

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ АН ЛССР

Ривалз И.Д.

**НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
САМООПЫЛИТЕЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ И
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МУТАГЕНЕЗ**

**Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

03.00.15. — генетика

**Научный руководитель
канд. биол. наук,
старший науч. сотр.
Института биологии
АН ЛССР
Дашнер В.Я.**

Р и г а . 1 9 7 5

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА I. Сопоставление традиционных методов определения наследуемости у растений	6
Метод корреляций	7
Метод регрессии	12
Дисперсионный анализ	14
Сопоставление традиционных методов определения наследуемости у растений	20
Заключение	32
ГЛАВА II. Определение наследуемости у растений методами, не требующими смены поколений	34
Метод эталонов	36
Метод фоновых признаков	41
Метод Приганди	46
Заключение	85
ГЛАВА III. Индуцированная изменчивость количественных признаков растений	67
Экспериментальное повышение изменчивости количественных признаков растений	88
Изменение коррелятивной связи количественных признаков растений при мутагенезе	109
Заключение	131
ВЫВОДЫ	133
ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ	135
РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ	137
ПРИЛОЖЕНИЕ I. Программа анализе фенотипических и генотипических параметров растений для ЭМ БЭСМ-ЭМ	138
ПРИЛОЖЕНИЕ II. Программа расчетов по методу Приганди для ЭМ ВАНГ 2200 В	155
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	160

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время изучение наследования количественных признаков как в норме, так и при мутагенезе, является одним из наиболее интенсивно разрабатываемых направлений генетики растений. Это обусловлено по крайней мере двумя обстоятельствами: во-первых, большинство хозяйственно ценных признаков, по которым ведется селекция как сельскохозяйственных животных, так и растений, является количественными, и поэтому теория наследования количественных признаков имеет исключительно большое значение в селекционной практике. Я.А.Глембоцкий (1969) писал по этому поводу: "... величайшей, как мне представляется, заслугой генетики перед селекцией... является развитие концепций о генотипической, паратипической и фенотипической изменчивости и об их различной роли в эволюционных процессах, происходящих в природе и под воздействием селекции, осуществляемой человеком, а также разработка методов определения относительной роли генотипической и паратипической изменчивости, или так называемой наследуемости селекционируемых признаков в конкретных условиях среды и для определенных популяций".

Во-вторых, наследование количественных признаков, фенотипическое проявление которых сильно зависит от условий среды, является удобной моделью для изучения взаимодействия генотип-среда.

Применение экспериментального мутагенеза особенно перспективно в отношении количественных признаков, развитие которых определяется полигенами. Исходя из принципа попадания,

возможность изменения признака тем больше, чем большим числом генов он контролируется (Gaul, 1965). Воздействуя мутагенными факторами возможно в значительной степени увеличить наследственную изменчивость количественных признаков, которые являются основными компонентами урожая и тем самым создать основу для эффективного отбора в интересах селекции.

Однако, если возможность вызывания качественных мутаций под влиянием мутагенных факторов была показана Меллером еще в 1928 году, то индуцированная изменчивость количественных признаков была обнаружена значительно позднее (Gregory, 1955; Rawlings et al., 1957). Это связано с тем, что лишь к этому времени появились и нашли применение методы, позволяющие разграничить общую изменчивость на ее компоненты. Методические вопросы определения генетической изменчивости и наследуемости имеют при экспериментальном мутагенезе у количественных признаков первостепенное значение. Без их разрешения успешное изучение и применение индуцированных количественных мутаций невозможно.

В настоящее время в генетике количественных признаков для определения наследуемости широкое применение имеют методы дисперсионного анализа, корреляции и регрессии. Но в различающихся условиях эксперимента и на разных объектах эти традиционные методы определения наследуемости имеют различную применимость. Поэтому необходима проверка этих методов с учетом конкретных особенностей эксперимента и объекта. Этому посвящена глава I данной работы, в которой дается относительная оценка традиционных методов определения наследуемости при-

нительно к самоопыляющимся растениям.

Традиционные методы определения наследуемости имеют существенный недостаток - они требуют определенной организации опыта и смены поколений. Вследствии этого применение их затруднено у растений, имеющих длинный интервал поколений (древесные растения и др.), традиционными методами нельзя определить также наследуемость в естественных популяциях. Поэтому актуальным является разработка и выявление возможности применения методов определения наследуемости, не требующих смены поколений. В главе II проанализированы и проверены все предложенные к настоящему времени методы определения наследуемости у растений, не требующие смены поколений.

II-я глава работы посвящена изучению действия мутагенных факторов на количественные признаки ряда видов самоопыляющихся растений. Обычно в качестве критерия мутагенного эффекта используется изменение генотипической дисперсии признаков. В нашей работе помимо изучения влияния мутагенов на изменчивость признаков оценивался также их эффект на уровень корреляций признаков. С одной стороны, корреляционные связи между признаками являются одной из важных характеристик генетической системы (Шмальгаузен, 1969) и поэтому сама возможность изменения этих связей при мутагенезе, а также направление и характер таких изменений имеют несомненный теоретический интерес. С другой стороны, известна важная роль корреляций при отборе в селекционной работе (Miller et al., 1958) и поэтому их изменение под влиянием мутагенов может быть перспективно в смысле разрушения нежелательных и создания благоприятных связей между селекционно важными признаками.

**ГЛАВА I. СОПОСТАВЛЕНИЕ ТРАДИЦИОННЫХ МЕТОДОВ
ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА НАСЛЕДУЕ-
МОСТИ У РАСТЕНИЙ**

Понятие наследуемости введено в генетику Лашем (Lush , 1945). Коэффициент наследуемости представляет собой долю фенотипической изменчивости особи популяции, обусловленную генотипическими факторами (Falconer , 1960; Плохинский, 1964). Особое значение коэффициента наследуемости состоит в том, что он дает возможность прогнозировать эффективность отбора посредством широко известного выражения (Lerner , 1958; Falconer , 1960 и др.):

$$R = h^2 \cdot S,$$

или

$$R = i \cdot \sigma_p \cdot h^2,$$

где R - реакция на отбор, S - селекционный дифференциал, i - интенсивность отбора, σ_p - фенотипическое стандартное отклонение в поколении отбора, h^2 - коэффициент наследуемости.

Следует различать наследуемость в узком (h^2) и широком (H^2) смысле. Наследуемость в узком смысле показывает лишь долю аддитивного компонента (σ_A^2) : генотипической дисперсии (σ_g^2), зависящей от суммарного действия генов, в общей фенотипической дисперсии (σ_p^2):

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2},$$

тогда как наследуемость в широком смысле включает в себя отношение всей генотипической дисперсии, содержащей кроме аддитивного компонента еще компонент аллельного доминирования (D) и неаллельного эпистатического (Y) взаимодействия; причем

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2},$$

$$\sigma_g^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_Y^2.$$

Это различие имеет существенное значение при прогнозировании реакции на отбор, так как из-за рекомбинации наследственных факторов наследуются только отклонения, обусловленные аддитивным действием генов, называемые обычно аддитивным генотипом. Поэтому именно аддитивный генотип определяет так называемую селекционную ценность популяции. Исключением из этого правила является отбор у гомозиготных самоопыляющихся растений, потомство которых сохраняет генные комбинации родителей. В этом случае прогнозирование результатов отбора ведется на основе коэффициента наследуемости в широком смысле.

Традиционными методами определения наследуемости у растений являются методы корреляции и регрессии, а также дисперсионный анализ.

Метод корреляций

Метод корреляций основывается на схеме коэффициентов путей Райта. Коэффициент корреляции между фенотипами родителя и потомка равен произведению коэффициентов пути, которыми по классической схеме являются коэффициент корреляции между

генотипами родителя и потомка и квадрат коэффициента детерминации признака наследственностью, т.е. коэффициент наследуемости. Отсюда следует, что в популяциях животных, где теоретически коэффициент генотипической корреляции между потомками и родителями равен 0,5, коэффициент наследуемости может быть рассчитан как удвоенная корреляция потомки-родители:

$$h^2 = 2r_{ор.}$$

То же самое относится и к перекрестноопыляющимся растениям. Иначе обстоит дело с самоопылителями. В этом случае, если родители гомозиготны, генотип потомков идентичен генотипу родителей, поэтому коэффициент генотипической корреляции равен единице и, соответственно, наследуемость непосредственно равна фенотипическому коэффициенту корреляции родители-потомки:

$$h^2 = r_{ор.}$$

Исходя из схемы Райта, коэффициент наследуемости можно определить также по другим фенотипическим корреляциям между родственниками равной степени родства (Плохинский, 1964). Так, например, наследуемость через корреляцию полусибов равна:

$$h^2 = 4r_{нс.}$$

Теоретическим предпосылкам расчета коэффициента наследуемости методом корреляций на основе коэффициентов путей посвящена обширная отечественная литература (Плохинский, 1964; Лепер и Никоро, 1966; Никоро и др., 1968 и др.).

Наследуемость, рассчитанная через коэффициент корреляции, является наследуемостью в узком смысле. Исключением является наследуемость, определяемая у гомозиготных самоопыляющихся растений. Как указывалось выше, в этом случае в потомстве сохраняются все генные комбинации родителей. Вследствии этого наследуемость получается в широком смысле.

Применение метода корреляции требует соблюдения по крайней мере двух условий:

1. Равновесная структура популяции
2. Свободное скрещивание.

Л.А.Васильевой (1972) на модельной популяции дрозофилы, составленной из разных линий, была проверена пригодность схемы Райта в случае соблюдения выше перечисленных ограничений. По схеме Райта $h^2 = \frac{1}{2g} \cdot \tau_{op}$, где τ_g - генетический коэффициент корреляции, между родителями и потомками. В то же время, используя фенотипическую корреляцию между полусибсами (τ_{HS}) наследуемость по схеме Райта находится как $h^2 = \frac{1}{2g^2} \tau_{HS}$. Тогда коэффициент генотипической корреляции родителей и потомков можно рассчитать как $\tau_g = \frac{\tau_{HS}}{\tau_{op}}$. Экспериментально определенный коэффициент генотипической корреляции (0,47) практически совпал с теоретическим значением (0,5). Этот же результат для свободноскрещивающейся популяции дрозофилы без отбора был подтвержден позднее (Никоро, Васильева, 1974).

Если хоть одно из ограничений не выполняется, метод корреляции оказывается непригодным для определения наследуемости. В работе З.С. Никоро и Л.А.Васильевой (1974) показана непри-

менность схемы Райта в случае отсутствия равновесия и при наличии эпистаза. Эти выводы согласуются с работой Л.А.Животнового с соавторами (Животновский и др., 1974), в которой на машинной модели количественных признаков было показано, что коэффициенты корреляции сильно искажаются при отборе и зависят от неравновесности генетической структуры.

В работе З.С.Никоро (1965) выявлено еще одно ограничение метода корреляций. Было показано, что в случае сверхдоминирования могут возникать отрицательные генетические корреляции между родителями и потомками, что приводит к их неверному определению коэффициента наследуемости.

При невыполнении схемы Райта или при недостаточно больших выборках могут получиться биологически бессмысленные результаты ($h^2 < 0$ или $h^2 > 1$). В таких случаях З.С.Никоро и П.Ф.Роницкий (1972) рекомендуют отказаться от вычисления коэффициента наследуемости и использовать для оценки структуры популяций непосредственно статистические показатели.

В случае инбридинга можно использовать формулы:

$$h^2 = 2\gamma_{M/g} \cdot \frac{\sqrt{(1+F_M) \cdot (1+F_g)}}{(1+F_M + 2F_g)^2}$$

или, если $F_M \approx F_g$:

$$h^2 = 2\gamma_{M/g} \cdot \frac{1+F}{1+3F}$$

где F_M и F_g - коэффициенты инбридинга соответственно матерей и дочерей.

В некоторых случаях, в частности при определении наследуемости у древесных растений, коварианса родитель-потомок включает кроме аддитивных эффектов также ковариансы материнского эффекта и экологического последствия. В таких ситуациях необходимо применять специальные методы, позволяющие исключить указанные выше компоненты (Драгавицъ, 1969а; Драгавицъ, Сахаров, 1972; Роне, 1972).

По данным ряда авторов лучше использовать квадрат коэффициента корреляции. Так в работе Н.Г.Симонгуляни (1970) при определении наследуемости в гибридных популяциях клончатника квадрат коэффициента корреляции был близок к результатам, полученным посредством дисперсионного анализа. В другой работе (Клебова, 1958) квадрат коэффициентов корреляции дал значения, практически совпадающие с коэффициентом регрессии. Автор считает, что квадрат коэффициента корреляции есть непосредственная мера вероятности эффективности отбора. По мнению Н.А.Плохинского (1972) этот показатель можно использовать для установления степени связи между родителями и потомками. Гауль (Gaul, 1966) рекомендует пользоваться квадратом коэффициента корреляции для более правильного определения наследуемости в облученном материале, где имеет место химерность растений M_1 и расщепление по мутантным локусам в последующих поколениях.

Из разных модификаций метода корреляции наиболее эффективно определение наследуемости по корреляции между родителями и потомками. Определение по полусибсам или более отдаленным родственникам менее надежно (Лелер, Никоро, 1966; Роне,

1967; Животиовский и др., 1974).

В упоминавшейся выше работе Л.А.Васильевой (1972) на модельной популяции дрозофилы показано, что коэффициенты наследуемости, полученные методом корреляции, хорошо согласуются с величиной сдвига количественных признаков при отборе. Метод корреляций нашел широкое применение при определении наследуемости у животных. Во многих работах он применяется и для определения наследуемости у растений (Grey, Hogner, 1957; Kneebone, 1958; Borthakur, Pochlman, 1970; Chung Jai, Idang, 1970; Солдатов, Махмудова, 1971; Орав, Орав, 1973 и др.). Однако для популяций растений более распространено использование другого, родственного метода - метода регрессии.

Метод регрессии

Применение коэффициента регрессии взамен коэффициента корреляции при определении наследуемости было рекомендовано по следующим соображениям (Никоро и др., 1968).

Если потомство оставляют не все особи, а только лучшие из них, как это часто бывает, особенно при разведении животных, то родители имеют меньшую фенотипическую и, соответственно, генотипическую дисперсию, чем их потомки (при схожести условий среды в смежных поколениях). Это приводит к снижению корреляции родители-потомки, но регрессия потомков к родителям в то же самое время не изменяется.

Метод регрессии имеет и другие преимущества перед использованием корреляции. Л.А.Животиовским с соавторами (1974) показано, что определение наследуемости этим методом не зависит от неравновесности генетической структуры популяции и сцеп-

ления, хотя зависит от степени интенсивности отбора.

По аналогии с методом корреляций наследуемость у перекрестноопыляющихся растений определяется как удвоенный коэффициент регрессии потомки-родители:

$$h^2 = 2b_{ор.}$$

Так же, как при использовании корреляций, методом регрессии получается наследуемость в узком смысле. Исключение вновь составляют гомозиготные самоопыляющиеся растений, у которых наследуемость непосредственно равна коэффициенту регрессии и является наследуемость в широком смысле.

Метод регрессии применен в многочисленных исследованиях как с само- так и перекрестноопыляющимися растениями (Frey ,
Hornet ,1955; Mc Collum ,1966;
Thomas ,1967; Parlevlit , Contant ,1970 и др.). В ряде работ, где одновременно с расчетом наследуемости определялась фактическая реакция на отбор, показано, что методы регрессии дают возможность достаточно точно прогнозировать улучшение при отборе (Nakashima ,1962; Rowe ,1967). Однако иногда коэффициенты регрессии превышают единицу, хотя теоретически, исходя из структуры соответствующих коварианс и дисперсии, этого не должно происходить (Frey , Hornet ,1957; Borthakur,
Roehlman ,1970; Chung , Idang ,1970). Фрей и Хорнер (Frey , Hornet ,1957) объясняют это превышение особым случаем взаимодействия генотип-среда, которое возникает за счет изменения относительной шкалы признаков от родителей и потомкам. Чтобы избавиться от указанного эффекта, авторы пред-

лагают метод, названный ими "методом наследуемости в стандартных единицах". Для этого рассчитывается регрессия по данным, выраженным в единицах стандартных отклонений. Рассчитанная таким образом регрессия идентична коэффициенту корреляции по оригинальным данным. Из статистики известно, что коэффициент корреляции не может быть больше единицы, соответственно, это же относится и к "регрессии в стандартных единицах". Однако, очевидно, в этом случае более уместно говорить не о методе регрессии, а о методе корреляций.

Дисперсионный анализ

Одним из наиболее распространенных методов определения коэффициента наследуемости является дисперсионный анализ, разработанный Фишером (1958).

Сущность этого метода в применении к генетическим исследованиям является анализ дисперсий отклонений от популяционной средней группы особей, генетически различающихся между собой. Дисперсионный анализ требует специальной организации эксперимента и достаточно трудоемких вычислений, более сложных, чем при методах корреляции и регрессии.

В зависимости от характера изучаемой популяции применяются разные модели дисперсионного анализа и, соответственно, различается ожидаемая структура средних квадратов.

Если имеется генетически однородный материал - семьи (потомство одного самоопыленного гомозиготного родителя), чистые линии или клоны, применяется однофакторный дисперсионный анализ по следующей схеме:

Источник варьирования	Суммы квадратов	Степени свободы	Средние квадраты	Оцениваемые параметры
Общее	$S S_T$	$df_T = N - 1$	MS_T	—
Семьи (клоны)	$S S_B$	$df_B = z - 1$	MS_B	$\sigma_e^2 + h\sigma_g^2$
Внутри семей (клонов)	$S S_w$	$df_w = N - z$	MS_w	σ_e^2

N - общее число растений, z - число семей (клонов),

h - число растений в семье (клоне)

По этой схеме градациями фактора являются генетически однородные группы растений - семьи, чистые линии или клоны. Поскольку различия особей по фенотипу внутри градации фактора являются паразитическими, т.е. обусловленные различным действием среды, то внутрисемейный средний квадрат содержит лишь одну компоненту и непосредственно равен средовой, или случайной, дисперсии:

$$\sigma_e^2 = MS_w.$$

Межгрупповой средний квадрат включает в себя как дисперсию, обусловленную генетическими различиями между семьями, так и дисперсию, вызванную случайным различием влияния среды. Генотипическую дисперсию находят разложением межгруппового среднего квадрата следующим образом:

$$\sigma_g^2 = \frac{MS_B - MS_w}{h},$$

где h - число растений в отдельной градации фактора.

Наследуемость определяется в виде коэффициента внутри-классовой корреляции:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2},$$

или, что тоже самое, минуя расчет генотипической дисперсии, непосредственно из средних квадратов:

$$H^2 = \frac{MS_B - MS_w}{MS_B + (n-1)MS_w}.$$

При расчете таким образом эффекты доминирования и эпистаза не исключаются, поэтому полученное значение является наследуемостью в широком смысле.

Описанная выше схема нашла широкое применение в генетико-селекционных исследованиях. Она распространена при определении индуцированной генотипической дисперсии и наследуемости в обработанном мутагенами материале (Rawlings et al. , 1958; Мальченко, 1969; 1970; Ала, Еннен, 1971, Орлюк, 1973 и др.), в исследованиях у древесных растений при определении наследуемости в смеси клонов (Einspahr et al. , 1963; Петров, Драгавцев, 1969; Петров, 1970; 1974; Роне, 1974), у вегетативно размножающихся многолетних растений (Норм , 1966) и для других целей. При этом в случае экспериментального мутагенеза дисперсионный анализ рекомендует проводить не ранее, чем в M_3 поколении, так как в M_2 поколении наблюдается расщепление внутри большого числа семей, что приводит к занижению коэффициента наследуемости (Abrams , Gray , 1964). Однако В.Я. Диллером с соавторами (1971) было продемонстрировано, что в экспериментах, где изучается не абсолютное, а относительное влия-

ние различных воздействий на генотипическую изменчивость количественных признаков, достаточно эффективно применение дисперсионного анализа и в M_2 поколении. Эти авторы по данным анализа количественных признаков ячменя во втором поколении после облучения семян показали модифицирующее действие АТФ на эффект быстрых нейтронов (Дишлер и др., 1971). В селекционных же целях по мнению Абрамса и Фрея (Abrams & Frey, 1964), в M_2 поколении можно использовать изменчивость между семьями, а в последующих поколениях для тех же целей - как изменчивость между семьями, так и изменчивость внутри семей между линиями (линия - потомство одного растения M_2 поколения).

Н.А. Плохинский рекомендует в дисперсионном анализе определение силы влияния фактора, в том числе и определение наследуемости, проводить без разложения межгруппового среднего квадрата, а применять непосредственно отношение факториальной и общей суммы квадратов, названное им основным показателем силы влияний (η^2) (Плохинский, 1966; 1969а; 1970а; 1971):

$$\eta^2 = \frac{SS_B}{SS_T}$$

Главным аргументом в пользу основного показателя силы влияний является то, что он никогда не принимает отрицательных (т.е. бессмысленных с биологической точки зрения) значений, тогда как коэффициент внутриклассовой корреляции в некоторых случаях может быть и с отрицательным значением. По мнению Н.А. Плохинского (1966) преимуществом этого показателя также являются его меньшая смещенность и зависимость от структуры комплекса по сравнению с другими способами оценки силы влияний. Появились

работы, в которых на основе экспериментальных данных предложение Н.А.Плохинского было поддержано. (Мокеев, Степанов, 1967; Левентуль, 1971). Его метод был рекомендован в качестве основного в ряде обзоров и учебных пособий как самого Н.А.Плохинского, так и других авторов (Плохинский, 1967; 1969 б; 1970в; Меркурьева, 1970; Топорнина, 1971; Цера, 1974). Однако в специальных математических исследованиях было показано, что в противоположность утверждению Н.А.Плохинского именно предложенный им способ определения силы влияния дает наиболее смещенную оценку этого параметра и зависит от структуры комплекса дисперсионного анализа (Урбак, 1968; Гинзбург, 1969). Причем оценка Н.А.Плохинского дает отрицательные смещения при больших коэффициентах внутриклассовой корреляции, и положительные смещения при большом числе групп, особенно ощутимые при малых коэффициентах внутриклассовой корреляции. Так в работе В.М.Остриковой (1974), где сопоставлялись коэффициенты наследуемости, рассчитанные с разложением межгруппового среднего квадрата и методом Н.А.Плохинского, при достаточно высоких h^2 ($\sim 0,5$) оба метода дали практически одинаковые результаты, в то время как при малых значениях h^2 (0,1 и ниже) метод Н.А.Плохинского дал завышенные величины. Лишь в асимптотике, при достаточно большом количестве групп и большом объеме каждой группы метод Н.А.Плохинского дает пренебрежимое смещение (Гинзбург, 1970). Что же касается основного аргумента Н.А.Плохинского, возражающего против метода с разложением межгруппового среднего квадрата по той причине, что он иногда дает величины, меньшие нуля, то известно, что отрицательные значения

внутриклассового коэффициента корреляции могут получиться лишь если межгрупповой средний квадрат меньше внутригруппового (т.е. при $F = \frac{MSB}{MSW} < 1$) (Хьютсон, 1971). В этом случае влияние фактора отсутствует и определение факториальной дисперсии вообще не имеет смысла (Урбак, 1968; Хьютсон, 1971).

В расщепляющихся гибридных популяциях ожидаемая структура средних квадратов отличается от рассмотренной нами ранее. В таких случаях применяются особые модели, разработанные как для перекрестноопыляющихся растений (Robinson et al., 1955), так и для самоопыляющихся растений (Grafius, 1952) применительно к F_2 и F_3 поколениям. Последняя модель в дальнейшем была развита для определения коэффициента наследуемости вплоть до F_6 поколения (Jogi, 1956). Обе модели позволяют определить аддитивную компоненту генотипической изменчивости и определить наследуемость как в узком, так и в широком смысле.

В случаях, если организация опыта более сложная (с блоками, выращиванием одного варианта в нескольких местностях и в разные годы), применяются специальные многофакторные (Hogg, 1966; Dudley, Moll, 1969) и иерархические (Мамонов, 1970) схемы дисперсионного анализа. Причем, чем более факторов учитывается при проведении дисперсионного анализа, тем больше величина наследуемости (Keller, Likens, 1955; Rasmussen,

Glass, 1967), поскольку при этом из случайной дисперсии исключается изменчивость, вызванная разными условиями между блоками, местностями и т.д.

Дисперсионный анализ применялся в многочисленных работах по определению наследуемости в популяциях различных видов растений разного характера (Everson, Seeborg, 1958;

Wright ,1963; Kwon , Torrie ,1964; Anand ,
Torrie ,1964; Ramey , Miller , 1966; Rutger et al.,1966;
Hogarth ,1971a и др.). В отечественной литературе коэффициент
наследуемости у растений впервые определен в работе Ю.К.Ни-
кольского и О.И.Манкевича (1961).

Недостаточно разработанным в настоящее время вопросом яв-
ляется проблема определения выборочной ошибки коэффициента на-
следуемости, определенной дисперсионным анализом. Предложены
приблизительные оценки доверительного интервала коэффициента
наследуемости, определенного в однофакторном дисперсионном ком-
плексе (Гельберг, 1974; Урбах, 1974) и в иерархическом комплексе
(Broemeling, 1969). В этом плане важным является правильная
организация опыта таким образом, чтобы смещение выборочной
оценки было минимальным. Для этой цели Э.Х.Гинзбургом (1973)
составлена таблица, позволяющая найти оптимальное соотношение
между числом градаций фактора и объемом каждой градации при
определении силы влияния фактора способом разложения межгруп-
пового среднего квадрата.

В экспериментах, где определялась фактическая реакция на
отбор, показано, что дисперсионный анализ дает реальные значе-
ния коэффициентов наследуемости (Horner , Frey ,1955;
Borthakur , Fehlmann ,1970). В ряде работ дисперсионный
анализ применяется как эталонный при разработке и проверке но-
вых методов определения наследуемости количественных признаков
растений (Драгавцев, 1972а; Острикова; 1974; Мартинов, 1975).

Сопоставление традиционных методов определения
наследуемости у растений

Наличие разнообразия методов определения коэффициента
наследуемости ставит перед исследователем вопрос об выборе

лучшего из них исходя из конкретных задач и условий эксперимента. Это невозможно сделать без предварительной относительной оценки разных способов расчета наследуемости.

К настоящему времени имеется обширная отечественная литература, посвященная экспериментальному сопоставлению различных методов определения наследуемости применительно к животным (Монеев, Степанов, 1967; Басовский, Попов, 1968; Буйлов, Андруцкий, 1973; Завертяев, 1973; Калишников, 1973). Что же касается применения этих методов к растительным объектам, то этот вопрос является менее изученным. Специальных работ, посвященных сопоставлению методов определения наследуемости у растений нет. Однако имеется значительное количество публикаций, в которых для определения наследуемости количественных признаков растений применялось одновременно несколько традиционных способов: дисперсионный анализ, методы корреляции и регрессии.

Фрей и Хорнер для определения наследуемости у гибридов ячменя применили метод дисперсионного анализа и метод регрессии (Freu, Horner, 1955). Наследуемость, рассчитанная через регрессию, почти во всех комбинациях скрещивания была ниже, чем наследуемость, рассчитанная дисперсионным анализом. В этой работе была проверена реальность полученных величин коэффициентов наследуемости. Предсказанная реакция на отбор, определенная на основе значений, полученных в дисперсионном анализе, хорошо совпала с фактической. Аналогичные результаты получены и другими авторами (Weibel, 1956; Kneebone, 1958; Borthakur, Pochlan, 1970), в работах которых применение метода рег-

регрессии дало заниженные результаты по сравнению с дисперсионным анализом. Однако в других случаях метод регрессии может давать завышенные результаты, превышающие данные дисперсионного анализа, и давать коэффициенты наследуемости больше единицы (Frey , Horner , 1957; Chung , Liang , 1970).

Коэффициенты корреляции в зависимости от условий опыта могут быть как близкими к результатам дисперсионного анализа (Kneebone , 1958) так и завышенными (Chung , Liang , 1970) или заниженными (Borthakur , Pehlman , 1970). Противоречивые результаты получены также при сопоставлении коэффициентов наследуемости, рассчитанных методами корреляции и регрессии. По данным Фрея и Хорнера (Frey , Horner , 1957) метод регрессии в большинстве скрещиваний опыта дал сильно завышенные значения наследуемости, нередко превышающие единицу, в то время как предложенный ими "метод стандартных единиц", являющийся по своей сути не чем иным, как методом корреляции, дал значительно более низкие величины коэффициентов наследуемости, реальность которых подтверждена результатами отбора. Однако во многих скрещиваниях в противоположность этому регрессия оказалась ниже соответствующих значений коэффициентов корреляции. В других работах также метод регрессии давал величины, как меньшие (Kneebone , 1958), так и превышающие (Borthakur , Pehlman , 1970) значения, рассчитанные методом корреляции.

Расхождения в сравнительной оценке рассматриваемых методов определения наследуемости связаны со многими причинами. Они обусловлены тем, что в разных работах наследуемость рас-

считывалась для растений с различным типом размножения: самоопылением или перекрестным опылением, в гибридных и нерасщепляющихся популяциях, для разных признаков, генетическое определение которых может различаться, при высокой и низкой доле генотипической вариабильности. Все это с очевидностью определяет необходимость сравнительной оценки методов расчета наследуемости с учетом выше перечисленных факторов, поскольку одни и те же методы в отличающихся условиях могут иметь разные характеристики.

В связи с этим мы поставили себе задачу провести сравнительную оценку трех традиционных методов определения наследуемости: дисперсионного анализа, методов корреляции и регрессии применительно к нерасщепляющимся популяциям самоопыляющихся растений. Для оценки сопоставляемых методов полученные значения коэффициентов наследуемости сравнивались со значениями фактической, или так называемой реализованной наследуемости, рассчитанной по реакции на отбор. Такое сопоставление позволяет провести наиболее точную оценку, так как одной из основных целей определения коэффициента наследуемости является именно прогнозирование результатов отбора.

Эксперимент проведен с модельным растением *Arabidopsis thaliana*. Для создания генотипического разнообразия была использована смесь разных линий. Изучалось наследование трех количественных признаков: длины растений, длины стебля и числа междоузлий. Растения выращивались в полиэтиленовых чашках с почвой под люминисцентным освещением в режиме непрерывного дня.

В родительском поколении было выращено 104 растения, семе-

на с которых собирались отдельно. Растения дочернего поколения высевались по семьям в отдельных рядках без повторностей. Семьи, в которых было меньше десяти растений, в анализе не использовались. Достаточного объема семей оказалось 96, с общим числом растений 2267.

Расчет коэффициента наследуемости проводился следующим образом.

П о с р е д с т в о м д и с п е р с и о н н о г о а н а л и з а . Коэффициент наследуемости определялся в виде коэффициента внутриклассовой корреляции (**Снедекор** ,1961). Для этого использовался однофакторный дисперсионный анализ, в котором градациями фактора были семьи дочернего поколения. Разложением межгруппового среднего квадрата определялась генотипическая вариация, после чего находилась наследуемость как отношение генотипической вариации к фенотипической.

Ч е р е з к о э ф ф и ц и е н т к о р р е л я ц и и . Коэффициент корреляции рассчитывался между значениями признака растений родительского поколения и средним арифметическим этого признака в соответствующих семьях дочернего поколения. Так как *A. thaliana* является самоопыляющимся растением и исходный материал был гомозиготен, наследуемость непосредственно равна коэффициенту корреляции потомки-родители.

Ч е р е з к о э ф ф и ц и е н т р е г р е с с и и . Коэффициент регрессии также рассчитывался по средним арифметическим семей дочернего поколения и значениям признака растений родительского поколения. Аналогично коэффициенту корреляции коэффициент регрессии потомки-родители равен коэффициенту

наследуемости.

Фактически или реализованную наследуемость определяли исходя из связи между реакцией на отбор (R) и селекционным дифференциалом (S): $R = h^2 S$ (Falconer, 1960). Чтобы устранить влияние некоторых различий в условиях среды в родительском и дочернем поколении, значения R и S брались не в абсолютном, а в относительном выражении:

$$\frac{R}{\bar{x}_2} = h^2 \cdot \frac{S}{\bar{x}_1},$$

где \bar{x}_1 и \bar{x}_2 - средние арифметические признаки растений соответственно родительского и дочернего поколений. Отсюда коэффициент наследуемости определялся по выражению:

$$h^2 = \frac{R \cdot \bar{x}_1}{S \cdot \bar{x}_2}.$$

Использовались усредненные значения R и S по результатам отбора в положительном и отрицательном направлениях.

Таблица I

Коэффициенты наследуемости, определенные по реакции на отбор

Признак	Интенсивность отбора		
	2%	5%	10%
Длина растения	0,0935	0,1175	0,0916
Длина стебля	0,0480	0,1459	0,2189
Число междоузлий	0,3818	0,1919	0,2620

В таблице I представлены данные определения наследуемости по реакции на отбор. Первоначально наследуемость вычислялась при трех интенсивностях отбора (2, 5 и 10%). Материал таблицы I показывает, что коэффициенты наследуемости, рассчитанные при разных интенсивностях отбора, имеют различные значения. Если по признаку "длина растения" при всех интенсивностях отбора получились практически одинаковые результаты, то для двух остальных признаков рассчитанная наследуемость резко меняется при разных интенсивностях отбора. Причем в одном случае (признак "длина стебля"), по результатам наиболее интенсивного, 2% отбора, получились гораздо более низкие, в другом случае (признак "число междоузлий") - более высокие значения наследуемости по сравнению с величиной, полученной при менее интенсивном отборе. Это обусловлено тем, что при больших интенсивностях отбора в отбираемую группу попадает слишком малое число растений (в нашем случае при 2 и 5% отборе соответственно 2 и 5 растений), что уменьшает вероятность отбора растений соответствующих генотипов. На это ограничение было указано Янгом, (Jones, 1966), который при помощи модели на электронно-вычислительном устройстве показал, что при низком значении коэффициента наследуемости предсказание результатов высокоинтенсивного отбора неточно. Поэтому при сопоставлении коэффициентов наследуемости, полученных разными методами, мы использовали только результаты 10% отбора.

Расчеты проводились на электронно-вычислительной машине БЭСМ-3М по специально составленной программе (см. приложение I).

Таблица 2

Коэффициенты наследуемости, рассчитанные разными методами

Признак	По реакции на отбор	По дисперсионному анализу	По коэффициенту корреляции	По коэффициенту регрессии
Длина растения	0,0916	0,1670	0,1613	0,0490
Длина стебля	0,2189	0,2644	0,4673	0,1760
Число междоузлий	0,2620	0,2360	0,3764	0,1762

Значения коэффициентов наследуемости, вычисленных разными методами, представлены в таблице 2. Сравнение полученных коэффициентов выявляет некоторые закономерности. Наследуемость, определенная при помощи коэффициента корреляции, значительно превышает h^2 , рассчитанный остальными применявшимися методами. Лишь по признаку "длина растения" коэффициент корреляции равен наследуемости, полученной при помощи дисперсионного анализа, однако и в этом случае он превышает значение наследуемости, определенной по реакции на отбор. Для признака "длина стебля" это превышение над фактической наследуемостью более чем двукратное. Коэффициент регрессии, напротив, дал наиболее низкие значения наследуемости, причем они ниже величин реализованной наследуемости по всем трем рассматриваемым признакам. Все же в этом случае расхождения менее значительны, чем в случае применения коэффициента корреляции. Значения наследуемости, вычисленные дисперсионным анализом, оказались промежуточными по сравнению с ее значениями, полученными методами корреляции и регрессии, и наиболее близки коэффициентам h^2 , вычисленным

по результатам отбора.

Повышение значений наследуемости при расчете методом корреляции может быть следствием того, что использовались средние арифметические семей дочернего поколения, изменчивость которых значительно ниже индивидуальной изменчивости в этом же поколении (см. табл. 3).

Таблица 3

Изменчивость индивидуальных растений и средних арифметических семей дочернего поколения

Признак	Стандартное отклонение	
	Индивидуальных растений	Средних арифметических семей
Длина растения	5,43	2,44
Длина стебля	2,52	1,42
Число междоузлий	1,00	0,52

Чтобы устранить влияние различий посемейной и индивидуальной изменчивости, были подсчитаны коэффициенты корреляции с учетом индивидуальной изменчивости в дочернем поколении. Расчет проводился следующим образом:

$$r' = \frac{COV_{xy}}{\sigma_x \cdot \sigma_y^2},$$

где COV_{xy} - коварианса значений признака в родительском поколении (x) и средних арифметических семей дочернего поколения (y), σ_x и σ_y^2 - стандартные отклонения индивидуальных растений родительского и дочернего поколений соответственно. На коэффициент регрессии потомки-родители различие между показав-

телами посемейной и индивидуальной изменчивости не оказывают влияния, что видно из формулы коэффициента регрессии:

$$b_{y/x} = \frac{COO_{xy}}{\sigma_x^2}$$

Кроме того, как дополнительный показатель наследуемости был вычислен квадрат коэффициента корреляции. Результаты модифицированных вычислений наследуемости представлены в таблице 4.

Таблица 4

Коэффициенты наследуемости, вычисленные модифицированными методами

Признак	Метод вычисления	
	r^1	r^2
Длина растения	0,0723	0,026
Длина стебля	0,2648	0,224
Число междоузлий	0,1960	0,142

Поправка приблизила значения коэффициента корреляции к значениям наследуемости, определенным по реакции на отбор. По признаку "длина растения" наблюдается хорошее совпадение, для двух же остальных признаков расхождения рассчитанных и фактических данных остались, причем по признаку "длина стебля" модифицированный коэффициент корреляции выше, а по признаку "число междоузлий" ниже коэффициента фактической наследуемости. Квадрат коэффициента корреляции лишь по признаку "длина стебля" дал хорошее совпадение с результатами отбора. При небольших

значениях коэффициента корреляции его квадрат является очень малой величиной и сильно отличается от наследуемости, вычисленной по реакции на отбор.

Таким образом, модифицированные способов определения наследуемости не привело к удовлетворительным результатам, хотя отклонения коэффициента корреляции от наследуемости, определенной по реакции на отбор, после введения поправки стали менее существенны. Наиболее близкие результаты с фактической наследуемостью дал дисперсионный анализ. Сравнительно незначительные отклонения от реализованной наследуемости получены также в случае применения коэффициента регрессии.

Для дополнительной оценки рассматриваемых методов была определена усредненная фактическая реакция на 10% положительный и отрицательный отбор в дочернем поколении и она сравнивалась с предсказанной реакцией на отбор, рассчитанной на основе коэффициентов наследуемости, полученных дисперсионным анализом, методом регрессии и методом корреляции. Результаты, представленные в таблице 5, подтверждают выше сделанные выводы.

Таблица 5

Фактическая и предсказанная реакция на 10% отбор
в дочернем поколении

Признак	Фактическая	Предсказанная методом		
		дисперсионным анализом	регрессией	корреляцией
Длина растений	2,00	1,60	0,48	1,54
Длина стебля	0,94	1,17	0,78	2,07
Число междоузлий	0,26	0,42	0,31	0,66

Достаточно хорошее совпадение фактической реакции на отбор с предсказанной по всем трем признакам получено в случае применения дисперсионного анализа. При использовании метода регрессии также получено хорошее совпадение фактической и предсказанной реакции, за исключением признака "длина растения", по которому предсказанная реакция оказалась сильно заниженной. Реакция же, определенная на основе коэффициента корреляции, по всем трем признакам значительно отличалась от фактической.

Таким образом результаты нашей работы совпали с литературными данными, по которым дисперсионный анализ является одним из наиболее эффективных методов определения наследуемости. Метод регрессии в условиях нашего опыта оказался более точным, чем метод корреляции. Как видно из формулы, связывающей коэффициенты корреляции и регрессии:

$$b_{y/x} = r \cdot \frac{\sigma_y}{\sigma_x},$$

относительная величина этих параметров зависит от характеристик изменчивости в родительском и дочернем поколениях. Если фенотипические стандартные отклонения в этих поколениях равны, то корреляция и регрессия совпадают по своей величине. Их различия в одну или другую сторону возникают за счет отличающихся условий разных опытов и вследствие этого отличающегося соотношения изменчивости в смежных поколениях. По свидетельству ряда авторов, наследуемость, рассчитанная методом регрессии, является более надежной, чем полученная через коэффициент корреляции.

ляции (Howe , 1967; Romington , 1972; Живот/овский и др., 1974), поскольку эта оценка в меньшей степени зависит от неравновесности популяций и сцепления генов. Поэтому метод регрессии можно рекомендовать к применению в обычных генетико-селекционных исследованиях. Лишь в отдельных случаях, когда имеются резкие различия условий произрастания родительского и дочернего поколений, возникает особый тип взаимодействия генотип-среда, приводящий к тому, что регрессия дает неверные результаты, которые в некоторых случаях превышают единицу (Frey , Noller , 1957). При этом лучше пользоваться коэффициентом корреляции, который по своей структуре не может превышать единицу.

На основе проведенного исследования для нерасщепляющихся популяций самоопыляющихся растений со сравнительно невысокой долей генотипического разнообразия могут быть рекомендованы методы дисперсионного анализа и регрессии. Для применения метода регрессии необходим меньший объем вычислений, чем при дисперсионном анализе. Однако для расчета регрессии используются данные двух поколений, а не одного, как при дисперсионном анализе, поэтому регрессионный метод более чувствителен к различиям в условиях роста смежных поколений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из традиционных методов определения наследуемости: дисперсионного анализа, методов корреляции и регрессии, наибольшее распространение имеет дисперсионный анализ. Широко применяется также метод регрессии. По анализу литературных

данных установлено, что рассматриваемые методы в различающихся условиях опытов могут иметь различную ценность. Это зависит как от системы размножения растений - самоопыления или перекрестного опыления, характера популяций - гибридных или нерасщепляющихся, от изучаемых признаков, генетическая обусловленность которых может различаться и др. Поэтому относительную оценку методов определения наследуемости следует проводить с учетом выше перечисленных факторов.

В связи с этим было проведено экспериментальное сопоставление трех традиционных методов определения наследуемости количественных признаков растений на модельной популяции, составленной из трех чистых линий арабидопсиса. В качестве объективного критерия адекватности изучаемых методов была определена реализованная наследуемость. По результатам опыта наиболее точными методами оказались дисперсионный анализ и метод регрессии. Эти два метода могут быть рекомендованы для определения наследуемости в нерасщепляющихся популяциях самоопыляющихся растений с относительно невысокой долей генотипического разнообразия.

ГЛАВА II. ОПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЛЕДУЕМОСТИ У РАСТЕНИЙ МЕТОДАМИ, НЕ ТРЕБУЮЩИМИ СМЕНЫ ПОКОЛЕ- НИЙ

Описанные в предыдущей главе традиционные методы определения наследуемости имеют хорошо разработанную теоретическую базу и нашли широкое применение в работах по изучению наследования количественных признаков у разных видов растений. Однако все они имеют существенный недостаток: для их применения требуется смена поколений. Часто, например в селекции древесных растений, это трудновыполнимо и значительно увеличивает сроки работы. Кроме того, традиционными методами нельзя изучать наследование количественных признаков непосредственно в природных популяциях. Поэтому актуальными являются разработка и применение специальных методов определения наследуемости у растений, не требующих смены поколений.

К настоящему времени разработаны три принципиально различающихся метода этого направления: метод эталонов, метод фоновых признаков, метод Шриганди и модификации этих методов. В настоящей главе дан краткий обзор этих методов и изложены результаты собственных исследований по их применению для определения наследуемости в специально составленной популяции гороха.

Экспериментальную популяцию гороха составили из шести линий коллекции Лампрехта (932, 1133, 1443, 1451, 1500, 1607) (~~Визит~~ , 1964), для чего тщательно перемешивалось одинаковое количество семян каждой линии. В качестве эталона для со-

поставления использовалась линия № 932, входящая в состав экспериментальной популяции. Обе совокупности растений выращивались на смежных участках поля.

При уборке растения анализировались по трем количественным признакам: числу междоузлий, числу бобов и числу зерен на растении.

Для подтверждения генетической однородности линии № 932, использованной в качестве эталона, в ней был произведен 10% отбор в обоих направлениях по признаку "число междоузлий". В поколении после отбора в группах положительного и отрицательного отбора средние арифметические не отличались между собой ($15,4 \pm 0,2$ и $15,5 \pm 0,2$ соответственно). Тем самым подтверждалась генетическая однородность линии № 932.

По реакции на отбор определялись коэффициенты наследуемости по всем трем признакам в смеси линий. Так как подопытный объект - гомозиготные самоопыляющиеся растения, этим способом вычисляется наследуемость в широком смысле.

Для признака "число междоузлий" наследуемость рассчитывалась по формуле:

$$H^2 = \frac{R}{i \cdot \sigma_p} .$$

Для признака "число зерен", распределение которого оказалось ассиметричным, выше указанное выражение применять нельзя и наследуемость рассчитывалась как:

$$H^2 = \frac{R}{S} .$$

Значения коэффициентов наследуемости, вычисленных по реакции на отбор, представлены в таблице 6.

Как видно по данным таблицы 6, по признакам "число бобов" и "число зерен" вся изменчивость полностью или почти полностью обусловлена средовым компонентом. Невысока наследуемость и по признаку "число междоузлий". Очевидно, использованные линии, наследственно различающиеся по ряду морфологических признаков, являются генетически близкими по отдельным количественным признакам.

Таблица 6

Коэффициенты наследуемости количественных признаков, рассчитанные по реакции на отбор в смеси линий гороха

Признак	i	R	S	σ_p	H^2
Число междоузлий	1,759	2,5	-	5,602	0,254
Число бобов	-	0	-	-	0
Число зерен	-	6,3	115,5	-	0,055

Метод эталона

Наиболее простым из методов определения наследуемости без смены поколений является метод эталонов. Этот метод основывается на сопоставлении изменчивости количественного признака в изучаемой популяции с изменчивостью в эталоне, т.е. генетически однородном материале.

Эталоном может служить генетически однородный материал: клоны, чистые линии и т.п. Изучаемую популяцию и эталон выра-

щивают в одинаковых условиях внешней среды и в таком случае принимают, что средовой компонент изменчивости в популяции равен средовой изменчивости в эталоне. А поскольку генотипы растений эталона идентичны, и соответственно, вся изменчивость в нем обусловлена лишь условиями среды (т.е. фенотипическая дисперсия эталона равна средовой), принимают, что средовая дисперсия (σ_e^2) популяции равна фенотипической дисперсии в эталоне.

Генотипическая дисперсия (σ_g^2) рассчитывается из фенотипической дисперсии популяции (σ_p^2):

$$\sigma_g^2 = \sigma_p^2 - \sigma_e^2,$$

и, соответственно, коэффициент наследуемости в широком смысле:

$$H^2 = \frac{\sigma_p^2 - \sigma_e^2}{\sigma_p^2}.$$

Этот метод может быть применен для разложения дисперсии у гибридов F_2 поколения. В таком случае эталоном, по которому производится оценка средовой дисперсии, являются родительские линии P_1 и P_2 , а также гибриды первого поколения F_1 . В данном случае этот метод уже не является методом определения наследуемости без смены поколений. Однако и такая модификация метода эталонов отличается простотой в применении и не требует индивидуального сопоставления растений смежных поколений, необходимого при расчетах методами корреляции и регрессии.

При использовании в качестве эталона родительских линий обычно рассчитывается средняя геометрическая их дисперсий и наследуемость определяется следующим образом (Bates , Henson

, 1955; **Petr, Frey**, 1966):

$$H^2 = \frac{\sigma_{F_2}^2 - \sqrt{\sigma_{P_1}^2 \cdot \sigma_{P_2}^2}}{\sigma_{F_2}^2},$$

где $\sigma_{P_1}^2$ и $\sigma_{P_2}^2$ - дисперсии родителей, а $\sigma_{F_2}^2$ - дисперсия растений F_2 поколения.

Вместо дисперсии F_2 поколения можно брать дисперсию в F_3 . В таком случае будет резко уменьшено влияние эффектов доминирования и эпистаза (**Day et al.**, 1955).

Если кроме дисперсии родителей используется также дисперсия гибридов F_1 поколения ($\sigma_{F_1}^2$), то наследуемость рассчитывают по уравнению (**Allard**, 1966):

$$H^2 = \frac{\sigma_{F_2}^2 - \frac{\sigma_{F_1}^2 + \sigma_{P_1}^2 + \sigma_{P_2}^2}{3}}{\sigma_{F_2}^2}$$

Для оценки средовой дисперсии можно использовать также непосредственно дисперсию растений F_1 поколения, однако в этом случае для устранения влияния на результат эффекта гетерозиса рекомендуется определять средовую дисперсию по более сложной формуле (**Wallace et al.**, 1955):

$$V_e = V + (M_2 - M) \cdot \frac{V' - V}{M' - M},$$

где M - среднее арифметическое признака меньшего родителя, M' - то же для большего родителя, M_2 - то же для растений F_2 поколения, V - дисперсия родителя с меньшим средним

арифметическим, V' - то же для родителя с большим средним арифметическим.

Вернером предложен метод определения наследуемости, применяя который изменчивость в F_2 поколении сопоставляется с изменчивостью в беккросном потомстве (Warner, 1952). Этот метод позволяет определить наследуемость в узком смысле, однако он требует специальных скрещиваний. Коэффициент наследуемости этим методом рассчитывается по формуле:

$$h^2 = \frac{1/2 D}{V_{F_2}}$$

где $1/2 D$ - аддитивный компонент генотипической дисперсии в F_2 , равный $2V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})$, где V_{F_2} - дисперсия в F_2 , а V_{B_1} и V_{B_2} - дисперсии соответствующих беккроссов с обоими родителями.

Описанные методы эталонов были применены для определения наследуемости у различных видов растений: (Bates, Hanson, 1955; Byrd, 1956; Petr, Gray, 1966; Ali-Khan, Weibel, 1969; Hallauer, 1974; Симонгулян, Саакова, 1974; Симонгулян, Эль-Агами, 1975).

В нашем эксперименте по определению наследуемости в популяции гороха в качестве эталона была использована, как указывалось выше, линия № 932. Для нахождения генотипической дисперсии в смеси линий из фенотипической дисперсии смеси линий вычитали фенотипическую дисперсию эталона. Наследуемость в широком смысле рассчитывали как отношение генотипической дисперсии к фенотипической дисперсии линий. Результаты расчетов представ-

лены в таблице 7.

Таблица 7

Показатели изменчивости и коэффициенты наследуемости количественных признаков гороха, рассчитанные методом эталона

Признак	σ_p^2 в смеси линий	σ_p^2 в линии № 932	σ_p^2 в смеси линий	H^2 в смеси линий
Число междоузлий	31,38	8,32	23,06	0,737
Число бобов	127,09	11,17	116,92	0,918
Число зерен	1908,07	194,40	1713,67	0,899

Сопоставление данных таблиц 6 и 7 показывает, что значения коэффициентов наследуемости, полученных методом эталона, значительно превышают коэффициенты реализованной наследуемости.

Метод эталона может дать хорошие результаты при выполнении двух условий:

- 1) изучаемая популяция и эталон должны выращиваться в идентичных условиях среды;
- 2) генотипы обеих совокупностей растений должны аналогично реагировать на условия внешней среды.

Существенное превышение значений коэффициентов наследуемости, полученных методом эталона, над коэффициентами реализованной наследуемости является следствием невыполнения второго условия. Об этом свидетельствуют данные таблицы 8: по всем трем признакам как средние арифметические, так и показатели, характеризующие изменчивость, в смеси линий значительно выше,

чем в линии № 932. Поэтому оценка средовой дисперсии в смеси по данным анализа линии № 932 значительно занижена. Соответственно величины генотипических дисперсий оказываются сильно завышенными, что в конечном итоге и привело к завышенным оценкам коэффициента наследуемости.

Если первое требование к применению метода эталона в условиях эксперимента может быть в большей или меньшей мере соблюдено, то второе часто оказывается невыполненным. Различия популяции и эталона по определенному признаку с большой вероятностью указывает на разницу экологических дисперсий в этих совокупностях. Однако и равенство средних арифметических не гарантирует того, что генотипы растений популяции и эталона схоже реагируют на условия внешней среды. Поэтому метод эталона надо применять с большой осторожностью и лишь для грубой оценки наследуемости.

Метод фоновых признаков

В.А. Драгавцевым предложен метод определения наследуемости количественных признаков растений, основывающийся на разработанном им понятии о фоновых признаках (Драгавцев, 1963; 1966).

Фоновые признаки - это признаки с нулевой или близкой к ней наследуемостью и обладающие значимой экологической корреляцией с изучаемым (селекционируемым) признаком. Низкая наследуемость и, следовательно, незначительное генотипическое разнообразие указывает на то, что изменчивость растений по фоновому признаку вызвана лишь разнообразием условий роста. Та-

Изменчивость количественных признаков в смеси линий и линии № 932

Признак	Линия № 932				Смесь линий			
	\bar{x}	σ	σ	lim	\bar{x}	σ	σ	lim
Число междоузлий	13,03±0,08	2,884±0,053	22,1±0,4	5-25	18,52±0,14	5,602±0,101	30,2±0,5	4-34
Число бобов	6,62±0,09	3,342±0,062	50,5±0,9	0-30	10,71±0,29	11,273±0,203	105,3±1,9	0-89
Число зерен	18,70±0,36	13,943±0,258	74,6±1,4	0-86	32,96±1,11	43,681±0,786	132,5±2,4	0-337

ким образом фоновые признаки являются индикаторами микроэкологических условий приростания каждой отдельной особи. Произведя выравнивание по фоновому признаку, т.е. отбирая растения с определенным уровнем развития фонового признака, мы выделяем особи, находившиеся в одинаковых внешних условиях. Различия между ними вызваны генетическими причинами. Исходя из этого, при расчете дисперсии по селектируемому признаку между растениями, имеющими одинаковый уровень фонового признака, не посредственно получаем генотипическую дисперсию селектируемого признака. На ее основе рассчитывается наследуемость в широком смысле.

Основным принципиальным отличием метода фоновых признаков от всех других методов определения наследуемости у растений является возможность определения генотипического отклонения любой отдельно взятой особи.

Если исследуются метамерные признаки, имеется возможность оценить наследуемость в широком смысле через коэффициент повторяемости (Драгавацев, 1969б). Коэффициент повторяемости, рассчитанный обычным способом, является верхним пределом наследуемости, поскольку он, в отличие от коэффициента наследуемости, содержит в числителе, кроме генотипического, также и межиндивидуальный средовый компонент изменчивости. Последний можно элиминировать, произведя выравнивание по фоновому признаку. Тогда наследуемость в широком смысле непосредственно равна повторяемости:

$$H^2 = \frac{r}{k} .$$

Наследуемость, рассчитанная для ширины листовой пластинки у тополя через коэффициент повторяемости с выравниванием по фоновому признаку хорошо совпала с наследуемостью, рассчитанной дисперсионным анализом, что подтвердило правомерность метода (Драгавцев, 1969б).

При наличии генетически однородного материала применим другой способ определения наследуемости в широком смысле: (Гинзбург, Драгавцев, 1970):

$$H^2 = 1 - \frac{\chi_p^2}{\chi_e^2},$$

где χ_p - коэффициент фенотипической корреляции между селекционируемым и фоновым признаком в изучаемой популяции, χ_e - коэффициент экологической корреляции между селекционируемым и фоновым признаком, равный соответствующему фенотипическому коэффициенту корреляции в генетически однородном материале.

Этот метод может быть применен и для метамерных признаков растений, в этом случае эталон не нужен. Тогда χ_p - коэффициент фенотипической корреляции между изучаемым и фоновым признаком, определяемый непосредственно в популяции, а χ_e - экологический коэффициент корреляции между изучаемым и фоновым признаком, определяемый в метамерах отдельной особи и усредняемый по многим особям (Драгавцев, 1974б).

Этот способ в варианте с генетически однородным материалом мы применили для определения наследуемости в экспериментальной популяции гороха. Нулевая наследуемость по реакции на отбор признака "число бобов" (таблица 6) и сравнительно

высокие коэффициенты корреляции между этим признаком и признаком "число междоузлий", а также признаком "число зерен" (таблица 9) позволили использовать признак "число бобов" в качестве фонового. Результаты расчетов представлены в таблице 9.

Таблица 9

Коэффициенты фенотипической и экологической корреляции признака "число бобов" с признаками "число междоузлий" и "число зерен" и коэффициенты наследуемости, рассчитанные методом фоновых признаков

Признак	ζ_p	ζ_e	H^2
Число междоузлий	0,526	0,582	0,182
Число зерен	0,892	0,913	0,047

Из таблицы видно, что значения наследуемости, полученные этим методом, оказались близки к значениям наследуемости, рассчитанным по реакции на отбор. Это свидетельствует о том, что фенотипические коэффициенты корреляции между фоновым и изучаемыми признаками в чистой линии не дали достаточно точную оценку экологической корреляции тех же признаков в смеси линий, несмотря на различие средних арифметических и других статистических характеристик в обеих группах растений. В этом преимущество метода фоновых признаков перед методом эталона.

Возможность применения метода фоновых признаков определяется нахождением соответствующего фонового признака. Авторы метода дали эволюционно - генетическое обоснование образова-

ния фоновых признаков, на основе которого рекомендуют искать их среди признаков, характеризующих регуляторные системы растений (Гинзбург, Драгавцев, 1970). Так было показано, что требованиям фоновых признаков хорошо соответствует рефрактометрический индекс клеточного сока (Драгавцев и др., 1970; Драгавцев, 1972а). В работах В.М.Остриковой было выявлено, что в качестве фоновых признаков с успехом могут быть применены концентрация клеточного сока и оводненность листьев (Острикова, 1974).

Успешное использование в нашей работе признака "число бобов" в качестве фонового показывает, что область вероятного нахождения фоновых признаков шире, чем предполагали авторы метода и что в качестве таковых могут быть использованы морфологические признаки.

Метод Шрикганди

Среди методов определения наследуемости у растений без смены поколений выделяется метод Шрикганди (**Shrikhande** , 1957), как оригинальностью идеи, положенной в его основу, так и возможностью анализа популяции без специальной организации опыта. При этом не требуется ни эталонные посевы, ни учет других, кроме изучаемого, признаков. С другой стороны этот метод отличается очень сложными и трудоемкими расчетами.

Метод Шрикганди основывается на эмпирически установленной Смитом закономерности распределения экологической пестроты на поле (**Smith** , 1938). Смит показал, что дисперсия групповых средних в зависимости от числа растений в группе

определяется не выражением $\sigma_{(\bar{x})}^2 = \frac{\sigma^2}{x}$, как это ожидается теоретически при равномерном распределении почвенных условий, а из-за гетерогенности почвы зависимостью $\sigma_{(\bar{x})}^2 = \frac{\sigma^2}{x^b}$, где \bar{x} - объем группы, b - коэффициент, характеризующий экологическую пестроту конкретного поля и находящийся в пределах от нуля до единицы. Шрикганди предположил, что средовый компонент изменчивости количественных признаков, зависящий больше всего от разнообразия почвенных условий, подчиняется закономерности Смита. Для генотипического компонента, при условии, что генотипы рандомизировано распределены по полю, сохраняется теоретическая зависимость изменчивости групповых средних от величины группы. Тогда общую, фенотипическую изменчивость групповых средних можно представить как

$$\sigma_{(\bar{x})}^2 = \frac{\sigma_g^2}{x} + \frac{\sigma_e^2}{x^b},$$

где σ_g^2 - генотипическая и σ_e^2 - паратипическая дисперсия. Помножив обе части уравнения на объем группы \bar{x} получаем:

$$x \cdot \sigma_{(\bar{x})}^2 = \sigma_g^2 + x^{1-b} \cdot \sigma_e^2.$$

Учитывая, что левая часть уравнения есть не что иное, как межгрупповой средний квадрат в дисперсионном анализе, и принимая, что $b=1-v$, получаем:

$$MS(x) = \sigma_g^2 + x^v \cdot \sigma_e^2$$

Из последнего выражения видно, что паратипический компонент межгруппового среднего квадрата меняется с изменением

величины Группы, тогда как генотипический компонент при этом остается постоянным. На этой зависимости и основывается метод Шрикганди для разложения фенотипической изменчивости на ее составляющие. В отечественной литературе он описан В.А. Драгавцевым (1972в, 1974а). Метод Шрикганди был применен рядом авторов для определения доли генотипической изменчивости в популяциях различных древесных растений: тополя и пихты (**Sakai, Natsukiyama**, 1963), тикового дерева (**Kedhamath et al.** 1969), сосны (Сахаров, 1969). Были высказаны предположения, что метод Шрикганди может найти широкое применение в генетико-селекционных исследованиях (**Нова**, 1966; Драгавцев, 1972в).

Однако существенным является вопрос, насколько точно этим методом оценивается генетическое разнообразие в популяции. Подтверждение адекватности метода Шрикганди дано в работе японских авторов (**Sakai, Natsukiyama**, 1963), которые в клоне тополя получили, как и ожидается теоретически, нулевую наследуемость. В то же время в работе В.И. Сахарова (1969), в которой для определения наследуемости помимо метода Шрикганди применялись и другие методы, каждый из них дал отличающийся результат.

Накмуном и Сквилацем (**Nakmong, Squillace**, 1970) проведен теоретический анализ метода Шрикганди. По их мнению успешное применение этого метода возможно при соблюдении некоторых условий:

I. Межделяночная вариация должна логарифмически падать по мере увеличения размеров делянки.

2. Коэффициент гетерогенности V не должен быть близок к единице.

3. Необходимо применять адекватные методы расчета, в частности итеративный метод наименьших квадратов.

Процедура расчета, специально рассматриваемая с точки зрения применения для метода Шрикганди, дана в работе (Нак-понг, ~~1968~~, 1968).

Все работы по конкретному применению метода Шрикганди для определения коэффициента наследуемости проведены на древесных растениях. В то же самое время не менее важным представляется установление возможности использования этого метода применительно к однолетним травянистым растениям. С другой стороны, в описанных работах по применению метода Шрикганди нет объективного критерия, позволяющего судить, соответствует ли найденная оценка наследуемости фактической. Учитывая сказанное, мы провели определение коэффициента наследуемости в описанной выше экспериментальной популяции гороха и в линии № 932. Для оценки адекватности метода результаты расчетов сопоставлялись с реализованной наследуемостью. *Вставка (стр 35)*

Растения каждой совокупности выращивались в 64 блоках. Каждый блок состоял из трех рядков. При уборке фиксировалась принадлежность растений к определенному блоку и рядку. Наследуемость определяли для трех количественных признаков.

При проведении дисперсионного анализа растения группировались по рядкам и блокам при различном числе рядков и блоков в группе. Рядом расположенные блоки объединялись в группы по 2, 4, 16 и 32 блока. Так как число выемных растений

Расчеты проводятся раздельно для всех возможных величин B . Для каждого значения B и для всех объемов групп вычисляем $y = X^B = X^{1-B}$. Тогда при каждом значении B получаем ряд уравнений типа:

$$MS(x) = \sigma_g^2 + y \cdot \sigma_e^2,$$

которые являются уравнениями прямой. Из этих уравнений методом наименьших квадратов (Перегудов, 1965) определяется σ_g^2 и σ_e^2 , для чего составляется новая система уравнений:

$$\sigma_g^2 \cdot n + \sigma_e^2 \cdot \sum y = \sum MS(x)$$

$$\sigma_g^2 \cdot \sum y + \sigma_e^2 \cdot \sum y^2 = \sum y \cdot MS(x)$$

Таблица 10

Результаты дисперсионного анализа в линии № 932

Группировка по	Объем группы	Межгрупповой средний квадрат			Число растений	Число групп
		число междоузлий	число бобов	число зерен		
1 растению	1	8,315	11,166	194,40	1460	1460
2 растения	2	10,085	10,311	204,02	384	192
3 растения	3	12,069	11,951	225,76	576	192
4 растения	4	12,787	13,503	245,21	768	192
1 рядку	7,60	14,930	20,140	386,15	1460	192
1 блоку	22,76	25,058	32,030	658,78	1460	64
2 блока	45,60	27,057	43,624	956,64	1460	32
4 блока	91,52	25,079	44,063	669,23	1460	16
16 блоков	375,33	26,037	114,173	721,46	1460	4
32 блока	749,00	38,183	132,130	930,91	1460	2

Таблица II

Результаты дисперсионного анализа в смеси линий

Группировка по	Объем группы	Межгрупповой средний квадрат			Число растений	Число групп
		число междоузлий	число бобов	число зерен		
1 растению	1	31,381	127,085	1908,1	1544	1544
2 растения	2	30,486	156,422	2724,0	384	192
3 растения	3	34,313	141,069	2376,9	576	192
4 растения	4	37,243	153,568	2554,4	768	192
2 рядку	8,03	39,426	181,257	2806,5	1544	192
1 блоку	24,05	47,478	307,924	4541,6	1544	64
2 блока	48,24	64,029	555,733	8169,4	1544	32
4 блока	96,60	39,255	895,245	12630,7	1544	16
16 блоков	383,67	30,328	1774,936	27811,7	1544	4
32 блока	779,49	44,302	2728,964	42614,5	1544	2

(здесь n - число разных группировок).

Решив эту систему имеем:

$$\sigma_e^2 = \frac{\sum(y \cdot MS(x)) - \frac{\sum y \cdot \sum MS(x)}{n}}{\sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n}},$$

и

$$\sigma_g^2 = \frac{\sum MS(x) - \sigma_e^2 \cdot \sum y}{n}.$$

Таким образом рассчитываются значения генотипических и паратипических дисперсий при данном значении b . Затем определяется остаточная сумма квадратов:

$$R S S = \sum (M S(x))^2 - \sigma_g^2 \cdot \sum M S(x) - \sigma_e^2 \cdot \sum (y \cdot M S(x)).$$

Для расчета наследуемости используются параметры, полученные при оптимальном значении коэффициента b , т.е. при значении, которое дает наименьшую остаточную сумму квадратов. Наследуемость в широком смысле определяется по выражению:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2},$$

где σ_g^2 и σ_e^2 - соответствующие дисперсии, найденные при оптимальном значении b .

Описанные расчеты по методу Прикганди требуют очень большой объем вычислений, который практически трудно реализовать без применения электронно-счетных машин. В связи с этим нами была составлена программа для проведения расчетов по методу Прикганди на ЭВМ "БАНГ-2200В". Используя конструктивные особенности этой машины, программа составлена таким образом, что позволяет работать оператору в режиме диалога "человек - машина". Смысл этого диалога заключается в том, что в зависимости от результатов предыдущей работы ЭВМ формирует вопрос оператору, высвечивающийся на экране дисплея (телевизора). В зависимости от ответов оператора машина может продолжать поиск оптимального значения коэффициента b в заданной области,

провести определение дисперсии и наследуемости при конкретном значении β , выпечатывать результаты на пишущей машинке и производить другие процедуры. Исходными данными, вводимыми в ЭВМ, являются объемы групп и соответствующие им межгрупповые средние квадраты. Поиск оптимальных значений β производится при произвольно задаваемых оператором начальных значениях коэффициента β и его интервала. При этом на экране дисплея одновременно высвечивается 10 значений коэффициента β с заданным интервалом и соответствующие им значения RSS . В случае необходимости поиск может продолжаться в области отличающихся значений β с большим или меньшим интервалом. Имеется возможность непосредственного и многократного расчета генетических параметров при любом значении коэффициента β . В зависимости от желания оператора результаты выводятся или на дисплей или на печатающее устройство. В процессе работы имеется возможность частичного или полного изменения введенных данных. Описываемая программа представлена в приложении II. Она написана на алгоритмическом языке БЭЙСИК и позволяет производить расчеты по методу Шрикганди и некоторым его модификациям, которые будут описаны ниже.

При определении генетических параметров методом Шрикганди используются межгрупповые средние квадраты, полученные при объединении в одну группу разного числа растений. В настоящее время не выработаны четкие рекомендации, сколько таких группировок необходимо применять, чтобы получить наиболее надежные результаты. В то же самое время в литературе имеются

данные, говорящие с тем, что генетические параметры, рассчитанные ^{этим} методом Шрикганди, находятся в сильной зависимости от числа группировок, использованных в анализе (Мартынов, в печати)¹⁹⁷⁵. Поэтому мы производили расчет при разном числе группировок: начиная от использования лишь 4 группировок (по 1, 2, 3 и 4 растения) вплоть до использования всех (10) проведенных группировок (они указаны в таблицах I0 и II).

Рассмотрим результаты, полученные методом Шрикганди в линии № 932. Они представлены в таблицах I2-I4.⁴⁻⁶

Таблица I2

Генетические параметры, рассчитанные методом Шрикганди в линии № 932 по признаку число междоузлий

Число использованных группировок	β	RSS	G	F	H^2
4	0,65	0,167	0,812±1,193	7,453±0,876	0,098
5	0,94	0,221	-44,045±3,667	52,267±3,439	-5,357
6	0,39	1,207	5,831±0,465	2,841±0,136	0,672
7	0,76	7,991	-5,648±1,782	13,471±1,069	-0,722
8	1,06	29,419	94,246±9,769	-87,274±10,984	13,517
9	1,25	43,323	34,651±2,341	-28,368±3,670	5,515
10	1,07	81,101	79,847±7,460	-72,668±8,957	11,122

Для признака "число междоузлий" при использовании четырех группировок (1, 2, 3 и 4 растения в группе) оптимальное значение коэффициента β оказалось равным 0,65 (табл. I2). Коэффи-

коэффициент наследуемости небольшой по величине, к тому же генотипическая дисперсия недостоверна. При включении в анализ следующей группировки (по рядкам) оптимальное значение b возрастает и приближается к единице (0,94), генотипическая дисперсия при этом становится отрицательной. Добавление следующих двух группировок вновь снижает значение b . В случае использования семи группировок (до группировки по 2 блока) получена отрицательная величина генотипической дисперсии. Приравнивая отрицательную генотипическую дисперсию нулю, как это обычно принято в литературе, для этих семи группировок получаем нулевую наследуемость. Если же включить в анализ также три группировки по группам наибольших объемов (соответственно группировки по 4, 16, 32 блокам) оптимальная величина b превышает единицу. Это указывает на то, что для этих групп закономерность Смита не выполняется. Действительно, если мы обратимся к таблице ² 10, то заметим, что возрастание межгрупповых средних квадратов наблюдается только в пределах первых семи группировок, а при группировках по 4 и 16 блоков значения M_{SB} снижаются. При значениях b превышающих единицу паратипическая дисперсия становится отрицательной и коэффициент наследуемости также приобретает значение больше единицы.

Зависимость рассчитанных параметров от числа использованных в анализе группировок наблюдается и по признаку "число бобов" (табл. 13). Однако, в противоположность предыдущему признаку, здесь закономерность Смита не выполняется для групп наименьших объемов, для которых получено отрицательное оптимальное

значение коэффициента b . Это согласуется с тем, что возрастание MS_B для групп наименьших объемов неравномерно (см. таблицу 10). При использовании только этих группировок значение генотипических дисперсий на порядок превосходят значение паратипических и наследуемость близка к единице. С использованием большего числа группировок коэффициент b смещается в область с теоретически ожидаемыми пределами: от нуля до единицы.

Таблица 13

Генетические параметры, рассчитанные методом Прикранди в линии № 932 по признаку "число бобов"

Число использованных группировок	b_0	RSS	σ_g^2	σ_e^2	H^2
4	-2,91	0,641	10,756 ± 0,534	0,012 ± 0,004	0,999
5	-0,99	1,090	10,447 ± 0,433	0,172 ± 0,016	0,984
6	0,28	7,625	7,042 ± 1,043	2,661 ± 0,229	0,726
7	0,43	9,751	4,816 ± 0,978	4,450 ± 0,223	0,520
8	0,79	64,354	-17,745 ± 4,130	25,240 ± 2,414	-2,367
9	0,40	151,996	7,966 ± 2,171	2,993 ± 0,162	0,727
10	0,56	328,484	1,051 ± 3,091	7,433 ± 0,388	0,124

При использовании данных по всем группировкам наследуемость является минимальной, причем значение генотипической дисперсии не отличается достоверно от нуля.

По признаку "число зерен" (таблица 14) по аналогии с признаком "число бобов" при группировках с малыми объемами

групп найденные значения \hat{v} оказались меньше нуля и наследуемость близка к единице. Однако в отличие от признака "число бобов" при расчете по числу зерен группировки большого объема дали близкое к единице (при 8 использованных группировках) и превышающие ее (при 9 и 10 использованных группировках) значения коэффициента \hat{v} . В этих случаях коэффициент наследуемости стал биологически бессмысленной величиной. Такое влияние группировок по группам большого объема становится понятным из таблицы 10, в которой видно, что возрастание межгрупповых средних квадратов происходит лишь до 7-ой группировки (по 2 блока). Это указывает, как мы уже отмечали выше, что закон Смита в этом случае для групп большого объема не выполняется.

Для отбора группировок при определении наследуемости воспользуемся следующим критерием: будем брать в анализ лишь те группировки, в пределах которых межгрупповые средние квадраты возрастают. Для признаков "число междоузлий" и "число зерен" это будут первые семь группировок (включая группировку по 2 блока), а по признаку "число бобов" этому критерию соответствуют все десять группировок. В таком случае имеем: по признаку "число междоузлий" нулевую наследуемость (отрицательная генотипическая дисперсия принята за нулевую), по признаку "число бобов" незначительную по величине наследуемость ($H^2 = 0,124$), недостоверно отличающуюся от нуля ($F_g^2 = 1,051 \pm 3,091$), а по признаку "числу зерен" оценка наследуемости получена 0,569. В чистой линии № 932 генотипическое разнообразие отсутствует. Таким образом методом Шрикганди в линии № 932 для числа междо-

Таблица 14

Генетические параметры, рассчитанные методом Прикранди в линии № 932 по признаку "число зерен"

Число использованных группировок	b_0	RSS	σ_g^2	σ_e^2	H^2
4	0,67	9,452	187,921 \pm 2,770	5,722 \pm 0,448	0,970
5	0,94	13,053	190,640 \pm 1,512	3,821 \pm 0,063	0,980
6	0,23	1928,683	127,655 \pm 15,922	48,247 \pm 3,050	0,726
7	0,35	2420,973	95,633 \pm 14,287	72,393 \pm 2,497	0,569
8	0,99	105288,566	-15702,374 \pm 3437,052	15810,249 \pm 3365,434	-145,562
9	1,23	138982,171	1086,310 \pm 141,292	-1003,492 \pm 215,946	13,117
10	1,19	141032,543	1222,644 \pm 128,593	-1133,474 \pm 199,187	13,711

узлий и числа бобов получена адекватная оценка наследуемости, по признаку "число зерен" вычисленная оценка значительно превышает фактическую.

Рассмотрим теперь результаты расчетов методом Шриганди в смеси линий. Они представлены в таблицах 15-17.

Для признака "число междоузлий" (таблица 15) значение коэффициента b , неудовлетворяющее закономерности Смита, получено как при использовании группировок по группам малых объемов, так и при использовании группировок с большими объемами групп. Как и для ряда признаков в линии № 932, здесь для группировок по группам меньших объемов, получались отрицательные значения b , а для максимальных группировок значения b больше единицы.

Таблица 15

Генетические параметры, рассчитанные методом Шриганди в смеси линий по признаку "число междоузлий"

Число использованных группировок	b_0	RSS	σ_g^2	σ_e^2	H^2
4	-1,91	2,070	30,697 ± 1,039	0,119 ± 0,033	0,996
5	0,50	8,185	25,412 ± 2,785	5,099 ± 1,467	0,833
6	0,67	8,428	21,088 ± 2,030	9,270 ± 1,133	0,695
7	0,23	17,100	29,955 ± 1,098	1,687 ± 0,122	0,947
8	1,25	394,585	61,544 ± 9,443	-33,402 ± 14,102	2,187
9	1,72	697,440	44,537 ± 5,155	-16,362 ± 11,607	1,581
10	1,72	697,448	44,518 ± 4,317	-16,332 ± 10,245	1,579

Это объясняется характером изменения межгрупповых средних квадратов, возрастание которых наблюдается только до группировки по 2 блока (см. таблицу II). При значениях коэффициента b , больших чем единица, получены отрицательные паразитические дисперсии и, как следствие, коэффициенты наследуемости, превышающие единицу.

Для признаков "число бобов" и "число зерен" (таблицы 16, 17) обнаружено неожиданное явление. Для этих признаков в случае, когда в анализ были включены только 4 группировки с наименьшими объемами групп, мы не смогли найти значение b_0 остаточная сумма квадратов неизменно уменьшалась с увеличением коэффициента b . Это связано, вероятно, с тем, что для обеих этих признаков при первых четырех группировках (по 1-4 растения) не наблюдается возрастание межгрупповых средних квадратов: MS_B при группировке по 4 растения меньше MS_B при группировке по 2 растения как по числу бобов, так и по числу зерен (таблица II).

Таблица 16

Генетические параметры, рассчитанные методом Шриганди в смеси линий по признаку "число бобов"

Число использованных группировок	b_0	RSS	σ_g^2	σ_e^2	H^2
5	0,33	325,77	116,747 ± 13,717	15,617 ± 5,544	0,882
6	-0,12	341,35	130,101 ± 5,569	5,043 ± 0,366	0,962
7	-0,25	365,65	133,981 ± 4,375	3,312 ± 0,083	0,975
8	0,07	1936,16	114,850 ± 8,818	11,230 ± 0,304	0,910
9	0,41	15984,14	42,851 ± 22,461	52,264 ± 1,738	0,451
10	0,40	16120,45	48,886 ± 19,268	49,278 ± 0,896	0,498

Таблица 17

Генетические параметры, рассчитанные методом Шрикганди в смеси линий по признаку "число зерен"

Число использованных группировок	b_0	RSS	σ_g^2	σ_e^2	H^2
5	0,00	273593,5	2151,53±296,19	89,420±68,1380	0,960
6	0,03	277110,7	2095,15±167,73	111,002±17,319	0,950
7	-0,33	302532,5	2261,60±124,38	33,987±1,757	0,985
8	0,08	772455,5	1947,01±176,64	161,503±6,365	0,923
9	0,34	2145773,1	1241,27±250,05	525,974±13,148	0,702
10	0,36	2363720,6	1119,01±229,09	587,510±8,291	0,656

Для группировок с большими объемами групп по обоим признакам наблюдается постоянное возрастание межгруппового среднего квадрата с увеличением объема группы. Однако и в этом случае при использовании групп средних объемов (блоки, 2 блока) как по признаку "число бобов", так и по признаку "число зерен" получались отрицательные значения коэффициента b .

Если мы вновь воспользуемся критерием для отбора числа группировок, примененным нами в линии № 932, то будем иметь: для признака "число междоузлий" наследуемость при семи группировках $H^2=0,947$, для признаков "число бобов" и "число зерен" при десяти группировках $H^2=0,498$ и $H^2=0,656$ соответственно. Напомним, что по реакции на отбор в смеси линий были получены следующие значения реализованной наследуемости: по числу междоузлий $H^2=0,254$, по числу бобов $H^2=0$ и по числу зерен $H^2=0,055$. Следовательно, метод Шрикганди дал в смеси линий

результаты, сильно превышающие фактические.

Рассматривая в целом результаты применения метода Прик-ганди для оценки наследуемости у гороха мы должны отметить сильную зависимость результатов от числа использованных в анализе группировок. Данные, не несогласующиеся с закономерностью Смита, получены преимущественно при использовании группировок с наименьшими и наибольшими объемами групп. В первом случае на точность результатов сказывается то, что при вычислении методом наименьших квадратов, аппроксимирующая прямая строится на небольшом количестве точек. При использовании же групп большего объема мы вынуждены ограничиваться небольшим их количеством: так для группировок по 16 и 32 блока это 4 и 2 группы соответственно. Поэтому какой-либо случайный фактор может исказить оценку межгруппового среднего квадрата. С другой стороны, не исключена возможность, что закономерность Смита не выполняется для групп больших объемов, поскольку на больших участках распределение почвенного плодородия может не соответствовать закономерности этого распределения между небольшими по размеру делянками.

Значения генетических параметров, рассчитываемых методом Прикганди, зависит от того, в какой области находится оптимальная величина коэффициента гетерогенности почвенных условий β . При близких к нулю или отрицательных коэффициентах β получаются завышенные значения генотипической дисперсии и наследуемость, близкая к единице. При близких к единице, но не превышающих ее величинах β генотипическая дисперсия становится отрицательной,

возрастая по своему абсолютному значению с приближением b к единице. Если же коэффициент b превышает единицу, отрицательные значения принимает паратиическая дисперсия. В обоих этих случаях рассчитанная наследуемость является биологически бессмысленной величиной.

В.А. Драгавцев на основе работы Сакаи и Хатакаяма (Sakai, ~~Natakyama~~, 1963), получивших в клоне тополя нулевую оценку наследуемости, и на основе теоретических рассуждений (Драгавцев, 1974а) пришел к выводу, что метод Шрикганди должен давать адекватную оценку наследуемости для признаков с незначительным генотипическим разнообразием. На основе этого им в ряде работ предложено использовать метод Шрикганди для поиска фоновых признаков, которые должны обладать нулевой или близкой к ней наследуемостью (Драгавцев, 1972г, 1974а). В нашей работе по двум признакам из трех мы получили в чистой линии гороха верные оценки наследуемости. Однако по признаку "число зерен" получена резко завышенная оценка этого параметра. Следовательно и для признаков с небольшим генотипическим разнообразием метод Шрикганди не всегда дает точную оценку коэффициента наследуемости.

На основе проведенного эксперимента можно утверждать, что метод Шрикганди завышает оценку доли генотипической изменчивости в общей изменчивости количественных признаков. В литературе также имеются работы, в которых методом Шрикганди получены явно завышенные коэффициенты наследуемости (Kodharnath *et al.*, 1969; Петров, 1974). Причиной, вызывающей завыше-

ние коэффициента наследуемости, может быть то, что методом Шрикганди не выявляется полностью вся паратиписическая дисперсия. Действительно, этим методом возможно выявить лишь ту долю паратиписической изменчивости, которая подчиняется закономерности Смита. Однако, помимо гетерогенности почвенных условий, паратиписическую изменчивость вызывает и целый ряд других факторов, таких как освещенность, степень увлажнения, скученность растений и др., влияние которых может и не подчиняться закономерности Смита. Поэтому методом Шрикганди получают завышенные коэффициенты наследуемости. Не остается учтенной методом Шрикганди и изменчивость по конкурентоспособности, которая может играть значительную роль, в частности у древесных растений. В связи с этим разработано несколько модификаций метода Шрикганди, позволяющих вычленить этот класс изменчивости (Sakai, Mukai, 1967; Huber, 1969). (1975)

В последнее время проведена работа С.П. Мартынова (в печати), в которой сделана попытка устранить выше описанные недостатки метода Шрикганди. С.П. Мартыновым внесено в этот метод два принципиальных изменения:

1. Обе части исходного уравнения:

$$\sigma^2(\bar{x}) = \frac{\sigma_g^2}{x} + \frac{\sigma_e^2}{x^b}$$

умножаются не на объем группы X , как это имеет место у Шрикганди, а на X^b .

Получаем:

$$\sigma^2(\bar{x}) \cdot X^b = \sigma_g^2 \cdot X^{b-1} + \sigma_e^2.$$

Решая это уравнение методом наименьших квадратов вся изменчивость раскладывается на два компонента: G и E .

Система нормальных уравнений для нахождения G и E выглядит следующим образом:

$$E \cdot n + G \cdot \sum y_i = \sum (x_i^b \cdot \sigma^2(x_i))$$
$$E \cdot \sum y_i + G \sum y_i^2 = \sum (y_i \cdot x_i^b \cdot \sigma^2(x_i)),$$

где $y_i = x_i^{b-1}$, а n - число группировок.

Преимуществами такого способа разложения дисперсии по сравнению со способом, примененным Шрикганди, являются по С.П. Мартынову следующие:

- а) G и E практически не зависят от числа группировок;
- б) сумма G и E всегда равна фенотипической дисперсии;
- в) наибольший вес при таком способе расчета придается группам с малыми объемами, для которых выполнение закономерности Смита более точно.

2. С.П. Мартыновым дан способ определения так называемой дисперсии ошибки, которая превышает фенотипическую дисперсию. Автор исходит из следующих рассуждений. Методом Шрикганди разделяется фенотипическая дисперсия на две составляющие: E - систематическую, подчиняющуюся закономерности Смита и G - случайную. E принимается за паратипическую, а G за фенотипическую дисперсию. Однако не вся паратипическая изменчивость подчиняется закономерности Смита. Эта случайная паратипическая дисперсия входит в G и приводит к ее завышению. Для оценки

генотипической дисперсии необходимо исключить варiances ошибки из G .

Разработано два способа нахождения варiances ошибки.

Способ 1. Методом Шрикганди проводится разложение общей дисперсии на систематический и случайный компоненты, используя межгрупповые дисперсии для групп, представляющих достаточно полный набор генотипов. Выбирают наименьшую из групп, удовлетворяющих этому требованию. Объем x_1 минимальной группы принимают за единицу. Поскольку каждая группа включает в себя несколько генотипов, среднее значение признака для растений этой группы характеризует комплекс внешних условий. Поэтому обработки по Шрикганди межгрупповые дисперсии, получим систематический и случайный компоненты только паратиписической дисперсии. Случайный компонент характеризует паратиписические факторы, не подчиняющиеся закономерности Смита. Считая, что варiances ошибки составляет ту же долю фенотипической дисперсии, что и доля случайного компонента в межгрупповой дисперсии, варiances ошибки определяют по формуле:

$$\sigma_o^2 = \sigma_{сл} \cdot \sigma^2 / \sigma^2(x_1),$$

где σ_o^2 - варiances ошибки, $\sigma_{сл}$ - случайный компонент межгрупповой дисперсии $\sigma^2(x_1)$, σ^2 - фенотипическая дисперсия популяции.

Этот способ применим только в случаях, когда дисперсия может быть разложена на значимые компоненты G и E .

Способ 2. Варiances ошибки находится в генетически однородном материале. Фенотипическую варiances линии, клона или

другого генетически однородного материала разлагается по Шрикганди на случайный и систематический компоненты. Варiances ошибки определяется в этом случае по формуле:

$$\sigma_0^2 = G_1 \cdot \sigma^2 / \sigma_1^2,$$

где G_1 - случайный компонент фенотипической дисперсии линии, σ^2 - фенотипическая дисперсия популяции, σ_1^2 - фенотипическая дисперсия линии.

Для нахождения генотипической дисперсии (σ_g^2) варiances ошибки вычитается из случайного компонента фенотипической дисперсии (G).

С.П. Мартынов применил разработанную им модификацию метода Шрикганди для расчета генотипической дисперсии 13 количественных признаков пшеницы. Дисперсионным анализом было найдено также эталонное значение генотипической дисперсии. После введения поправки на варiances ошибки получено хорошее совпадение между рассчитанной по модифицированному способу Шрикганди и эталонной оценкой генотипической дисперсии.

Мы провели обработку своего экспериментального материала (линии № 932 и смеси линий гороха) модифицированным методом Шрикганди по С.П. Мартынову. Для этого формулы С.П. Мартынова были несколько преобразованы таким образом, чтобы в исходных данных заменить дисперсию групповых средних межгрупповыми средними квадратами, поскольку эти последние получают обычно в дисперсионном анализе. Тогда имеем основное уравнение метода:

$$MS(x) \cdot x^{b-1} = G \cdot x^{b-1} + E.$$

Для его решения составляется система нормальных уравнений:

$$E \cdot n + G \sum y_i = \sum (MS(x) \cdot y_i)$$

$$E \cdot \sum y_i + G \cdot \sum y_i = \sum (MS(x) \cdot y_i^2).$$

Отсюда имеем:

$$G = \frac{\sum (MS(x) \cdot y_i^2) - \frac{\sum y_i \cdot \sum (MS(x) \cdot y_i)}{n}}{\sum y_i^2 - \frac{(\sum y_i)^2}{n}}$$

и

$$E = \frac{\sum (MS(x) \cdot y_i) - G \cdot \sum y_i}{n}$$

Здесь $y_i = x^{\beta-1}$

Расчет проводился на ЭВМ "ВАНГ-2000В" по выше упомянутой программе (приложение П). Анализировали ^(MS) данные по смеси линий.

Первым этапом является разделение общей фенотипической дисперсии на систематический и случайный компоненты E и G . Однако здесь мы столкнулись с трудностью: по всем трем изучаемым признакам и при всех возможных числах группировок невозможно было найти минимальное значение остаточной суммы квадратов. RSS постоянно снижалось при сдвиге коэффициента β влево по числовой оси. Чтобы иметь возможность продолжить расчеты, мы проводили разделение компонент дисперсии при значении $\beta=0$. Выбор такого значения коэффициента β был обусловлен следующими соображениями. Во-первых, нулевое значение дает

наименьшую остаточную сумму квадратов из всех значений b , входящих в интервал, определяемый закономерностью Смита. Во-вторых, мы приняли во внимание обнаруженную нами закономерность зависимости G и E от величины коэффициента b : при нулевом и малых значениях b компонент G превышает значение E . С увеличением же коэффициента b соотношение между G и E изменяется в пользу E . С приближением коэффициента b к единице компонент G принимает отрицательные значения. В третьих, мы учли замечание С.П. Мартынова, что преимущества модифицированного им метода Шрикланди наиболее сказываются при низких значениях коэффициента b .

Минимальной группой, представляющей достаточно большой набор генотипов, приняли группировку растений по рядкам. Определение генетических параметров рассматриваемым методом проводили при равном числе группировок, включенных в анализ. Кроме того, за минимальные группы принимались также и большие группы чем рядки. Результаты расчетов представлены в таблицах 18-20¹⁰⁻¹². Здесь отметим, что во время определения дисперсии ошибки во многих случаях нахождение оптимального значения коэффициента b не оказалось возможным. В этом случае значение b приравнивалось нулю. Однако в тех случаях, когда за минимальную группу при определении дисперсии ошибки принимали группу большую, чем рядок, по признакам "число бобов" и "число зерен" оказалось возможным выявить минимум RSS при значении коэффициента b в пределах от нуля до единицы. Но и в этих случаях для сравнения одновременно проводили расчет при b равном нулю. Если в таблицах 18-20¹⁰⁻¹² приведены коэффициенты b , отлич-

ные от нуля, то они являются оптимальными.

Данные таблиц ¹⁰⁻¹² 18-20 показывают, что соотношение G и E остается практически постоянным при использовании разных количеств группировок, однако, возможно, это связано с тем, что во всех этих случаях параметры рассчитывались при одинаковом значении коэффициента b .

Из ¹⁰⁻¹² этих же таблиц видно, что значение коэффициента наследуемости зависит от величины b при поиске вариансы ошибки. Если не удавалось найти оптимальное значение b и этот коэффициент приравнивался нулю, то рассчитанная варианса ошибки по своей величине была соразмерна со значением G и в результате получался коэффициент наследуемости в пределах $0 + 0,6$. Если же, напротив, удавалось определить оптимальное значение b и оно оказывалось выше $0,40$, то варианса ошибки становилась отрицательной и в результате рассчитанная наследуемость оказывалась больше единицы.

Таким образом, если варианса ошибки рассчитывалась при оптимальном значении коэффициента b , превышающем $0,40$, получались бессмысленные результаты. Если же при поиске вариансы ошибки принимать значение коэффициента b за нулевое, получены коэффициенты наследуемости в реальных пределах. Однако по своему значению они превышают фактическую наследуемость: для числа междоузлий, числа бобов и числа зерен H^2 получено соответственно при 7, 10 и 10 использованных группировках $0,683$, $0,207 - 0,280$ и $0,233 - 0,371$ (колебания в зависимости от группы, принятой за минимальную). Причем с увеличением груп-

Генетические параметры, рассчитанные модифицированными по Мартынову методом Шрикганди
в смеси линий по признаку "число междоузлий"

Число исполь- зованных группиро- вок	σ_0	G	E	Минималь- ная группа	σ_0	σ_0^2	σ_g^2	H^2	
4	0	29,695±1,993	1,377±1,189	-	0	-	-	-	
5	0	29,808±1,211	1,294±0,650	-	0	-	-	-	
6	0	30,120±0,934	1,084±0,458	-	0	-	-	-	
7	0	30,284±0,769	0,976±0,349	рядки	0	27,669	2,615	0,083	- 11 -
8	0	30,591±0,759	0,778±0,322	рядки	0	29,692	0,898	0,029	
9	0	30,817±0,732	0,634±0,293	блоки	0	31,359	-0,768	-0,024	
				рядки	0	30,704	0,113	0,004	
				блоки	0	33,003	-2,186	-0,070	
10	0	30,970±0,693	0,538±0,263	2 блока	2,83	14,483	16,334	0,521	
				-"-	0	34,292	-3,475	-0,111	
				рядки	0	31,147	-0,137	-0,006	
	0			блоки	0	33,124	-2,154	-0,069	
				2 блока	0	32,026	-1,056	-0,034	
				4 блока	0	31,837	-0,867	-0,028	

Генетические параметры, рассчитанные модифицированным по Мартынову методом Приганди
в смеси линий по признаку "число бобов"

Число исполь- зованных группиро- вок	b ₀	G	E	Минималь- ная груп- па	b ₀	σ ₀ ²	σ _g ²	H ²	
4	0	118,304 ± 15,963	11,061 ± 9,523	-	-	-	-	-	
5	0	120,504 ± 9,972	9,445 ± 5,350	-	-	-	-	-	
6	0	121,426 ± 7,245	8,824 ± 3,550	-	-	-	-	-	
7	0	121,349 ± 5,777	8,875 ± 2,621	рядки	0	76,906	44,443	0,350	
8	0	121,649 ± 4,892	8,681 ± 2,077	рядки	-0,05	84,539	37,110	0,292	72
				-"-	0	79,173	42,476	0,334	
				блоки	0,54	-143,553	265,201	2,087	
				-"-	0	43,663	77,986	0,614	
9	0	122,239 ± 4,617	7,873 ± 1,848	рядки	0	90,246	32,876	0,257	
				блоки	0,68	-299,956	422,878	3,328	
				-"-	0	77,138	45,784	0,360	
				2 блока	0,75	-283,374	406,296	3,197	
10	0	124,041 ± 4,452	7,164 ± 1,690	-"-	0	84,932	37,990	0,299	
				рядки	0,40	-3,070	127,111	1,000	
				-"-	0	97,774	26,267	0,207	
				блоки	0,56	-138,222	262,263	2,064	
				-"-	0	91,720	32,321	0,254	
				2 блока	0,50	-30,431	154,472	1,215	
-	0			-"-	0	94,019	30,021	0,236	
				4 блока	0,25	58,319	65,319	0,517	
				-"-	0	88,467	35,574	0,280	

Число исполь- зованных группи- ровок				Минималь- ная груп- па				
	σ_0	G	E		σ_0^2	σ_g^2	H^2	
4	0	1667,19±440,22	306,92±262,62	-	-	-	-	
5	0	1779,91±296,29	224,14±158,96	-	-	-	-	
6	0	1840,89±223,12	183,06±109,34	-	-	-	-	
7	0	1863,23±179,82	168,41±81,59	рядки	0	1218,92	644,30	0,338
8	0	1882,99±153,91	155,65±65,33	рядки	0	1258,53	624,47	0,327
				блоки	0,70	-4657,71	6540,71	3,428
				-"-	0	725,56	1157,43	0,607
9	0	1908,64±139,06	139,36±55,65	рядки	0,28	664,59	1244,05	0,652
				-"-	0	1389,93	518,71	0,272
				блоки	0,56	-2168,44	4077,08	2,137
				-"-	0	1148,44	760,20	0,398
				2 блока	0,50	-612,71	2521,35	1,321
10	0	1930,17±128,60	125,73±4 882	-"-	0	1227,40	681,24	0,357
				рядки	0,35	350,10	1580,06	0,828
				-"-	0	1486,06	444,11	0,233
				блоки	0,50	-1405,45	3335,62	1,748
				-"-	0	1350,33	579,83	0,304
				2 блока	0,43	-137,78	2067,95	1,084
				-"-	0	1352,91	577,25	0,303
4 блока	0,36	292,44	1637,73	0,858				
-"-	0	1222,11	708,06	0,371				

пы, принятой за минимальную при поиске вариансы ошибки, последняя уменьшается, что соответственно ведет к повышению коэффициента наследуемости.

Трудно судить о том, почему при разделении фенотипической дисперсии на компоненты мы не смогли обнаружить оптимальное значение коэффициента V . Остается не ясным, является ли это особым свойством модифицированного метода, или в данном случае в нашем материале не выполнялись какие-то ограничения, накладываемые методом. Следует отметить по этому поводу, что поиск оптимального значения коэффициента V был безуспешен и для тех группировок, для которых неизменный метод Шрикганди дал результаты, согласующиеся с закономерностью Смита.

Модифицированный по С.П. Мартынову метод Шрикганди состоит, как уже описывалось выше, из двух независимых этапов:

1) разложение фенотипической дисперсии на компоненты G и E ;

2) нахождение вариансы ошибки. В принципе разложение фенотипической дисперсии можно проводить как по алгоритму, предложенному С.П. Мартыновым, так и по неизменному алгоритму Шрикганди. Как мы видели, при разложении фенотипической дисперсии на компоненты по алгоритму С.П. Мартынова, не оказалось возможным определение оптимального значения V , в то время как применяя неизменный алгоритм Шрикганди, эта трудность не возникала. Поэтому мы сделали попытку расчета генетических параметров следующим образом: первый этап (т.е. разложение фенотипической дисперсии) проводили по неизменному алгоритму Шрикганди, а вариансу ошибки и остальные показатели (второй этап) получили по способу, предложенному С.П. Мартыновым.

Результаты этих расчетов представлены в таблицах 21-23. Описанная модификация метода Шрикганди не дала удовлетворительных результатов. Коэффициенты наследуемости получились или значительно завышенными (для числа междоузлий) или отрицательными (для числа бобов и числа зерен). Это связано с тем, что в первом случае варианта ошибки была отрицательной или незначительной по отношению к компоненте G , во втором случае в противоположность этому вариансу ошибки превышала значения G .

Наличие эталона позволило нам применить также второй из предложенных С.П. Мартыновым способов определения варианты ошибки. Для этого предварительно необходимо было провести разложение фенотипической дисперсии линии № 932 на компоненты G и E по алгоритму, предложенному С.П. Мартыновым. Результаты представлены в таблицах ¹⁶⁻¹⁸ 24-26. Как и в смеси линий, не оказалось возможным найти оптимальное значение коэффициента b и поэтому расчеты проводились при b равном нулю. Полученные данные использовались для расчета генетических параметров смеси линий, которые представлены в таблице ¹³ 27.

Если не брать во внимание вариант с минимальным (4) числом группировок, который дал сильно отличающийся результат по всем признакам, то рассчитанная наследуемость оказалась в следующих пределах: по признаку "число междоузлий" 0 - 0,099, по признаку "число бобов" 0,229 - 0,315 и по признаку "число зерен" 0,058 - 0,092. Таким образом получены невысокие значения коэффициента наследуемости, что в целом соответствует фак-

Генетические параметры, рассчитанные модифицированным методом Шринганди в смеси линий по признаку "число междоузлий"

Число использованных группировок	Г			H ²			
	v ₀	G	Минимальная группа	v ₀	σ ₀ ²	σ _g ²	H ²
7	0,23	29,955	рядки	-0,37	1,837	28,118	0,896
8	1,25	61,544	рядки	3,91	-8,796	70,341	2,242
			блоки	0	-2,707	64,252	2,047
9	1,72	44,537	рядки	-0,67	-0,023	44,559	1,420
			блоки	0,38	-3,496	48,033	1,531
			2 блока	2,83	16,893	27,644	0,881
10	1,72	44,518	рядки	0,55	-1,065	45,583	1,453
			блоки	1,26	18,385	26,133	0,833
			2 блока	0	-0,358	44,876	1,430
			4 блока	0	0,702	43,816	1,396

Генетические параметры, рассчитанные модифицированным методом Шринганди в смеси линий по признаку "число бобов"

Число использованных группировок	b_0	G	Минимальная группа	b_0	Z_0^2	Z_g^2	H_2
7	-0,25	133,981	рядки	-0,31	27,718	106,266	0,836
8	0,07	114,850	рядки	0,18	76,225	38,625	0,304
			блоки	0,54	270,596	-155,746	-1,226
9	0,41	42,851	рядки	0,53	222,258	-179,407	-1,412
			блоки	0,69	446,637	-403,786	-3,177
			2 блока	0,75	410,479	-367,628	-2,893
10	0,40	48,886	рядки	0,46	164,484	-115,598	-0,910
			блоки	0,48	190,971	-142,085	-1,118
			2 блока	0,39	109,156	-60,270	-0,474
			4 блока	0,25	68,723	-19,837	-0,156

Генетические параметры, рассчитанные модифицированным методом Шрикганди в смеси линий по признаку "число зерен"

Число использованных группировок	b_0	G	Минимальная группа	b_0	G_0^2	G_g^2	H^2
7	-0,33	2261,604	рядки	-0,39	328,859	1932,745	1,013
8	0,08	1947,014	рядки	0,23	1181,471	765,543	0,401
			блоки	0,70	1565,974	-4618,960	-2,421
9	0,33	1322,022	рядки	0,43	2143,032	-821,009	-0,430
			блоки	0,55	3935,172	-2613,149	-1,370
			2 блока	0,50	2521,296	-1199,274	-0,629
10	0,36	1119,008	рядки	0,42	2061,490	-942,482	-0,494
			блоки	0,45	2734,017	-1615,008	-0,846
			2 блока	0,40	1856,949	-737,940	-0,387
			4 блока	0,36	1614,750	-495,741	-0,260

тическими данным, хотя для признака "число междоузлий" имеется некоторое занижение, а по признаку "число бобов" некоторое завышение рассчитанных величин по сравнению с фактическими.

Мы провели также определение генетических параметров смеси линий при помощи эталона комбинированием способов, аналогично выше описанному: т.е. разложение фенотипической дисперсии на компоненты G и E производили по неизмененному алгоритму Шрикганди, а вариансу ошибки определяли по формулам, предложенным С.П. Мартыновым. Результаты представлены в таблице 28. Такая методика оказалась явно неудачной. Результаты сильно колебались в зависимости от числа использованных группировок, при этом наследуемость становилась, с одной стороны, меньше нуля, с другой принимала значения, превышающие единицу.

Рассматривая в целом результаты применения модифицированных способов Шрикганди можно заключить следующее. Наиболее хорошее совпадение рассчитанных значений наследуемости с фактическими дало определение вариансы ошибки и генетических параметров популяции при использовании эталона, причем коэффициент b при разложении фенотипической дисперсии принимался равным нулю. Однако на основе одного эксперимента трудно судить, какие результаты дало бы применение этого способа при других условиях, в частности в популяциях с более высокой долей генотипического разнообразия.

Комбинированный способ, когда наряду с нахождением вариансы ошибки по принципу С.П. Мартынова фенотипическая дисперсия разлагалась на компоненты по неизмененному алгоритму Шрикганди, давал неудовлетворительные результаты.

Случайный (G) и систематический (E) компоненты, рассчитанные модифицированным по Мартынову методом Шрикганди в чистой линии по признаку "число междоузлий"

Число использо- ванных групп- шипов	b_0	RSS	G	E
4	0	0,039	$6,673 \pm 0,338$	$1,669 \pm 0,202$
5	0	0,238	$7,068 \pm 0,509$	$1,378 \pm 0,273$
6	0	0,461	$7,397 \pm 0,509$	$1,156 \pm 0,250$
7	0	0,842	$7,711 \pm 0,548$	$0,950 \pm 0,249$
8	0	1,292	$7,978 \pm 0,573$	$0,778 \pm 0,243$
9	0	1,726	$8,192 \pm 0,579$	$0,643 \pm 0,232$
10	0	2,032	$8,342 \pm 0,563$	$0,548 \pm 0,214$

Случайный (G) и систематический (E) компоненты, рассчитанные модифицированным по Мартынову методом Шрикганди в чистой линии по признаку "число бобов"

Число использованных группировок	b_0	$R S S$	G	E
4	0	0,433	10,580 \pm 1,130	0,409 \pm 0,674
5	0	0,856	10,006 \pm 0,965	0,834 \pm 0,518
6	0	0,868	9,930 \pm 0,699	0,884 \pm 0,343
7	0	0,883	9,994 \pm 0,562	0,843 \pm 0,255
8	0	1,056	10,158 \pm 0,518	0,737 \pm 0,220
9	0	1,228	10,294 \pm 0,488	0,651 \pm 0,196
10	0	1,429	10,415 \pm 0,472	0,575 \pm 0,179

Случайный (G) и систематический (E) компоненты, рассчитанные модифицированным по Мартынову методом Приктыди в чистой линии по признаку "число зерен"

Число использованных группировок	b_0	RSS	G	E
4	0	8,871	178,152 \pm 5,119	15,454 \pm 3,054
5	0	92,492	170,083 \pm 10,029	21,411 \pm 5,384
6	0	92,494	170,049 \pm 7,214	21,434 \pm 3,538
7	0	105,193	171,865 \pm 6,128	20,245 \pm 2,783
8	0	275,957	177,050 \pm 8,374	16,908 \pm 3,557
9	0	470,634	181,592 \pm 9,558	14,033 \pm 3,828
10	0	613,835	184,838 \pm 9,782	11,984 \pm 3,716

Генетические параметры смеси линий, рассчитанные модифицированным по МакТынову методом Шрикганди с использованием эталона

Число использованных группировок	П р и з н а к								
	Число междоузлий			Число бобов			Число зерен		
	σ_0^2	σ_g^2	H^2	σ_0^2	σ_g^2	H^2	σ_0^2	σ_g^2	H^2
4	25,184	4,511	0,144	120,415	-2,111	-0,017	1748,621	-81,431	-0,043
5	26,675	3,133	0,099	80,444	40,060	0,315	1669,421	110,489	0,058
6	27,916	2,204	0,070	84,188	37,238	0,293	1669,087	171,803	0,090
7	29,101	1,183	0,038	87,762	33,587	0,264	1686,912	176,318	0,092
8	30,109	0,482	0,015	90,801	30,848	0,243	1737,804	145,186	0,076
9	30,917	-0,099	-0,003	93,237	29,062	0,229	1782,385	126,255	0,066
10	31,483	-0,513	-0,016	94,944	29,097	0,229	1814,246	115,924	0,061

Генетические параметры смеси линий, рассчитанные модифицированным методом
Шрикганди с использованием эталона

Число исполь- зованных группы- ровок	П р и з н а к								
	Число междоузлий			Число бобов			Число зерен		
	σ_0^2	σ_S^2	H^2	σ_0^2	σ_S^2	H^2	σ_0^2	σ_S^2	H^2
4	3,065	27,632	0,881						
5	-166,227	191,639	6,107	118,902	-2,155	-0,017	1871,194	280,336	0,147
6	22,006	-0,918	-0,029	80,148	49,953	0,392	1252,976	842,174	0,441
7	-21,316	51,271	1,634	54,813	79,168	0,623	938,669	1322,930	0,693
8	355,687	-294,143	-9,373	-201,963	316,813	2,493	-154123,970	156070,980	81,794
9	130,774	-86,237	-2,748	90,664	-47,813	-0,372	10662,480	-9421,220	-4,937
10	301,344	-256,826	-8,184	11,962	36,924	0,290	12000,653	-10881,643	-5,703

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Актуальным направлением генетики количественных признаков растений является разработка методов определения наследуемости, не требующих смены поколений. Применение таких методов имеет особое значение при работе с древесными растениями и дает возможность определения генетической структуры естественных популяций.

На экспериментальной популяции гороха проведена проверка ряда методов определения наследуемости, не требующих смены поколений. В качестве критерия их эффективности использовалась реализованная наследуемость, рассчитанная по реакции на отбор.

Метод эталонов предполагает соблюдения некоторых ограничений, что не всегда выполняется в конкретных условиях эксперимента. Поэтому этот метод может быть рекомендован лишь для грубой оценки коэффициента наследуемости.

Метод фоновых признаков, разработанный В.А. Драгавцевым, дал хорошую оценку величины наследуемости. Показано, что в качестве фоновых могут быть использованы также и морфологические признаки.

Метод Шрикганди дает завышенную оценку наследуемости. Это связано с тем, что метод выявляет лишь ту долю случайной изменчивости, которая связана с гетерогенностью почвенных условий, а изменчивость, обусловленная другими факторами среды, такими, как освещенность, увлажненность, конкуренция между растениями и др., остается неучтенной. Рассматривалось несколько модификаций метода Шрикганди, которые должны устранять указанный недостаток. Из них наиболее хорошие результаты дал спо-

способ оценки дисперсий ошибок и генетических параметров с использованием эталона, предложенный С. П. Мартыновым.

ГЛАВА III. ИНДУЦИРОВАННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ

Искусственное получение мутаций — экспериментальный мутагенез — подвергается в настоящее время пристальному изучению и находит широкое применение как способ воздействия на генетические структуры в теоретических исследованиях и как способ создания генетического разнообразия для нужд практической селекции (Валева, 1967). Достигнуты значительные успехи в изучении механизма действия мутагенов (Дубров, 1968; Сейфер, 1969, Лавлес, 1970), а также их практическом применении: к 1974 году в мире использовалось уже более 100 сортов сельскохозяйственных и декоративных растений созданных с помощью мутационной селекции (Тарасенко, 1974).

Изменчивость и наследование количественных признаков при экспериментальном мутагенезе занимает особое положение в рассматриваемой проблеме в следствие важности количественных признаков с точки зрения селекции, а также в связи с особенностями их генетической обусловленности. Развитие количественных признаков контролируется действием множества генов — полигенов. Это определяет большую вероятность возникновения индуцированных мутаций по количественным признакам. С другой стороны, фенотипическое выражение количественных признаков в значительной степени подвержено влиянию условий внешней среды. Это обстоятельство требует применения особых методов выявления и учета мутаций количественных признаков растений.

Генотипические изменения, касающиеся наследования количественных признаков, отражаются в первую очередь на показате-

лях, характеризующих уровень развития признака у особой популяции - средней арифметической и дисперсии признаков. Однако, поскольку организм является целостной системой, в которой проявление всех признаков в большей или меньшей мере взаимосвязано, то изменения в развитии одного признака затрагивают развитие и других, связанных с ним признаков. Это, в свою очередь, может привести к изменению степени корреляционных связей между отдельными признаками.

В подавляющем большинстве работ по экспериментальному мутагенезу количественных признаков растений изучаются лишь показатели изменчивости отдельных признаков. Закономерности изменения корреляционных связей под влиянием мутагенов остаются малоизученными.

Настоящая глава посвящена описанию экспериментов по индуцированному мутагенезу количественных признаков у самоопыляющихся растений. В первой части главы анализируются показатели изменчивости, во второй части исследуется характер изменения степени корреляции между количественными признаками.

Экспериментальное повышение изменчивости количественных признаков растений

Работа по изучению индуцированной изменчивости количественных признаков появились начиная с середины 50-х годов в связи с развитием методов, позволяющих разделить фенотипическую дисперсию растений на генотипическую и паратипическую компоненты.

Применяя для обработки результатов дисперсионный анализ Грегори (Gregory, 1955) впервые обнаружил повышение геноти-

пической дисперсии количественных признаков арахиса под влиянием радиации. Позднее Раулингсом с соавторами (Rawlings et al., 1958) была применена более совершенная методика, в которой генотипическая дисперсия определяется по изменчивости между семьями. Определение мутагенной активности разных воздействий в большинстве последующих работ проводилось по этой методике.

В зарубежной литературе имеется большое количество работ, в которых к настоящему времени показана способность разных мутагенов индуцировать генотипическую изменчивость растений по количественным признакам (Papa et al., 1961, Bhafia, Swaminathan, 1962; Griffiths, Jonston, 1962; Borojevič, 1965; 1966; 1969; Borojevič, Borojevič, 1969; Brock, 1965; Frey, 1965; Gaul, 1965; 1966; 1967; Ehrenberg et al., 1965; Kaw, 1966; Scosioli et al., 1966; Joshi, Frey, 1967; 1969 и др.). В отечественной литературе по этой тематике имеются работы В.Я. Диллера (1966; 1969), В.В. Мальченко (1969; 1970; 1972; 1973), А.Я. Ала и Б.В. Енкена (1971; 1972), В.И. Сичкарь и соавторов (1975). Следует отметить, что наиболее эффективными по литературным данным являются химические мутагены. Так, в работе Гауля (Gaul, 1967) этиленметилсульфат вызвал 38-кратное увеличение генотипической изменчивости, в то время как рентгеновские лучи повысили ее лишь в 2-6 раз. Результаты работ по индуцированным мутациям количественных признаков как по отдельным видам воздействия так и по различным культурам обобщены рядом авторов (Енкен, 1967; Ахунд-Заде, 1971; Диллер, 1971; 1974).

Уровень развития признака после воздействия мутагенами

может оставаться на уровне контроля, но может отклоняться в ту или иную сторону. Это было показано уже в ранних работах по индуцированной изменчивости количественных признаков растений, в которых в одних случаях средние арифметические обработанной мутагенами популяции превышали значение контроля или были ниже его, в других же случаях достоверные различия не были обнаружены (Oka et al., 1958; Krull, Frey, 1961; Matsuo, Oozawa, 1961; Griffiths, Jonston, 1962). Было показано также, что вне зависимости от характера изменения средней арифметической признака обработанная популяция обычно обладает повышенной генотипической изменчивостью в обеих направлениях. Так, в работе В.М. Сичкарь и соавторов (Сичкарь и др., 1975) после воздействия химическими мутагенами в обработанных популяциях пшеницы понизилось число и вес семян на колос. Однако после 20% отбора в положительном направлении средние арифметические по упомянутым признакам в обработанной мутагенами популяции были уже выше, чем после аналогичного отбора в контроле.

В своей работе мы поставили цель изучить дозовую зависимость и характер реакции изменчивости определенных признаков ряда видов самоопыляющихся растений на воздействие различных мутагенных факторов, в том числе химических мутагенов, гамма-лучей и быстрых нейтронов.

В опыте с модельными растениями *Arabidopsis thaliana* изучалась реакция на облучение гамма-лучами трех количественных признаков — длины растений, длины стебля и числа междоузлий. Воздушно-сухие семена расы *Vve⁸er* облучались в дозах 10 и 40 кр. Семена

контрольного варианта высевались без облучения. Растения выращивались в почве в глиняных горшках. В M_2 поколении растения высевались по семьям (семья - потомство одного растения M_1). Генотипическая дисперсия и наследуемость определялись в M_2 поколении при помощи дисперсионного анализа.

Характеристика изменчивости растений в M_2 поколении представлена в таблицах 29-31. По данным этих таблиц видно, что гамма-облучение в использованных дозах оказало эффективное действие на изменчивость изученных признаков - генотипическая дисперсия при облучении повышалась, причем это повышение было более значительно при облучении в наиболее высокой дозе (40 кр).

Максимальное повышение генотипической дисперсии наблюдалось по признаку "длина стебля": от 0,014 в контроле до 0,598 при облучении в дозе 40 кр т.е. почти в 60 раз. По двум другим признакам генотипическая дисперсия при облучении увеличилась в 2-3 раза. Соответственно возросли и коэффициенты наследуемости.

Повышенная генотипическая изменчивость в M_2 поколении в рассматриваемом опыте обусловлена преимущественно отрицательным влиянием облучения. Об этом свидетельствует достоверное снижение средних арифметических в вариантах с обработкой по всем анализированным признакам, а также увеличение размаха варьирования в отрицательную сторону. Так, если в контроле наиболее короткое растение имело длину 5 см, то в обоих вариантах с облучением встречались растения длиной по 2 см (таблица 29).

Таблица 29

Изменчивость растений арабидопсиса в M_2 по признаку "длина растения"

Воздействие	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семеней
Контроль	$9,96 \pm 0,35$	$3,39 \pm 0,25$	$25,96^x$	1,567	0,134	5-21	94	9
Гамма-лучи 10 кр	$8,12 \pm 0,19$	$3,62 \pm 0,13$	$61,49^{xxx}$	3,217	0,243	2-21	362	28
Гамма-лучи 40 кр	$7,67 \pm 0,15$	$3,46 \pm 0,11$	$76,43^{xxx}$	4,639	0,381	2-19	542	36

x $\alpha \leq 0,05$

xxx $\alpha \leq 0,001$

Таблица 30

Изменчивость растений арабидопсиса в M_2 по признаку "длина стебли"

Воздействие	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семеней
Контроль	$3,80 \pm 0,17$	$1,63 \pm 0,12$	2,80	0,014	0,005	0,3-9,9	94	9
Гамма-лучи 10 кр	$3,12 \pm 0,07$	$1,42 \pm 0,05$	$4,42^{xxx}$	0,203	0,101	0,3-8,0	362	28
Гамма-лучи 40 кр	$2,75 \pm 0,06$	$1,44 \pm 0,04$	$10,39^{xxx}$	0,598	0,285	0-9,1	542	36

xxx - $\alpha \leq 0,001$

Таблица 31

Изменчивость растений арабидопсиса в M_2 по признаку "число междоузлий"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семей
Контроль	$2,68 \pm 0,09$	$0,92 \pm 0,07$	$1,90^x$	0,115	0,134	I-5	94	9
Гамма-лучи 10 кр	$2,22 \pm 0,04$	$0,82 \pm 0,03$	0,67	0,0001	0,0002	I-5	362	28
Гамма-лучи 10 кр	$2,08 \pm 0,04$	$0,91 \pm 0,03$	$3,71^{xxx}$	0,207	0,247	0-6	542	36

x $\alpha \leq 0,05$

xxx $\alpha \leq 0,001$

Несколько экспериментов проведено по изучению эффективности мутагенов на ячмене.

В первом из них изучалось влияние гамма-облучения и быстрых нейтронов на четыре количественных признака - высоту растения, число продуктивных стеблей, длину центрального колоса и число зерен в центральном колосе. Для этого воздушно-сухие семена шестирядного ячменя сорта Прикульский-1 облучали быстрыми нейтронами в дозах 0,5, 1,0, 2,0 и 3,0 крад и гамма-лучами в дозах 5,0, 10,0, 20,0 и 30,0 кр. Семена с отдельных растений M_1 высевались по семьям для получения M_2 поколения. Дозы 2,0 и 3,0 крад оказались детальными. Обработку данных M_2 поколения проводили методом дисперсионного анализа.

Результаты расчетов представлены в таблицах 32-35.

Как показывают данные, в варианте без применения мутагенов по признакам "число продуктивных стеблей" и "длина колоса центрального стебля" наблюдалась низкая генотипическая изменчивость. По признакам же "высота растения" и "число зерен в колосе центрального стебля" наблюдались достоверные различия между семьями. Особенно следует отметить генотипическую неоднородность исходного материала по признаку "высота растения", у которого наследуемость в 4 раза превышала наследуемость признака "число зерен в колосе центрального стебля".

Облучение семян вызвало повышение генотипической дисперсии по всем признакам, за исключением признака "высота растения", по которому отмечена неоднородность исходного материала. Наиболее эффективным оказалось облучение быстрыми нейтронами в дозе 0,5 крад, а также гамма-лучами в дозах 10 и 20 кр, причем наибольшее повышение генотипической дисперсии наблюдалось при воздействии быстрыми нейтронами. Так, для признаков с низким уровнем генотипического разнообразия в контроле - "длина колоса центрального стебля" и "число продуктивных стеблей", для которых наблюдалось наибольшее повышение генотипических дисперсий - этот показатель при облучении быстрыми нейтронами в дозе 0,5 крад превышал значение контроля в 8 и 32 раза соответственно.

Следует отметить, что облучение быстрыми нейтронами в дозе 1,0 крад оказывало сильное угнетающее действие, что отразилось в резком снижении полевой всхожести и выживаемости расте-

Таблица 32

Изменчивость растений ячменя в M_2 по признаку "высота растения"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семей
Контроль	74,0 ± 0,1	12,4	738,6 ^{xxx}	43,6	0,280	38-97	1438	100
Быстрые поissons 0,5 град	71,7 ± 0,3	13,1	341,3 ^{xxx}	17,3	0,101	39-105	988	91
Быстрые поissons 1,0 град	71,4 ± 1,4	12,5	264,4	15,7	0,091	37-93	77	10
Гамма-лучи 5,0 кр	71,0 ± 0,3	10,4	418,0 ^{xxx}	23,5	0,222	37-98	1103	80
Гамма-лучи 10,0 кр	68,0 ± 0,4	12,2	618,6 ^{xxx}	43,9	0,294	34-101	1036	79
Гамма-лучи 20,0 кр	73,2 ± 0,4	12,1	425,1 ^{xxx}	26,0	0,175	30-104	817	70
Гамма-лучи 30,0 кр	71,7 ± 0,5	11,8	407,6 ^{xxx}	23,6	0,168	35-102	493	40

xxx)

$\alpha \leq 0,001$

Таблица 33

Изменчивость растений ячменя в M_2 по признаку
"число продуктивных стеблей"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семей
Контроль	1,7±0,1	1,09	1,31	0,01	0,010	I-9	394	30
Быстрые ветрострелы 0,5 град	2,2±0,1	1,28	4,70 ^{ххх}	0,32	0,190	I-10	627	60
Быстрые ветрострелы 1,0 град	2,1±0,2	1,28	2,80	0,18	0,105	I-6	77	10
Гамма-лучи 5,0 кр	2,0±0,1	1,08	1,57	0,03	0,029	I-7	387	30
Гамма-лучи 10,0 кр	1,9±0,1	1,07	2,18 ^{хх}	0,07	0,064	I-8	447	30
Гамма-лучи 20,0 кр	2,0±0,1	1,07	3,16 ^{ххх}	0,18	0,161	I-8	721	60
Гамма-лучи 30,0 кр	2,2±0,1	1,16	2,95 ^{ххх}	0,14	0,104	I-7	493	40

хх) $\alpha \leq 0,01$

ххх) $\alpha \leq 0,001$

Таблица 34

Изменчивость растений ячменя в M_2 по признаку
"длина колоса центрального стебля"

Вариант	\bar{x}	S_p	MS_B	S_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семей
Контроль	$5,2 \pm 0,03$	0,95	1,07	0,02	0,022	2-9	344	30
Быстрые ветрострелы 0,5 град	$5,0 \pm 0,04$	1,14	2,96 ^{xxx}	0,16	0,124	2-9	340	30
Быстрые ветрострелы 1,0 град	$5,1 \pm 0,12$	1,02	1,56	0,07	0,066	2-7	77	10
Гамма-лучи 5,0 кр	$5,0 \pm 0,03$	1,06	2,31 ^{xxx}	0,10	0,090	2-8	386	30
Гамма-лучи 10,0 кр	$5,0 \pm 0,03$	0,98	2,17 ^{xxx}	0,10	0,103	1-9	773	60
Гамма-лучи 20,0 кр	$5,1 \pm 0,04$	1,05	1,76 ^x	0,05	0,045	2-10	425	30
Гамма-лучи 30,0 кр	$5,0 \pm 0,05$	1,06	1,35	0,02	0,018	2-9	346	30

x $\alpha \leq 0,05$

xxx $\alpha \leq 0,001$

Таблица 35

Изменчивость растений ячменя в M_2 по признаку
"число зерен в колосе центрального стебля"

Вариант	\bar{x}	S_p	MS_B	S_g^2	H^2	lim	Число растений	Число семей
Контроль	56,1±0,4	14,5	416,2 ^{xxx}	15,3	0,072	10-92	1440	100
Выс трые нейтроны 0,5 град	60,3±0,5	15,1	513,8 ^{xxx}	28,9	0,127	9-90	988	91
Выс трые нейтроны 1,0 град	56,3±1,7	13,8	421,6 ^{xx}	34,1	0,176	12-84	77	10
Гамма-лучи 5,0 кр	58,1±0,4	14,2	321,7 ^{xxx}	10,2	0,053	4-90	1103	80
Гамма-лучи 10,0 кр	56,3±0,5	14,8	498,7 ^{xxx}	22,6	0,103	6-96	1038	78
Гамма-лучи 20,0 кр	60,2±0,5	14,7	358,1 ^{xxx}	13,2	0,061	12-96	816	70
Гамма-лучи 30,0 кр	59,8±0,7	14,7	243,7	2,32	0,011	6-90	493	40

xx) $\alpha \leq 0,01$

xxx) $\alpha \leq 0,001$

ний M_1 . Так выживаемость растений при облучении в дозе 1,0 крад составляла всего 30,5%, в то время как при облучении в дозе 0,5 крад - 82,7% (Диллер и др., 1973). Очевидно, большие дозы, близкие к критическим, не являются самыми эффективными для повышения геномической изменчивости количественных признаков, так же как они не являются самыми эффективными при индуцировании микромутаций (Валева, 1967). Это связано с тем, что при таких дозах высока вероятность того, что одновременно с жизнеспособной мутацией в клетке возникает летальное изменение.

Средние арифметические по признакам "число продуктивных стеблей" и "число зерен в колосе центрального стебля" в вариантах с облучением превышает значение контроля, в то время как по двум другим признакам - по "высоте растений" и "длине колоса центрального стебля" средние арифметические понижены. Различия между значениями крайних вариантов в контроле и при облучении небольшие и отклонения имеются в обоих направлениях. Это указывает на то, что повышение геномической изменчивости обусловлено не только отрицательным, но и положительным действием мутагенов.

Влияние трех химических мутагенов изучали на ячмене сорта Л-3638. Для выращивания M_2 поколения семена с растений M_2 высевали отдельно по семьям в двух повторностях. Анализировали пять случайно отобранных растений каждой семьи по следующим признакам: 1) длина центрального стебля; 2) длина колоса центрального стебля; 3) число зерен в колосе центрального стебля; 4) число продуктивных стеблей; 5) вес зерен одного растения.

Варианты опыта и объем проанализированных выборок представлены в таблице 36. Обработку материала проводили дисперсионным анализом, при помощи которого разделяли фенотипическую дисперсию на генотипическую и среднюю компоненты и определяли коэффициент наследуемости.

Таблица 36

Варианты и объем выборок опыта по изучению влияния химических мутагенов у ячменя сорта Я-3638

Воздействие	Концентрация %	Число растений	Число семей
Контроль		50	10
N-нитрозометилмочевина (ННМ)	0,012	195	39
-"-	0,01	200	40
-"-	0,006	200	40
N-нитрозосетилмочевина (НЭМ)	0,05	200	40
-"-	0,025	190	38
-"-	0,012	200	40
Диметилсульфат (ДМС)	0,025	200	40
-"-	0,016	200	40

Результаты анализа изменчивости растений M_3 поколения после обработки химическими мутагенами представлены в таблицах 37-41. В контроле по всем изученным признакам отсутствует достоверное влияние фактора - генотипических различий между семьями, что указывает на генетическую однородность подопыт-

ного материала. Воздействие химическими мутагенами разрушило эту выравненность. Вследствие этого повысилась генотипическая дисперсия всех изученных признаков.

Каждый из признаков по-разному реагировал на обработку мутагенами. Самым мутабилильным проявил себя признак "длина центрального стебля". По этому признаку повышение генотипической дисперсии наблюдалось при всех воздействиях, причем наибольшее при обработке НММ - до 8 раз по сравнению с контролем. Наименее мутабилильным оказался признак "число зерен в колосе центрального стебля", для которого достоверное влияние генетических различий между семьями установлено лишь при воздействии НММ 0,012%. Повышение генотипической дисперсии остальных признаков наблюдалось под влиянием многих, но не всех воздействий.

Обнаружены четкие различия в эффективности разных мутагенов и некоторая зависимость эффекта от концентрации мутагена. В данном опыте наиболее эффективным мутагеном оказалась НММ, при воздействии которой генотипическая дисперсия повысилась во всех случаях, в зависимости от признака от 2,3 до 8,2 раз. Мутагенная активность НЭМ была значительно ниже. При воздействии НЭМ генотипическая дисперсия повысилась максимально в 4,9 раза (по признаку "длина центрального стебля"). ДМС повысила генотипическую дисперсию признака "длина центрального стебля" в 7,8 раз, однако в отношении остальных признаков этот мутаген оказался неэффективным.

Таблица 37

**Наименчивость растений ячменя в M_3 по признаку
"длина центрального стебля"**

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim
Контроль	82,0 \pm 1,4	10,2 \pm 1,0	115,8	3,2	0,031	57-98
НММ 0,012	76,8 \pm 0,8	11,4 \pm 0,6	236,0 ^{ккк}	26,5	0,204	40-100
-"- 0,01	75,4 \pm 0,8	11,8 \pm 0,6	242,9 ^{кк}	25,5	0,181	38-105
-"- 0,006	83,1 \pm 0,8	10,8 \pm 0,5	172,7 ^{кк}	14,1	0,122	54-105
НЭМ 0,05	79,6 \pm 0,9	13,0 \pm 0,7	209,6	10,0	0,059	40-110
-"- 0,025	65,5 \pm 0,7	9,1 \pm 0,5	145,9 ^{ккк}	15,7	0,189	40-89
-"- 0,012	70,4 \pm 0,5	7,4 \pm 0,4	77,5 ^к	5,6	0,102	50-88
ЛМС 0,025	70,9 \pm 0,7	9,5 \pm 0,5	184,0 ^{ккк}	23,3	0,257	38-95
-"- 0,016	75,2 \pm 0,6	8,0 \pm 0,4	89,7 ^к	6,4	0,099	58-94

к) $\alpha \leq 0,05$

кк) $\alpha \leq 0,01$

ккк) $\alpha \leq 0,001$

Таблица 38

Изменчивость растений ячменя в M_3
по признаку "длина колоса центрального стебля"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim
Контроль	9,20±0,16	1,14±0,11	1,78	0,12	0,088	7-12
НММ 0,012	8,66±0,10	1,37±0,07	4,49 ^{ххх}	0,65	0,344	5-12
-н- 0,01	9,10±0,09	1,32±0,07	2,10 ^х	0,09	0,052	5-14
-н- 0,006	9,42±0,08	1,17±0,06	1,98 ^х	0,15	0,111	6-13
НЭМ 0,05	8,09±0,09	1,21±0,06	2,15 ^х	0,17	0,114	5-12
-н- 0,025	8,83±0,10	1,41±0,07	2,12	0,04	0,184	5-13
-н- 0,012	8,96±0,09	1,20±0,06	1,71	0,07	0,046	5-12
ДМС 0,025	8,46±0,08	1,08±0,05	1,54	0,09	0,080	5-12
-н- 0,016	8,95±0,07	1,00±0,05	1,74 ^{ххх}	0,19	0,187	6-12

х) $\alpha \leq 0,05$

ххх) $\alpha \leq 0,001$

Таблица 39

Изменчивость растений ячменя в M_3 по признаку
"число зерен в колосе центрального стебля"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim
Контроль	25,4 \pm 0,4	3,13 \pm 0,31	10,84	0,26	0,026	13-32
НММ 0,012	26,7 \pm 0,2	2,61 \pm 0,13	9,25 ^x	0,60	0,088	18-32
-"- 0,01	25,5 \pm 0,2	2,79 \pm 0,34	9,31	0,38	0,048	15-32
-"- 0,006	26,3 \pm 0,2	2,18 \pm 0,11	4,92	0,04	0,009	20-32
НЭМ 0,05	25,5 \pm 0,2	2,62 \pm 0,13	8,76	0,47	0,069	18-32
-"- 0,025	24,4 \pm 0,2	2,81 \pm 0,14	10,22	0,57	0,073	16-32
-"- 0,012	26,2 \pm 0,2	2,37 \pm 0,12	4,81	-0,20	-0,036	20-32
ДМС 0,025	25,0 \pm 0,2	3,07 \pm 0,15	8,43	-0,24	-0,026	12-32
-"- 0,016	25,0 \pm 0,2	2,57 \pm 0,13	7,95	0,34	0,051	18-32

x) $\alpha \leq 0,05$

Таблица 40

Количественность растений ячменя в M_2 по признаку
"число продуктивных стеблей"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim
Контроль	5,70 \pm 0,26	1,83 \pm 0,18	4,86	0,37	0,108	2-10
НММ 0,012	5,59 \pm 0,18	2,46 \pm 0,12	10,00 ^{xx}	0,99	0,163	1-15
-n- 0,01	5,97 \pm 0,17	2,37 \pm 0,12	8,12 ^x	0,62	0,111	2-14
-n- 0,006	6,46 \pm 0,16	2,32 \pm 0,12	6,09	0,18	0,034	2-17
НЭМ 0,05	5,93 \pm 0,13	1,87 \pm 0,09	4,81	0,33	0,094	2-13
-n- 0,025	4,02 \pm 0,11	1,46 \pm 0,08	4,07 ^x	0,48	0,223	1-8
-n- 0,012	5,58 \pm 0,14	1,93 \pm 0,10	5,76 ^{xx}	0,51	0,135	1-11
ДМС 0,025	4,96 \pm 0,12	1,74 \pm 0,09	3,93	0,22	0,072	2-10
-n- 0,016	5,98 \pm 0,14	2,00 \pm 0,10	4,36	0,09	0,022	2-12

x) $\alpha \leq 0,05$

xx) $\alpha \leq 0,01$

Таблица 41

Изменчивость растений ячменя в M_3 по признаку
"вес зерен одного растения"

Вариант	\bar{x}	σ_p	MS_B	σ_g^2	H^2	lim
Контроль	$6,09 \pm 0,35$	$2,47 \pm 0,25$	10,0	0,96	0,156	1,64-12,67
НММ 0,012	$6,39 \pm 0,23$	$3,29 \pm 0,17$	20,9 ^{ххх}	2,51	0,234	1,07-17,00
"- 0,01	$6,75 \pm 0,22$	$3,07 \pm 0,15$	14,4 ^{хх}	1,28	0,130	1,09-15,69
"- 0,006	$7,66 \pm 0,22$	$3,12 \pm 0,16$	12,69	0,73	0,075	1,62-21,1
НЭМ 0,05	$6,53 \pm 0,16$	$2,31 \pm 0,12$	6,54	0,30	0,057	2,23-16,77
"- 0,025	$4,25 \pm 0,14$	$1,93 \pm 0,10$	6,00 ^{хх}	0,57	0,152	1,06-10,05
"- 0,012	$5,94 \pm 0,17$	$2,45 \pm 0,12$	9,81 ^{хх}	0,94	0,156	0,92-13,05
ДМС 0,025	$5,09 \pm 0,16$	$2,20 \pm 0,11$	7,49 ^{хх}	0,66	0,136	1,16-14,15
"- 0,016	$6,34 \pm 0,18$	$2,56 \pm 0,13$	7,95	0,35	0,053	1,52-17,42

хх) $\alpha \leq 0,01$

ххх) $\alpha \leq 0,001$

Наибольшая мутагенная активность НММ проявилась при максимальных концентрациях (0,012%). При низких концентрациях эффективность этого агента была значительно меньше. Для НЭМ оптимальной в большинстве случаев была средняя (0,025%) или низкая (0,012%) концентрации. При воздействии ДМС для одних признаков более эффективна была высокая, для других, напротив, низкая концентрация мутагена.

Размах изменчивости под действием мутагенов увеличивался как в сторону увеличения, так и уменьшения развития признака.

Рассматривая в целом данные описанных опытов по экспериментальному мутагенезу можно отметить, что все изученные агенты существенно повышают генотипическую изменчивость количественных признаков растений. Применение мутагенов особенно перспективно, когда имеется достаточно четкая генотипическая выровненность исходного материала. При этом степень повышения генотипической дисперсии зависит от мутагена и от изучаемого признака. Так для арабидопсиса эффективным оказалось гамма-облучение. Для ячменя наибольший эффект дало облучение быстрыми нейтронами из химических мутагенов лучшим оказалась НММ. У арабидопсиса наиболее мутабильным среди изученных оказался признак "длина стебля", а у ячменя признаки "длина центрального стебля" и "число продуктивных стеблей". Большое значение имеет выбор правильной дозы мутагена. Наиболее эффективными являются дозы, которые не приводят к заметному угнетению развития растений M_T .

Данные проведенных опытов показывают, что применение мутагенов приводит к увеличению размаха изменчивости количественных признаков растений. С точки зрения перспективности практического применения экспериментального мутагенеза в селекции важно, что индуцированная изменчивость приводит не только к снижению, но и к увеличению фенотипического раз-

вия признака. Это в сочетании с повышенной наследуемостью в обработанных мутагенами популяциях дает возможность проведения эффективного отбора в нужном для селекционера направлении.

В описанных опытах по экспериментальному мутагенезу количественных признаков самоопыляющихся растений выявляется одна общая закономерность: индуцированная генотипическая изменчивость была примерно на порядок меньше общей, фенотипической. Это обусловлено высокой долей средовой дисперсии в изменчивости генетически относительно выровненных самоопыляющихся растений. Следовательно, небольшие различия в условиях произрастания могут маскировать генетические различия между разными группами растений. В качестве иллюстрации низкой взаимосвязи генотипических и фенотипических показателей нами были подсчитаны коэффициенты корреляции между генотипической и фенотипической дисперсиями в опыте с применением радиации у ячменя. Для четырех изученных признаков эти коэффициенты равнялись: по высоте растений - 0,07, по числу продуктивных стеблей +0,23, по длине колоса центрального стебля +0,17, и по числу зерен центрального стебля -0,17. Низкие значения коэффициента корреляции указывают на то, что в опытах по экспериментальному мутагенезу нельзя ограничиваться анализом лишь фенотипических показателей, а необходимо применять математические методы, позволяющие расчленить фенотипическую дисперсию на ее компоненты и оценку эффективности мутагенов проводить по степени изменения генотипической дисперсии.

Изменение коррелятивной связи количественных признаков растений при мутагенезе

В работах И.М.Шмальгаузена (1938; 1946; 1968) было показано исключительно важное значение корреляционной зависимости признаков в эволюции животных и растений, а также показано, что уровень корреляционной связи находится под контролем естественного отбора.

Учение о корреляциях в эволюционно-генетическом аспекте было развито в работах П.В.Терентьева и Р.Л.Берг. П.В.Терентьев (1959; 1960) ввел понятие корреляционных плеяд - комплексов признаков, внутри которых существует корреляционная зависимость при отсутствии корреляции между комплексами.

В работах Р.Л.Берг (1956; 1958; 1963) было продемонстрировано адаптивное значение фенотипических корреляций количественных признаков растений и влияние естественного отбора на степень корреляционных связей. Например, у растений специфических энтомофилов выработалась наследственно закреплённая полная независимость размеров цветка от размеров всего растения. Единственным фактором, обеспечивающим перенос пыльцы у этих растений, служат насекомые (пчелы, шмели), размер которых строго определен. При наличии корреляции между размерами цветка и размерами всего растения наблюдалась бы сильная изменчивость размеров цветка, что привело бы к невозможности опыления данных растений пчелами и шмелями.

В более поздних работах Р.Л.Берг и Л.Д.Колосовой показано, что происходит потеря независимости размеров цветка от

размеров всего растения при эволюции опыления от специфической энтомофилии к энтомофилии неспецифической и далее к ветро- и самоопылению, поскольку эта независимость утрачивает приспособительное значение (Берг, Колосова, 1971; Колосова, 1971).

Как и фенотипическая дисперсия количественных признаков, фенотипические корреляции обусловлены генетическими и паратипическими факторами. Генетические корреляции возникают в основном за счет плейотропии и отсутствия статистически независимого распределения генов (Гинзбург, Никоро, 1973а). Паратипические же корреляции возникают в результате влияния одних и тех же изменений внешней среды или внутренних факторов ненаследственного характера одновременно на оба признака (Никоро, Киселева, 1969). Фенотипический коэффициент корреляции связан с коэффициентами генотипической (r_g) и паратипической корреляции (r_e) следующим образом (Searle, 1961):

$$r_{pxy} = r_{gxy} \cdot \sqrt{h_x^2 \cdot h_y^2} + r_{exy} \cdot \sqrt{(1-h_x^2)(1-h_y^2)}.$$

Таким образом, чем выше наследуемость признаков, тем большую роль в становлении фенотипической корреляции играет генотипическая корреляция.

Способ оценки генотипической корреляции был предложен Хейзелем (Hazel, 1943). Этот способ основывается на сопоставлении коварианс родителей и потомков на основе модели Фишера-Райта (Гинзбург, Никоро, 1973б). У растений обычно ис-

пользуется другой метод, а именно метод коварианс (*Mode , Robinson , 1959*). Анализ по этому методу проводится аналогично дисперсионному анализу, только вместо квадратов отклонений используются произведения отклонений двух сопоставляемых признаков.

Характер и степень корреляций должны обязательно учитываться при составлении селекционной программы, т.к. производя отбор по одному признаку возможно одновременное улучшение или ухудшение другого, связанного с ним признака (*Miller et al., 1958; Bellman, Ahrens, 1965; Scheinberg, 1967; Петров, 1972*). В случае значимых корреляций косвенный отбор по признаку с высокой наследуемостью может быть эффективней прямого отбора признака с незначительной наследуемостью. Для прогнозирования результатов комплексного отбора с использованием прямых и косвенных эффектов применяются специальные индексы (*Paroda, Joshi, 1970; Smolček, 1970*). Имеется ряд работ, в которых определены фенотипические и генотипические корреляции различных признаков у разных видов растений (*Al-Jibouri et al., 1958; Albrechsten et al., 1966; El-Royby, Penny, 1967; Jha, Ram, 1968; Liang et al., 1969; Core, Rawlings, 1970; Hogarth, 1971a; Yassin, 1973 и др.*).

Мутационные воздействия нарушают сложившуюся и генетически обусловленную систему корреляций. Характер изменения корреляций при мутагенезе может стать источником ценной информации как об изменениях, индуцированных мутагенами, так и о генетической системе, контролирующей количественные признаки.

Однако закономерности изменения корреляций количественных признаков при экспериментальном мутагенезе к настоящему времени не изучены. Имеются лишь отдельные сообщения, в которых определялись коэффициенты корреляции некоторых количественных признаков в обработанном мутагенами материале. И.Шутка (1970) обнаружил снижение коэффициента фенотипической корреляции отдельных количественных признаков кукурузы под воздействием гамма-лучей. В работе З.А.Болеловой и М.П.Петрушиной (1971) напротив наблюдалось усиление обратных коррелятивных связей признаков диплоидной и тетраплоидной сахарной свеклы под влиянием химических мутагенов. А.Ала и В.Енкен (1972) не обнаружили достоверных изменений коэффициентов корреляции количественных признаков в популяциях сои, обработанных как химическими мутагенами, так и гамма-облучением. В.Г.Мордвинов (1974) сообщает, что в мутантных подлинниках M_3 в одних случаях коэффициенты корреляции признаков повышены, в других понижены по сравнению с уровнем корреляции в контроле. Аналогичные результаты получены С.Т.Долгих и В.А.Твердохлебовым (1974), которые изучали M_3 поколение мутантов моркови и свеклы. Кхадр (Khadr, 1970) сообщает, что облучение гамма-лучами эффективней повышает генотипическую корреляцию количественных признаков пшеницы, чем воздействие химическими мутагенами.

Мы поставили себе задачу изучить влияние разных мутагенных воздействий на уровень фенотипической корреляции признаков у нескольких видов самоопыляющихся растений.

У ячменя сорта Прикульская-1 изучалось влияние облуче-

ния гамма-лучами и быстрыми нейтронами на корреляции четырех количественных признаков. Кроме того изучалось действие двух протекторов: АТФ и цистеина, обработка которыми проводилась непосредственно после облучения. Анализ проводился в М₂ поколении. Изученные варианты и число проанализированных растений и семей представлены в таблице 42. Кроме указанных воздействий проводилось также облучение быстрыми нейтронами в дозах 2,0 и 3,0 крад, но оно оказалось летальным.

Коэффициенты корреляции количественных признаков ячменя представлены в таблицах 43-48. Как видно из этих таблиц, корреляционные связи признаков "высота растения", "длина колоса" и "число зерен". Эти признаки, очевидно, можно отнести к одной корреляционной плеяде. В то же самое время признак "число продуктивных стеблей" обнаруживает слабую корреляционную зависимость с остальными изученными признаками.

Анализ данных таблиц 43-48 позволяет выявить ряд четких закономерностей в изменении фенотипических корреляций признаков под влиянием облучения.

Обработка быстрыми нейтронами в дозе 0,5 крад вызвала понижение коэффициентов корреляции во всех случаях, за исключением признаков "высота растения" - "число зерен".

При воздействии быстрыми нейтронами в дозе 1,0 крад, наоборот, наблюдается повышение фенотипических корреляций по сравнению с контролем по пяти парам признаков из шести.

Изменение фенотипических корреляций при каждой дозе оказалось статистически достоверным лишь по одной паре при-

Таблица 42

Число растений и семей по вариантам

Вариант	Число растений	Число семей
Контроль	561	20
Быстрые нейтроны		
0,5 крад	553	19
1,0 -"-	77	5
0,5 крад + АТФ	592	30
1,0 -"-	75	6
0,5 -"- + цист.	294	17
1,0 -"-	226	10
Гамма-лучи		
5,0 кр	546	20
10,0 -"-	529	20
20,0 -"-	550	24
30,0 -"-	480	21
10,0 кр + АТФ	666	33
30,0 -"-	502	21
10,0 кр + цист.	547	24
30,0 -"-	455	21
АТФ	647	24
Цистенин	523	20

наков. Однако закономерное изменение данных (все изменения в одном направлении) свидетельствует о том, что эти изменения не случайны, и лишь число проанализированных растений в данном случае оказалось недостаточным для того, чтобы доказать достоверность этих изменений. О закономерном влиянии облучения быстрыми нейтронами на корреляционную зависимость признаков свидетельствуют также данные таблицы 49, в которой показана достоверность разности коэффициента корреляции в вариантах с облучением быстрыми нейтронами. Если сравнить коэффициенты корреляции, полученные при облучении в дозах 0,5 и 1,0 крад, то видно, что они всегда ниже при облучении в дозе 0,5 крад, причем в трех случаях эта разница статистически достоверна.

В таблицах 43-48 представлены также данные по влиянию протекторов (АТФ и цистеина) на эффект облучения.

Обработка семян раствором АТФ после облучения быстрыми нейтронами в дозе 0,5 крад оказалась эффективной: коэффициенты корреляции в этом варианте остались на уровне контроля. Применение же АТФ при облучении в дозе 1,0 крад не снизило эффекта облучения. В этом случае коэффициенты корреляции превышали значения этих коэффициентов в контроле, причем для ряда пар признаков это превышение было статистически достоверно.

Цистеин не оказал модифицирующего влияния на эффект облучения быстрыми нейтронами: как и в вариантах без протектора, при воздействии в дозе 0,5 крад наблюдается понижение, а

Таблица 43

Коэффициенты корреляции между признаками "высота растения" и "число продуктивных стеблей"

Воздействие	Коэффициент корреляции
Контроль	0,500 \pm 0,040
Быстрые нейтроны	
0,5 крад	0,238 \pm 0,041
1,0 -"-	0,466 \pm 0,102
0,5 крад + АТФ	0,334 \pm 0,039
1,0 -"-	0,394 \pm 0,108
0,5 крад + цист.	0,224 \pm 0,057
1,0 -"-	0,460 \pm 0,059 ^x
Гамма-лучи	
5,0 кр	0,233 \pm 0,042
10,0 -"-	0,311 \pm 0,041
20,0 -"-	0,354 \pm 0,040
30,0 -"-	0,329 \pm 0,043
10,0 кр + АТФ	0,447 \pm 0,035 ^{xx}
30,0 -"-	0,270 \pm 0,043
10,0 кр + цист.	0,299 \pm 0,041
30,0 -"-	0,334 \pm 0,044
АТФ	0,283 \pm 0,038
Цистенин	0,346 \pm 0,041

Примечание к табл. 43-48: разница с контролем достоверна

x при $\alpha \leq 0,05$
 xx при $\alpha \leq 0,01$
 xxx при $\alpha \leq 0,001$

Коэффициенты корреляции между признаками
"высота растения" и "длина колоса центрального стебля"

Воздействие	Коэффициент корреляции
Контроль	0,579±0,034
Быстрые нейтроны	
0,5 крад	0,564±0,035
1,0 -"-	0,773±0,073 ^{xxx}
0,5 крад + АТФ	0,589±0,033
1,0 -"-	0,733±0,080
0,5 крад + цист.	0,560±0,048
1,0 -"-	0,679±0,049 ^x
Гамма-лучи	
5,0 кр	0,643±0,033
10,0 -"-	0,602±0,035
20,0 -"-	0,636±0,033
30,0 -"-	0,636±0,035
10,0 кр + АТФ	0,686±0,028 ^{xx}
30,0 -"-	0,684±0,033 ^{xx}
10,0 кр + цист.	0,651±0,033
30,0 -"-	0,663±0,035 ^x
АТФ	0,633±0,030
Цистеин	0,585±0,036

Коэффициенты корреляции между признаками "высота растения" и "число зерен в колосе центрального стебля"

Воздействие	Коэффициент корреляции
Контроль	0,608 \pm 0,034
Быстрые нейтроны	
0,5 крад	0,629 \pm 0,033
1,0 -"-	0,633 \pm 0,069
0,5 крад + АТФ	0,649 \pm 0,031
1,0 -"-	0,741 \pm 0,079 ^х
0,5 крад + цист.	0,476 \pm 0,051 ^{хх}
1,0 -"-	0,735 \pm 0,045 ^{хх}
Гамма-лучи	
5,0 кр	0,566 \pm 0,035
10,0 -"-	0,600 \pm 0,035
20,0 -"-	0,660 \pm 0,032
30,0 -"-	0,590 \pm 0,037
10,0 кр + АТФ	0,699 \pm 0,028 ^{хх}
30,0 -"-	0,679 \pm 0,033
10,0 кр + цист.	0,653 \pm 0,032
30,0 -"-	0,685 \pm 0,034 ^х
АТФ	0,599 \pm 0,032
Цистеин	0,549 \pm 0,037

Коэффициенты корреляции между признаками "число продуктивных стеблей" и "длина колоса центрального стебля"

Воздействие	Коэффициент корреляции
Контроль	$0,215 \pm 0,041$
Быстрые нейтроны	
0,5 крад	$0,108 \pm 0,042$
1,0 -"-	$0,354 \pm 0,108$
0,5 крад + АТФ	$0,176 \pm 0,041$
1,0 -"-	$0,343 \pm 0,110$
0,5 крад + шест.	$0,084 \pm 0,058$
1,0 -"-	$0,292 \pm 0,064$
Гамма-лучи	
5,0 кр	$0,125 \pm 0,043$
10,0 -"-	$0,202 \pm 0,043$
20,0 -"-	$0,220 \pm 0,042$
30,0 -"-	$0,197 \pm 0,045$
10,0 кр + АТФ	$0,264 \pm 0,037$
30,0 -"-	$0,151 \pm 0,044$
10,0 кр + шест.	$0,119 \pm 0,043$
30,0 -"-	$0,215 \pm 0,046$
АТФ	$0,188 \pm 0,039$
Шестенн	$0,188 \pm 0,043$

Коэффициенты корреляции между признаками
"число продуктивных стеблей" и "число зерен в колосе
центрального стебля"

Воздействие	Коэффициент корреляции
Контроль	$0,219 \pm 0,041$
Быстрые нейтроны	
0,5 крад	$0,120 \pm 0,042$
1,0 -"-	$0,326 \pm 0,109$
0,5 крад + АТФ	$0,207 \pm 0,040$
1,0 -"-	$0,345 \pm 0,110$
0,5 крад + цист.	$0,143 \pm 0,058$
1,0 -"-	$0,336 \pm 0,063$
Гамма-лучи	
5,0 кр	$0,125 \pm 0,043$
10,0 кр	$0,204 \pm 0,043$
20,0 кр	$0,249 \pm 0,041$
30,0 кр	$0,199 \pm 0,045$
10,0 кр + АТФ	$0,276 \pm 0,037$
30,0 -"-	$0,169 \pm 0,044$
10,0 кр + цист.	$0,152 \pm 0,042$
30,0 -"-	$0,205 \pm 0,046$
АТФ	$0,187 \pm 0,039$
Цистеин	$0,130 \pm 0,043$

Коэффициенты корреляции между признаками
"длина колоса центрального стебля" и "число зерен в
колосе центрального стебля"

Воздействие	Коэффициент корреляции
Контроль	0,789±0,026
Быстрые нейтроны	
0,5 крад	0,663±0,032 ^{xxx}
1,0 -"-	0,758±0,075
0,5 крад + АТФ	0,795±0,025
1,0 -"-	0,805±0,070
0,5 крад + цист.	0,571±0,048 ^{xxx}
1,0 -"-	0,858±0,034 ^{xx}
Гамма-лучи	
5,0 кр	0,734±0,029 ^x
10,0 -"-	0,818±0,025
20,0 -"-	0,831±0,024
30,0 -"-	0,799±0,028
10,0 кр + АТФ	0,839±0,021 ^x
30,0 -"-	0,769±0,029
10,0 кр + цист.	0,833±0,024 ^x
30,0 -"-	0,859±0,024 ^{xxx}
АТФ	0,809±0,023
Цистеин	0,842±0,024 ^{xx}

при дозе 1,0 крад повышение коэффициентов корреляции, к тому же эти изменения для большинства пар признаков статистически достоверны (особенно при облучении в дозе 1,0 крад).

Закономерные изменения фенотипических корреляций наблюдаются при воздействии гамма-лучами. Облучение в дозе 5 кр вызвало понижение уровня корреляций между изученными признаками. Облучение в дозах 10 и 20 кр вызвало повышение коэффициентов корреляции, максимальные изменения при этом наблюдаются в случае облучения в дозе 20 кр. При дальнейшем повышении дозы облучения (30 кр) наблюдается понижение коэффициентов корреляции, для ряда признаков они достигают уровня контроля.

В таблице 50 приведены данные о достоверности разности коэффициентов корреляции в вариантах с облучением гамма-лучами. Таблица позволяет убедиться в эффективности воздействия этим видом облучения: если после гамма-облучения изменение коэффициентов корреляции по сравнению с контролем достоверно лишь в одном случае, то разница в вариантах с наиболее эффективными и противоположно действующими дозами (5 и 20 кр) достоверна для трех пар признаков.

Оценка влияния протекторов при гамма-облучении представляет трудности, т.к. мы не имеем данных о их воздействии во всем диапазоне доз. Однако статистически достоверное повышение коэффициентов корреляции при облучении в дозе 10 кр и обработке АТФ свидетельствует о том, что этот протектор при гамма-облучении не снизил эффект воздействия

*Достоверность разницы коэффициентов корреляции количественных признаков при
разных воздействиях в вариантах с облучением быстрыми нейтронами*

Сравнимые воздействия		Высота расте- ния - число стеблей	Высота расте- ния - длина колоса	Высота расте- ния - число зерен	Число стеблей длина колоса	Число стеблей число зерен	Длина колоса число зерен
	1,0 крад	+	+++	+			
0,5 крад	0,5 крад + АТФ						+++
	0,5 крад + шист.			++			
1,0 крад	1,0 крад + АТФ						
	1,0 крад + шист.						
0,5 крад + АТФ	1,0 крад + АТФ		+				
	0,5 крад + шист.			+++			+++
1,0 крад + АТФ	АТФ						
	1,0 крад + шист						
0,5 крад + шист.	АТФ			+			
	1,0 крад + шист.	++	+	+++	++	++	+++
1,0 крад + шист.	шистеин						+++
	шистеин			+++		++	

+ - разница достоверна при $\alpha \leq 0,05$
 ++ - " $\alpha \leq 0,01$
 +++ - " $\alpha \leq 0,001$

радиации. Не выявилось также защитное действие цистеина при воздействии гамма-лучами.

Важно отметить, что выводы о действии протекторов, полученные на основании изменения коэффициентов корреляции, полностью совпадают с выводами, сделанными ранее на этом же материале по критерию изменения генотипической дисперсии признаков. Было показано, что АТФ заметно снижает генетический эффект быстрых нейтронов при облучении в дозе 0,5 крад, а существенное защитное действие протекторов после облучения гамма-лучами не выявилось (Динлер и др. 1971).

Как показывают результаты описываемого эксперимента, коэффициенты корреляции после воздействия мутагенов могут изменяться как в сторону их повышения, так и понижения. В нашем опыте облучение быстрыми нейтронами и гамма-лучами имело одну общую закономерность: малые дозы как быстрых нейтронов, (0,5 крад), так и гамма-лучей (5,0 кр) вызвали понижение корреляционной зависимости количественных признаков в то время как более высокие дозы (1,0 крад и 10,0, 20,0 кр соответственно) вызвали ее повышение.

Обнаруженная закономерность подтвердилась также в опытах с арабидопсисом и кормовыми бобами при облучении гамма-лучами.

В таблице 51 представлены коэффициенты корреляции между тремя количественными признаками арабидопсиса в контроле и в вариантах с облучением в M_2 . Корреляционная связь

Таблица 50

Достоверность разницы коэффициентов корреляции количественных признаков при разных воздействиях в вариантах с облучением гамма-лучами

Сравниваемые воздействия		Признаки					
		I-2	I-3	I-4	2-3	2-4	3-4
	10,0 кр						+++
5,0 кр	20,0 кр	+		+			+++
	30,0 кр						++
10,0 кр	20,0 кр						
	30,0 кр						
	10,0 кр + АТФ	++	+	++			
20,0 кр	10,0 кр + цист.						
	30,0 кр						
30,0 кр	30,0 кр + АТФ			+			
	30,0 кр + цист.			++			++
10,0 кр + АТФ	30,0 кр + АТФ	+++					
	10,0 кр + цист.	++			++	+	
	АТФ	++		++			
30,0 кр + АТФ	30,0 кр + цист.						+++
	АТФ			+			
10,0 кр + цист.	30,0 кр + цист.						
	Цистеин			++			
30,0 кр + цист.	Цистеин		+	+++			
АТФ	Цистеин						

Признаки: 1 - высота растения + - разница достоверна при $\alpha \leq 0,05$
 2 - число стеблей ++ - -- " $\alpha \leq 0,01$
 3 - длина колоса +++ - -- " $\alpha \leq 0,001$
 4 - число зерен

между длиной растения и длиной стебля после облучения не претерпела существенных изменений. Коэффициенты же корреляции двух других пар признаков при облучении в меньшей дозе (10 кр) понизились. При облучении в большей дозе (40 кр) значения корреляций повысились и достигли уровень контроля.

Разница между коэффициентами корреляции в варианте с облучением 10 кр и в контроле недостоверна, но это связано с относительно небольшим числом изученных растений контроля. Об эффективности снижения коэффициентов корреляции при облучении в меньшей дозе свидетельствует достоверность разницы между значениями коэффициентов корреляции в варианте с облучением в 10 кр и в варианте с облучением в 40 кр для пары длина растения - число междоузлий (уровень значимости 0,05) и для пары длина стебля - число междоузлий (уровень значимости 0,01).

В таблице 52 представлены данные анализа корреляционной связи признаков кормовых бобов в M_2 после облучения гамма-лучами. В контроле было проанализировано 147, при облучении в дозе 500 р - 88, 1000 р - 171, 3000 р - 13 растений.

Как видно из таблицы, 52 в большинстве случаев облучение в дозе 500 р понизило значения коэффициентов корреляции по сравнению с уровнем корреляции в контроле. При облучении в дозе 1000 р коэффициенты корреляции повысились и в варианте с облучением в дозе 3000 р достигали, а по некоторым парам признаков и превышали значения коэффициентов корреляции в контроле.

Дозовая зависимость направленности изменения коэффициентов корреляции свидетельствует о наличии двух типов изменения

Коэффициенты корреляции количественных признаков арабидопсиса
в M₂

Воздействие	Длина растения - длина стебля	Длина растения - число междоузлий	Длина стебля число междо- узлий	Число расте- ний
Контроль	0,616±0,082	0,452±0,093	0,660±0,078	94
Гамма-лучи 10 кр	0,636±0,041	0,293±0,050	0,561±0,044	362
"- 40 кр	0,610±0,034	0,424±0,039	0,683±0,031	542

степени корреляции количественных признаков растений под воздействием радиации. Можно предположить, что при малых дозах облучения и, соответственно, при относительно низкой частоте мутаций, происходит лишь разрушение уже сложившейся корреляционной взаимосвязи признаков в организме. При повышении интенсивности мутационного процесса начинает проявляться плеiotропный эффект индуцированных изменений. Предположение о плеiotропном эффекте индуцированных мутаций поддерживается тем, что вновь возникшие мутации имеют обычно множественный эффект, и лишь в дальнейшем под влиянием отбора устанавливается их локальное действие (Шмальгаузен, 1969; Конюхов, 1971).

Таким образом, под влиянием облучения степень корреляции количественных признаков растений может изменяться как в сторону повышения, так и в сторону понижения. Это явление может быть использовано в селекционной практике для создания новых и разрушения нежелательных связей между отдельными признаками. Возможность изменения корреляции признаков и направленность этих изменений зависит от природы признаков и примененной дозы мутагена. Для достижения нужного эффекта необходимо применять мутагенные воздействия в широком диапазоне доз.

Коэффициенты корреляции количественных признаков кормовых бобов в М₂

Признаки	Контроль	Доза гамма-лучей, р		
		500	1000	3000
Длина растения - расстояние до I-й кисти	0,426±0,075	0,393±0,099	0,546±0,064	0,429±0,272
Длина растения - число кистей	0,306±0,079	0,433±0,097	0,315±0,073	0,354±0,282
Длина растения - число бобов	0,466±0,036	0,347±0,101	0,381±0,071	0,419±0,274
Длина растения - число зерен	0,380±0,077	0,320±0,102	0,387±0,071	0,742±0,202
Расстояние до I-й кисти - число кисти	-0,414±0,076	-0,164±0,106 ^x	-0,173±0,076 ^x	-0,432±0,272
Расстояние до I-й кисти - число бобов	-0,131±0,082	-0,076±0,108	0,099±0,077	-0,371±0,280
Расстояние до I-й кисти - число зерен	-0,088±0,083	-0,144±0,107	0,073±0,077	0,100±0,300
Число кистей - число бобов	0,783±0,052	0,438±0,097 ^{xxx}	0,614±0,061 ^{xx}	0,765±0,194

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучалось влияние химических мутагенов, гамма-лучей и быстрых нейтронов на изменчивость и корреляционную связь количественных признаков нескольких видов самоопыляющихся растений.

Все изученные мутагены значительно повысили генотипическую дисперсию и наследуемость количественных признаков растений. Наиболее эффективными были средние дозы мутагенов, не приводящие к заметному угнетению развития растений. Размах изменчивости под действием мутагенов увеличивался как в сторону повышения, так и в сторону снижения развития признаков. Это в сочетании с повышенной наследуемостью в обработанных мутагенами популяциях дает возможность проведения эффективного отбора в нужном направлении.

У относительно генетически выровненных самоопыляющихся растений средовая дисперсия примерно на порядок превосходила генотипическую дисперсию и, следовательно, даже небольшие различия в условиях произрастания могут максимизировать генетические различия между разными группами растений. Поэтому при оценке эффективности мутагенных воздействия нельзя ограничиваться анализом лишь фенотипических показателей, а необходимо определять степень изменения генотипической дисперсии.

Обнаружено, что облучение ионизирующей радиацией изменяет степень корреляционной связи между количественными признаками растений. Выявлена следующая закономерность: облучение

в малых дозах приводит к уменьшению корреляционной связи признаков, с увеличением дозы облучения корреляционная зависимость усиливается и может превышать уровень корреляции в контроле. Это объясняется тем, что при облучении в небольших дозах происходит лишь нарушение сложившихся в процессе эволюции взаимосвязей признаков. С увеличением дозы облучения и, соответственно, интенсивности мутационного процесса, начинает сказываться шлейфотропный эффект индуцированных мутаций, что приводит к повышению коэффициентов корреляции.

ВЫВОДЫ

1. Воздействие химическими мутагенами и ионизирующей радиацией эффективно повышает генотипическую дисперсию, а также, в зависимости от дозы мутагена, изменяет корреляционную зависимость количественных признаков растений.

2. Среди традиционных методов определения наследуемости количественных признаков для популяций самоопыляющихся растений с относительно невысокой долей генотипического разнообразия наиболее точными являются дисперсионный анализ и метод регрессии.

3. Среди методов определения наследуемости количественных признаков растений, не требующих смены поколений, наиболее хорошую оценку наследуемости дает метод фоновых признаков.

4. Показано, что в качестве фоновых могут быть использованы морфологические признаки растений.

5. Метод эталонов применим лишь для грубой оценки наследуемости, поскольку он налагает ограничения, которые обычно не выполняются в условиях эксперимента.

6. Метод Шрикганди не выявляет всю средовую дисперсию, что приводит к завышенным оценкам наследуемости.

7. Среди модификаций метода Шрикганди наиболее хорошие результаты дает способ оценки варiances ошибки и генетических параметров посредством эталона, предложенный С.П. Мартыновым.

8. Все изученные мутагены: быстрые нейтроны, гамма-лучи и химические агенты значительно повышают генотипическую дисперсию растений. Наиболее эффективными являются оптимальные дозы, не приводящие к угнетению развития растений.

9. Размах изменчивости под действием мутагенов увеличивается как в сторону усиления, так и в сторону ослабления развития признаков, что в сочетании с повышением наследуемости в обработанных мутагенами популяциях обуславливает повышение эффективности отбора в обеих направлениях.

10. Из-за высокой доли средовой изменчивости у генетически относительно выровненных самоспелющихся растений не наблюдается корреляции между генотипическими и фенотипическими показателями изменчивости. Поэтому оценку эффективности мутагенов нельзя производить по изменению фенотипической дисперсии, а необходимо применять методы, позволяющие выделить генотипическую составляющую фенотипической изменчивости.

11. Облучением семян можно как повысить, так и понизить степень коррелятивных связей количественных признаков растений.

12. Относительно небольшие дозы облучения приводят к снижению коэффициентов корреляции. С увеличением дозы облучения коэффициенты корреляции повышаются, достигая и превышая уровень корреляции в контроле.

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа посвящена изучению проблем, связанных с индуцированной наследственной изменчивостью количественных признаков растений.

Проведена оценка основных методов определения наследуемости и компонентов фенотипической изменчивости количественных признаков растений. Установлено, что среди традиционных методов наиболее точными являются метод дисперсионного анализа и метод регрессии. Показано, что среди методов определения наследуемости, не требующих смены поколений, наиболее точные результаты дает метод фоновых признаков, причем в качестве фоновых могут быть использованы и морфологические признаки растений.

Изучалась эффективность нескольких химических мутагенов, гамма-лучей и быстрых нейтронов. Как химические мутагены, так и оба вида ионизирующей радиации эффективно повышали фенотипическую изменчивость по количественным признакам растений. Наибольшее повышение фенотипической дисперсии наблюдалось при применении средних доз мутагена, приводящих лишь к слабому угнетению развития растений.

Исследовалось также влияние облучения ионизирующей радиацией на уровень корреляционной связи количественных признаков растений. Обнаружено, что воздействие мутагенами в малых дозах приводит к уменьшению корреляционной связи признаков, в более высоких же дозах - к увеличению этой связи по сравнению со значениями корреляции признаков в контроле. Предполагается, что при воздействии мутагенов в малых дозах происходит лишь

нарушение сложившихся в процессе эволюции коррелятивных связей признаков, тогда как при воздействии в более высоких дозах идет интенсивный мутационный процесс и начинает сказываться плеiotропный эффект индуцированных мутаций.

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ

1. Для определения коэффициента наследуемости количественных признаков самоопыляющихся растений в нерасщепляющихся популяциях следует применять метод дисперсионного анализа или метод регрессии.

2. При работе с древесными растениями или при экспрессной оценке наследуемости можно использовать метод фоновых признаков, предложенный В.А. Драганцевым. Поиск фоновых признаков производится среди показателей, характеризующих регуляторную систему растений, а также среди морфологических признаков.

3. В случае, если фоновый признак выделить не удастся, но имеется генетически однородный материал, для ориентировочной оценки коэффициента наследуемости возможно применение модифицированного С.П. Мартыновым метода Прикканди с оценкой вариантов ошибки и генетических параметров посредством эталона.

4. Для повышения генетической изменчивости отдельных признаков с целью увеличения эффективности отбора перспективно применение мутагенов - химических или облучения, причем облучение следует проводить в дозах, не приводящих к заметному угнетению развития растений.

5. При необходимости разрушения нежелательных или создания новых взаимосвязей количественных признаков растений следует применять облучение в широком диапазоне доз и затем отбирать растения в популяциях, имеющих желаемые сдвиги корреляционных связей признаков.

ПРИЛОЖЕНИЕ I

Программа анализа фенотипических и генотипических параметров количественных признаков растений для ЭМ БЭМ-ЭМ

Адрес	Команды и числа					Пояснения	№ поз.
			0021			AK	1
021			0500		0027		2
2	0	04	0555	0712	0547		3
3	0	02	0547		0547		4
4	0	76		0026			5
5	0	56		0027	0567		6
6	0	44	0547		0567		7
7	0						8
30	0						9
1	0	30	0001	0032			10
2	0	16	0033	0061	0500		11
3	0	02	1002	7762	0501		12
4	0		0515		0507		2
5	0	61	7750	1001	0502		2
6	0	13	0515	0502	0503		3
7	0	56	0503	0044	0510		4
40	0	13	0507	0502	0507		5
1	0	05	0501	1001	0504		6
2	0	61	0504	7750	0505		7
3	0	33	0510	0505	0510		8
4	0		0501		0506		9
5	0	16	0047	0653	0500		10
6	0	13	0510	0502	0510		11
7	0	16	0050	0664	0500		12

Адрес	Команды и числа					№ 003
1050	0	16	0051	0130	0500	3
1	0	02	0506	7761	0506	2
2	0	76		0046		3
3	0	02	0501	7761	0501	4
4	0	76		0040		5
5	0	16	0056	0110	0500	6
6	0	56		0031		7
7	0					8
60	0					9
1	0		0500		0102	10
2	0	16	0063	7501	7610	11
3	0	52	1001	0042	1003	12
4	0	61	1003	7750	0514	4
5	0	13	0103	0514	0515	5
6	0	33	0515	7724	0516	6
7	0	67	0516		0517	7
70	0	13	0104	0517	0072	8
1	0	16	0072	7501	7610	9
2	0					10
3	0	05	1001	1002	0511	11
4	0	61	0511	0106	0512	12
5	0	13	0105	0515	0101	13
6	0	13	0101	0517	0101	14
1	0	13	0101	0512	0101	15

Адрес	Команды и числа					Пояснения	№ поз.
100	0	16	0101	7501	7610		5
1	0						2
2	0						3
3	0		1004				4
4	0	52	1004	0042			5
5	0	52		0042			6
6	1	44					7
7	0						8
10	0		0500		0123		9
1	0	16	0112	7501	7610		10
2	0	72	1001	0027	1003		11
3	0	13	0124	0517	0115		12
4	0	16	0115	7501	7610		6
5	0						2
6	0	13	0125	0515	0122		3
7	0	13	0122	0517	0122		4
20	0	13	0122	0512	0122		5
1	0	16	0122	7501	7610		6
2	0						7
3	0						8
4	0	72	1004	0027			9
5	0	72		0027			10
6	0						11
7	0						12

Адрес	Команды и числа					Пояснения	№ поз.
130	0		0500		0136		7
1	0	16	0132	0140	0500		2
2	0	16	0133	0204	0500		3
3	0	16	0134	0264	0500		4
4	0	16	0135	0360	0500		5
5	0	16	0136	0633	0500		5
6	0						7
7	0						8
40	0		0500		0173		9
1	0	02	1001	7761	0513		10
2	0				0520		11
3	0				0521		12
4	0				0522		8
5	0				0523		2
6	0				0524		3
7	0		0174		0161		4
50	0		0175		0162		5
1	0		0176		0163		6
2	0		0177		0164		7
3	0	56	0200	0161	0165		8
4	0	13	0161	7724	0161		9
5	0	13	0162	7726	0162		10
6	0	13	0163	7724	0163		11
7	0	13	0164	7726	0164		12

Адрес	Команды и числа					Голосления	№ поз.
160	0	13	0165	7720	0165		9
1	0						2
2	0						3
3	0						4
4	0						5
5	0						6
6	0	01	0525	0521	0521		7
7	0	01	0526	0523	0523		8
70	0	01	0527	0524	0524		9
1	0	02	0513	7761	0513		10
2	0	76		0154			11
3	0						12
4	0						10
5	0						1
6	0						3
7	0						4
0200	0						5
1	0	05			0525		6
2	0	05			0527		7
3	0						8
4	0		0500		0252		9
5	0	02	1003	7761	0513		10
6	0				0530		11
1	0				0531		12

Варст	Команды и числа					Число в	№ поз.
10	0				0532		11
1	0		0253		0225		2
2	0		0254		0233		3
3	0		0255		0234		4
4	0		0256		0242		5
5	0		0257		0243		6
6	0		0260		0244		7
7	0	02	1004	7761	0533		8
20	0				0534		9
1	0	56		0233	0535		10
2	0				0534		11
3	0				0535		12
4	0	13	0225	7724	0225		12
5	0						2
6	0	13	0242	7722	0242		3
7	0	13	0243	7722	0243		4
30	0	13	0244	7722	0244		5
1	0	13	0233	7724	0233		6
2	0	13	0234	7724	0234		7
3	0						8
4	0						9
5	0	02	0533	7761	0533		10
6	0	76		0231			11
7	0	05	0534	0534	0530		12

арс	Команды и числа					Повторяя	
40	0	05	0535	0535	0537		3
1	0	05	0534	0535	0540		
2	0						
3	0						
4	0						
5	0	01	0541	0530	0530		
6	0	01	0542	0531	0531		
7	0	01	0543	0532	0532		
50	0	02	0513	7761	0513		
1	0	76		0222			
2	0						
3	0	02	1004	7761	0533		
4	0						1
5	0						
6	0	04	0536	1004	0541		
7	0	04	0537	1004	0542		
60	0	04	0540	1004	0543		
1	0	01		0522	0522		
2	0	01		0525	0525		
3	0						8
4	0		0500		0355		9
5	0	04	0520	1001	0125		10
6	0	05	0520	0520	0544		11
7	0	04	0544	1001	0545		12

рес	Команды и числа					Полнения	№ воя.
20	0	05	0522	0522	0544		17
1	0	04	0544	1001	0545		2
2	0	02	0523	0545	0546		3
3	0	02	0531	0545	0550		4
4	0	02	0546	0550	0551		5
5	0	04	0550	0546	0721		6
6	0	04	0546	0552	0713		7
7	0	04	0550	0553	0714		8
30	0	04	0551	0554	0715		9
1	0	44	0713		0746		10
2	0	44	0715		0750		11
3	0	02	0714	0715	0555		12
4	0	16	0335	0021	0500		18
5	0		0547		0717		2
6	0		0567		0747		3
7	0	01	0717	0715	0556		4
40	0	04	0717	0556	0720		5
1	0	04	0714	0715	0716		6
2	0	04	0746	0745	0751		7
3	0	04	0747	0745	0752		8
4	0	04	0750	0745	0753		9
5	0		0507		0557		10
6	0	16	0347	0446	0500		11
7	0		0560		0734		12

Команды и числа					Пояснения	№ поз.
0		0501		0735		19
0		0510		0557		2
0	16	0353	0446	0500		3
0		0560		0154		4
0		0501		0755		5
0						6
0	05			0526		7
0						8
0		0500		0403		9
0	05	0520	0522	0562		10
0	04	0502	1001	0563		11
0	02	0524	0563	0564		12
0	02	0532	0563	0565		20
0	02	0504	0565	0566		2
0	04	0504	0552	0765		3
0	04	0565	0553	0570		4
0	04	0566	0554	0767		5
0	02	0570	0767	0571		6
0	04	0571	0712	0766		7
0	04	0765	0726	0572		8
0	04	0572	0748	0770		9
0	16	0376	7161	0500		10
0	04	0767	0730	0572		11
0	04	0572	0750	0772		12

Адрес	Команда и числа					Пояснения	№ поз.
0400	0	04	0765	0701	0773		21
1	0	04	0765	0713	0774		2
2	0	16	0403	0410	0500		3
3	0						4
4	0						5
5	0						6
6	0						7
7	0						8
10	0		0500		0443		9
1	0	44	1001		0525		10
2	0	04	0726	0525	0736		11
3	0	01	1001	1001	0526		12
4	0	44	0526		0526		22
5	0	04	0726	0526	0737		2
6	0	04	0727	0526	0740		3
7	0	04	0730	0526	0741		4
20	0	04	0731	0526	0742		5
1	0	04	0732	0526	0743		6
2	0	04	0733	0526	0744		7
3	0	04	0746	0525	0756		8
4	0	04	0746	0526	0757		9
5	0	04	0747	0526	0760		10
6	0	04	0750	0526	0761		11
7	0	04	0751	0526	0762		12

Адрес	Команды и числа					Полученные	№ поз.
0430	0	04	0752	0526	0763		23
1	0	04	0753	0526	0764		2
2	0	05	0770	0770	0527		3
3	0	02	7761	0527	0527		4
4	0	02	1001	7762	0533		5
5	0	04	0527	0533	0775		6
6	0	44	0775		0775		7
7	0	04	0746	0726	0533		8
40	0	05	0775	0533	0776		9
1	0	04	0726	0746	0533		10
2	0	05	0775	0533	0777		11
3	0						12
4	0						24
5	0						2
6	0		0500		0476		3
7	0	13	0557	7724	0573		4
50	0	13	0477	0557	0456		5
1	0	13	0601	0573	0457		6
2	0	13	0605	0502	0461		7
3	0	61	7750	0552	0574		8
4	0	13	0604	0574	0460		9
5	0	52					10
6	0						11
7	0						12

Адрес	Команды и числа					Пояснения	№
			0601			AK	1
0601	4	02		0560			2
2	4				0561		3
3	2	02	0561				4
4	1	11		0456	0001		5
5	1	12		0457			6
6	1	11		0472	0001		7
7	1	12		0473			8
10	0						9
1	0						10
2	0		0500		0627		11
3	0	02	1003	7761	0513		12
4	0				0575		28
5	0	56	0630	0617	0617		2
6	0	13	0617	7726	0617		3
7	0						4
20	0	01	0576	0575	0575		5
1	0	02	0513	7761	0513		6
2	0	76		0616			7
3	0	04	0575	1001	0575		8
4	0	02	1001	0575	0575		9
5	0	04	0575	0553	0712		10
6	0		0712		0724		11
7	0						12

Адрес	Команды и числа					Полюс	№ во.
0630	0	05	1004	1004	0576		29
1	0						2
2	0						3
3	0		0500		0652		4
4	0		1001		0710		5
5	0		1001		0722		6
6	0		1003		0711		7
7	0		1003		0723		8
40	0	16	0641	7501	7610		9
1	0	72	0701	0027	0712		10
2	0	16	0643	7501	7610		11
3	0	72	0725	0027	0744		12
4	0	16	0645	7501	7610		30
5	0	72	0713	0027	0724		2
6	0	16	0647	7501	7610		3
7	0	72	0745	0027	0764		4
50	0	16	0651	7501	7610		5
1	0	72	0765	0027	0777		6
2	0						7
3	0		0500		0663		8
4	0	13	0677	0507	0174		9
5	0	13	0700	0507	0254		10
6	0	13	0201	0507	0175		11
7	0	75	7750	0507	0577		12

Адрес	Команды и числа					Пояснения	№ поз.
660	0	21	0577		0577		31
1	0	61	7751	0577	0577		2
2	0	13	0175	0577	0175		3
3	0						4
4	0		0500		0676		5
5	0	13	0202	0507	0200		6
6	0	13	0261	0510	0176		7
7	0	13	0262	0510	0255		8
70	0	13	0356	0510	0177		9
1	0	75	7750	0510	0600		10
2	0	21	0600		0600		11
3	0	61	7751	0600	0600		12
4	0	13	0177	0600	0177		32
5	0	13	0200	0600	0200		2
6	0						3
7	0	01		0520	0520		4
700	0	01		0534	0534		5
							6
							7
							8
							9
							10
							11
							12

числ	Команды и числа					Пояснения	№ пол.
			7161			ак	33
61	0		0500		7170		2
2	0	15		0727	7171		3
3	0	36		7170	0771		4
4	0	04	0766	0727	0572		5
5	0	15		0747	7171		6
6	0	36		7170	0771		7
7	0	04	0572	0747	0771		8
70	0						9
							10
							11
							12
							13
							14
							15
							16
							17
							18
							19
							20
							21
							22
							23
							24
							25
							26
							27
							28
							29
							30
							31
							32

Programa racchetov no metodu Prinjandzi dia zemi BALT-2200 B

```

1-REM "MARTIN"
10 DIM A$64
20 PRINT "PAZIMES NOSAUKUMS?"
30 INPUT A$
40 DIM X(15),Y(15)
50 PRINT "IEVADIT GRUPU APJOMUS, X (15/LINIJA)"
60 INPUT X(1),X(2),X(3),X(4),X(5),X(6),X(7),X(8),X(9),X(10),X(11),
X(12),X(13),X(14),X(15)
70 PRINT "IEVADIT MS(B) (15/LINIJA)"
80 INPUT Y(1),Y(2),Y(3),Y(4),Y(5),Y(6),Y(7),Y(8),Y(9),Y(10),Y(11),
Y(12),Y(13),Y(14),Y(15)
90 PRINT "IEVADIT GRUPU SKAITU"
100 INPUT N
110 PRINT "PEC SRIKANDI (0) VAI PEC MARTINOVA (1)?"
120 INPUT U
130 IF U=1 THEN 950
140 PRINT "IEVADIT SAKUMA B, INTERVALU"
150 INPUT C,K
160 PRINT "B","RSS"
170 FOR J=1 TO 10
180 S1,S2,S3,S4,S5=0
190 IF C=0 THEN 320
200 FOR I=1 TO N
210 S1=S1+X(I)*C
220 S2=S2+Y(I)
230 S3=S3+X(I)*C*2
240 S4=S4+Y(I)*2
250 S5=S5+X(I)*C*Y(I)
260 NEXT I
270 B=(I*S5-S2*S1)/(N*S3-S1*2)
280 S1=B*(S5-S1*S2/N)
290 S4=S4-S2*2/N
300 S2=S4-S1
310 PRINT C,S2
320 C=C+K
330 NEXT J
340 PRINT "VAI TURPINASJET? (1=JA, 0=NE)"
350 INPUT A
360 IF A=1 THEN 140
370 PRINT "IEVADIT B"
380 INPUT C
390 IF C=0 THEN 370
400 S1,S2,S3,S4,S5=0
410 FOR I=1 TO N
420 S1=S1+X(I)*C
430 S2=S2+Y(I)
440 S3=S3+X(I)*C*2
450 S4=S4+Y(I)*2
460 S5=S5+X(I)*C*Y(I)
470 NEXT I
480 B=(N*S5-S2*S1)/(N*S3-S1*2)
490 A=(S2-B*S1)/N
500 S=S3-S1*2/N

```

```
510 X1=(S1/N)12
520 S1=B*(S5-S1*S2/N)
530 S4=S4-S212/N
540 R=(S4-S1)/(N-3)
550 V=SQR(R*(1/N+X1/S))
560 W=SQR(R/S)
570 PRINT "VAI IZVADIT UZ RAKSTAMMASINAS? (1=JA, 0=NE)"
580 INPUT Q
590 IF Q=0 THEN 610
600 SELECT PRINT 211
610 PRINT HEX(03)
620 S2=S4-S1
630 PRINT
640 PRINT
650 PRINT A$
660 PRINT "GRUPU SKAITS =";N;" b=";C
670 PRINT
680 PRINT "          SRIKGANDI METODE"
690 PRINT
700 PRINT "G=";A,"S=";V
710 PRINT "E=";B,"S=";W
720 PRINT "H=";A/(A+B)
730 PRINT "TSS=";S2
740 PRINT
750 PRINT
760 SELECT PRINT 005
770 PRINT "VAI VEL B? (1=JA, 0=NE)"
780 INPUT U
790 IF U=1 THEN 370
800 PRINT
810 PRINT "VAI VELATIES NOTEIKT MS(B) VERTIBAS IZEJOT NO"
820 PRINT "REGRESIJAS LIKNES? (1=JA, 0=NE)"
830 INPUT X
840 IF X=0 THEN 910
850 PRINT "IEVADIT X"
860 INPUT X
870 PRINT "MS(B)=";A+B*X1C
880 PRINT
890 PRINT "VAI VEL X? (1=JA, 0=NE)"
900 GOTO 830
910 PRINT
920 PRINT "VAI TURPINASJET PEC MARTINOVA METODES? (1=JA, 0=NE)"
930 INPUT U
940 IF U=0 THEN 2340
950 PRINT "IEVADIT SAKUMA B, INTERVALU"
960 INPUT C,K
970 PRINT "B", "RSS"
980 FOR J=1 TO 10
990 S1,S2,S3,S4,S5=0
1000 C1=C-1
```

```

1010 IF C1=0 THEN 1140
1020 FOR I=1 TO N
1030 S1=S1+X(I)*I
1040 S2=S2+Y(I)*X(I)*I
1050 S3=S3+X(I)*I*I
1060 S4=S4+(Y(I)*X(I)*I)*I
1070 S5=S5+X(I)*I*Y(I)*X(I)*I
1080 NEXT I
1090 B=(N*S5-S2*S1)/(N*S3-S1*I)
1100 S1=B*(S5-S1*S2/N)
1110 S4=S4-S2*I/N
1120 S2=S4-S1
1130 PRINT C, S2
1140 C=C+K
1150 NEXT J
1160 PRINT "VAI TURPINASIE? (1-JA, 0-NE)"
1170 INPUT A
1180 IF A=1 THEN 950
1190 PRINT "IEVADIT B"
1200 INPUT C
1210 C1=C-1
1220 IF C1=0 THEN 1190
1230 S1, S2, S3, S4, S5=0
1240 FOR I=1 TO N
1250 S1=S1+X(I)*I
1260 S2=S2+Y(I)*X(I)*I
1270 S3=S3+X(I)*I*I
1280 S4=S4+(Y(I)*X(I)*I)*I
1290 S5=S5+X(I)*I*Y(I)*X(I)*I
1300 NEXT I
1310 B=(N*S5-S2*S1)/(N*S3-S1*I)
1320 A=(S2-B*S1)/N
1330 S=S3-S1*I/N
1340 X1=(S1/N)*I
1350 S1=B*(S5-S1*S2/N)
1360 S4=S4-S2*I/N
1370 R=(S4-S1)/(N-3)
1380 V=SQR(R*(1/N+X1/S))
1390 W=SQR(R/S)
1400 PRINT "VAI IZVADIT UZ RAKSTAMMASINAS? (1-JA, 0-NE)"
1410 INPUT Q
1420 IF Q=0 THEN 1440
1430 SELECT PRINT 211
1440 PRINT HEX(03)
1450 S2=S4-S1
1460 PRINT
1470 PRINT
1480 PRINT A$
1490 PRINT "GRUPU SKAITS =";N;" b=";C
1500 PRINT

```

```

1510 PRINT "          MARTINOVA METODE"
1520 PRINT
1530 PRINT "G="; B; "S="; W
1540 PRINT "E="; A; "S="; V
1550 PRINT "RSS="; S2
1560 PRINT
1570 PRINT
1580 SELECT PRINT 005
1590 PRINT "VAI VEL B? (1=JA, 0=NE)"
1600 INPUT U
1610 IF U=1 THEN 1190
1620 PRINT "VAI TURPINASIT H NOTRIKSANUT? (1=JA, 0=NE)"
1630 INPUT U
1640 IF U=0 THEN 2340
1650 G=B
1660 PRINT "KADU GRUPU PIENEMT PAR MINIMALO?"
1670 INPUT M
1680 F=X(M)
1690 N1=N-M+1
1700 PRINT "IEVADIT SAKUMA B, INTERVALU"
1710 INPUT C,K
1720 PRINT "B", "RSS"
1730 FOR J=1 TO 10
1740 S1,S2,S3,S4,S5=0
1750 C1=C-1
1760 IF C1=0 THEN 1890
1770 FOR I=M TO N
1780 S1=S1+(X(I)/F) ! C1
1790 S2=S2+Y(I)/X(I)* (X(I)/F) ! C
1800 S3=S3+(X(I)/F) ! C1 ! 2
1810 S4=S4+(Y(I)/X(I)* (X(I)/F) ! C) ! 2
1820 S5=S5+(X(I)/F) ! C1*Y(I)/X(I)* (X(I)/F) ! C
1830 NEXT I
1840 B=(N1*S5-S2*S1)/(N1*S3-S1 ! 2)
1850 S1=B*(S5-S1*S2/N1)
1860 S4=S4-S2 ! 2/N1
1870 S2=S4-S1
1880 PRINT C, S2
1890 C=C+K
1900 NEXT J
1910 PRINT "VAI TURPINASIT? (1=JA, 0=NE)"
1920 INPUT A
1930 IF A=1 THEN 1700
1940 PRINT "IEVADIT B"
1950 INPUT C
1960 C1=C-1
1970 IF C1=0 THEN 1940
1980 S1,S2,S3,S4,S5=0
1990 FOR I=M TO N
2000 S1=S1+(X(I)/F) ! C1

```

```

2010 S2=S2+Y(I)/X(I)*(X(I)/F)IC
2020 S3=S3+(X(I)/F)IC1I2
2030 S4=S4+(Y(I)/X(I)*(X(I)/F)IC)I2
2040 S5=S5+(X(I)/F)IC1*Y(I)/X(I)*(X(I)/F)IC
2050 NEXT I
2060 B=(N1*S5-S2*S1)/(N1*S3-S1I2)
2070 A=(S2-B*S1)/N1
2080 S1=B*(S5-S1*S2/N1)
2090 S4=S4-S2I2/N1
2100 PRINT "VAI IZVADIT UZ RAKSTAMMASINAS? (1=JA, 0=NE)"
2110 INPUT Q
2120 IF Q=0 THEN 2140
2130 SELECT PRINT 211
2140 PRINT HEX(03)
2150 S2=S4-S1
2160 PRINT
2170 PRINT "MINIMALA GRUPA:";M;"      ( X=";X(M);)"
2180 PRINT "b=";C;"      RSS=";S2
2190 PRINT
2200 G1=B*Y(1)/(Y(M)/X(M))
2210 PRINT "G(1)=";B
2220 PRINT "GO=";G1
2230 PRINT "GEN.DISP. =";G-G1
2240 PRINT "H=";(G-G1)/Y(1)
2250 PRINT
2260 PRINT
2270 SELECT PRINT 005
2280 PRINT "VAI VEL B? (1=JA, 0=NE)"
2290 INPUT U
2300 IF U=1 THEN 1940
2310 PRINT "VAI CITU MINIMALO CRUPU? (1=JA, 0=NE)"
2320 INPUT U
2330 IF U=1 THEN 1660
2340 PRINT "VAI TURPINASJET AR CITU GRUPU SKAITU? (1=JA, 0=NE)"
2350 INPUT U
2360 IF U=1 THEN 90
2370 PRINT "VAI TURPINASJET AR CITU PAZIMI? (1=JA, 0=NE)"
2380 INPUT U
2390 IF U=1 THEN 20
2400 END

```

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ала А.Я., Енкен В.Б. Наследуемость некоторых количественных признаков у сои под влиянием мутагенов. — В кн.: Теория химического мутагенеза, М., "Наука", 1971, стр. 176-181.
2. Ала А., Енкен В. Изменчивость генетической структуры популяции сои под воздействием мутагенов. — В кн.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин, 1972, стр. 5-12.
3. Ахунд-заде В.И. Малые мутации и их использование в селекции. — В кн.: Теория химического мутагенеза. М., "Наука", 1971, стр. 94-106.
4. Басовский К.З., Попов В.П. Сравнительная оценка различных методов определения коэффициентов наследуемости. — Генетика, 9, 10, 67-76, 1968.
5. Берг Р.Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка. — Ботанический журнал, 41, 3, 318-334, 1956.
6. Берг Р.Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка. — Ботанический журнал, 43, 1, 12-27, 1958.
7. Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд. — Вестник ЛГУ, 9, 2, 142-152, 1959.
8. Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Сб. III, Л., 1964, стр. 23-60.
9. Берг Р.Л., Колосова Л.Д. Корреляционные плеяды признаков у *Veronica serpyllifolia* L., *V. chamaedrys* L. и *V. Krylovii* Schischk. — Ботанический журнал, 56, 8, 1083-1094, 1971.

10. Болелова Э.А., Петрушина М.П. Влияние химических мутагенов на изменчивость количественных признаков сахарной свеклы. — В кн.: Генетика и селекция на Украине. Часть I. Киев, "Наукова думка", 1971, стр. 35-36.
11. Буйлов С.В., Андруцкий Н.А. Фенотипическая и генотипическая изменчивость признаков продуктивности у овец ромни-марш. — Генетика, 9, 9, 83-92, 1973.
12. Валевя С.А. Принципы и методы применения радиации в селекции растений. М., Атомиздат, 1967.
13. Васильева Л.А. Оценка генетической структуры популяции *Drosophila melanogaster* по признаку *radius incompletus*. Сообщение II. Проверка схем Райта и Фишера. — Генетика, 8, 1, 78-84, 1972.
14. Гельберг М.Г. Доверительный интервал для коэффициента наследуемости непрерывных признаков. — Генетика, 10, 3, 28-34, 1974.
15. Гинзбург Э.Х. Сравнение оценок показателя силы влияния. — Генетика, 5, 4, 150-160, 1969.
16. Гинзбург Э.Х. Вычисление показателя силы влияния. — Московское общество испытателей природы. Доклады за I-е полугодие 1968 г. Общая биология. М., 1970, стр. 63-64.
17. Гинзбург Э.Х. Оценка показателя силы влияния и планирование дисперсионного комплекса. — Генетика, 9, 3, 156-162, 1973.
18. Гинзбург Э.Х., Драгавцев В.А. Использование фоновых признаков в разграничении генотипической и экологической изменчивости. — Генетика, 6, 6, 154-164, 1970.

19. Гинзбург Э.Х., Никоро З.С. К вопросу о генетических корреляциях. Сообщение I. Плейотропия и неравновесность. — Генетика, 9, 2, 45-54, 1973.
20. Гинзбург Э.Х., Никоро З.С. К вопросу о генетических корреляциях. Сообщение II. Способы оценки. — Генетика, 9, 6, 148-155, 1973.
21. Глембоцкий Я.Л. Основные тенденции развития животноводства СССР в ближайшие два-три десятилетия и вытекающие отсюда задачи исследований по генетике и селекции животных, рационализации и совершенствованию методов племенной работы. — В кн.: Генетические основы селекции животных. М., "Наука", 1969, стр. 428-443.
22. Дильер В.Я. Изменчивость количественных признаков кормовых бобов (*Vicia faba L.*) под действием мутагенных факторов. — Известия Академии наук Латвийской ССР, 1, 95-102, 1966.
23. Дильер В.Я. Реакция на отбор в синтетических популяциях яровой пшеницы, облученных гамма-лучами и быстрыми нейтронами. — Известия Академии наук Латвийской ССР, 2, 45-47, 1969.
24. Дильер В.Я. Применение методов экспериментального мутагенеза в селекции ячменя. — В кн.: Теория химического мутагенеза. М., "Наука", 1971, стр. 234-245.
25. Дильер В.Я., Канац Г.Э., Эйзенберга В.Т. Действие АТФ и цистеина на индуцированную генотипическую вариабельность количественных признаков ячменя. — В кн.: Модификация эффекта ионизирующей радиации у растений. Рига, "Знание", 1971, стр. 93-106.

26. Динлер В.Я., Казац Г.Э., Эйзенберга В.Т. Выходность семян, рост и жизнеспособность растений, облученных быстрыми нейтронами и γ -лучами. - Радиобиология, 13, 3, 255-259, 1973.
27. Долгих С.Т., Твердохлебов В.А. Корреляционная зависимость у мутантов моркови и свеклы. - Генетика, 10, 1, 30-33, 1974.
28. Драгавцев В.А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях. - Вестник Академии наук Казахской ССР, 10, 33-42, 1963.
29. Драгавцев В.А. Метод оценки роли наследственности и среды в развитии признаков древесных растений, не требующих смены поколений. - Ботанический журнал, 51, 7, 938-946, 1966.
30. Драгавцев В.А. Аддитивная наследуемость и прогноз генетического улучшения видов древесных растений. - В кн.: Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, 1969а, стр. 21-22.
31. Драгавцев В.А. О возможности аппроксимации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке коэффициента повторяемости у растений. - Генетика, 5, 2, 30-35, 1969б.
32. Драгавцев В.А. Экспериментальное сопоставление трех принципов оценки генетической изменчивости в растительных популяциях. - Генетика, 8, 5, 28-34, 1972а.
33. Драгавцев В.А. Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и прогноза эффективности аналитической лесной селекции. - Доклады ученых-участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород, 1972. Пушкино, 1972б, стр. 60-70.

34. Драгавцев В.А. Пути и принципы выявления малых мутаций у растений. — В кн.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин, 1972г, стр. 47-54.
35. Драгавцев В.А. Быстрые методы разграничения генотипической и паратипической изменчивости количественных признаков в растительных популяциях. — Второй съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров. Выставка (тезисы работ). Выпуск III. М., 1972, стр. 138.
36. Драгавцев В.А. Методы популяционного эксперимента с растениями. В кн.: Успехи современной генетики. Вып. 5. М., "Наука", 1974г, стр. 221-228.
37. Драгавцев В.А. Основные методы оценки наследуемости у растений. — В кн.: Генетические методы в селекции растений. М., "Колос", 1974г, стр. 163-177.
38. Драгавцев В.А., Привалов Г.Ф., Бабакшнев А.Г. Применение статистического эффекта буферности к мутациям при поиске фоновых признаков у растений. — Генетика, 6, 10, 38-42, 1970.
39. Драгавцев В.А., В.И.Сажаров. К методике статистического анализа длительных модификаций в растительных популяциях. — Журнал общей биологии, 33, 6, 733-739, 1972.
40. Драгавцев В.А., Семенов В.И. Элементы дилеммального анализа. — В кн.: Генетические методы в селекции растений. М. "Колос", 1974, стр. 177-181.
41. Дубров А.П. Генетические и физиологические эффекты действия ультрафиолетовой радиации на высшие растения. — М. "Наука", 1968.

42. Бюкен В.Б. Использование экспериментального мутагена в селекции бобовых и других культур. М., "Колос", 1967.
43. Ливотковский Л.А., Эрвст Л.К., Ягушпольский И.И. Матричные модели количественных признаков в генетике. Сообщение IV. Влияние направленного отбора и сцепления на динамику популяции и оценки показателя наследуемости. - Генетика, 10, 6, 163-168, 1974.
44. Завертязев Б.П. Сравнительная оценка разных методов определения коэффициента наследуемости количественных признаков у молочного скота. - Генетика, 2, 3, 44-52, 1973.
45. Калашник Н.А. Изменчивость количественных признаков мутантов яровой пшеницы в разных условиях среды. Автореферат. Новосибирск, 1973.
46. Калашников А.Н. Наследуемость хозяйственно-полезных признаков у орловского рисама. - Генетика, 2, 8, 50-58, 1973.
47. Колосова Л.Д. К вопросу об эволюции корреляционных плеяд (на примере двух видов льнянок). - Журнал общей биологии, 22, 4, 409-416, 1971.
48. Коненля С.П., Бурсов В.Н., Дружков А.А., Нурмега Г.И. Наследуемость некоторых количественных признаков хлопчатника. - Генетика, 10, 11, 168-170, 1974.
49. Коников Б.В. Действие генов в онтогенезе позвоночных. - Успехи современной биологии, 71, 1, 107-122, 1971.
50. Давлес А. Генетические эффекты алкилирующих соединений. М., "Наука", 1970.
51. Левентуль Л.Х. Использование показателей силы влияния для оценки повторяемости признаков. - Доклады МОИП, Общая биология, 1969. М., 1971, стр. 134-135.

52. Лепер П.Р., Никоро З.С. Генетико-математические основы оценки племенных качеств животных. Новосибирск, "Наука", 1966.
53. Мальченко В.В. Изменчивость продуктивности у сои в третьем поколении после обработки ее семян химическими мутагенами. - Цитология и генетика, 2, 6, 533-537, 1969.
54. Мальченко В.В. Изменчивость урожая в M_4 линий сои, обработанной химическими мутагенами. - Генетика, 6, II, 64-69, 1970.
55. Мальченко В.В. Влияние мутагенов на изменчивость продуктивности сои в M_4 . - Цитология и генетика, 6, 2, III-III, 1972.
56. Мальченко В.В. О прогнозировании урожая при отборе на продуктивность в опытах по индуцированному мутагенезу растений. - Генетика, 2, I, 164-167, 1973.
57. Мамонтов Л.К. Влияние генотипа и условий года на некоторые показатели структуры урожая яровой пшеницы. - Генетика, 6, 9, 23-26, 1970.
58. Мартынов С.П. К применению принципа Фришгагди для оценки генотипической варiances количественных признаков пшеницы. В печати.
59. Меркурьева Е.К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М., "Колос", 1970.
60. Макеев А.Е., Степанов Д.Г. К вопросу о показателях силы влияния. - Генетика, 2, 173-175, 1967.
61. Мордвинова В.Г. Изменчивость и наследуемость количественных признаков при экспериментальном мутагенезе кукурузы. Автореферат. Харьков, 1974.
62. Никоро З.С. О некоторых случаях отрицательной генетической корреляции между родителями и потомками у крупного

рогатого скота. — В кн.: Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1965, стр. 7-35.

63. Никоро З.С., Васильева Л.А. Экспериментальная проверка возможности использования генетико-статистической модели для оценки неравновесности популяций. — Генетика, 10, 10, 58-67, 1974.
64. Никоро З.С., Киселева З.С. Соотношение генотипических и фенотипических корреляций. — В кн.: Вопросы математической генетики. Минск, "Наука и техника", 1969, стр. 129-138.
65. Никоро З.С., Роскицкий П.Ф. Прямые и косвенные способы определения коэффициента наследуемости. — Генетика, 9, 2, 170-178, 1972.
66. Никоро З.С., Стахан Г.А., Жаритонюк З.С., Васильева Л.А., Гинзбург Э.М., Решетникова П.Ф.
67. Никольский В.К., Манкевич О.М. Вычисление наследуемости количественных признаков амфидапloidов пшеницы методом дисперсионного анализа. — Бюллетень Института биологии. Вып. 6. Минск, Изд-во АН БССР, 1961, 239-244.
68. Орав Т., Орав И. Об эффективности отбора в популяциях ячменя. II. Отбор в популяциях, полученных при комбинированном действии облучения и этиленового газа. — Известия Академии наук Эстонской ССР. Биология, 22, I, 48-57, 1973.
69. Орлик А.П. Изменчивость и наследуемость качества зерна у мутантов озимой пшеницы. — Генетика, 9, 10, 7-15, 1973.
70. Острикова В.М. Анализ генотипической структуры растительных популяций методом фонных признаков. Автореферат. Алма-Ата, 1974.

71. Перегудов В.Н. Метод наименьших квадратов и его применение в исследованиях. М., "Статистика", 1965.
72. Петров С.А. Популяционно-генетический анализ некоторых признаков и свойств спонтанных гибридов тополей в Северном Тянь-Шане. - В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, "Карелия", 1970, стр. 62-66.
73. Петров С.А. О прогнозировании результатов отбора фенотипов по количественным признакам в популяциях древесных растений. - Лесоведение, 4, 73-78, 1972.
74. Петров С.А. Влияние некоторых статистических параметров популяции на эффективность отбора фенотипов по количественным признакам. - В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974, стр. 89-92.
75. Петров С.А., Драгавцев В.А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений. - Лесоведение, 5, 84-92, 1969.
76. Петухов В.Л. Наследуемость молочности и жирномолочности у крупного рогатого скота в зависимости от уровня продуктивности стада. - Генетика, 4, 6, 46-54, 1968.
77. Плохинский Н.А. Наследуемость. СО АН СССР. Новосибирск, 1964.
78. Плохинский Н.А. Показатели силы влияния. - Генетика, 5, 160-172, 1966.
79. Плохинский Н.А. Наследуемость и повторяемость. В кн.: Генетические основы селекции животных. М., "Наука", 1969а, стр. 64-93.
80. Плохинский Н.А. Руководство по биометрии для зоотехников. М., "Колос", 1969б.

81. Плохинский Н.А. Внутриклассовый коэффициент корреляции как показатель силы влияния. — Московское общество испытателей природы. Доклады за I-е полугодие 1968 г. Общ. биология. М., 1970а, стр. 59-60.
82. Плохинский Н.А. Дисперсионный анализ силы влияния. — В кн.: Новое в биометрии. М., 1970б, стр. 31-67.
83. Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970в.
84. Плохинский Н.А. О генетике количественных признаков. — Цитология и генетика, 5, 6, 557-565, 1971.
85. Плохинский Н.А. Движение групповой генетической информации. В кн.: Математические методы в биологии, М., 1972, стр. 5-36.
86. Роне В.М. Возможности оценки аддитивной вариации признаков ели обыкновенной. — Лесоведение, 4, 79-84, 1972.
87. Роне В.М. Способы определения компонентов эффективности отбора в популяции ели обыкновенной. — В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции и семеноводства. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974, стр. 100-102.
88. Сахаров В.И. Принципы семеноводства сосны обыкновенной в лесах Кокчезау-Мунчактинского мелкопесочника. Автореферат. Алма-Ата, 1969.
89. Симонгулян Н.Г. Наследуемость количественных признаков у хлопчатника. — Генетика, 6, 1, 15-23, 1970.
90. Симонгулян Н.Г., Саакова С.Г. Наследуемость и изменчивость признаков мецсортовых и отдаленных гибридов хлопчатника при разном полизисе рецессива. — Генетика, 10, 4, 5-12, 1974.

91. Симонгулян Н.Г., Эль-Атами А.И. Компоненты генотипической вариации и наследуемость признаков отдаленных гибридов хлопчатника. — Генетика, II, 2, 38-46, 1975.
92. Сичгарь В.И., Шварников П.К., Марьяшкин В.Ф. Изменчивость количественных признаков у озимой пшеницы, индуцированная химическими соединениями. — Генетика, II, 2, 5-13, 1975.
93. Сойфер В.Н. Молекулярные механизмы мутагенеза. М., "Наука", 1969.
94. Снедокор Д.У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Сельхозгиз, 1961.
95. Солдатов П.К., Махмудова З.В. Изменчивость продуктивности растений винограда и ее наследование вегетативным потомством. — Генетика, 7, 1, 30-41, 1971.
96. Тарасенко Н.Д. Использование ионизирующих излучений и химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных растений. — В кн.: Генетические методы в селекции растений. М., "Колос", 1974, стр. 106-119.
97. Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд. — Вестник ЛГУ, 9, 2, 137-141, 1959.
98. Терентьев П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., 1960, стр. 27-36.
99. Топорнина Н.А. К вопросу о наследуемости количественных признаков у растений. — В кн.: Практические задачи генетики в сельском хозяйстве. М., "Наука", 1971, стр. 308-317.

100. Турбин Н.В., Савченко В.К., Бормотов В.Е. Наследуемость показателей продуктивности полигибридов сахарной свеклы. — В кн.: Вопросы математической генетики. Минск, "Наука и техника", 1969, стр. 28-36.
101. Урбах В.Ю. О показателях силы влияния в дисперсионном анализе. — Генетика, 4, 8, 155-164, 1968.
102. Урбах В.Ю. Оценка показателя наследуемости по результатам выборочного опыта. — Генетика, 10, 2, 171-175, 1974.
103. Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей. М., Госстатиздат, 1968.
104. Хьютсон А. Дисперсионный анализ. М., "Статистика", 1971.
105. Шмальгаузен И.И. Организмы как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1938.
106. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1946.
107. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., "Наука", 1968.
108. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л., "Наука", 1969.
109. Шутка И. Изучение действия мутагенов на изменчивость количественных признаков у кукурузы. Автореферат. Л., 1970.
110. Abrams R., Frey K.J. Variation in quantitative characters of oats (*Avena sativa* L.) after various mutagen treatments. — Crop Sci., 4, 163-168, 1964.
111. Adams M.W., Semeniuk G. The heritability of reaction in alfalfa to common leafspot. — Agron.J., 50, 11, 677-679, 1958.
112. Al-Jibouri, H.A., Miller P.A., Robinson H.F. Genotypic and environmental variances and covariances in an upland cotton cross of interspecific origin. — Agron.J.,

50, 10, 633-636, 1958.

113. Albrechsten R.S., Davis R.L., Keim W.F. Components of seed yield and associated characteristics in *Lotus corniculatus* L. - *Crop Sci.*, 6, 4, 355-358, 1966.
114. Ali-Khan S.T., Weibel D.E. Heritability and interrelationships of some agronomic characters in grain sorghum. - *Canad. J. Plant Sci.*, 49, 2, 217-218, 1969.
115. Allard R.W. Principles of plant breeding. N.Y.-Lond.-Sydney, 1966.
116. Anand S.C., Torrie J.H. Heritability of frequencies and intensity of seed coat mottling and smudginess and interrelationships with other traits in soybeans. - *Crop Sci.*, 4, 2, 185, 1964.
117. Bates R.P., Henson R.P. Studies of inheritance in *Lespedeza cuneata* Don. - *Agron. J.*, 47, 11 503-507, 1955.
118. Bellman K., Ahrens H. Zum gegenwertigen Stand der Anwendungsmoglichkeiten der biometrischen Genetic in der Pflanzenzuchtung. I Teil. Die verschiedenen Formen der genetischen Variabilitat und ihre Bedeutung in der Pflanzenzuchtung. - *Der Zuchter*, 35, 4 156-174, 1965.
119. Bhafia C.R., Swaminathan M.S. Induced polygenic variability in bread wheat and its bearing on selection procedures. - *Z. Pflanzenzuchtung*, 48, 4, 317-326, 1962.
120. Blixt S. (ed). A presentation of the Lamrechtian *Pisum* material. Sweden, Weibullsholm Plant Breeding Institution, 1964.
121. Borojeviš K. The effect of irradiation and selection after irradiation on the number of kernels per spike in wheat. - In: The use of induced mutations in plant breeding. Oxford-Lond.-Edinburgh-N.Y.-Paris-Frankfurt, 1965,

122. Borojeviš K. Studies on radiation-induced mutations in quantitative characters of wheat (*Triticum vulgare*). - In: Mutations and plant breeding. Vienna, JABA, 1966, p. 15-38.
123. Borojeviš K. Genetic changes in quantitative characters of irradiated population. - Japan J. Genetics, 44, Suppl. 1, 404-416, 1969.
124. Borojeviš K., Borojeviš S. Stabilisation of induced genetic variability in irradiated populations of vulgare wheat. - In: Induced mutations in plants. Vienna, IAEA, 1969, p. 399-432.
125. Borthakur D.N., Poethlman J.M. Heritability and genetic advance for kernel weight in barley (*Hordeum vulgare* L.). - Crop Sci., 10, 4, 452-453, 1970.
126. Broemeling L.D. Confidence intervals for measures of heritability. - Biometrics, 25, 2 424-427, 1969.
127. Brok R.D. Induced mutations affecting quantitative characters. - In: The use of induced mutations in plant breeding. Oxford-Lond.-Edinburgh-N.Y.-Paris-Frankfurt, 1965, p. 451-464.
128. Byrd W.P. Genetic and environmental variances in segregating and non-segregating populations. - Iowa State Coll. J. Sci., 30, 3, 333-334, 1956.
129. Chung J.H., Liang G.H. Some biometrical studies on nine agronomic traits in grain sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench. I. Variance components and heritability estimates. - Can. J. Genet. and Cytol., 12, 2, 288-296, 1970.
130. Cope W.A., Rawlings J.O. Inheritance of forage yield and certain morphological and fruiting characteristics in crownvetch. - Crop Sci., 10, 5, 550-553, 1970.

131. Day A.D., Down E.E., Frey K.J. Association between diastatic power and certain visible characteristics and heritability of diastatic power in barley. - *Agron. J.*, 47, 4, 163-165, 1955.
132. Dudley J.W., Moll R.H. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. - *Crop Sci.*, 9, 3, 257-262, 1969.
133. Ehrenberg L., Ekman G., Gustafsson A., Jansson G., Lundqvist U. Variation in quantitative and biochemical characters in barley after mutagenic treatments. - In: *The use of induced mutations in plant breeding*. Oxford-Lond.-Edinburgh-N.Y.-Paris-Frankfurt, 1965, p. 477-490.
134. Einspahr D.W., Van Buijtenen J.P., Peckham J.R. Natural variation and heritability in triploid aspen. - *Silvae Genetica*, 12, 2 51-58, 1963.
135. El-Royby M.M., Penny L.H. Variation and covariation in a high oil population of corn (*Zea mays* L.) and their implications in selection. - *Crop Sci.*, 7, 3, 216-219, 1967.
136. Everson E.H., Seeborg E.F. The heritability of milling quality in wheat as measured by the separation of the bran and endosperm. *Agron. J.*, 50, 9, 511-513, 1958.
137. Falconer D.S. *Introduction to quantitative genetics*. Edinburgh-Lond., 1960.
138. Frey K.J. Mutation breeding for quantitative attributes. - In: *The use of induced mutations in plant breeding*. - Oxford-Lond.-Edinburgh-N.Y.-Paris-Frankfurt, 1965, p. 465-475.

139. Frey K.J., Horner T. Compression of actual and predicted gains in barley selection experiments. - *Agron. J.*, 47, 4, 186-188, 1955.
140. Frey K.J., Horner T. Heritability in standart units. - *Agron. J.*, 49, 2, 59-62, 1957.
141. Fryzell P.A. A genetic analysis of yield in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). - *Iowa State Coll. J. Sci.*, 30, 3, 364, 1956.
142. Gaul H. Induced mutations in plant breeding. - *Genetics Today*, 3, 639, 1965.
143. Gaul H. Züchterische Bedeutung von Kleinmutationen. I. Durch Röntgenstrahlen inducierte Variabilität von Kornertrag, Korngröße und Vegetationslänge bei der Gerste Hlaisa. - *Z. Pflanzenzüchtung*, 55, 1, 1-20, 1966.
144. Gaul H. Studies on populations of micromutants in barley and wheat without and with selection. - *Inducierte Mutatin und ihre Nutzung*. Abhandl. Dtsch. Akad. Wiss. Klasse Med., 2, 269-281, 1967.
145. Grafius J.E. A statistical model for estimating the components of genetic variance in bulk yield tests of selfpollinated small grains. - *South Dakota Michigan Agric. Exper. Stat. Techn. Bull.*, 9, 1952.
146. Gregory W.C. X-ray breeding of peanuts (*Arachis hypogaea* L.). - *Agron. J.*, 47, 9, 396-399, 1955.
147. Griffiths D.J., Johnston T.D. The use of an irradiation technique in oat breeding. - *Rad. Bot.*, 2, 41-52, 1962.
148. Hallauer A.R. Heritability of prolificacy in maize. - *J. Heredity*, 65, 3, 163-168, 1974

149. Hazel L.N. The genetic basis for constructing selection indexes. - *Genetics*, 38, 476-490, 1943.
150. Hogarth D.M. Quantitative inheritance studies in sugar cane. I. Estimation of variance components. - *Austral. J. Agr. Res.*, 22, 1, 93-102, 1971a.
151. Hogarth D.M. Quantitative inheritance studies in sugar cane. II. Correlations and predicted responses to selection. - *Austral. J. Agr. Res.*, 22, 1, 103-109, 1971b.
152. Horn W. Zur Schätzung der genotypischen Varianzen bei Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer. - *Acta Agric. Scand.*, Suppl. 16, 91-97, 1966.
153. Hühn M. Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. I. Modification Methode von Sakai zur Schätzung der Genetischen, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population. - *Silvae Genetica*, 18, 5-6, 186-192, 1969.
154. Jha H.N., Ram A. A note on correlation and partial regression studies between yield attributing characters in wheat. - *Indian J. Agron.*, 13, 3, 200-202, 1968.
155. Jogi B.S. The heritability of agronomic and disease reaction characters in two barley crosses. - *Agron. J.*, 48, 7, 293-296, 1956.
156. Joshi S.N., Frey K.J. Genetic variability in oats from recurrent and alternate treatment with physical and chemical mutagens. - *Rad. Bot.*, 2, 6, 513-520, 1967.
157. Joshi S.N., Frey K.J. Mutagen induced variability for oat seed weight in selected and unselected populations. - *Rad. Bot.*, 2, 6, 501-507, 1969.

158. Kaw R.N. Genetic variability in quantitative characters of indian barley. - Indian J. Agric. Sci., 36, 6, 301-310, 1966.
159. Kedharnath S., Chetty C.K.R., Rawat M.S. Estimation of genetic parametrs in teak (*Tectonia grandis*) without raising progeny. - Indian Forster, 95, 4, 238-245, 1969.
160. Keller L.K.R., Likens S.T. Estimates of heritability in hops *Humulus lupulus*. - Agron. J., 47, 11, 518-522, 1955.
161. Khadr F.H. Variation and covariation of seed weight and its components in wheat following irradiation, EMS, and hybridization. - Theor. Appl. Genet., 40, 6, 280-285, 1970.
162. Kneebone W.R. Heritabilities in sand bluestem (*Andropogon ballii* Hack.) as estimated from parental clones and their open-pollination progenies. - Agron. J., 50, 8, 459-461, 1958.
163. Kryll G.F., Frey J.K. Genetic variability in oats following hibridization and irradiation. Crop Sci., 1, 141-146, 1961.
164. Kwon S.H., Torrie J.H. Heritability of and interrelationships among traits of two soybean populations. - Crop Sci., 4, 2, 196, 1964.
165. Lerner I.M. The genetic basis of selection. N.Y.-Lond., 1958.
166. Liang G.H.L., Overley C.B., Casady A.J. Interrelations among agronomic characters in grain sorghum (*Sorghum bicolor* Moench.). - Crop Sci., 9, 3, 299-302, 1969.
167. Liepa I. Biometrija. Riga, "Zvaigzne", 1974.

168. Lee B.T.O., Parsons P.A. Selection, prediction and response. - Biol. Rev., 43, 2, 139-174, 1968.
169. Lush L. Animal breedings plans. Iowa State College Press, 1945.
170. Matsuo I., Onozawa Y. Studies on mutation by radiation and chemicals (2). - Japan J. Breeding, 11, 295-299, 1961.
171. Mc Collum G.D. Heritability and genetic correlation of some onion bulb traits. Estimats from S_1 off opinon-parent regression. - J. Heredity, 57, 3, 105-110, 1966.
172. Miller P.A., Williams J.C., Robinson Jr.H.F., Comstock R.E. Estimates of genotypic and environmental variances and covariances in upland cotton and their implications in selection. - Agron. J., 50, 3, 126-131, 1958.
173. Nakamura N. Studies on the breeding of *Allium cepa* L. II. Responses of selection for lodging date in the open pollinated population. - Japan J. Breeding, 12, 1, 13-16, 1962.
174. Namkoong G., Miller D.L. Estimation of non linear parameters for a non-asymptotic function. - Biometrics, 24, 2, 439-440, 1968.
175. Namkoong G., Squillace A.E. Problems in estimating genetic variance by Shrikhandes method. - Silvae Genetica, 19, 2-3, 74-77, 1970.
176. Oka H.J., Hayashi J., Shiojiri J. Induced mutation of polygenes for quantitative characters in rice. - J. Heredity, 49, 11-14, 1958.

177. Papa K.E., Williams J.H., Hanway D.G. Effectiveness of selection for quantitative characters in the third generation following irradiation of soy bean seeds with X-rays and thermal neutrons. - *Crop Sci.*, 1, 87, 1961.
178. Parlevliet J.E., Coutant R.B. Selection for combining ability in pyrethrum, *Chrysanthemum cinerariaefolium* Vis. - *Euphytica*, 19, 1, 4-11, 1970.
179. Paroda R.S., Joshi A.B. Correlations, path coefficients and the implication of discriminant function for selection in wheat (*Triticum aestivum*). - *Heredity*, 25, 3, 383-392, 1970.
180. Petr F.C., Frey K.J. Genotypic correlations, dominance and heritability of quantitative characters in oats. - *Crop Sci.*, 6, 3, 259-262, 1966.
181. Raney H.H., Miller P.A. Partitioned genetic variances for several characters in a cotton population of inter-specific origin. - *Crop Sci.*, 6, 2, 123-125, 1966.
182. Rasmussen D.S., Glass R.L. Estimates of genetic and environmental variability in barley. - *Crop Sci.*, 7, 3, 185-188, 1967.
183. Rawlings J.O., Hanway D.G., Gardner C.O. Variation in quantitative characters of soybeans after seed irradiation. - *Agron. J.*, 50, 9, 524-528, 1958.
184. Robinson H.F., Comstock R.F., Harvey P.H. Genetic variances in open pollinated varieties of corn. - *Genetics*, 40, 1, 45-60, 1955.
185. Rommingen K. The effect of selection on heritabilities estimated by twice the parent-offspring correlation. - *Acta Agric. Scand.*, 22, 4, 200-204, 1972.

186. Rowe K.E. Prediction of genetic improvement in a finite population under selection. - Diss. Abstr., B, 27, 11, 3788, 1967.
187. Rutger J.N., Schaller C.W., Digkson A.D., Williams J.C. Variation and covariation in agronomic and malting quality characters in barley. I. Heritability estimates. - Crop Sci., 6, 3, 231-234, 1966.
188. Sakai K.J., Hatakeyama S. Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progeny. - Silvae Genetica, 12, 5, 152-157, 1963.
189. Sakai K.J., Mukaide H. Estimation of genetic, environmental, and competition variances in standing forests. - Silvae Genetica, 16, 5-6, 149-152, 1967.
190. Scheinberg E. The sampling variance of the relative efficiency of indirect to direct selection when using variance-covariance components. - Austral. J. Statist., 9, 1, 35-40, 1967.
191. Scossiroli R.E., Palenzona D.L., Scossiroli-Pellegrini S. Studies of the induction of new genetic variability for quantitative traits by seed irradiation and its use for wheat improvement. - In: Mutations and plant breeding. Vienna, IAEA, 1966, p. 197-229.
192. Searle S.R. Phenotypic, genetic and environmental correlations. - Biometrics, 17, 3, 474-480, 1961.
193. Shrikhande V.J. Some considerations in designing experiments on coconut trees. - J. Indian Soc. Agric. Statist., 9, 82-99, 1957.
194. Smith H.F. An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops. - J. Agric. Sci., 28, 1, 1-23, 1938.

195. Smoček J. Prediction of relative efficiency of some selection indices used in winter wheat. - *Biologia Plantarum*, 12, 3, 216-223, 1970.
196. Thomas J.R. Heritabilities and associations of field yield components and seed yield in tall fescue (*Festuca arundinacea*, Schreb). - *Diss. Abstr.*, B, 27, 11, 3759-3760, 1967.
197. Wallace A.T., Middleton G.K., Comstock R.E., Robinson H.F. Genotypic variances and covariances of six quantitative characters in oats. - *Agron. J.*, 46, 484-488, 1954.
198. Warner J.N. A method for estimating heritability. - *Agron. J.*, 44, 8, 427-430, 1952.
199. Weibel D.E. Inheritance of quantitative characters in wheat. - *Iowa State Coll. J. Sci.*, 30, 3, 450-451, 1956.
200. Williams J.H., Hanway D.G. Genetic variation in oil and protein content of soybeans induced by seed irradiation. - *Crop Sci.*, 1, 1, 34-36, 1961.
201. Wright J.W. Genetic variation among 140 half sib scotch pine families derived from 9 stands. - *Silvae Genetica*, 12, 3, 83-89, 1963.
202. Yassin T.E. Genotypic and phenotypic variances and correlations in field beans (*Vicia faba* L.). - *J. Agric. Sci.*, 81, 3, 445-448, 1973.
203. Young S.S. Computer simulation of directional selection in large populations. I. The programme, the additive and dominance models. - *Genetics*, 53, 1, 189-205, 1966.