитотроне и в поле. Нужны специалисты: экологические генетики, экологические физиологи, системные математики, агрометеорологи, инженеры систем закрытого грунта, опытные селекционеры-эксперты, энергетики, экономисты.

3. Перенесение теории в область практики. Организация практической деятельности. Организация — это человек, которому в чистом поле надо построить, например, авиационный завод. Есть чертежи будущего самолета. В лучшем случае к чертежам есть ресурс. В худшем — ничего, кроме чертежей, нет. Все задачи имеют принципиально новый характер, списать у кого-либо решение невозможно. Решение задач, в т.ч. и по привлечению ресурса, требует озарения. Механический подход к процессу невозможен, скопировать ничего нельзя.

4. Руководство организованным в общих чертах практическим процессом. Для этого нужен руководитель. Он развивает ключевые направления, Процесс уже идет не в чистом поле. Как минимум поставлены палатки, обеспечено финансирование и найдены ключевые решения.

5. Администрирование, контроль работы механизма. Администратор следит за плановой работой механизма точно так же, как механик следит за давлением масла и другими техническими характеристиками. Требуется четкое исполнение. Творчество он проявляет только в организации работы рядовых исполнителей.

6. Механическое исполнение работ. Исполнители подобны разновидностям инструмента. От них требуется точное исполнение поставленных задач. Творчество возможно лишь в очень узких рамках.

Итак, приблизительный анализ эффективности фитотронной селекции:

1. Организация процедур отбора в F_2 в фитотроне ускоряет селекционную работу в 4 раза.

2. Идентификация генотипов по их фенотипам с помощью принципа фоновых признаков и систем ортогональной идентификации в 1000 раз эффективней визуальной идентификации в поле, а в фитотроне — в 2000 раз.

3. Отборы лучших из семи эколого-генетических систем для каждой фазы онтогенеза в фитотроне позволяют создавать сорта с прибавкой урожая в 2-4 раза большей, чем у сортов, создаваемых в поле (за счет возможности идентифицировать любой лим-фактор среды в фитотроне и за счет вывода на каждую фазу онтогенеза нужных для оценки генетических систем адаптивности и др.).

4. За счет расшифровки механизмов трансгрессий и развития строгой теории подбора родительских пар вместо 1000 скрещиваний в год (сейчас так работают селекцентры) будут проводиться 5-6 скрещиваний, что эффективней в 200 раз.

5. Отбор индивидуальных растений на генетическую толерантность к загущению в фитотроне возможен в F_2 , в поле — в $F_5 - F_6$. Фитотрон экономит селекционеру 3-4 года работы и снимает необходимость в слишком больших площадях питомника отбора.

6. Существует много новых актуальных направлений селекции растений, реализовать которые можно только через организацию селекционного процесса в фитотроне:

— на устойчивость к кислым и засоленным почвам;

— на устойчивость к ультрафиолету озоновых дыр в атмосфере;

— на увеличение выделения корнями аллелопатических веществ, угнетающих сорняки;

— на устойчивость к недостатку света и к пониженной температуре (для растений закрытого грунта);

— на высокую оплату урожаем при малых дозах азота, фосфора, калия и других компонентов минерального питания.

Подчеркнем еще раз: фитотрон должен быть стержнем принципиально новой инновационной структуры — Российского Федерального Центра селекции растений.

Библиографический список

1. Брюейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика, М.: Колос, 1966.
2. Вавилов Н.И. Избранные труды. М-Л, 1965. Т. 5.
3. Глазко В.И., Глазко Г.В. Толковый словарь... М.: Академкнига. Т. 2.
4. Глазко В.И. Вавилов и его время. Хроника текущих событий. Киев, 2005.
5. Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири, Новосибирск, СО АН, 1984.
6. Драгавцев В.А. Библиография деятелей науки. ГНУ ГНЦ РФ ВИР. СПб, 2005.
7. Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Доклады АН СССР, 1984. Т. 274. № 3. С. 720-723.
8. Драгавцев В.А. Новый метод эколого-генетического анализа полигенных количественных признаков растений. ВИР. СПб, 2005.
9. Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов с.-х. растений по урожайности, устойчивости и качеству. Дополненное издание, ВИР, СПб, 2002.
10. Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н. Аутостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах. Красноярск, СО АН СССР, 1979.
11. Кочерина Н.В., Драгавцев В.А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб, АФИ, 2008.
12. Кочерина Н.В. Теория ошибок идентификации генотипов отдельных растений по их фенотипам по количественным признакам в расщепляющихся популяциях на ранних этапах селекции // С.-х. биология, 2007. № 1. С. 96-102.
13. Литун П.П. Доклад на 4-м Всесоюзном Съезде ВОГИС, 2 февраля 1982 г., Кишинев.
14. Макарова Г.А. Наследование продолжительности межфазных периодов онтогенеза яровой пшеницы в связи с селекцией на скороспелость // С.-х. биология, 1996. № 1. С. 72-79.
15. Митрофанов В.Г. Доминантность и рецессивность. М. Наука, 1994.
16. Новости ЦАЗ. № 35, январь - март 2008, Ташкент.
17. Проект Россия, Книга 2, С. 9-10.
18. Серебровский А.С. Генетический анализ. М. 1970.
19. Тимофеев-Ресовский Н.В. Связь между геном и внешним признаком (феноменология проявления признака), 1934. Перезд. Н.В. Тимофеев-Ресовский, Избранные труды. М.: Медицина, 1996.
20. Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа // Журнал экспериментальной биологии. Серия А, 1925. Т. 1. С. 93-142.

21. Финчем Дж. Генетическая комплементация. М.: Мир. 1968.
22. Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бёрнер 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.
23. Allard R.W // Annual Rev.Genetics, 1999. V. 33. P. 1-27.
24. Bomer A., Schumann E., Furst 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. V. 105. P. 921-936.
25. Kragavtsev V.A. Integration of Biodiversity and Genom Technology for Crop Improvement // National Institute of Agrobiological Resources, Japan, Tsucuba, 2000. P. 93-95.
26. Kragavtsev V.A. Algorithms of an ecology — genetical survey of of genofond and methods of creating the varieties of crop plants for yield, resistance and quality. VIR, St.-Petersburg, 2002.

Рецензент — д. с-х. н. В14 Глазко

SUMMARY

Problems of low efficiency of introduction methods of both general and private genetics in practical selection work are considered. 14 major factors complicating the opportunity of using results of genetic researches for needs of practical selection are identified. Principal causes of changes in contribution of various genes in phenotype of the same traits depending on environmental factors, specificity of allele combinations of various genes (genotype environments) were analyzed. The necessity of detailed analysis of phenotype variability of contrast genotypes in cultivated plants on the background of controllable changes of environmental factors with the use of polyfactorial analysis is discussed in the article.

Key words: genotype, phenotype traits, polyfactorial analysis, variability.