

WIESŁAW MĄDRY¹**MIKE TALBOT**²**KRZYSZTOF UKALSKI**¹**TADEUSZ DRZAZGA**³**MARZENA IWAŃSKA**¹¹ Katedra Biometrii SGGW, Warszawa² Biomathematics and Statistics Scotland, Edinburgh³ Hodowla Roślin Rolniczych „Nasiona Kobierzyc” w Kobierzycach

Podstawy teoretyczne znaczenia efektów genotypowych i interakcyjnych w hodowli roślin na przykładzie pszenicy ozimej

Theoretical basis of importance of genotypic and interaction effects in plant breeding on an example of winter wheat

W pracy przedstawiono podstawowe problemy teoretyczne i wyniki badań eksperymentalnych w zakresie znaczenia i wykorzystania efektów genotypowych i interakcji genotypowo-środowiskowych oraz interakcji środowiskowej (miejscowości $\times$ lata) dla danej cechy ilościowej w programie hodowlanym i rejestracji odmian roślin uprawnych. Znaczenie tych efektów można określić za pomocą ocen ich wariancji (komponentów wariancyjnych), na podstawie wyników z reprezentatywnej wielokrotnej i wieloletniej serii doświadczeń z genotypami. Rozważania teoretyczne uzupełniono wynikami własnych i innych badań eksperymentalnych nad oceną komponentów wariancyjnych wspomnianych efektów dla plonu ziarna pszenicy ozimej, jako najważniejszej rośliny uprawnej. Stwierdzono, że w różnych rejonach świata i pulach genowych wariancja efektów interakcji miejscowości $\times$ lata ma największy udział w zmienności plonu ziarna pszenicy ozimej. Natomiast efekty interakcji genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata mają największe znaczenie wśród wszystkich efektów interakcji genotypowo-środowiskowych. Te dwa rodzaje efektów interakcyjnych ograniczają powtarzalność interakcji genotypy $\times$ miejscowości w różnych latach, decydującej z kolei o powtarzalności, w różnych latach, stabilności i adaptacji genotypów w rejonie rolniczym. Efekty interakcji genotypy $\times$ miejscowości są zwykle mniej zmienne, niż efekty genotypowe i efekty interakcji genotypy $\times$ lata. Uzyskane oceny komponentów wariancyjnych wymienionych efektów dla plonu ziarna pszenicy ozimej w badaniach własnych wykorzystano do zobrazowania symulacji najważniejszych charakterystyk, określających dokładność średnich fenotypowych genotypów dla rodów hodowlanych w docelowym rejonie uprawowym, zależnie od miejscowości, lat i liczby powtórzeń w serii doświadczeń.

Słowa kluczowe: dane niekompletne, interakcja genotypowo-środowiskowa, komponenty wariancyjne, metoda REML, plon ziarna, pszenica ozima, szeroka i wąska adaptacja

Some basic theoretical problems and results of experimental studies on importance and exploiting genotypic, genotype $\times$ environment (GE) interaction and location $\times$ years (LY) interaction effects are presented for a trait in crop breeding and evaluation programmes that are based on series of field trials (known as multi-environment trials, MET). Among GE interaction ones the following effects are defined: genotype $\times$ location (GL), genotype $\times$ year (GY) and genotype $\times$ location $\times$ year (GLY) effects. Importance of the mentioned effects can be determined by estimates of variance components of these effects using data obtained in a representative MET, repeated at several locations over a period of years. Theoretical considerations are enriched and illustrated by variance component estimates for grain yield of winter wheat obtained from both own and foreign experimental studies. It was shown that using yearly series of multi-location trials, GL interaction (it is the averaged over years GL interaction called repeatable or exploitable GL interaction) and then, response of genotypes to environments in locations, averaged over years, can not be evaluated accurately in a target region when effects of LY and/or GLY interactions are relatively substantial (variable). Additionally, in yearly series of variety trials differentiation and ranking of genotypic means, averaged over years and locations in a target region, can not be estimated accurately when occurring substantial effects of GY and/or GLY interactions. In various world's regions and gene pools variance components of LY interaction effects for winter wheat grain yield had the largest contribution to the variability of this trait. Effects of GLY interaction were the most substantial among all GE interaction effects. Effects of LY and GLY interactions limited repeatability of yearly GL interaction effects over different years. Then, substantial effects of LY and GLY limit repeatability of yearly stability and adaptation of genotypes in a target region over years. Effects of genotype $\times$ location interaction were often less variable than genotypic and genotype $\times$ year interaction effects. The estimates of variance components for winter wheat grain yield in own studies were used to simulate values of some characteristics, like repeatability of genotype-phenotypic mean, standard error of genotype-phenotypic means and their differences at different numbers of locations, years and replicates in MET.

Key words: genotype-environment interaction, incomplete data, REML method, variance components, wide and local adaptation, winter wheat, grain yield

WSTĘP

Przyjmuje się zwykle, że pożądany genotyp rośliny uprawnej pod względem plonu powinien posiadać szeroką adaptację, wyrażaną relatywnie wysokim plonowaniem w większości środowisk miejscowości docelowego rejonu uprawy (ang. *target region*). Takie genotypy powinny spełniać jednocześnie trzy warunki, tj. (1) odznaczać się relatywnie dużą średnią w docelowym rejonie uprawy, (2) plonować stabilnie w środowiskach rejonu, czyli proporcjonalnie do średniej środowiskowej tej cechy, (3) wykazywać dużą powtarzalność wymienionych własności w różnych latach lub ich spełnienie średnio w latach (Brennan i in., 1981; Caliński i in., 1987 a, b; Lin i Binns, 1994; Bramel-Cox, 1996; Troyer, 1996; Annicchiarico, 1997, 2002; Basford i Cooper, 1998; Hill i in., 1998; Cooper, 1999; Simmonds i Smartt, 1999; Bernardo, 2002; Mądry i in., 2003; Yan i Rajcan, 2003; Annicchiarico i in., 2006 a; Navabi i in., 2006; Sudarić i in., 2006). Podobne wymagania stawia się także genotypom w odniesieniu do cech jakości plonu oraz odporności na szkodniki i choroby, a także innych cech użytkowych roślin (Baenziger i in., 1985; Peterson i in., 1998; Grausgruber i in., 2000; Yan i in., 2000; Cooper i in., 2001; Yan

i Hunt, 2001; Collaku i in., 2002; Primomo i in., 2002; De Ron i in., 2004; Annicchiarico i in., 2006 b; Sudarić i in., 2006). Genotypy o szerokiej adaptacji dla tych cech powinny wyróżniać się akceptowalną średnią (lepszą rzeczowo, niż inne genotypy) w docelowym rejonie uprawy i spełniać pozostałe dwa wymogi takie same, jak dla plonu. Czasami za pożądane genotypy uznaje się takie, które są wąsko (lokalnie) zaadaptowane, czyli plonują relatywnie wysoko (albo wykazują odpowiedni poziom innych cech) tylko w pewnych rodzajach środowisk (podrejonach rejonu docelowego) i wykazują dużą powtarzalność tego atrybutu w różnych latach lub jego spełnienie średnio w latach (Annicchiarico i Perenzin, 1994; Cooper, 1999; Atlin i in., 2000 a, b; Yan i in., 2000; Annicchiarico, 1997, 2002; Annicchiarico i in., 2006 a, b; de la Vega i Chapman, 2006).

Hodowla roślin powinna więc dostarczać genotypy o atrybutach możliwie bliskich podanym ideałom (normom). W skutecznej realizacji tego zadania duże znaczenie ma trafne wykrycie pożądanych genotypów w możliwie wczesnych etapach procesu hodowli. Jest ono trudne, z powodu powszechnego istnienia interakcji genotypowo-środowiskowej (interakcji GE) dla plonu i innych cech rolniczych. Zatem, realnie możliwa maksymalizacja trafności (szansy) wyboru w programie hodowlanym genotypów o wymienionych właściwościach, wymaga oceny genotypów w serii doświadczeń, powtarzanych w miejscowościach i latach, nazywanych środowiskami (Caliński i in. 1987 a, b; Annicchiarico, 2002; Baker, 2002; Basford i Cooper, 1998; Hill i in., 1998; Bernardo, 2002; Yan i Rajcan, 2003).

Wielokrotne i wieloletnie serie doświadczeń są standardową metodą eksperymentalnej oceny rodów hodowlanych dopiero w końcowej fazie hodowli roślin (doświadczenia przedrejestrów) i w testowaniu rodów przy rejestracji odmian (doświadczenia rejestrowe). W badaniach przedrejestrów, genotypy oceniane są w seriach doświadczeń, wykonywanych w czterech powtórzeniach i powtórzonych w co najmniej pięciu miejscowościach i w co najwyżej dwóch latach. Jednakże, stale jest otwarty problem, jakie powinny być liczby powtórzeń, miejscowości i lat w serii doświadczeń dla osiągnięcia zadawalającej trafności wyboru pożądanych genotypów (Talbot, 1984, 1997; DeLacy i in., 1996; Annicchiarico, 2002; Baker, 2002; de la Vega i Chapman, 2006).

Z powodu występowania interakcji GE, hodowca jest zainteresowany podejmowaniem dwóch ważnych decyzji metodycznych, tj. (1) o wyborze kierunku selekcji genotypów, odpowiednio o szerokiej lub wąskiej adaptacji (Brennan i in., 1981; Annicchiarico i Perenzin, 1994; Atlin i McRae, 1994; DeLacy i in., 1996; Troyer, 1996; Hill i in., 1998; Haji i Hunt, 1999; Simmonds i Smartt, 1999; Atlin i in., 2000 a, b; Yan i in., 2000; Cooper i in., 2001; Yan i Hunt, 2001; Annicchiarico, 2002; Yan i in., 2002; Navabi i in., 2006) oraz (2) o liczbach miejscowości, lat i powtórzeń, koniecznych do uzyskania założonej dokładności (sprawdzalności w masowej uprawie) oceny średnich genotypowych oraz parametrów stabilności w dużym rejonie, przy selekcji genotypów o szerokiej adaptacji (Patterson i in., 1977; Brennan i in., 1981; Talbot, 1984, 1997; Westcott, 1987; Cullis i in., 1996; Haji i Hunt, 1999; Butler i in., 2000; Baker, 2002; Feyerherm i in., 2004) lub w podrejonach, przy selekcji genotypów o wąskiej adaptacji (Atlin i in., 2000 a, b; de la Vega i Chapman, 2006).

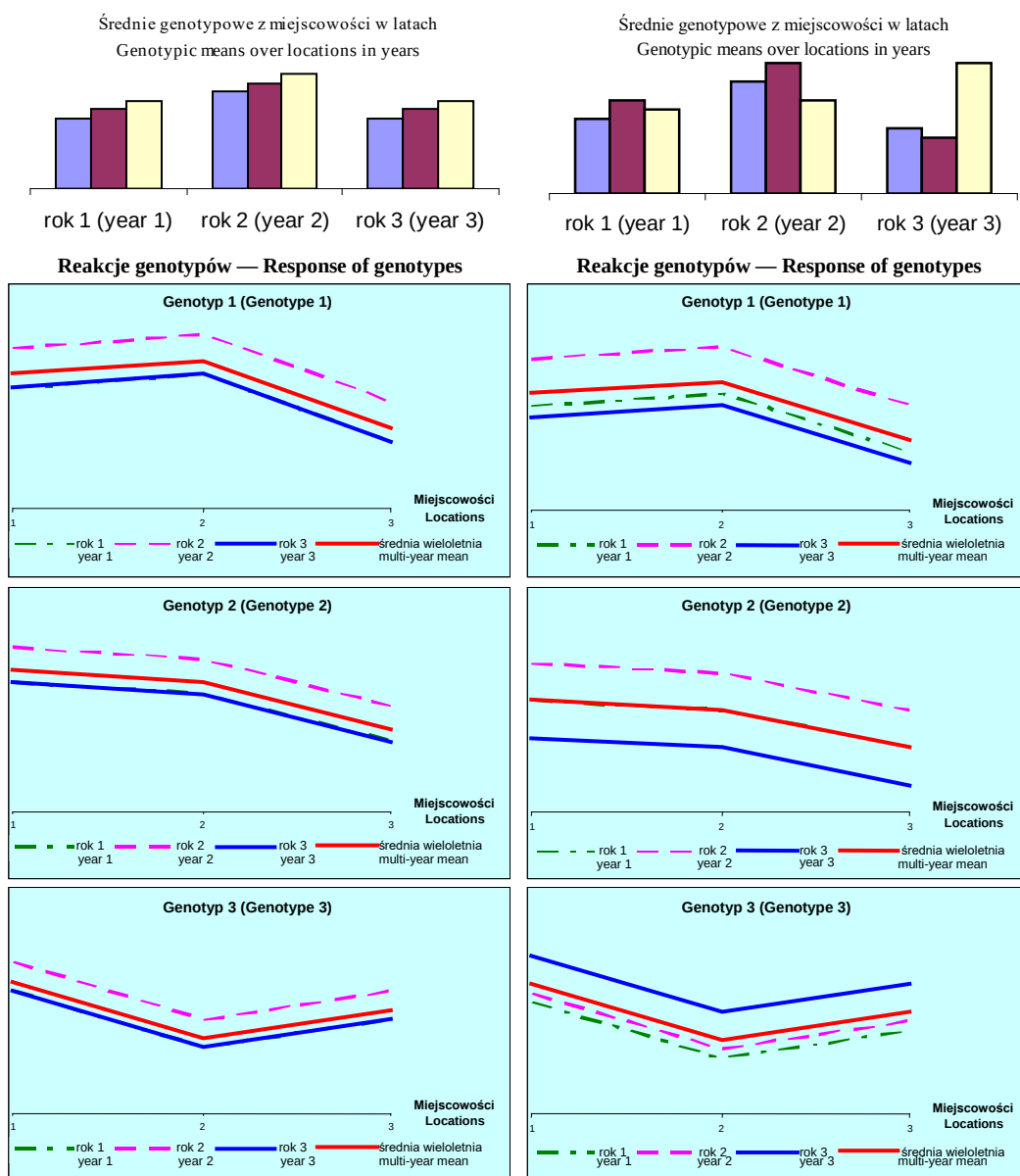
Podstawą tych decyzji metodycznych jest wiedza o (1) znaczeniu efektów genotypowych i różnych rodzajów interakcji genotypowo-środowiskowej (genotypy $\times$ miejscowości, genotypy $\times$ lata, genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata), a także interakcji środowiskowej (miejscowości $\times$ lata) w kształtowaniu rodzaju reakcji danej cechy (głównie plonu) genotypów na środowiska, zarówno miejscowościach rejonu, jak i latach, (2) relatywnym udziale zmienności tych efektów w uwarunkowaniu zmienności danej cechy, w obrębie badanej populacji hodowlanej (puli genotypowej) i populacji środowisk (miejscowości i lat) w rejonie uprawy, czyli systemu genotypowo-środowiskowego, jako przedmiotu hodowli (Patterson i in., 1977; Talbot, 1984, 1997; DeLacy i in., 1996; Annicchiarico, 1997; 2002; Basford i Cooper, 1998; Hill i in., 1998; Cooper, 1999; Cooper i in., 2001; Chapman i de la Vega, 2002; Grüneberg i in., 2004). Relatywny udział zmienności wymienionych efektów w uwarunkowaniu zmienności danej cechy w obrębie przedmiotu hodowli, można określić za pomocą ocen wariancji (komponentów wariancyjnych) tych efektów, na podstawie wyników z reprezentatywnej wielokrotnej i wieloletniej serii doświadczeń z genotypami (Patterson i in., 1977; Talbot, 1984, 1997; Crossa, 1990; Atlin McRae, 1994; Cooper i Dalecy, 1994; Lin i Binns, 1994; Basford i Cooper, 1998; Hill i in., 1998; Butler i in., 2000; Chapman i in., 2000; Cooper i in., 2001; Annicchiarico, 1997, 2002; Baker, 2002; Chapman i de la Vega, 2002; Grüneberg i in., 2004).

W tej pracy przedstawiono podstawy i problemy teoretyczne, dotyczące znaczenia efektów genotypowych, interakcji genotypowo-środowiskowych i interakcji środowiskowej miejscowości $\times$ lata w programie hodowlanym roślin uprawnych, na etapie końcowej oceny rodów w doświadczeniach przedrejestrach, a także wyniki badań eksperymentalnych, obrazujących odniesienie i wykorzystanie tych rozważań do praktyki. Celem pracy jest: (1) przedstawienie rodzajów interakcji GE i interakcji środowiskowej oraz ich roli w reakcji genotypów w miejscowościach i latach, (2) zobrazowanie estymacji i interpretacji komponentów wariancyjnych efektów genotypowych, środowiskowych i ich interakcji oraz błędu na przykładzie danych dla plonu ziarna pszenicy ozimej z niekompletnej serii doświadczeń wielokrotnych i wieloletnich, (3) ilustracja wykorzystania tych komponentów wariancyjnych do symulacji najważniejszych charakterystyk, określających dokładność średnich fenotypowych dla rodów hodowlanych w docelowym rejonie uprawowym, zależnie od liczby miejscowości, lat i powtórzeń w serii doświadczeń. Wyniki badań własnych przedstawiono w dwóch częściach, teoretycznej (cel 1) i eksperymentalnej (cel 2 i 3).

CZĘŚĆ TEORETYCZNA

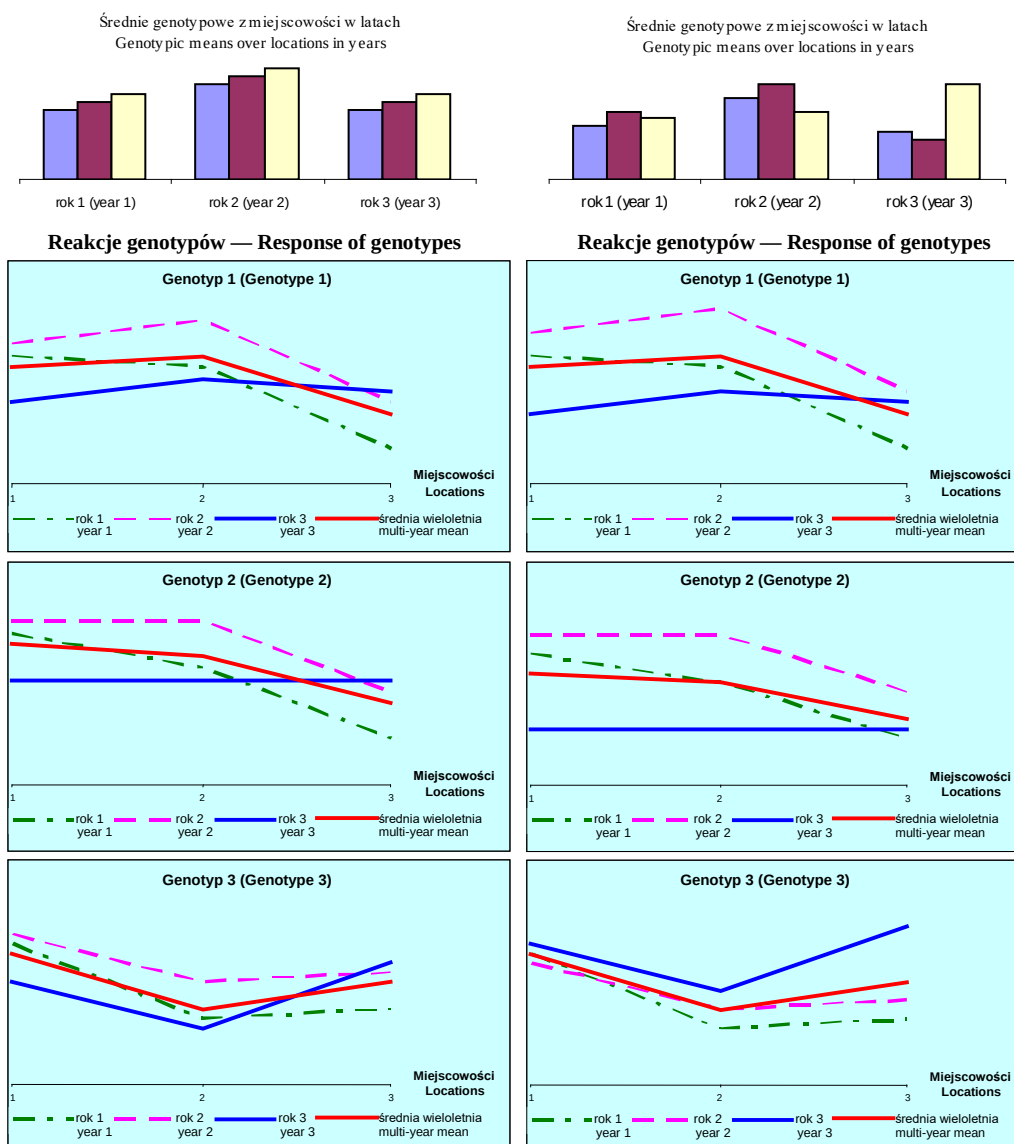
Rodzaje interakcji i ich rola w reakcji genotypów na środowiska w miejscowościach i latach

Interakcja genotypowo-środowiskowa jest zjawiskiem biologicznym, które definiuje się w kategoriach jego mechanizmów lub zazwyczaj jego efektów fenotypowych dla danej cechy (Hill i in., 1998; Annicchiarico, 2002; Baker, 2002; Kang, 2002; Yan i Kang, 2003).



Rys. 1A. Jednakowe w latach zarówno reakcja genotypów na środowiska (miejscowości) oraz różnice średnich genotypowych z miejscowości, kiedy nie ma interakcji LY i GY oraz GLY
Fig. 1A. The same in years both genotypes' response to environments (locations) and differences of genotypic means across locations when there are no LY, GY and GLY interactions

Rys. 1B. Jednakowa w latach reakcja genotypów na środowiska (miejscowości) oraz niejednakowe różnice średnich genotypowych z miejscowości, kiedy nie ma interakcji LY i GLY, zaś jest GY
Fig. 1B. The same in years genotypes' response to environments (locations) and various differences of genotypic means across locations when there are no interactions LY and GLY but there is GY interaction



Rys. 1C. Niejednakowa w latach reakcja genotypów na środowiska (miejscowości) oraz jednakowe różnice średnich genotypowych z miejscowości, kiedy nie ma interakcji GY i GLY, zaś jest LY

Fig. 1C. Various in years genotypes' response to environments (locations) and the same differences of genotypic means across locations when there are no interactions GY and GLY but there is LY interaction

Rys. 1D. Niejednakowa w latach reakcja genotypów na środowiska (miejscowości) oraz jednakowe różnice średnich genotypowych z miejscowości, kiedy nie ma interakcji GLY, zaś jest LY i GY

Fig. 1D. Various in years genotypes' response to environments (locations) and various differences of genotypic means across locations when there is no GLY interaction but there are LY and GY interactions

Jest więc ona określana jako niejednakowa (nierównoległa) krzywa reakcji cechy genotypów na warunki środowiskowe (miejscowości w poszczególnych latach, miejscowości średnio w latach, lata w poszczególnych miejscowościach, lata średnio w miejscowościach) albo jako niejednakowe różnice średnich genotypowych w różnych środowiskach. Tak rozumiana interakcja pomiędzy genotypami i środowiskami jednego rodzaju nazywana jest interakcją GE podwójną, tj. interakcją genotypy $\times$ miejscowości (GL), odpowiednio w poszczególnych latach lub średnio w latach oraz interakcją genotypy $\times$ lata (GY), odpowiednio w poszczególnych miejscowościach lub średnio w miejscowościach. W wielokrotnych i wieloletnich seriach doświadczeń rozważa się interakcję GE potrójną, tj. genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata (GLY). Polega ona na modyfikacji reakcji cechy genotypów na środowiska w miejscowościach przez warunki wegetacji w różnych latach, i odwrotnie.

Interakcja GL jest niejednakową reakcją cechy genotypów na środowiska w miejscowościach. Jeśli jest ona rozumiana jako różna reakcja średniej wieloletniej cechy genotypów na środowiska w miejscowościach (rys. 1 A, B, C, D), wówczas nazywana jest powtarzalną lub użyteczną (wieloletnią) interakcją GL (*ang. repeatable, exploitable GL interaction*) — (Leon i Becker, 1988; Lin i Binns, 1994; Weber i Westermann, 1994; Yan i Hunt, 2001; Annicchiarico, 1997, 2002; Collaku i in., 2002; Yan i in., 2002; Russell i in., 2003; Yang i in., 2005; Annicchiarico i in., 2006 a, b; de la Vega i Chapman, 2006). Ma ona duże znaczenie praktyczne w hodowli i rejestracji odmian, zwłaszcza dla plonu (zwykle też dla innych cech rolniczych). Wynika to głównie z dwóch następujących powodów.

Po pierwsze, zerowe efekty użytecznej interakcji GL dla cechy rolniczej (zwłaszcza plonu) danego genotypu decydują o jego średnio w wieloleciu stabilnej reakcji w danym rejonie uprawy. Zatem, jeżeli w programie hodowlanym dla danego rejonu uprawy efekty użytecznej interakcji GL dla danej cechy mają stosunkowo niewielkie znaczenie (stosunek wariancji efektów interakcji GL do wariancji efektów genotypowych jest mały), wówczas w programie hodowlanym często pojawiają się genotypy o szerokiej adaptacji i hodowca może liczyć na dość efektywną selekcję takich genotypów (Troyer, 1996; Basford i Cooper, 1998; Cooper, 1999; Hill i in., 1998; Simmonds i Smartt, 1999; Cooper i in., 2001; Yan i Hunt, 2001; Annicchiarico, 2002; Yan i in., 2002; Yan i Rajcan, 2003; Mądry i Kang, 2005; de la Vega i Chapman, 2006; Navabi i in., 2006).

Po drugie, zwiększające się znaczenie efektów użytecznej interakcji GL na daną cechę, a zwłaszcza powiększający się stosunek zmienności tych efektów do zmienności efektów genotypowych w danej populacji hodowlanej i rejonie uprawy, zmniejsza częstość genotypów o szerokiej adaptacji i dlatego w programie hodowlanym redukuje szansę trafnego wyboru genotypów szeroko zaadaptowanych (Leon i Becker, 1988; Annicchiarico i Perenzin, 1994; Atlin i McRae, 1994; Atlin i in., 2000 a, b; Chapman i in., 2000; Cooper i in., 2001; Annicchiarico, 2002; Chapman i de la Vega, 2002). Dużą zmienność efektów użytecznej interakcji GL w programie hodowlanym, próbuje się wykorzystywać w hodowli, stosując dwa odrębne podejścia do selekcji genotypów pod kątem adaptacji. Pierwsze podejście polega na starannej ocenie rozpatrywanych genotypów jednocześnie

pod względem średnich genotypowych oraz reakcji na środowiska w miejscowościach całego (dużego) rejonu uprawowego. Na tej podstawie można wybrać dość rzadkie genotypy o szerokiej adaptacji w tym rejonie (Caliński i in., 1987 a, b; Lin i Binns, 1994; Weber i Westermann, 1994; Bramel-Cox, 1996; Annicchiarico, 1997, 2002; Basford i Cooper, 1998; Chapman i in., 2000; Cooper i in., 2001; Primomo i in., 2002; Mądry i in., 2003; Yan i Kang, 2003; Mądry i Kang, 2005; Navabi i in., 2006). Z racji na to, że w takich sytuacjach selekcja genotypów o szerokiej adaptacji staje się mało efektywna, proponowane jest drugie podejście do selekcji, polecane zwłaszcza dla rejonów uprawy zróżnicowanych przyrodniczo. Polega ono na podziale takiego rejonu na podrejon (tzw. megaśrodowiska), w których istnieje relatywnie mała zmienność efektów użytecznej interakcji GL. Wybiera się genotypy o szerokiej adaptacji w tych podrejonach, a więc o wąskiej adaptacji z punktu widzenia pierwotnego rejonu docelowego (Annicchiarico i Perenzin, 1994; Atlin i McRae, 1994; Lin i Binns, 1994; Atlin i in., 2000 a,b; Yan i in., 2000; Cooper i in., 2001; Yan i Hunt, 2001; Annicchiarico, 2002; Collaku i in., 2002; Yan i in., 2002; Russell i in., 2003; Yan i Kang, 2003; Yang i in., 2005; Annicchiarico i in., 2006 a, b; de la Vega i Chapman, 2006).

Interakcję genotypy $\times$ lata (GY) definiujemy jako niejednakową reakcją średniej regionalnej cechy genotypów (średniej z populacji miejscowości w danym roku) na warunki pogodowe oraz presję chorób i szkodników w różnych latach. Przejawia się ona także w postaci niejednakowych w latach różnic genotypowych średnich z miejscowości (rys. 1B,D). Efekty tej interakcji są nieprzewidywalne i dlatego ich zmienność stanowi rodzaj szumu losowego, zatem nie może być ona użyteczna w hodowli roślin. Jednakże wariancja efektów interakcji GY powinna być oceniana w programie hodowlanym. Jest ona przydatna zarówno do przewidywania powtarzalności zróżnicowania (głównie rankingu) średnich genotypowych w latach uprawy oraz ryzyka nie sprawdzenia się w produkcji zarejestrowanej odmiany, jak i do wyznaczania wymaganej liczby lat w serii doświadczeń.

Interakcja miejscowości $\times$ lata (LY) polega na niejednakowym w warunkach poszczególnych lat, zróżnicowaniu średnich danej cechy pomiędzy miejscowościami. Średnie te są określone poprzez badane genotypy. Mimo, że jest to współdziałanie dwóch czynników środowiskowych, to jednak okazuje się, że jego efekty przyczyniają się do niejednakowej w latach reakcji genotypów na środowiska w miejscowościach (Brennan, i in., 1981; Westcott, 1987; Leon i Becker, 1988; Lin i Binns, 1994; Navabi i in., 2006; zobacz też rys. 1C, D). Z wielu badań wynika, że zmienność efektów interakcji LY ma duży udział w zmienności plonu pszenicy ozimej (tab. 1), a także plonu i innych ważnych cech rolniczych wielu roślin uprawnych (Patterson i in., 1977; Talbot, 1984; Westcott, 1987; Leon i Becker, 1988; Hill i in., 1998; Annicchiarico, 2002). Zatem, z powodu znaczącej interakcji LY, ilościowa reakcja cech genotypów na środowiska w miejscowościach (stabilność genotypów), jest w małym stopniu powtarzalna w latach (Leon i Becker, 1988; Annicchiarico, 2002; Navabi i in., 2006).

Interakcja GE potrójna, genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata (GLY), polega na zmianie interakcji podwójnej GL w latach (interakcja GL w latach, czyli GL(Y) jest inna)

i jednocześnie na zmianie interakcji podwójnej GY w miejscowościach (interakcja GY w miejscowościach, czyli GY(L) jest inna). Zatem interakcja GLY sprawia, że efekty interakcji GL, i przez to reakcja cechy genotypów na środowiska w miejscowościach (stabilność) stają się niepodobne (niepowtarzalne) w pojedynczych latach. Dlatego też reakcja genotypów na środowiska miejscowości w poszczególnych latach może być inna, niż ich reakcja przeciętna z lat (stabilność wieloletnia, użyteczna). Także, na skutek interakcji GLY, odpowiednio odmienne zróżnicowanie średnich genotypowych w latach staje się niepodobne w pojedynczych miejscowościach. Zatem, wtedy genotypy o przeważających średnich w pewnych latach, mogą nie posiadać tej własności we wszystkich miejscowościach rejonu docelowego. Zmienność efektów interakcji GLY dla plonu pszenicy ozimej i innych roślin uprawnych jest relatywnie duża, dominuje ona wyraźnie wśród zmienności innych efektów interakcji GE (Patterson i in., 1977; Talbot, 1984; Leon i Becker, 1988; Westcott, 1987; Hill i in., 1998; Atlin i in., 2000 a, b; Butler i in., 2000; Gravois i Bernhardt, 2000; Primomo i in., 2000; Annicchiarico, 2002; Chapman i de la Vega, 2002; Yan i in., 2002; Yan i Rajcan, 2003; Grüneberg i in., 2004; de la Vega i Chapman, 2006).

Przedstawione rozważania teoretyczne i wyniki badań doświadczalnych nad efektami interakcyjnymi dla różnych cech roślin wskazują, że z powodu zwykle dużej zmienności efektów interakcji środowiskowej LY oraz interakcji potrójnej GLY (tab. 2), należy się liczyć z częstym zróżnicowaniem (małą powtarzalnością) w latach stabilności cech genotypów. Potwierdzają to jednoznacznie badania doświadczalne dla plonu ziarna pszenicy (Leon i Becker, 1988; Weber i Westermann, 1994; Yan i in., 2000, 2002; Yan i Rajcan, 2003; Navabi i in., 2006). Natomiast, z racji na relatywnie mniejszą wariancję efektów interakcji GY, niż łączna wariancja efektów interakcji LY i GLY (tab. 2), powtarzalność w latach zróżnicowania (głównie rankingu) genotypowych średnich z miejscowości jest zwykle większa, niż powtarzalność stabilności genotypów (Leon i Becker, 1988; Weber i Westermann, 1994; Yan i in., 2000, 2002; Yan i Rajcan, 2003).

Na rysunkach 1A,B,D przedstawiono ilustrację wpływu interakcji GY na relacje średnich genotypowych z miejscowości w różnych latach (powtarzalność w latach relacji średnich genotypowych z miejscowości). Natomiast na rysunkach 1A,C,D zobrazowano wpływ interakcji LY na reakcję genotypów na środowiska miejscowości w różnych latach (powtarzalność w latach stabilności genotypów). Rysunki te wykonano na podstawie sztucznych, generowanych, wyników. Utworzono cztery zestawy danych (średnich) w klasyfikacji trójkierunkowej genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata, w których tylko efekty interakcji GY i LY były zróżnicowane lub nie. Dla ułatwienia zobrazowania wpływu interakcji podwójnych GY i LY na podane wyżej atrybuty reakcji genotypów, we wszystkich czterech przypadkach założono zerowe efekty interakcji potrójnej GLY. Wiadomo, że ta interakcja zmniejsza stopień powtarzalności w latach zarówno relacji średnich genotypowych z miejscowości, jak i stabilności genotypów. Efekty interakcji użytecznej GL były niezerowe i jednakowe w każdym z czterech zestawów tych danych, więc wieloletnie reakcje trzech genotypów na środowiska miejscowości są różne.

Z dotychczasowych rozważań i relacji podanych na rysunkach 1A,B,C,D wynika, że w jednorocznych seriach wielokrotnych doświadczeń z genotypami nie można wiarygodnie określić użytecznej (przeciętnej w wieloleciu) interakcji GL, i przez to, wieloletniej średniej stabilności cech genotypów w rejonie docelowym, jeśli efekty interakcji LY lub GLY (zwłaszcza oba rodzaje efektów interakcji jednocześnie) dla tych cech są bardzo zróżnicowane. Także, na podstawie jednorocznych serii doświadczeń nie można poprawnie określić zróżnicowania i rankingu wieloletnich średnich genotypowych w rejonie uprawy, jeśli efekty interakcji GY lub GLY (zwłaszcza oba rodzaje efektów interakcji jednocześnie) dla tych cech są bardzo zróżnicowane.

CZĘŚĆ EKSPERYMENTALNA

Estymacja oraz interpretacja komponentów wariancyjnych efektów genotypowych i interakcji dla plonu ziarna pszenicy ozimej

Materiał doświadczalny

W przedstawianych badaniach wzięto pod uwagę serie doświadczeń przedrejestranych (wstępnych) z rodami pszenicy ozimej, pochodzącymi z różnych ośrodków hodowlanych w Polsce.

Tabela 1

Genotypy pszenicy ozimej i liczebności środowisk w niekompletnej, wielokrotnej i wieloletniej serii doświadczeń
Genotypes of winter wheat and numbers of environments in an incomplete multi-environment series of trials (MET)

Genotypy Genotypes	Liczba miejscowości w latach badań, z których pochodziły analizowane dane The testing location numbers in studied years from which the data were collected													
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Begra	14	14	14	14	14	14	14	14	11	7	8	7		
CHD 463	14				14	14								
EMIKA	14	14	14	14	14									
KOC 2769/87	14	14	14											
Parada	14	14	14											
Almari		14	14	14	14	14	14	14						
AND 166		14	14	14				14						
DED 315/89				14	14	14								
STH 8659					14	14	14							
Elena						14	14	14	11	7	8			
CHD 349							14	14				7		
POB 8894/91							14	14	11					
POB 858/94								14	11	7				
DAD 619									11	7		7		
Kobra									11	7	8	7	7	7
STH 321									11		8	7		
SZD 383										7	8		7	
POB 654/95											8		7	7
KORWETA												7	7	7
MOB 2355/97												7	7	7
Tonacja												7	7	7

Doświadczenia te przeprowadzono w latach 1991–2004, których koordynatorem jest Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Oddział w Krakowie. Liczba rodów badanych w latach była różna, od 47 do 86. Natomiast liczba miejscowości w latach zmieniała się od 7 do 14 (tab. 1), były one wybierane spośród 15 miejscowości, reprezentujących przestrzeń rolniczą Polski.

Pojedyncze doświadczenia były zakładane w układzie bloków niekompletnych w 3 lub 4 powtórzeniach, zależnie od lat badań. W każdym roku układ czynnikowy stanowił kompletną klasyfikację dwukierunkową genotypy $\times$ miejscowości. Klasyfikacja trójkierunkowa genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata była bardzo niekompletna i niespójna, ponieważ w kolejnych latach badano prawie całkowicie inny zbiór rodów, otrzymywanych systematycznie w hodowli twórczej. Jednak niektóre z rodów uczestniczyły w doświadczeniach przez co najmniej dwa lata, zaś odmiany wzorcowe przez więcej, niż od 3 do 12 lat. Ten fakt umożliwił przygotowanie niekompletnej, spójnej klasyfikacji kombinacji o postaci genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata, wybranej z 14 serii jednorocznych doświadczeń wstępnych, wykonanych w wymienionych wyżej latach. W tej klasyfikacji uwzględniono 21 genotypów, w tym 13 rodów hodowlanych, badanych przez 3 lata, i 8 odmian wzorcowych, badanych od 3 do 12 lat (tab. 1). Rozpatrywane genotypy traktujemy jako próbę reprezentatywną z populacji hodowlanej (puli genowej) pszenicy ozimej, z której wyprowadzane są polskie odmiany tego gatunku.

Analiza statystyczna

Ocenę omawianych w pracy komponentów wariacyjnych efektów genotypowych, środowiskowych i interakcyjnych dla plonu ziarna, przeprowadzimy na podstawie średnich poprawionych, $\bar{x}_{ijk}$ (uzyskanych w analizie wariancji danych z doświadczeń pojedynczych w n powtórzeniach), uporządkowanych w niekompletnej, spójnej klasyfikacji genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata. Jest ona oparta na następującym liniowym modelu losowym (Cullis i in. 1996; Annicchiarico 1997, 2002; Haji i Hunt 1999; Gravois i Bernhardt 2000; Collaku i in. 2002; Grüneberg i in. 2004):

$$\bar{x}_{ijk} = m + g_i + l_j + y_k + ly_{jk} + gl_{ij} + gy_{ik} + gly_{ijk} + \bar{e}_{ijk}$$

gdzie: m jest średnią ogólną, g_i , l_j , y_k są efektami głównymi, odpowiednio i -tego genotypu ($i=1,\dots,I$), j -tej miejscowości ($j=1,\dots,J$) oraz k -tego roku ($k=1,\dots,K$), ly_{jk} jest efektem interakcji LY dla j -tej miejscowości z k -tym rokiem, gl_{ij} , gy_{ik} , ly_{jk} są efektami podwójnej interakcji GE, tj. GL, GY i LY dla odpowiednich poziomów par czynników, gly_{ijk} jest efektem interakcji GE potrójnej, tj. GLY dla odpowiednich poziomów trzech czynników, $\bar{e}_{ijk}$ jest błędem średniej poprawionej z n powtórzeń dla danej (ijk)-tej kombinacji (podklasy).

W tym modelu wszystkie efekty, oprócz średniej ogólnej, są traktowane jako zmienne losowe, dla których przyjmujemy standardowe założenia. Zakładamy więc, że efekty losowe każdego rodzaju mają wzajemnie niezależne rozkłady normalne ze średnimi równymi zero i jednakowymi wariancjami, odpowiednio dla kolejnych efektów w modelu

liniowym, równymi σ_g^2 , σ_l^2 , σ_y^2 , σ_{ly}^2 , σ_{gl}^2 , σ_{gy}^2 , σ_{gly}^2 i σ_e^2 . Zakładamy także niezależność efektów różnego rodzaju (Searle, 1987; Searle i in., 1992; Gravois i Bernhardt, 2000).

Estymację komponentów wariancyjnych wszystkich efektów w tym modelu wykonano za pomocą metody REML (Searle, 1987; Searle i in., 1992; Gravois i Bernhardt, 2000), posługując się pakietem GENSTAT. (2002). Wariancję błędu średniego, σ_e^2 , można

$$\text{oszacować za pomocą estymatora } \hat{\sigma}_e^2 = s_e^2 = \frac{\sum_{j=1, k=1}^{J, K} s_{e(jk)}^2}{JKn},$$

gdzie $s_{e(jk)}^2$ jest średnim kwadratem dla błędu w pojedynczym doświadczeniu wykonanym w j -tej miejscowości i k -tym roku (Annicchiarico 2002). Jednakże, w naszych rozważaniach potrzebna jest wariancja błędu, σ_e^2 , określona przy klasycznym założeniu równości wariancji błędu w pojedynczych doświadczeniach. Oszacowano ją za pomocą

$$\text{optymalnego estymatora o postaci } \hat{\sigma}_e^2 = s_e^2 = \frac{\sum_{j=1, k=1}^{J, K} s_{e(jk)}^2}{JK} \quad (\text{Annicchiarico, 2002}).$$

Obliczono także błędy standardowe ocen komponentów wariancyjnych, które wykorzystano do testowania ich istotności za pomocą przybliżonego (asymptotycznego) testu z , opartego na standaryzowanym rozkładzie normalnym zmiennej Z (Searle, 1987; Magari i Kang, 1997; Magari i in., 1997). Funkcja testowa tego testu ma postać

$$z_{emp} = \frac{\hat{\sigma}_*^2}{SE(\hat{\sigma}_*^2)}, \text{ gdzie } \hat{\sigma}_*^2 \text{ jest oceną danego komponentu wariancyjnego, otrzymaną}$$

za pomocą metody REML, zaś $SE(\hat{\sigma}_*^2)$ jest oszacowanym błędem standardowym estymatora tego komponentu wariancyjnego.

WYNIKI I DYSKUSJA

W tabeli 2 podano oceny komponentów wariancyjnych dla wszystkich efektów modelu liniowego w rozważanym przykładzie oraz ich błędy standardowe (w nawiasach). W tabeli podano także wyniki podobnych badań, przeprowadzonych w innych rejonach świata. Wariancja efektów interakcji LY dla plonu ziarna pszenicy ozimej w Polsce była dominująca, nawet dwukrotnie większa od wariancji efektów głównych miejscowości i lat. Podobna relacja wariancji tych efektów środowiskowych była jeszcze bardziej wyraźna w warunkach brytyjskich i niemieckich (Talbot, 1984; Leon i Becker, 1988). Wynika stąd, że przeciętna reakcja plonu genotypów pszenicy ozimej na siedliska różnych obszarów rolniczych jest bardzo często odmienna w latach. Jej konsekwencją jest niezgodność (mała

powtarzalność) w latach reakcji genotypów (stabilności) na warunki przestrzenne rejonu rolniczego. Potwierdzili to empirycznie Leon i Becker (1988), Weber i Westermann (1994) oraz Navabi i wsp. (2006) dla pszenicy, Yan i Rajcan (2003) dla soi oraz De Ron i wsp. (2004) dla fasoli.

Tabela 2

Oceny komponentów wariancyjnych efektów genotypowych, środowiskowych i interakcyjnych dla plonu ziarna pszenicy ozimej w warunkach Polski i innych krajów
Variance components of genotypic, environmental and their interaction effects for winter wheat grain yield in Poland and other countries

Źródła zmienności Source of variation	Komponenty wariancyjne (t/ha) ² Variance components (t/ha) ²							
	Polska Poland ¹ (1991- 2004)	Wielka Brytania UK ² (1967- 1978)	Niemcy Germany ³ (1975- 1985)	Kanada Canada ⁴ (1987- 1991)	Kanada Canada ⁵ (1993- 1994)	Włochy Italy ⁶ (1990- 1992)	Australia ⁷ (1982- 1991)	Australia ⁸ (1988- 1989)
Genotypy Genotypes (G)	0,115 (0,045) ⁺	0,099	0,08-0,14	0,409	0,038	0,117	0,023	0,068
Miejscowości Locations (L)	0,495 (0,223)	0,104	0,21-1,46					
Lata Years (Y)	0,338 (0,172)	0,055	0,05-0,51					
Miejsc. × Lata (LY)	0,884 (0,114)	0,976	0,46-0,84		1,081			
Genotypy × Miejsc. (GL)	0,015 (0,009)	0,007	0,01-0,07	0,037	0,013	0,043	0,008	0,064
Genotypy × Lata (GY)	0,047 (0,014)	0,022	0,04-0,12	0,020	0,014	0,024	0,010	0,001
Genotypy × Miejsc. × Lata (GLY)	0,179 (0,014)	0,113	0,09-0,25	0,323	0,058	0,179	0,053	0,056
GE=GL+ GY +GLY	0,241	0,142	0,14-0,44	0,380	0,085	0,246	0,071	0,121
Błąd Error (E)	0,218	0,128		0,343	0,171	0,250	0,087	0,175

¹ Wyniki własne own results, ² Talbot 1984, ³ Leon i Becker 1988, ⁴ Atlin i McRae 1994,

⁵ Haji i Hunt 1999, ⁶ Annicchiarico and Perenzin 1994, ⁷ Cullis i in., 1996, ⁸ Cooper i in, 2001

⁺ W nawiasach podano błędy standardowe ocen komponentów wariancyjnych; In brackets are given standard errors for the variance components' estimates

Wariancja efektów interakcji GL (powtarzalnej, użytecznej) dla plonu ziarna pszenicy ozimej w badaniach własnych była około 7-krotnie mniejsza, niż wariancja głównych efektów genotypowych. Podobne relacje tych wariancji stwierdzono w badaniach w Wielkiej Brytanii, Niemczech i Kanadzie (Talbot, 1984; Leon i Becker, 1988; Atlin i McRae, 1994; Haji i Hunt, 1999), zaś trochę odmienne, we Włoszech i Australii (Annicchiarico i Perenzin, 1994; Cullis i in., 1996). Wskazywałoby to, że w cytowanych programach hodowli pszenicy i docelowych rejonach uprawy, uporządkowanie średnich genotypowych (średnich wieloletnich) rodów hodowlanych jest dość podobne w różnych środowiskach tych przestrzeni. Dlatego też, dość skuteczna może być hodowla odmian plonujących stabilnie i szeroko zaadaptowanych średnio w latach. Jednakże, w innych

badaniach australijskich (Cooper i in., 2001) zmienność genotypowa plonu ziarna pszenicy była podobna do zmienności efektów interakcji GL, co nakazywałoby patrzeć sceptycznie na selekcję odmian o szerokiej adaptacji i skłaniałoby do prób wyboru genotypów wąsko zaadaptowanych do podrejonów. Taką właśnie doktrynę hodowli wdraża się z dobrym skutkiem w Australii.

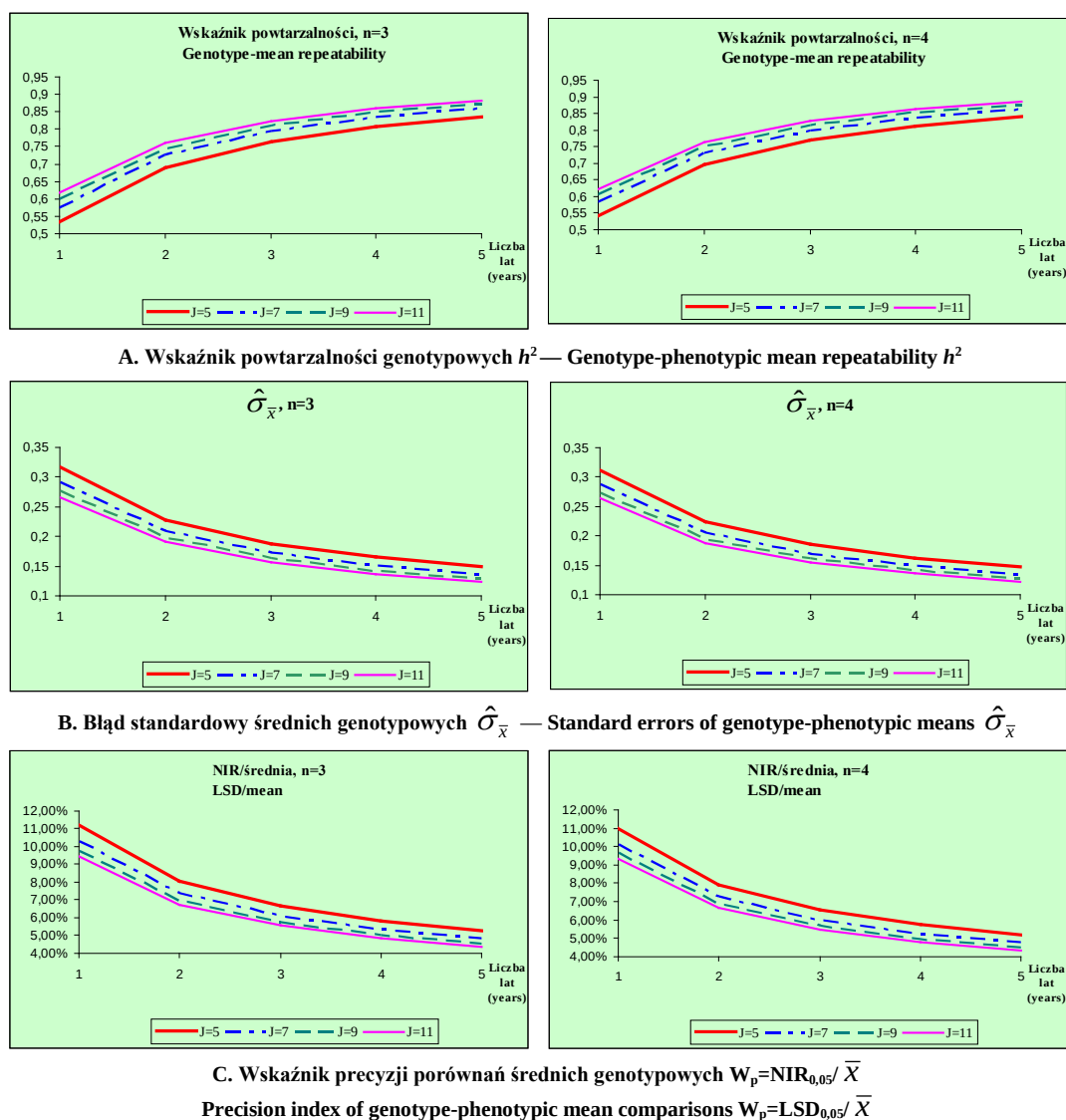
Wariancja efektów interakcji GY w badaniach własnych oraz badaniach brytyjskich i niemieckich była około 3-krotnie większa, niż wariancja efektów interakcji GL. Sugeruje to, że w tych programach hodowlanych większa jest szansa znalezienia genotypów pszenicy ozimej o wieloletniej szerokiej adaptacji dla plonu, niż o wysokim średnim plonowaniu w rejonie, powtarzalnym w latach.

Zarówno w badaniach własnych, jak i innych na świecie stwierdzono dominację wariancji efektów potrójnej GLY w całkowitej wariancji efektów interakcyjnych GE dla plonu ziarna pszenicy ozimej. Biorąc więc pod uwagę dużą zmienność efektów interakcji środowiskowej LY oraz efektów interakcji potrójnej GLY, należy się poważnie liczyć z różną w latach reakcją plonu genotypów pszenicy na warunki środowiskowe w miejscowościach badanych rejonów uprawy. Dlatego, tak bardzo ważna jest ocena użytecznej (wieloletniej) interakcji GL oraz średniej wieloletniej stabilności genotypów w docelowym rejonie uprawy (Caliński i in., 1987 a, b; Leon i Becker, 1988; Annicchiarico i Perenzin, 1994; Lin i Binns 1994; Bramel-Cox 1996; Annicchiarico 1997; 2002; Russell i in., 2003; Yan i Rajcan 2002; Yan i in. 2002; Yang i in. 2005; Annicchiarico i in., 2006 a, b).

Uwagę zwraca relatywnie duża wariancja błędu doświadczalnego (zmienność efektów czynników niekontrolowanych poletek) na plon ziarna pszenicy, zarówno w doświadczeniach polskich, jak i zagranicznych. Zatem, mimo stosowania niekompletnych układów blokowych oraz nierzadko wysublimowanych metod, usuwających efekty sąsiedzkie i efekty współzawodnictwa z błędu doświadczalnego, jego wariancja jest nadal bardzo duża, zwykle większa, niż wariancja efektów genotypowych lub interakcyjnych.

Wykorzystanie ocen komponentów wariancyjnych do badania precyzji średnich fenotypowych genotypów

Omawiane w pracy komponenty wariancyjne mogą być wykorzystane do różnorodnego wnioskowania o ogólnych prawidłowościach reakcji cech ilościowych genotypów w obrębie zasobów genowych programu hodowlanego i rejonu docelowego. W poprzednim rozdziale przedstawiono pierwsze, najbardziej generalne zastosowanie interesujących komponentów wariancyjnych w przewidywaniu efektywności selekcji genotypów szeroko lub wąsko zaadaptowanych i wprowadzaniu ewentualnych zmian priorytetów w danym programie hodowlanym. W takich badaniach wnioskowanie oparte jest na (a) wartościach ocen komponentów wariancyjnych efektów genotypowych, różnych efektów interakcji GE oraz efektów interakcji środowiskowej (miejscowość $\times$ lata) oraz (b) wzajemnych relacjach wymienionych komponentów wariancyjnych.



Rys. 2. Charakterystyki dokładności średnich fenotypowych genotypów dla plonu ziarna pszenicy ozimej przy różnej liczbie badanych miejscowości, lat i powtórzeń
Fig. 2. Characteristics of genotype-phenotypic mean precision for winter wheat grain yield at different number of testing locations, years and replicates

Drugie zastosowanie rozważanych komponentów wariancyjnych jest podane i zilustrowane w tym rozdziale. Polega ono na wykorzystaniu ich ocen do (1) estymacji charakterystyk dokładności szacowania średnich genotypowych danej cechy, za pomocą

średnich fenotypowych (średnich $\bar{x}_i = \left(\sum_{j=1, k=1}^{J, K} \bar{x}_{ijk} \right) / JK$, obliczonych z obserwacji w serii

doświadczeń, wykonanej w wylosowanych I miejscowościach, J latach i n powtórzeniach, w obrębie docelowego rejonu rolniczego oraz (2) wyznaczenia przewidywanego postępu genetycznego przy selekcji genotypów na podstawie serii doświadczeń z wymienionymi liczebnościami środowisk i powtórzeń (Patterson i in. 1977; Talbot, 1984; 1997; Cullis i in., 1996; DeLacy i in., 1996; Atlin i in., 2000; Gravois i Bernhardt, 2000; Cooper i in., 2001; Annicchiarico, 2002; Baker, 2002; Feyerherm i in., 2004; de la Vega i Chapman, 2006) oraz (3) określenia optymalnej, wśród praktycznie możliwych, alokacji zasobów hodowlanych w systemie doświadczeń testowych.

Ze względu na ograniczenia objętości tej pracy, zajmiemy się tylko charakterystykami dokładności średnich fenotypowych genotypów w rejonie. Rozpatrzmy wskaźnik powtarzalności (wskaźnik odziedziczalności w szerszym sensie) średnich fenotypowych genotypów, błąd standardowy tych średnich oraz wskaźnik precyzji ich porównań. Estymator wskaźnika powtarzalności średnich fenotypowych genotypów, h^2 , jest następujący (Fehr 1987; Cullis i in. 1996; Gravois i Bernhardt 2000; Cooper i in. 2001; Annicchiarico 2002; Baker 2002; Chapman i de la Vega 2002; de la Vega i Chapman 2006):

$$h^2 = \frac{\hat{\sigma}_g^2}{\hat{\sigma}_g^2 + \frac{\hat{\sigma}_{gl}^2}{J} + \frac{\hat{\sigma}_{gy}^2}{K} + \frac{\hat{\sigma}_{gly}^2}{JK} + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{JKn}}$$

Jest on oceną współczynnika regresji liniowej nieobserwowalnej prawdziwej wartości genotypowych od obserwowalnych wartości średnich fenotypowych genotypów w obrębie danej populacji hodowlanej i środowisk, stanowiącym miarę zgodności różnic średnich fenotypowych i genotypowych w tej populacji (Simmonds i Smartt, 1999; Baker, 2002). Wskaźnik powtarzalności średnich fenotypowych, h^2 , jest także interpretowany jako miara szansy stwierdzenia tej samej różnicy średnich fenotypowych między genotypami w innych seriach doświadczeń lub w masowej praktyce rolniczej (Fehr, 1987; Cooper i in., 2001; Chapman i de la Vega, 2002).

Błąd standardowy średnich fenotypowych genotypów może być oceniony następująco:

$$\hat{\sigma}_{\bar{x}_i} = \sqrt{\frac{\hat{\sigma}_{gl}^2}{J} + \frac{\hat{\sigma}_{gy}^2}{K} + \frac{\hat{\sigma}_{gly}^2}{JK} + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{JKn}}$$

Natomiast klasyczny wskaźnik precyzji porównań. średnich fenotypowych genotypów, jako iloraz NIR i średniej ogólnej z doświadczenia, $\bar{x}$, ocenia się następująco:

$$W_p = \frac{NIR}{\bar{x}} 100\% = \frac{\sqrt{2\hat{\sigma}_{\bar{x}_i}^2} \times t_{v,\alpha}}{\bar{x}} 100\% = \frac{\sqrt{2\left(\frac{\hat{\sigma}_{gl}^2}{J} + \frac{\hat{\sigma}_{gy}^2}{K} + \frac{\hat{\sigma}_{gly}^2}{JK} + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{JKn}\right)} \times t_{v,\alpha}}{\bar{x}} 100\%$$

Korzystając z ocen komponentów wariancyjnych dla plonu ziarna pszenicy ozimej (tab. 2), obliczono wartości wskaźnika powtarzalności średnich fenotypowych genotypów (h^2), błędu standardowego tych średnich ($\hat{\sigma}_{\bar{x}_i}$) oraz wskaźnika precyzji ich porównań (W_p) przy różnej liczbie miejscowości, lat i powtórzeń, zastosowanych w serii doświadczeń. Wyniki tych symulacji przedstawiono odpowiednio na rysunku 2 A, B i C (Cooper i in., 2001; de la Vega i Chapman, 2006). Wynika z nich, w jaki sposób następuje kompensacja zmniejszonej liczby lat przez zwiększoną liczbę miejscowości i powtórzeń w serii doświadczeń w osiąganiu rozsądnych wartości charakterystyk precyzji średnich fenotypowych genotypów w rejonie. Na podstawie tych wykresów można wybrać takie kombinacje liczb miejscowości, lat i powtórzeń w serii doświadczeń, przy których uzyska się wystarczająco wiarygodną ocenę średnich genotypowych genotypów (Patterson i in., 1977; Brennan i in., 1981; Talbot, 1984, 1997; Westcott, 1987; Cullis i in., 1996; Haji i Hunt, 1999; Atlin i in., 2000 a, b; Butler i in., 2000; Cooper i in. 2001; Baker 2002; de la Vega i Chapman, 2006). Przykładowo, na podstawie danych z co najmniej dwuletniej serii doświadczeń z 3 powtórzeniami, wykonanej w co najmniej 5 miejscowościach, wylosowanych z docelowego rejonu uprawy, osiąga się powtarzalność średnich fenotypowych genotypów, równą co najmniej 0,7, zaś błąd standardowy tych średnich nie większy, niż 3% średniej ogólnej, a wskaźnik precyzji ich porównań równy co najwyżej 8% średniej ogólnej.

WNIOSKI

1. Efekty interakcji środowiskowej (miejscowości $\times$ lata), LY, są ważne przy ocenie genotypów w hodowli roślin, podobnie jak efekty interakcji genotypy $\times$ środowiska, GE — pojawienie się efektów LY zmniejsza powtarzalność w latach stabilności genotypów w obrębie rejonu rolniczego.
2. W zmiennych warunkach przyrodniczych Polski oraz wielu innych krajów na świecie, wariancja efektów interakcji środowiskowej (miejscowości $\times$ lata) ma największy udział w zmienności plonu ziarna zasobów genowych w hodowli pszenicy ozimej, zaś efekty interakcji potrójnej genotypy $\times$ miejscowości $\times$ lata mają największe znaczenie wśród wszystkich efektów interakcji GE; efekty interakcji genotypy $\times$ miejscowości są często mniej zmienne, niż efekty genotypowe i efekty interakcji genotypy $\times$ lata.
3. W jednorocznych seriach wielokrotnych doświadczeń z genotypami nie można określić wiarygodnie użytecznej (przeciętnej w wieloleciu) interakcji GL i, przez to, wieloletniej (użytecznej) stabilności cech genotypów w docelowym rejonie uprawy, jeśli efekty interakcji środowiskowej, LY, lub interakcji potrójnej GLY (zwłaszcza oba rodzaje wymienionych efektów interakcji jednocześnie) dla tych cech mają relatywnie dużą zmienność.
4. W jednorocznych seriach wielokrotnych doświadczeń z genotypami nie można też określić wiarygodnie zróżnicowania i rankingu wieloletnich średnich genotypowych cech w rejonie uprawy, jeśli efekty interakcji GY lub GLY (zwłaszcza oba rodzaje wymienionych efektów jednocześnie) dla tych cech mają relatywnie dużą zmienność.

5. Analiza komponentów wariacyjnej efektów genotypowych oraz interakcyjnych dla plonu i innych cech użytkowych roślin mogłaby być rutynowym kierunkiem badań programów hodowlanych i testowania genotypów na użytek ich rejestracji jako odmian, ponieważ jest ona nietrudnym i przydatnym narzędziem do przewidywania efektywności różnych celów w hodowli roślin (hodowla genotypów o szerokiej lub wąskiej adaptacji) oraz do doskonalenia alokacji testowanych genotypów w przestrzeni i czasie (ustalenie odpowiednich, spośród realnie możliwych, liczb miejscowości, lat i powtórzeń w serii doświadczeń).

LITERATURA

- Annicchiarico P. 1997. Joint regression vs AMMI analysis of genotype-environment interactions for cereals in Italy. *Euphytica* 94: 53 — 62.
- Annicchiarico P. 2002. Genotype $\times$ Environment Interactions — Challenges and Opportunities for Plant Breeding and Cultivar Recommendations. FAO, Rome. Plant Production and Protection Paper — 174.
- Annicchiarico P., Bellah F., Chiari T. 2006a. Repeatable genotype-location interaction and its exploitation by conventional and GIS-based cultivar recommendation on for durum wheat in Algeria. *Eur. J. Agron.* 24: 70 — 81.
- Annicchiarico P., Perenzin M. 1994. Adaptation patterns and definition of macro-environments for selection and recommendation of common wheat genotypes in Italy. *Plant Breeding* 113: 197 — 205.
- Annicchiarico P., Russi L., Piano E., Veronesi F. 2006 b. Cultivar adaptation across Italian locations in four turfgrass species. *Crop Sci.* 46: 264 — 272.
- Atlin G. N., McRae K. B., Lu X. 2000 a. Genotype $\times$ region interaction for two-row barley yield in Canada. *Crop Sci.* 40: 1 — 6.
- Atlin G. N., Baker R. J., McRae K. B., Lu X. 2000 b. Selection response in subdivided target regions. *Crop Sci.* 40: 7 — 13.
- Atlin G. N., McRae K. B. 1994. Resource allocation in Maritime cereal cultivar trials. *Can. J. Plant Sci.* 74: 501 — 505.
- Baenziger P. S., Clements R. L., McIntosh M. S., Yamazaki W. T., Starling T. M., Sammons D. J., Johnson J. W. 1985. Effects of cultivar, environment and their interaction and stability analyses on milling and baking quality of soft red winter wheat. *Crop Sci.* 22: 5 — 8.
- Baker R. J. 2002. Genotype-environment interaction. <http://homepage.usask.ca/~rjb609/gxe.html>.
- Basford H. E., Cooper M. 1998. Genotype $\times$ environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 49: 153 — 174.
- Bernardo R. 2002. Breeding for quantitative traits in plants. Stemma Press, Woodbury, USA.
- Bramel-Cox P. J. 1996. Breeding for reliability of performance across unpredictable environments. In: M. S. Kang and H. G. Gauch (ed.) Genotype-by-environment interaction CRC Press, Boca Raton, FL: 309 — 339.
- Brennan P. S., Byth D. E., Drake D. W., DeLacy I. H., Butler D. G. 1981. Determination of the location and number of test environments for a wheat cultivar evaluation program. *Aust. J. Agric. Res.* 32: 189 — 201.
- Butler D. G., Redden R. J., DeLacy I. H., Usher T. 2000. Analysis of line $\times$ environment interactions for yield in navy beans. 1. Components of variance. *Austr. J. Agric. Res.* 51: 597 — 605.
- Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z. 1987 a. A model for the analysis of a series of experiments repeated at several places over a period of years. I. Theory. *Biul. Oceny Odmian* 17/18: 7 — 33.
- Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z. 1987 b. A model for the analysis of a series of experiments repeated at several places over a period of years. II. Example. *Biul. Oceny Odmian* 17/18: 35 — 71.
- Chapman S. C., Cooper M., Butler D. G., Henzell R. G. 2000. Genotype by environment interactions affecting grain sorghum. I. Characteristics that confound interpretation of hybrid yield. *Austr. J. Agric. Res.* 51: 197 — 208.

- Chapman S. C., de la Vega A. J. 2002. Spatial and seasonal effects confounding interpretation of sunflower yields in Argentina. *Field Crops Research* 73: 107 — 120.
- Collaku A., Harrison S. A., Finney P. L., Van Sanford D. A. 2002. Clustering of environments of southern soft red winter wheat region for milling and baking quality attributes. *Crop Sci.* 42: 58 — 63.
- Cooper M. 1999. Concepts and strategies for plant adaptation research in rainfed lowland rice. *Field Crops Research* 64: 13 — 34.
- Cooper M., Woodruff D. R., Phillips I.G., Basford K. E., Gilmour A. R. 2001. Genotype-by-management interactions for grain yield and grain protein concentration of wheat. *Field Crops Research* 69: 47 — 67.
- Cullis B. R., Thomson F. M., Fisher J. A., Gilmour A. R., Thompson R. 1996. The analysis of the NSW wheat variety database. II. Variance component estimation. *Theor. Appl. Genet.* 92: 28 — 39.
- de la Vega A. J., Chapman S. C. 2006. Defining sunflower selection strategies for a highly heterogeneous target population of environments. *Crop Sci.* 46: 136 — 144.
- De Ron A. M., Casquero P. A., González A. M., Santalla M. 2004. Environmental and genotypic effects on pod characteristics related to common bean quality. *J. Agron. Crop Sci.* 190: 248 — 255.
- DeLacy I. H., Basford K. E., Cooper M., Bull J. K., McLaren C. G. 1996. Analysis of multi-environment trials a historical perspective. In: M. Cooper and G. L. Hammer (Ed.) *Plant adaptation and crop improvement*. CAB Int., Wallingford, Oxon, UK: 39 — 124.
- Fehr W. R. 1987. *Principles of cultivar development: Theory and technique*. Vol. 1. MacMillan, New York.
- Feyerherm A. M., Paulsen G.M., Fritz A. K. 2004. A statistical method for summarizing results of cultivar performance trials. *Agron. J.* 96: 992 — 996.
- GENSTAT. 2002. *The guide to Genstat*. Release 6.1. VSN International. Oxford, UK.
- Grausgruber H., Oberforster M., Werteker M., Ruckebauer P., Vollmann J. 2000. Stability of quality traits in Austrian-grown winter wheats. *Field Crops Research* 66: 257 — 267.
- Gravois K. A., Bernhardt J. L. 2000. Heritability and genotype x environment interactions for discolored rice kernels. *Crop Sci.* 40: 314 — 318.
- Grüneberg W. J., Abidin E., Ndolo P., Pereira C. A., Hermann M. 2004. Variance component estimations and allocation of resources for breeding sweet potato under East African conditions. *Plant Breeding* 123: 311 — 315.
- Haji H. M., Hunt L.A. 1999. Genotype × environment interactions and underlying environmental factors for winter wheat in Ontario. *Can. J. Plant Sci.* 79: 497 — 505.
- Hill J., Becker H. C., Tigerstedt P. M. A. 1998. *Quantitative and ecological aspects of plant breeding*. Chapman and Hall, London.
- Kang M.S. 2002. Genotype-environment interaction: Progress and prospects. In: M. S. Kang (Ed), *Quantitative Genetics, Genomics and Plant Breeding*, CAB International Wallingford, UK 221 — 243.
- Leon J., Becker H. C. 1988. Repeatability of some statistical measures of phenotypic stability. Correlations between single - year results and multi-years results. *Plant Breeding* 100: 137 — 142.
- Lin C. S., Binns M. R. 1994. Concepts and methods for analyzing regional trial data for cultivar and location selection. *Plant Breeding Reviews* 12: 271 — 297.
- Mądry W., Drzazga T., Laudański Z., Rajfura A., Krajewski P., Sieczko L. 2003. Statystyczna analiza adaptacji genotypów pszenicy ozimej na podstawie mieszanych modeli genotypowo-środowiskowych. *Fragmenta Agronomica* 80: 10 — 31.
- Mądry W. 2004. Modele i metody statystyczne analizy interakcji genotypowo-środowiskowej, stabilności i adaptacji genotypów. *Post. Nauk Roln.* 2/308: 29 — 43.
- Mądry W., Kang M. S. 2005. Scheffé-Caliński and Shukla models: their interpretation and usefulness in stability and adaptation analyses. *Journal of Crop Improvement*, 14:325 — 369.
- Magari R., Kang M. S. 1997. SAS-STABLE: stability analysis of balanced and unbalanced data. *Agron. J.* 89: 829 — 832.
- Magari R., Kang M.S., Zhang Y. 1997. Genotype by environment interaction for ear moisture loss rate in corn. *Crop Sci.* 37: 774 — 779.
- Navabi A., Yang R. C., Helm J., Spaner D. M. 2006. Can spring wheat-growing megaenvironments in the Northern Great Plains be dissected for representative locations or niche-adapted genotypes? *Crop Sci* 46:1107 — 1116

- Patterson H. D., Silvey V., Talbot M., Wheatherup T. C. 1977. Variability of yields of cereal varieties in U.K. trials. *J. Agric. Sci. Camb.* 89: 239 — 245.
- Peterson C. J., Graybosch R. A., Shelton D. R., Baenziger P. S. 1998. Baking quality of hard winter wheat: Response of cultivars to environment in the Great Plains. *Euphytica* 100: 157 — 162.
- Primomo V. S., Falk D. E., Ablett G. R., Tanner J. W., Rajcan I. 2002. Genotype $\times$ environment interactions, stability, and agronomic performance of soybean with altered fatty acid profiles. *Crop Sci.* 42: 37 — 44.
- Russell W. K., Eskridge K. M., Travnicek D. A., Guillen-Portal F. R. 2003. Clustering environments to minimize change in rank of cultivars. *Crop Sci.* 43: 858 — 864.
- Searle S. R. 1987. Linear models for unbalanced data. J. Wiley & Sons, New York.
- Searle S. R., Casella G., McCulloch C. E. 1992. Variance components. John Wiley & Sons, New York.
- Simmonds N.W., Smartt J. 1999. Principles of Crop Improvement. Blackwell Science, Oxford.
- Sudarić A., Šimic D., Vratarić M. 2006. Characterization of genotype by environment interactions in soybean breeding programmers of southeast Europe. *Plant Breeding* 125: 191 — 194.
- Talbot M. 1984. Yield variability of crop varieties in the UK. 1984. *J. Agric. Sci.* 102: 315 — 321.
- Talbot M. 1997. Resource allocation for selection systems. In: "Kempton R. A., Fox P. N., (Ed). Statistical methods for plant variety evaluation", Chapman and Hall, London: 162 — 174.
- Troyer A. F. 1996. Breeding for widely adapted popular maize hybrids. *Euphytica* 92: 163 — 174.
- Weber W. E., Westermann T. 1994. Prediction of yield for specific locations in German winter-wheat trials. *Plant Breeding* 113: 99 — 105.
- Westcott B. 1987. Yield assessment. In: Lupton F. G. H. (Ed.) Wheat breeding its scientific basis. Chapman and Hall, London: 339 — 368.
- Yan W. Kang M. S. 2003. GGE biplot analysis: a graphical tool for breeders, geneticists and agronomists. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Yan W., Hunt L. A. 2001. Interpretation of genotype-environment interaction for winter wheat yield in Ontario. *Crop Sci.* 41: 19 — 25.
- Yan W., Hunt L.A., Johnson P., Stewart G., Lu X. 2002. On-farm strip trials vs. replicated performance trials for cultivar evaluation. *Crop Sci.* 42: 385 — 392.
- Yan W., Hunt L.A., Sheng Q., Szlavnic Z. 2000. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE biplot. *Crop Sci.* 40: 597 — 605.
- Yan W., Rajcan I. 2002. Biplot analysis of test sites and trait relations of soybean in Ontario. *Crop Sci.* 42: 11 — 20.
- Yan W., Rajcan I. 2003. Prediction of cultivar performance based on single versus multiple-year tests in soybean. *Crop Sci.* 43: 549 — 555.
- Yang R. C., Blade S. F., Crossa J., Stanton D., Bandara M. S. 2005. Identifying isoyield environments for field pea production. *Crop Sci.* 45: 106 — 113.