

**МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ.
СООБЩЕНИЕ II. АЛГОРИТМЫ УПРАВЛЕНИЯ
ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННЫМ УЛУЧШЕНИЕМ
ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ СВОЙСТВ САМООПЫЛИТЕЛЕЙ***

И.М. МИХАЙЛЕНКО, В.А. ДРАГАВЦЕВ

Рассматриваются принципиально новые подходы к решению задач подбора родительских пар (сортов) для скрещивания и прогноза эколого-генетического портрета будущего нового сорта. Предложен алгоритм управления селекционным процессом на базе математических моделей взаимодействия «генотип—среда», заключающийся в последовательном выборе вариантов взаимодополняющих эколого-генетических портретов потенциальных родителей и прогнозировании результирующих количественных селекционных признаков. При этом выбор вариантов осуществляется до требуемой степени совпадения прогнозируемых и заданных селекционных признаков. При наличии управляемости экологическими факторами такой выбор дополняется оптимизацией параметров среды, чем обеспечивается максимальное использование эколого-генетического потенциала родителей и последующее повышение надежности идентификации генотипов потомства по их фенотипам.

Ключевые слова: математические модели, селекционные технологии, растения-самоопылители.

Keywords: mathematical modeling, plant breeding technologies, self-pollinators.

Из количественной генетики известно (1), что фенотипическая изменчивость любого количественного признака, наблюдаемая невооруженным глазом в расщепляющейся популяции, описывается как

$$v_{ph} = v_g + v_e \quad [1],$$

где v_{ph} — фенотипическая, v_g — генотипическая и v_e — экологическая дисперсия, вызываемая вариациями условий среды для отдельных растений из популяции.

Селекционеру важно знать генотипическую дисперсию признака продуктивности, так как отбор лучших генотипических сдвигов и их дальнейшее закрепление при вегетативном размножении (например, картофеля или плодовых древесных растений) приводит к повышению продуктивности, устойчивости и качества новых клонов. В настоящее время ее быстрая оценка (без смены поколений) осуществляется на основе искусственного выравнивания фона выращивания расщепляющейся популяции, использования эталонов (сравнение фенотипической изменчивости в дикой или расщепляющейся популяции (v_{ph}) с изменчивостью в клонах или чистых линиях, полученных из этой популяции (v_e) (1), применения принципа Шрикганди (2-4) и принципа фоновых признаков (5-10), который оказался наиболее точным и надежным из подходов (11-13).

У зерновых самоопыляющихся культур генотипическую дисперсию v_g довольно просто оценить по дисперсии средних величин признаков для делянок сортов в коллекционном питомнике селекцентра (при расчете средней величины признака у сорта на делянке все шумы элиминируются, и средняя величина признака на делянке представляет собой генотипическое значение признака, а дисперсия деляночных средних — v_g). Однако зерновые культуры не размножаются клонами или прививкой, поэтому для прогнозирования возможного генетического улучшения их продук-

* Статью «Математические модели в селекции растений. Сообщение I. Теоретические основы идентификации генотипов по фенотипам при отборе в расщепляющихся поколениях» см. в журнале «Сельскохозяйственная биология», 2013, № 1: 26-34.

тивности и урожая селекционер должен знать аддитивную генетическую дисперсию (v_a).

Известно (1), что

$$v_g = v_a + v_d + v_i \quad [2],$$

где v_a — аддитивная дисперсия (вызываемая разнообразием аддитивно действующих полигенов), v_d — генетическая дисперсия, обусловленная эффектами доминирования, и v_i — дисперсия за счет эффектов эпистаза.

До недавнего времени в количественной генетике был только один принцип оценки v_a — по корреляции «родитель—потомок» $cov_{op} = 1/2v_a$ или по корреляции родственников (полусибов) $cov_{hs} = 1/4v_a$ (12).

Этот принцип требует смены поколений, поэтому он не может работать в популяциях F_2 . До сих пор селекционеры визуальнo отбирают из F_2 лучшие фенотипы, но не лучшие генотипы и тем более не лучшие аддитивные генотипы (трансгрессии). Такой отбор имеет очень низкую эффективность. П.П. Литун (13) отмечает, что с помощью принципа фоновых признаков эффективность отборов у ячменя удалось довести до 15 %, тогда как разрешающая способность современных технологических схем отборов — 0,01 % (то есть эффективность идентификации индивидуальных генотипов повысилась в 1500 раз).

В 1979 году был создан метод экспрессной оценки (без смены поколений) v_a количественных признаков по симилярности их реакции в экологическом градиенте (14), в 1998 году — метод экспрессной оценки v_a для любой из семи генетико-физиологических систем, вносящих вклады в продуктивность особей и урожай с единицы площади фитоценоза. Второй из них лег в основу математических моделей «генотип—среда» и алгоритмов идентификации генотипов по фенотипам, которые были описаны нами ранее (15).

Эти задачи соответствуют этапам решения общей проблемы управления генетико-селекционным процессом, включающей 1) оценку механизмов трансгрессий и подбор родительских пар из коллекции сортов; 2) оценивание величин вкладов генетико-физиологических систем родителей в улучшаемый признак; 3) прогнозирование селекционных признаков трансгрессивных генотипов; 4) скрещивание и получение популяций F_2 ; 5) идентификацию индивидуальных генотипов по фенотипам и сравнение отобранных трансгрессий с прогнозами.

Задачи, рассматриваемые в настоящей работе, — подбор родительских пар для обеспечения заданного результата скрещивания и предсказание результата скрещивания родительских пар. Отправная точка в этом — задание сочетания требуемых генетико-физиологических систем, определяющих уровни селекционных признаков (СП), которое необходимо получить уже во втором (расщепляющемся) потомстве. Информационно-алгоритмической основой такой задачи служит понятие «эколого-генетический портрет», подробно описанное в первом сообщении (см. журнал «Сельскохозяйственная биология», 2013, № 1, с. 26-34). Он представляет собой комбинацию положительных откликов, или сдвигов СП, полученных от вкладов семи генетико-физиологических систем в модуль конечной продукции. Указанная комбинация может быть представлена в виде вектора этих откликов $\Delta\Phi^T = [\Delta\varphi_1, \Delta\varphi_2, \Delta\varphi_3, \Delta\varphi_4, \Delta\varphi_5, \Delta\varphi_6, \Delta\varphi_7]$ или графической диаграммы (рис. 1). На самом деле такой эколого-генетический портрет более сложен, имеет несколько уровней и дополнительно включает сдвиги СП в других модулях количественных признаков. Однако чаще всего усилия селекционера направлены на получение требуемого сочетания СП именно по продуктивности и величине урожая. Кроме того, этот портрет

будет неполным, так как на других модулях, предшествующих конечному, не проявляется эффект воздействия всех семи генетико-физиологических систем. В частности, влияние системы аттракции и микрораспределений обнаруживается только на заключительных этапах онтогенеза (образование конечного продукта).

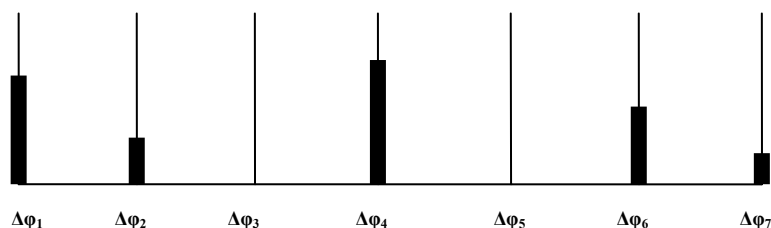


Рис. 1. Эколого-генетический портрет сорта (генотипа) на выходном модуле культуры: вклады системы аттракции ($\Delta\phi_1$), системы микрораспределений ($\Delta\phi_2$), систем адаптивности (устойчивости к климатическим и химическим стрессорам среды) ($\Delta\phi_3$), системы полигенного иммунитета к возбудителям болезней растений, выработки растениями защитных механизмов ($\Delta\phi_4$), систем «оплаты» продуктивностью лимитирующих элементов почвенного питания ($\Delta\phi_5$), вклад толерантности к загущению ($\Delta\phi_6$) и вариабельности периодов онтогенеза (возможность селекционного «увода» критической фазы онтогенеза от удара стрессора) ($\Delta\phi_7$).

Общая схема решения задач подбора оптимальной родительской пары. Представим сначала исходную информационную ситуацию, в которой решается задача. В распоряжении селекционера есть набор СП конечного продукта (выходного модуля) $X^*(T)$, которые должны быть получены в результате скрещивания, а также есть данные о динамике всех лимитирующих факторов для места возделывания полученного гибрида — $F(t)$. Кроме того, селекционер располагает исходным базовым сортом или гибридом, СП которого должны быть улучшены, а также банком данных математических моделей потенциальных родителей, посредством которых для заданной динамики экологических условий и используемой технологии может быть предсказан конечный результат — $\bar{X}(T)$, где T — время окончания вегетации.

Сам базовый сорт был создан в результате предыдущих актов селекции, и по нему в дополнение к математической модели «генотип—среда», имеется эколого-генетический портрет — $\Delta\Phi_0^T = [\Delta\phi_{10}, \Delta\phi_{20}, \Delta\phi_{30}, \Delta\phi_{40}, \Delta\phi_{50}, \Delta\phi_{60}, \Delta\phi_{70}]$, полученный для оптимальных условий произрастания. Наличие модели и эколого-генетического портрета позволяет селекционеру предсказать конечный результат и оценить вклады всех генетико-физиологических систем. Поэтому, моделируя рост и развитие сорта, мы можем по отрицательным вариациям экологических факторов оценить отрицательные сдвиги или провалы по всем требуемым СП:

$$-\Delta\bar{X}_k(T)$$

и одновременно получить прогнозный эколого-генетический портрет для заданных условий произрастания:

$$\Delta\hat{\Phi}_k(T).$$

Затем, используя принцип экспрессной оценки аддитивности действия генетико-физиологических систем (14), мы заполняем недостающие элементы на эколого-генетическом портрете и получаем прогнозный эколого-генетический портрет лучших трансгрессий в поколении F_2 :

$$\Delta\hat{\Phi}_{k+1}(T),$$

после введения которого в математическую модель «генотип—среда» мож-

но предсказать ожидаемый результат по заданным СП:

$$\widehat{X}_k(T).$$

Сравнивая его с требуемыми значениями $X^*(T)$, можно принять решение о прекращении скрещивания или перейти к его следующему возможному варианту. Последовательно перебирая все доступные для скрещивания варианты, мы окончательно выберем тот, который обеспечивает наибольшее приближение к требуемым значениям СП — $X^*(T)$.

Мы рассмотрели общую схему подбора родительских пар для модуля конечной продукции. Однако часто задача выбора усложняется необходимостью дополнительного учета существенного воздействия со стороны генетико-физиологических систем на состояние некоторых промежуточных модулей, например на следующий модуль: «число зерен на растении (ЧЗР)», умноженное на «массу одного зерна (М1З)» = «масса зерен с растения (МЗР)». Результат, выраженный через указанный модуль, определяет продуктивность особи.

Алгоритм подбора оптимальной родительской пары. Рассмотрим более подробно алгоритм оптимального подбора родительской пары для зерновых самоопыляющихся культур при рассмотрении зерновой продуктивности и модуля ЧЗР × М1З = МЗР.

Допустим, что на рисунке 1 приведен эколого-генетический портрет исходного генотипа (сорта), который мы хотим улучшить по устойчивости к стрессам и по «оплате» продуктивностью лим-фактора почвенного питания. Видно (см. рис. 1), что на эколого-генетическом портрете по этим показателям имеются пропуски, так как отклики воздействия соответствующих генетико-физиологических систем здесь нулевые ($\Delta\phi_3 = 0$, $\Delta\phi_5 = 0$).

Из имеющегося у селекционера банка данных потенциальных родителей мы выбираем вариант, на эколого-генетическом портрете которого указанные пробелы заполнены (рис. 2, А).

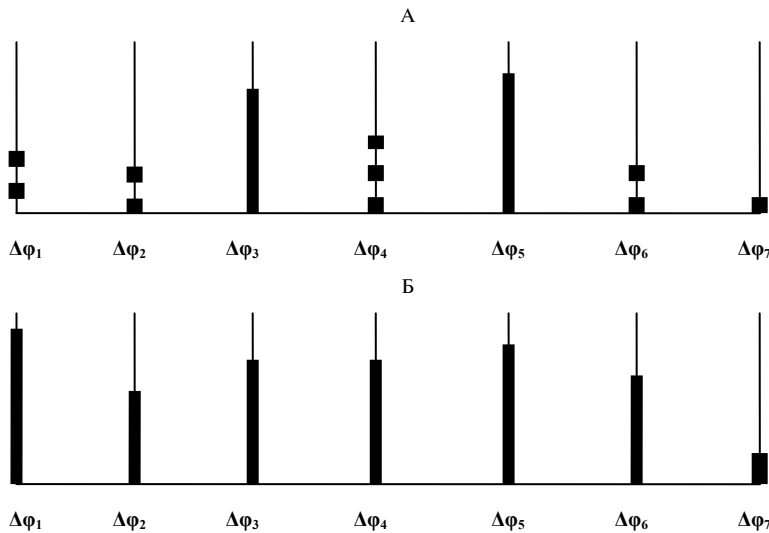


Рис. 2. Эколого-генетический портрет сорта (генотипа) с требуемыми селективными признаками по адаптивности и «оплате» лим-фактора почвенного питания (столбиками с разрывами показаны вклады других генетико-физиологических систем) (А) и прогнозный эколого-генетический портрет сорта (Б), полученный при его совмещении с исходным сортом (см. рис. 1) при условии аддитивности действия генетико-физиологических систем.

В случае если действия генетико-физиологических систем аддитивны, мы имеем право совместить эколого-генетические портреты родителей

и получить прогнозный эколого-генетический портрет будущего сорта (см. рис. 2, Б).

Введем реакции генетико-физиологических систем, которые представляют собой компоненты прогнозного эколого-генетического портрета, в выходной модуль математической модели «генотип—среда» (15):

$$\begin{aligned} \begin{bmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \\ \dot{x}_3 \end{bmatrix}_j &= \begin{bmatrix} a_{11}(\varphi_3) & a_{12}(\varphi_2) & a_{13}(\varphi_1) \\ a_{21}(\varphi_2) & a_{33}(\varphi_3) & 0 \\ a_{31}(\varphi_1) & 0 & a_{33} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \end{bmatrix}_j + \begin{bmatrix} b_1(\varphi_5) \\ b_2 \\ b_3 \end{bmatrix} [u(t)] + \\ &+ \begin{bmatrix} 0 & c_{12}(\varphi_3) & c_{13}(\varphi_3) \\ 0 & 0 & c_{23} \\ c_{31} & c_{32} & c_{33} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} f_1(t) \\ f_2(t) \\ f_3(t) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & d_{14} & 0 & d_{16} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & d_{34} & 0 & d_{36} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \Delta\varphi_1 \\ \Delta\varphi_2 \\ \Delta\varphi_3 \\ \Delta\varphi_4 \\ \Delta\varphi_5 \\ \Delta\varphi_6 \\ \Delta\varphi_7 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \xi_1(t) \\ \xi_2(t) \\ \xi_3(t) \end{bmatrix}, \quad [3], \\ &t \in [t_0(\varphi_7); T(\varphi_7)] \end{aligned}$$

где приняты следующие обозначения: x_{1i} — масса зерна в колосе i -й особи, x_{2i} — масса мякоти в колосе, x_{3i} — масса соломы в колосе, u — обеспеченность (управление) азотным питанием; f_1 — световой фактор продуктивности, f_2 — температурный фактор продуктивности, f_3 — влага как фактор продуктивности; $\varphi_1 \dots \varphi_7$ — влияние генетико-физиологических систем; ξ_1, ξ_2, ξ_3 — случайные возмущения, отражающие информационную неопределенность модели; $a_{kj}, b_{ki}, c_{kj}, d_{kj}$ — динамические параметры модели.

Представим модель в более компактной векторно-матричной форме (15):

$$\begin{aligned} \dot{X}_i &= A(\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3)X(t) + b(\varphi_5)u(t) + C(\varphi_3)F(t) + D * [\varphi_4(t)\varphi_6(t)] + \xi(t), \quad [4], \\ &t \in [t_0(\varphi_7); T(\varphi_7)] \end{aligned}$$

в которой все переменные и параметры объединены в соответствующие векторы и матрицы.

Полученные в результате моделирования СП $X_j(T)$ мы будем сравнивать с требуемыми значениями $X^*(T)$, для чего нам потребуется критерий «остановка процедуры»:

$$KR_j = [X^*(t) - X_j(t)]^T [X^*(t) - X_j(t)] \leq \delta, \quad [5],$$

где δ — заданное пороговое число, превышение которого приводит к необходимости продолжить процедуру подбора родительской пары, выбирая из банка данных следующий вариант для скрещивания.

В том случае, когда в распоряжении селекционера отсутствуют эколого-генетические портреты потенциальных родителей, используют статический вариант моделей «экологическое возмущение—реакция генетико-физиологических систем» родителей, как указано в первом сообщении:

$$\Delta\varphi = W^T \Delta\tilde{E} \quad [6].$$

Роль управления экологическими факторами селекции. Вся идея управления генетико-селекционным процессом основана на теории эколого-генетической организации количественных признаков и

моделировании системы взаимодействия «генотип—среда». В соответствии с ними экологические факторы часто вносят решающий вклад в формирование СП в поколениях, поскольку проявление любого признака продуктивности представляет собой результат взаимодействия «генотип—среда». Поэтому при селекции в фитотронах важнейшим условием повышения надежности процесса создания нового сорта служит управление экологическими факторами селекции. Это позволяет превратить ее из пассивной процедуры последовательного сравнения родительских пар в активный управляемый процесс быстрого поиска наилучших вариантов с одновременным максимальным использованием их генетического потенциала. Кроме того, управляемость экологических факторов позволит значительно повысить качество идентификации генотипов по фенотипам и тем самым существенно ускорить получение новых сортов.

Объединим модели выходного модуля [4] с моделями состояния генетико-физиологических систем (15):

$$\begin{aligned} \dot{X} &= A(\Phi)X(t) + bu(t) + СП(t) + D\Phi(t) + \xi(t), \\ \dot{\Phi} &= A_{\varphi} \Phi + ВП(t) \end{aligned} \quad [7]$$

и получим управляемую по экологическим факторам систему, где $\Pi(t)$ — вектор параметров управления экологическими факторами.

Теперь задача достижения у селектируемого поколения требуемых СП выглядит следующим образом:

$$KR^* = \arg \min_{j, \Pi(t)} [X^*(t) - X_j(t)]^T [X^*(t) - X_j(t)] \quad [8]$$

и заключается в поиске наилучшей пары для скрещивания и оптимизации экологических воздействий в процессе селекции.

Заметим, что при управлении экологическими факторами селекции вклады генетико-физиологических систем отдельно не анализируются, а представляют собой только промежуточные переменные поисковой процедуры, при остановке которой формируется прогнозный эколого-генетический портрет и соответствующие ему прогнозные значения СП.

Приведенный алгоритм полностью реализуется на виртуальном уровне, а в реальном скрещивании используется только один вариант, по результатам которого затем из популяции F_2 выбирается единственный генотип, отвечающий заданным требованиям (в случае задачи улучшения районированного сорта), что существенно ускоряет селекционный процесс.

Итак, предложен алгоритм управления селекционным процессом на базе математических моделей взаимодействия «генотип—среда», заключающийся в последовательном выборе вариантов взаимодополняющих эколого-генетических портретов потенциальных родителей и прогнозировании величин результирующих количественных селекционных признаков. Выбор вариантов осуществляется до требуемой степени совпадения прогнозируемых и заданных селекционных признаков. При наличии управляемости экологическими факторами такой выбор дополняется оптимизацией параметров среды, чем обеспечивается максимальное использование эколого-генетического потенциала родителей и последующее повышение надежности идентификации генотипов потомства по их фенотипам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. Oliver-Boyd, Edinburg, 1961.
2. Shrikhande V.J. Some considerations in designing experiments on coconut trees. J. Indian Soc. Agric. Stat., 1957, 9: 82-91.
3. Sakai K.I., Hatakeyama S. Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progeny. Silvae Genetica, 1963, 12(5): 152-160.

4. Sakai K.I., Mukaide H. Estimation of genetic, environmental and competition variances in standing forests. *Silvae Genetica*, 1967, 16(5-6): 159-168.
5. Драгавцев В.А. Философские вопросы учения о формообразовании и теории наследственной информации. *Успехи современной биологии*, 1961, 52(3/6): 347-361.
6. Драгавцев В.А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях. *Вестник АН КазССР*, 1963, 10(223): 33-42.
7. Драгавцев В.А. Метод оценки роли наследственности и среды в развитии признаков древесных растений, не требующий смены поколений. *Ботанический журнал*, 1966, 51(7): 939-946.
8. Драгавцев В.А., Острикова В.М. Поиск фоновых признаков для экспрессивной оценки генетической изменчивости в растительных популяциях. *Генетика*, 1972, 8(4): 33-37.
9. Драгавцев В.А., Погожев И.Б., Соколова Т.А. Количественные оценки генотипических значений признаков растений с учетом распределения экологических отклонений у фенотипов. В сб.: *Модели экосистем и методы определения их параметров*. Новосибирск, 1981: 109-116.
10. Драгавцев В.А. Основы будущих наукоемких селекционных технологий для генетического улучшения полигенных экономически важных свойств растений. *Аграрная Россия*, 2008, 4: 2-10.
11. Гронин В.В. Использование качественных и морфометрических признаков для обеспечения отличимости родительских линий и гибридов подсолнечника. Автореф. канд. дис. Краснодар, 2007.
12. Mather Wharton B. *Principles of quantitative genetics*. Burgess Publishing, USA, 1964.
13. Литун П.П. Разрешающая способность современных схем селекционных отборов. *Мат. 4-го Всес. съезда ВОГиС*. Кишинев, 1982: 89-91.
14. Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. О корреляции между уровнем аддитивной вариации и степенью симилярности реакции количественных признаков пшеницы. *Генетика*, 1979, 15(3): 518-526.
15. Михайленко И.М., Драгавцев В.А. Основные принципы математического моделирования системы «генотип—среда». *Сельскохозяйственная биология*, 2010, 3: 26-35.

ГНУ Агрофизический институт Россельхозакадемии,
196220 г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14,
e-mail: ilya.mihailenko@yandex.ru

Поступила в редакцию
11 января 2012 года

MATHEMATICAL MODELLING IN PLANT BREEDING. II. ALGORITHMS FOR CONTROL OF GENETIC-BREEDING IMPROVEMENT OF ECONOMICALLY VALUABLE PROPERTIES IN SELF-POLLINATORS

I.M. Mikhailenko, V.A. Dragavtsev

S u m m a r y

The authors considered the brand new approaches to choose the breeding pairs (varieties) for crossing and prediction of eco-genetic picture of new variety. The algorithm of control of breeding process on the basis of mathematical model for «genotype—environment» interaction was proposed, which consists in successive choose the variants of mutually complementary eco-genetic character of potential parents and prediction of resultant quantitative breeding determinants. The choose of the variants is performed until a required degree of coincidence between predictable and specified breeding determinants occurs. Under the control of ecological factors such choose is supplementing by optimization of environment parameters, and it provides the maximal usage of eco-genetic potential and the increase of reliability of identification of progeny genotypes on their phenotypes in the sequel.

Новые книги

Войников В.К. **Митохондрии растений при температурном стрессе**. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2011, 63 с.

Монография посвящена исследованиям по важной проблеме современной биологии — выяснению физиологических и биохимических механизмов адаптации растений к флуктуациям температуры. Проведены исследования реакции митохондрий растительной клетки на действие неблагоприятной температуры. Установлено, что в ответ на температурные стрессы в растениях происхо-

дит синтез стрессовых белков. Среди них — белки, разобщающие окислительное фосфорилирование, а также ряд других. Температурные стрессы приводят к серьезным изменениям в энергетической системе, что связано в первую очередь с изменениями редокс-состояния митохондрий. Рассматриваемые вопросы регуляции энергетического обмена тесно связаны с изменениями в экспрессии генома, что указывает на взаимодействие энергетической и информационной систем клеток при флуктуациях температуры.