

WIESŁAW MĄDRY ¹
TADEUSZ ŚMIAŁOWSKI ²
KRZYSZTOF UKALSKI ¹

¹ Katedra Biometrii SGGW w Warszawie

² Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż, IHAR Oddział w Krakowie

Przewidywanie średnich cechy w populacjach potomstwa na podstawie parametrów biometryczno-genetycznych rodziców: modele i ich zastosowanie dla żyta ozimego

Predicting progeny means from quantitative genetic parameters of parents: models and their use for winter rye

Doświadczalna ocena średnich dla cech rolniczych w dużej liczbie kombinacji potomstwa z krzyżowań w pokoleniu F_1 (jako mieszańców heterozyjnych F_1 lub segregujących populacji) oraz w pokoleniach wsobnych jest kosztowna i czasochłonna. Zatem, te średnie powinny być możliwie dokładnie przewidywane za pomocą statystycznych modeli, opartych na oszacowaniach genetycznych parametrów dla rodziców z dostępnych danych genetycznych (głównie o markerach molekularnych) i fenotypowych (o samych rodzicach lub ich potomstwie). W pracy przedstawiono takie modele statystyczne (modele regresyjne) do przewidywania średnich cech w populacjach potomstwa roślin uprawnych, w których uwzględniono oszacowania biometryczno-genetycznych parametrów dla rodziców. Zastosowanie i ocenę przydatności tych modeli zobrazowano na przykładzie 7 cech rolniczych 27 populacji potomstwa F_1 żyta ozimego, otrzymanych w czynnikowym układzie krzyżowań 9 odmian populacyjnych (formy mateczne) z 3 testerami (populacje ojcowskie). Rozważano dwa rodzaje modeli. Jeden z modeli pierwszego rodzaju zawiera tylko średnią cechy dla obu rodziców, drugi zaś, oprócz tej zmiennej prognozującej, zawiera jeszcze odległość genetyczną rodziców (odległość Mahalanobisa, D^2 , badanych cech lub bezwzględną różnicę średnich genotypowych rodziców dla rozpatrywanej cechy, $|D|$), jako drugą zmienną prognozującą. Dwa modele drugiego rodzaju mają podobną konstrukcję. Jeden jest oparty tylko na efektach GCA rodziców, drugi zaś zawiera zarówno tę zmienną prognozującą, jak i wymienione odległości genetyczne rodziców. W rozpatrywanych badaniach nad żytem ozimym największą dokładność przewidywania za pomocą modelu ze średnią obu rodziców stwierdzono dla dwóch cech o większym znaczeniu efektów addytywnych w ich uwarunkowaniu oraz o dużej zmienności rodziców i potomstwa. Model oparty na efektach GCA rodziców zawsze dokładniej przewidywał średnie populacji potomstwa F_1 , niż model poprzedni. Obie odległości genetyczne rodziców, wprowadzone do każdego z dwóch modeli pierwotnych, mało zwiększały dokładność przewidywania średnich populacji potomstwa F_1 .

Słowa kluczowe: czynnikowy układ krzyżowań, efekty GCA, modele regresyjne do predykcji, odległość Mahalanobisa, przewidywanie średnich populacji potomstwa F_1 , średnia obu rodziców, żyto ozime

Experimental evaluation of the means for agricultural traits in a great number of F_1 progenies (as hybrids or segregating populations) and in inbred generations of F_1 hybrids is expensive and time-consuming. Then, the progeny means should be predicted using statistical models based on genetic parameters of parents, derived from genetic (molecular markers) and phenotypic parents *per se* or their offspring data. In the paper, statistical (regression) prediction models involving the estimators of quantitative genetic parameters of parents are presented. The application and usefulness of these models are shown using as an example 7 agronomic characters of 27 F_1 winter rye progeny populations obtained in factorial mating design between 9 population varieties (females) and 3 testers (male populations). Two types of models were considered. Models representing the first type include either a mid-parent value of the predicted character only as a predictor variable or both a mid-parent value and parental genetic distance (Mahalanobis distance, D^2 , of characters studied or absolute difference between parents for the traits studied, $|D|$) as two predictor variables. Two of the models representing the second type are similar to those of the first type. One of them is based on GCA effects of parents only, whereas the other includes both GCA effects and parental genetic distance. In the studies on winter rye the largest accuracy in predicting progeny means using the model based on the mid-parent value was found for two traits characterized by a relatively larger variation of both parents and F_1 progeny families, and their whose performance was affected predominantly by genetic additive effects. The model based on GCA effects of parents was much more efficient for all characters than the other one. Both genetic distances of parents, incorporated into each of the reference models as the additional predictor variables, weakly increased the efficiency of predicting means for F_1 winter rye progeny populations.

Key words: factorial mating design, Mahalanobis' distance, GCA effects, mid-parent value, predicting means of F_1 progeny populations, regression models for predicting, winter rye

WPROWADZENIE

W hodowli roślin uprawnych wykonuje się liczne krzyżowania świadomie dobieranych rodziców w obrębie określonej puli zasobów genowych. W hodowli heterozyznej odmian mieszańcowych przeprowadza się krzyżowania specjalnie dobranych linii wsobnych, wybierając odpowiednie mieszańce F_1 jako odmiany. Natomiast w hodowli rekombinacyjnej krzyżowane formy rodzicielskie mogą być populacjami roślin obcopylnych, klonami heterozygotycznymi lub liniami wsobnymi. Jeśli krzyżuje się populacje roślin obcopylnych lub klony heterozygotyczne, to w populacjach ich potomstwa w pokoleniu F_1 selekcjonowane są pożądane genotypy w celu wyprowadzenia odmian klonowych lub populacyjnych. Natomiast w populacjach potomstwa wsobnego, pochodzących z krzyżowań odmian populacyjnych lub linii wsobnych, selekcjonuje się wartościowe linie wsobne do produkcji odmian mieszańcowych F_1 , odmian-linii czystych lub odmian populacyjnych.

W obu rodzajach hodowli sukces selekcji mieszańców heterozyznych F_1 lub selekcji genotypów w segregujących populacjach potomstwa F_1 albo też wsobnych populacjach potomstwa, wymaga odpowiedniego poziomu ważnych rolniczych cech ilościowych (głównie plonu i cech jego jakości oraz cech odporności na choroby i szkodniki) w tych potomstwach (Bhatt, 1973; Charcosset i in., 1990, 1993, 1998; Gopal, 1998; Melchinger i in. 1998; Gumber i in., 1999; Oury i in., 2000; Vuylsteke i in., 2000; Utz i in., 2001). W hodowli rekombinacyjnej dla uzyskania postępu genetycznego w selekcji konieczna jest

dotatkowo duża zmienność genetyczna cech w populacjach potomstwa w segregującym pokoleniu F_1 lub w chowie wsobnym (Bhatt, 1973; Melchinger i in., 1998; Bohn i in., 1999; Gumber i in., 1999; Utz i in., 2001). Kolejnym warunkiem dobrej efektywności selekcji genotypów jest stabilność obu atrybutów potomstwa w środowiskach, tj. miejscowościach, latach lub ich kombinacjach (Schut i Dourleijn, 2000; Oury i in., 2000). Zgodnie z tymi wymogami, wartość (przydatność) hodowlana populacji potomstwa F_1 lub w dalszych pokoleniach wsobnych jest określana za pomocą dwóch miar statystycznych, tj. średniej populacyjnej i wariancji genetycznej (nie dotyczy to mieszańców heterozyjnych F_1) cech ilościowych, ocenianych w wielu środowiskach (Bhatt, 1973; Bernardo, 1995; Charcosset i in., 1998; Bohn i in., 1999; Gumber i in., 1999; Argillier i in., 2000; Utz i in., 2001) oraz parametrów stabilności tych miar (Schut i Dourleijn 2000, Oury i in., 2000).

Doświadczalna ocena wymienionych miar statystycznych dla dużej liczby populacji potomstwa (to zdarza się głównie w krzyżowaniach linii wsobnych w heterozyjnej hodowli odmian mieszańcowych) jest kosztowna, pracochłonna i czasochłonna, ponieważ wiarygodne testowanie potomstwa należy przeprowadzać w przestrzeni i czasie. Dlatego więc musi ona podlegać znacznym ograniczeniom. Zatem, szczególnie ważne jest przewidywanie (predykcja) zarówno średniej, jak i wariancji genetycznej nie testowanych eksperymentalnie populacji potomstwa, a także parametrów ich stabilności fenotypowej na podstawie dostępnych danych z oceny fenotypowej i genetycznej rodziców. Dzięki praktycznie wystarczająco dokładnemu przewidywaniu wartości tych miar hodowlanej przydatności potomstwa, można by zmniejszyć koszty i zwiększyć efektywność procesu hodowlanego, skupiając się tylko na wykonywaniu obiecujących krzyżowań i doświadczalnym badaniu ich potomstwa (Charcosset i in., 1998; Gopal, 1998; Bohn i in., 1999; Gumber i in., 1999; Schut i Dourleijn, 2000; Vuylsteke i in., 2000; Utz i in., 2001).

W tej pracy zajmujemy się tylko przewidywaniem średniej danej cechy w populacjach potomstwa, zarówno w pokoleniu F_1 (segregującym lub mieszańców dwóch linii czystych), jak i pokoleniach wsobnych. Z ilościowej teorii genetycznej wynika, że średnia cechy w populacji potomstwa w każdym pokoleniu jest wynikiem sumy addytywnych i nieaddytywnych (dominacyjnych epistatycznych) efektów genów dla loci cech ilościowych (QTL), pochodzących od danej pary rodzicielskiej oraz ich efektów interakcji genotypowo-środowiskowej (Mather i Jinks, 1982; Falconer i Mackey, 1996; Vuylsteke i in., 2000; Utz i in., 2001). Nieaddytywne efekty genetyczne pary rodziców, ujawniane w potomstwie w postaci efektów heterozji (w pokoleniu F_1), transgresji lub efektów swoistej zdolności kombinacyjnej (SCA), mogą zależeć także od odległości genetycznej rodziców, czyli ich różnicy pod względem częstości alleli tych loci, które warunkują daną cechę ilościową (ang. QTL's) — (Charcosset i in., 1991; Charcosset i Essioux, 1994; Falconer i Mackey, 1996). Istnienie takich relacji potwierdzają badania doświadczalne (Gopal i Minocha, 1997; Ajmone Marsan i in., 1998; Charcosset i in., 1998; Vuylsteke i in., 2000; Beattie i in., 2003; Reif i in., 2003; Riday i in., 2003; Dias i in., 2004; Geleta i in., 2004; Łuczkiwicz i Karczmarek, 2004). Wskazana teoria genetyczna dostarcza przesłanek do poszukiwań modeli statystycznych do skutecznego przewidywania średnich cech potomstwa na podstawie odpowiedniej oceny rodziców.

Z licznych badań wynika, że w przewidywaniu średnich cech potomstwa w pokoleniu F_1 lub pokoleniach wsobnych mogą być przydatne różne modele statystyczne, zwane modelami predykcyjnymi lub predyktorami średnich potomstwa (Charcosset i in., 1990, 1993, 1998; Bernardo, 1995; Argillier i in., 2000; Oury i in., 2000; Vuylsteke i in., 2000; Balzarini, 2002; Dias i in., 2004). Są one oparte na oszacowaniach genetycznych parametrów dla rodziców, stanowiących próbę reprezentatywną z rozważanej populacji hodowlanej (puli genowej). Parametry te mogą być szacowane na podstawie danych z obserwacji cech fenotypowych u rodziców (ocena *per se*) lub u ich potomstwa w czynnikowym (linia $\times$ tester) albo diallelicznym układzie krzyżowań (Charcosset i in., 1990, 1993; Gopal, 1998; Argillier i in., 2000; Oury i in., 2000; Schut i Dourleijn, 2000; Utz i in., 2001; Oettler i in., 2003), danych genetycznych o rodzicach (informacji o rodowodzie rodziców, tzn. ich pokrewieństwie, a także o ich markerach molekularnych (Ajmone Marsan i in., 1998; Bohn i in., 1999; Vuylsteke i in., 2000; Beattie i in., 2003; Reif i in., 2003; Rodriguez-Burruezo i in., 2003) albo też danych obu rodzajów (Bernardo, 1995; Melchinger i in., 1998; Charcosset i in., 1998; Gumber i in., 1999; Dias i in., 2004). W praktycznej hodowli roślin nie zawsze są dostępne dane o pokrewieństwie rodziców i ich markerach molekularnych, więc w dalszych badaniach skupimy się na predyktorach średnich potomstwa, określanych (kalibrowanych) na podstawie ocen parametrów biometryczno-genetycznych, uzyskanych z obserwacji cech fenotypowych.

Celem pracy jest: (a) przedstawienie najważniejszych modeli statystycznych do przewidywania średnich cechy w populacjach potomstwa roślin uprawnych, opartych na oszacowaniach biometryczno-genetycznych parametrów, pochodzących z obserwacji rodziców lub ich potomstwa, otrzymanego w czynnikowym układzie krzyżowań, (b) podanie i dyskusja znanych wyników oceny efektywności i możliwości stosowania tych modeli w hodowli praktycznej, (c) zastosowanie i ocena przydatności omówionych modeli predykcyjnych dla cech rolniczych populacji potomstwa F_1 żyta ozimego, otrzymanych w czynnikowym układzie krzyżowań.

MATERIAŁ I METODY

Modele statystyczne do przewidywania średnich potomstwa

Średnia cechy ilościowej w (i,j) -tej populacji potomstwa (z krzyżowania i -tej formy matecznej z j -tą formą ojcowską), m_{ij} , w określonym pokoleniu jest nieznaną wartością, którą szacujemy za pomocą estymatora $\hat{m}_{ij} = \bar{y}_{ij}$, tzn. średniej z obserwacji w doświadczeniach ścisłych w jednym lub wielu środowiskach. Model statystyczny do przewidywania średniej populacyjnej m_{ij} oznaczmy symbolem $P_{(m_{ij})}$. Jest on jednocześnie predyktorem oszacowania średniej, $\hat{m}_{ij}$, oznaczonym symbolem $P_{(\hat{m}_{ij})}$ (Charcosset i in., 1993, 1998; Melchinger i in., 1998; Oury i in., 2000; Utz i in., 2001). Zatem, proponowany model do przewidywania średnich m_{ij} będziemy oznaczali symbolem $P_{(\hat{m}_{ij})}$.

Rozważane w pracy modele predykcyjne są ocenami liniowej funkcji regresji prostej lub wielokrotnej, opisującej zależność między ocenami parametrów biometryczno-genetycznych dla reprezentatywnej próby rodziców (zmienna niezależna), a średnimi ich potomstwa, $\bar{y}_{ij}$, z wzajemnych krzyżowań (zmienna zależna). Model predykcyjny $P_{(\bar{m}_{ij})}$, utworzony (skalibrowany) na podstawie danych fenotypowych o rodzicach i ich potomstwie w danym środowisku (lub z wielu środowisk), może być stosowany do przewidywania średnich innych, potencjalnie możliwych do uzyskania w obrębie tej samej puli genowej, populacji potomstwa w tym samym jednym (lub tych samych wielu środowiskach), w których skalibrowano model. Efektywność, czyli dokładność predykcji średnich potomstwa w innych środowiskach, niż te wykorzystywane przy kalibracji modelu, może być tym gorsza im większa jest odmienność środowisk wziętych do kalibracji modelu i do przewidywania oraz większe są efekty interakcji genotypowo-środowiskowej (Gopal i Minocha, 1997; Argillier i in., 2000; Oury i in., 2000; Schut i Dourleijn, 2000; Yan i Rajca, 2003).

Model oparty na średniej cechy dla obu rodziców

Jest to model o postaci:

$$P_{1(\bar{m}_{ij})} = b_{(1)0} + b_{(1)1} \frac{(\bar{y}_i + \bar{y}_j)}{2} \quad (1)$$

gdzie: $\bar{y}_i$ i $\bar{y}_j$ są ocenami średnich genotypowych danej cechy dla i -tego oraz j -tego rodzica z obserwacji w doświadczeniach ścisłych, $b_{(1)0}$ i $b_{(1)1}$ są, odpowiednio, ocenami stałej i współczynnika regresji liniowej.

Jest to najprostszy i najmniej wymagający względem danych, statystyczny model do przewidywania średnich cechy populacji potomstwa. Należy on do najczęściej stosowanych i sprawdzanych w hodowli roślin (Bhatt, 1973; Maris, 1989; Charcosset i in., 1990; Gopal, 1998; Melchinger i in., 1998; Gumber i in., 1999; Argillier i in., 2000; Schut i Dourleijn, 2000; Utz i in., 2001; Oettler i in., 2003). Model ten okazał się wystarczająco efektywny w przewidywaniu średnich tylko takich cech potomstwa kukurydzy (Charcosset i in., 1990, 1993, 1998, Melchinger i in., 1998; Argillier i in., 2000; Menkir i Ayodele 2005), pszenicy (Bhatt 1973, Oury i in. 2000, Utz i in. 2001), jęczmienia (Schut i Dourleijn, 2000), pszenżyta (Oettler i in., 2003), bobiku (Gumber i in., 1999) i ziemniaka (Maris, 1989), które miały dużą zmienność w danej populacji hodowlanej i dużą odziedziczalność w wąskim sensie, a więc były uwarunkowane genetycznie głównie efektami addytywnymi o dużej zmienności w tej populacji. Dla cech o mniejszej odziedziczalności, w wymienionych badaniach stwierdzono gorszą efektywność przewidywania średniej potomstwa za pomocą modelu (1); najwyraźniej prawidłowość ta ujawniła się u ziemniaka (Gopal, 1998), pepino (Rodriguez-Burruezo i in., 2003) i lucerny (Riday i Brummer, 2005).

Model addytywny, oparty na efektach GCA rodziców

Ten model predykcyjny wywodzi się z liniowego modelu analizy wariancji dla obserwacji cech potomstwa w czynnikowym układzie krzyżowań lub układzie

diallelicznym, w którym oszacowano średnią ogólną, m , i efekty GCA (g_i oraz g_j) rodziców. Ma on postać:

$$P_{2(\hat{m}_{ij})} = \hat{m} + \hat{g}_i + \hat{g}_j \quad (2)$$

gdzie: $\hat{m}$, $\hat{g}_{ij}$ i $\hat{g}_j$ są ocenami średniej ogólnej i efektów GCA dla i -tego oraz j -tego rodzica.

Model (2) może być stosowany do przewidywania średnich cech potomstwa pochodzącego z wzajemnych krzyżowań linii, uczestniczących w czynnikowym układzie krzyżowań (Maris 1989, Charcosset i in., 1990, 1993, 1998; Gopal i Minocha, 1997, Gopal, 1998; Oury i in., 2000; Menkir i Ayodele, 2005) lub też z krzyżowań par form rodzicielskich, których efekty GCA były testowane w dwóch układach krzyżowań (czynnikowym lub diallelicznym) z różnymi zbiorami rodziców. Model ten mógłby być także przydatny do przewidywania średnich cech kombinacji potomstwa nie zrealizowanych w niekompletnych układach krzyżowań (Charcosset i in., 1993, 1998). Pozwalał on przewidywać średnie potomstwa z praktycznie rozsądną dokładnością w tych samych przypadkach, w których akceptowalnie efektywny był model (1). Dotyczyły one takich cech ziemniaka (Maris, 1989), kukurydzy (Charcosset i in., 1990, 1993, 1998) pszenicy (Oury i in., 2000) i pszenżyta (Oettler i in., 2003), które były uwarunkowane genetycznie głównie efektami addytywnymi (dużej przewadze średniego kwadratu odchyłeń dla efektów GCA rodziców nad średnim kwadratem dla ich efektów SCA w analizie wariancji) o dużej zmienności w populacji hodowlanej. W cytowanych badaniach dla takich cech nie stwierdzono znacznej poprawy dokładności przewidywania średnich potomstwa za pomocą modelu (2), w stosunku do modelu (1). Dla cech o mniejszej odziedziczalności w wąskim sensie, w wielu wymienionych badaniach modele (1) i (2) były zwykle podobnie mało efektywne.

Uzyskane wyniki eksperymentalne potwierdzają więc i dobrze ilustrują teorię genetyczną (Mather i Jinks, 1982; Falconer i Mackey, 1996; Utz i in., 2001). Wskazuje ona, że średnia populacji potomstwa dla cechy nie podlegającej efektom dominacji i epistazy jest równa średniej obu rodziców. Zatem im większy udział genetycznych efektów nieaddytywnych w uwarunkowaniu cechy potomstwa z krzyżowań w obrębie danej puli genowej, tym słabszy związek liniowy średniej obu rodziców i średniej potomstwa oraz sumy efektów GCA obu rodziców i średniej potomstwa.

Model oparty na średniej cechy dla obu rodziców i ich odległości genetycznej

Niedostateczna efektywność modelu (1) w przewidywaniu średnich potomstwa może wynikać z pojawiania się efektów heterozyjnych lub efektów transgresji. Z licznych badań eksperymentalnych wynika, że zmienność efektów heterozyjnych i transgresyjnych można czasami wyjaśnić częściowo za pomocą odległości genetycznych, mierzonych na podstawie miar opartych na danych fenotypowych (Bhatt, 1973; Gopal i Minocha, 1997; Riday i in., 2003; Dias i in., 2004; Geleta i in., 2004) lub danych o markerach molekularnych (Vuylsteke i in., 2000; Beattie i in., 2003; Reif i in., 2003; Rodriguez-Burruezo in., 2003; Dias i in., 2004; Geleta i in., 2004). Te związki uzasadniają propozycję modelu, zawierającego dwa składniki, z których pierwszy jest modelem (1), drugi zaś

uwzględnia odległość genetyczną kojarzonych rodziców (ang. *distance model*). Tak skonstruowany model ma postać:

$$P_{3(\hat{m}_{ij})} = b_{(3)0} + b_{(3)1} \frac{(\bar{y}_i + \bar{y}_j)}{2} + b_{(3)2} GD_{ij} \quad (3)$$

gdzie: GD_{ij} jest oceną odległości genetycznej dla i-tego oraz j-tego rodzica, $b_{(3)0}$, $b_{(3)1}$ i $b_{(3)2}$, i są, odpowiednio, ocenami stałej i częściowych współczynników regresji wielokrotnej.

Obecnie odległości genetyczne pojedynków, linii lub populacji ocenia się zwykle na podstawie informacji o markerach molekularnych DNA (Ajmone Marsan i in., 1998; Charcosset i in., 1998; Bohn i in., 1999; Bednarek i in., 1999; Corbellini i in., 2002; Beattie i in., 2003; Reif i in., 2003; Dias i in., 2004). Mimo że to źródło informacji o polimorfizmie genowym badanych obiektów wydaje się najbardziej miarodajne, to jednak ocena różnic genetycznych oparta na markerach molekularnych nie jest wciąż dokładna. Świadczą o tym znaczne rozbieżności ocen odległości genetycznej obiektów oparte na różnych technikach markerów molekularnych. Takie wyniki empiryczne uzasadnia fakt, że żadna z technik molekularnych nie identyfikuje całego genomu, tylko pewną jego część, zwykle słabo sprzężoną z genami warunkującymi badane cechy ilościowe, co ma poważne znaczenie w tworzeniu modeli i kryteriów do przewidywania średnich i wariancji cech populacji potomstwa. Dlatego więc, nie można uznać, że informacje genetyczne w postaci obserwacji wielu cech fenotypowych (Bhatt, 1973; Bains i Sood, 1984; Camussi i in., 1985; Smith i Smith, 1989; Kaczmarek i in., 2001; Dias i in., 2004; Mądry i in., 2004) nie mogą być alternatywną podstawą oceny miar odległości genetycznej obiektów, szczególnie w ich zastosowaniach przy tworzeniu modeli do przewidywania wartości hodowlanej populacji potomstwa. Słuszność tego poglądu potwierdzają wyniki najnowszych badań. Wskazują one na skuteczność zastosowania wielozmiennych odległości fenotypowych rodziców jako miar ich odległości genetycznych w predyktorach średnich i wariancji potomstwa (Gumber i in., 1999; Utz i in., 2001; Riday i in., 2003; Geleta i in., 2004; Łuczkiewicz i Kaczmarek, 2004).

Van Esbroeck i wsp. (1999) uważają, że do wiarygodnej oceny zróżnicowania genetycznego obiektów można używać obserwacji cech ilościowych (morfologicznych lub rolniczych), jednakże należy uwzględnić dużą liczbę takich cech i o możliwie dużej odziedziczalności. Gumber i wsp. (1999) stwierdzili dużą zgodność ocen odległości Mahalanobisa linii wsobnych bobiku, opartych na obserwacjach 53 cech morfologicznych i rolniczych oraz na 10 wybranych cechach o największej odziedziczalności.

W naszych badaniach, jako miarę odległości genetycznej w modelu (3) oraz (4) przyjmujemy odległość Mahalanobisa D^2 wielocechowych wektorów średnich genotypowych rodziców lub bezwzględną różnicę średnich genotypowych $|D|$ rodziców dla przewidywanej cechy (Gumber i in., 1999).

W dostępnej literaturze podane są wyniki stosowania modelu (3), zawierającego tylko odległość genetyczną rodziców do przewidywania średniej cechy potomstwa. Wskazują one na małą dokładność przewidywania średnich potomstwa za pomocą odległości

genetycznej rodziców, określonej z danych fenotypowych (Bhatt, 1973; Bains i Sood, 1984; Gopal i Minocha, 1997; Dias i in., 2004; Mądry i in., 2004) i molekularnych (Ajmone Marsan i in., 1998; Vuylsteke i in., 2000; Beattie i in., 2003; Rodriguez-Burruezo i in., 2003; Dias i in., 2004).

Model oparty na efektach GCA rodziców i ich odległości genetycznej

Jeśli dana cecha jest uwarunkowana zarówno addytywnym, jak i nieaddytywnym działaniem genów, to dokładność przewidywania średnich potomstwa za pomocą modelu addytywnego (2) może być za mała (Oury i in., 2000). Uwzględniając możliwy związek proporcjonalny między odległością genetyczną rodziców, a efektami SCA ich potomstwa (Charcosset i in., 1998; Vuylsteke i in., 2000; Corbellini i in., 2002; Dias i in., 2004; Geleta i in., 2004; Łuczkiwicz i Karczmarek, 2004), rozszerzamy model (3) do następującej postaci:

$$P_{4(\bar{m}_{ij})} = b_{(4)0} + b_{(4)1}\hat{g}_i + b_{(4)2}\hat{g}_j + b_{(4)3}GD_{ij} \quad (4)$$

gdzie: $b_{(4)0}$, $b_{(4)1}$, $b_{(4)2}$, i $b_{(4)3}$ są, odpowiednio, ocenami stałej i cząstkowych współczynników regresji wielokrotnej.

Model (4) był zaproponowany przez Charcosset i wsp. (1998) i zastosowany dla plonu kukurydzy na paszę. W tych badaniach współczynnik determinacji dla modelu (4) zwiększył się o około 10% w stosunku do modelu addytywnego (2).

Ocena efektywności modeli predykcyjnych

Ocena efektywności statystycznego modelu predykcyjnego, nazywana jest jego walidacją. W odniesieniu do modelu $P_{(\bar{m}_{ij})}$ walidacja polega na sprawdzeniu dokładności przewidywania obserwowanych średnich cechy, $\bar{y}_{ij}$, dla kombinacji potomstwa w próbie reprezentatywnej dla danej puli genowej. Dane z tych kombinacji potomstwa nie powinny być wykorzystywane wcześniej do kalibracji modelu, czyli estymacji parametrów biometryczno-genetycznych rodziców, reprezentujących także rozpatrywaną pulę genową (Charcosset i in., 1993, 1998; Melchinger i in., 1998; Oury i in., 2000). Do oceny dokładności przewidywania przez model $P_{(\bar{m}_{ij})}$ zastosujemy współczynnik determinacji liniowej R^2 , który jest miarą zgodności między średnimi przewidywanymi przez ten model i obserwowanymi $\bar{y}_{ij}$. Ocena dokładności przewidywania średnich populacji potomstwa z krzyżowań w obrębie danej próby reprezentatywnej rodziców za pomocą modeli (1) i (3), kalibrowanych na tych formach rodzicielskich jest tak samo wiarygodna, jak ta, przeprowadzona w trakcie walidacji na innych rodzicach i populacjach ich potomstwa, reprezentatywnych dla rozważanej puli genowej (Charcosset i in., 1993; Oury i in., 2000). Jest tak, dlatego że w tych modelach zmienne do przewidywania (oceny średnich obu rodziców i ich odległości genetycznych) są niezależne od średnich przewidywanych $\bar{y}_{ij}$, w przeciwieństwie do modeli (2) i (4).

Materiał doświadczalny

Układ krzyżowania i doświadczenia polowe

W pracy wykorzystano materiał roślinny otrzymany do wcześniejszych badań nad wykrywaniem genowych efektów epistatycznych, a także poznaniem efektów addytywnych i dominacyjnych na cechy rolnicze żyta ozimego (Śmiałowski i Węgrzyn, 2001, 2003). Materiał ten stanowiło 12 form rodzicielskich żyta ozimego i 27 populacji potomstwa F_1 , otrzymanych z krzyżowania tych rodziców w układzie czynnikowym. Formami matczynymi było 9 odmian populacyjnych: Dańkowskie Złote, Dańkowskie Nowe, Motto, Warko, Wibro, Zduno, Adar, Arant, Amilo, natomiast formami ojcowskimi (testerami) były 2 specjalnie dobrane rody populacyjne: SMH-49-1, SMH-75-1, różniące się od siebie wieloma cechami morfologicznymi oraz ich mieszańce F_1 (SMH-49-1 x SMH-75-1). Duża różnorodność fenotypowa krzyżowanych form rodzicielskich upoważnia do uznania ich za próbę reprezentatywną dla puli genowej żyta ozimego, posiadającej wartość hodowlaną.

W celu otrzymania potomstwa F_1 , kłosy krzyżowanych odmian kastrowano ręcznie, usuwając pylniki, a następnie zapyłano je pyłkiem testerów, otrzymując około 180 ziarniaków F_1 z każdego krzyżowania. Otrzymane w ten sposób ziarniaki z 27 populacji potomstwa F_1 wysiewano w polu w latach 1999-2001 na poletkach o powierzchni $0,4m^2$ w układzie losowanych bloków z 3 powtórzeniami. W tych samych latach badano formy rodzicielskie w odrębnych doświadczeniach polowych, założonych także w układzie losowanych bloków z tą samą liczbą powtórzeń, położonych obok doświadczeń z potomstwem. W doświadczeniach badano jeszcze 6 populacji potomstwa F_1 , innych w każdym roku, i 2 odmiany populacyjne (razem w latach brały udział 33 populacje potomstwa i 14 form rodzicielskich). Oba doświadczenia zakładano na polu doświadczalnym w Oddziale IHAR Krakowie. Glebę klasy IVa, nawożono standardowym nawożeniem NPK (90, 120 i 120 kg/ha). W trakcie wegetacji wykonano herbicydową ochronę roślin przed chwastami; jesienią zastosowano Arelon dysp. 500 S.C. lub Carat 350 S.C, a wiosną Chwastoks Turbo.

Obserwowano następujące cechy: wysokość roślin, długość dokłosa, długość kłosa, masę ziaren z kłosa, średnią liczbę ziaren z kłosa (te cechy obserwowano na próbie losowej 10 roślin z poletka), masę 1000 ziaren, masę hektolitra ziarna, plon ziarna na poletku, liczbę kłosów na poletku, porażenie rdzą brunatną, zawartość białka i liczbę opadania (te cechy obserwowano na całych poletkach lub na próbie ziarniaków z plonu poletek).

Analiza statystyczna danych

W celu testowania istotności różnic średnich genotypowych badanych cech dla rodziców i ich potomstwa F_1 oraz efektów GCA i SCA rodziców w czynnikowym układzie krzyżowań, a także interakcji tych parametrów genetycznych z latami, wykonano łączne analizy wariancji (z wyników doświadczeń 3-letnich) według odpowiadających modeli stałych. Dane doświadczalne wzięte do analizy stanowiły, zależnie od cechy, średnie z 10 roślin na poletkach lub obserwacje z całych poletek. Modele predykcyjne (1) — (4) tworzone i sprawdzano na podstawie przeciętnych oszacowań z 3 lat odpowiednich parametrów dla rodziców i średnich potomstwa. Analizy danych wykonano za pomocą

pakietu SAS (SAS User's Guide, 2002), stosując procedurę GLM do analizy wariancji, procedurę REG do regresji liniowej (przy kalibracji i walidacji modeli), zaś procedurę CANDISC do analizy odległości Mahalanobisa D^2 między rodzicami.

WYNIKI I DYSKUSJA

Fenotypowe zróżnicowanie form rodzicielskich i ich efektów genetycznych

W tabeli 1 przedstawiono analizy wariancji obserwacji rodziców i populacji potomstwa F_1 dla tych siedmiu, spośród badanych cech, dla których stwierdzono istotne zróżnicowanie między populacjami potomstwa. Są to cechy opisujące długość pędu i jego składowych oraz składowe plonu ziarniaków na roślinie.

Tabela 1

Analiza wariancji dla siedmiu cech rolniczych obserwowanych w latach 1999-2001 u 12 form rodzicielskich żyta ozimego i 27 populacji ich potomstwa F_1
Analyses of variance for 7 agronomic characters observed over 1999-2001 years in 12 of winter rye parents and their 27 populations of F_1 progenies

Źródło zmienności Sources of variation	Liczba stopni swobody Degrees of freedom	Średnie kwadraty — Mean squares						
		wysokość roślin plant height	długość dokłosa internodes length	długość kłosa ear length	masa ziaren/kłos grain weight per ear	średnia liczba ziaren/kłos grain number per ear	MTZ 1000 grain weight	masa hektolitra ziarna test weight
Rodzice — Parents								
Lata — Years	2	11199,77**	146,40**	12,87**	4,30**	1785,54**	330,20**	441,66**
Bloki w latach Blocks in years	6	200,14	15,16**	3,01**	0,26**	198,53*	92,58**	6,92
Rodzice Parents	11	213,97	6,34*	2,43**	0,12**	74,72	6,53	12,03*
Rodzice × Lata Parents × Years	22	158,99	4,64	0,53	0,06	49,33	5,73	5,82
Błąd — Error	66	141,80	2,80	0,36	0,04	45,04	6,08	5,22
Potomstwa — Progenies								
Lata — Years	2	35604,04**	543,36**	47,48**	8,60**	3488,86**	2040,51**	1073,32**
Bloki w latach Blocks in years	6	350,1**	50,00**	14,69**	0,5**	77,91**	193,99**	106,86**
Potomstwa Progenies	26	105,08**	9,67**	2,06**	0,08**	67,33**	10,56*	11,53**
Potomstwa × Lata Progenies × Years	52	39,31**	8,32**	1,23**	0,04	55,22**	8,06	5,18
Błąd — Error	155	22,65	3,91	0,34	0,03	28,83	5,71	4,17

*** Efekty istotnie zróżnicowane (odpowiednio $0,01 < P < 0,05$ lub $P < 0,01$)

*** Difference significant at $0,01 < P < 0,05$ or $P < 0,01$, respectively

Zróżnicowanie form rodzicielskich pod względem średnich rozpatrywanych cech było mniejsze, niż zróżnicowanie mieszańców (tab. 1 i 2). Spośród siedmiu cech średnio zróżnicowanych istotnie między populacjami potomstwa, dla czterech cech stwierdzono także istotną interakcję genotypowo-środowiskową (potomstwo × lata). Takiej interakcji

nie stwierdzono dla żadnej z tych cech rodziców. Średnie rodziców były istotnie zróżnicowane tylko dla czterech cech. Oznacza to, że badane cechy form rodzicielskich reagowały stabilnie na warunki pogodowe w latach, czyli proporcjonalnie do średniej środowiskowej cechy (Oury i in., 2000; Schut i Dourleijn, 2000), choć nie zawsze podlegały one efektom zróżnicowania genetycznego. Struktura genetyczna populacji potomstwa, uzyskanych z krzyżowania tych rodziców, różnicowała średnie każdej z rozważanych cech, zaś reakcja większości cech potomstwa na warunki pogodowe nie była jednakowa (była nierównoległa). Zakładając, że populacje potomstwa F_1 żyta ozimego są bardziej zróżnicowane genetycznie, niż ich odmiany rodzicielskie i testery, uzyskane wyniki wskazywałyby, że szersza baza genetyczna populacji przyczynia się do niestabilnej (nieregularnej) reakcji ich cech na środowiska.

Zmienność parametrów biometryczno-genetycznych rodziców i ich potomstwa dla wszystkich cech była stosunkowo mała (tab. 2). Największą zmienność tych parametrów stwierdzono dla średniej liczby ziaren z kłosa, masy ziaren z kłosa oraz długości kłosa, szczególnie zaś małą dla masy hektolitra ziarna, MTZ i długości dokłosa.

Tabela 2

Średnie z przeciętnych obu rodziców ($\bar{x}_{mpv}$) dla 27 kombinacji krzyżowania i ich potomstwa F_1 ($\bar{x}_{F_1}$) dla siedmiu cech żyta ozimego oraz odpowiadające współczynniki zmienności CV_{mpv} i CV_{F_1}

The means for mid-parent value ($\bar{x}_{mpv}$) and the F_1 progeny means ($\bar{x}_{F_1}$), and respective coefficients of variation (CV_{mpv} and CV_{F_1}) for 7 characters of 27 winter rye crosses

Cechy Characters Parametry Parameters	Wysokość roślin Plant height	Długość dokłosa Internodes length	Długość kłosa Ear length	Masa ziaren/kłos Grain weight per ear	Średnia liczba ziaren/kłos Grain number per ear	MTZ 1000 Grain weight	Masa hektolitra ziarna Test weight
$\bar{x}_{mpv}$	127,46	43,88	10,36	1,51	44,47	33,90	71,44
CV_{mpv}	2,55%	1,16%	3,59%	5,67%	5,18%	1,23%	0,94%
$\bar{x}_{F_1}$	134,13	44,63	10,58	1,58	48,21	32,96	72,88
CV_{F_1}	2,53%	2,34%	4,53%	5,80%	5,76%	3,36%	1,54%

Stwierdzono istotnie zróżnicowanie efektów GCA co najmniej odmian matecznych lub testerów ojcowskich dla wszystkich cech, zaś efekty SCA były istotnie różne od zera tylko dla długości dokłosa (tab. 3). Dlatego też dla tej cechy iloraz średniego kwadratu dla efektów GCA odmian i testerów oraz efektów SCA był mniejszy od 1. Wyniki te świadczą o małym znaczeniu efektów addytywnych, zaś dużym udziale efektów nieaddytywnych w dziedziczeniu tej cechy. Zmienność pozostałych cech była uwarunkowana głównie efektami addytywnego działania genów, pochodzących od odmian lub testerów. Największą przewagę udziału genetycznych efektów addytywnych nad nieaddytywnymi stwierdzono dla wysokości i MTZ. Interakcję genotypowo-środowiskową $GCA \times$ lata oraz $SCA \times$ lata stwierdzono prawie tylko dla tych cech, dla których istotna była też interakcja potomstwo $\times$ lata.

Tabela 3

Analiza wariancji dla siedmiu cech rolniczych obserwowanych w latach 1999–2001 u potomstwa F₁ żyta ozimego z krzyżowań w układzie czynnikowym
Analyses of variance for 7 agronomic characters observed over 1999–2001 years in winter rye F₁ progenies obtained from factorial mating design

Źródło zmienności Sources of variation	Liczba stopni swobody Degrees of freedom	Średnie kwadraty — Mean squares						
		wysokość roślin plant height	długość dokłosa internodes length	długość kłosa ear length	masa ziaren/kłos grain weight per ear	średnia liczba ziaren/kłos grain number per ear	MTZ 1000 Grain weight	masa hektolitra ziarna test weight
Lata — Years	2	35604,04**	543,36**	47,48**	8,49**	3506,36**	2040,51**	1073,32
Bloki w latach Blocks in years	6	350,10**	50,00**	14,69**	0,48**	80,04**	193,99**	106,86**
Potomstwa, w tym: Progenies in these:	26							
GCA odmian GCA of varieties	8	155,42**	13,30**	3,81**	0,05	108,73**	24,58**	6,43
GCA testerów GCA of testers	2	484,39**	5,52	5,93**	0,42**	187,71**	14,52	69,56**
SCA	16	31,38	8,31**	0,70	0,04	30,14	3,16	6,76
Potomstwa × Lata w tym: Progenies × Years in this:	52							
GCA odm. × Lata GCA of varieties × Years	16	41,52*	9,55**	1,88**	0,04	74,37**	12,48**	4,66
GCA test. × Lata GCA of testers × Years	4	46,98*	15,00**	1,27**	0,08*	23,64	4,51	1,90
SCA × Lata SCA × Years	32	37,13*	6,76*	0,90**	0,04	47,85*	6,30	5,85
Błąd — Error	155	22,65	3,91	0,34	0,03	29,26	5,71	4,17
GCA odm./SCA ¹ GCA var./SCA ¹		4,95	1,6	5,44	1,25	3,61	7,78	0,95
GCA test./SCA ² GCA test./SCA ²		15,44	0,66	8,47	10,5	6,23	4,59	10,29

¹⁽²⁾ Iloraz średniego kwadratu dla efektów GCA odmian (testerów) i efektów SCA

¹⁽²⁾ Quotient of the mean squares for GCA effects of varieties (testers) and SCA effects

Ocena wielozmiennych odległości rodziców

Odległości Mahalanobisa D^2 pomiędzy każdą parą form rodzicielskich uczestniczących w krzyżowaniach w układzie czynnikowym, stanowiące miary ich odległości genetycznych przedstawiono w tabeli 4. Tylko niektóre z nich były istotnie większe od zera. Wynika to ze stosunkowo niewielkiego zróżnicowania form rodzicielskich pod względem każdej z badanych cech (tab. 1).

Tabela 4

Odległości Mahalanobisa D^2 między średnimi genotypowymi (średnimi z 3 lat) dla siedmiu cech form rodzicielskich żyta ozimego

The Mahalanobis' distances D^2 between the genotypic means (means for 3 years) for 7 traits of winter rye parents

Testery Testers Odmiany Varieties	T1 (SMH 49-1)	T2 (SMH 75-1)	T3 (SMH49xSMH 75)
Dańkowskie Złote	8,76	10,30	13,20*
Dańkowskie Nowe	12,75	14,04*	13,17*
Motto	12,64*	12,80*	9,41
Warko	16,02**	16,83**	9,00
Wibro	23,02**	12,44*	10,55
Zduno	12,92	11,07*	6,76
Adar	8,31	10,30	7,47
Arant	20,11**	8,94*	7,83*
Amilo	10,97	21,10**	11,42*

*, ** Odległości D^2 istotnie większe od zera (odpowiednio $0,01 < P < 0,05$ lub $P < 0,01$)

*, ** Distances D^2 significantly larger than zero ($0,01 < P < 0,05$ or $P < 0,01$, respectively)

Kalibracja i ocena efektywności modeli predykcyjnych

Modele predykcyjne skalibrowano (dopasowano) na podstawie średnich obserwowanych i przewidywanych dla siedmiu cech 27 populacji potomstwa, a wyniki podano w tabeli 5. Model (1), oparty na średnich obu rodziców był zwykle mało efektywny (współczynnik determinacji dla pięciu cech wynosił 0,9%–15,7%, zaś dla wysokości i długości kłosa był równy odpowiednio 21,8% i 55,7%). Największa dokładność przewidywania potomstwa za pomocą tego modelu była więc osiągnięta dla dwóch cech o stosunkowo dużym znaczeniu efektów addytywnych w ich uwarunkowaniu oraz dużej zmienności rodziców i potomstwa (tab. 2 i 3). Wyniki te potwierdzają podobne prawidłowości, jak te w wielu cytowanych wyżej pracach. Współczynnik determinacji dla modelu (3) z jednocechową odległością $|D|$ zwiększył się znacząco (o około 18%) w stosunku do modelu wyjściowego (1), tylko dla długości dokłosa (tab. 5).

Natomiast współczynnik determinacji w modelu (4) z odległością D^2 lub $|D|$ zwiększył się co najwyżej o około 3% w stosunku do modelu wyjściowego (2). Zatem, odległości genetyczne rodziców, mierzone za pomocą wielocechowej odległości Mahalanobisa D^2 i odległości jednocechowej $|D|$ w bardzo małym stopniu wyjaśniają zmienność genetycznych efektów nieaddytywnych (efektów transgresji w modelu 3 i efektów SCA w modelu 4), warunkujących średnie potomstwa dla ważnych cech rolniczych żyta ozimego. Podobne wyniki uzyskano dla cech rolniczych wielu gatunków roślin (Gopal i Minocha, 1997; Ajmone Marsan i in., 1998; Corbellini i in., 2002; Beattie i in., 2003; Dias i in., 2004; Geleta i in., 2004; Mądry i in., 2004).

Tabela 5

Skalibrowane oceny parametrów liniowej funkcji regresji pomiędzy średnimi populacji potomstwa F_1 (Y) żyta ozimego, a oszacowaniami biometryczno-genetycznych parametrów ich rodziców (X_i)
 Calibrated values of the parameters in different linear regression functions between F_1 winter rye progeny means (Y) and estimated quantitative genetic parameters of their parents (X_i)

Cecha — Character	Model	R^2	b_0	b_1	b_2	b_3
1	2	3	4	5	6	7
Wysokość roślin Plant height	$P_1(\bar{m}_{ij})$	21,77	72,00	0,49*		
	$P_3(\bar{m}_{ij})$	23,84	73,84	0,48*	-0,12	
	$P_3(\bar{m}_{ij})'$	21,94	68,20	0,52*	-0,04	
	$P_2(\bar{m}_{ij})$	82,58	132,39	0,99**	0,99**	
	$P_4(\bar{m}_{ij})$	82,84	136,24	1,01**	1,01**	0,04
	$P_4(\bar{m}_{ij})'$	83,53	126,06	0,97**	0,97**	-0,19
Długość dokłosa Internodes length	$P_1(\bar{m}_{ij})$	3,64	27,37	0,39		
	$P_3(\bar{m}_{ij})$	3,81	26,88	0,40	0,01	
	$P_3(\bar{m}_{ij})'$	22,28	34,04	0,23	0,71*	
	$P_2(\bar{m}_{ij})$	45,09	44,63	0,99**	1,00	
	$P_4(\bar{m}_{ij})$	45,72	48,64	1,01**	1,09	-0,02
	$P_4(\bar{m}_{ij})'$	45,13	44,49	0,99**	1,00	0,06
Długość kłosa Ear length	$P_1(\bar{m}_{ij})$	55,72	0,62	0,96**		
	$P_3(\bar{m}_{ij})$	57,72	0,14	0,99**	0,02	
	$P_3(\bar{m}_{ij})'$	55,90	0,45	0,97**	0,05	
	$P_2(\bar{m}_{ij})$	79,06	10,52	1,00**	0,99**	
	$P_4(\bar{m}_{ij})$	79,06	10,55	1,00**	1,00**	0,001
	$P_4(\bar{m}_{ij})'$	79,12	10,61	1,00**	1,00**	0,05
Masa ziaren/kłos Grain weight per ear	$P_1(\bar{m}_{ij})$	15,69	0,94	0,42*		
	$P_3(\bar{m}_{ij})$	16,94	0,96	0,43*	-0,002	
	$P_3(\bar{m}_{ij})'$	15,88	0,94	0,42*	0,05	
	$P_2(\bar{m}_{ij})$	65,23	1,53	0,98**	0,99**	
	$P_4(\bar{m}_{ij})$	66,17	1,62	0,98**	1,03**	0,002
	$P_4(\bar{m}_{ij})'$	68,60	1,18	0,91**	0,86**	-0,47
Średnia liczba ziaren/kłos Grain number per ear	$P_1(\bar{m}_{ij})$	10,66	30,70	0,39		
	$P_3(\bar{m}_{ij})$	12,35	31,37	0,40	-0,09	
	$P_3(\bar{m}_{ij})'$	12,31	33,92	0,31	0,17	
	$P_2(\bar{m}_{ij})$	69,53	47,02	1,00**	0,97**	
	$P_4(\bar{m}_{ij})$	71,12	53,87	1,02**	1,07**	0,09
	$P_4(\bar{m}_{ij})'$	69,71	46,73	1,01**	0,96**	-0,09

	1	2	3	4	5	6	7
MTZ 1000 grains weight		$P_1(\hat{m}_{ij})$	12,32	64,55	-0,93		
		$P_3(\hat{m}_{ij})$	12,39	64,40	-0,93	0,007	
		$P_3(\hat{m}_{ij})'$	15,21	52,11	-0,55	-0,44	
		$P_2(\hat{m}_{ij})$	81,91	33,79	1,00**	1,02**	
		$P_4(\hat{m}_{ij})$	82,34	33,77	1,01**	1,02**	-0,02
		$P_4(\hat{m}_{ij})'$	82,05	33,32	1,00**	1,01**	0,08
Masa hektolitra ziarna Test weight		$P_1(\hat{m}_{ij})$	0,87	61,74	0,16		
		$P_3(\hat{m}_{ij})$	6,13	57,78	0,20	0,06	
		$P_3(\hat{m}_{ij})'$	1,42	66,73	0,09	-0,07	
		$P_2(\hat{m}_{ij})$	62,33	72,54	1,00**	1,00**	
		$P_4(\hat{m}_{ij})$	62,38	73,64	1,01**	1,00**	-0,006
		$P_4(\hat{m}_{ij})'$	69,71	99,04	1,15**	1,22**	-0,75*

$P_1(\hat{m}_{ij})$ —model (1), $P_3(\hat{m}_{ij})$ i $P_3(\hat{m}_{ij})'$ — model (3), odpowiednio z odległością genetyczną D^2 lub $|D|$; $P_4(\hat{m}_{ij})$ —model (2), $P_4(\hat{m}_{ij})$ i $P_4(\hat{m}_{ij} \hat{m}_{ij})'$ — model (4), odpowiednio z odległością genetyczną D^2 lub $|D|$; b_0, b_1, b_2, b_3 odpowiadają stałej i kolejnym współczynnikom regresji w modelach (1) — (4);

$P_1(\hat{m}_{ij})$ —model (1), $P_3(\hat{m}_{ij})$ and $P_3(\hat{m}_{ij})'$ — model (3) with genetic distances D^2 or $|D|$, respectively; — $P_4(\hat{m}_{ij})$

model (2), $P_4(\hat{m}_{ij})$ and $P_4(\hat{m}_{ij} \hat{m}_{ij})'$ — model (4) with genetic distances D^2 or $|D|$, respectively; b_0, b_1, b_2, b_3 —

constant and regression coefficients in models (1) — (4);

*, ** Współczynniki regresji istotnie różne od zera ($0,01 < P < 0,05$ lub $P < 0,01$)

*, ** Regression coefficient significantly different from zero ($0,01 < P < 0,05$ or $P < 0,01$, respectively)

Uzyskiwano także lepszą efektywność stosowania odległości genetycznej rodziców w przewidywaniu efektów nieaddytywnych dla cech potomstwa (Bhatt, 1973; Charcosset i in., 1998; Reif i in., 2003; Łuczkiewicz i Karczmarek, 2004).

Model addytywny (3), oparty na efektach GCA wyjaśniał relatywnie dużą część zmienności (45%–83%) obserwowanych średnich cech rodzin potomstwa F_1 żyta ozimego w badanej próbie reprezentatywnej, które były wzięte do kalibracji modelu. Model ten był najbardziej efektywny dla wysokości i długości kłosa, a więc dla tych samych cech, dla których stosunkowo najbardziej efektywny w przewidywaniu potomstwa był model (1), ale także dla mtz. Tak optymistyczną ocenę efektywności modelu predykcyjnego (3), nawet dla cech warunkowanych w potomstwie przez efekty nieaddytywne, uznajemy jednak za zawyżoną przez to, że była ona wykonana w trakcie kalibracji tego modelu, nie zaś w trakcie jego walidacji (Charcosset i in., 1993, 1998; Melchinger i in., 1998; Oury i in., 2000).

WNIOSKI

1. Modele statystyczne do przewidywania średnich cech ilościowych populacji potomstwa oparte na średnich dla obu rodziców oraz na efektach GCA rodziców są

- zwykle wystarczająco efektywne tylko dla cech o dużej odziedziczalności w wąskim sensie, dla takich cech przeważnie większą efektywność przewidywania posiada model drugiego rodzaju.
2. Modele wymienione we wniosku 1, rozszerzone o odległości genetyczne rodziców, określone na podstawie danych fenotypowych, są raczej niewiele efektywniejsze dla cech o małej odziedziczalności, niż modele wyjściowe.
 3. Wyniki oceny efektywności badanych modeli do przewidywania średnich cech populacji potomstwa F_1 żyta ozimego, ilustrują i potwierdzają wyniki uzyskane przez badaczy u innych roślin.
 4. Rozpatrywane modele statystyczne mogą być efektywnym narzędziem do przewidywania średnich cech kombinacji potomstwa F_1 z krzyżowania różnych form rodzicielskich (odmian populacyjnych, linii wsobnych, klonów itp.), jednakże ich przydatność powinna być szerzej (dla różnych gatunków roślin, struktury genetycznej zasobów genowych, cech oraz rodzajów miar odległości genetycznej rodziców) i lepiej przebadana, zgodnie z zasadami kalibracji i walidacji modeli statystycznych.

LITERATURA

- Ajmone Marsan P., Castiglioni P., Fusari F., Kuiper M., Motto M. 1998. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance in maize as revealed by RFLP and AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 96: 219 — 227.
- Argillier O., Méchin V., Barrière Y. 2000. Inbred line evaluation and breeding for digestibility-related traits in forage maize. *Crop Sci.* 40: 1596 — 1600.
- Bains, K. S., Sood K. C. 1984. Resolution of genetic divergence for choice of parents in soybean breeding. *Crop Improv.* 11: 20 — 24.
- Balzarini M. 2002. Applications of mixed models in plant breeding. In: M. S. Kang (Ed), *Quantitative Genetics, Genomics and Plant Breeding*, CAB International Wallingford, UK: 353 — 363.
- Beattie A. D., Michaels T. E., Pauls K. P. 2003. Predicting progeny performance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using molecular marker-based cluster analysis. *Genome* 46: 259 — 267.
- Bednarek P. T., Chwedorzewska K., Króliczak., Puchalski J., Zawada M. 1999. Wykorzystanie markerów genetycznych typu ALFP do badań zmienności genetycznej linii wsobnych żyta. *Biul. IHAR* 211: 219 — 228.
- Bernardo R. 1995. Genetic models for predicting maize single-cross performance in unbalanced yield trial data. *Crop Sci.* 35: 141–147.
- Bhatt G. M. 1973. Comparison of various methods of selecting parents for hybridization in common bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 24: 457 — 464.
- Bohn M., Utz H. F., Melchinger A. E. 1999. Genetic similarities among winter wheat cultivars determined on the basis of RFLPs, AFLPs, and SSRs and their use for predicting progeny variance. *Crop Sci.* 39: 228 — 237.
- Camussi A., Ottaviano E., Caliński T., Kaczmarek Z. 1985. Genetic distances based on quantitative traits. *Genetics* 111: 945 — 962.
- Charcosset A., Bonnisseau B., Touchebeuf O., Burstin J., Dubreuil P., Barrière Y., Gallais A., Denis J. B. 1998. Prediction of maize hybrid silage performance using marker data: comparison of several models for specific combining ability. *Crop Sci.* 38: 38 — 44.
- Charcosset A., Denis J. B., Lefort-Buson M., Gallais A. 1993. Modelling interaction from top-cross data and prediction of F_1 hybrid value. *Agronomie* 13: 597 — 608.
- Charcosset A., Essioux L. 1994. The effect of population structure on the relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci. *Theor. Appl. Genet.* 89: 336 — 343.

- Charcosset A., Lefort-Buson M., Gallais A. 1991. Relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci: a theoretical computation. *Theor. Appl. Genet.* 81: 571 — 575.
- Charcosset A., Lefort-Buson M., Gallais A. 1990. Use of top-cross design for predicting performance of maize single cross hybrid. *Maydica* 35: 23 — 27.
- Corbellini M., Perenzin M., Accerbi M., Vaccino P., Borghi B. 2002. Genetic diversity in bread wheat, as revealed by coefficient of parentage and molecular markers, and its relationship to hybrid performance. *Euphytica* 123: 273 — 285.
- Dias L. A. S., Picoli E. A. T., Rocha R. B., Alfenas A. C. 2004. A priori choice of hybrid parents in plants. *Genet. Mol. Res.* 3: 356 — 368.
- Falconer D. S., Mackey T. F. 1996. Introduction to quantitative genetics. Longman Group Ltd, Londyn.
- Geleta L. F., Labuschagne M. T., Viljoen C. D. 2004. Relationship between heterosis and genetic distance based on morphological traits and AFLP markers in pepper. *Plant Breeding* 123: 467 — 473.
- Gopal J., Minocha J. L. 1997. Genetic divergence for cross prediction in potato. *Euphytica* 97: 269 — 275.
- Gopal J. 1998. Identification of superior parents and crosses in potato breeding programmes. *Theor. Appl. Genet.* 96: 287 — 293.
- Gumber R. K., Schill B., Link W., Kittlitz E., Melchinger A. E. 1999. Mean, genetic variance, and usefulness of selfing progenies from intra- and inter-pool crosses in faba beans (*Vicia faba* L.) and their prediction from parental parameters. *Theor. Appl. Genet.* 98: 569 — 580.
- Kaczmarek J., Bujak H., Kadłubiec W. 2001. Ocena podobieństwa linii wsobnych żyta ozimego na podstawie analizy wybranych cech. *Biul. IHAR* 218/219: 379 — 387.
- Łuczkiewicz T., Kaczmarek Z. 2004. The influence of morphological differences between sunflower inbred lines on their SCA effects for yield components. *J. Appl. Genet.* 45: 175 — 182.
- Maris B. 1989. Analysis of an incomplete diallel cross among three ssp. tuberosum varieties and seven long day adapted ssp. andigena clones of the potato (*Solanum tuberosum* L.). *Euphytica* 41: 163 — 182.
- Mather K., Jinks J. L. 1982. Biometrical genetics. Chapman and Hall, Londyn.
- Mądry W., Krajewski P., Pluta S., Żurawicz E. 2004. Wielocechowa analiza wartości hodowlanej i zróżnicowania genetycznego odmian porzeczki czarnej (*Ribes nigrum* L.) na podstawie efektów ogólnej zdolności kombinacyjnej. *Acta Scient. Polon. Hortorum. Cultus* 3: 93 — 109.
- Melchinger A. E., Gumber R. K., Leipert R. B., Vuylsteke M., Kuiper M. 1998. Prediction of testcross means and variances among F3 progenies of F1 crosses from testcross means and genetic distances of their parents in maize. *Theor. Appl. Genet.* 96: 503 — 512.
- Menkir A., Ayodele M. 2005. Genetic analysis of resistance to gray leaf spot of midaltitude maize inbred lines. *Crop Sci.* 45: 163 — 170.
- Oettler G., Burger H., Melchinger A.E. 2003. Heterosis and combining ability for grain yield and other agronomic traits in winter triticale. *Plant Breeding* 122: 318 — 321.
- Oury F. X., Brabant P., Bérard P., Pluchard P. 2000. Predicting hybrid value in bread wheat: biometric modelling based on a "top-cross" design. *Theor. Appl. Genet.* 100: 96 — 104.
- Reif J. C., Melchinger A. E., Xia X. C., Warburton M. L., Hoisington D. A., Vasal S. K., Beck D., Bohn M., Frisch M. 2003. Use of SSRs for establishing heterotic groups in subtropical maize. *Theor. Appl. Genet.* 107: 947 — 957.
- Riday H., Brummer E. C., Campbell T. A., Luth D., Cazcarro P.M. 2003. Comparisons of genetic and morphological distance with heterosis between *Medicago sativa* subsp. *sativa* and subsp. *falcata*. *Euphytica* 131: 37 — 45.
- Riday H., Brummer E. C. 2005. Heterosis in a broad range of alfalfa germplasm *Crop Sci.* 45: 8 — 17.
- Rodriguez-Burruezo A., Prohens J., Nuez F. 2003. Performance of hybrid segregating populations of pepino (*Solanum mulic* × *atum*) and its relation to genetic distance among parents. *J. Hort. Sci. Biot.* 78: 911 — 918.
- SAS/STAT User's Guide, Version 8.2. 2002. SAS Institute, Cary NC.
- Schut J. W., Dourleijn C. J. 2000. Prediction of barley progeny performance in the presence of genotype-environment interaction. *Plant Breeding* 119: 47 — 50.
- Smith J. S. C. and Smith O. S. 1989. The description and assessment of distances between inbred lines of maize: I. The use of morphological traits as descriptors. *Maydica* 34: 141 — 150.

- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2001. Addytywno-dominujący sposób działania genów odpowiedzialnych za dziedziczenie różnych cech rolniczych u żyta ozimego. *Pam. Puł.* 128: 247 — 256.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2003. Genetyczno-statystyczne parametry dziedziczenia cech użytkowych żyta ozimego (*Secale cereale* L.). *Biul. IHAR* 230: 205 — 214.
- Utz H. F., Bohn M., Melchinger A. E. 2001. Predicting progeny means and variances of winter wheat crosses from phenotypic values of their parents. *Crop Sci.* 41: 1470 — 1478.
- Van Esbroeck G. A., Bowman D. T., May O. L., Calhoun D. S. 1999. Genetic similarity indices for ancestral cotton cultivars and their impact on genetic diversity estimates of modern cultivars. *Crop Sci.* 39:323–328.
- Vuylsteke M., Kuiper M., Stam P. 2000. Chromosomal regions involved in hybrid performance and heterosis: their AFLP®-based identification and practical use in prediction models. *Heredity* 85: 208 — 218.
- Yan W., Rajcan I. 2003. Prediction of cultivar performance based on single vs. multiple year trials. *Crop Sci.* 43: 549 — 555.