

УДК 575.113.1:631.421.1

## **АНАЛИЗ СХОДСТВА ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ**

**А.В. СМИРЯЕВ, В.В. ПЫЛЬНЕВ, ТАО ЮНШЭН**

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур, кафедра генетики)

**Предложены новые подходы к оценке различий и сходства эколого-онтогенетической изменчивости генотипов по ростовым количественным признакам, а также соответствующие методические приемы сравнительного генетико-математического анализа. На основании трехлетних данных совместного испытания 22 сортов мягкой озимой пшеницы проведена проверка предложенных подходов, подтверждена гипотеза о сходстве относительной изменчивости количественного признака в экологических градиентах и онтогенезе (Смиряев, 1985), а также установлена слабая корреляционная связь между параметрами сходства формы онтогенетических реакций ростовых признаков сортов и показателями сходства их аллельного состава.**

Несмотря на огромный объем накопленных данных о росте и развитии высших организмов, генетика онтогенеза остается одним из наименее развитых направлений науки. Важность этого направления для селекции растений обусловлена сильной вариабельностью количественных хозяйственно ценных признаков в зависимости от условий выращивания, т.е. в экологических градиентах.

Многие десятилетия генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений ориентировалась в основном на анализ генотипической и средовой изменчивости количественных значений ростовых признаков, измеренных на моменты окончания роста или уборки урожая. Классические биометрико-генетические подходы (оценка числа полиморфных генов или блоков, схемы наследования, доли парати-

пической изменчивости и т.п.) к анализу признака одного набора генотипов или популяции в разных условиях выращивания демонстрируют, как правило, пеструю лабильную картину [3, 4]. В результате не удается выработать четкие рекомендации селекционеру.

Лишь в последние годы сформировалось новое направление генетики количественных признаков. Оно предполагает, что эффективное управление изменчивостью растений на организменном, популяционном, ценогическом, экологическом уровнях невозможно без выявления сходства и различия процессов индивидуального развития, отраженных, в частности, в кривых роста признаков, без изучения их генетической детерминации [2, 3, 7, 10].

Процесс или просто кривую роста трудно описать одним числом, как это делается при измерении конечной величины признака. Для развития указанного нового направления необходимо разрабатывать четкие подходы к оценке различия и сходства онтогенетической изменчивости генотипов (сортов, гибридов, клонов), а также соответствующие методические приемы сравнительного генетико-математического анализа. Последние должны включать количественные модели онтогенетической изменчивости признаков, просто и адекватно отражающие экологическую и генотипическую изменчивость группы совместно испытываемых генотипов, числовые параметры сходства и различия онтогенетической изменчивости этих генотипов, их признаков в разных средах с учетом родства генотипов, сходства аллельного состава и т.д.

Целью данной работы является совершенствование методик такого сравнительного генетико-математического анализа онтогенетической, генотипической и экологической изменчивости по ростовым количественным признакам, а также проверка этих методик на основе многолетних данных совместного испытания сортов озимой пшеницы, относящихся к разным периодам районирования.

### **Подходы, модели и параметры для анализа сходства**

Известно, что в постоянных условиях выращивания, если не учитывать внутрисуточные колебания скорости роста признака [10], изменение (тренд) значений ростового признака во времени достаточно точно аппроксимируется S-образной кривой Сакса. Каждая кривая описывается несколькими константами [11]. В реальных полевых условиях рост не всегда удается описать такой гладкой кривой. Существенные колебания условий неоднократно за период вегетации ускоряют или замедляют рост признака, причем по-разному в зависимости от генотипа. Различия таких реакций обусловлены проявлением в фенотипе различающихся генетических программ детерминации роста и развития организма, что, в свою очередь, связано со степенью родства генотипов.

Сходство реакций в онтогенезе и в экологических градиентах (по годам, местам совместного выращивания и т.п.), по-видимому, взаимосвязано, что, в частности, нашло отражение в гипотезе о сходстве [7]. При обработке обширных данных серий совместного экологического

госиспытания наборов новых сортов озимой пшеницы за 1979—1984 гг. было обнаружено, что у 75—80% сортов каждого набора форма реакции урожайности на изменение условий по годам и местам испытания сходна [8]. Это проявилось в высокой степени адекватности так называемых регрессий на средние, т.е. регрессий урожайностей каждого сорта в опытах серии на «независимую переменную» — средние значения урожайности всего набора в каждом опыте серии. Адекватность означает, что отклонения реальных урожайностей большинства сортов от их оценок по регрессионным моделям незначимо отличались от случайных ошибок опытов в повторениях, несмотря на то, что по исследуемому признаку уровни отзывчивости сортов на условия выращивания различались существенно.

При сопоставлении родословных новых сортов обычно выявлялось их родство. Была выдвинута гипотеза о сходстве относительной изменчивости изучаемого количественного признака у родственных сортов в экологических градиентах и онтогенезе как причине адекватности. По-видимому, для любой пары таких сортов траектории роста признака у одного сорта  $[X(t)]$  относительно второго  $[Y(t)]$  подобны в серии опытов, т.е. эти траектории относительного роста почти любой пары сортов, во-первых, достаточно гладкие, без изломов и, во-вторых, накладываются друг на друга для разных опытов серии, обобщаемой в регрессии на средние. Условия выращивания меняют лишь скорость «скольжения» по единой траектории и точку «остановки» роста на ней. По этим точкам на моменты

уборки урожая в разные годы и в разных местах совместного испытания строят регрессии на средние. Гладкость и наложение — два взаимосвязанных фенотипических проявления сходства генотипов по онтогенетической изменчивости признака. Это отражается в определенном сходстве реакций, выраженных в изменении конечных значений признака в экологических градиентах (годы, места и т.п.). Напротив, для двух несходных генотипов относительные траектории не столь гладкие и «расходятся» по условиям выращивания, что отражается в неадекватности регрессий на средние для пар таких генотипов. Важно отметить, что гипотеза сформулирована для условий полевых испытаний, где условия постоянно и в известной степени случайно меняются во времени и по годам (местам) совместного испытания.

Сходные в этом смысле генотипы, по-видимому, чаще близкородственны. Родственность, в свою очередь, связана со сходством их аллельного состава, хотя общая степень такого сходства не соответствует прямо сходству онтогенетической изменчивости по конкретному количественному признаку.

Формализация и проверка названных подходов являются основной задачей исследования.

#### **Модели и параметры для анализа сходства генотипов по изменчивости ростового признака**

Наиболее простыми и естественными моделями для оценки сходства генотипов по онтогенетической изменчивости ростового признака

являются модели регрессионного анализа. В частности, гладкость относительной (парной) траектории роста  $Y(t) = f[X(t)]$ , где  $X$  и  $Y$  — величина признака у двух генотипов, означает, что ее удобно аппроксимировать полиномом:

$$Y(t) = a + \sum_i^n b_i X^i(t). \quad (1)$$

Константы  $a$ ,  $b_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) оцениваются методом взвешенных наименьших квадратов по опытным данным — измерениям признака  $X(t_j)$ ,  $Y(t_j)$  у двух генотипов в одни и те же моменты времени  $t_j$  ( $j = 1, 2, \dots, m$ ).

Однако адекватность модели (1) не всегда означает гладкость траектории  $f$ . Первая причина такого несоответствия — статистическая ограниченность объема выборки пар данных  $\{X(t_j), Y(t_j)\}$ , полученных в период роста признака в одном опыте серии. Известно, что любую совокупность точек  $\{X(t_j), Y(t_j)\}$  объема  $m$  на плоскости можно соединить «без отклонений» гладкой кривой, описываемой полиномом (1) степени  $n = m - 1$ . Полиномы степени, близкой к  $(m - 1)$ , несут мало информации о гладкости самой траектории  $f$ .

Вторая причина — биологическая. Реакция на изменение внешних условий несходных программ генетической детерминации роста признака у двух генотипов может вызывать во времени постепенный «плавный» отход парной траекторий от простейшей линейной зависимости:

$$Y(t) = a + bX(t). \quad (2)$$

Это может отразиться в высокой адекватности гладкой траектории,

например, второго или третьего порядка ( $n = 2, 3$ ). Конечно, чем более несходны генетические программы, реализовавшиеся в данных условиях выращивания, тем при достаточном объеме выборки ( $m$ ) выше минимальная степень  $n$  адекватной регрессионной зависимости (1). Однако многое зависит и от этих условий конкретного полевого опыта. В отдельные годы они могут не вызывать существенно несходных реакций по форме роста у двух потенциально несходных генотипов.

Вероятность первой ошибки в выводах о гладкости траектории  $f$  можно было бы снизить, значительно увеличив объем выборки ( $m$ ), что затруднительно, а также ограничившись для реального объема ( $m$  от 6 до 20) аппроксимацией траектории  $f$  полиномом (1) второго порядка:

$$Y(t) = a + bX(t) + bX^2(t). \quad (3)$$

Ошибку по второй причине можно компенсировать изучением траекторий  $f$ , получив их аппроксимацию из разных условий совместного выращивания генотипов, например, за 2—3 года или в 2—3 местах одной агроклиматической зоны. Кроме того, сопоставление таких траекторий позволит оценить, кроме гладкости, степень их расхождения по годам, что в соответствии с предложенным подходом является вторым проявлением несходства генотипов по форме реакции в онтогенезе.

Таким образом, необходим статистический анализ как степени гладкости, так и расхождения. При этом не следует ограничиваться выводом об адекватности или неадекватности регрессии (1), построенной по данным о росте признака пары генотипов при их совместном

выращивании в нескольких средах. Предлагаются следующие аппроксимирующие модели регрессионно-

$$Y(t_{jk}) = \alpha_k + \beta_k X(t_{jk}) + \gamma_k X^2(t_{jk}) + \delta_{jk} + e. \quad (4)$$

Здесь  $Y(t_{jk}), X(t_{jk})$  — величины признака у двух генотипов при  $j$ -м его измерении в  $k$ -х условиях выращивания;  $\alpha_k, \beta_k, \gamma_k$  — коэффициенты квадратичной регрессии  $Y(t)$  на  $X(t)$ . Их оценки с помощью метода взвешенных наименьших квадратов для каждых ( $k$ -х) условий совместного выращивания далее обозначены  $a_k, b_k, c_k$ . Эффекты  $\delta_{jk}$  — отклонения от регрессионной модели, связанные с «негладкостью» истинной траектории  $f$  в  $k$ -х условиях выращи-

го анализа для того, чтобы ввести и анализировать количественные параметры несходства пары генотипов:

ния;  $e$  — ошибки опыта в повторениях. Их дисперсии могут существенно различаться по датам измерений в зависимости от самой величины признака  $X$  и  $Y$ . Именно поэтому следует использовать метод взвешенных наименьших квадратов. Число моделей (4) для пары генотипов равно числу условий совместного выращивания  $L$  ( $k = 1, 2, \dots, L$ ).

Дополнительно вводится еще одна модель — единая по условиям выращивания серии опытов:

$$Y(t_{jk}) = \alpha + \beta X(t_{jk}) + \gamma X^2(t_{jk}) + \delta'_{jk} + e. \quad (5)$$

Отклонения  $\delta'_{jk}$  обычно больше  $\delta_{jk}$  из модели (4), так как  $\alpha, \beta, \gamma$  одинаковы для всех  $L$  условий выращивания.

Можно разложить  $SS_0$  — сумму квадратов отклонений  $\delta'_{jk}$  (число степеней свободы  $SS_0$  равно  $df_0 = mL - 3$ ) — на 2 составляющие. Первая  $SS_{за}$  с  $df_1 = L(m - 3)$  — сумма квадратов отклонений  $\delta_{jk}$  моделей (4), обусловленная «негладкостью» траекторий  $Y(t) = f[X(t)]$  во всех  $L$  условиях выращивания. Вторая  $SS_p$  с  $df_2 = df_0 - df_1 = 3(L - 1)$  — обусловлена расхождением этих траекторий по условиям выращивания. Если объема выборки ( $m$ ) недостаточно для построения квадратичных моделей (4), например,  $m < 6$ , то можно ограничиться линейной регрессией, т.е. принять  $\gamma_k = 0, \gamma = 0$ . Тогда  $df_0 = mL - 2, df_1 = L(m - 2), df_2 = 2(L - 1)$ .

Сопоставление средних квадратов

$ms_0, ms_{за}, ms_p$  для одной пары генотипов между собой и со средними квадратами эффектов  $e$ -ошибок опытов в повторениях позволяет проверять различные гипотезы об адекватности моделей (4) и (5). Сравнение однотипных  $ms$  (или  $SS$ ) для разных пар генотипа позволяет количественно оценить их сходство.

При построении и использовании регрессионных моделей (4), (5) следует учитывать 2 осложнения. Первое связано со скоррелированностью  $e$ -случайных ошибок опыта для разных дат ( $j$ ) измерения признака каждого генотипа, а значит и их пары, в одних условиях выращивания (автокорреляция  $e$ ); второе — с тем, что случайные ошибки  $e$  есть у измерений обоих генотипов пары ( $X$  и  $Y$ ). В результате способы оценки  $ms$  и коэффициентов регрессий (4), (5) значительно сложнее обычных ситуаций, когда ошибки не коррели-

ругуют между собой и считаются равными нулю у так называемых независимых переменных, стоящих в правых частях регрессионных моделей.

Поясним связь отклонений от моделей (4), (5) для пар генотипов и адекватности ранее упомянутой рег-

$$Z_q(t_{jk}) = \tau_q + \omega_q V(t_{jk}) + \varepsilon_q V^2(t_{jk}) + \delta''_{jk} + e. \quad (6)$$

Здесь  $Z_q(t_{jk})$  — величина признака у  $q$ -го генотипа группы, полученная при  $j$ -м измерении в  $k$ -х совместных условиях выращивания;  $V(t_{jk})$  — среднее значение признака всех генотипов при  $j$ -м измерении в  $k$ -х условиях. Адекватность модели (6) означает  $\delta''_{jk} = 0$  для всех сочетаний  $j, k$  серии обобщаемых опытов.  $\tau_q, \omega_q, \varepsilon_q$  — коэффициенты, подбираемые методом взвешенных наименьших квадратов с учетом отсутствия ошибок у средних  $V$  и наличия автокорреляции  $e$  для одних условий испытания.

Обратное также справедливо: если в модели (6) все  $\delta''_{jk} = 0$ , то  $\delta'_{jk}, \delta_{jk}$  в моделях (4), (5) тоже равны нулю для каждой пары генотипов группы. В общем случае средние квадраты ( $ms$ ) отклонений  $\delta_{jk}, \delta'_{jk}$  и  $\delta''_{jk}$  не бывают в точности равны нулю. Причины этого — негладкость и расхождение по условиям испытаний траекторий  $X$  относительно  $Y$  или  $Z$  относительно  $V$ . В последнем случае причина неадекватности в том, что общие средние значения ( $V$ ) в модели (6) не для каждого генотипа в одинаковой степени отражают форму реакции признака на изменение общих условий выращивания и в одном, и в разных опытах серии. Именно суммы квадратов или средние квадраты отклонений предлага-

ются использовать в качестве основных параметров при анализе сходства генотипов по реакции их как в онтогенезе, так и с учетом экологической изменчивости признака по условиям совместности опытных серий.

### Материалы

Для изучения изменчивости ростовых признаков в течение 3 лет (1992—1994 гг.) использовался опыт с 22 сортами озимой пшеницы, районированными в разное время в Центральном районе Нечерноземной зоны России. По времени районирования все изучаемые сорта пшеницы были поделены на 3 группы — периоды сортосмены (табл. 1).

Полевые эксперименты проводили на полях лаборатории селекции и генетики полевых культур Тимирязевской академии. Опыт был заложен в 3 повторностях методом рандомизированных блоков. Площадь делянок — 5 м<sup>2</sup>. В ходе эксперимента изучали 3 ростовых признака. С момента вступления в фазу кущения в каждом повторении каждые 5 дней измеряли среднюю высоту 20 случайно взятых растений каждого сорта. В 1992 г. получено 10 измерений, в 1993 и 1994 гг. — по 9 измерений. С начала фазы выхода

Название и год районирования (в скобках) сортов озимой пшеницы

Группа сортов		
I	II	III
* 1. Эритроспермум 917 (1929)	10. Лютесценс 116 (1944)	* 16. Мироновская 808 (1963)
2. Дюрабль (1929)	* 11. ППГ-599 (1948)	* 17. Ахтырчанка (1978)
3. Московская 2453 (1929)	* 12. Лютесценс 266 (1950)	* 18. Заря (1978)
4. Ферругинеум 1239 (1933)	* 13. ППГ-186 (1953)	* 19. Нива (1981)
* 5. Сандомирки местные (1934)	14. Мильтурум 513 (1955)	* 20. Звезда (1992)
6. Вязниковская местная (1938)	* Кунцевская 45 (1960)	* 21. Московская низко- стеб. (1992)
* 7. Мильтурум перерод. (1939)		* 22. Инна (1992)
* 8. Глебовская местная (1940)		
9. Ульяновка (1942)		

П р и м е ч а н и е. Звездочка поставлена перед номерами сортов, участвующих в оценках коэффициентов родства сортов.

в трубку каждые 5 дней линейкой измеряли длину конуса нарастания (20 растений в каждом повторении), а с фазы колошения — длину колоса. В 1992 г. удалось получить 7, а в 1994 г. — 8 измерений этого признака. В 1993 г. из-за плохих условий перезимовки не было достаточного количества материала для получения полной выборки измерений длины конуса нарастания, поэтому данные о длине колоса за 1993 г. при анализе не использовали. С фазы колошения каждые 5 дней в каждом повторении измеряли длину ( $d$ ) и ширину ( $w$ ) флагового листа у 20 растений, после чего производили расчет площади флагового листа по формуле  $S = 0,67 \times d \times W$ . В 1993 г. получено 6 измерений, в 1994 г. — 5 измерений. В 1992 г. из-за опоздания с началом измерений данные о нарастании площади флагового листа не были получены. Кроме того,

при анализе были использованы 6-летние данные для первых 20 сортов по конечной высоте растений (на момент уборки).

Из-за различий погодных условий за 3 года конечные значения количественных признаков существенно различались — максимум на 20—30%.

### Регрессионный и кластерный анализы сходства сортов

Адекватность регрессионной модели обычно проверяется по  $F$ -критерию Фишера, расчетное значение которого равно отношению  $m_s$  отклонений от модели к  $m_e$  случайных ошибок опытов. Результаты построения квадратичных регрессий на средние ( $\bar{b}$ ) по трем ростовым признакам для 22 сортов представлены в табл. 2 и 3. Для длины колоса главного побега и площади флаго-

вого листа здесь и далее использованы линейные регрессии ( $\epsilon = 0$ ,  $\gamma_k = 0$ ,  $\gamma = 0$ ), так как за 2 года

измерений получено всего по 5—6 измерений в период роста площади флагового листа.

Т а б л и ц а 2

**Оценки параметров регрессий (6) для высоты растений по трехлетним данным (28 измерений по каждому сорту)**

Сорт	$a_q$	$b_q$	$c_q \times 1000$	$F_p$	$F'_p$	$F'_{np}$	$F'_{\square}$	(N)
1	4,17 (4,42)	0,80 (0,81)	2,08 (2,07)	1,13	1,67	1,47	1,58	(3)
2	4,27 (4,28)	0,71 (0,70)	3,13 (3,08)	1,33	1,59	1,47	1,85	(3)
3	5,14 (5,14)	0,71 (0,71)	3,21 (3,20)	1,09	1,64	1,36	—	—
4	3,41 (3,41)	0,85 (0,85)	2,55 (2,54)	0,92	0,97	0,99	1,09	(3)
5	-0,20 (-0,20)	+1,12 (+1,11)	-0,17 (-0,17)	3,01	3,43	3,26	—	—
6	5,27 (6,00)	0,76 (0,76)	3,03 (3,06)	0,93	1,25	1,22	1,39	(3)
7	1,58 (1,34)	0,95 (0,95)	1,65 (1,68)	0,71	1,78	1,41	1,61	(3)
8	3,57 (4,55)	0,74 (0,68)	3,02 (3,59)	1,78	2,28	2,08	0,76	(1)
9	-1,35 (-1,59)	0,99 (0,99)	0,41 (0,40)	1,33	0,90	0,83	0,97	(3)
10	-2,11 (-2,85)	1,09 (1,08)	-0,30 (-0,24)	0,98	1,99	1,67	0,44	(1)
11	-0,63 (-0,63)	0,87 (0,87)	1,81 (1,81)	1,93	2,87	2,51	0,72	(1)
12	-2,98 (-2,74)	1,17 (1,17)	-0,67 (-0,59)	1,69	2,69	1,54	—	—
13	-5,48 (-5,48)	1,30 (1,30)	-2,54 (-2,54)	2,33	3,11	2,86	0,59	(2)
14	-2,34 (-2,35)	1,09 (1,08)	-0,22 (-0,28)	1,24	2,46	1,81	—	—
15	-5,11 (-4,86)	1,24 (1,24)	-2,04 (-2,11)	1,41	1,96	1,04	0,42	(2)
16	-3,26 (-3,50)	1,16 (1,17)	-1,80 (-1,94)	1,28	2,37	2,45	0,46	(2)
17	-4,93 (-5,18)	1,27 (1,26)	-3,39 (-3,43)	0,88	2,24	1,17	1,89	(3)



Сорт	$a_q$	$b_q$	$c_q \times 1000$	$F_p$	$F'_p$	$F''_p$	$F'''_{кл}$	(N)
18	-3,17 (-2,92)	1,19 (1,19)	-2,52 (-2,46)	0,50	1,91	1,08	1,41	(3)
19	-0,60 (-0,38)	1,11 (1,12)	-2,25 (-2,19)	1,42	1,27	0,96	1,04	(3)
20	-3,41 (-3,41)	0,95 (0,95)	-1,21 (-1,21)	0,68	1,11	0,68	0,90	(3)
21	2,05 (2,29)	0,98 (0,98)	-2,05 (-2,08)	1,37	1,06	0,91	0,90	(3)
22	4,90 (5,15)	0,94 (0,93)	-1,69 (-1,43)	0,99	1,11	0,78	0,74	(3)
$F_{T,95\%}$				1,74	2,15	2,15	2,15	

Примечание. (N) — номер кластера (см. рис. 2).

В табл. 2 приведены  $F_p$  расчетные критерии Фишера и оценки коэффициентов ( $a, b, c$ ) регрессий (6) без учета автокорреляций  $e$  (по [8]), а  $F'_p$  — с учетом автокорреляций  $e$  (по [13]). В последнем случае  $a, b, c$  приведены в скобках и мало отличаются от оценок коэффициентов регрессий (6) без учета автокорреляций  $e$ . Поскольку коэффициенты автокорреляции больше нуля  $F'_p$  для высоты в среднем по сортам на 44% больше  $F_p$ , для длины колоса — на 55, для площади флагового листа — на 26% больше. Особенно сильны различия  $F'_p$  и  $F_p$  при построении регрессий (6) по однолетним данным. Так, средний по сортам критерий  $F_p$  для регрессий (6) по высоте растений для 10 измерений 1992 г. равен 0,33, а среднее по сортам значение  $F'_p = 1,56$ . Значения  $F_p$  явно занижены, так как по смыслу среднее  $F_p$  для большого набора генотипов не может быть меньше 1. По трехлетним данным (табл. 2) контрасты меньше из-за сильного увеличения  $F_p$  многих со-

ртов, связанного с расхождением их траекторий по годам. Таким образом, при оценке средних квадратов отклонений и расчетных критериев Фишера следует учитывать автокорреляции  $e$ .

В качестве примера исходных данных для построения регрессий на средние (6) на рис. 1 приведены средние по трем повторениям значения 10 измерений высоты растений в 1992 г. и по 9 в 1993 и 1994 гг. для сортов № 13, 22 и 5 (см. табл. 1). Если 3 траектории роста сорта № 13 (относительно средних  $V$  по всем 22 сортам) заметно расходятся по годам, то для сорта № 22 такие расхождения значительно меньше. Траектория роста высоты для сорта № 5 на рис. 1 за 1993 г. заметно изломана — негладкая. Следует напомнить, что для оценки параметров регрессий использован метод взвешенных наименьших квадратов. Поэтому наиболее сильное увеличение  $ms$  отклонений от регрессий вызывают отклонения признака в диапазоне с наименьшими случайными

Т а б л и ц а 3

Оценки параметров регрессий (6) для длины колоса (15 измерений)  
и площади флагового листа (11 измерений) по двухлетним данным

Сорт	Длина колоса				Площадь флагового листа			
	$F'_p$	$F'_{np}$	$F'_{kn}$	(N)	$F'_p$	$F'_{np}$	$F'_{kn}$	(N)
1	4,31	2,53	1,01	(1)	6,41	5,46	—	
2	6,29	5,56	—		6,89	5,19	—	
3	2,08	1,57	0,78	(3)	13,3	10,5	—	
4	5,41	5,21	—		5,17	5,86	—	
5	4,30	4,69	—		4,91	5,81	0,79	(2)
6	1,59	1,63	0,47	(3)	1,37	2,95	1,05	(1)
7	1,74	1,58	1,43	(3)	2,18	2,04	1,09	(1)
8	0,85	0,81	1,16	(3)	3,18	2,58	—	
9	1,49	1,19	0,92	(1)	0,99	1,01	1,37	(3)
10	4,88	3,96	—	2,06	1,17	0,99	(3)	
11	3,74	2,11	1,52	(3)	9,03	7,17	—	
12	2,71	2,23	1,55	(3)	3,11	3,52	—	
13	9,50	8,19	—	3,84	2,56	1,65	(3)	
14	2,35	2,19	—	8,34	7,58	—		
15	3,81	4,42	1,50	(2)	2,68	1,97	2,18	(3)
16	2,72	1,34	1,23	(2)	0,96	0,97	0,53	(3)
17	5,94	3,96	—	3,03	2,52	—		
18	3,31	3,29	—	0,59	0,52	0,49	(3)	
19	1,71	0,39	0,24	(2)	1,81	1,47	0,76	(1)
20	3,69	4,44	1,44	(1)	1,29	0,99	1,02	(2)
21	1,80	0,73	0,68	(2)	1,28	0,92	0,68	(2)
22	1,94	2,33	1,80	(3)	2,82	1,74	1,58	(3)
$F_{T,95\%}$	2,09	2,09	2,09		2,21	2,21	2,21	

ошибками опытов. Такие ошибки проявляются при малых средних значениях признака ( $V$ ), в том числе по высоте растений. В результате изломы и некоторое расхождение траекторий для высоты на первых этапах роста, как у сорта № 5, резко увеличивают  $F'_p$ . Разная степень негладкости и расхождения отражается в различиях средних квадратов откло-

нений  $\delta'_{jk} + e$  от модели (6) трех сортов. Например, рост средних значений  $V$  лучше соответствует форме реакции роста высоты для сорта № 22, чем для № 13 и 5. Поэтому у двух последних сортов  $F'_p$  значительно больше, чем у первого (табл. 2).

Можно подсчитать, что в табл. 2 и 3  $F'_p$  больше табличных  $F_{T,95\%}$ : по высоте для 36% сортов, по длине

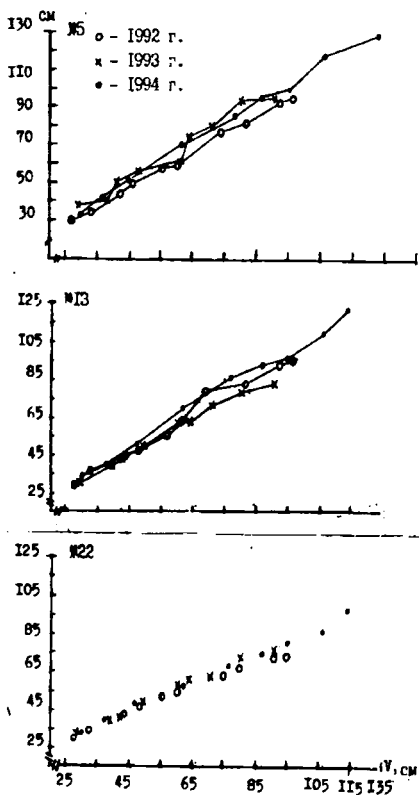


Рис. 1. Траектории роста признака «высота растений» у сортов № 5, 13 и 22 за 3 года в онтогенезе в зависимости от увеличения  $V$  — среднего значения высоты во всем наборе 22 сортов.

колоса — для 59, по площади флагового листа — также для 59% сортов. Другими словами, среди 22 сортов есть по крайней мере несколько с несходными реакциями в онтогенезе. В результате регрессия (6) неадекватна для многих сортов набора — средние  $V$  не являются удачным общим для сортов индикатором формы реакции признака в онтогенезе и по годам выращива-

ния. Попытка построения регрессий (6) для сортов каждой группы районирования по отдельности ( $V$  — среднее только по сортам, относящимся к одной группе) не привела к достаточному снижению процента неадекватных моделей. Это видно из табл. 2 и 3 при сравнении  $F'_p$  и  $F'_{sp}$ , рассчитанных для сортов каждой группы по отдельности. Следовательно, реакции сортов в онтогенезе и по годам, особенно для двух последних признаков, в пределах группы не намного более сходны по форме, чем реакции сортов из разных групп районирования.

Ситуация с данными, полученными в онтогенезе, принципиально отличается от высокого процента адекватных регрессий на средние для наборов сортов, построенных на основе многолетних данных госсортоиспытания по урожайности озимой пшеницы [8]. Возможно, причина в принципиальном отличии такого анализа конечных величин количественных признаков и анализа данных, полученных в онтогенезе. Однако попытка применения регрессий на средние к данным только по конечной высоте растений первых 20 сортов набора, имеющимся за 6 лет, показала неадекватность модели (6) для 60% сортов. Можно сделать вывод, что причина неадекватности в несходстве реакции некоторых сортов всего набора как в онтогенезе, так и по годам — на основе только конечных значений высоты. Видимо, есть группы сортов, сходных по реакциям, но при попытке связать сорта из разных групп в рамках регрессии (6) с усредненной их реакцией, отражен-

ной в изменчивости  $V$ , сходство практически не проявляется.

Естественным продолжением анализа сходства по 2—3-летним данным в онтогенезе является переход от регрессий на средние к оценкам  $m_s$  отклонений от регрессий (5) для каждой пары сортов (всего 231 пара для 22 сортов). После этого можно провести кластеризацию — объединение сортов в группы с минимальными отклонениями от этих парных регрессий. Результаты кластеризации по минимуму  $m_s$  отклонений — точнее, по минимуму  $F'_p$  регрессий (5) — для высоты растений представлены на рис. 2. Уровень сходства кластеров  $K_{ij} = 1/F'_p$  отложен на оси ординат.

Далее оценивали адекватность регрессии (6) для группы сортов, объ-

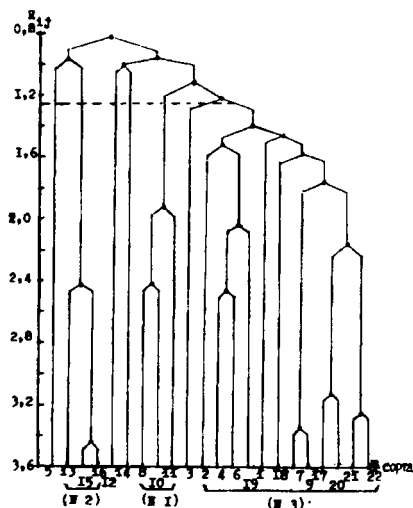


Рис. 2. Дендрограмма — результат кластеризации 22 сортов на основе сходства их онтогенетических реакций по высоте растений на изменения условий выращивания за 3 года.

Пунктир — момент остановки процедуры кластеризации; (N) — номера кластеров.

единенных в один кластер на очередном этапе кластеризации. Если останавливать процесс кластеризации до момента появления первой неадекватной регрессии (6) в любом кластере, то по каждому из трех ростовых признаков формируется по 3 кластера, охватывающих 82% сортов для высоты растений, 64% сортов — для длины колоса и 59% сортов — для площади флагового листа. Соответствующие  $F'_p$  — расчетные значения критерия Фишера регрессий (6) в пределах каждого кластера с указанием в скобках номера этого кластера для сорта приведены в табл. 2 и 3.

Для каждого из трех ростовых признаков сформировалось 2 небольших кластера по 2—3 сорта и один большой — из 6—12 сортов. Интересно, что состав кластеров мало соответствует группам по срокам районирования. Сходство по форму реакции в онтогенезе проявляется по высоте у некоторых сортов из I и III групп районирования, по остальным двум признакам — из всех трех групп. Такие сорта обычно попадают в большие кластеры. При этом  $F'_p$  для некоторых таких сортов даже немного больше  $F'_p$  оцененных для них же в рамках регрессии на средние одной группы районирования (табл. 2, 3).

### Сходство формы реакции в онтогенезе и по конечным величинам признака

Экспериментальные данные о высоте растений 20 сортов за 6 лет на момент уборки и тех же сортов в онтогенезе за 3 года позволяют проверить упомянутую выше гипотезу [7] о сходстве формы реакций в экологических градиентах и онтогенезе.

Удобнее использовать измененную конкретную формулировку гипотезы: пары сортов с более сходной

$$Y_l = \alpha + \beta X_l + \gamma X_l^2 + \delta_l + e \quad (l = 1, \dots, 6), \quad (7)$$

отличаются и большим сходством онтогенетических реакций, т.е. меньшими отклонениями от парных регрессий по данным о росте признака. Последнее означает большую гладкость относительных парных траекторий (меньшие отклонения в модели (4)) и меньшее расхождение этих траекторий по годам. Как отмечалось ранее, степень расхождения можно оценить после вычита-

ния:  $SS_0 - \sum_k^3 SS_{г.л. к}$ , т. е. следует

вычесть суммарное по трем годам значение  $SS_{г.л. к}$  отклонений от регрессий (4) этой пары сортов из  $SS_0$  для единой регрессии (5) этой же пары, построенной по всем трехлетним данным об онтогенетической изменчивости высоты растений. Полученную разность обозначим  $SS_p$ . Всего для 20 сортов таких пар 190.

Для проверки гипотезы следует оценить, во-первых,  $r(г.л.э)$  — коэффициент корреляции между 190 числами  $SS_{г.л. к}$  и 190 числами  $SS_p$  — суммами квадратов отклонений от регрессий (7) для тех же пар сортов по 6-летним данным. Так же следует оценить  $r(р.э)$  — коэффициент корреляции между 190 числами  $SS_p$  и 190 числами  $SS_0$ . При этом необходимо учесть, что оцененные таким образом  $r(г.л.э)$  и  $r(р.э)$  — фенотипические оценки с ошибками, обусловленными ограниченностью выборки измерений в период онтогенеза (9—10 в год) и в особенности

реакцией по конечным значениям признака за 6 лет, т.е. с меньшими отклонениями от парных регрессий:

выборки лет (3 и 6). Поэтому  $SS/df$  существенно отличаются от истинных генотипических значений дисперсии  $\sigma_G^2$  отклонений от регрессии каждой пары сортов, которые могут быть получены практически без ошибок лишь при большой выборке лет и измерений за год. Желательно учесть эти ошибки и хотя бы приблизительно оценить  $r_G$  — генотипические коэффициенты корреляции.

Оставляя в стороне сложности, связанные с автокорреляциями  $e$  и ошибками в «независимых переменных» ( $X$ ), стоящих в правых частях регрессий (4), (5) и (7), можно воспользоваться некоторыми фактами из теории регрессионного анализа. Так, известно, что случайная величина  $SS/\sigma_G^2$  имеет  $\chi^2$ -распределение с  $df$ -степенями свободы суммы квадратов отклонений  $SS$  [1].

В этом случае несложно показать, во-первых, что  $COV_p$  — фенотипическая ковариация между двумя рядами из 190 значений  $SS_1$  и  $SS_2$  даст несмещенную оценку  $COV_G$  — генотипической ковариации между величинами  $df$ ,  $\sigma_{G1}^2$  и  $df_2 \sigma_{G2}^2$ , т.е.  $COV_p = COV_G(df_1 \sigma_{G1}^2, df_2 \sigma_{G2}^2)$ . Учитывая, что фенотипический коэффициент корреляции двух рядов  $SS_1$

и  $SS_2$  равен  $r_p = COV_p / \sqrt{\sigma_{P1}^2 \times \sigma_{P2}^2}$ , где

$\sigma_{P1}^2, \sigma_{P2}^2$  — фенотипические дисперсии рядов  $SS_1$  и  $SS_2$ , ясно, что  $r_G = r_p / \sqrt{H_1^2 \times H_2^2}$ , где  $H_i^2$  — отношение

дисперсии значений  $df1\sigma_{G1}^2$  для всех 190 пар сортов к дисперсии значений  $SS_1$  этих пар. Аналогичен смысл  $H_2$  для второго ряда значений  $SS_2$ . Во-вторых, для первого и второго рядов дисперсии значений  $df\sigma_G^2$  меньше дисперсия значений  $SS$ , поэтому  $H_1^2$  и  $H_2^2$  меньше единицы. С учетом свойств распределения  $\chi^2$  можно сделать вывод, что величина  $H^2$  для первого или второго ряда в основном зависит от  $df$  соответствующей величины  $SS$ . Оценки показывают, что при  $df = 7$   $H^2 \approx 0,63$ , при  $df = 6$   $H^2 \approx 0,59$ , при  $df = 5$   $H^2 \approx 0,52$ , при  $df = 4$   $H^2 \approx 0,42$ , при  $df = 3$   $H^2 \approx 0,34$ , при  $df = 2$   $H^2 \approx 0,26$ .

В результате для 190 пар сортов были получены следующие оценки генотипических коэффициентов корреляции:

$$r_G(\text{гл}, \text{э}) = 0,18; r_G(\text{р}, \text{э}) = 0,71; \\ r_G(\text{гл}, \text{р}) = 0,49, \text{ т.е. } r_G(\text{гл}, \text{р}) \approx \\ \approx [r_G(\text{гл}, \text{э}) + r_G(\text{р}, \text{э})]/2.$$

Следовательно, по высоте растений степень расхождения парных траекторий за 3 года довольно тесно связана с несходством парных реакций (7) в экологических градиентах (6 лет). Однако степень гладкости парных траекторий роста сортов в рамках модели (4) за 3 года (10+9+9 измерений) слабо связана с парными сходствами реакций, оцененными в рамках модели (7) по конечным значениям высоты за 6 лет. Последнее, возможно, объясняется проявлением эффекта сглаживания кривых квадратичными регрессиями (4), о чем говорилось при обсуждении теории аппроксимации траекторий роста. Действительно, пересчет  $SS$  для 3-летних данных в рамках моделей (4), (5), при  $\gamma = 0$ ,  $\gamma_k = 0$  (парные линейные регрессии) дал зна-

чительно более высокую оценку  $r'_G(\text{гл}, \text{э}) = 0,88$ , но при этом оценка  $r'_G(\text{р}, \text{э})$  снизилась до 0,49.

Таким образом, гипотезу о сходстве можно считать подтвержденной по рассматриваемым данным. При этом ожидаемое несходство сортов по реакции конечных значений признака, т.е. в экологических градиентах, следует прогнозировать на основе отклонений от линейных регрессий, аппроксимирующих парные траектории этих сортов в онтогенезе, а также на основе расхождений их траекторий — в рамках квадратичных парных регрессий.

При попытке проверить сходство реакций по 1—2-летним данным выяснилось, что оценки  $r_G$  неустойчивы. Как уже отмечалось, такое явление можно объяснить тем, что условия выращивания в течение одного или даже двух лет не всегда выявляют различие реакций в онтогенезе по конкретному ростовому признаку. Следует или увеличить число лет сравнительного испытания сортов, или оценить общее сходство реакций по нескольким ростовым признакам.

### Сходство генов и изменчивости в онтогенезе

В качестве показателя общего сходства аллельного состава сортов в работе использованы  $R_{ij}$  — парные коэффициенты родства сортов, оцененные по известной методике на основе их родословных [9]. Упрощенно  $R_{ij}$  оценивает долю одинаковых аллелей во всех локусах  $i$ -го и  $j$ -го сортов, полученных ими от общих предков в процессе селекции.  $R_{ij} = 0$ , если в их родословных нет ни одной общей предковой формы. Значения  $R_{ij}$  были рассчитаны в ВЦ РАСХН для 105 пар 15 (из 22) со-

ртов, помеченных звездочкой в табл. 1. Только для них в банке данных имелись полные сведения о родстве\*.

Использован также другой генетико-статистический параметр — показатель Нея  $I_{ij}$  [12]. Он характеризует частное парное сходство тех же 15 сортов по аллельному составу 5 локусов, кодирующих запасные белки зерна [6].  $I_{ij}$  может принимать значение от 1, когда сорта  $i$  и  $j$  имеют

одни и те же аллели по каждому из 5 локусов, до 0, когда все аллели различны.

Ряды  $R$ ,  $I$  для 105 пар сортов сопоставляются с рядами из 105 значений  $SS_{za}$  и  $SS_p$  по онтогенетической изменчивости высоты растений, длины колоса и площади флагового листа. Результаты оценки коэффициентов корреляций этих рядов представлены в табл. 4.

Т а б л и ц а 4

**Коэффициенты корреляции, отражающие сходство родословных, генов запасных белков с онтогенетической изменчивостью количественных признаков 15 сортов**

	Высота растений		Длина колоса		Площадь флагового листа	
	$SS_{za}$	$SS_p$	$SS_{za}$	$SS_p$	$SS_{za}$	$SS_p$
$R$	-0,18 (-0,31)	-0,17	-0,11 (-0,23)	-0,46	(-0,32)	(-0,19)
$I$	-0,37 (-0,47)	-0,32	-0,35 (-0,26)	-0,21	(-0,29)	(-0,47)

Пр и м е ч а н и е. Без скобок — коэффициенты, рассчитанные на основе квадратичных регрессий (4), (5), в скобках — на основе линейных, т.е. при  $\gamma = \gamma_k = 0$ .

Как и следовало ожидать, все коэффициенты корреляции отрицательные: чем менее сходны сорта по общему ( $R$ ) и частному ( $I$ ) аллельному составу, тем меньше сходство их формы реакции в онтогенезе, т.е. менее гладки онтогенетические парные траектории, больше их расхождение за годы испытания. При этом линейные регрессии (4) для всех случаев, кроме одного, дают более точные сведения о гладкости парных траекторий. Хотя коэффициенты корреляций стабильно отрицательны, но все они невелики по

абсолютной величине, что можно объяснить двумя причинами.

Во-первых, показатель  $R$  с учетом сходства родословных опирается на ряд упрощенных предположений. Например, предположения, что после скрещивания двух родительских форм на очередном этапе выведения сортов и после расщепления в потомстве такого скрещивания формы, отобранные из полученной популяции для дальнейших скрещиваний, несут по 50% аллелей родительских форм. Во-вторых, возможно, что онтогенетическая изменчи-

\* Авторы выражают благодарность зав. отделом ВЦ РАСХН, д.б.н. С. П. Мартынову за предоставленные результаты вычислений коэффициентов  $R_{ij}$ .

вость количественного признака, например высоты, в наборе сортов определяется лишь небольшой частью их гетерогенных локусов. Парное несходство аллелей в этой части локусов не обязательно соответствует общему несходству аллельного состава, оцениваемому по  $R$ , и частному несходству генов запасных белков, отраженному в показателе  $I$ .

Корреляции указывают на определенное гомологичное сходство изменчивости формы реакций по 3 признакам у пар сортов с большими значениями  $R$  и  $I$  (табл. 4). В частности, корреляционная связь  $SS_{2a}$ ,  $SS_p$  с  $I$  доказывает наличие плейотропных влияний генов запасных белков на онтогенетическую изменчивость ростовых признаков и (или) на сцепление с генами, определяющими эту изменчивость. Выводы о

причинах низких абсолютных значений коэффициентов корреляции (табл. 4) подтверждаются также и тем, что между  $R$  и  $I$  коэффициент корреляции тоже невелик (+0,3). Возможно также, что сам процесс селекции со сходными требованиями к сортам озимой пшеницы близких сроков и регионов районирования вызывал, кроме гомологичного, возникновение аналогичного конвергентного сходства форм реакций по количественным признакам, в частности, по рассматриваемым в настоящей работе. Это также должно снизить корреляции между параметрами сходства реакций и  $R$ ,  $I$ .

Такое предположение соответствует в среднем более высоким, чем в табл. 4, оценкам коэффициентов генотипических корреляций между  $SS_{2a}$  и  $SS_p$  для трех признаков по 105 парам 15 сортов (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

**Матрица коэффициентов генотипических корреляций  $r_G$  между  $SS_m$ , 3 изученных признаков (над диагональю), между  $SS_p$  (под диагональю), а также между  $SS_{2a}$  и  $SS_p$  для каждого из трех признаков (на диагонали)**

	1. Высота растений	2. Длина колоса	3. Площадь флагового листа
1.	0,56	0,42	(0,24)
2.	0,26	0,73	(0,34)
3.	(0,85)	(0,48)	(0,20)

**П р и м е ч а н и е.** Без скобок — оценки, полученные на основе квадратичных регрессий (4) и (5), в скобках — линейных, т.е. при  $\gamma = \gamma_k = 0$ .

Все эти коэффициенты положительны, некоторые указывают на довольно тесную статистическую связь между однотипными параметрами несходства (гладкостью или расхождением траекторий) для разных ко-

личественных признаков в онтогенезе.

### Выводы

1. Характеристики отклонений от регрессионных моделей, описываю-



щих относительную изменчивость ростового признака у генотипов, могут служить параметрами для объективной количественной оценки сходства и различия формы реакции генотипов по этому признаку на изменение условий среды в онтогенезе и в разных условиях выращивания.

2. Гипотеза о сходстве относительной изменчивости признака в экологических градиентах и онтогенезе для серии полевых опытов подтверждается на данных о высоте растений сортов озимой пшеницы в период роста (за 3 года) при сопоставлении с данными о конечных значениях этого признака (за 6 лет). Степень гладкости траекторий относительной изменчивости признака у пар генотипов в онтогенезе точнее сравнивать в рамках линейных регрессий, а степень расхождения этих траекторий по условиям выращивания в серии опытов — в рамках квадратичных регрессий.

3. Между параметрами сходства формы реакций сортов по ростовым признакам в онтогенезе и сходством аллельного состава тех же сортов установлена слабая корреляционная связь. Между параметрами сходства формы реакции сортов в онтогенезе для разных ростовых признаков связь более тесная. Это обусловлено как гомологичным, так, возможно, и аналогичным сходством изменчивости ростовых признаков, возникающим в результате конвергентного эффекта селекции со сходными требованиями к сортам озимой пшеницы, близким по срокам и регионам районирования.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Демиденко Е.З. Линейная и нелинейная регрессия. М.: Финансы и статистика, 1981. — 2. Драгавцев В.А., Утемишева Н.В. К проблеме онтогенетической изменчивости генетических параметров в растительных популяциях. Генетика, 1975, т. 11, № 11. — 3. Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Механизмы взаимодействия генотип — среда и гомеостаз количественных признаков растений. — Генетика, 1983, т. 19, № 11. — 4. Драгавцев В.А. и др. Генетика признаков продуктивности яровой пшеницы в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. — 5. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. — 6. Пыльнев В.В. Влияние длительной селекции пшеницы на полиморфизм глинамов. — Изв. ТСХА, 1995, вып. 2. — 7. Смиряев А.В. Экологическая и онтогенетическая изменчивость количественного признака в серии сравнительных полевых испытаний. — Докл. ВАСХНИЛ, 1985, № 8. — 8. Смиряев А.В., Гохман М.В. Биометрические методы в селекции растений. М.: Агропромиздат, 1985. — 9. Смиряев А.В., Мартынов С.П., Кильчевский А.В. Биометрия в генетике и селекции растений. М.: МСХА, 1992. — 10. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. — 11. Шмидт В.С. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. — 12. Nei M. — Amer. Natur., 1972, vol. 106, № 949 — 13. Rao C.R. — Biometrika, 1959, vol. 46, № 1.

Статья поступила  
15 марта 1995 г.

## SUMMARY

New approaches to estimating the difference and resemblance in ecological-ontogenetic variability of genotypes by growth quantitative characters, as well as corresponding methodical practices of comparative genetic-mathematical analysis are suggested. On the base of the data obtained in combined testing of 22 varieties of soft winter wheat conducted for three years the suggested approaches were checked, and the hypothesis about resemblance of relative variability of quantitative character in ecological gradients and ontogenesis (Smiryayev, 1985) was confirmed, besides, faint correlative connection between parameters of resemblance in the form of ontogenetic response of growth characters in the varieties and indicators of resemblance in their allelic composition was established.