

STANISŁAW JEŻOWSKI

PAWEŁ KRAJEWSKI

MARIA SURMA

TADEUSZ ADAMSKI

Instytut Genetyki Roślin Polskiej Akademii Nauk w Poznaniu

Wpływ środowiska na efekty działania genów warunkujących odporność linii DH jęczmienia na wyleganie

The influence of environment on effects of genes controlling lodging resistance of barley DH lines

W pracy przedstawiono wyniki badań dotyczących oceny efektów działania genów kontrolujących morfologiczne i fizyczne cechy źdźbła jęczmienia w różnych warunkach środowiska (latach). Obiektem badań były linie podwojonych haploidów (DH) uzyskane z mieszańców między oplewioną linią RK63/1 i nieoplewionym rodem 1N86. Linie DH, formy wyjściowe oraz mieszańce F₁ i F₂ badano w 3-letnich w doświadczeniach polowych. Analizowano długość, średnicę i grubość ścianki źdźbła oraz elastyczność źdźbła i stopień wylegania. Na podstawie danych uzyskanych w poszczególnych latach oraz średnich z lat oszacowano efekty addytywnego działania genów [d], dominacji [h] oraz nieallelicznej interakcji *loci* w stanie homo- [i] i heterozygotycznym [l], a następnie testowano istotność interakcji efektów działania genów z warunkami środowiska. Dla wszystkich analizowanych cech stwierdzono istotność efektów addytywnego działania genów oraz występowanie znaczącej interakcji tych efektów ze środowiskiem. Efekty dominacji istotne okazały się tylko w odniesieniu do długości źdźbła i grubości jego ścianki, przy czym dla długości źdźbła istotna była także interakcja tych efektów ze środowiskiem. Uzyskane rezultaty wskazują, że efekty *loci* w stanie homozygotycznym są mniej stabilne w zróżnicowanych warunkach środowiska, niż efekty *loci* heterozygotycznych.

Słowa kluczowe: interakcja, jęczmień, linie DH, odporność na wyleganie, parametry genetyczne

In the paper estimates of gene effects are presented for barley morphological and physical traits and their interaction with environments. Material for the studies constituted barley doubled haploid (DH) lines derived from a cross between hulled line RK63/1 and naked breeding line 1N86. DH lines along with their parental genotypes and F₁, F₂ hybrids were examined in a 3-year experiment conducted under field conditions. The following traits were observed: length and diameter of stem, stem wall thickness, stem elasticity and lodging grade. On the basis of the data obtained for each year as well as for means over three years effects of additive, dominance and epistatic gene action were estimated and their interaction with environments (years) were tested. For all the studied traits additive effects and their interaction with environments revealed to be significant. Dominance effects were significant for stem length and stem wall thickness and their interaction with environments was important for stem length

only. The results presented in this paper indicate that effects of homozygous *loci* are less stable than heterozygous *loci* effects in various environmental conditions.

Key words: barley, DH lines, lodging resistance, genetic parameters, interaction

WSTĘP

Odporność na wyleganie jest jedną z podstawowych właściwości odmian zbóż, decydujących o ich przydatności gospodarczej. Jest ona uwarunkowana genetycznie, lecz ekspresja odporności uzależniona jest od warunków środowiska (opady deszczu, wiatry, temperatura). Badania przeprowadzone przez wielu autorów wykazały, że odporność zbóż na wyleganie związana jest z budową morfologiczną i fizyczną źdźbła (Zeniščeva, 1972, 1986; Jeżowski, 1981, 1996; Jeżowski i El Bassam, 1985; Vazquez i Sanchez-Menge, 1989; Mazurek i in., 1985; Müller, 1989; Żebrowski, 1992; Doliński, 1995).

Celem niniejszej pracy było zbadanie, czy efekty działania genów kontrolujących cechy morfologiczne i fizyczne źdźbła jęczmienia są podobne w różnych warunkach środowiskowych (latach), czy też wykazują interakcję ze środowiskiem.

MATERIAŁ I METODY

W badaniach wykorzystano 48 linii podwojonych haploidów (DH) jęczmienia. Linie otrzymano metodą *H. bulbosum* z mieszańców F_1 oplewionego rodu RK63/1 z rodem nagoziarnistym 1N86. Linie DH, formy rodzicielskie oraz mieszańce F_1 i F_2 badano w 3-letnim (1999–2001) doświadczeniu polowym założonym w układzie bloków losowanych kompletnych, w trzech powtórzeniach. Poletka o powierzchni 4 m² każde obsiano nasionami analizowanych genotypów w gęstości 330 ziaren na 1 m². W fazie dojrzałości pełnej oszacowano stopień wylegania stosując skalę bonitacyjną 1–9, gdzie 1 — oznaczał brak wylegania, a 9 — największe wyleganie. Po zbiorach wykonano pomiary długości, średnicy oraz grubości ścianek źdźbła. Ponadto wyznaczono elastyczność źdźbła (moduł Younga) metodą ultradźwięków (Gawda i Haman, 1983; Jeżowski, 1996).

Uzyskane z doświadczeń dane opracowano statystycznie stosując 2-czynnikową analizę wariancji. Wyboru linii o maksymalnych i minimalnych wartościach analizowanych cech dokonano wyszukując linie o średnich trzyletnich zbliżonych (biorąc pod uwagę najmniejszą różnicę istotną) do linii o największej i najmniejszej średniej. Na podstawie średnich dla linii ekstremalnych oraz średnich dla form rodzicielskich i mieszańców F_1 , F_2 oszacowano efekty addytywnego działania genów (parametr [d]) i dominacji (parametr [h]), a także współdziałania genów z różnych loci (parametry [i] i [l]), dla każdego roku oddzielnie oraz na podstawie średnich z trzech lat (Surma i in., 1984). Istotność efektów oraz istotność ich interakcji ze środowiskiem badano testem F w analizie wariancji.

WYNIKI I DYSKUSJA

W tabeli 1 przedstawiono wartości średnie badanych cech dla linii DH, form rodzicielskich oraz mieszańców F_1 i F_2 .

Tabela 1

Wartości analizowanych cech źdźbła oraz stopnia wylegania linii DH jęczmienia uzyskanych z mieszańców RK63/1 × 1N86 (średnie z 3 lat)
Values of stem characters and lodging grade of barley DH lines derived from the cross RK63/1 × 1N86 (means over 3 years)

Cecha Character	Linie DH DH lines			Formy rodzicielskie Parental genotypes		Mieszańce Hybrids	
	maks. max	min. min.	średnia mean	RK63/1	1N86	F_1	F_2
Długość źdźbła (cm) Stem length	89,9	73,2	80,6	77,3	78,4	78,6	79,9
Średnica źdźbła (mm) Stem diameter	2,93	2,57	2,71	2,83	2,65	2,65	2,71
Grubość ścianki źdźbła (mm) Wall thickness	0,23	0,19	0,21	0,22	0,21	0,21	0,22
Elastyczność źdźbła (MPa) Stem elasticity	29,02	24,12	26,84	29,3	26,4	27,9	26,9
Stopień wylegania (1–9) Lodging grade	5,16	2,03	3,62	2,22	3,44	3,00	3,22

Oceny efektów działania genów kształtujących cechy źdźbła linii DH jęczmienia w poszczególnych latach badań zaprezentowano w tabelach 2–6. Oceny efektów addytywnego działania genów okazały się istotne dla wszystkich analizowanych cech we wszystkich trzech latach, z wyjątkiem stopnia wylegania w pierwszym roku badań. Jednakże wielkość tych efektów była wyraźnie zależna od warunków środowiska, na co wskazują wysokie wartości statystyki F dla interakcji: dla czterech spośród pięciu analizowanych cech wyższe od wartości krytycznej F na poziomie $P = 0,01$, dla jednej na $P = 0,05$ (tab. 2–6).

Tabela 2

Oceny parametrów genetycznych dla długości źdźbła jęczmienia
Estimates of genetic parameters for stem length in barley

Rok Year	Parametr Parameter			
	[d]	[i]	[h]	[l]
1999	11,10**	1,38**	19,50**	-20,60*
2000	7,24**	-0,77	-20,10*	16,50
2001	6,77**	1,81**	-3,20	1,20
Średnia Mean	8,37**	0,81*	-1,30	-0,90
F dla interakcji F for interaction	13,99**	5,79**	6,40**	4,82*

* $P < 0,05$

** $P < 0,01$

Oceny efektów dominacji (parametr [h]) okazały się istotnie większe od zera tylko w trzech wypadkach, to jest dla długości źdźbła w dwóch latach i dla grubości ścianki źdźbła w jednym roku. W przypadku długości źdźbła widoczne są duże różnice w latach, tak co do wartości parametru [h], jak i jego znaku, przez to średni efekt dominacji był nieistotny, natomiast wysoce istotna okazała się interakcja efektów dominacji ze środowiskiem (tab. 2). Dla grubości ścianki źdźbła średni efekt dominacji był dodatni i istotnie różny od zera. Wartość statystyki F dla interakcji okazała się niższa od wartości krytycznej F (tab. 4).

Tabela 3

Oceny parametrów genetycznych dla średnicy źdźbła jęczmienia
Estimates of genetic parameters for stem diameter in barley

Rok Year	Parametr Parameters			
	[d]	[i]	[h]	[l]
1999	0,155**	0,043**	0,020	-0,120
2000	0,118**	0,017**	0,000	-0,120
2001	0,269**	0,046**	0,100	-0,070
Średnia Mean	0,181**	0,036**	0,040	-0,100
F dla interakcji F for interaction	25,64**	1,75**	0,04	0,01

*P < 0,05

** P < 0,01

Tabela 4

Oceny parametrów genetycznych dla grubości ścianki źdźbła jęczmienia
Estimates of genetic parameters for stem wall thickness in barley

Rok Year	Parametr Parameters			
	[d]	[i]	[h]	[l]
1999	0,015**	0,000	0,044	-0,047
2000	0,018**	0,000	0,000	-0,005
2001	0,023**	-0,004	0,058*	-0,057*
Średnia Mean	0,018**	0,001	0,034*	-0,036*
F dla interakcji F for interaction	3,30*	0,85	1,50	1,08

* P < 0,05

** P < 0,01

Efekty współdziałania *loci* w stanie homozygotycznym (parametr [i]) były istotne dla długości i średnicy źdźbła oraz modułu Younga w dwóch spośród trzech lat badań. Średnie oceny parametru [i] dla tych cech również różniły się istotnie od zera, przy czym dla długości i średnicy źdźbła były dodatnie, natomiast dla elastyczności źdźbła ujemne (tab. 2, 3 i 5). Oceny parametru [i] dla długości źdźbła i modułu Younga znacznie różniły się w poszczególnych latach; w obu wypadkach wartości statystyki F dla interakcji były wyższe od wartości krytycznej F. Efekty nieallelicznej interakcji *loci* homozygotycznych dla średnicy źdźbła były stabilne i nie wykazywały interakcji ze środowiskiem.

Tabela 5

Oceny parametrów genetycznych dla modułu Younga u jęczmienia
Estimates of genetic parameters for Young's modulus in barley

Rok Year	Parametr Parameter			
	[d]	[i]	[h]	[l]
1999	1,46**	-0,92**	0,40	0,80
2000	2,45**	0,37*	-4,20	5,10
2001	3,43**	-0,07	2,00	-0,50
Średnia Mean	2,45**	-0,21*	-0,60	1,80
F dla interakcji F for interaction	23,67**	14,54**	1,09	0,79

* P < 0,05

** P < 0,01

Efekty współdziałania *loci* w stanie heterozygotycznym, określane za pomocą parametru [l], w większości przypadków nie różniły się istotnie od zera. Znaczące wartości parametru [l], istotnie mniejsze od zera, zanotowano tylko dla długości źdźbła w pierwszym roku i grubości ścianki źdźbła w trzecim (tab. 2 i 4). Średni efekt okazał się istotny jedynie dla grubości ścianki, przy czym nie wykazywał on interakcji ze środowiskiem (tab. 4).

Zbliżone wyniki dotyczące efektów działania genów uzyskano wcześniej dla mieszańców form dwu- i sześciorzędowych, a także dla form oplewionych i nieoplewionych (Jeżowski i in., 1993, 1996, 2000; Jeżowski, 1996). W badaniach tych również stwierdzono, że długość źdźbła, średnica źdźbła, grubość ścianki źdźbła i jego elastyczność (moduł Younga) oraz stopień wylegania były determinowane przede wszystkim addytywnym działaniem genów (tab. 6).

Tabela 6

Oceny parametrów genetycznych dla stopnia wylegania jęczmienia
Estimates of genetic parameters for lodging grade in barley

Rok Year	Parametr Parameter			
	[d]	[i]	[h]	[l]
1999	0,21	-0,17	-0,70	0,50
2000	2,21**	-0,10	0,70	-2,20
2001	2,26**	0,03	-3,40	3,10
Średnia Mean	1,56**	-0,08	-1,10	0,50
F dla interakcji F for interaction	55,88**	0,62	0,71	1,05

* P < 0,05

** P < 0,01

Większość ocenianych w niniejszej pracy efektów działania genów kontrolujących cechy związane z odpornością jęczmienia na wyleganie wykazywała istotną interakcję ze środowiskiem. Dotyczyło to głównie efektów *loci* w stanie homozygotycznym, które wykazywały istotną zależność od warunków środowiska w odniesieniu do wszystkich

badanych cech. Znaczącą interakcję ze środowiskiem *loci* (QTL) warunkujących odporność jęczmienia na wyleganie stwierdził także Tinker i wsp. (1996) badając linie DH uzyskane z mieszańców Harrington × TR306. Uzyskane w niniejszej pracy wyniki wskazują, że efekty homozygotycznych *loci* w porównaniu z efektami genów w stanie heterozygotycznym są mniej stabilne w zróżnicowanych warunkach środowiska. Podobną niestabilność efektów addytywnych stwierdzono także dla innych cech ilościowych u jęczmienia (Kaczmarek i in., 2002). Sugeruje to, że genotypy homozygotyczne mogą mieć mniejszą zdolność adaptacyjną do zmiennych warunków środowiskowych, niż heterozygotyczne.

WNIOSKI

1. Cechy źdźbła determinujące odporność jęczmienia na wyleganie uwarunkowane są głównie genami o działaniu addytywnym.
2. Wyniki badania interakcji efektów działania genów z warunkami środowiskowymi wskazują, że efekty *loci* w stanie homozygotycznym w większym stopniu są zależne od środowiska, niż efekty *loci* heterozygotycznych. Oznacza to, że linie całkowicie homozygotyczne (np. podwojone haploidy) mogą być bardziej wrażliwe pod względem wylegania na zmienne warunki środowiska, aniżeli nie w pełni homozygotyczne rody wyselekcjonowane na wczesnym etapie hodowli.

LITERATURA

- Gawda H., Haman J. 1983. An ultrasonic method of determining Young's modulus in cereal plants. ASAE 26: 250 — 254.
- Doliński R. 1995. Zmienność, odziedziczalność i współzależność właściwości mechanicznych i cech morfologicznych źdźbła pszenicy zwyczajnej warunkujących odporność na wyleganie. Wyd. AR Lublin 3: 1 — 67.
- Jeżowski S. 1981. Analysis of relationship between lodging grade and some morphological characters of spring barley varieties. Genet. Pol. 1: 45 — 61.
- Jeżowski S. 1996. Analiza genetyczna cech determinujących odporność na wyleganie jęczmienia jarego (*Hordeum vulgare* L.). IGR Poznań, Seria: Rozprawy i Monografie 4: 1 — 58.
- Jeżowski S., El Bassam N. 1985. Analysis of relationship between the lodging grade and some morphological characters at early stages of plant development. Genet. Pol. 2: 233 — 241.
- Jeżowski S., Adamski T., Surma M. 1993. Parametry genetyczne wybranych cech morfologicznych i fizycznych źdźbła linii DH jęczmienia. Zeszyty Naukowe AR we Wrocławiu 223: 215 — 221.
- Jeżowski S., Surma M., Adamski T. 1996. Analiza genetyczna cech warunkujących odporność na wyleganie dwu- i sześciorzędowych linii DH jęczmienia. Biuletyn IHAR 2000: 169 — 173.
- Jeżowski S., Surma M., Adamski T. 2000. Genetyczne uwarunkowanie cech determinujących odporność na wyleganie oplewionych i nieoplewionych linii DH jęczmienia. Biul. IHAR 216: 185 — 188.
- Kaczmarek Z., Surma M., Adamski T., Jeżowski S., Madajewski R., Krystkowiak K., Kuczyńska A. 2002. Interaction of gene effects with environments for malting quality of barley doubled haploids. J. Appl. Genet. 43: 33 — 42.
- Mazurek J., Marszałkowski G., Molski B., Ślusarczyk M. 1985. Badania nad wyleganiem żyta. Biul. IHAR 156: 63 — 68.
- Müller Z. 1989. An investigation on the relation between the geometrical dimensions and the stability of wheat stalk. Zesz. Probl. Nauk Rol. 378: 79 — 83.

- Tinker N. A., Mather D. E., Rosnagel B. G., Kasha K. J., Kleinhofs A., Hayes P. M. *et al.* 1996. Regions of the genome that affect agronomic performance in two-row barley. *Crop Sci.* 36: 1053 — 1062.
- Surma M., Adamski T., Kaczmarek Z. 1984. The use of doubled haploid lines for estimation of genetic parameters. *Genet. Pol.* 25: 27 — 32.
- Vazquez J. F., Sanchez-Monge E. 1989. Genetic analysis of plant height and internode length in a diallel cross of barley. *J. Genet. and Breed.* 43: 231 — 236.
- Zeniščeva L. S. 1968. Heritability of quantitative characters determining lodging resistance in plants. *Adv. in Agronomy* 25: 209 — 263.
- Zeniščeva L. S. 1972. Nasledowanie u nasledujemosti priznaka procznosti stieblja u jaczmenia pri skreszczivanii korotkostebielnych mutantow s dlinnostebielnymi sortami. *Genetika* 12: 76 — 81.
- Żebrowski J. 1992. Strukturalno-mechaniczne uwarunkowania i kryteria odporności roślin zbożowych na wylęganie. *Biul. IHAR* 183: 73 — 93.