

BARBARA BARCIKOWSKA

Instytut Genetyki Roślin Polskiej Akademii Nauk w Poznaniu

METODY OBLICZANIA ODZIEDZICZALNOŚCI
DLA CECH ILOŚCIOWYCH U ROŚLIN OBCOPYLNYCH

Najważniejszym zadaniem, jakie spełnia odziedziczalność w badaniach genetycznych cech mierzalnych jest umożliwienie przewidywania realnej wartości fenotypów. Współczynnik odziedziczalności wyznacza możliwości osiągnięcia korzyści w pracy hodowlanej. Możemy bowiem bezpośrednio zmierzyć jedynie wartości fenotypowe poszczególnych osobników, podczas gdy o ich wartości hodowlanej decyduje fakt w jakim stopniu wykazują zdolność przekazywania cech potomstwu.

Jak wiadomo odziedziczalność określa stosunek zmienności genetycznej do zmienności całkowitej i wyraża się wzorem $H = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 \pm \sigma_E^2}$ przy czym H oznacza współczynnik odziedziczalności, σ_E^2 wariancję genetyczną, a σ_G^2 wariancję środowiskową.

Oczywiście największe znaczenie dla hodowcy ma ta część zmienności genetycznej, która jest uwarunkowana genami addytywnymi ponieważ te geny najsilniej reagują na selekcję. Aby wydzielić tę część zmienności konieczne jest obliczenie współczynnika odziedziczalności w wąskim sensie. Wyraża się on stosunkiem wariancji genetycznej addytywnej do wariancji fenotypowej, według wzoru $H = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$, przy czym σ_A^2 oznacza wariancję genetyczną addytywną, a σ_P^2 wariancję fenotypową. W związku z faktem, iż, jak już wspomniano, u roślin obcopylnych wyodrębnienie działania i liczby genów, warunkujących daną cechę jest niezwykle trudne, zwłaszcza dla cech ilościowych, wielu autorów przyjmuje zmienność genetyczną, jako całość, stosując pierwszy wzór dla obliczania współczynnika odziedziczalności.

Pomimo licznych kontrowersyjnych opinii na temat wartości informacji, które daje nam współczynnik odziedziczalności obliczony dla roślin obcopylnych, wielu autorów cytuje wyniki otrzymane dla roślin obcopylnych. I tak między innymi japończycy Suzuki, Adachi i Yamada [15] obliczali współczynnik odziedziczalności dla koniczyny białej (*Trifolium repens* L.), Crowle [4] oraz Lorenzetti i Monotti [10] — dla lucerny (*Medicago sativa* L.), McDonald, Kalton, Weiss [11] Lebsock

i Kalton [8] oraz Thomas i Kernkamp [16] — dla stokłosy (*Bromus inermis* Leyss.), Kalton, Smit i Leffel [5] — dla kupkówki (*Dactylis glomerata*), a Burton i De Vane [3] — dla kostrzewy (*Festuca pratensis* Huds.). Robinson, Comstock i Harvey [13] obliczali współczynnik odziedziczalności dla kukurydzy (*Zea mays* L.). Ponadto Keller i Likens [6] obliczali współczynnik odziedziczalności dla chmielu (*Humulus lupulus* L.) oraz Kneebone [7] — dla palczatki (*Andropogon hallii* Hack.).

Wszyscy ci autorzy obliczali współczynnik odziedziczalności za pomocą analizy wariancji lub na podstawie regresji. Stosując współczynnik regresji obliczano współczynnik odziedziczalności według wzoru $H=2b$, gdyż u roślin obcopylnych znane dane dotyczą tylko jednej formy rodzicielskiej. Ogólnie biorąc autorzy omawianych prac obliczali współczynnik odziedziczalności w szerokim sensie, przyjmując jako zmienność genotypową różnicę pomiędzy populacją heterogeniczną i izogeniczną. Jest oczywiste, że zmienność, która występuje między roślinami o identycznym genotypie może być spowodowana jedynie zmiennością środowiska. Dlatego wartość, którą otrzymujemy z różnicy pomiędzy populacją heterogeniczną (u której oprócz zmienności środowiska występuje także zmienność genotypowa) i izogeniczną jest spowodowana jedynie zmiennością genotypową. I tak, obliczając współczynnik odziedziczalności za pomocą analizy wariancji, McDonald, Kalton i Weiss u stokłosy oraz Kalton, Smit i Leffel u kupkówki wyrażali współczynnik odziedziczalności według wzoru:

$$H = \frac{V_{S_1} - V_{S_0}}{V_{S_1}} \quad \text{przy czym wartości } V_{S_1} \text{ i } V_{S_0}$$

przedstawiały średnie kwadraty zmienności pokoleń odpowiednio S_1 i S_0 . Pokolenie S_0 powstało z rozklonowanego materiału, było jednakowe pod względem genotypowym i dlatego uważano je za populację izogeniczną. Pokolenie S_1 natomiast, będące potomstwem klonów, było w tym przypadku populacją heterogeniczną. Także Lebsack i Kalton obliczając współczynnik odziedziczalności w podobny sposób, również u kupkówki, stosowali wzór: $H = \frac{V_s - V_c}{V_s}$ przy czym wielkość V_s oznaczała średni kwadrat zmienności wewnątrzobektowej siewek i była traktowana jako ocena wariancji populacji heterogenicznej, a wielkość V_c , będąca średnim kwadratem zmienności wewnątrzobektowej klonów, była w tym przypadku oceną wariancji populacji izogenicznej.

Według badań własnych, dotyczących koniczyzny białej (*Trifolium repens* L.) współczynnik odziedziczalności obliczony na podstawie analizy wariancji klonów oraz ich potomstwa generatywnego wykazuje, że wysokość roślin wydaje się być najbardziej godna uwagi podczas selekcji. Zarówno bowiem dla klonów ($H=0,83$), jak i dla potomstwa generatywnego ($H=0,49$) współczynniki odziedziczalności dla omawianej cechy wy-

kazują wartości dość znaczne w porównaniu do odpowiednich danych dla pozostałych cech, takich jak ciężar zielonej masy, średnica rozety, powierzchnia liścia, długość i grubość stolonów oraz długość i grubość ogonków liściowych. Natomiast rozpatrując odziedziczalność na podstawie zależności między klonami i ich potomstwem generatywnym z polikrosu, biorąc pod uwagę współczynnik regresji b , stwierdzono, że odziedziczalność wykazuje jedynie powierzchnia liścia ($H=0,60$).

Crowle w pracy „Heritability Study on Alfalfa” [4] badał trzy cechy, mianowicie: procentową zawartość białka oraz ciężar liści i zielonej masy. Autor zastosował trzy metody obliczania odziedziczalności dla ciężaru liści i zielonej masy. Metody te opierały się na regresji rodzice — potomstwo, składnikach zmienności otrzymanych na podstawie oceny wariancji oraz na podstawie przybliżenia zmienności niedziedzicznej populacji jednorodnych genetycznie w celu ustalenia całkowitej wariancji genetycznej. Odziedziczalność zawartości białka obliczano jedynie na podstawie regresji rodzice — potomstwo.

Na podstawie regresji rodzice-potomstwo wartości współczynnika odziedziczalności dla klonów i potomstwa z polikrosu wynosiły 14,16% dla procentowej zawartości białka, 82,22% dla ciężaru liści oraz 25,80% dla ciężaru zielonej masy. Przeprowadzając obliczenia dla klonów oraz potomstwa z samozapylenia otrzymano: 28,13%, 62,21% i 21,33%.

Stosując trzecią metodę obliczania odziedziczalności (przybliżenie zmienności niedziedzicznej populacji genetycznie jednorodnych) autor wykorzystał rozklonowane potomstwo dla ustalenia zmienności środowiska, podczas gdy potomstwo polikrosu posłużyło dla określenia zmienności środowiska oraz zmienności genetycznej. Wartości współczynnika odziedziczalności wynosiły 55,24% dla ciężaru liścia i 40,69% dla ciężaru zielonej masy na podstawie danych otrzymanych z poletek. Dla klonów oraz potomstwa z samozapylenia odpowiednie dane wynosiły 54,93% i 21,33%. Na podstawie danych z rośliny dla klonów oraz potomstwa z polikrosu autor otrzymał wartości wynoszące 85,83% dla ciężaru liścia; dla klonów oraz potomstwa z samozapylenia odpowiednia wartość wynosiła 81,47%.

Odziedziczalność szacowana przy pomocy komponentów wariancji otrzymywanych z analizy wariancji, obejmującej jedynie potomstwo polikrosu, wynosiła 20,06% dla ciężaru liścia oraz 16,14% dla ciężaru zielonej masy.

Na podstawie powyższych rezultatów Crowle stwierdza, że wartości współczynnika odziedziczalności dla ciężaru liści i zielonej masy wskazują, iż selekcja odnośnie tych dwóch cech powinna być efektywna. Natomiast odziedziczalność procentowej zawartości białka, charakteryzująca się wartością 28,13%, pomimo, iż zdaniem autora dość wysoka, nie jest

uważana jako godna uwagi, gdyż współczynnik regresji na podstawie którego wykonano obliczenia okazał się nieistotny.

McDonald, Kalton i Weiss [11], dla oszacowania odziedziczalności w szerokim sensie, stosowali u stokłosa średni kwadrat zmienności indywidualnej między potomstwem S_1 i porównywali ją ze średnim kwadratem błędu próby otrzymanym z analizy wariancji pokolenia S_0 . Skoro dwie sadzonki z danego klonu w każdym powtórzeniu były identyczne pod względem genotypowym, błąd próby stanowił wyraz zmienności środowiska. Natomiast średni kwadrat pokolenia S_1 składa się z komponenta wywołanego wariancją środowiska oraz z komponenta wywołanego wariancją genetyczną, przejawiającą się w segregacji cech. W związku z powyższym, jeżeli średni kwadrat błędu próby pokolenia S_0 odejmiemy od średniego kwadratu zmienności pokolenia S_1 , to otrzymana różnica może być uważana za ocenę wariancji genetycznej. Dzieląc tę wartość przez średni kwadrat zmienności pokolenia S_1 i mnożąc przez 100 otrzymujemy przybliżoną wartość współczynnika odziedziczalności (procent wariancji całkowitej uwarunkowanej czynnikami genetycznymi). Autorzy stosowali taki sposób obliczania współczynnika odziedziczalności dla plonu, wysokości i szerokości rośliny posługując się zarówno zmiennością średnich antylogarytmicznych, jak i średnią arytmetyczną zmienności indywidualnej dla wszystkich podbloków pokolenia S_1 . Wartości otrzymane dla wysokości rośliny wskazywały na fakt, iż znaczna część zaobserwowanej zmienności tej cechy jest uwarunkowana dziedzicznie. Natomiast wyniki dotyczące średnicy oraz plonu ujawniły, że u roślin pokolenia S_1 zmienność środowiska stanowi największy procent zmienności całkowitej, dotyczącej obu tych cech.

Inną z metod stosowanych dla obliczania współczynnika odziedziczalności jest stosowanie regresji potomstwa względem form rodzicielskich. Wartości współczynnika odziedziczalności dla żywotności roślin jesienią i wiosną oraz pomiarów wiechy wynosiły 26,3, 35,2 i 44,1% przy tym sposobie obliczania. Dane te podlegały wpływom wewnątrzklasowych (wewnątrzpoletkowych) korelacji środowiskowych oraz były uwarunkowane znacznym uzależnieniem plonu od średnicy i żywotności rośliny. Takie rezultaty powodują uzasadnione wątpliwości odnośnie wartości hodowlanej testów stosowanych dla potomstwa w warunkach polowych w celu oceny plonu, średnicy oraz innych cech uwarunkowanych wieloma genami. Ostateczną odpowiedź można uzyskać jednakże dopiero po przeprowadzeniu porównania otrzymanych wyników z wynikami uzyskanymi w uprawie polowej.

Lebsock i Kalton [8] ustalając zakres zmienności genetycznej u stokłosa dla pięciu cech użytkowych: żywotności roślin jesienią, plonu siana, wysokości i średnicy rośliny oraz szerokości liści przyjęli zmienność po-

między potomstwem danego klonu jako zmienność środowiska, podczas gdy wyrazem zmienności środowiska oraz zmienności genetycznej była wariancja pomiędzy potomstwem siewek. Według tych autorów zmienność genetyczna była największa dla wysokości rośliny, a najmniejsza dla żywotności roślin jesienią. Ponadto stwierdzono, że odnośnie tej ostatniej cechy nieco powyżej 50% zmienności całkowitej w potomstwie siewek było uwarunkowane wpływem środowiska, co tym samym sugeruje, że selekcja pod tym względem jest mniej efektywna aniżeli selekcja na inne cechy.

Thomas i Kernkamp [16] przedstawili u stokłosa bezostnej, za pomocą analizy wariancji, sposób wykorzystania składników odziedziczalności dla zbadania zależności pomiędzy klonami oraz ich potomstwem z polikrosu. Na podstawie przedstawionych metod wartość genotypowa wyselekcjonowanych klonów może być zmierzona bezpośrednio, za pomocą danych potomstwa z polikrosu. Natomiast korelacja pomiędzy formami rodzicielskimi i potomstwem wyraża jedynie zależność pomiędzy tymi dwoma fenotypami. W omawianym doświadczeniu, pomimo iż nie występowała korelacja pomiędzy formami rodzicielskimi i potomstwem odnośnie procentowej zawartości białka, współczynnik odziedziczalności wynoszący dla pierwszego pokosu w Farmie Uniwersytetu (University Farm) 15%, w Rosemount — 19% i w Waseca — 25% sugeruje, zdaniem autorów, możliwości efektywnej selekcji na tę cechę. To samo stwierdzono odnośnie danych dotyczących plonu nasion potomstwa uprawianego w Farmie Uniwersytetu.

Kalton, Smit i Leffel [5] zastosowali u kupkówki analizę wariancji w celu ustalenia zakresu zmienności genetycznej (odziedziczalności) w pokoleniu S_1 . Dla każdej cechy przeprowadzono dwie oceny: na podstawie średniej arytmetycznej z wszystkich wariancji wyznaczonych w obrębie rzędów oraz za pomocą antylogarytmu ze średniej logarytmicznej wariancji wyznaczonej w obrębie poszczególnych rzędów. Procentową wartość współczynników odziedziczalności obliczano z różnicy pomiędzy średnią wariancją pokolenia S_1 i S_0 i wyrażano jako procent średniej wariancji S_1 . Autorzy założyli, że średnia wariancja pokolenia S_1 obejmuje zmienność genetyczną oraz zmienność środowiska, podczas gdy średnia wariancja pokolenia S_0 jest wyrazem zmienności środowiska.

Najwyższy współczynnik odziedziczalności wykazywała żywotność roślin wiosną, ulistnienie oraz wysokość rośliny. Wartości uzyskane dla tych cech były podobne, niezależnie od zastosowanej metody obliczeń. Liczba wiech charakteryzowała się ujemnym procentem odziedziczalności. Z teoretycznego punktu widzenia wartości takie nie są realne i w konsekwencji są traktowane przynajmniej częściowo jako wynik losowego błędu oszacowania. Prawdopodobnie czynnikiem komplikującym zagadnienie

była interakcja występująca pomiędzy genotypem i środowiskiem dla tej cechy w obrębie klonów pokolenia S_0 . Wartości współczynnika odziedziczalności dla plonu były zmienne i bez znaczenia, przy czym ujemne, gdy obliczano je na podstawie średniej arytmetycznej, a dodatnie, gdy stosowano wariancję średniej antylogarytmicznej.

Wartości współczynnika odziedziczalności, które otrzymali Kalton, Smit i Leffel są interesujące lecz powinny być rozpatrywane z dużą ostrożnością. Współczynniki odziedziczalności plonu i wysokości rośliny były podobne do tych, które otrzymali McDonald, Kalton i Weiss dla tychże cech u stokłosy. Metody obliczania zastosowane w obu przypadkach były jednakowe, ale zapewniały jedynie ogólną ocenę, która podlegała wpływom zróżnicowanej interakcji genotypu i środowiska. Może największą wartością tych oszacowań zmienności genetycznej, występującej w pokoleniu S_1 , jest udowodnienie względnej korzyści z selekcji indywidualnej, dotyczącej różnych cech. Selekcja na plon oraz liczbę wiech przeprowadzana wśród roślin uprawianych w rozstawie nie wydaje się celowa. Natomiast selekcja roślin na żywotność w okresie wiosennym, bujność ulistnienia, wysokość oraz zdolność odrastania na drugi pokos rokują w takim przypadku postęp genetyczny. Współczynnik odziedziczalności dla tych cech wahał się w granicach od 35 do 56%.

Burton i De Vane [3] obliczali dla kostrzewy współczynnik odziedziczalności w szerokim sensie, posługując się analizą wariancji poszczególnych roślin, jak również średnich z 6 roślin. Badali oni cechy następujące: plon rośliny (skala 1—5), plon części zielonych (skala 1—7), ciężar zielonki z rośliny w gramach, ciężar zielonki z rośliny w funtach, plon nasion z rośliny w gramach, intensywność zieleni (skala 1—6) oraz odporność na choroby (skala 1—5). Największy współczynnik odziedziczalności wykazały takie cechy jak ciężar zielonki z rośliny w funtach ($H=0,83$) i odporność na choroby ($H=0,90$).

Robinson, Comstock i Harvey [13] u kukurydzy (*Zea mays* L.) obliczali współczynnik odziedziczalności na podstawie analizy wariancji, dotyczącej danych pokolenia F_3 oraz na podstawie regresji rodzice-potomstwo obejmującej dane pokolenia F_2 i F_3 . Komponenty wariancji oszacowano na podstawie analizy wariancji, a następnie wyodrębniono wariancję genetyczną addytywną (V_g) oraz wariancję dominacji (V_d).

Współczynnik odziedziczalności dla różnych cech roślin obliczano najpierw osobno dla każdego mieszańca. Błędów standardowych nie obliczano dla współczynnika odziedziczalności uzyskanego na podstawie metody posługującej się komponentami wariancji. Współczynniki odziedziczalności tworzyły dwie różne grupy, według ich wartości. I tak odpowiednie dane dla wysokości rośliny, wysokości kolby i cech okrywy kolby były ogólnie względnie wysokie. Podczas gdy odziedziczalność plonu

oraz cech kolby charakteryzowała się względnie niskimi danymi, w porównaniu do wymienionych powyżej.

Odziedziczalność dla wszystkich mieszańców była zgodna z danymi, dotyczącymi mieszańców traktowanych oddzielnie.

Keller i Likens [6] u chmielu (*Humulus lupulus* L.) obliczali współczynnik odziedziczalności dla kilku cech na podstawie danych z potomstwa klonów, rosnącego w trzech powtórzeniach, obejmujących pewną liczbę wyselekcjonowanych linii, uprawianych w pobliżu Corvallis, Oregon. Współczynnik odziedziczalności obliczano na podstawie analizy wariancji.

Kneebone [7] obliczając współczynnik odziedziczalności u palczatki (*Andropogon hallii* Hack.) otrzymał znaczną zgodność współczynników odziedziczalności uzyskanych trzema metodami, a mianowicie: 1) na podstawie składników zmienności danych, dotyczących klonów, 2) na podstawie komponentów wariancji, dotyczących potomstwa ze swobodnego obcozapylecia oraz 3) na podstawie regresji rodzice-potomstwo. Autor badał cechy następujące: wysokość i średnicę rośliny, ulistnienie oraz procentową zawartość białka w liściach. Okazało się, że wszystkie badane cechy są uwarunkowane genetycznie, przy czym najwyższą odziedziczalność wykazywała wysokość rośliny, a procentowa zawartość białka — najniższą.

Dyskusja

Na podstawie wyników omawianych powyżej doświadczeń okazało się, że wśród wszystkich cech badanych wysokość roślin wykazywała najwyższy współczynnik odziedziczalności.

Charakteryzując ogólnie wyniki, dotyczące wartości odziedziczalności należy stwierdzić ich znaczne zróżnicowanie. Jest to zapewne spowodowane współdziałaniem genów addytywnych ze środowiskiem. Między innymi opinię taką wyrażają Thomas i Kernkamp, którzy w swej publikacji „The Use of Heritability Ratio and Correlation Coefficients for Measuring Combining Ability with Smooth Bromegrass, *Bromus inermis* Leyss” wyrażają pogląd, iż nawet pomimo, że badania potomstwa przeprowadza się na tych samych genotypach, należy oczekiwać zmienności odziedziczalności dla tej samej cechy w poszczególnych doświadczeniach. Na podstawie tych rozważań, zdaniem autorów, współczynniki odziedziczalności otrzymane w różnych doświadczeniach przez różnych autorów są raczej nieporównywalne. Istotne znaczenie ma jedynie współczynnik odziedziczalności obliczony w konkretnym doświadczeniu, dla danej grupy roślin.

Jeżeli, pomimo rozważań powyższych, porównamy kilka współczynników odziedziczalności otrzymanych przez różnych autorów, napotkamy znaczne rozbieżności. I tak Kneebone, obliczając współczynnik odziedziczalności dla *Andropogon hallii*, rośliny obcopylnej z rodziny *Gramineae*, stwierdził dość dużą zgodność danych uzyskanych na podstawie analizy wariancji zastosowanej u klonów z danymi dla form rodzicielskich i potomstwa uzyskanymi za pomocą regresji. Crowle natomiast przeciwnie, stosując analizę wariancji dla jednego pokolenia oraz dwóch populacji, otrzymał bardzo nieznaczną zgodność obu współczynników odziedziczalności.

Starając się ocenić metody obliczania odziedziczalności należy stwierdzić, że współdziałanie genotypu i środowiska może obniżyć wartość współczynnika odziedziczalności wyrażonego za pomocą współczynnika regresji rodzice-potomstwo. I tak w publikacji Robinsona, Comstocka i Harvey'a „Estimates of Heritability and the Degree of Dominance in Corn” współczynnik odziedziczalności uzyskano na podstawie regresji pokolenia F_3 w stosunku do form rodzicielskich F_2 , według wzoru $H=2b$. Potomstwo uprawiano w innym roku i w innej stacji, stąd warunki środowiska były odmienne aniżeli dla form rodzicielskich. W związku z tym interakcja genotypu i środowiska, to jest różna reakcja genotypów na inne warunki środowiska wykazywała tendencję do zmniejszenia wartości odziedziczalności uzyskanej na podstawie regresji rodzice-potomstwo, poniżej wartości otrzymanych na podstawie komponentów wariancji, które obejmowały dane z jednego roku i jednej stacji.

Ogólnie przyjmuje się, że najbardziej precyzyjną informację, dotyczącą odziedziczalności daje współczynnik odziedziczalności obliczony na podstawie wydzielonej zmienności addytywnej. Jednakże, gdy rozpatrujemy tę część zmienności w sposób bardziej szczegółowy, okazuje się, że nie zawsze fakt występowania zmienności addytywnej zapewnia postęp w programie hodowlanym.

Robinson, Comstock i Harvey, rozważając wielkość genetycznej zmienności addytywnej w publikacji „Genetic Variances in Open Pollinated Varieties of Corn” [14] stwierdzają, iż jeżeli lokusy naddominacji znajdujące się w stanie równowagi lub blisko niego stanowiły główne źródło genetycznej segregacji, to w odmianach takich genetyczna wariancja addytywna występowała w nieznacznym stopniu. Dane wskazywały jednak, że σ_G^2 miała wielkość umiarkowaną; mimo tego wystarczająco dużą, aby selekcja w obrębie odmiany była efektywna. Natomiast jeżeli selekcja nie daje rezultatów, należy dążyć do wyjaśnienia umożliwiającego pogodzenie tego faktu z występowaniem istotnych wartości genetycznej wariancji addytywnej. Autorzy przedstawiają dwie różne możliwości.

Według danych cytowanych przez Lenera i Dempstera [9] selekcja

na długość nóg u kurcząt rasy Biały Leghorn była skuteczna przez pięć do sześciu pokoleń. Podczas kontynuowania selekcji w następnych pięciu pokoleniach nie zaobserwowano dalszego zwiększenia długości nóg. Było to zastanawiające i godne uwagi, gdyż wielkość wiariancji genetycznej addytywnej była jednakowa we wszystkich pokoleniach — zarówno pierwszych, jak i następnych. Podobny fakt opisują Reeve i Robertson [12], cytując wyniki dotyczące selekcji na długie skrzydła u *Drosophila melanogaster*. Główna różnica pomiędzy obydwoma doświadczeniami polega na relacjach czasowych — długość skrzydeł wzrastała przez 46 pokoleń, po czym przez następne 30 pokoleń kontynuowanej selekcji pozostawała niezmienną, pomimo, iż występowała dość znaczna wariancja genetyczna addytywna, dotycząca długości skrzydeł. Pomimo różnych szczegółów, oba doświadczenia istotnie się nie różnią. W myśl hipotezy, którą wysuwają obaj autorzy, jeżeli istnieje negatywna kowariancja genetyczna pomiędzy cechą pożądaną a zdolnościową przystosowawczą, selekcja na daną cechę nie daje rezultatów, pomimo występowania zmienności genetycznej addytywnej.

Podobna sytuacja u kukurydzy może być przyczyną nieefektywności selekcji pomimo obecności genetycznej zmienności addytywnej w plonie. Aby argument ten był słuszny w rozpatrywanym przypadku, jest rzeczą konieczną rozpoznanie czynników warunkujących zdolność rozmnażania oraz wykazanie, że pewne geny korzystne dla plonu mogą być niekorzystne dla innych cech warunkujących plon, takich jak szybkość kiełkowania i przeżywalność siewek.

Według opinii Robinsona, Cojostocka i Harvey'a [14] inną możliwością pogodzenia występowania zmienności genetycznej addytywnej z nieefektywnością selekcji jest fakt, że częstotliwość genów w lokusach warunkujących większą część addytywnej wariancji genetycznej jest w stanie równowagi w stosunku do mutacji i selekcji. W takim wypadku kontynuowanie selekcji nie dawałoby widocznych efektów w odniesieniu do średniej plonu, natomiast wpływałoby jedynie na zachowanie dalszej równowagi.

Wnioski

1. U gatunków obcopylnych oblicza się zazwyczaj współczynnik odziedziczalności w szerokim sensie, a zmienność genotypową stanowi różnica między populacją hetrogeniczną i izogeniczną.

2. Na podstawie danych z omawianych doświadczeń wynika, że wysokości rośliny warto poświęcić najwięcej uwagi podczas selekcji ponie-

waż współczynniki odziedziczalności otrzymane dla tej cechy są dość wysokie w porównaniu do odpowiednich danych dla innych cech.

3. Wzajemne oddziaływanie genotypu i środowiska może obniżyć współczynnik odziedziczalności obliczony za pomocą współczynnika regresji rodzice-potomstwo. Wartości współczynnika odziedziczalności H otrzymane za pomocą tej metody mogą być niższe od uzyskanych na podstawie komponentów wariancji, obejmujących dane z jednego roku i jednej stacji.

4. Wyniki dotyczące współczynnika odziedziczalności są w wysokim stopniu zróżnicowane na skutek wzajemnego oddziaływania genów addytywnych i środowiska.

5. Porównywanie współczynników odziedziczalności otrzymanych na podstawie różnych doświadczeń przez różnych autorów jest niecelowe.

LITERATURA

1. Barcikowska B.: *Hodowla Roślin i Nasiennictwo* 3, 17—22, 1970.
2. Barcikowska B.: *Genetica Polonica* 17, 191—210, 1976.
3. Burton G.W., De Vane E.H.: *Agron. Jour.* 45, 478—481, 1953.
4. Crowle W.L.: A heritability study on alfalfa. Masters thesis in Dept. of Field Husbandry, University of Saskatchewan, 1956.
5. Kalton R.R., Smit A.G., Leffel R.C.: *Agron. Jour.* 44, 481—486, 1952.
6. Keller K.R., Likens S.T.: *Agron. Jour.* 47, 518—521, 1955.
7. Kneebone W.R.: *Agron. Jour.* 50, 459—461, 1958.
8. Lebsock K.K., Kalton R.R.: *Agron. Jour.* 46, 463—467, 1954.
9. Lerner I.M., Dempster E.R.: *Heredity* 5, 75—94, 1951.
10. Lorenzetti F., Monotti M.: *Estratto dagli Annali della Facolta di Agraria dell' Universita di Perugia* 19, 3—14, 1964.
11. Mc Donald E.D., Kalton R.R., Weiss M.G.: *Agron. Jour.* 44, 20—25, 1952.
12. Reeve E.C.R., Robertson F.W.: *J. Gen.* 51, 276—316, 1953.
13. Robinson H.F., Comstock R.E., Harvey P.H.: *Agron. Jour.* 41, 353—359, 1949.
14. Robinson H.F., Comstock R.E., Harvey P.H.: *Genetis* 40, 45—60, 1955.
15. Suzuki S., Adachi A., Yamada T.: *Bull. of the Nat. Inst. of Agricult. Sci., Series G (Animal Husbandry)* 14, 169—178, 1958.
16. Thomas H.L., Kernkamp M.F.: *Agron. Jour.* 46, 553—556, 1954.