

TADEUSZ ŚMIAŁOWSKI
STANISŁAW WĘGRZYN¹

Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż, IHAR Kraków

¹ Emerytowany profesor Oddziału IHAR w Krakowie

Sposoby epistatycznego działania genów u żyta ozimego

The ways of epistatic action of genes in winter rye

Celem prowadzonych prac było poznanie epistatycznego sposobu działania genów kontrolujących dziedziczenie 12 cech; termin kłoszenia, wysokość roślin, długość kłosa i dokłosa, masę i liczbę ziaren z kłosa, liczbę kłosów na poletku, masę 1000 ziaren, ciężar hektolitra, plon ziarna z poletka, zawartość białka i liczba opadania u 10 odmian żyta ozimego; Dańkowskie Złote, Dańkowskie Nowe, Motto, Wibro, Amilo, Kier i Walet, Bosmo, Hegro, Ekoagro. W badaniach przeprowadzonych w latach 2002–2005 metodą opisaną przez Comstocka i Robinsona (1952) w modyfikacjach Kearseya i Jinska (1967) oraz późniejszych krzyżowano 3 testery T1 - SMH 49, T2 - SMH 75 oraz T3 - (T1×T2) z badanymi populacjami w celu otrzymania mieszańców F₁, które wysiewano w 3 powtórzeniach na poletkach o powierzchni 0,4 m². Następnie dla każdej populacji oszacowano efekty epistatyczne (Jinks i in., 1969). Istotność odchylenia od zera efektów epistatycznych odmian sprawdzano testem „t”. Stwierdzono, że epistaza, którą ujawniły badania wynikała głównie ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznymi (aż 81% efektów). Spośród badanych cech tego typu epistazę ujawniono w 100% przypadków dla wczesności kłoszenia, masy ziaren z kłosa, masy 1000 ziaren, ciężaru hektolitra i liczby opadania. Tylko dla długości dokłosa i wysokości roślin stwierdzono równe proporcje pomiędzy typem epistazy „i” i „j,l”. Epistaza w istotny sposób kształtowała wartość cech u badanych populacji żyta ozimego. U jednych odmian podwyższała wartość a u innych obniżała. Stwierdzono przewagę ujemnych efektów epistazy dla większości badanych cech z wyjątkiem długości dokłosa, masy 1000 ziaren i liczby opadania, u których przeważały efekty dodatnie. Wartość i kierunek działania efektów epistazy zależy nie tylko od badanych populacji, ale od roku badań, czyli wpływu środowiska.

Słowa kluczowe: cechy, dziedziczenie, epistaza, żyto ozime

The purpose of the study was recognition in epistatic action of genes controlling 12 quantitative traits (heading time, plant height, length of ear, length of upper internode, mass and number of grains per ear, spikes number per plot, 1000 kernels weight, test weight, grain yield per plot, protein content in grain and falling number) in 10 cultivars of winter rye (Dańkowskie Złote, Dańkowskie Nowe, Motto, Wibro, Amilo, Kier, Walet, Bosmo, Hegro, Ekoagro). The analysis was performed using the method of Comstock and Robinson (1952) with modifications of Kearsy and Jinks (1967). The F₁ hybrids, obtained from crossing of three testers (T1 = SMH 49, T2 = SMH 75 and T3 = T1 × T2) with the studied cultivars, were sown on 0.4 sq. m. plots in three replications. The epistatic effects were

calculated with the formula $\bar{I}_i = \bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - 2\bar{L}_{3i}$, where $\bar{L}_{1i}, \bar{L}_{2i}, \bar{L}_{3i}$ are average values for the traits of the hybrids of the *i*-th cultivar with the three testers. Significance of the deviations of epistatic effects from zero was verified with the "t" test. It was found, that the revealed epistasis resulted mainly from interaction of homozygous loci with heterozygous ones and interaction between heterozygous loci (81% of the effects). Among the investigated traits, this type of epistasis was recorded in 100% of cases for heading time, grain mass per ear, thousand kernels weight, test weight and falling number. An equal proportion of the "i"- type epistasis and the "j,l" one was stated only for the upper internode length and plant height. Epistasis influenced significantly values of the traits in the investigated rye populations. The increasing or decreasing direction of an effect was dependent on cultivar. Generally, the negative effects were more frequent in majority of the studied traits, with exceptions of upper internode length, 1000 kernels mass and falling number, where the positive effects prevailed. The size and direction of the epistatic effects depended not only on the cultivar, but also on a year of study, which shows importance of the environment.

Key words: epistasis, cultivars, quantitative traits, winter rye,

WSTĘP

Poznanie sposobów działania genów odpowiedzialnych za dziedziczenie najważniejszych cech rolniczych roślin uprawnych w tym zbóż ma podstawowe znaczenie w podjęciu strategii hodowlanej (Simmonds, 1987). Szczególnie epistatyczny sposób działania genów podejrzewany jest o utrudnianie hodowcom podjęcia właściwych decyzji selekcyjnych ze względu na pojawianie się niespodziewanych zmienności w kolejnych pokoleniach. Zjawisko to dotyczy również żyta ozimego, gatunku wartościowego, ale ze względu na obcopylność trudnego i kosztownego w hodowli twórczej i zachowawczej. Na podstawie dotychczasowych badań (Jedyński i in., 1989; Kaczmarek i in., 1993; Śmiech i in., 1996; Węgrzyn, 1985; Węgrzyn i in., 1988, 1993, 1995; Śmiałowski i in., 1999, 2001, 2003 b) przyjęło się uważać, że za dziedziczenie wielu ważnych cech w życie ozimym może odpowiadać epistatyczny sposób działania genów. Jeśli epistaza wystąpi w dużym stopniu może utrudnić podjęcie właściwej decyzji o selekcji materiałów hodowlanych na poszczególnych etapach hodowlanych. Inne zagraniczne badania (Kjaer i in., 1996; Jinks i in., 1973) potwierdzają również istotną rolę epistazy w dziedziczeniu cech u różnych gatunków zbóż i roślin. W przypadku żyta ozimego wykonanie doświadczeń genetycznych w warunkach polowych ze względu na pracochłonność, konieczność przygotowania specjalnego materiału, sprawia dużo trudności i dlatego najczęściej przeprowadza się je w cyklu jednorocznym, zatem uzyskane wyniki nie ujawniają istotnego wpływu środowisk, którymi są lata badań (Śmiałowski i in., 2003 a). Dlatego zamiarem Autorów niniejszych badań było lukę tę uzupełnić prezentując wyniki czteroletnich prac dotyczących działania genów epistatycznych u żyta ozimego.

MATERIAŁ I METODY

W badaniach wykorzystano model analizy opisanej przez Comstocka i Robinsona (1952) w modyfikacji Kearseya i Jinksa (1967), Kearseya i wsp. (1968) oraz Kearseya i Perkinsa (1969), w której testery różniące się od siebie wieloma cechami oznaczone symbolem T1 - (SMH 49-1) i T2 - (SMH 75-1) krzyżowano celem otrzymania testera T3

(T1 × T2). Dysponując 3 testerami krzyżowano je z populacjami żyta ozimego; Dańkowskie Żłote, Dańkowskie Nowe, Motto, Wibro, Amilo, Kier, Walet, Bosmo, Hegro i Ekoagro w celu otrzymania mieszańców F₁.

Dwie z odmian Dańkowskie Żłote i Motto uczestniczyły w doświadczeniu przez cały czas, natomiast pozostałe uzupełniały w kolejnych latach zestaw badanych populacji. Otrzymane w ten sposób mieszańce F₁ wysiano w latach 2001–2004 roku w 3-powtórzeniach na poletkach doświadczalnych o powierzchni 0,4 m² w celu wykonania obserwacji polowych, pomiarów biometrycznych i analiz laboratoryjnych (na zebranych po zbiorach ziarnie), którymi objęto 12 cech; termin kłoszenia, wysokość roślin, długość kłosa i dokłosa, masę i liczbę ziaren z kłosa, liczbę kłosów na poletku, masę 1000 ziaren, ciężar hektolitra, plon ziarna z poletka, zawartość białka i liczba opadania.

Obliczenia statystyczno-genetyczne obejmowały przeprowadzenie analizy wariancji epistazy oraz oszacowanie efektów dla badanych odmian. W tym celu obliczono średnie kwadraty dla epistazy całkowitej. Następnie z epistazy całkowitej wydzielono epistazę typu „i” wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi oraz „j,l” wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i hetero z heterozygotycznymi oraz błąd. Istotność poszczególnych składników sprawdzono testem „F”. Następnie dla każdej populacji oszacowano efekty epistatyczne ze wzoru: $\bar{I}_i = \bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - 2\bar{L}_{3i}$, gdzie $\bar{L}_{1i}, \bar{L}_{2i}, \bar{L}_{3i}$ są średnimi wartościami cech dla mieszańców uzyskanych ze skrzyżowania i-tej odmiany z 3 testerami (Jinks i in., 1969). Istotność odchyleń od zera efektów epistatycznych dla badanych odmian sprawdzano testem „t”.

WYNIKI I DYSKUSJA

Uzyskane wyniki badań wskazują na występowanie wysoce istotnej epistazy dla większości analizowanych cech w każdym roku badań (tab. 1). Brak istotnej epistazy stwierdzono u nielicznych cech; w roku 2002 dla terminu kłoszenia, długości dokłosa oraz masy ziaren z kłosa, w 2003 dla wysokości roślin i liczby ziaren z kłosa, a w 2004 dla liczby opadania. Wymienione przypadki nielicznych nieistotnych pod względem epistazy cech w jednym roku nie powtarzały się dla tych samych cech w następnych latach.

Zjawisko to nie oznacza braku epistazy u danej cechy, natomiast w określonych warunkach środowiska i dla danego zestawu odmian epistaza nie ujawniła się (Węgrzyn, 1985). Jeśli epistaza wystąpiła to wynikała głównie ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznym, i określana jest jako epistaza typu „j,l” (tab. 1).

Tabela 1

Analiza wariancji efektów epistazy dla 12 cech u wybranych populacji żyta ozimego w latach 2002–2005
Analysis of variance of epistatic effects for 12 traits of selected winter rye populations in the years 2002–2005

Źródło zmienności Source of variation	Liczba stopni swobody Degrees of freedom	Średni kwadrat Mean squares											
		termin kłoszenia heading	długość dokłosa internodes length	długość kłosów length of ears	wysokość roślin plant height	liczba kłosów na poletku number of ears per plot	liczba ziaren z kłosa number grain per ear	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	masa 1000 ziaren 1000 grain weight	ciężar hektolitra test weight	plon ziarna z poletka grain yield per plot	zawartość białka protein content	liczba opadania falling number
2002													
Epistaza Epistasis	7	3,43	16,64	3,09**	488,73**	6848**	161,74*	0,14	86,71**	58,37**	31197,34**	5,99**	8421**
Typu - type „i”	1	0,78	0,97	4,59*	479,47**	112	5,26	0,18	18,78	46,11	4624,50	3,02	4625
Typu - type „j,l”	20	1,16	5,77	0,85**	147,08**	2391**	56,35**	0,04	29,41**	18,12*	10687,87**	1,94**	10688**
Błąd - Errors	36	2,33	8,39	0,43	55,68	501	53,14	0,09	16,55	18,28	3248,84	0,94	3249
2003													
Epistaza Epistasis	4	101,6**	155,5**	2,66**	1317,2	—	454,8	2,19*	343,9*	123,1**	—	11,34**	28605**
Typu - type „i”	1	0,03	0,16	0,32	118,1	—	258,5	0,1	21,7	43,3	—	14,55**	6883
Typu - type „j,l”	11	36,9*	56,6*	0,94**	462,8	—	141,9	56,6*	124,2**	10,8**	—	2,80**	9776**
Błąd - Errors	10	6,3	37,4	0,36	381,6	—	188,9	37,4	83,9	21,4	—	1,03	2586
2004													
Epistaza Epistasis	4	33,9**	130,9**	4,7**	261,9**	6935*	209,4**	1,84**	1034**	32,3**	231703**	7,12**	537
Typu - type „i”	1	0,67	206,4**	5,5	13,8	2951	34,9	2,70	147,4	12,02	378153**	0,86	226
Typu - type „j,l”	11	12,9**	32,02	1,5**	92,6**	2266*	72,3**	0,47**	358,8**	10,7**	55740**	2,48**	176
Błąd - Errors	10	4,7	7,4	0,9	54,1	2058	47,02	0,21	233,5	4,8	17003	0,93	864
2005													
Epistaza Epistasis	5	18,9**	67,5**	7,10**	575,3**	21104**	10,2**	0,50*	102,1**	16,2**	19622**	2,1*	9037*
Typu - type „i”	1	1,9	43,2*	2,41	487,1**	6837*	12,2	0,01	2,7	20,2	45964	0,1	3971
Typu - type „j,l”	14	5,9**	21,1**	2,36**	170,7**	7048**	64,9**	0,18**	36,3**	4,4**	68010**	0,7*	2944*
Błąd - Errors	22	2,01	7,8	0,70	28,6	920	36,8	0,14	22,1	2,8	11130	0,7	3345

*, ** Istotne dla poziomu P = 0,05 lub P = 0,01

*,** Significant at P = 0.05, and P = 0.01, respectively

Tylko w nielicznych przypadkach odnotowano epistazę wynikającą ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi określaną jako typu „i” (tab. 1) i dotyczyła takich cech jak; wysokość roślin (w 2002 roku), zawartość białka (w 2003 roku), długość dokłosa i plon ziaren (w 2004) oraz długość dokłosa, wysokość roślin i liczba kłosów na poletku (w 2005 roku). W porównaniu do lat poprzednich (Węgrzyn i in., 1993; Śmiałowski i in., 1999) zaznaczył się większy udział cech, u których stwierdzono istotną epistazę typu „j,l”, zmalał natomiast udział cech, których ujawniono epistazę typu „i”.

Inne interesujące porównanie dotyczy proporcji obu typów epistazy tj. „i” do „j,l” dla badanych cech żyta ozimego (tab. 2). Okazało się, że u większości badanych cech przeważała epistaza typu „j,l”, a dla 5 cech; kłoszenia, masy ziaren z kłosa, masy 1000 ziaren, ciężaru hektolitra i liczby opadania osiągnęła nawet 100% wszystkich istotnych efektów. Tylko dla 2 cech; długości dokłosa i wysokości roślin proporcje pomiędzy obydwoimi typami epistazy okazały się wyrównane i wyniosły 50/50 procent (tab. 2). Zjawisko to ma określone konsekwencje dla dziedziczenia badanych cech u żyta ozimego. Nieliczne cechy, u których ujawniono więcej efektów epistatycznych typu „i”, czyli wynikających ze współdziałania loci homozygotycznych z homozygotycznymi, a są to długość dokłosa i wysokość roślin, będą charakteryzować się na ogół większą odziedziczalnością w przeciwieństwie do tych cech, u których stwierdzono większy udział epistazy typu „j,l”, wynikającej ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznymi z heterozygotycznymi (tab. 3).

Tabela 2

Procentowy udział typów epistazy dla badanych cech żyta ozimego
The percentages of types of epistasis for the investigated traits of winter rye

Cechy Traits	“i” (%)	“j,l” (%)
Termin kłoszenia — Heading	0	100
Długość dokłosa — Upper internode length	50	50
Długość kłosów — Length of ear	25	75
Wysokość roślin — Plant height	50	50
Liczba kłosów na poletku — Number of ears per plot	33	67
Liczba ziaren z kłosa — Number of grains per ear	25	75
Masa ziaren z kłosa — Grain weight per ear	0	100
Masa 1000 ziaren — 1000 grain weight	0	100
Ciężar hektolitra — Test weight	0	100
Plon ziarna z poletka — Grain yield per plot	33	67
Zawartość białka — Protein content	25	75
Liczba opadania — Falling number	0	100

Ważnym celem przeprowadzonych badań było również oszacowanie efektów epistazy dla badanych populacji żyta ozimego (tab. 3). Okazało się, że epistaza u jednych odmian podwyższa wartości badanych cech, a u innych obniża. Dla przykładu epistaza u odmiany Dańkowskie Złote w 2002 roku w sposób istotny podwyższała liczbę kłosów na poletkach oraz plon ziarna z poletka, korzystnie skracała długość źdźbła, natomiast dla tej samej populacji w 2004 roku epistaza silnie obniżała plon ziarna z poletka, a w 2005 roku zmniejszała liczbę kłosów na poletku.

Tabela 3

Oszacowane efekty epistazy dla 12 cech u populacji żyta ozimego badanych w latach 2002–2005
Epistatic effects estimation for 12 traits for populations of winter rye investigated in the years 2002–2005

Odmiany Varieties	Oszacowane efekty epistazy Estimation epistatic effects											
	termin kłoszenia heading	długość dokłosa upper internode length	długość kłosów length of ears	wysokość roślin plant height	liczba kłosów na poletku number of ears per plot	liczba ziaren z kłosa number of grains per ear	masa ziaren z kłosa grain weight per ear	masa 1000 ziaren 1000 grain weight	ciężar hektolitra test weight	plon ziarna z poletka grain yield per plot	zawartość białka protein content	liczba opadania falling number
2002												
Dańkowskie Złote	-2,33	-1,63	-1,93**	-24,33**	95,57**	-3,92	-0,37	-5,80*	3,90	177,41**	-1,00	-46,67
Dańkowskie Nowe	0,01	0,47	-1,00*	-83,03**	-49,77**	-8,59*	-0,23	-0,90	-3,47	-92,03**	0,87	38,00
Motto	-0,33	3,37	-0,77*	7,9	-31,43*	-9,02*	-0,03	4,70	0,30	-34,86	0,47	33,00
Wibro	-0,97	4,23	-0,20	-15,13**	25,90	7,78	-0,13	-11,77**	8,83**	35,17	-1,70**	58,67*
Amilo	-0,33	-2,37	0,13	0,13	-26,77*	-4,02	-0,23	2,87	2,10	-110,86**	-1,30*	43,33
Walec	1,00	-0,77	-1,07**	-12,53**	-42,43**	0,45	-0,23	0,10	1,33	-132,76**	-2,63**	-4,33
Kier	0,63	-0,70	-0,83*	-5,93	-0,10	11,38*	0,10	-0,47	4,97	-21,99	0,70	-97,00**
2003												
Dańkowskie Złote	3,9*	-5,3	-0,30	5,03	—	-5,7	-0,07	2,1	3,11	—	1,17	69,9*
Dańkowskie Nowe	0,7	-7,6	-0,94**	-24,53	—	2,8	-0,37	-13,03*	-7,4**	—	0,69	-34,9
Motto	5,3**	2,9	1,13**	12,8	—	11,5	0,58	2,7	-9,8**	—	2,18**	-7,7
Amilo	-9,6**	10,7*	1,14**	31,07	—	20,9	1,58**	16,8**	2,05	—	2,92**	-178,8**
2004												
Dańkowskie Złote	3,00	4,81**	-0,10	-2,36	6,6	-6,2	-0,55**	12,27	4,82**	-184,02**	1,50	15,97
Motto	-1,80	4,73**	-0,14	12,05**	-80,5**	1,12	-0,89**	-8,11	-3,72**	-292,37**	0,88	-1,52
Amilo	3,17*	7,84**	0,64	5,22	21,5	-15,6**	-0,42	36,69**	0,83	-174,92**	-1,34**	19,30
Walec	-5,83**	3,93*	-1,54*	7,39	10,5	-0,22	-0,40	-2,11	2,25	103,74	-0,42	9,19
Kier	0,17	9,83**	-2,24**	-14,28**	-66,8*	-1,28**	-1,28**	-12,51	3,32	-474,84**	-0,42	-13,48
2005												
Dańkowskie Złote	-2,67**	0,59	-0,54	-15,68**	-51,3**	10,2**	0,21	-3,39	-3,39	-72,1	-1,1*	13,4
Motto	-4,00	-3,47*	0,49	8,82	96,7*	9,9**	0,55*	4,27	4,27	303,6**	1,3*	85,7*
Bosmo	1,33	-6,39**	-0,77	-15,55**	-41,5*	1,27	-0,38	-4,89	-4,89	-182,3**	-0,46	30,9
Hegro	0,67	-7,27**	-3,19**	-18,73**	-42,4*	-8,8*	0,14	7,86**	7,86**	-67,9	0,28	-54,2
Eko agro	1,97	2,49	0,69	-6,55**	-140,3**	-5,1	-0,56*	-7,39**	-7,39*	-444,4**	-0,50	60,35

*, ** Istotne dla poziomu P = 0,05 lub P = 0,01 *, ** Significant at P = 0,05, and P = 0,01, respectively

Podobne zjawiska odnotowujemy dla innej wartościowej odmiany Motto badanej również przez cały czteroletni okres jak Dańkowskie Złote (tab. 3). I tak w 2004 roku u populacji Motto epistaza istotnie obniżyła plon ziarna, a podwyższyła go w 2006 roku. Wykonana analiza ujawniła silną interakcję środowisko-genotypową u badanych populacji, co uwidoczniło się w odmiennych kierunkach działania epistazy (tab. 3). Prezentowane w tabeli 3 zestawienie wyników zawiera również oszacowane efekty epistazy dla badanych po raz pierwszy w 2005 roku trzech populacji Bosmo, Hegro i Ekoagro. Okazało się, że epistaza u tych wartościowych odmian żyta ozimego istotnie obniżała plon ziarna z poletka, zmniejszała liczbę kłosów na poletku, natomiast korzystnie skracała długość źdźbła. Czy są to trwałe tendencje wykażą zaplanowane i wykonane w kolejnych latach badania z tymi cennymi populacjami żyta ozimego.

W oparciu o wyniki zamieszczone w tabeli 3 obliczono dla każdej cechy proporcje istotnych efektów epistazy w stosunku do nieistotnych, a następnie zestawiono proporcje efektów dodatnich i ujemnych (tab. 4).

Tabela 4

Udział istotnych statystycznie efektów epistazy oraz proporcja dodatnich i ujemnych efektów epistazy u badanych populacji żyta ozimego
The percentages of significant effects of epistasis and proportion of positive and negative effects of the epistasis in the investigated populations of winter rye

Cechy Traits	Procentowy udział efektów epistazy istotnych statystycznie Percentage proportion of significant effects of epistasis		
	efektów istotnych significant effects	dodatnich positive	ujemnych negative
Termin kłoszenia — Heading	28	20	80
Długość dokłosa — Upper internodes length	38	60	40
Długość kłosów — Length of ear	52	22	78
Wysokość roślin — Plant height	41	10	90
Liczba kłosów na poletku — Number of ears per plot	71	16	84
Liczba ziaren z kłosa — Number of grains per ear	38	38	62
Masa ziaren z kłosa — Grain weight per ear	24	40	60
Masa 1000 ziaren — 1000 grain weight	33	71	29
Ciężar hektolitra — Test weight	33	43	57
Plon ziarna z poletka — Grain yield per plot	65	19	81
Zawartość białka — Protein content	38	38	62
Liczba opadania — Falling number	24	60	40

Okazuje się, że w badanym okresie epistaza największy istotny wpływ miała na obsadę kłosów na poletku (aż 71% istotnych efektów), jednak charakteryzowały się one wyraźną przewagą efektów ujemnych na dodatnimi (tab. 4). Na drugim końcu uplasowała się liczba opadania, dla której odnotowano tylko 24% istotnych efektów epistazy w stosunku do wszystkich oszacowanych efektów, ale w obrębie tej nielicznej grupy wyraźnie zaznaczyła się przewaga dodatnich efektów epistatycznych. Podobne rezultaty odnotowano dla długości dokłosa i masy 1000 ziaren (tab. 4). Należy pamiętać, że w przypadku tej ostatniej cechy dodatnie efekty wynikały w całości (w 100%) z działania epistazy typu „i,l”.

W przypadku innej, ale ważnej cechy, którą jest plon ziarna zwraca uwagę duża przewaga ujemnych efektów epistazy nad dodatnimi (tab. 4). To zjawisko nie musi szczególnie napawać niepokojem hodowców, ponieważ plon ziarna z poletka dla większości badanych przypadków w kolejnych latach kształtowany był przez epistazę typu „i,l” (patrz tab. 1 oraz tab. 3).

Prezentowane wyniki wskazują na ważną rolę, którą odgrywa epistatyczny sposób działania genów w kształtowaniu istotnych cech plonotwórczych u populacji żyta ozimego.

Hodowca powinien jednak pamiętać, że dziedziczenie ważnych cech u żyta zależy również od addytywno-dominujących sposobów działania genów w tych przypadkach, w których epistaza nie występuje. Taką wiedzę hodowca powinien uwzględnić w trakcie selekcji.

PODSUMOWANIE

1. Epistaza, którą ujawniły badania, wynikała głównie ze współdziałania loci homozygotycznych z heterozygotycznymi i heterozygotycznych z heterozygotycznych.
2. Epistaza w istotny sposób kształtowała wartość cech u badanych populacji żyta ozimego.
3. Wartość i kierunek działania efektów epistazy zależy nie tylko od badanych populacji, ale od roku badań, czyli wpływu środowiska. Zatem wyciągnięcie jednoznacznych wniosków o wpływie epistazy na dziedziczenie ważnych cech u żyta ozimego obarczone jest marginesem błędu, który należy uwzględnić przy pracach hodowlanych.

LITERATURA

- Comstock R. E., Robinson H. F. 1952. Heterosis Chap. 30. Iowa State Col. R.
- Kaczmarek J., Bujak H. 1993. Analiza dziedziczenia 6 cech ilościowych dwóch linii wsobnych żyta. ZN PNR 223: 127 — 134.
- Kearsey M. J., Jinks J. L. 1967. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. I. Theory. heredity. Nr 23: 403 — 409.
- Kjaer B., Jensen J. 1996. Quantitative trait loci for grain yield and components in a cross between a six-rowed and two-rowed barley. Ephytica 90, 1: 39 — 48.
- Jedyński S., Kaczmarek H. 1989. Efekty epistatycznego działania genów u żyta. ZP PNR 382: 231 — 238.
- Jinks J. L., Perkins J. M., Breese E. L. 1968. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. II Application to inbred lines. Heredity 24: 45 — 57.
- Jinks J. L., Perkins J. M. 1969. A General Method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. III F₂ and backcross populations. heredity. 25: 419 — 428.
- Jinks J. L., Perkins J. M., Pooni H. S. 1973. The incidence of epistasis in normal and extreme environments. Heredity 31 (2): 263 — 269.
- Simmonds N. M. 1987. Podstawy hodowli roślin. PWRL, Warszawa.
- Śmiech M., Przybecki Z., Malepszy S. 1996. Dziedziczenie zawartości białka i masy 1000 ziaren w liniach wsobnych żyta (*Secale cereale* L.). Biul. IHAR 209: 93 — 98.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 1998. The influence of environments on the forms of the epistatic effects at some winter rye population. J. Appl. Gen. 38 A: 114.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 1999. Działania genów epistatycznych kontrolujących dziedziczenie cech u wybranych populacji żyta ozimego. Biul. IHAR 211: 249 — 257.

- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2001. Addytywno-dominujący sposób działania genów odpowiedzialnych za dziedziczenie ważnych cech rolniczych żyta ozimego. *Pam. Puł. Z.* 128: 247 — 256.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2003. The influence of environments on epistatic effects of genes controlling some traits in winter rye. *Plant Breeding and Seed Science* 47 no. 1–2: 57 — 68.
- Śmiałowski T., Węgrzyn S. 2003. Genetyczno-statystyczne parametry dziedziczenia cech użytkowych żyta ozimego (*Secale cereale* L.). *Biul. IHAR* 230: 205 — 214.
- Węgrzyn S. 1985. Genetyczne podstawy niektórych cech u żyta. *Prace Zespołu Hodowli Żyta, IHAR, Radzików*: 14 — 21.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1989. Sposoby działania genów kontrolujących niektóre cechy morfologiczne żyta ze szczególnym uwzględnieniem epistazy. *Hod. Rośl. Aklim.* Nr 33 (5/6): 1 — 7.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1993. Sposoby działania genów ze szczególnym uwzględnieniem epistazy. *Zesz. Nauk. Post. Nauk Rol.* 223: 91 — 100.
- Węgrzyn S., Śmiałowski T. 1995. Sposoby działania genów epistatycznych, dominujących i addytywnych kontrolujących ważne cechy użytkowe w odmianach populacyjnych żyta (*Secale cereale* L.). *Biul. IHAR* 195/196: 273 — 281.