УДК 575.22:519.253

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ СРЕДНИХ ЗНАЧЕНИЙ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У БЕККРОССОВ B_1 И B_2 ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Н. Ф. ШЕВЛЯКОВА

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур)

На основе метода генетического анализа, разработанного К. Мазером, Дж. Джинксом, определены теоретические средние значения количественных признаков в популяциях беккроссов B_1, B_2 по данным P_1, P_2, F_1, F_2 при неаллельном взаимодействии генов. Путем алгебраических преобразований получен ряд формул для каждого из параметров [h], [i], [j], [l] и приведен алгоритм их применения для прогнозирования средних значений форм P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2. Анализируемые примеры подтверждают высокую вероятность прогнозирования популяционных параметров B_1, B_2 по данным P_1, P_2, F_1, F_2 при разном типе неаллельного взаимодействия генов.

В генетических исследованиях используются статистические методы для анализа сложного характера детерминации селекционно ценных количественных признаков. Генетический анализ, разработанный К. Мазером, Дж. Джинксом [2], позволяет оценить генетические эффекты действия аллельного и неаллельного взаимодействия гомозигот и гетерозигот как в анализируемых популяциях, так и у отдельных генотипов.

Изучение генетической детерминации признака основано на анализе соотношения популяционных параметров ряда поколений P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2, адекватного определенной модели генетической системы. В модели, учитывающей неаллельное взаимодействие генов, ожидаемые средние значения признака в ряду поколений равны:

$$P_1 = m + [d] + [i], \quad (1)$$
$$P_2 = m - [d] + [i], \quad (2)$$
$$F_1 = m + [h] + [l], \quad (3)$$
$$F_2 = m + 1/2[h] + 1/4[l], \quad (4)$$
$$B_1 = m + 1/2[d] + 1/2[h] + 1/4[i] + 1/4[j] + 1/4[l], \quad (5)$$
$$B_2 = m - 1/2[d] + 1/2[h] + 1/4[i] - 1/4[j] + 1/4[l], \quad (6)$$

где m — средняя точка, отражающая влияние генов и паратипических факторов; [d] — аддитивное действие генов; [h] — доминирование; [i] — гомозиготно-гомозиготное, [j] — гомозиготно-гетерозиготное; [l] — гетерозиготно-гетерозиготное взаимодействие [2].

Определить параметры m, [d], [h], [i], [j], [l] можно по данным P_1, P_2, F_1, B_1, B_2, решая систему линейных уравнений: $J\hat{M} = S$, где J — информационная матрица, $\hat{M}$ — вектор оценок параметров, S — матрица наблюдаемых значений. В общем виде решение системы линейных уравнений представляется следующим образом: $\hat{M} = J^{-1}S$, где J^{-1} — матрица, обратная информационной и являющаяся дисперсионно-ковариационной матрицей. Определение системы линейных уравнений приведено в ряде примеров анализа экспериментальных данных [2].

При адекватности аддитивно-доминантной модели средние значения гибридов F_2, беккроссов B_1, B_2 можно вычислить по данным P_1, P_2, F_1 [2]. На основе анализа соответствия распределения генетических эффектов в уравнениях (1) — (6) и генотипической структуры популяций F_2, B_1, B_2 представлен способ прогнозирования средних значений B_1, B_2 по данным P_1, P_2, F_1, F_2 независимо от схемы наследования признака.

Из равенств (1) — (6) следует:

$$m = 1/2P_1 + 1/2P_2 + 4F_2 - 2B_1 - 2B_2, \quad (7)$$
$$[d] = 1/2P_1 - 1/2P_2, \quad (8)$$
$$[h] = 6B_1 + 6B_2 - F_1 - 8F_2 - 3/2P_1 - 3/3P_2, \quad (9)$$
$$[i] = 2B_1 + 2B_2 - 4F_2, \quad (10)$$
$$[j] = 2B_1 - P_1 - 2B_2 + P_2, \quad (11)$$
$$[l] = P_1 + P_2 + 2F_1 + 4F_2 - 4B_1 - 4B_2. \quad (12)$$

Алгебраические преобразования равенств (7) — (12) позволили выразить средние значения B_1, B_2 через средние значения признака у гибридов F_1, F_2, родительских форм P_1, P_2 и параметры m, [d], [h], [i], [j], [l]. Анализируя формулы (8), (9), (11), (12), получаем равенство

$$[h] + [l] + [j] - [d] = 4B_1 - 4F_2 + F_1 - 2P_1 + P_2,$$

из которого значение B_1 подставлено в формулу (10), откуда

$$B_2 = 1/4P_2 - 1/2P_1 + 1/4F_1 + F_2 + 1/4[d] - 1/4[h] + 1/2[i] - 1/4[j] - 1/4[l].$$

С учетом этого значения B_2 по формуле (7) определено значение B_1:

$$B_1 = 3/4P_1 - 1/4F_1 + F_2 - 1/2m - 1/4[d] + 1/4[h] - 1/2[i] + 1/4[j] + 1/4[l]. \quad (13)$$

Аналогично проводится и преобразование формул (7) — (12) при определении уравнения для B_2, структура которого сходна с уравнением (13) для B_1. Из формул (8) — (12) получено равенство

$$[h] + [l] - [j] - 2[i] + [d] = P_1 - 2P_2 + F_1 + 4F_2 - 4B_1.$$

Подставив значение B_1 в формулу (7), определяем уравнение B_2:

$$B_2 = 3/4P_2 - 1/4F_1 + F_2 - 1/2m + 1/4[d] + 1/4[h] - 1/2[i] - 1/4[j] + 1/4[l]. \quad (14)$$

Уравнения (13), (14) используются в обсуждаемой схеме прогнозирования средних значений беккроссов B_1, B_2 по данным P_1, P_2, F_1, F_2.

Для определения теоретических

средних значений B_1, B_2 применяются уравнения (5), (6), если вычислены генетические параметры по данным P_1, P_2, F_1, F_2. Генетические эффекты *m*, [*d*] можно рассчитать по данным P_1, P_2, F_1, F_2 независимо от модели генетической системы: [d] — из формулы (8); m определяется как среднее значение признака в инбредной популяции, полученной от скрещивания двух линий: $m = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/4F_1 + 1/4F_2$ [2].

Анализ параметров [h], [i], [j], [l] по данным четырех поколений (P_1, P_2, F_1, F_2) проведен путем алгебраических преобразований равенств (7) — (12). Закономерности распределения коэффициентов генетических параметров в уравнениях (1) — (6) позволяют получить такие формулы для параметров [h], [i], [j], [l], при которых вычисленные значения P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 достоверно соответствуют экспериментальным. Для каждого из параметров: [i], [h], [j], [l] — получены формулы, где значение параметра представлено разным соотношением средних значений P_1, P_2, F_1, F_2 (см. приложение в конце статьи). Множество формул для каждого параметра позволяет прогнозировать генетические эффекты при разных типах неаллельного взаимодействия генов. Анализируя характер неаллельного взаимодействия, следует в каждом случае выбирать для параметра одну формулу так, чтобы сочетание формул [h], [i], [l] приводило к вычислению предполагаемых P_1, P_2, F_1, F_2, достоверно соответствующих экспериментальным.

Схема вычисления теоретических средних значений B_1, B_2 по экспериментальным данным P_1, P_2, F_1, F_2

1. Анализ параметров m, [d], [h], [i], [l] по формулам, полученным при алгебраических преобразованиях равенств (10) — (12) с учетом экспериментальных данных лишь P_1, P_2, F_1, F_2.
2. Вычисление предполагаемых средних значений P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2.
3. Оценка генетических параметров методом взвешенных наименьших квадратов.
4. Определение теоретических средних значений B_1, B_2.

В приложении представлены формулы для генетических параметров: [h] — (43) — (46); [i] — (29), (30), (32), (33), (39) — (41); [j] — (36) — (38), (42); [l] — (24), (28), (31), (34), (47) — (49), которые выводятся из равенств (7) — (12) и применяются при анализе примеров.

По уравнениям (1), (2) вычисляются предполагаемые средние значения P_1, P_2, которые всегда достоверно соответствуют экспериментальным при использовании формул: для [d] — (8), для суммы параметров m и [i] — соответственно (7) и (10), т. е. $m + [i] = 1/2P_1 + 1/2P_2$. Выбирая формулу для параметра [i] из множества, приведенного в приложении, следует оценивать достоверность соответствия предполагаемых P_1, P_2 экспериментально полученным.

Предполагаемые средние значения F_1, F_2 вычисляются по уравнениям (3), (4), где нужно проанализировать 4×7 сочетаний формул для [h], [l] и выбрать одну для каждого из параметров, исходя из достоверности соответствия прогнозируемых F_1, F_2 экспериментальным.

Предполагаемое среднее значение B_1 вычисляется по уравнению (5) с использованием тех формул для [d], [h], [i], [l], которые применялись при расчете предполагаемых P_1, P_2, F_1, F_2. Предполагаемое среднее значение B_2 находится из формулы (11), где $\hat{B}_1$ — предполагаемое, P_1, P_2 — экспериментальные значения. Величина параметра [j] принимается равной 0. В случае наличия экспериментальных данных хотя бы для одного из беккроссов — B_1 или B_2 — параметр [j] вычисляется по одной из формул (36) — (38), (42), приведенных в приложении.

Оценки генетических параметров по предполагаемым значениям P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 получают в результате решения системы линейных уравнений $J\hat{M} = S$. Затем новые прогнозируемые средние значения B_1, B_2 определяют по уравнениям (5), (6), где используются вычисленные ($\hat{M} = J^{-1}S$) оценки параметров m, [d], [h], [i], [j], [l].

Случайные ошибки s_{P_1}, s_{P_2}, s_{F_1}, s_{F_2} — экспериментальные; s_{B_1} (соответственно и s_{B_2}) можно рассчитать по формулам:

$$s_{B_1} = \sqrt{1/4s_{P_1}^2 + 1/4s_{F_1}^2} \quad \text{или}$$

$$s_{B_1} = \sqrt{9/16s_{P_1}^2 + 1/16s_{F_1}^2 + s_{F_2}^2}\ .$$

В уравнениях (13), (14) при вычислении s_{B_1}, s_{B_2} можно пренебречь малой величиной произведения коэффициента параметра и ошибки оценки параметра. Стандартные ошибки теоретических средних значений B_1, B_2 определены по уравнениям (5), (6), где ошибки оценок параметров рассчитаны по элементам главной диагонали матрицы, обратной информационной.

В качестве примеров проанализированы данные экспериментальных исследований закономерностей наследования признаков у разных культур, обсуждаемые в книге «Биометрическая генетика» [2].

В одном из экспериментов изучена высота растения Nicotiana rustica в популяциях ряда поколений: P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2. Средние значения признака приведены в указанной книге [2, с. 128]. Тестирование различных моделей генетического контроля показало, что с учетом неаллельных взаимодействий при сцепленном наследовании признака можно объяснить различия между средними значениями анализируемых форм. В табл. 1 представлены экспериментальные средние значения признака у P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 и соответствующие весовые коэффициенты $1/s_{\bar{x}}^2$ — величины, обратные стандартным ошибкам средних.

Таблица 1

Средние значения высоты растения табака (Nicotiana rustica)

Поколение	Экспериментальные		Предполагаемые	Расчетные
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$1/s_{\bar{x}}^2$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$
P_1	153,57 ± 1,12	0,7972	153,64 ± 1,12	153,63
P_2	126,80 ± 1,03	0,9327	126,87 ± 1,03	126,85
F_1	155,70 ± 0,85	1,3961	154,53 ± 0,85	154,52
F_2	145,39 ± 0,86	1,3590	144,84 ± 0,86	144,81
B_1	156,29 ± 1,07	0,8751	156,31 ± 1,22	156,35
B_2	142,14 ± 0,98	1,0367	142,93 ± 1,18	142,96

В анализируемом примере обсуждается схема прогнозирования среднего значения у одного из беккроссов — B_2 — по данным P_1, P_2, F_1, F_2, B_1. По уравнениям (1) — (5) вычислены предполагаемые средние значения P_1, P_2, F_1, F_2, B_1. Для этого определены значения средней точки m по формуле $m = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/4F_1 + 1/4F_2 = 145{,}36$ и параметра [d] по формуле (8) $[d] = 1/2P_1 - 1/2P_2 = 13{,}39$. Для параметра [i] получены разные оценки по формулам (29), (30), (32), (33), (39) — (41). Например, по формуле (29) $[i] = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/2F_1 - F_2 = 2{,}55$; по (32) — $[i] = -1/2P_1 - 1/2P_2 - F_1 + 2F_2 = -5{,}1$, по (39) — $[i] = -7/4P_1 + 9/4P_2 + 1/2F_1 - F_2 = -50{,}99$. Значение $[i] = -5{,}1$ выбрано потому, что недостоверны (при $P = 0{,}01$) различия предполагаемых P_1, P_2, рассчитанных по уравнениям (1), (2), и экспериментальных. А именно: $P_1 = 145{,}36 + 13{,}39 - 5{,}10 = 153{,}64$, $P_2 = 145{,}36 - 13{,}39 - 5{,}1 = 126{,}9$. Для сравнения вычислены средние значения P_1, P_2 при $[i] = -50{,}99$: $P_1 = 107{,}76$, $P_2 = 80{,}98$, при $[i] = 2{,}55$: $P_1 = 161{,}30$, $P_2 = 134{,}52$, которые достоверно ($P = 0{,}05$) отличаются от экспериментальных. Для оценки достоверности различий использовали нормированное отклонение t ($t = d/s_d$), где d — разница между вычисленным и экспериментальным P_1 или P_2, s_d — средняя ошибка этой разницы.

Формулы (43), (31) для уравнений (3), (4) выбраны из ряда на основе анализа 4 × 7 сочетаний равенств: для [h] — (43) — (46), для [l] — (24), (28), (31), (34), (47) — (49). По формуле (43) $[h] = -11{,}25$; по (31) — $[l] = 20{,}42$. $F_1 = 145{,}36 - 11{,}25 + 20{,}42 = 144{,}84$, $F_2 = 145{,}36 - 1/2 \times 11{,}25 + 1/4 \times 20{,}42 = 144{,}84$. Вычисляя параметры [h], [l] по другим формулам, например по (44), где $[h] = 15{,}51$, и по (48), где $[l] = 2{,}55$, мы получаем предполагаемые значения $F_1 = 163{,}42$, $F_2 = 153{,}75$, которые достоверно отличаются от экспериментальных. Если из формул в приложении для [h] и [l] нельзя выбрать нужного сочетания, то проводят дальнейшие алгебраические преобразования равенств (7) — (12). Закономерности распределения генетических эффектов в уравнениях (1) — (6) позволяют получить необходимые формулы параметров при разном характере неаллельного взаимодействия. Предполагаемое значение B_1 вычислено по уравнению (5), где формула (54) для [j] выбрана из (36) — (38), (54). $B_1 = 145{,}36 + 1/2 \times 13{,}39 - 1/2 \times 11{,}25 - 1/4 \times 5{,}10 + 1/4 \times 24{,}22 + 1/4 \times 20{,}42 = 156{,}31$. Для вычисления предполагаемого среднего значения B_2 используется формула (11), где параметр [j] принимается равным 0. $B_2 = 156{,}31 - 1/2 \times 153{,}57 + 1/2 \times 126{,}80 = 142{,}93$.

Случайные ошибки s_{B_1}, s_{B_2} предполагаемых B_1, B_2 получены по формулам:

$$s_{B_1} = \sqrt{9/16s_{P_1}^2 + 1/16s_{F_1}^2 + s_{F_2}^2},$$

$$s_{B_2} = \sqrt{9/16s_{P_2}^2 + 1/16s_{P_2}^2 + 1/16s_{F_1}^2 + s_{F_2}^2}$$

По предполагаемым средним значениям P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 решаем систему линейных уравнений $\left(\hat{M} = J^{-1}S\right)$ и снова определяем оценки параметров m, [d], [h], [i], [j], [l] (табл. 2). Теоретические средние значения B_1, B_2 вычислены по уравнениям (5), (6), в которые подставлены из табл. 2 предполагаемые оценки параметров m, [d], [h], [i], [j], [l].

Таблица 2

Оценки генетических параметров признаков

Параметры	Высота растения табака	Число гнезд на плод у томатов
m	120,84 ± 0,40	4,204 ± 0,004
[d]	13,39 ± 0,67	3,499 ± 0,004
[h]	62,20 ± 0,67	-3,531 ± 0,021
[i]	19,40 ± 0,72	1,328 ± 0,004
[j]	-0,001 ± 3,28	-2,589 ± 0,061
[l]	-28,52 ± 0,78	1,844 ± 0,026

С помощью метода χ^2 доказано соответствие расчетных средних значений P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 (табл. 1) экспериментально полученным в [2].

Расчетные P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 вычислены по уравнениям (1) — (6) и оценкам генетических параметров из табл. 2. При $P = 0,05$ $df = N - 3$, где $N = 6$, $\chi^2_{0,05} = 7,81$, $\chi^2_{эксп} = 1,63$.

Прогнозирование средних значений B_1, B_2 по экспериментальным данным P_1, P_2, F_1, F_2 возможно при сложном характере наследования среднего числа гнезд на плод у томатов, результаты изучения которого приведены в рассматриваемой работе [2, с. 94].

В табл. 3 представлены средние значения признака и соответствующие весовые коэффициенты в анализируемых поколениях.

Таблица 3

Среднее число гнезд на плод у томатов

Сорт, гибрид	Экспериментальное		Предполагаемое	Расчетное
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$1/s^2_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x}$
P_1	9,028 ± 0,084	141,7	9,028 ± 0,084	9,030
P_2	2,034 ± 0,004	62500	2,034 ± 0,004	2,034
F_1	2,517 ± 0,029	1189,1	2,517 ± 0,029	2,517
F_2	2,886 ± 0,078	164,4	2,893 ± 0,078	2,899
B_1	4,356 ± 0,140	51,0	4,350 ± 0,101	4,333
B_2	2,183 ± 0,016	3906,2	2,130 ± 0,015	2,130

Предполагаемые средние значения P_1, P_2, F_1, F_2, B_1 вычислены по уравнениям (1) — (5). При анализе числа гнезд на плод у томатов используется другая последовательность выбора формул для параметров m, [d], [h], [i], [l], приведенных в приложении.

Из множества оценок параметра [i], рассчитанных по формулам (29), (30), (32), (33), (39), (40), (47), нельзя выбрать такого значения [i], при котором предполагаемые P_1, P_2 достоверно соответствуют экспериментальным. Например, по уравнениям (1), (2), где по формуле (8) $[d] = 1/2P_1 - 1/2P_2 = 3,497$, по (29) — $[i] = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/2F_1 - F_2 = 1,138$, $m = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/4F_1 + 1/4F_2 = 4,116$, вычислены предполагаемые P_1, P_2: $P_1 = 4,116 + 3,497 + 1,138 = 8,751$; $P_2 = 4,116 - 3,497 + 1,138 = 1,757$, которые достоверно (при $P = 0,05$) отличаются от экспериментальных P_1, P_2. Поэтому в уравнения (1), (2) подставлено значение параметра [d] из (8) и вычислено [d] = 3,497, значения m и [i] — из равенства, полученного при сложении формул (7), (10), отсюда $m + [i] = 1/2P_1 + 1/2P_2 = 5{,}531$. Определены предполагаемые P_1, P_2, равные экспериментальным, а именно: $P_1 = 5{,}531 + 3{,}497 = 9{,}028$, $P_2 = 5{,}531 - 3{,}497 = 2{,}034$.

При вычислении предполагаемых средних значений F_1, F_2 по уравнениям (3), (4) формулы для [h], [l] выбраны из 4×7 сочетаний равенств этих параметров, приведенных в приложении. На основании формул: (46) — $[h] = 3/2P_1 - 3/2P_2 - F_1 + 4F_2 = -7{,}556$, (24) — $[l] = P_1 + P_2 + 2F_1 - 4F_2 = 4{,}552$ и m из равенства $m + [i] = 1/2P_1 + 1/2P_2 = 5{,}531$, где [i] = 0, по уравнению (3) определено: $F_1 = 5{,}531 - 7{,}566 + 4{,}552 = 2{,}517$. В этом случае предполагаемое значение F_1 равно экспериментальному.

В уравнение (4) подставлены значения параметров из формул: (44) — $[h] = F_1 - 1/2P_1 - 1/2P_2 = -3{,}014$, (48) — $[l] = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/2F_1 - F_2 = 1{,}138$, $m = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/4F_1 + 1/4F_2 = 4{,}116$ — и получено $F_2 = 4{,}116 - 1/2 \times 3{,}014 + 1/4 \times 1{,}138 = 2{,}893$. Выбранное сочетание формул так же, как и сочетание формул для m, [h], [l] из уравнения (3) предполагаемого F_1, позволило получить предполагаемое среднее значение F_2, достоверно (при P = 0,05) соответствующее экспериментальному. Вычисление предполагаемого F_2 при других сочетаниях формул m, [h], [l] приводит к получению значений F_2, существенно отличающихся от экспериментального.

Предполагаемое среднее значение B_1 определено по уравнению (5): $B_1 = 5{,}531 + 1/2 \times 3{,}497 - 1/2 \times 7{,}566 - 1/4 \times 1{,}138 + 1/4 \times 4{,}552 = 4{,}35$, где формулы для m, [h], [l] — те же, что и для предполагаемого F_1, [j] = 0, [d] из (8). Формула (30) $[i] = -1/4P_1 - 1/4P_2 - 1/2F_1 + F_2 = -1{,}138$ выбрана из ряда формул (29), (30), (32), (33), (39), (40), (41) с учетом значения параметра [i] из равенства $[i] = (m + [i]) - m = 5{,}531 - 4{,}116 = 1{,}415$. Предполагаемое среднее значение B_2 вычислено по уравнению (14): $B_2 = 3/4 \times 2{,}034 - 1/4 \times 2{,}517 + 2{,}886 - 1/2 \times 4{,}116 + 1/4 \times 3{,}497 - 1/4 \times 3{,}014 + 1/4 \times 1{,}138 = 2{,}13$, где P_1, F_1, F_2 — экспериментальные, формулы для m, [h], [l] такие же, как для предполагаемого F_2, [j] = 0, [i] = 0, [d] из (8).

Случайные ошибки s_{B_1}, s_{B_2} предполагаемых B_1, B_2 рассчитаны по формулам:

$$s_{B_1} = \sqrt{9/16s_{P_1}^2 + 1/16s_{F_1}^2 + F_2^2},$$

$$s_{B_2} = \sqrt{1/4s_{P_2}^2 + 1/4s_{F_1}^2}.$$

Оценки генетических параметров, полученные по предполагаемым средним значениям P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 при решении системы линейных уравнений $J\hat{M} = S$, представлены в табл. 3. Теоретические средние значения B_1, B_2 вычислены по уравнениям (5), (6), в которые подставлены оценки параметров m, [d], [h], [i], [j], [l] из табл. 2. Теоретическое среднее число гнезд на плод у томатов в популяциях беккроссов $B_1 = 4{,}333 \pm 0{,}102$, $B_2 = 2{,}130 \pm 0{,}020$. Методом χ^2 доказано достоверное соответствие расчетных средних значений $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2$ (табл. 3), экспериментально полученным в [2]: при P = 0,05 df = 3, $\chi^2_{0,01} = 11,34$, $\chi^2_{эксп} = 11,0$.

Параметры генетического анализа количественных признаков используются для повышения эффективности селекционных исследований, так как широко распространен контрастный характер проявления признаков у гомозиготных и гетерозиготных генотипов, например, более высокая приспособленность гетерозиготных организмов [1]. Благодаря теоретическому определению B_1, B_2 можно экономить время и средства на проведение эксперимента при изучении генетического контроля селекционно ценных признаков.

Заключение

Прогнозирование средних значений беккроссов B_1, B_2 по экспериментальным данным P_1, P_2, F_1, F_2 основано на анализе соответствия генотипической структуры популяций и распределения генетических эффектов — компонент средних значений $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2$. Вычисляя методом взвешенных наименьших квадратов предполагаемые оценки параметров m, [d], [h], [i], [j], [l] по данным P_1, P_2, F_1, F_2, можно определить теоретические средние значения B_1, B_2 при разном характере генетической обусловленности признаков.

Приложение. *Анализ параметров [i], [j], [l] по данным P_1, P_2, F_1, F_2.*

Алгебраические преобразования формул (10) — (12) позволяют получить различные оценки популяционных параметров — средних значений B_1, B_2 по данным P_1, P_2, F_1, F_2 и [i], [j], [l]. Ниже приводятся уравнения и преобразования, в результате которых определены B_1, B_2.

Из равенства $[i] + [j] = 4B_1 - 4F_2 - P_1 + P_2$ при сложении формул (10), (11) получено

$$B_1 = 1/4P_1 - 1/4P_2 + F_2 + 1/4[i] + 1/4[j]. \quad (15)$$

Из равенства $2[j] — [l] = 8B_1 - 3P_1 + P_2 - 2F_1 - 4F_2$ при сложении (11), (12):

$$B_1 = 3/8P_1 - 1/8P_2 + 1/4F_1 + 1/2F_2 - 1/8[l] + 1/4[j]. \quad (16)$$

По формуле (10) $B_1 = 2F_2 - B_2 + 1/2[i]$, где B_2 взято из (19):

$$B_1 = 2F_2 - 1/2P_2 - 1/2F_1 + 3/4 + 1/4 + 1/4. \quad (17)$$

Из равенства $[i] — [j] + [l] = 2P_1 + 2F_1 - 4B_1$ в результате преобразований:

$$B_1 = 1/2P_1 + 1/2F_1 — 1/4[i] + 1/4[j] - 1/4[l]. \quad (18)$$

Из равенства $[i] + [j] + [l] = 2P_2 + 2F_1 - 4B_2$ при сложении (10) — (12):

$$B_2 = 1/2P_2 + 1/2F_1 - 1/4[i] - 1/4[j] - 1/4[l]. \quad (19)$$

Из равенства $2[j] + [l] = -P_1 + 3P_2 + 2F_1 + 4F_2 - 8B_2$ при сложении (11), (12):

$$B_2 = 3/8P_2 - 1/8P_1 + 1/4F_1 + 1/2F_2 - 1/4[j] - 1/8[l]. \quad (20)$$

Из равенства $[i] — [j] = 4B_2 - 4F_2 + P_1 - P_2$ в результате преобразований (10), (11):

$$B_2 = 1/4P_2 - 1/4P_1 + F_2 + 1/4[i] - 1/4[j]. \quad (21)$$

По формуле (10) $B_2 = 2F_2 - B_1 + 1/2[i]$, где B_1 из (16),

$$B_2 = 3/2F_2 - 1/4F_1 - 3/8P_1 + 1/8P_2 + 1/8[l] - 1/4[j] + 1/2[i]. \quad (22)$$

Параметр m характеризует среднее значение признака в инбредной популяции (F_∞ — метрика), получаемой от скрещивания двух линий, независимо от эффектов взаимодействия генов.

Из формул (7), (10) получено равенство $m + [i] = 1/2P_1 + 1/2P_2$, т. е. при значимых эффектах неаллельного взаимодействия возможно $[i] = 0$. При сложении формул (10), (12) получено равенство

$$2[i] + [l] = P_1 + P_2 + 2F_1 - 4F_2, \quad (23)$$

из которого при $[i] = 0$

$$[l] = P_1 + P_2 + 2F_1 - 4F_2. \quad (24)$$

Из равенства $[i] + [l] = P_1 + P_2 + 2F_1 - 2B_1 - 2B_2$ при [l] из формулы (24)

$$[i] = -2B_1 - 2B_2 + 4F_2,$$
$$\text{т. е. } [i] = -[i]. \quad (25)$$

В уравнение (16) подставлено [l] из формулы (24) и получено

$$B_1 = 1/4P_1 - 1/4P_2 + F_2 + 1/4[j]. \quad (26)$$

Из равенства $[i] + [l] = P_1 + P_2 + 2F_1 - 2B_1 - 2B_2$, где B_1 взято из (26), B_2 — из (20), $[l] = 3/4P_1 + 3/4P_2 + 3/2F_1 - 3F_2 - [i] + 1/4[l]$.

Из равенства (23) $[l] = P_1 + P_2 + 2F_1 - 4F_2 - 2[i]$. Если равны левые части уравнений, то

$$[i] = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/2F_1 - F_2 - 1/4[l]. \quad (27)$$

Из равенства (23) $[i] = 1/2P_1 + 1/2P_2 + F_1 - 2F_2 - 1/2[l]$.

Так как соотношение значений параметра [i] в равенствах (23) и (27) $[i] = 1/2[i]$, то в равенстве (23) соответствующие значения [l], т. е. $[l] = 1/2[l]$. Отсюда из формулы (24)

$$[l] = 1/2P_1 + 1/2P_2 + F_1 - 2F_2. \quad (28)$$

По уравнению (23) при [l] из (28)

$$[i] = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/2F_1 - F_2. \quad (29)$$

Соответственно равенству (25)

$$[i] = -1/4P_1 - 1/4P_2 - 1/2F_1 + F_2. \quad (30)$$

По уравнению (27) при [i] из (30)

$$[l] = 2P_1 + 2P_2 + 4F_1 - 8F_2. \quad (31)$$

По уравнению (23) при [l] из (31)

$$[i] = -1/2P_1 - 1/2P_2 - F_1 + 2F_2. \quad (32)$$

Соответственно равенству (25)

$$[i] = 1/2P_1 + 1/2P_2 + F_1 - 2F_2. \quad (33)$$

По уравнению (23) при [i] из (30)

$$[l] = 3/2P_1 + 3/2P_2 + 3F_1 - 6F_2. \quad (34)$$

На основании предположения равенства B_1 и B_2 по формуле (11) определено значение $[j] = -P_1 + P_2$, которое подставлено в уравнения:

(16) — $B_1 = 1/8P_1 + 1/8P_2 + 1/4F_1 + 1/2F_2 - 1/8[l]$,

(22) — $B_2 = -1/8P_1 - 1/8P_2 - 1/4F_1 + 3/2F_2 + 1/2[i] + 1/8[l]$.

По формуле (11), где вычисленные значения B_1, B_2, параметр [j] равен:

$$[j] = -1/2P_1 + 3/2P_2 + F_1 - 2F_2 - [i] - 1/2[l]. \quad (35)$$

По уравнению (35) при [i] из (30), [l] из (28)

$$[j] = -1/2P_1 + 3/2P_2 + F_1 - 2F_2. \quad (36)$$

По уравнению (35) при [i] из (32), [l] из (34)

$[j] = -3/4P_1 + 5/4P_2 + 1/2F_1 - F_2$. (37)

По уравнению (35) при [i] из (32), [l] из (28)

$[j] = -1/4P_1 + 7/4P_2 + 3/2F_1 - 3F_2$.(38)

Благодаря алгебраическим преобразованиям анализируемых равенств для [h], [i], [j], [l] и B_1, B_2 получено множество формул для каждого из параметров. Приведены некоторые формулы, применяемые при анализе экспериментальных данных в обсуждаемых примерах:

$[i] = -7/4P_1 + 9/4P_2 + 1/2F_1 - F_2$, (39)

$[i] = -1/2P_1 + 3/2P_2 + F_1 - 2F_2$ (40)

$[i] = 1/8P_1 + 1/8P_2 + 1/4F_1 - 1/2F_2$,(41)

$[j] = 3/4P_1 - 5/4P_2 - 1/2F_1 + F_2$, (42)

$[h] = F_1 - 3/2P_1 + 1/2P_2$, (43)

$[h] = F_1 - 1/2P_1 - 1/2P_2$, (44)

$[h] = -3/4P_1 - 3/4P_2 + 1/2F_1 + F_2$,(45)

$[h] = -3/2P_1 - 3/2P_2 - F_1 + 4F_2$, (46)

$[l] = 9/2P_1 - 7/2P_2 + F_1 - F_2$, (47)

$[l] = 1/4P_1 + 1/4P_2 + 1/2F_1 - F_2$, (48)

$[l] = 5/2P_1 - 3/2P_2 + F_1 - 2F_2$. (49).

Применение ряда формул для вычисления каждого из параметров [h], [i], [j], [l] по данным P_1, P_2, F_1, F_2 возможно в соответствии с определенными закономерностями распределения коэффициентов, знаков генетических эффектов — компонент средних значений P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гетерозис/Под ред. *Р. Френкель.* М.: Агропромиздат, 1987.— **2.** *Мазер К., Джинкс Дж.* Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985.

Статья поступила
3 февраля 1994 г.

SUMMARY

Using genetic analysis technique developed by K. Mazer and J. Jinks, theoretical average values of quantitative characters in B_1, B_2 back-cross populations have been determined according to the data for P_1, P_2, F_1, F_2 with non-allelic gene interaction. By algebraic conversions a number of formulas for each of parameters [n], [i], [j], [l] have been obtained and algorithm of using them to forecast average values of forms P_1, P_2, F_1, F_2, B_1, B_2 is given. The examples analysed confirm high probability of forecasting the population parameters of B_1, B_2 by the data for P_1, P_2, F_1, F_2 with different type of non-allelic gene interaction.

возможности дифференциации территории на пахотные, сенокосно-пас-