

А. С. СЕРЕБРОВСКИЙ, член-корреспондент Академии Наук СССР

**ТРЕТИЙ ВАРИАНТ «МЕТОДА ТРЕУГОЛЬНИКА»**

При применении «метода треугольника» <sup>(1,2)</sup> при анализе количественных признаков решающее значение имеет та точность, с которой мы наносим эмпирические точки на  $M-\sigma^2$ -поле. При небольших sibсах рассеивание под влиянием случайности выборки и паратипической изменчивости может оказаться столь значительным, что рисунок «треугольника» окажется смазанным и недоступным для прочтения. В нашем предыдущем сообщении <sup>(1,2)</sup> мы наметили прием «слияния sibсов», который, повышая объем sibса (число особей, составляющих sibс), уточняет положение эмпирической точки на поле.

В настоящем сообщении мы описываем новый вариант метода треугольника, основанный на слиянии sibсов. При этом мы сливаем sibсы, полученные от одного и того же самца и нескольких его дочерей, имеющих одну мать, т. е. являющихся полными сестрами. В сообщении <sup>(2)</sup> мы видели интересные преимущества, даваемые скрещиванием отца с дочерью (фиг. 1, 1). Настоящий вариант является распространением этого случая на несколько дочерей.

Скрещивание отца с двумя дочерьми (от одной матери) дает 10 возможных типов моногибридных браков, как перечислено в заголовке табл. 1. При этом типы 5 и 6 дают слитые sibсы с одной и той же характеристикой  $M=i, \sigma^2=1/2i^2$ . Таким образом полный рисунок (каркас) состоит из 9 теоретических точек. В табл. 1 даны также частоты различных типов скрещиваний в предположении, что популяция свободна. На фиг. 1, 2 представлен получающийся в итоге «треугольник» из 9 точек. Каждая точка изображена



Фиг. 1.

Таблица 1

## Типы скрещиваний отца с 2 дочерьми

Родительские скрещивания		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
тип	общая вероятн.	$aa \times aa$ $aa \times aa$ 0 0	$aa \times aa$ $aa \times Aa$ $\frac{1}{4}i^3 / \frac{3}{16}i^2$	$aa \times Aa$ $aa \times Aa$ $\frac{1}{2}i^4 / \frac{1}{16}i^2$	$Aa \times aa$ $Aa \times Aa$ $\frac{3}{4}i^7 / \frac{7}{16}i^2$	$Aa \times Aa$ $Aa \times Aa$ $i^1 / \frac{1}{2}i^2$	$Aa \times aa$ $Aa \times AA$ $i^1 / \frac{1}{2}i^2$	$Aa \times Aa$ $Aa \times AA$ $\frac{5}{4}i^7 / \frac{7}{16}i^2$	$Aa \times AA$ $Aa \times AA$ $\frac{6}{4}i^1 / \frac{1}{4}i^2$	$AA \times Aa$ $AA \times AA$ $\frac{7}{4}i^3 / \frac{3}{16}i^2$	$AA \times AA$ $AA \times AA$ $2i^0$
		$aa \times aa$	$q^4$	$q^4$	—	—	—	—	—	—	—
$aa \times Aa$	$2pq^3$	$\frac{1}{2}pq^3$	$pq^3$	$\frac{1}{2}pq^3$	—	—	—	—	—	—	—
$aa \times AA$	$p^2q^2$	—	—	$p^2q^2$	—	—	—	—	—	—	—
$Aa \times aa$	$2pq^3$	—	—	$\frac{1}{2}pq^3$	$pq^3$	$\frac{1}{2}pq^3$	—	—	—	—	—
$Aa \times Aa$	$4p^2q^2$	—	—	$\frac{1}{4}p^2q^2$	$p^2q^2$	$p^2q^2$	$\frac{1}{2}p^2q^2$	$p^2q^2$	$\frac{1}{4}p^2q^2$	—	—
$Aa \times AA$	$2p^3q$	—	—	—	—	$\frac{1}{2}p^3q$	—	$p^3q$	$\frac{1}{2}p^3q$	—	—
$AA \times aa$	$p^3q^3$	—	—	—	—	—	—	—	$p^2q^2$	—	—
$AA \times Aa$	$2p^3q$	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{1}{2}p^3q$	$p^3q$	$\frac{1}{2}p^3q$
$AA \times AA$	$p^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$p^4$
Итого	1	$\frac{q^3(q+1)}{2}$	$pq^3$	$pq^2 \left(1 + \frac{q}{4}\right)$	$pq^2$	$\frac{pq}{2}$	$\frac{p^2q^2}{2}$	$p^2q$	$p^2q \left(1 + \frac{p}{4}\right)$	$p^3q$	$\frac{p^3(p+1)}{2}$
При $p=q=\frac{1}{2}$		$\frac{3}{32}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{9}{64}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{32}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{9}{64}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{32}$
Относительная частота		6	4	9	8	8 $\underbrace{\hspace{1cm}}$ 2		8	9	4	6

## Типы скрещиваний отца с 4 дочерьми

Родит. скрещивание ♂ ♀	Общая вероятность	Точки каркаса										и т. д.	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
		$M=0$ $\sigma^2=0$	$\frac{1}{8} i$ $\frac{7}{64} i^2$	$\frac{2}{8} i$ $\frac{12}{64} i^2$	$\frac{3}{8} i$ $\frac{15}{64} i^2$	$\frac{4}{8} i$ $\frac{16}{64} i^2$	$\frac{5}{8} i$ $\frac{23}{64} i^2$	$\frac{6}{8} i$ $\frac{28}{64} i^2$	$\frac{7}{8} i$ $\frac{31}{64} i^2$	$\frac{8}{8} i$ $\frac{32}{64} i^2$	$\frac{9}{8} i$ $\frac{31}{64} i^2$		$\frac{10}{8} i$ $\frac{31}{64} i^2$
$aa \times aa$ . . . . .	$q^4$	$q^4$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$aa \times Aa$ . . . . .	$2pq^3$	$\frac{1}{8} pq^3$	$\frac{4}{8} pq^3$	$\frac{6}{8} pq^3$	$\frac{4}{8} pq^3$	$\frac{1}{8} pq^3$	—	—	—	—	—	—	—
$aa \times AA$ . . . . .	$p^2q^2$	—	—	—	—	$p^2q^2$	—	—	—	—	—	—	—
$Aa \times aa$ . . . . .	$2pq^3$	—	—	—	—	$\frac{1}{8} pq^3$	$\frac{4}{8} pq^3$	$\frac{6}{8} pq^3$	$\frac{4}{8} pq^3$	$\frac{1}{8} pq^3$	—	—	—
$Aa \times Aa$ . . . . .	$4p^2q^2$	—	—	—	—	$\frac{1}{64} p^2q^2$	$\frac{8}{64} p^2q^2$	$\frac{28}{64} p^2q^2$	$\frac{56}{64} p^2q^2$	$\frac{70}{64} p^2q^2$	$\frac{56}{64} p^2q^2$	$\frac{1}{64} p^2q^2$	и т. д.
$Aa \times AA$ . . . . .	$2p^3q$	—	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{1}{8} p^3q$	$\frac{4}{8} p^3q$	—	и т. д.
и т. д.													
Относительная частота при $p = q = \frac{1}{2}$	—	4.5	2	3	2	5	2.5	5	5.5	5.5	5.5	—	—

Точки каркаса (1—13) и типы скре

Родительские скрещивания		1	2	3	4	5	6	
Т и п ы	вероят- ность	1	2	3	4	5	6	7
		$aa \times aa$ $\times aa$ $\times aa$	$aa \times aa$ $\times aa$ $\times Aa$	$aa \times aa$ $\times Aa$ $\times Aa$	$aa \times Aa$ $\times Aa$ $\times Aa$	$Aa \times aa$ $\times aa$ $\times Aa$	$Aa \times aa$ $\times Aa$ $\times Aa$	$Aa \times aa$ $\times aa$ $\times AA$
$aa \times aa$ . .	$q^4$	$q^4$	—	—	—	—	—	—
$aa \times Aa$ . .	$2pq^3$	$\frac{1}{4} pq^3$	$\frac{3}{4} pq^3$	$\frac{3}{4} pq^3$	$\frac{1}{4} pq^3$	—	—	—
$aa \times AA$ . .	$p^2q^2$	—	—	—	$p^2q^2$	—	—	—
$Aa \times aa$ . .	$2pq^3$	—	—	—	$\frac{1}{4} pq^3$	$\frac{3}{4} pq^3$	$\frac{3}{4} pq^3$	—
$Aa \times Aa$ . .	$4p^2q^2$	—	—	—	$\frac{1}{16} p^2q^2$	$\frac{6}{16} p^2q^2$	$\frac{15}{16} p^2q^2$	
$Aa \times AA$ . .	$2p^3q$	—	—	—	—	—	—	—
$AA \times aa$ . .	$p^2q^2$	—	—	—	—	—	—	—
$AA \times Aa$ . .	$2p^3q$	—	—	—	—	—	—	—
$AA \times AA$ . .	$p^4$	—	—	—	—	—	—	—
Итого при $p = q = \frac{1}{2}$	—	$\frac{1}{64} + \frac{1}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{1}{64} \quad \frac{1}{16}$ $\frac{1}{64} \quad \frac{1}{256}$	$\frac{3}{64} \quad \frac{6}{256}$	$\frac{3}{64} \quad \frac{12}{256}$	$\frac{3}{256}$

Относительная частота при  $p = q = \frac{1}{2}$

20	12	12	25	18	$\frac{24}{27}$	3
----	----	----	----	----	-----------------	---

Число точек на фиг. 1, 2 (4 - 1 точка)

5	3	3	6	4	7
---	---	---	---	---	---

группой точек в соответствии с частотой каждой из 9 точек каркаса, при условии  $p=q=1/2$ . Табл. 3 (стр. 569) и фиг. 1, 3, построенные аналогичным образом, относятся к случаю трех дочерей. Здесь возможно уже 16 типов скрещиваний, из них 6 и 7, 8 и 9 и 10 и 11 дают попарно слитые sibсы с одинаковыми характеристиками, поэтому получается 13-точечный каркас треугольника.

Табл. 2 (стр. 570—571) и фиг. 1, 4 дают 17-точечный каркас со соответствующими частотами для случая 4 дочерей.

Таблица 3

щиваний (1—16) отца с 3 дочерьми

7		8		9	10	11	12	13	
8	9	10	11	12	13	14	15	16	
$Aa \times Aa$ $\times Aa$ $\times Aa$	$Aa \times aa$ $\times Aa$ $\times AA$	$Aa \times aa$ $\times AA$ $\times AA$	$Aa \times Aa$ $\times Aa$ $\times AA$	$Aa \times Aa$ $\times AA$ $\times AA$	$Aa \times AA$ $\times AA$ $\times AA$	$AA \times Aa$ $\times Aa$ $\times AA$	$AA \times Aa$ $\times AA$ $\times AA$	$AA \times AA$ $\times AA$ $\times AA$	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	
$\frac{1}{4} pq^3$	—	—	—	—	—	—	—	—	
20		15							
$\frac{8}{16} p^2 q^2$	$\frac{12}{16} p^2 q^2$	$\frac{3}{16} p^2 q^2$	$\frac{12}{16} p^2 q^2$	$\frac{6}{16} p^2 q^2$	$\frac{1}{16} p^2 q^2$	—	—	—	
$\frac{1}{4} p^3 q$	—	—	$\frac{3}{4} p^3 q$	$\frac{3}{4} p^3 q$	$\frac{1}{4} p^3 q$	—	—	—	
—	—	—	—	—	$p^2 q^2$	—	—	—	
—	—	—	—	—	$\frac{1}{4} p^3 q$	$\frac{3}{4} p^3 q$	$\frac{3}{4} p^3 q$	$\frac{1}{4} p^3 q$	
—	—	—	—	—	—	—	—	$p^4$	
$\frac{1}{64}$	$\frac{8}{256}$	$\frac{12}{256}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{12}{256}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{6}{256}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{1}{256}$	$\frac{1}{64}$
$\frac{1}{64}$						$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{64}$		
16		12		18	25	12	12	20	
28		27							
7		7		4	6	3	3	5	

Здесь (табл. 2) в заголовке даны не типы скрещивания, а прямо точки каркаса, так как типы скрещиваний, дающие слитные sibсы с одинаковыми  $M$  и  $\sigma^2$ , объединены. При таком построении облегчается уловление закономерности частот точек—в горизонтальных рядах видны ряды биномиальных коэффициентов.

Фиг. 1, 5 отвечает случаю с 5 дочерьми.

Не трудно видеть закономерности изменения каркаса треугольника по мере увеличения числа дочерей. Каждая лишняя дочь прибавляет 4 точки

каркаса (одна дочь—5 точек, две дочери—9 точек и т. д.). Из всех этих точек 5 остаются неизменными в своем положении, занимая то же место, как и при одной дочери. (1) 0,0; (2) 1/2, 1/4; (3) 1, 2/4; (4) 3/2, 1/4 и (5) 2,0. Но между этими основными пятью точками возникают новые добавочные, их тем больше, чем больше дочерей. Располагаются они по параболическим линиям, проходящим через соседние основные точки. По оси  $M$  расстояние между точками равно  $\frac{i}{2d}$ , где  $i$ —сила действия гена, а  $d$ —число дочерей.

По оси  $\sigma^2$  интервалы между точками на всех четырех параболических отрезках отвечают ряду разностей квадратов соседних натуральных чисел. Благодаря этому добавочные точки сближены вправо и это сближение тем сильнее выражено, чем больше дочерей. При большом числе дочерей мы получим снова как бы 5 точек, как и при одной дочери, но с несколько иными относительными частотами (фиг. 1, 6).

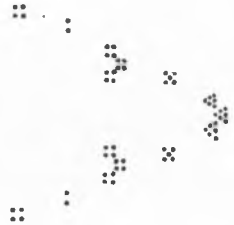
Важным для наших целей обстоятельством является большая простота строения моногибридного каркаса и особенно то, что фигурка, как раскрытый циркуль, стоит двумя ножками на оси  $M$  с интервалом между ножками  $2i$ .

При этом относительная частота этих двух концевых точек достаточно высока, изменяясь от 12.5% при одной дочери (обе точки вместе 25%) до 6.25% при бесконечном числе дочерей (Обе точки вместе—12.5%).

Вместе с тем точность эмпирических точек при 4 дочерях возрастает вдвое, при 9 дочерях—втрое, т. е. соответственно могут быть уловлены и изучены гены в 2 и 3 раза более слабые, а так как расстояние между точками основания здесь  $2i$  против  $i$  в простом моногибридном треугольнике, то точность оказывается еще раз удвоенной.

Возможно следующее небольшое видоизменение этого метода. Стремясь к увеличению объема слитого сибса, можно слить с сибсами отец × дочери также и сибс отец × мать, где мать—это мать дочерей, скрещенных с отцом. При двух дочерях эта операция повысит объем слитого сибса на  $\frac{1}{3}$ , при трех дочерях на  $\frac{1}{4}$ . Рисунок моногибридного каркаса (отец × мать) + (отец × дочь) будет походить на каркас отец × 2 дочери. Каркас (отец × мать) + (отец × 2 дочери) будет походить на каркас отец × 3 дочери, т. е. мать может быть приблизительно приравнена одной дочери. При этом однако возникают в моногибридном каркасе 2 добавочные точки при  $M = \frac{4}{6}i$  и  $\sigma^2 = \frac{8}{36}i^2$  (для случая 2 дочери и мать), и симметрично при  $M = \frac{8}{6}i$  и  $\sigma^2 = \frac{8}{36}i^2$  обе с частотой  $p^2q^2$ . Первая из них отвечает скрещиванию  $aa$  ( $Aa + Aa + AA$ ), а вторая  $AA \times (Aa + Aa + aa)$ —такие типы в случае скрещиваний отец × дочь очевидно невозможны.

Фиг. 2 показывает рисунок каркаса для случая 2 дочери + мать. Сравнивая его с фиг. 1, 2 и 3, видим большое сходство с 3, с указанным небольшим отличием. При большом числе дочерей отличие будет еще незначительнее, хотя при этом будет достигаться и меньшее уточнение от прибавки материнского сибса.



Фиг. 2.

Лаборатория генетики  
Московского университета.

Поступило  
10 II 1937.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> А. С. Серебровский, ДАН, II, 1 (1936). <sup>2</sup> А. С. Серебровский, ДАН, IV, 1 (1936).