

KRZYŻOWANIE TRIALLELICZNE

Bronisław Ceranka, Hanna Chudzik
Anita Dobek, Hanna Kiełczewska

Katedra Metod Matematycznych i Statystycznych Akademii Rolniczej,
Wojska Polskiego 28, 60-769 Poznań

Streszczenie

W pracy przedstawiono przegląd modeli analizy genotypów uzyskanych w wyniku krzyżowania triallelicznego. Rozważa się trzy typy krzyżowania. Modele te umożliwiają wyznaczenie ocen efektów ogólnych i specyficznych linii rodzicielskich z uwzględnieniem roli jaką oceniana linia pełniła w krzyżowaniu.

1. WSTĘP

Krzyżowanie trialleliczne polega na krzyżowaniu mieszańca pojedynczego z wybraną linią rodzicielską. W wyniku takiego krzyżowania otrzymuje się mieszańca trójliniowego. Analiza statystyczno-genetyczna otrzymanych w krzyżowaniu triallelicznym mieszańców podana została po raz pierwszy przez Rawlingsa i Cockerhama (1962). Analiza ta dotyczyła podziału wariancji fenotypowej na komponenty związane ze zmiennością genetyczną i środowiskową. W szczególności metoda ta pozwala wyznaczyć ocenę wariancji związanej z nieallelicznym współdziałaniem genów (epistaza).

W niniejszej pracy przedstawiamy przegląd metod analizy mieszańców trójliniowych prowadzącej do wyznaczenia ocen i umożliwiającej testowanie zdolności kombinacyjnych linii rodzicielskich biorących udział w krzyżowaniu. Przedmiotem zainteresowania jest określony zbiór linii rodzicielskich. Na podstawie analizy wyników doświadczenia polowego z mieszańcami trójliniowymi możliwe jest wyznaczenie ocen ogólnych efektów linii wsobnych oraz specyficznych efektów odpowiednich kombinacji dwóch i trzech linii wsobnych.

Słowa kluczowe: bloki zrandomizowane kompletne, efekt ogólny, efekt specyficzny, krzyżowanie trialleliczne

Rozważa się tutaj trzy typy krzyżowania triallelicznego. W zależności od celu i informacji jakie hodowca zamierza uzyskać o badanych liniach wybiera on jeden z możliwych typów krzyżowania.

W wypadku, gdy hodowca zainteresowany jest oceną zdolności kombinacyjnej linii z uwzględnieniem roli jaką pełni ona w uzyskaniu mieszańca trójliniowego, powinien zastosować krzyżowanie trialleliczne typu I. Model analizy ogólnych i specyficznych efektów linii biorących udział w tym krzyżowaniu został omówiony w rozdziale 2.1.

W sytuacji gdy hodowca zainteresowany jest oceną zdolności kombinacyjnej linii bez względu na rolę jaką ona pełni w uzyskaniu mieszańca trójliniowego może on zastosować krzyżowanie trialleliczne typu II, które wymaga mniejszej liczby krzyżowań. To krzyżowanie zostało omówione w rozdziale 2.2.

Innym przypadkiem krzyżowania triallelicznego jest omówiony w rozdziale 2.3 tak zwany triallel czynnikowy.

2. MODELE KRZYŻOWANIA TRIALLELICZNEGO

2.1. Modele dla krzyżowania typu I.

Krzyżowanie trialleliczne typu I polega na krzyżowaniu $p(p-1)/2$ mieszańców pojedynczych uzyskanych w krzyżowaniu diallelicznym typu IV (Griffing, 1956) z liniami biorącymi udział w krzyżowaniu diallelicznym, nie będącymi formami rodzicielskimi krzyżowanego mieszańca. W tym krzyżowaniu wymagana liczba linii rodzicielskich, p , wynosi co najmniej 5. W wyniku opisanego krzyżowania triallelicznego uzyskujemy $v = p(p-1)(p-2)/2$ mieszańców trójliniowych.

Przykładowo dla $p=6$ linii rodzicielskich otrzymuje się w krzyżowaniu diallelicznym 15 mieszańców pojedynczych. Następnie każdego mieszańca pojedynczego krzyżuje się z każdą z badanych linii nie będącą linią rodzicielską tego mieszańca. W efekcie takiego krzyżowania triallelicznego uzyskuje się $v=60$ mieszańców trójliniowych.

Otrzymane w ten sposób mieszańce trójliniowe porównuje się w doświadczeniu. Dla doświadczenia założonego w układzie bloków kompletnych znane są w literaturze dwa modele.

Rawlings i Cockerham (1962) oraz Wolf (1986) przedstawiają następujący model

$$y_{ijkl} = m + b_l + g_i + g_j + g_k + s_{ij} + s_{ik} + s_{jk} + s_{ijk} + t_i + t_{(j)} + t_{(k)} + t_{i,j} + t_{i,k} + t_{j,k} + t_{i(j)} + t_{i(k)} + t_{i(jk)} + e_{ijkl} \quad (2.1)$$

gdzie y_{ijkl} , $i, j, k = 1, \dots, p$, $j < k$, $i \neq j, k$, $l = 1, \dots, r$, jest obserwacją (ijk)-tego mieszańca trójliniowego uzyskaną w l -tym bloku, m jest parametrem wspólnym, b_l jest efektem l -tego bloku, $g_i(g_j, g_k)$ jest średnim efektem linii i -tej (j -tej, k -tej), $s_{ij}(s_{ik}, s_{jk})$ jest średnim efektem

współdziałania linii i-tej oraz j-tej (i-tej oraz k-tej, j-tej oraz k-tej), s_{ijk} jest średnim efektem współdziałania linii i-tej, j-tej oraz k-tej. Dalsze efekty w modelu (2.1), w przeciwieństwie do wcześniej opisanych, związane są ściśle z rolą jaką dana linia rodzicielska spełnia w procesie uzyskiwania mieszańca trójliniowego, a mianowicie, t_i jest efektem linii i-tej jako linii rodzicielskiej mieszańca trójliniowego (efekt "ojca"), $t_{(j)}(t_{(k)})$ jest efektem linii j-tej (k-tej) jako linii rodzicielskiej mieszańca pojedynczego (efekt "dziadka"), $t_{i,j}$ ($t_{i,k}$) jest efektem współdziałania linii i-tej oraz j-tej (i-tej oraz k-tej) uśrednionym poprzez ich udział w uzyskaniu mieszańca pojedynczego i mieszańca trójliniowego, t_{jk} jest efektem współdziałania linii j-tej oraz k-tej jako linii rodzicielskich mieszańca pojedynczego, $t_{i(j)}$ ($t_{i(k)}$) jest efektem współdziałania linii i-tej oraz j-tej (k-tej) w wypadku, gdy linia i-ta jest linią rodzicielską mieszańca trójliniowego a linia j-ta (k-ta) jest linią rodzicielską mieszańca pojedynczego, $t_{i(jk)}$ jest efektem współdziałania linii i-tej jako linii rodzicielskiej tworzącej mieszańca trójliniowego z liniami j-tą oraz k-tą jako liniami rodzicielskimi tworzącymi mieszańca pojedynczego. Ostatni składnik e_{ijkl} występujący w modelu (2.1) jest błędem losowym obserwacji y_{ijkl} . O błędach zakładamy, że są niezależnymi zmiennymi losowymi, każda o rozkładzie normalnym z wartością oczekiwaną równą zeru i jednakową wariancją σ^2 .

Estymatory nieznanych parametrów występujących w modelu (2.1) oraz wzory na sumy kwadratów potrzebne do testowania odpowiednich hipotez związanych z efektami linii zostały podane przez Wolfa (1986).

Singh i Chaudhary (1979) rozważają dla tego samego sposobu krzyżowania model następujący :

$$y_{ijkl} = m + b_l + h_i + h_j + g_k + d_{ij} + s_{ik} + s_{jk} + t_{ijk} + e_{ijkl} \quad (2.2)$$

gdzie y_{ijkl} , $i, j, k = 1, \dots, p$, $i < j$, $i, j \neq k$, $l = 1, \dots, r$, jest obserwacją (ijk)-tego mieszańca trójliniowego uzyskaną w l-tym bloku, m jest parametrem wspólnym, b_l jest efektem l-tego bloku, h_i (h_j) jest efektem ogólnym i-tej (j-tej) linii rodzicielskiej mieszańca pojedynczego (efekt "dziadka"), g_k jest efektem ogólnym k-tej linii jako linii rodzicielskiej mieszańca trójliniowego (efekt "ojca"), d_{ij} jest efektem specyficznym pierwszego rodzaju (1-szym) linii i-tej oraz j-tej jako linii rodzicielskich mieszańca pojedynczego, s_{ik} (s_{jk}) jest efektem specyficznym drugiego rodzaju (2-gim) linii i-tej (j-tej) jako linii rodzicielskiej mieszańca pojedynczego oraz linii k-tej jako linii rodzicielskiej mieszańca trójliniowego, t_{ijk} jest efektem specyficznym trzeciego rodzaju (3-cim) linii i-tej, j-tej oraz k-tej, a e_{ijkl} jest błędem losowym obserwacji y_{ijkl} . O błędach e_{ijkl} zakładamy, że są niezależnymi zmiennymi losowymi o rozkładzie normalnym z wartością oczekiwaną równą zeru i jednakową wariancją σ^2 .

Dla modelu (2.2) opracowany został program obliczeniowy przedstawiony w pracy Ceranki i in. (1987a). Natomiast przykład analizy doświadczenia wraz z interpretacją wyników zawarty jest w pracy Ceranki i in. (1988).

2.2. Model dla krzyżowania typu II.

Krzyżowanie trialleliczne typu II polega na krzyżowaniu $p(p-1)/2$ mieszańców (jk), $2 \leq j < k \leq p$, uzyskanych w krzyżowaniu diallelicznym typu IV z liniami biorącymi udział w krzyżowaniu diallelicznym, w taki sposób, że żadna linia nie występuje w krzyżowaniu dwa razy, przy czym $1 \leq i < j < k \leq p$, gdzie p oznacza liczbę krzyżowanych linii rodzicielskich. Ten sposób krzyżowania wymaga udziału co najmniej 6 linii rodzicielskich. W wyniku krzyżowania typu II uzyskuje się $v = p(p-1)(p-2)/6$ mieszańców trójliniowych. Przykładowo dla $p=6$ linii rodzicielskich uzyskuje się 10 mieszańców pojedynczych (jk), $2 \leq j < k \leq 6$ w krzyżowaniu diallelicznym. Następnie każdego mieszańca pojedynczego (jk) krzyżuje się z linią $i = 1, 2, 3, 4$. W efekcie uzyskuje się $v=20$ mieszańców trójliniowych $i(jk)$.

Arora i Aggarwal (1984) rozważają dla mieszańców uzyskanych w wyniku tego typu krzyżowania i porównywanych w układzie bloków kompletnych następujący model liniowy :

$$y_{ijkl} = m + b_l + g_i + g_j + g_k + s_{ij} + s_{ik} + s_{jk} + t_{ijk} + e_{ijkl} \quad , \quad (2.3)$$

gdzie y_{ijkl} , $1 \leq i < j < k \leq p$, $l = 1, \dots, r$, jest obserwacją (ijk)-tego mieszańca trójliniowego uzyskaną w l -tym bloku, m jest parametrem wspólnym, b_l jest efektem l -tego bloku, $g_i(g_j, g_k)$ jest efektem ogólnym i -tej (j -tej, k -tej) linii rodzicielskiej, $s_{ij}(s_{ik}, s_{jk})$ jest efektem specyficznym pierwszego rzędu dla i -tej oraz j -tej linii (i -tej oraz k -tej, j -tej oraz k -tej), t_{ijk} jest efektem specyficznym drugiego rzędu, a e_{ijkl} jest błędem losowym obserwacji y_{ijkl} . O błędach e_{ijkl} zakładamy, że są niezależnymi zmiennymi losowymi o rozkładzie normalnym z wartością oczekiwaną równą zeru i wariancją σ^2 .

Szczegółowa analiza modelu (2.3) znajduje się w pracy Arory i Aggarwala (1984). Program obliczeniowy dla tej analizy został przedstawiony w pracy Ceranki i in. (1986). Natomiast Ceranka i in. (1987b) omówili przykładową analizę doświadczenia z mieszańcami trójliniowymi otrzymanymi zgodnie z opisanym typem krzyżowania.

2.3. Model dla krzyżowania typu III.

W krzyżowaniu triallelicznym typu III dzielimy zbiór p linii rodzicielskich na 3 rozłączne grupy o liczebnościach odpowiednio p_1, p_2 i p_3 , $p = p_1 + p_2 + p_3$. Następnie linie rodzicielskie dwóch dowolnych grup krzyżuje się ze sobą uzyskując mieszańce pojedyncze. W ostatnim etapie krzyżuje się otrzymane mieszańce pojedyncze z liniami grupy trzeciej. Uzyskuje się w ten sposób mieszańce trójliniowe w liczbie $v = p_1 p_2 p_3$, które porównuje się w doświadczeniu.

Cockerham (1963) dla mieszańców uzyskanych w wyniku krzyżowania triallelicznego typu III porównywanych w układzie bloków kompletnych przyjmuje następujący model liniowy :

$$y_{ijkl} = m + b_l + g_i + g_j + g_k + s_{ij} + s_{ik} + s_{jk} + t_{ijk} + e_{ijkl} \quad (2.4)$$

gdzie y_{ijkl} , $i = 1, \dots, p_1$, $j = 1, \dots, p_2$, $k = 1, \dots, p_3$, $l = 1, \dots, r$, jest obserwacją (ijk)-tego mieszańca trójliniowego uzyskaną w l-tym bloku, m jest parametrem wspólnym, b_l jest efektem l-tego bloku, g_i (g_j, g_k) jest efektem ogólnym i-tej (j-tej, k-tej) linii rodzicielskiej, s_{ij} (s_{ik}, s_{jk}) jest efektem współdziałania pierwszego rzędu dla i-tej oraz j-tej linii (i-tej oraz k-tej, j-tej oraz k-tej), t_{ijk} jest efektem współdziałania drugiego rzędu, a e_{ijkl} jest błędem losowym obserwacji y_{ijkl} . O błędach e_{ijkl} zakładamy, że są niezależnymi zmiennymi losowymi o rozkładzie normalnym z wartością oczekiwaną równą zeru i wariancją σ^2 .

Analiza modelu (2.4) przebiega tak, jak znana w literaturze analiza doświadczenia z trzema czynnikami.

LITERATURA

- Arora, B.S., Aggarwal, K.R. (1984). Confounded triallel experiments and their applications. *Sankhya* 46 B, 54-63.
- Ceranka, B., Chudzik, H., Dobek, A., Kiełczewska, H. (1986). Analiza mieszańców z krzyżowania triallelicznego porównywanych w układzie o blokach kompletnych. Raport 31/86 KMMiS. (Praca złożona do druku w Rocznikach Akademii Rolniczej w Poznaniu).
- Ceranka, B., Chudzik, H., Dobek, A., Kiełczewska, H. (1987a). Analiza zdolności kombinacyjnych linii z uwzględnieniem ich roli w powstawaniu mieszańców trójliniowych. Raport 32/87 KMMiS. (Praca złożona do druku w Rocznikach Akademii Rolniczej w Poznaniu).
- Ceranka, B., Chudzik, H., Dobek, A., Kiełczewska, H. (1987b). Porównania genotypów uzyskanych z krzyżowania triallelicznego. *XVII Colloquium Metodologiczne z Agrobiometrii*, Warszawa, PAN i PTB, 215-222.
- Ceranka, B., Chudzik, H., Dobek, A., Kiełczewska, H. (1988). Efekty ogólne i specyficzne w krzyżowaniu triallelicznym. *XVIII Colloquium Metodologiczne z Agrobiometrii*, Warszawa, PAN i PTB.
- Cockerham, C.C. (1963). Estimation of genetic variances. W: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Washington DC, 53-93.
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.* 9, 463-493.
- Rawlings, J.O., Cockerham, C.C. (1962). Triallel analysis. *Crop Sci.* 2, 228-231.

- Singh, R.K., Chaudhary, B.D. (1979). *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Publishers, New Delhi.
- Wolf, J. (1986). Schaetzen von Effekten in der Triallelanalyse. *Z.Pflanzenzuchtung* 96, 279-282.

Praca wpłynęła 31 listopada 1986:
w wersji ostatecznej 28 marca 1988

TRIALLEL CROSSING

Summary

The review of models for the analysis of genotypes obtained in a triallel crossing is given. Three types of triallel crossings are considered. The models described give the possibility to estimate the general and specific effects for parental lines taking into consideration their roles in the crossing.