

## EFEKTY EPISTATYCZNEGO DZIAŁANIA GENÓW U ŻYTA

Stanisław Jedyński, Jan Kaczmarek

Katedra Hodowli Roślin i Nasiennictwa AR we Wrocławiu

W celu oszacowania efektów działania genów opracowano wiele metod. Znane są np. modele Andersona i Kempthorne'a, Eberharta i Gardniera oraz Haymana [1, 2, 5]. Metoda Andersona i Kempthorne'a wyznacza parametry trudne do zinterpretowania, natomiast model Eberharta i Gardniera pozwala tylko na oszacowanie epistazy między homozygotycznymi loci. Najczęściej stosowaną metodą do określenia współdziałania genów nieallelicznych jest tzw. 6-parametrowy model Haymana. Ze względu na szczupłość informacji dotyczących współdziałania genów u żyta, celem niniejszej pracy było uzyskanie danych o wielkości efektów przy dziedziczeniu niektórych cech użytkowych.

## MATERIAŁ I METODY BADAŃ

Materiał stanowiło 6 linii wsobnych żyta, z których otrzymano w wyniku krzyżowań pokolenia  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  i  $B_2$ . Doświadczenie założono metodą losowanych bloków w 3 powtórzeniach w Rolniczym Zakładzie Doświadczalnym Swojec. Ziarno wysiano punktowo w szerokiej rozstawie 20 x 40 cm. Zbiór przeprowadzono w 1985 r. i oceniono następujące cechy: wysokość roślin, długość kłosa, grubość podstawy kłosa, krzewistość, liczbę ziarn z kłosa i masę 1000 ziarn na 35-50 roślinach.

W celu sprawdzenia adekwatności modelu addytywno-dominującego zastosowano testy skali Mathera [7], a następnie oszacowano efekty genowe według 6-parametrowego modelu Haymana [5] stosując zmodyfikowane oznakowanie Gamble'a [3].

Testy skali Mathera i oszacowania efektów dziańszenia genów  
dla wysokości roślin i długości kłosa

Cecha	Efekt	Mieszaniec					
		5/2a x Z-52	DS-23 x Z-52	7/2a x Z-52	17/1/79 x Z-52	Z-7 x Z-52	
Wysokość roślin	A	-4,70 <sup>±</sup> 3,91	0,90 <sup>±</sup> 2,70	17,40 <sup>±</sup> 3,82	-8,60 <sup>±</sup> 3,26	-7,70 <sup>±</sup> 6,00	
	B	-15,20 <sup>±</sup> 2,78	-6,70 <sup>±</sup> 2,55	13,50 <sup>±</sup> 2,81	-5,90 <sup>±</sup> 2,99	11,40 <sup>±</sup> 2,90	
	C	-21,86 <sup>±</sup> 6,65	-13,40 <sup>±</sup> 4,58	-0,02 <sup>±</sup> 4,67	9,50 <sup>±</sup> 6,57	-24,90 <sup>±</sup> 8,02	
	m	117,96 <sup>±</sup> 1,23	119,40 <sup>±</sup> 0,73	117,02 <sup>±</sup> 0,52	126,90 <sup>±</sup> 1,30	128,40 <sup>±</sup> 1,40	
	e	2,90 <sup>±</sup> 1,23	-6,80 <sup>±</sup> 1,18	-9,10 <sup>±</sup> 1,59	-9,20 <sup>±</sup> 1,52	6,90 <sup>±</sup> 1,78	
	d	27,71 <sup>±</sup> 5,94	48,50 <sup>±</sup> 4,15	61,27 <sup>±</sup> 4,48	14,95 <sup>±</sup> 6,34	39,15 <sup>±</sup> 7,23	
	aa	32,36 <sup>±</sup> 5,50	7,60 <sup>±</sup> 3,75	30,92 <sup>±</sup> 3,97	-24,00 <sup>±</sup> 6,01	28,60 <sup>±</sup> 6,64	
	ad	-9,95 <sup>±</sup> 2,23	3,80 <sup>±</sup> 1,56	1,95 <sup>±</sup> 2,01	-1,35 <sup>±</sup> 1,85	-9,55 <sup>±</sup> 3,30	
	dd	-42,86 <sup>±</sup> 8,27	-1,80 <sup>±</sup> 5,93	-61,82 <sup>±</sup> 8,21	38,50 <sup>±</sup> 8,95	-32,30 <sup>±</sup> 10,71	
Długość kłosa	A	0,10 <sup>±</sup> 0,62	-1,90 <sup>±</sup> 0,46	2,00 <sup>±</sup> 0,60	-1,40 <sup>±</sup> 0,49	2,10 <sup>±</sup> 0,84	
	B	0,40 <sup>±</sup> 0,41	-0,90 <sup>±</sup> 0,40	1,80 <sup>±</sup> 0,31	1,30 <sup>±</sup> 0,44	0,80 <sup>±</sup> 0,37	
	C	-2,10 <sup>±</sup> 0,90	-4,40 <sup>±</sup> 0,75	-1,80 <sup>±</sup> 0,48	-0,50 <sup>±</sup> 0,92	-0,30 <sup>±</sup> 1,11	
	m	9,70 <sup>±</sup> 0,13	9,90 <sup>±</sup> 0,09	10,00 <sup>±</sup> 0,06	11,30 <sup>±</sup> 0,17	9,50 <sup>±</sup> 0,18	
	e	1,30 <sup>±</sup> 0,19	0,60 <sup>±</sup> 0,17	0,80 <sup>±</sup> 0,29	0,80 <sup>±</sup> 0,22	1,00 <sup>±</sup> 0,19	
	d	3,55 <sup>±</sup> 0,75	4,80 <sup>±</sup> 0,59	3,10 <sup>±</sup> 0,67	2,35 <sup>±</sup> 0,87	5,05 <sup>±</sup> 0,92	
	aa	2,60 <sup>±</sup> 0,65	1,60 <sup>±</sup> 0,49	2,00 <sup>±</sup> 0,63	0,40 <sup>±</sup> 0,82	3,20 <sup>±</sup> 0,81	
	ad	-0,15 <sup>±</sup> 0,34	-0,50 <sup>±</sup> 0,22	0,10 <sup>±</sup> 0,32	-1,35 <sup>±</sup> 0,28	0,65 <sup>±</sup> 0,45	
	dd	-3,10 <sup>±</sup> 1,17	1,20 <sup>±</sup> 1,01	-5,80 <sup>±</sup> 1,26	-0,30 <sup>±</sup> 1,27	-6,10 <sup>±</sup> 1,35	

## WYNIKI BADAŃ

**Wysokość roślin.** W tabeli 1 zestawiono wyniki testów skali Mathera i oszacowania efektów działania genów. Na ich podstawie stwierdzono występowanie epistatycznego działania genów. Efekty dominowania wielokrotnie przewyższały efekty addytywne. Spośród efektów epistatycznych największe wartości uzyskano dla epistazy typu dd. Efekty wynikające ze współdziałania homozygotycznych loci z heterozygotycznymi były niskie i nieistotne, z wyjątkiem mieszańców 5/2a x Z-52 i Z-7 x Z-52. Można przypuszczać, że u trzech mieszańców wystąpiła epistaza typu duplikatywnego.

**Długość kłosa.** Podobnie jak dla wysokości roślin stwierdzono występowanie interakcji nieallelicznej /tab. 1/. Efekty dominowania przewyższały efekty addytywne. Z czynników epistatycznych największy udział miała epistaza wynikająca ze współdziałania genów z loci homo- i heterozygotycznych. U mieszańców 5/2a x Z-52, 7/2a x Z-52 i Z-7 x Z-52 stwierdzono duplikatywne działanie genów.

**Grubość podstawy kłosa.** Pod względem grubości podstawy kłosa linie wsobne różniły się między sobą. Na podstawie parametrów A, B, C przyjęto istnienie addytywno-dominującego modelu działania genów u 4 mieszańców. Stąd też oszacowania uzyskane za pomocą 6-parametrowego modelu są dla tych kombinacji mieszańcowych obciążone błędem. U mieszańca 17/1/79 x Z-52 istotne były tylko efekty addytywne oraz współdziałanie genów addytywnych z dominującymi.

**Krzewistość roślin.** W tabeli 2 przedstawiono wyniki dotyczące krzewistości roślin. Stwierdzono, że efekty addytywne zbliżone były do efektów dominowania z wyjątkiem mieszańca Z-7 x Z-52, u którego efekty dominowania wielokrotnie przekroczyły efekty addytywne. Efekty typu ad były na ogół niskie i u trzech mieszańców nieistotne. Przy dziedziczeniu krzewistości efekty epistatyczne dd były znacznie ważniejsze od pozostałych efektów.

**Liczba ziarn z kłosa.** Podobnie jak w przypadku wysokości roślin, długości kłosa i krzewistości, główną rolę w dziedziczeniu tej cechy odegrały dominowanie i epistaza ty-

Testy skali Mathera i oszacowania efektów działania genów  
dla grubości podstawy kłosa i krzewistości roślin

Cecha	Efekt	Mieszaniec				
		5/2a x Z-52	DS-23 x Z-52	7/2a x Z-52	17/1/79 x Z-52	Z-7 x Z-52
Grubość podstawy kłosa	A	0,08 <sup>±</sup> 0,08	-0,05 <sup>±</sup> 0,07	0,03 <sup>±</sup> 0,07	-0,20 <sup>±</sup> 0,09	-0,01 <sup>±</sup> 0,09
	B	-0,03 <sup>±</sup> 0,06	-0,07 <sup>±</sup> 0,06	0,11 <sup>±</sup> 0,06	0,06 <sup>±</sup> 0,06	-0,04 <sup>±</sup> 0,05
	C	-0,11 <sup>±</sup> 0,12	0,10 <sup>±</sup> 0,13	0,14 <sup>±</sup> 0,09	-0,02 <sup>±</sup> 0,11	-0,07 <sup>±</sup> 0,16
	m	1,27 <sup>±</sup> 0,02	1,34 <sup>±</sup> 0,02	1,35 <sup>±</sup> 0,01	1,27 <sup>±</sup> 0,02	1,23 <sup>±</sup> 0,03
	a	0,10 <sup>±</sup> 0,03	-0,05 <sup>±</sup> 0,03	0,02 <sup>±</sup> 0,04	-0,14 <sup>±</sup> 0,04	-0,05 <sup>±</sup> 0,03
	d	0,13 <sup>±</sup> 0,11	-0,01 <sup>±</sup> 0,11	-0,03 <sup>±</sup> 0,09	-0,09 <sup>±</sup> 0,11	0,11 <sup>±</sup> 0,15
	aa	0,16 <sup>±</sup> 0,10	-0,22 <sup>±</sup> 0,10	0,00 <sup>±</sup> 0,09	-0,12 <sup>±</sup> 0,11	0,02 <sup>±</sup> 0,14
	ad	0,06 <sup>±</sup> 0,04	0,01 <sup>±</sup> 0,04	-0,04 <sup>±</sup> 0,04	-0,13 <sup>±</sup> 0,05	0,12 <sup>±</sup> 0,05
	dd	-0,21 <sup>±</sup> 0,16	0,34 <sup>±</sup> 0,17	-0,14 <sup>±</sup> 0,17	0,26 <sup>±</sup> 0,20	0,03 <sup>±</sup> 0,19
Krzewistość	A	-5,40 <sup>±</sup> 2,59	0,80 <sup>±</sup> 1,41	-12,00 <sup>±</sup> 2,37	-5,70 <sup>±</sup> 1,37	9,60 <sup>±</sup> 2,97
	B	-0,80 <sup>±</sup> 1,47	-3,00 <sup>±</sup> 1,58	1,60 <sup>±</sup> 1,82	-4,80 <sup>±</sup> 1,68	1,50 <sup>±</sup> 1,61
	C	-17,80 <sup>±</sup> 3,34	3,40 <sup>±</sup> 2,83	-11,60 <sup>±</sup> 3,09	-5,30 <sup>±</sup> 3,12	-1,10 <sup>±</sup> 4,15
	m	9,10 <sup>±</sup> 0,38	13,20 <sup>±</sup> 0,42	13,00 <sup>±</sup> 0,25	11,20 <sup>±</sup> 0,57	12,40 <sup>±</sup> 0,73
	a	2,40 <sup>±</sup> 0,56	1,20 <sup>±</sup> 0,56	-2,60 <sup>±</sup> 0,81	-2,00 <sup>±</sup> 0,65	3,77 <sup>±</sup> 0,90
	d	6,90 <sup>±</sup> 2,41	-1,90 <sup>±</sup> 2,33	2,20 <sup>±</sup> 2,40	0,55 <sup>±</sup> 2,83	15,69 <sup>±</sup> 3,73
	aa	11,60 <sup>±</sup> 1,90	-5,60 <sup>±</sup> 2,03	1,20 <sup>±</sup> 1,91	-5,20 <sup>±</sup> 2,62	12,04 <sup>±</sup> 3,41
	ad	-2,30 <sup>±</sup> 1,38	1,90 <sup>±</sup> 0,80	-6,80 <sup>±</sup> 1,30	-0,45 <sup>±</sup> 0,89	4,05 <sup>±</sup> 1,64
	dd	-5,40 <sup>±</sup> 4,03	7,80 <sup>±</sup> 3,62	9,20 <sup>±</sup> 4,47	15,70 <sup>±</sup> 4,06	-23,14 <sup>±</sup> 5,49

Testy skalni Mathera i oszacowania efektów działania genów  
dla liczby ziarn z kłosa i masy 1000 ziarn

Cecha	Efekt	Mieszaniec				
		5/2a x Z-52	DA-23 x Z-52	7/2a x Z-52	17/1/79 x Z-52	Z-7 x Z-52
Liczba ziarn z kłosa	A	12,50 <sup>±</sup> 5,81	1,40 <sup>±</sup> 4,35	20,70 <sup>±</sup> 6,85	23,90 <sup>±</sup> 2,63	1,60 <sup>±</sup> 5,83
	B	5,30 <sup>±</sup> 3,03	-7,60 <sup>±</sup> 2,95	6,50 <sup>±</sup> 3,07	3,70 <sup>±</sup> 2,80	3,30 <sup>±</sup> 3,63
	C	11,60 <sup>±</sup> 8,49	-43,40 <sup>±</sup> 6,11	18,40 <sup>±</sup> 6,76	18,20 <sup>±</sup> 8,53	-14,90 <sup>±</sup> 7,82
	m	66,60 <sup>±</sup> 1,44	56,20 <sup>±</sup> 0,68	64,20 <sup>±</sup> 0,68	59,90 <sup>±</sup> 1,91	60,60 <sup>±</sup> 1,24
	a	4,90 <sup>±</sup> 1,42	0,40 <sup>±</sup> 1,17	-1,00 <sup>±</sup> 2,48	-6,50 <sup>±</sup> 1,30	1,10 <sup>±</sup> 1,25
	d	15,20 <sup>±</sup> 7,15	63,70 <sup>±</sup> 4,50	27,40 <sup>±</sup> 6,45	37,50 <sup>±</sup> 8,45	28,75 <sup>±</sup> 6,32
	aa	6,20 <sup>±</sup> 6,43	37,20 <sup>±</sup> 3,57	8,80 <sup>±</sup> 5,66	9,40 <sup>±</sup> 8,30	19,80 <sup>±</sup> 5,55
	ad	-6,20 <sup>±</sup> 3,13	4,50 <sup>±</sup> 2,23	7,10 <sup>±</sup> 3,54	10,10 <sup>±</sup> 1,75	-0,85 <sup>±</sup> 3,12
	dd	-2,39 <sup>±</sup> 10,21	-3,10 <sup>±</sup> 7,69	-36,00 <sup>±</sup> 11,99	-37,00 <sup>±</sup> 9,98	-24,70 <sup>±</sup> 9,28
Masa 1000 ziarn	A	1,90 <sup>±</sup> 3,27	12,30 <sup>±</sup> 2,36	16,50 <sup>±</sup> 2,92	6,80 <sup>±</sup> 2,65	-4,00 <sup>±</sup> 3,40
	B	5,40 <sup>±</sup> 2,46	8,30 <sup>±</sup> 2,89	22,30 <sup>±</sup> 2,64	6,40 <sup>±</sup> 2,18	0,40 <sup>±</sup> 2,08
	C	-11,70 <sup>±</sup> 5,07	8,80 <sup>±</sup> 5,60	16,40 <sup>±</sup> 4,09	17,00 <sup>±</sup> 4,79	14,20 <sup>±</sup> 5,83
	m	24,80 <sup>±</sup> 0,77	24,80 <sup>±</sup> 0,94	22,50 <sup>±</sup> 0,54	27,10 <sup>±</sup> 1,00	32,20 <sup>±</sup> 1,14
	a	6,70 <sup>±</sup> 1,19	-0,10 <sup>±</sup> 1,09	-6,20 <sup>±</sup> 1,47	0,10 <sup>±</sup> 1,32	0,10 <sup>±</sup> 1,16
	d	25,15 <sup>±</sup> 4,38	28,80 <sup>±</sup> 4,82	33,40 <sup>±</sup> 4,04	9,70 <sup>±</sup> 4,97	2,50 <sup>±</sup> 5,42
	aa	19,00 <sup>±</sup> 3,89	11,80 <sup>±</sup> 4,35	22,40 <sup>±</sup> 3,65	-3,80 <sup>±</sup> 4,79	-17,80 <sup>±</sup> 5,11
	ad	-1,75 <sup>±</sup> 1,70	2,00 <sup>±</sup> 1,22	-2,90 <sup>±</sup> 1,60	0,20 <sup>±</sup> 1,54	-2,20 <sup>±</sup> 1,81
	dd	-26,30 <sup>±</sup> 6,95	32,40 <sup>±</sup> 7,09	-61,20 <sup>±</sup> 7,16	-9,40 <sup>±</sup> 7,14	21,40 <sup>±</sup> 7,46

pu dd /tab. 3/. Duplikatywny typ działania genów wystąpił u trzech mieszańców 7/2a x Z-52, 17/1/79 x Z-52, Z-7 x Z-51.

M a s a 1 0 0 0 z i a r n . W dziedziczeniu masy 1000 ziarn efekty dominującego działania genów były wielokrotnie większe od efektów addytywnych. Spośród efektów epistatycznych najwyższe były współdziałania między heterozygotycznymi loci. Istotny efekt dominowania i ujemna wartość interakcji genetycznej wynikającej ze współdziałania heterozygotycznych loci u mieszańców 5/2a x Z-52, DS-23 x Z-52, 7/2a x Z-52 wskazywały na duplikatywny typ epistazy /tab. 3/.

### DYSKUSJA WYNIKÓW

Informacje o sposobach działania genów u żyta są skąpe i niekiedy sprzeczne. W badaniach Ruebenbauera i in. [9] oraz Patyny i Grochowskiego [8] stwierdzono, że wysokość roślin i długość kłosa były warunkowane głównie genami addytywnymi, natomiast przy dziedziczeniu liczby ziarn z kłosa i masy 1000 ziarn przeważały nie-addytywne formy działania genów. Wyniki uzyskane w tej pracy, jak również w poprzednich badaniach, świadczą o tym, że badane cechy użytkowe były determinowane przede wszystkim efektami dominującymi i epistatycznymi typu dd i aa [6]. Analizy genetyczne przeprowadzone przez Geigera i Morgensterna [4] dostarczyły natomiast danych o przewadze addytywnej wariancji nad pozostałymi komponentami wariancji genetycznej cech użytkowych żyta, w tym również plonu ziarna. Ta różnorodność uzyskanych wyników może być spowodowana specyfiką użytych materiałów badawczych, metod statystyczno-genetycznych oraz interakcją genotyp x środowisko. Wydaje się, że dla uzyskania pełniejszego wglądu w strukturę genetyczną populacji mieszańcowych żyta konieczne jest przeprowadzenie dalszych badań nad sposobami działania genów kontrolujących ważne cechy użytkowe.

### LITERATURA

1. Anderson V.L., Kempthorne O.: A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics*, 39, 883-898, 1954.
2. Eberhart S.A., Gardner C.D.: A general model for genetic effects. *Biometrics*, 22, 864-881, 1966.

3. Gamble E.E.: Gene effects in corn /*Zea mays* L./ P. I. Separation and relative importance of gene effects for yield. Can. J. Plant. Sci., 42, 339-348, 1962.
4. Geiger H.H., Morgenstern K.: Stand der Hybridzüchtung bei Roggen. Getreide, Mehl u. Brot, 33, 225-231, 1979.
5. Hayman B.I.: The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. Heredity, 12, 371-390, 1958.
6. Kaczmarek J.: Heterosis structure in rye populations /*Secale cereale* L./. Gen. Pol. 26, 243-253, 1985.
7. Mather K., Jinks J.L.: Biometrical Genetics. London 1971.
8. Patyna H., Grochowski L.: Inheritance of selected quantitative traits in rye /*Secale cereale* L./. Gen. Pol. 19, 487-493, 1978.
9. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Łoś T.: Genes controlling quantitative traits in rye /*Secale cereale* L./. Gen. Pol. 22, 397-410, 1981.

S. Jedyński, J. Kaczmarek

#### EFFECT OF EPISTATIC ACTION OF GENES IN RYE

#### S u m m a r y

Genetic analysis in statistics of the first degree was performed using the 6-parameter model of Hayman. The following traits were estimated: plant height, ear length, thermal internode thickness, tillering, weight of grains per ear and 1000 grain weight. A principal role in inheritance of the traits under study, except for terminal internode thickness, played effects of dominant action of genes being, as a rule, several times stronger than additive effects. The highest values among epistatic effects were obtained for interaction of the dd and aa type. Duplicative epistasis was found in some hybrids.

С. Едыньски, Я. Качмарек

ЭФФЕКТЫ ЭПИСТАТИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ У РЖИ

Р е з ю м е

Был проведен генетический анализ на статистиках первой степени с использованием 6-параметровой модели Геймана. Оценка охватывала также признаки, как высота растения, длина колоса, кустистость, число зерен в колосе и вес 1000 зерен. Основную роль в наследовании указанных признаков, за исключением толщины основания колоса, играли эффекты доминантного действия генов превышавшие несколько раз аддитивные эффекты. Среди эпистатических эффектов наивысшие значения были получены для взаимодействия типа dd и aa. У некоторых гибридов установлен дубликативный эпистаз.