

PRZEGLĄD METOD KRZYŻOWAŃ UMOŻLIWIAJĄCYCH UZYSKANIE INFORMACJI GENETYCZNYCH O MATERIALE HODOWLANYM

ANITA DOBEK, ZYGMUNT KACZMAREK,
HANNA KIEŁCZEWSKA, TADEUSZ ŁUCZKIEWICZ

Zakład Metod Matematycznych i Statystycznych Akademii Rolniczej w Poznaniu
Instytut Genetyki Roślin Polskiej Akademii Nauk w Poznaniu
Instytut Genetyki Roślin Akademii Rolniczej w Poznaniu

Praca wpłynęła 25 listopada 1986; w wersji ostatecznej 5 marca 1987

Dobek A., Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T., 1987. Review of methods which enable to obtain the genetical information. Listy Biometryczne XXIII, z. 2. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu (Adam Mickiewicz University Press), pp. 57-74, 3 figs., ISBN 83-232-0091-2, ISSN 0458-0036.

The paper contains the review of genetical-statistical methods which provides the information about genetical material for a breeding process. It presents the commonly used types of mating systems which, after providing the experiment with the obtained hybrids, enable to determine the important genetical parameters as additive variance, variance of dominance, general and specific combining abilities and additive, dominance and epistasis effects.

1. WSTĘP

W hodowli roślin najbardziej powszechnie stosowaną metodą uzyskania nowej zmienności genetycznej jest krzyżowanie wewnątrzgatunkowe i międzygatunkowe. Segregacja mendlowska genów, a także rekombinacje genetyczne zachodzące u mieszańców pozwalają na otrzymanie korzystnych dla hodowcy, niekiedy transgresyjnych genotypów łączących pożądane cechy rodziców. Krzyżowanie jest jedną z metod doboru linii do tworzenia mieszańców heterozyjnych pojedynczych, podwójnych, trójliniowych, top-crossowych, jak i odmian syntetycznych poly-cross.

Wyhodowanie nowej, wartościowej odmiany na drodze krzyżowania zależy przede wszystkim od materiału wyjściowego. Dobór odpowiednich form rodzi-

cielskich ma więc pierwszorzędne znaczenie i powinien być poprzedzony dokładnymi badaniami populacji wyjściowej. Analizie populacji wyjściowej, poprzedzającej dobór genotypów rodzicielskich do krzyżowania, służy wiele metod statystyczno-genetycznych. Pozwalają one na ocenę zmienności genetycznej w badanej populacji, określenie sposobu dziedziczenia interesujących hodowcę cech (jakościowych i ilościowych), a także prognozowanie postępu genetycznego w wyniku dobrania, na podstawie tej analizy, optymalnej metody hodowli i zastosowanie właściwej metody selekcji.

W niniejszej pracy zamieszczono przegląd ważniejszych metod genetyczno-statystycznych umożliwiających uzyskanie informacji o materiale wyjściowym do hodowli (pkt 2), o zbiorze wybranych linii (klonów) lub rodów (pkt 3) oraz o pojedynczych kombinacjach krzyżówkowych dwóch linii (pkt 4).

2. METODY OCENY WARIANCJI ADDYTYWNEJ I DOMINACYJNEJ

Przedmiotem badań genetyki ilościowej jest często zmienność (wariancja) cech. Wynika to głównie z tego, że charakterystyki genetyczne definiowane są poprzez odpowiednie wariancje. Istotą rozważań nad wariancją w zagadnieniach genetyki ilościowej jest podział wariancji fenotypowej na komponenty wywołane przyczynami genetycznymi i pozagenetycznymi (środowiskowymi). Jednakże, podczas gdy wariancja fenotypowa interesującej nas populacji może być oceniona bezpośrednio na podstawie obserwacji osobników populacji, to jej komponenty, związane z genotypem i środowiskiem, nie mogą być wyznaczone bez znajomości pochodzenia tych osobników. Ocena komponentów wariancji jest możliwa dopiero po zastosowaniu krzyżowań według określonych schematów oraz odpowiedniej analizy statystyczno-genetycznej otrzymanych mieszańców. Znajomość występujących pokrewieństw między mieszańcami pozwala podzielić wariancję genotypową na wariancję addytywną i wariancję związaną z dominowaniem, a także w niektórych przypadkach na wariancję związaną z nieallelicznym współdziałaniem genów (epistazą). Od udziału wariancji addytywnej w ogólnej zmienności zależy w dużej mierze, które z metod hodowlanych należy zastosować dalej, aby osiągnąć największy postęp genetyczny.

Metodami krzyżowań, które szczególnie nadają się do badania dziedziczenia cech ilościowych, są schematy krzyżowania losowego. W tym rozdziale zajmujemy się następującymi schematami krzyżowań:

- (i) krzyżowanie biparentalne,
- (ii) krzyżowanie typu North Carolina I (NC I),
- (iii) krzyżowanie typu North Carolina II (NC II),
- (iv) krzyżowanie typu North Carolina III (NC III),
- (v) krzyżowanie dialleliczne,
- (vi) krzyżowanie trialleliczne,
- (vii) krzyżowanie podwójne.

Populację, w której zachodzi kojarzenie losowe (panmiksja), można traktować jako zbiór grup pełnego rodzeństwa lub grup półrodzeństwa. Interpretacja genetyczna wariacji wynikających ze zmienności między tymi grupami możliwa jest tylko wtedy, gdy spełnione są następujące założenia:

- (a) zachodzi dziedziczenie charakterystyczne dla diploidów,
- (b) badana cecha nie jest uwarunkowana przez serię alleli wielokrotnych,
- (c) geny warunkujące analizowaną cechę ilościową nie są sprzężone,
- (d) nie występuje zjawisko epistazy (nie obowiązuje w przypadku krzyżowania (vi) i (vii)).

Przy prawdziwości tych założeń możliwa jest w przypadku zastosowania schematów (ii)-(v) ocena wariacji addytywnej i dominacyjnej, a w przypadku schematów (vi) i (vii) oprócz wyznaczenia ocen wspomnianych komponentów możliwe jest również wyznaczenie wariacji związanych z epistazą.

Wyznaczenie wariacji związanej z addytywnym działaniem genów jest szczególnie ważne, ponieważ pozwala odpowiedzieć na pytanie, jaka część zmienności ogólnej badanej cechy w populacji spowodowana jest addytywnym działaniem genów. Odpowiedź na to pytanie daje współczynnik odziedziczalności w sensie węższym.

Zastosowanie schematów North Carolina I, II i III pozwala również znaleźć miarę dominacji średniej, które to pojęcie wprowadzili Comstock i Robinson (1952). Miara ta w pewnym stopniu informuje o dominacji w badanej populacji.

2.1. KRZYŻOWANIE BIPARENTALNE

Schemat ten polega na krzyżowaniu n par linii rodzicielskich dobranych losowo. Mieszance otrzymane w wyniku takiego krzyżowania tworzą n grup pełnego rodzeństwa. Jest to jedyne pokrewieństwo je łączące.

Po przeprowadzeniu doświadczenia porównawczego i przy założeniach (a) - (d) możliwa jest jedynie ocena wariacji genetycznej. Zwykle dodatkowo zakłada się, że nie ma dominacji (Kearsey 1965; Mather i Jinks 1971). Przy tym założeniu możliwa jest ocena wariacji związanej z addytywnym działaniem genów, a tym samym ocena współczynnika odziedziczalności w sensie węższym. Metody oceny interesujących parametrów znaleźć można w dwóch wymienionych pracach, a także w skrypcie Ubysz-Boruckiej i in. (1985).

2.2. KRZYŻOWANIE TYPU NORTH CAROLINA I (UKŁAD HIERARCHICZNY)

W rozważanym przypadku populacją, o której chcemy wnioskować jest pokolenie F_2 lub pokolenia dalsze, otrzymane w wyniku losowego krzyżowania potomstwa dwóch linii wsobnych.

Z populacji tej jako formy ojcowskie (S) wybiera się losowo grupę m osobników, a następnie każdy z tych osobników jest krzyżowany z inną grupą f losowo wybranych form matecznych (D). Żadna z form matecznych nie jest krzyżowana z dwiema różnymi formami ojcowskimi. W wyniku takiego postępowania uzyskuje się mf grup pełnego rodzeństwa oraz m grup półrodzeństwa ze względu na ojca.

Schemat tego krzyżowania przedstawia się następująco:

♀	♂	S				
		1	2	m	
D	1	x				
	2	x				
	⋮	⋮				
	⋮	⋮				
	f	x				
	f+1		x			
	f+2		x			
	⋮		⋮			
	⋮		⋮			
	2f		x			
	⋮		⋮			
	m(f-1)+1					x
	m(f-1)+2					x
	⋮					⋮
	mf					x

gdzie x oznacza przeprowadzenie odpowiedniego krzyżowania.

Na podstawie analizy wyników doświadczenia porównawczego z mf genotypami i przy założeniach (a)-(d) można wyznaczyć oceny wariancji addytywnej i wariancji dominacji oraz określić stopień dominacji i wartość współczynnika odziedziczalności w sensie węższym. Możliwe jest również zweryfikowanie hipotezy o braku zmienności wynikającej z addytywnego działania genów.

Metody analizy doświadczeń typu North Carolina I można znaleźć między innymi w następujących pracach: Comstock i Robinson (1952), Kearsey (1965), Mather i Jinks (1971), Becker (1975), Singh i Chaudhary (1979) oraz Ubysz-Borucka i in. (1985).

2.3. KRZYŻOWANIE NORTH CAROLINA II (UKŁAD KRZYŻOWY)

Podobnie jak w przypadku krzyżowania typu North Carolina I, badaną populację tworzą mieszańce pokolenia F_2 lub pokoleń dalszych. Mieszańce te uzyskuje się ze skrzyżowania dwóch linii wsobnych.

Omawiany system krzyżowania polega na krzyżowaniu m losowo wybranych form ojcowskich (S) z każdą spośród f form matecznych (D) wybranych losowo z badanej populacji. W efekcie uzyskuje się mf grup pełnego rodzeństwa, które można podzielić na m grup półrodzeństwa ze względu na ojca lub f grup półrodzeństwa ze względu na matkę.

Plan krzyżowania można przedstawić w postaci

2.5. KRZYŻOWANIE DIALLELICZNE

Krzyżowanie dialleliczne polega na krzyżowaniu między sobą n ($n \geq 4$) losowo wybranych z populacji linii wsobnych. W wyniku tego krzyżowania można otrzymać maksymalnie n^2 genotypów, tzn.: (A) - n linii rodzicielskich, (B) - $n(n-1)/2$ genotypów pokolenia F_1 otrzymanych z krzyżowania prostego (w jednym kierunku), (C) - $n(n-1)/2$ genotypów pokolenia F_1 otrzymanych z krzyżowania odwrotnego (w kierunku przeciwnym).

W zależności od tego, które grupy genotypów hodowca chce analizować, można za Griffingiem (1956a) wyróżnić cztery typy analizy (4 modele). Typ I obejmuje genotypy z grup A, B i C, typ II - genotypy z grup A i B lub A i C, typ III - mieszańce z grup B i C, natomiast typ IV mieszańce z grup B lub C.

Plany krzyżowania można graficznie przedstawić w postaci:
schemat I

♀ \ ♂	1	2	...	n
1	x	x	...	x
2	x	x	...	x
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
n	x	x	...	x

schemat II

♀ \ ♂	1	2	...	n
1	x	x	...	x
2		x	...	x
⋮				⋮
⋮				⋮
n				x

schemat III

♀ \ ♂	1	2	3	...	n-1	n
1		x	x	...	x	x
2	x		x	...	x	x
3	x	x		...	x	x
⋮						
⋮						
n-1	x	x	x	...		x
n	x	x	x	...	x	

schemat IV

σ^2	1	2	3	...	n-1	n
1		x	x	...	x	x
2			x	...	x	x
3					x	x
⋮						
⋮						
⋮						
n-1						x
n						

Poprzez porównanie uzyskanych mieszańców pokolenia F_1 lub F_2 w doświadczeniu, przy założeniach (a) - (d), możliwe jest wyznaczenie ocen wariancji addytywnej i wariancji dominacji oraz sprawdzenie ich istotności.

Odpowiednią analizę można znaleźć między innymi w pracach: Griffing (1956a, 1956b), Kearsey (1965).

2.6. KRZYŻOWANIE TRIALLELICZNE

Krzyżowanie trialleliczne polega na krzyżowaniu mieszańca pojedynczego z wybraną linią rodzicielską. W zależności od sposobu doboru linii możemy mówić o trzech typach krzyżowania triallelicznego (trójliniowego).

Punktem wyjścia w typie pierwszym i drugim są mieszańce (ij) , uzyskane z krzyżowania diallelicznego, losowo wybranych linii wsobnych, według schematu IV Griffinga. Typ pierwszy otrzymuje się poprzez skrzyżowanie każdego mieszańca (ij) , $i < j$, $i, j = 1, 2, \dots, n$, $n \geq 5$, z k -tą linią wsobną, $k = 1, 2, \dots, n$, $k \neq i$, $k \neq j$. Typ drugi uzyskuje się natomiast poprzez skrzyżowanie każdego mieszańca (ij) , $i < j$, $i, j = 1, 2, \dots, n$, $n \geq 6$, z k -tą linią wsobną, $k = 1, 2, \dots, n$, $k > j$. Tym samym liczba mieszańców trójliniowych uzyskanych w typie pierwszym jest równa $n(n-1)(n-2)/2$, a w typie drugim $n(n-1)(n-2)/6$.

W trzecim z omawianych typów ogólną liczbę n losowo wybranych linii wsobnych dzieli się na trzy rozłączne grupy o liczebnościach n_1 , n_2 , n_3 . Następnie każdą linię z pierwszej grupy krzyżuje się z każdą linią z drugiej grupy i tym sposobem uzyskane mieszańce krzyżuje się z liniami z grupy trzeciej, otrzymując $n_1 n_2 n_3$ mieszańców trójliniowych.

Plany krzyżowania można graficznie przedstawić następująco:

typ I

Mieszańce pojedyncze (i, j)	Linie wsobne						
	1	2	3	4	...	n-1	n
$(1, 2)$			x	x	...	x	x
$(1, 3)$			x		x	...	x
...							
$(1, n)$			x	x	x	...	x
$(2, 3)$	x				x	...	x

(2,4)	x		x		...	x	x
...
(2,n)	x		x	x	...	x	
...
(n-1, n)	x	x	x	x	...		

typ II

Mieszkańce pojedyncze (i,j)	Linie wsobne							
	1	2	3	4	5	...	n-1	n
(1,2)			x	x	x	...	x	x
(1,3)				x	x	...	x	x
...					
(1, n-1)								x
(2,3)				x	x	...	x	x
(2,4)					x	...	x	x
...					
(2, n-1)								x
...					
(n-2, n-1)								x

typ III

Mieszkańce powstałe ze skrzyżowania linii z grup I i II (i,j)	Linie wsobne grupy III			
	1	2	...	n_3
(1,2)	x	x	...	x
(1,3)	x	x	...	x
...
(1, n_2)	x	x	...	x
(2,1)	x	x	...	x
(2,2)	x	x	...	x
...	x
(2, n_2)	x	x	...	x
...
(n_1 , 1)	x	x	...	x
(n_1 , 2)	x	x	...	x
...
(n_1 , n_2)	x	x	...	x

Po przeprowadzeniu doświadczenia porównawczego z mieszkaniami trójliniowymi odpowiednia analiza pozwala na wyznaczenie ocen wariancji addytywnej

σ_A^2 , wariancji dominacji σ_D^2 oraz trzech typów wariancji związanej z epistazą σ_{AA}^2 , σ_{AD}^2 , σ_{DD}^2 .

Analizę doświadczeń z mieszańcami trójliniowymi zamieszczają w swych pracach między innymi: Rawlings i Cockerham (1962b), Cockerham (1963), Hinkelman (1965), Singh i Chaudhary (1979), Arora i Aggarwal (1984).

2.7. KRZYŻOWANIE PODWÓJNE

Krzyżowanie podwójne, zwane także quadriallelicznym, podobnie jak wcześniej opisane krzyżowanie trialleliczne przeprowadza się w dwóch pokoleniach. W pierwszym etapie krzyżuje się wszystkie wybrane losowo linie, zgodnie ze schematem IV Griffinga. Następne pokolenie uzyskuje się krzyżując uzyskane mieszańce pojedyncze, lecz nie wszystkie, a tylko takie, które nie są ze sobą spokrewnione. Dla n ($n \geq 8$) badanych linii w drugim pokoleniu uzyskuje się tym sposobem $n(n-1)(n-2)(n-3)/8$ mieszańców podwójnych.

Plan krzyżowania podwójnego można przedstawić w postaci

Krzyżowane mieszańce	(1,2)(1,3)...	(1,n)(2,3)(2,4)...	(2,n)(3,4)(3,5)...	(3,n)...	(n-1,n)
(1,2)			x	x ... x ... x	
(1,3)		x ... x			... x
...		• ... •	•	• ... • ... •	•
(1,n)		x x ...	x x	•
(2,3)					x
(2,4)				x ... x ... x	
...				... • ... •	•
(2,n)			x x	
(3,4)					x
(3,5)				... • ... •	•
...					
(3,n)				...	•
...					
(n-1,n)					

Porównanie mieszańców podwójnych w doświadczeniu pozwala na wyznaczenie ocen i zbadanie istotności wariancji addytywnej σ_D^2 , wariancji dominacji σ_D^2 oraz wariancji związanych z epistazą σ_{AA}^2 , σ_{AD}^2 , σ_{DD}^2 , σ_{AAA}^2 .

Szczegółowy opis analizy krzyżówek podwójnych znaleźć można w pracy Rawlingsa i Cockerhama (1962a) oraz w monografii Singha i Chaudhary'ego (1979).

3. METODY OCENY ZDOLNOŚCI KOMBINACYJNEJ

W poprzednim punkcie omówiliśmy schematy krzyżowania, na podstawie których można było wnioskować o populacji, z której wylosowane były krzyżowane linie.

W punkcie niniejszym omówimy natomiast przypadek, w którym linie wybrane są do krzyżowania celowo, ponieważ o nich właśnie hodowca chce wnioskować.

Przedstawimy tutaj następujące schematy krzyżowań:

- (i) krzyżowanie swobodne,
- (ii) krzyżowanie typu linia x tester,
- (iii) krzyżowanie dialleliczne,
- (iv) krzyżowanie trialleliczne,
- (v) krzyżowanie podwójne.

Wnioskowanie o krzyżowanych liniach przeprowadza się na podstawie efektów ogólnej i specyficznej zdolności kombinacyjnej. Parametry te pozwalają analizować poziom cechy ilościowej, przekazany mieszańcom przez linie rodzicielskie biorące udział w krzyżowaniu. Pojęcie efektu ogólnej zdolności kombinacyjnej (g.c.a.) i specyficznej zdolności kombinacyjnej (s.c.a.) wprowadzili Sprague i Tatum (1942). Według nich „pojęcie ogólnej zdolności kombinacyjnej stosuje się dla wskazania średniego udziału linii w kombinacjach mieszańcowych. Pojęcie specyficznej zdolności kombinacyjnej stosuje się dla wskazania tych przypadków, w których pewne kombinacje linii są względnie lepsze lub gorsze od wartości, których można by się spodziewać na podstawie średniego udziału tworzących je linii”. Ocena g.c.a. dotyczy pojedynczej linii rodzicielskiej, natomiast ocena s.c.a. kombinacji dwóch linii rodzicielskich. Znajomość ocen g.c.a. i s.c.a. linii biorących udział w krzyżowaniu pomaga hodowcy w ustaleniu przydatności tych linii w hodowli heterozyznej.

3.1. KRZYŻOWANIE SWOBODNE

Krzyżowanie swobodne jest najprostszą z metod wyznaczania ogólnej zdolności kombinacyjnej. Układ ten polega na losowym przekrzyżowaniu n badanych linii (klonów) między sobą. Potomstwo danej linii (klonów) jest więc wynikiem losowych krzyżowań z pozostałymi liniami (klonami). Porównanie tych potomstw w doświadczeniu pozwala na wyznaczenie ocen ogólnej zdolności kombinacyjnej.

Metodę analizy powyższych doświadczeń przedstawili Tysdal, Kiesselbach i Westover (1942) oraz Frandsen (1952).

3.2. KRZYŻOWANIE TYPU LINIA X TESTER

Schemat typu linia x tester polega na krzyżowaniu t testerów z każdą z l linii, których zdolność kombinacyjną chcemy oceniać. Testerami są najczęściej odmiany standardowe lub rody. O liniach zakładamy, że mogą być na różnych poziomach homozygotyczności. Plan krzyżowania można graficznie przedstawić w postaci:

Tester \ Linia	1	2	3	...	t
1	x	x	x	...	x
2	x	x	x	...	x
3	x	x	x	...	x
.
.
.
1	x	x	x	...	x

Omawiany schemat krzyżowania umożliwia estymację i testowanie efektów ogólnej zdolności kombinacyjnej, specyficznej zdolności kombinacyjnej oraz efektów heterozji. Możliwe jest także testowanie hipotez dotyczących porównań g.c.a. linii, porównań s.c.a. potomstw tej samej linii, tego samego testera oraz potomstw różnych linii i różnych testerów.

W celu uzyskania powyższych informacji konieczne jest przeprowadzenie doświadczenia porównawczego z lxt mieszańcami. Gdy liczba mieszańców jest niewielka, właściwym układem doświadczalnym jest układ bloków losowanych kompletnych. Analizę potomstwa linia x tester dla tego układu doświadczalnego można znaleźć w monografii Singha i Chaudhary'ego (1979). W przypadku gdy liczba mieszańców jest duża, winien być zastosowany układ bloków niekompletnych. Odpowiednią analizę dla ortogonalnie rozszerzonych układów całkowicie zrównoważonych o blokach niekompletnych podają Kaczmarek i in. (1986). Ci sami autorzy szczegółowo przedstawiają analizę potomstwa linia x tester, porównywanego w doświadczeniach jednopowtórzeniowych z wzorcami (patrz Kaczmarek i in., 1984). Odpowiedni program tej analizy, napisany w języku Fortran, jest zawarty w pracy Dobek i in. (1986).

Szczególnym przypadkiem krzyżowania typu linia x tester jest, stosowany często w praktyce, top-cross, w którym badane linie krzyżuje się z jednym testerem. Analiza potomstwa uzyskanego w wyniku top-cross pozwala wyznaczyć wyłącznie oceny g.c.a. porównywanych linii.

3.3. KRZYŻOWANIE DIALLELICZNE

Zastosowanie schematu krzyżowania diallelicznego, opisanego w podpunkcie 2.5, pozwala uzyskać szereg informacji hodowlanych dotyczących krzyżowanych linii. Na podstawie analizy przeprowadzonego z uzyskanymi genotypami doświadczenia można wyznaczyć oceny ogólnej i specyficznej zdolności kombinacyjnej oraz oceny efektów krzyżowania odwrotnego, a także przeprowadzić testowanie hipotez dotyczących tych efektów. Oceny efektów g.c.a. i s.c.a. można uzyskać dla wszystkich czterech modeli. Oceny efektów krzyżowania odwrotnego można uzyskać jedynie w przypadku modelu I i III.

Metody ocen efektów g.c.a. i s.c.a. oraz sposoby testowania ich istotności można znaleźć w wielu pracach. W pracach tych analiza statystyczno-genetyczna przedstawiona jest w zależności od modelu oraz od układu doświadczalnego, w którym porównywane były otrzymane genotypy. Najczęściej

omawianym układem jest układ bloków kompletnych. Griffing (1956a) przedstawia analizę dla wszystkich czterech modeli. W pracy Dobek i in. (1984) można znaleźć szczegółową analizę dla modelu I.

Liczba genotypów uzyskanych w wyniku krzyżowania diallelicznego jest zwykle duża. Zakładanie doświadczeń w blokach kompletnych może prowadzić do naruszenia warunku o jednorodności poletek w bloku. Dlatego więc zakłada się często doświadczenia w blokach niekompletnych. Analizę dla tych eksperymentów można znaleźć w pracy Dobek i in. (1980) dla modelu I i doświadczeń zakładanych w układach zrównoważonych o blokach niekompletnych (BIB). Analizę doświadczeń o blokach niekompletnych z jednakową liczbą replikacji można natomiast znaleźć w pracach Ceranki i Kiełczewskiej dla: modelu I (1986a), modelu II (1986), modelu III (1985) oraz modelu IV (1984).

Jedną z trudności krzyżowań diallelicznych jest ich duża pracochłonność, szczególnie w przypadku roślin samopylnych. Dlatego też powstają prace, które podają sposoby planowego zmniejszania liczby wykonywanych krzyżowań przy dalszej możliwości uzyskiwania ocen ogólnej i specyficznej zdolności kombinacyjnej. Zagadnieniami tymi zajmują się między innymi Kempthorne i Curnow (1961), Curnow (1963), Fyfe i Gilbert (1963), Garretsen i Keuls (1973, 1978), Narain (1979), Narain i Arya (1981) oraz Ceranka i in. (1987).

Zaletą krzyżowania diallelicznego jest możliwość uzyskania informacji dotyczących efektów addytywnego i dominacyjnego działania genów. Ta szczegółowa analiza możliwa jest przy założeniach (a) - (d) i dodatkowo przy założeniu o braku efektów krzyżowania odwrotnego.

W pracach Haymana (1954a, 1954b), a także w pracy Dobek i in. (1984) można znaleźć omówienie sposobu sprawdzenia tych założeń oraz szczegółowy opis metody analizy genetycznej.

Przy prawdziwości założeń możliwe jest wyznaczenie ocen parametrów genetycznych Mathera i ich błędów standardowych i dalej wyznaczenie stopnia dominacji i współczynników odziedziczalności w sensie węższym i szerszym. Możliwe jest także określenie stosunku liczby genów dominujących do recesywnych dla każdej linii oraz sprawdzenie hipotez dotyczących addytywnego i dominacyjnego działania genów.

3.4. KRZYŻOWANIE TRIALLELICZNE

Na podstawie analizy wyników doświadczenia polowego z mieszańcami trójliniowymi, uzyskanymi zgodnie ze schematami przedstawionymi w podpunkcie 2.6, możliwe jest wyznaczenie ocen ogólnej zdolności kombinacyjnej linii wsobnych oraz specyficznej zdolności kombinacyjnej odpowiednich kombinacji dwóch i trzech linii wsobnych. W przypadku schematu pierwszego (typ I) analiza jest bardziej szczegółowa. Dla każdej linii można bowiem wyznaczyć dwie oceny ogólnej zdolności kombinacyjnej. Jedną, oceniającą ją jako linię rodzicielską mieszańców pojedynczych (g.c.a. „dziadka”) i drugą, oceniającą daną linię jako linię rodzicielską mieszańców trójliniowych (g.c.a. „ojca”). Podobnie dla każdej pary linii rodzicielskich można uzyskać ocenę

specyficznego zdolności kombinacyjnej tej pary jako rodziców mieszańca pojedynczego (s.c.a. „dziadków”) i ocenę s.c.a. tej pary, gdy jedna z linii jest linią rodzicielską mieszańca pojedynczego, druga jest linią rodzicielską mieszańca potrójnego (s.c.a. „dziadka” i „ojca”).

Metodę analizy typu I znaleźć można w pracy Singha i Chaudhary'ego (1979), jak również w pracy Wolfa (1986). Typ II opisany jest w pracy Arory i Aggarwala (1984), natomiast analizę typu III przedstawił Cockerham (1963).

3.5. KRZYŻOWANIE PODWÓJNE

Porównanie, w doświadczeniu, mieszańców otrzymanych zgodnie ze schematem przedstawionym w podpunkcie 2.7. umożliwia oszacowanie ogólnej zdolności kombinacyjnej badanych linii oraz oszacowanie specyficznego zdolności kombinacyjnej dwojakiego rodzaju. Pierwsza z nich jest wynikiem współdziałania dwóch, trzech lub czterech linii niezależnie od roli, jaką pełniły w krzyżowaniu (linia mateczna, linia ojcowska). Drugi rodzaj to interakcja także dwóch, trzech lub czterech linii, lecz ściśle związana z ich rolą w powstawaniu mieszańca.

Analizę doświadczeń z mieszańcami podwójnymi przedstawiają Rawlings i Cockerham (1962a) oraz Singh i Chaudhary (1979).

4. METODY OCENY EFEKTÓW ADDYTYWNEGO DZIAŁANIA GENÓW, DOMINACJI I EPISTAZY

Większość omówionych w punktach 2 i 3 systemów krzyżowania umożliwia uzyskanie informacji dotyczących określonych zestawów badanych form rodzicielskich i ich potomstwa. Są one z reguły dość ogólne i w praktyce hodowlanej mogą być wykorzystane przede wszystkim przy wyborze najlepszych komponentów do krzyżówek. W hodowli roślin przydatne są metody pozwalające uzyskać bardziej szczegółowe dane genetyczne dotyczące pojedynczych kombinacji krzyżówkowych. Interesujące są przede wszystkim informacje dotyczące występowania nieallelicznej interakcji, a także ocen parametrów genetycznych związanych z addytywnym działaniem genów, dominacją oraz niealleliczną interakcją homozygot, heterozygot, jak również interakcją homozygot z heterozygotami.

W literaturze najbardziej znane są trzy metody analizy genetycznej pojedynczych kombinacji krzyżówkowych, oparte na zestawach różnych generacji otrzymanych w wyniku skrzyżowania dwu form homozygotycznych.

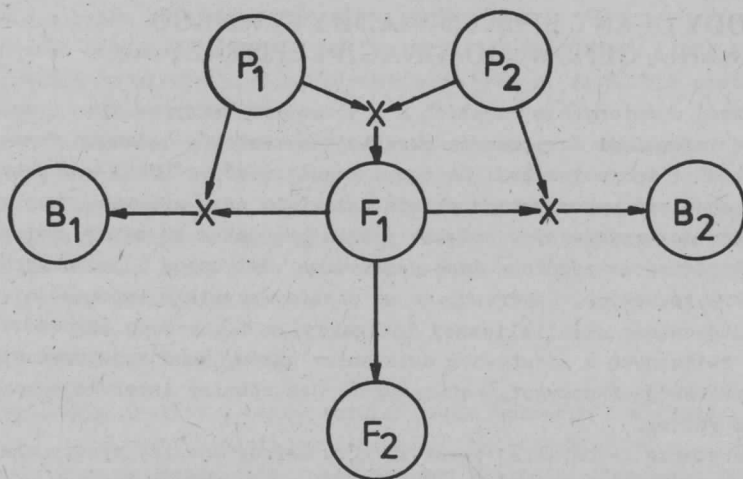
Jedną z nich jest metoda wykorzystująca zestaw generacji P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 i B_2 , opisana przez Mathera i Jinksa (1971).

Do bardziej wygodnych, łatwiejszych do przeprowadzenia w praktyce, należy natomiast metoda oparta na zestawie generacji P_1 , P_2 , F_1 , F_2 i F_3 (Mather i Jinks 1971). W metodzie tej zamiast generacji B_1 i B_2 , dla których uzyskanie odpowiedniej liczby nasion może być niekiedy pracochłonne, bra-

ne są do analizy obserwacje pokolenia F_3 . Najbardziej efektywna wydaje się metoda trzecia (Kaczmarek i in. 1984), powstała w związku z opracowaniem w ostatnich latach dla niektórych gatunków roślin metodyki otrzymywania linii autodiploidalnych (podwojonych haploidów) oraz wykorzystaniem ich w niektórych programach hodowlanych.

Obecnie przedstawimy ogólną analizę wyżej wspomnianych metod wyznaczania ocen parametrów genetycznych.

1) Metoda oparta na generacjach P_1, P_2, F_1, F_2, B_1 i B_2 . Podstawą tej metody wyznaczania parametrów genetycznych jest skrzyżowanie dwu wybranych linii homozygotycznych, a następnie skrzyżowanie wsteczne mieszańców pokolenia pierwszego typach linii z każdą z form rodzicielskich. Interesujące informacje genetyczne uzyskuje się analizując, uzyskane w doświadczeniu, wyniki obserwacji danej cechy u roślin dwu linii rodzicielskich P_1 i P_2 , u mieszańców pokoleń F_1 i F_2 oraz u roślin generacji B_1 i B_2 otrzymanych w wyniku krzyżowań wstecznych $F_1 \times P_1$ i $F_1 \times P_2$. Analiza ta umożliwia otrzymanie ocen efektów addytywnego działania genów, dominacji oraz efektów dotyczących wszystkich trzech typów współdziałania genów nieallelicznych. Możliwa jest także weryfikacja odpowiednich hipotez dotyczących istotności wspomnianych efektów. Schemat uzyskiwania generacji wykorzystywanych w tej metodzie jest następujący:

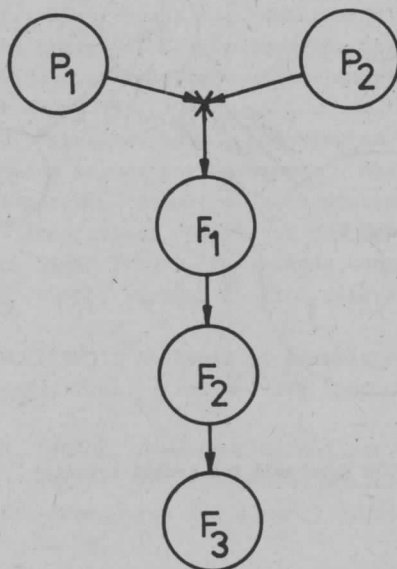


Ryc. 1. Schemat uzyskiwania generacji w metodzie pierwszej

2) Metoda oparta na generacjach P_1, P_2, F_1, F_2, F_3 . Podstawą metody wyznaczania parametrów genetycznych jest skrzyżowanie dwu wybranych linii homozygotycznych i uzyskanie potomstwa tych linii w pokoleniach pierwszym, drugim i trzecim. Założenie odpowiedniego dó-

świadczenia (najwygodniej w układzie całkowicie losowym), którego obiektami będą generacje P_1 , P_2 , F_1 , F_2 i F_3 , a następnie właściwa analiza wyników tego doświadczenia, pozwoli uzyskać oceny efektów addytywnego działania genów, dominacji oraz efektów interakcji homozygot i interakcji heterozygot. Możliwe jest także testowanie hipotez o braku tych efektów.

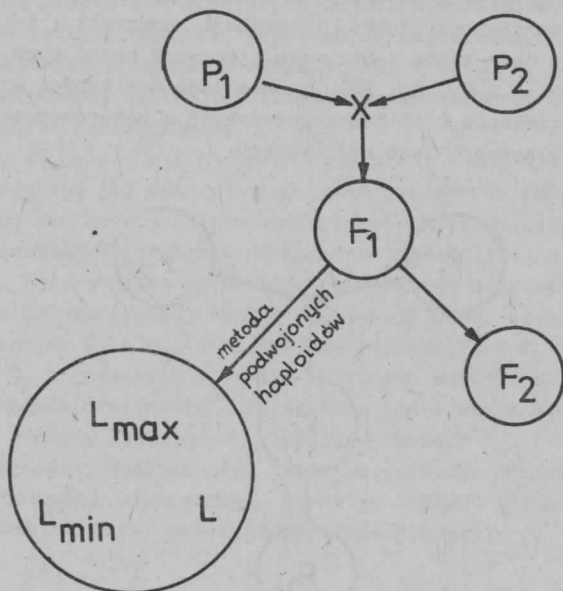
Zestaw generacji P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 nie daje możliwości uzyskania informacji o współdziałaniu loci homozygotycznych z heterozygotycznymi. Schemat otrzymywania generacji jest następujący:



Ryc. 2. Schemat otrzymywania generacji w metodzie drugiej

3) Metoda oparta na „generacjach” F_1 , F_2 , L , L_{max} , L_{min} . Metoda trzecia wyznaczania ocen parametrów genetycznych polega na wykorzystywaniu w pełni homozygotycznych linii autodiploidalnych, otrzymanych w wyniku haploidyzacji mieszańców F_1 z założeniem nie przeprowadzania wcześniejszej selekcji na poziomie haploidalnym bądź diploidalnym. Dla jej zastosowania konieczne jest założenie odpowiedniego doświadczenia polowego, którego obiektami będą mieszańce pokolenia F_1 , mieszańce pokolenia F_2 oraz linie autodiploidalne L . We wstępnej analizie statystycznej wyników tego doświadczenia ze zbioru wszystkich L linii autodiploidalnych wyróżnia się linie odznaczające się maksymalną wartością cechy (L_{max}) i linie odznaczające się minimalną wartością cechy (L_{min}). Obserwacje dla F_1 , F_2 , L , L_{max} i L_{min} zapewniają uzyskanie ocen efektów addytywnego działania genów, efektów dominacji oraz efektów interakcji homozygot i heterozygot. Możliwe jest także sprawdzenie odpowiednich hipotez doty-

czących tych efektów. Schemat otrzymywania „generacji” jest następujący:



Ryc. 3. Schemat otrzymywania generacji w metodzie trzeciej

LITERATURA

- Arora B.S. i Aggarwal K.R. (1984). Confounded triallel experiments and their applications, *Sankhyā*, 46, 54-63.
- Becker W.A. (1975). *Manual of Quantitative Genetics*. Students Book Corporation. Washington.
- Ceranka B., Kiełczewska H. (1984). Analiza potomstwa z trójkątnej tablicy diallelicznej porównywanego w układach blokowych. *Listy Biometryczne XXI*, 2, 57-67.
- Ceranka B., Kiełczewska H. (1985). Analiza potomstwa z tablicy diallelicznej porównywanego w układach blokowych. *Listy Biometryczne XXII*, 1, 13-23.
- Ceranka B., Kiełczewska H. (1986b). Analysis of triangular table for experiments in block designs. *Biom. J.* 28, 2, 149-157.
- Ceranka B., Kiełczewska H. (1986a). Analysis of diallel table for experiments in block designs. *Biom. J.* 28, 5, 529-538.
- Cockerham C.C. (1963). Estimation of genetic variances. In *Statistical Genetics and Plant Breeding*, Washington, 53-93.
- Comstock R.E., Robinson H.F. (1952). Estimation of average dominance of genes. In *Heterosis*, 494-516. Iowa State College Press, Ames.

- Curnow R.N. (1963). Sampling the diallel cross. *Biometrics* 19, 287-306.
- Dobek A., Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T. (1980). Podstawy i założenia analizy krzyżówek diallelicznych dla doświadczeń zakładanych w układach zrównoważonych w blokach niekompletnych. Dziesiąte Colloquium Metodologiczne z Agro-Biometrii, PAN Warszawa, 332-348.
- Dobek A., Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T. (1983). Podstawy teoretyczne analizy krzyżówek diallelicznych. Część I. Analiza wariancji pełnej tablicy diallelicznej wyników doświadczenia o blokach kompletnych. *Biuletyn IHAR* 151, 9-18.
- Dobek A., Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T. (1983). Podstawy teoretyczne analizy krzyżówek diallelicznych. Część II. Analiza genetyczna pełnej tablicy diallelicznej wyników doświadczenia o blokach kompletnych. *Biuletyn IHAR*, 151, 19-29.
- Dobek A., Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T. (1986). Analiza krzyżówek typu linia x tester porównywanych w doświadczeniach jednopowtórzeniowych. *Algorytmy Biometryczne i Statystyczne* (w druku).
- Frandsen K.J. (1952). Theoretical aspects of crossbreeding systems for forage plant. *Proc. Sixth Intern. Grasslands Congr.* 1, 277-283.
- Fyfe J.L., Gilbert N. (1963). Partial diallel crosses. *Biometrics* 19, 278-286.
- Garretsen F., Keuls M. (1973). Analysis of genetic variation in an incomplete diallel crosses. *Proc. first meeting biom. Eucarpia*, Hannover, 24-32.
- Garretsen F., Keuls M. (1978). A general method for the analysis of genetics variation in complete and incomplete diallels and North Carolina II designs. Part II. Procedures and general formulas for the fixed model. *Euphytica*, 27, 49-68.
- Griffing B. (1956a). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sc.*, 9, 463-493.
- Griffing B. (1956b). A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*, 10, 31-50.
- Hayman B.I. (1954a). The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39, 789-809.
- Hayman B.I. (1954b). The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10, 235-244.
- Hinkelmann K. (1965): Partial triallel crosses. *Sankhyā*, 27, 173-196.
- Jinks J.L., Jones R.M. (1958). Estimation of the components of heterosis. *Genetics*, 43, 223-234.
- Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T. (1984). Analiza potomstwa otrzymanego z krzyżówki typu linia x tester porównywanego w doświadczeniu jednopowtórzeniowym z wzorcami. *Listy Biometryczne XXI*, 2, 35-55.
- Kaczmarek Z., Kiełczewska H., Łuczkiwicz T. (1986). Analysis of line x tester progenies compared in orthogonally supplemented efficiency balanced incomplete block design. *Biom. J.* 28, 1, 45-58.
- Kaczmarek Z., Surma M., Adamski T. (1984). Parametry genetyczne - ich interpretacja i sposoby wyznaczania. *Listy Biometryczne XXI*, 1, 3-20.

- Kearsev M.L. (1965). Biometrical analysis of a random mating population: A comparison of five experimental designs. *Heredity*, 20, 205-235.
- Kempthorne O., Curnow R.N. (1961). The partial diallel crosses. *Biometrics* 17, 229-250.
- Keuls M., Garretsen F. (1977). A general method for the analysis of genetic variation in complete and incomplete diallels and North Carolina II. designs. Part I. Procedures and general formulas for the random model. *Euphytica*, 26, 537-551.
- Mather K., Jinks J. (1971). *Biometrical Genetics*. Chapman and Hall, London.
- Narain P. (1979). The use of partial diallel crosses in plant improvement. W: *Souvenir Vol. Golden Jubilee of ICAR*, N, Delhi, 183-193.
- Narain P., Arya A.S. (1981). Truncated triangular association scheme and related partial diallel crosses. *Sankhyā*, 43B, 93-103.
- Rawlings J.O., Cockerham C.C. (1962a). Analysis of double cross hybrid populations. *Biometrics*, 18, 229-244.
- Rawlings J.O., Cockerham C.C. (1962b). Triallel analysis. *Crop. Sci.* 2, 228-231.
- Singh R.K., Chandhary B.D. (1979). *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Publishers, New Delhi.
- Tysdal H.M., Kiesselbach T.A., Westover H.L. (1942). Alfalfa breeding. *Nebr. Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, 124.
- Ubysz-Borucka L., Mądry, W., Muszyński S. (1985). *Podstawy statystyczne genetyki cech ilościowych w hodowli roślin*. Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.
- Wolf J. (1986). Schätzen von Effekten in der Triallelanalyse. *Z. Pflanzenzüchtung*, 96, 279-282.