Obliczanie parametrów genetycznych dla ukorzeniania się zrzesów i wysokości jednorocznych mieszańców topoli

*The estimation of genetic parameters for rooting ability of cuttings and
one-year height of poplar hybrids*

R. SIWECKI i M. GIERTYCH

Hodowla ulepszonych odmian topoli polega na selekcji osobników charakteryzujących się pożądanymi cechami, krzyżowaniu tych osobników między sobą i ponownym selekcjonowaniu wśród otrzymanego potomstwa. Selekcja jest zwykle przeprowadzana na podstawie cech fenotypowych, które kształtują się pod wpływem genotypu i środowiska. Dla usprawnienia hodowli warto poznać, w jakim stopniu pożądane cechy kształtowane są pod wpływem genotypu i w zależności od tego kłaść nacisk w selekcji na te cechy, które rokuja nadzieję dużego polepszenia z każdym pokoleniem hodowlanym. Obliczenie takie jest możliwe na podstawie odpowiednio założonego doświadczenia porównującego wszystkie potomstwa pewnej liczby ojców i matek.

Jeden z nas (R. S.), przygotowując materiał do badań nad dziedziczeniem się cech odpornościowych na choroby mieszańców topolowych, rozmnażał wegetatywnie po 6 drzew z czterech rodów topolowych, które są potomstwem 2 matek i 2 ojców. Dzięki losowemu ułożeniu tego materiału w szkółce oraz uwzględnieniu trzech powtórzeń, już w pierwszym roku można było obliczyć stopień dziedziczenia się dwóch cech, a mianowicie zdolności ukorzeniania się zrzesów i wysokości jednorocznych sadzonek. Praca niniejsza ma na celu pokazanie na przykładzie tego materiału, kolejnych etapów obliczeń prowadzących do ustalenia, w jakim stopniu pomierzone cechy dziedziczą się, jaki to dziedziczenie ma charakter oraz jakiego polepszenia jakościowego tych cech należy się spodziewać w rezultacie hodowli. Przyjęta metoda statystyczna jest matematykom dobrze znana, ale w zastosowaniu do dziedziczenia się cech ilościowych u drzew pojawia się w literaturze światowej od niedawna i dlatego też na przykładzie naszego materiału warto ją szczegółowo opisać dla czytelnika polskiego.

MATERIAŁ I METODYKA

Badania wykonano w 1964 r. na terenie szkółek doświadczalnych Zakładu Dendrologii i Arboretum PAN w Kórniku.

W doświadczeniu użyto zrzesów topolowych pozyskanych z 4 drzew rodzicielskich, które oznaczono kolejno: M_1 , M_2 , O_1 , O_2 .

<i>Populus pyramidalis</i> Roz.	— matka ₁ (M_1)
<i>P. maximowiczii</i> Henry	— matka ₂ (M_2)
<i>P. laurifolia</i> Ledeb.	— ojciec ₁ (O_1)
<i>P. nigra</i> L.	— ojciec ₂ (O_2)

oraz z 4 rodów wyhodowanych z krzyżówek wykonanych w r. 1954 i oznaczonych według metody przyjętej w Kórniku (Białobok 1958; Pohl 1962; Stecki 1963).

PK 136 <i>P. pyramidalis</i> (M_1) × <i>P. laurifolia</i> (O_1)
PK 137 <i>P. pyramidalis</i> (M_1) × <i>P. nigra</i> (O_2)
PK 127 <i>P. maximowiczii</i> (M_2) × <i>P. laurifolia</i> (O_1)
PK 124 <i>P. maximowiczii</i> (M_2) × <i>P. nigra</i> (O_2)

Każda krzyżówka PK w doświadczeniu była reprezentowana przez zrzesy pochodzące z 6 drzew, wybranych losowo po dwa z grup drzew najwyższych — A, średnich — B, i najniższych — C (Pohl 1962, dla PK 126).

Tabela 1 — Table 1

Procent ukorzenia się zrzesów z drzew rodzicielskich i średnia wysokości jednorocznych sadzonek

Percentage of rooted cuttings from parental trees and their mean heights after one year

	% ukorzenia powtórzenia Rooting % replicates			Średnia Mean	Średnia wysokość powtórzenia Mean height replicates			Średnia Mean
	1	2	3		1	2	3	
M_1 <i>P. pyramidalis</i>	61	60	30	50	1,05	0,97	1,12	1,05
M_2 <i>P. maximowiczii</i>	51	9	48	39	1,73	0,57	1,55	1,28
O_1 <i>P. laurifolia</i>	11	30	22	21	0,94	0,96	1,01	0,97
O_2 <i>P. nigra</i>	0	0	0	0	—	—	—	—

Drzewa rodzicielskie *P. pyramidalis* (M_1) i *P. maximowiczii* (M_2) rosną w Arboretum. *P. laurifolia* (O_1), której użyto jako zapylacza do krzyżówek PK 136 i PK 127 znajdowała się w Arboretum do 1959 r. (Pohl 1964). W naszym doświadczeniu zastąpiono ją materiałem roślinnym po-

Tabela 2 — Table 2

Procent ukorzenienia się zrzęzów i średnia wysokość jednorocznych sadzonek
Percentage of rooted cuttings and their mean heights after one year

		% ukorzenienia powtórzenia Rooting % replicates			Ilość ukorzenionych zrzęzów powtórzenia No. of rooted cuttings replicates			Średnia wysokość 1-rocznych sadzonek w m powtórzenia Mean height of 1-year old cuttings replicates		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
PK 136										
$M_1 \times O_1$										
Drzewo Tree	1	60	54	70	39	59	50	0,98	1,17	1,11
"	2	45	48	45	30	31	26	1,24	1,19	1,45
"	3	62	44	56	45	28	44	1,08	0,97	1,16
"	4	75	41	63	33	21	22	0,98	1,17	1,41
"	5	45	33	50	19	13	14	0,85	0,88	0,96
"	6	33	45	55	14	14	21	0,81	1,19	1,01
Średnia Mean		51,3						1,09		
PK 137										
$M_1 \times O_2$										
Drzewo Tree	1	8	33	38	9	28	37	0,90	1,11	1,27
"	2	43	4	6	36	3	5	0,97	1,33	0,94
"	3	20	35	28	10	23	15	1,26	1,23	1,25
"	4	5	19	30	2	6	10	1,15	1,27	1,54
"	5	10	18	13	4	6	4	0,65	0,67	0,52
"	6	40	16	21	23	6	9	1,33	1,53	1,27
Średnia Mean		21,5						1,12		
PK 127										
$M_2 \times O_1$										
Drzewo Tree	1	33	27	29	31	26	28	1,18	1,20	1,25
"	2	40	29	14	31	32	14	0,86	1,32	1,04
"	3	25	15	19	29	9	14	0,58	0,78	1,24
"	4	41	25	22	29	17	14	0,57	0,71	0,55
"	5	50	35	33	18	16	15	1,25	1,34	1,18
"	6	32	30	21	9	8	6	0,57	0,76	0,70
Średnia Mean		29,4						0,95		
PK 124										
$M_2 \times O_2$										
Drzewo Tree	1	18	16	3	10	7	1	0,93	1,07	0,70
"	2	17	2	0	7	1	0	1,10	0,90	—
"	3	6	6	4	5	3	2	0,50	0,77	1,00
"	4	4	2	0	2	1	0	0,65	0,80	—
"	5	4	0	5	3	0	2	0,70	—	0,40
"	6	5	9	3	8	6	2	0,62	0,47	0,45
Średnia Mean		5,8						0,74		

zyskany z drzewa rosnącego obecnie w Arboretum na sekcji VII, które jest wegetatywnym potomkiem tej topoli. *P. nigra* (O₂) rośnie w dolinie rzeki Warty w odległości ok. 10 km od Kórniku.

Rody PK 136, PK 137 i PK 127 rosną na terenie Gospodarstwa Doświadczalnego w Dzieńmierowie, a PK 124 na polu selekcyjnym D VIII-2 w Kórniku.

W styczniu 1964 r. z drzew wziętych do doświadczenia (4 drzewa rodzicielskie i po 6 z każdego rodu) pozyskano jednoroczne pędy z wierzchołkowych części korony. W sposób ogólnie przyjęty cięto je na zrzezy długości 20 cm i średnicy w granicach od 7 do 15 mm. Zrzezy przechowywano w dołowniku obsypując je piaskiem i warstwą liści. Teren przeznaczony pod doświadczenie zaorano na zimę, a przed sadzeniem stosowano włókę i bronę oraz nawieziono nawozami mineralnymi (NPK) zabezpieczając przed pędrakami i drutowcami środkiem owadobójczym „Owadzik“.

Zrzezy sadzono w dniach od 22 do 24.IV.1964 r. w więźbie 50 × 10 cm, tak aby górna płaszczyzna cięcia znajdowała się na równi z powierzchnią gleby.

Każdy klon był reprezentowany przez różne ilości zrzesów posadzonych na 3 poletkach (powtórzeniach) rozrzuconych losowo na terenie doświadczenia. Posadzono 5151 szt. zrzesów na 290 m².

W czasie dłuższych okresów suszy całą powierzchnię doświadczenia podlewano.

Po skończonym okresie wegetacyjnym w dniu 17.IX.1964 r. dokonano pomiaru wysokości wszystkich jednorocznych ukorzenionych sadzonek z dokładnością do 10 cm. Topole te zostaną wykorzystane do badań nad dziedziczeniem się odporności na choroby.

Wyniki przedstawione są w tabelach 1 i 2.

METODA OBLICZENIA PARAMETRÓW GENETYCZNYCH

Z otrzymanych rezultatów wyprowadzić można niektóre genetyczne parametry. W szczególności można wyliczyć odziedziczalność (heritability) zdolności ukorzeniania się i wzrostu jednorocznych sadzonek topolowych, co należałoby wykorzystać w dalszych pracach hodowlanych. Dziedziczenie się cech ilościowych jest najczęściej uwarunkowane większą ilością genów, których wpływ należy oddzielić od wpływu czynników środowiskowych. Odziedziczalność (h^2) definiuje się jako wariancję genetyczną w stosunku do wariancji ogólnej. Jej obliczenie wymaga przeprowadzenia analizy wariancyjnej oraz wydzielenia komponentów wariancji.

Odziedziczalność (h^2) oblicza się z następujących zależności (Bingham et al. 1960).

$$h^2 \text{ sensu lato} = \frac{\text{wariancja genetyczna}}{\text{wariancja ogólna}}$$

$$h^2 \text{ sensu stricto} = \frac{\text{wariancja efektów kumulatywnych}}{\text{wariancja ogólna}}$$

Odziedziczalność sensu stricto oparta jest wyłącznie na wariancji genetycznej genów o efektach sumujących się (kumulatywnych — additive genes). Geny uzależnione od dominancji (lub epistazji) są mniej podatne na presję selekcji (selection pressure). W pracach hodowlanych, poprzez selekcję nie eliminuje się recesywnych genów niepożądanych znajdujących się w heterozygotcie, podczas gdy niepożądane geny kumulatywne są eliminowane, co daje z każdym pokoleniem pewien zysk genetyczny (genetic gain). Zysk genetyczny z pokolenia na pokolenie oblicza się jako iloczyn wartości h^2_{ss} i ostrości selekcji (selection differential) w jednostkach odchylenia standardowego (σ) od średniej dla populacji

$$\text{zysk genetyczny} = h^2_{ss} \frac{\bar{x} - x}{\sigma}$$

A zatem przy pomocy wartości h^2_{ss} obliczyć możemy przewidywany stopień polepszenia hodowanego materiału z pokolenia na pokolenie (Bingham et al. 1960).

Porównanie odziedziczalności sensu lato i sensu stricto daje nam ponadto informacje o stosunkowym wpływie na daną cechę genów kumulatywnych i genów uzależnionych od dominancji. Wariancja interakcji wpływu ojcowskiego i matecznego na daną cechę jest miarą udziału genów niekumulatywnych. Łatwo to można stwierdzić na przykładzie jednej pary alleli (tabela 3). Możliwe są trzy genotypy ojcowskie i trzy genotypy mateczne, czyli dziewięć różnych rodów. Średnia wartość cechy dla rodu, na którą mają wpływ geny A i a, będzie inna w przypadku, gdy A dominuje a, niż w przypadku, gdy A i a działają kumulatywnie. Interakcja będzie zerowa, gdy efekty genów A i a się sumują, ponieważ różnice między wpływem ojców na potomstwo będą niezależne od genotypu matek i różnice między wpływem matek na potomstwo będą niezależne od genotypu ojców (zawsze = 1/2 (A — a)). Gdy A dominuje a, a genotyp matki jest AA, nie ma wpływu genotypu ojców na fenotyp potomstwa, a gdy genotyp matki jest aa, wpływ genotypu ojca na fenotyp jest decydujący. Tak też wariancja interakcji między rodzicami jest miarą udziału genów niekumulatywnych w kontrolowaniu danej cechy ilościowej.

Tabela 3 — Table 3

Możliwy skład genotypowy rodów kontrolowany jedną parą alleli

Possible genotypic constitution of progenies as a result of one pair of alleles

		Ojcowie — Fathers		
		AA	Aa	aa
Matki	AA	AA	1/2 AA, 1/2 Aa	Aa
	Aa	1/2 AA, 1/2 Aa	1/4 AA, 1/2 Aa, 1/4 aa	1/2 Aa, 1/2 aa
Mothers	aa	Aa	1/2 Aa, 1/2 aa	aa

W wypadku gdy ojcowie i matki nie są przedstawicielami tej samej populacji, warto jest również obliczyć odziedziczalność osobno dla ojców i osobno dla matek. Jeżeli ilość drzew rodzicielskich jest niewielka, uzyskane wartości odziedziczalności odnoszą się do tych konkretnie rodziców, a nie do populacji, z których pochodzą i dlatego też obliczony z nich zysk genetyczny ma ograniczone zastosowanie.

ANALIZA STATYSTYCZNA

W tabeli 2 podany jest procent zrzesów ukorzenionych, ich ilość w liczbach absolutnych oraz średnia wysokość jednorocznych sadzonek dla 6 drzew z każdego rodu i 3 powtórzeń z każdego drzewa. Liczby te poddano analizie statystycznej, którą ograniczono do czterech rodów nie uwzględniając w niej rezultatów ukorzeniania zrzesów z drzew rodzicielskich, które jako drzewa stare dostarczyły materiału innej jakości fizjologicznej.

Zdolność ukorzeniania się zrzesów. Ukorzenianie się zrzesów w wartościach procentowych stanowi grupę liczb o rozkładzie raczej dwumianowym niż normalnym, dlatego też konieczne było przekształcenie kątowe ($\Theta = \sin^{-1} \sqrt{\text{procent}}$ — według tablic Snedecora 1956) przed dokonaniem analizy wariancyjnej. Rozbicie stopni swobody, sumy kwadratów, średnie kwadraty oraz wartości F podane są w tabeli 4. Wartości F statystycznie znaczące przy 5% współczynnika ufności oznaczone są jedną gwiazdką, a przy 1% współczynnika ufności dwiema gwiazdkami. Z wyników tej analizy widać, że głównym składnikiem zmienności ogólnej są różnice między rodami, a w szczególności zaznacza się wpływ ojców i wpływ matek. Interakcji między rodzicami nie ma.

Otrzymane wartości średnich kwadratów (4 kolumna tabeli 4) rozbić można na komponenty wariancji według rozkładu podanego w tabeli 5. Przez proces odejmowania i dzielenia otrzymujemy wartości komponentów wariancji, przy pomocy których obliczyć można odziedziczalność,

Tabela 4 — Table 4

Tabela analizy wariancyjnej dla zdolności ukorzeniania się zrzeczów

Analysis of variance table for rooting ability

Zmienność Variation	Stopnie swobody Degrees of freedom	Suma kwadratów Sum of squares	Średni kwadrat Mean square	F
Ogółem Total	71	14473,34		
Zmiennych Treatments	23	11803,32	513,19	9,7
Rody Progenies	3	10600,40	3534,66	66,6 **
Matki (M) Mothers	1	3558,87	3558,87	67,0 **
Ojcowie (O) Fathers	1	7036,93	7036,93	132,6 **
M × O	1	4,60	4,60	—
Drzewa (D) Trees	5	346,60	69,32	1,3
Drzewa × Rody Trees × Progenies	15	856,32	57,09	1,1
D × M	5	283,12	56,62	1,1
D × O	5	389,12	77,82	1,5
D × M × O	5	184,08	36,82	—
Powtórzenia (P) Replicates	2	228,12	114,06	2,1
Resztkowa Residual	46	2441,90	53,08	

Odziedziczalność sensu lato otrzymamy z następującego wzoru:

$$h_{sl}^2 = \frac{V_O + V_M + V_{MO}}{V_O + V_M + V_{MO} + \frac{V_D + V_{DM} + V_{DO} + V_{DMO}}{d} + \frac{V_P}{p} + \frac{V_E}{pd}}$$

co w naszym wypadku wynosi: $h_{sl}^2 = 0,98$.

Odziedziczalność sensu stricto otrzymujemy ze wzoru:

$$h_{ss}^2 = \frac{V_O + V_M}{V_O + V_M + V_{MO} + \frac{V_D + V_{DM} + V_{DO} + V_{DMO}}{d} + \frac{V_P}{p} + \frac{V_E}{pd}} = 0,98$$

Ponieważ komponent wariancji dla interakcji między rodzicami jest zerowy, te dwie wartości nie różnią się. Oznacza to, że cała zmienność

genetyczna zdolności ukorzeniania się jest kontrolowana genami kumulatywnymi.

Ojcowie i matki nie pochodzą z tej samej populacji, warto więc rozpatrzyć odziedziczalność osobno dla ojców i osobno dla matek. Wartości te otrzymujemy z poniższych wzorów (Stern 1964):

$$h_M^2 = \frac{V_M}{V_M + \frac{V_{MO}}{o} + \frac{V_{DM}}{d} + \frac{V_{DMO}}{do} + \frac{V_E}{pdo}} = 0,98,$$

$$h_O^2 = \frac{V_O}{V_O + \frac{V_{MO}}{m} + \frac{V_{DO}}{d} + \frac{V_{DMO}}{dm} + \frac{V_E}{pdm}} = 0,99.$$

Jak widać z rezultatów zdolność ukorzeniania się zrzesów mieszańców topoli jest w równym stopniu zależna od genów dziedziczonych od matki jak i od ojca.

Tabela 5 — Table 5

Komponenty wariancji zdolności ukorzeniania się

p = ilość powtórzeń (3), d = ilość drzew (6), o = ilość ojców (2), m = ilość matek (2)

Components of variance for rooting ability

p = no. of replicates (3), d = no. of trees (6), o = no. of fathers (2), m = no. of mothers (2)

Źródło zmienności Source of variation	Średni kwadrat Mean square	Oczekiwany średni kwadrat Expected mean square	Komponent wariancji Component of variance
Matki Mothers	3558,87	$V_E + pV_{DMO} + poV_{DM} + pdV_{MO} + pdoV_M$	$V_M = 97,28$
Ojcowie Fathers	7036,93	$V_E + pV_{DMO} + pmV_{DO} + pdV_{MO} + pdmV_O$	$V_O = 193,31$
M × O	4,60	$V_E + pV_{DMO} + pdV_{MO}$	$V_{MO} = 0$
Drzewa Trees	69,32	$V_E + pV_{DMO} + pmV_{DO} + poV_{DM} + pmoV_D$	$V_D = 0$
D × M	56,62	$V_E + pV_{DMO} + poV_{DM}$	$V_{DM} = 0,59$
D × O	77,82	$V_E + pV_{DMO} + pmV_{DO}$	$V_{DO} = 4,12$
D × M × O	36,82	$V_E + pV_{DMO}$	$V_{DMO} = 0$
Powtórzenia Replicates	114,06	$V_E + modV_P$	$V_P = 2,54$
Resztkowa Residual	53,08	V_E	$V_E = 53,08$

Odziedziczalność równa jedności oznacza, że zysk genetyczny z pokolenia na pokolenie w rezultacie selekcji na zdolność ukorzeniania się zrzesów równa się ostrości kryteriów selekcji:

$$\text{zysk genetyczny} = h_{ss}^2 \frac{\bar{x} - \bar{\bar{x}}}{\sigma},$$

innymi słowy w badanym materiale różnica w zdolności ukorzeniania się sadzonek między rodzicami a średnią dla populacji w całości zostanie przekazana następnemu pokoleniu.

Wysokość jednorocznych sadzonek. Jak widać z rezultatów ukorzeniania (tabela 2), brak jest zupełnie sadzonek w trzech pozycjach (w PK 124). Dla umożliwienia analizy wariancyjnej wysokości trzeba było podstawić liczby szacunkowe w oparciu o wartości średnie dla innych powtórzeń tej samej zmiennej. Wstawka ta pociągnęła za sobą obowiązek obniżenia ilości stopni swobody dla resztowej o 3 (Snedecor 1956). Różna ilość drzewek w każdej zmiennej powoduje, że na podstawie indywidualnych wysokości można obliczyć sumę kwadratów tylko ogólną i dla zmiennych, ale nie dla poszczególnych składników tabel interakcji. Tak też na podstawie wysokości wyjściowych jednorocznych ukorzenionych sadzonek obliczono średni kwadrat dla resztowej (tabela 6). Resztę obliczeń oparto na średnich wysokościach dla każdej zmiennej. Średnie kwadraty tak otrzymane przyrównać można (Snedecor 1956) do średniego kwadratu dla resztkowej opartego na wysokościach indywidualnych po podzieleniu go (0,1396) przez średnią harmoniczną ilości drzew w każdej zmiennej, która w naszym przykładzie wynosi 5,065 (tabela 7).

Tabela 6 — Table 6

Tabela analizy wariancyjnej dla wysokości indywidualnych
Analysis of variance for individual heights

Zmienność Variation	Stopnie swobody Degrees of freedom	Suma kwadratów Sum of squares	Średni kwadrat Mean square
Ogólna Total	1167	218,40	
Zmiennych Treatments	71	65,77	
Resztkowa Residual	1096—3 = 1093	152,63	0,1396

Rezultaty tej analizy wariancyjnej wykazują, że na zmienność wysokości rocznych sadzonek składa się wpływ rodziców, różnice między poszczególnymi drzewami w rodzie, interakcja między poszczególnymi

Tabela 7 — Table 7

Tabela analizy wariancyjnej wysokości jednorocznych sadzonek
 Analysis of variance table for height of one-year old rooted cuttings

Zmienność Variation	Stopnie swobody Degrees of freedom	Suma kwadratów Sum of squares	Średni kwadrat Mean square	F
Zmiennych Treatments	71	5,9217		
Rody Progenies	3	1,5643	0,5214	18,91 **
Matki (M) Mothers	1	1,1909	1,1909	43,19 **
Ojcowie (O) Fathers	1	0,1283	0,1283	4,65 *
M × O	1	0,2451	0,2451	8,89 **
Drzewa (D) Trees (D)	5	0,6931	0,1386	5,03 **
Rody × D Progenies × D	15	2,4405	0,1627	5,90 **
D × M	5	1,4067	0,2813	10,20
D × O	5	0,7790	0,1558	5,65 **
D × M × O	5	0,2548	0,0510	1,85
Powtórzenia (P) Replicates (P)	2	0,1895	0,0948	3,44 *
Rody × P Progenies × P	6	0,1126	0,0188	—
P × M	2	0,0172	0,0086	—
P × O	2	0,0629	0,0314	1,14
P × M × O	2	0,0325	0,0162	—
P × D	10	0,2735	0,0274	—
P × D × Rody	30	0,6482	0,0216	—
P × D × M	10	0,3450	0,0345	1,25
P × D × O	10	0,0628	0,0063	—
P × D × M × O	10	0,2404	0,0240	—
Resztkowa Residual	1093	$\frac{0,1396}{5,065} = 0,0276$		

drzewami a rodzicami oraz różnice między powtórzeniami. Wpływ matek jest o wiele większy od wpływu ojców. Interakcja między matkami a ojcami jest duża, co powoduje maskowanie wpływu ojców. Różnice między powtórzeniami świadczą, że siedliska były nieco różne. Interakcja między drzewami a rodami biologicznie nie ma większego znaczenia. Oznacza ona jedynie, że numeracja kolejna poszczególnych drzew (od 1 do 6) nie ułożyła się jednakowo w każdym rodzie podług wzrostu. Znaczące różnice między drzewami świadczą o tym, że dobór drzew z trzech

klas wysokości (A, B i C) miał pewien wpływ na wysokość potomstwa wegetatywnego. Bliżej różnice te można rozpatrzyć testem Duncana (Duncan 1955) korzystając ze wzoru:

$$D = Q S\bar{x},$$

gdzie D oznacza najmniejszą różnicę udowodnioną między średnimi przy 5% współczynniku ufności, Q wartość stałą otrzymaną z tablic dla ilości porównywanych zmiennych i stopni swobody dla resztowej oraz:

$$S\bar{x} = \frac{\text{średni kwadrat dla resztowej}}{\text{ilość powtórzeń w każdej z porównywanych zmiennych}}$$

Przy pomocy tego testu stwierdzono, że sumując wszystkierody, grupa A daje statystycznie znacząco wyższe potomstwo wegetatywne niż grupa B, która z kolei daje wyższe potomstwo niż grupa C. Rozpatrując te różnice dla poszczególnych rodów ten sam rezultat otrzymano dla rodów $M_1 \times O_1$ (PK. 136) i $M_2 \times O_2$ (PK. 124), ale w rodzie $M_1 \times O_2$ (PK. 137) najwyższe potomstwo dała grupa B, a w rodzie $M_2 \times O_1$ (PK. 127), najwyższe potomstwo dała grupa C. Te nieregularności wyjaśniają pochodzenie interakcji między drzewami a rodami.

Z otrzymanych średnich kwadratów (tabela 7) wyliczyć można wartości komponentów wariancji według rozkładu podanego w tabeli 8. Odziedziczalność sensu lato i sensu stricto otrzymujemy z poniższych wzorów:

$$h_{sl}^2 = \frac{V_M + V_O + V_{MO}}{V_M + V_O + V_{MO} + \frac{V_D + V_{DM} + V_{DO} + V_{DMO}}{d} + \frac{V_P + V_{PM} + V_{PO} + V_{PMO}}{p} + \frac{V_{PDM} + V_{PDO} + V_{PDMO} + V_E}{pd}} = 0,70,$$

$$h_{ss}^2 = \frac{V_M + V_O}{V_M + V_O + V_{MO} + \frac{V_D + V_{DM} + V_{DO} + V_{DMO}}{d} + \frac{V_P + V_{PM} + V_{PO} + V_{PMO}}{p} + \frac{V_{PDM} + V_{PDO} + V_{PDMO} + V_E}{pd}} = 0,45.$$

Tabela 8 — Table 8

Komponenty wariancji wysokości jednorocznych sadzonek

n — ilość powtórzeń (3), d — ilość drzew (6), o — ilość ojców (2), m — ilość matek (2)

Components of variance for the height of one-year-old rooted cuttings

p — no. of replicates (3), d — no. of trees (6), o — no. of fathers (2), m — no. of mothers (2)

Źródło zmienności Source of variation	Średni kwadrat Mean square	Oczekiwany średni kwadrat Expected mean square	Komponent wariancji Components of variance
M	1,1909	$V_E + V_{PDMO} + oV_{PDM} + dV_{PMO} + pV_{DMO} +$ $+ odV_{PM} + opV_{DM} + dpV_{MO} + odpV_M$	$V_M = ,0199$
O	0,1283	$V_E + V_{PDMO} + mV_{PDO} + dV_{PMO} + pV_{DMO} +$ $+ mdV_{PO} + mpV_{DO} + dpV_{MO} + mdpV_O$	$V_O = 0$
M × O	0,2451	$V_E + V_{PDMO} + dV_{PMO} + pV_{DMO} + dpV_{MO}$	$V_{MO} = ,0108$
D	0,1386	$V_E + V_{PDMO} + mV_{PDO} + oV_{PDM} + pV_{DMO} +$ $+ moV_{PD} + mpV_{DO} + opV_{DM} + mopV_D$	$V_D = 0$
D × M	0,2813	$V_E + V_{PDMO} + oV_{PDM} + pV_{DMO} + opV_{DM}$	$V_{DM} = ,0372$
D × O	0,1558	$V_E + V_{PDMO} + mV_{PDO} + pV_{DMO} + mpV_{DO}$	$V_{DO} = ,0175$
D × M × O	0,0510	$V_E + V_{PDMO} + pV_{DMO}$	$V_{DMO} = ,0078$
P	0,0948	$V_E + V_{PDMO} + mV_{PDO} + oV_{PDM} + dV_{PMO} +$ $+ moV_{PD} + mdV_{PO} + odV_{PM} + modV_P$	$V_P = ,0024$
P × M	0,0086	$V_E + V_{PDMO} + oV_{PDM} + dV_{PMO} + odV_{PM}$	$V_{PM} = 0$
P × O	0,0314	$V_E + V_{PDMO} + mV_{PDO} + dV_{PMO} + mdV_{PO}$	$V_{PO} = ,0003$
P × M × O	0,0162	$V_E + V_{PDMO} + dV_{PMO}$	$V_{PMO} = 0$
P × D	0,0274	$V_E + V_{PDMO} + oV_{PDM} + mV_{PDO} + moV_{PD}$	$V_{PD} = 0$
P × D × M	0,0345	$V_E + V_{PDMO} + oV_{PDM}$	$V_{PDM} = ,0034$
P × D × O	0,0063	$V_E + V_{PDMO} + mV_{PDO}$	$V_{PDO} = 0$
P × D × M × O	0,0240	$V_E + V_{PDMO}$	$V_{PDMO} = 0$
Resztkowa Residual	0,0276	V_E	$V_E = ,0276$

Duża różnica między tymi wartościami świadczy o dużym udziale genów niekumulatywnych w kontrolowaniu wysokości jednorocznych sadzonek topolowych. Udział genów kumulatywnych w ogólnej wariancji genetycznej otrzymamy ze wzoru (Li 1955):

$$\frac{V_M + V_O}{V_M + V_O + V_{MO}} \times 100 = 64\%.$$

Zysk genetyczny z pokolenia na pokolenie będzie niewielki, jeżeli selekcję opierać będziemy na wzroście topolowych jednorocznych ukończonych sadzonek:

$$\text{zysk genetyczny} = 0,45 \frac{\bar{x} - \bar{x}}{\sigma}$$

Okolo 45% różnicy między wybranymi osobnikami a średnią dla populacji zostanie przekazana potomstwu generatywnemu.

Ponieważ rodzice nie pochodzą z tej samej populacji, warto rozpa- trzyć odziedziczalność osobno dla matek i osobno dla ojców:

$$h_M^2 = \frac{V_M}{V_M + \frac{V_{MO}}{o} + \frac{V_{DM}}{d} + \frac{V_{DMO}}{do} + \frac{V_{PM}}{p} + \frac{V_{PMO}}{po} + \frac{V_{PDM}}{pd} + \frac{V_{PDMO} + V_E}{pdo}} = 0,60,$$

$$h_O^2 = 0, \text{ ponieważ } V_O = 0.$$

Duża różnica w odziedziczalności między matkami a ojcami sugeruje odmienny charakter dziedziczenia cechy wzrostowej u gatunków matecz- nych i ojcowskich.

DYSKUSJA

Na podstawie otrzymanych pomiarów (tabela 1 i 2) stwierdzono, że istnieją istotne różnice w zdolności ukorzeniania oraz wysokości jedno- rocznych sadzonek pomiędzy rodzicami i wśród ich potomstwa.

Procent ukorzenionych zrzesów *P. pyramidalis* (M_1) jest wyższy niż *P. maximowiczii* (M_2). Z ojców absolutnie łatwiejsza do ukorzeniania jest *P. laurifolia* (O_1). *P. nigra* (O_2) mimo szeregu prób nie ukorzeniła się.

Rody PK 137 i PK 124 jako potomstwo *P. nigra* (O_2) posiadają zdol- ność ukorzeniania zrzesów niższą niż PK 136 i PK 127. Decydujące zna- czenie na zdolność ukorzeniania potomstwa ma dobór pary rodzicielskiej.

Odziedziczalność (h^2) zdolności ukorzeniania zrzesów dla matek i oj- ców jest wysoka i wynosi 0,98 i 0,99. Oznacza to, że potomstwo dzie- dziczy tę cechę od matki lub ojca poprzez geny kumulatywne, a środo- wisko w naszych warunkach miało znikomy wpływ. Gdyby siedlisko było bardziej zróżnicowane (F dla powtórzeń większe, tabela 4) odzie- dziczalność byłaby niższa, bo bardziej zaznaczałby się wpływ środowiska na fenotyp odnośnie cechy ukorzeniania się. W ramach zmienności sied- liskowej naszego doświadczenia ostra selekcja, co do cechy zdolności uko- rzeniania zrzesów, gwarantuje duży zysk genetyczny z pokolenia na pokolenie.

Średnia wysokość jednorocznych sadzonek pochodzących z drzew ro- dzicielskich jest najwyższa u *P. maximowiczii* (M_2), czego nie da się zau- ważyć u potomstwa. Rody z *P. pyramidalis* (M_1), PK 137 i PK 136 miały wyższą średnią wysokość niż rody z *P. maximowiczii* (M_2), a zatem se- lekcja matek na podstawie wysokości jednorocznego potomstwa wegeta- tywnego dałaby odmienny rezultat od zamierzonego.

Obliczoną odziedziczalność dla wysokości jednorocznych sadzonek, należy zaliczyć do średnich — 0,70. Oznacza to przypuszczalnie, że cecha

ta u potomstwa w dużej mierze zależy od stanu fizjologicznego zrzesów, sposobu ich pozyskania i cięcia oraz w pewnym stopniu od właściwości gleby. Odziedziczalność ta będzie prawdopodobnie wzrastać u drzew starszych, kiedy wyżej wymienione różnice środowiskowe przestaną odgrywać rolę.

Odziedziczalność sensu stricto na wysokość ($h_{ss}^2 = 0,45$) jest mała i przy selekcji wśród jednorocznych sadzonek nie gwarantuje wysokiego zysku genetycznego.

Udział genów kumulatywnych (64%) w całej zmienności genetycznej świadczy o stosunkowo dużym udziale genów uzależnionych od dominacji i epistazji.

Duża różnica między odziedziczalnością wysokości od matek ($h_M^2 = 0,60$) i od ojców ($h_O^2 = 0$) dowodzi, że matki użyte w doświadczeniu o wiele więcej niż ojcowie różniły się pod względem genów kumulatywnych, wpływających na wysokość sadzonek w pierwszym roku. Różnice genotypowe między ojcami można by w całości przypisać wpływowi genów niekumulatywnych.

Różnice te wskazują na duży wpływ indywidualnych genotypów rodzicielskich i dlatego też otrzymane rezultaty należałoby sprawdzić na większej ilości rodziców przed zastosowaniem ich do innych topól niż użytych w doświadczeniu.

Brak wyraźnej korelacji między wysokością 9-letnich siewek wziętych do doświadczenia a wzrostem ich wegetatywnego potomstwa wskazuje, że wysokość jednorocznych ukorzenionych sadzonek jest nie zawsze miarodajna dla porównywania klonów lub, że istnieją różnice we wzroście klonów, które nie uwidaczniają się na siewkach.

Praca niniejsza dowodzi, że zastosowaną metodą można by łatwo obliczyć dziedziczenie się i innych ważnych cech użytkowych topoli jak np.: odporność na choroby, przyrost na grubość czy długość sezonu wegetacyjnego.

Wyniki sugerują możliwość poprawienia kryteriów selekcji dla dalszej hodowli ulepszonych odmian topoli.

Docentowi Z. Pohlowi i dr Z. Steckiemu z Pracowni Hodowli, Zakładu Dendrologii i Arboretum Kórnickiego PAN, za udostępnienie materiałów i pomoc w założeniu doświadczenia składamy serdeczne podziękowanie.

Zakład Dendrologii i Arboretum Kórnickie, PAN
Kórnik k. Poznania

(Wpłynęło dn. 6.3.1965 r.)

STRESZCZENIE

Rozmnożono wegetatywnie po 6 drzew z 4 kórnickich rodów topolowych pochodzących z dwóch drzew matecznych (*P. pyramidalis* Roz. i *P. maximowiczii* Henry) i dwóch drzew ojcowskich (*P. laurifolia* Ledeb. i *P. nigra* L.). Po pierwszym sezonie

wegetatywnym zmierzono wysokość otrzymanych sadzonek. Rezultaty ukorzenia oraz wzrostu jednorocznych sadzonek poddano analizie wariancyjnej, a z otrzymanych komponentów wariancji wyliczono niektóre parametry genetyczne. Kolejne etapy tych obliczeń podano szczegółowo dla zobrazowania metody. Z otrzymanych rezultatów wynika, że zdolność ukorzenia się posiada wysoką odziedziczalność (h^2), która w całości jest kontrolowana genami kumulatywnymi. Oznacza to, że drogą selekcji można z pokolenia na pokolenie osiągnąć duży zysk genetyczny odnośnie cechy ukorzenia się. Wysokość jednorocznych sadzonek jest w 70% kształtowana przez genotyp, a w 30% przez środowisko. Z tej zmienności genetycznej tylko o 64% decydują geny kumulatywne, a o reszcie geny uzależnione od dominacji i epistazji. W rezultacie zysk genetyczny z pokolenia na pokolenie wynosić będzie zaledwie 45% różnicy między wyselekcjonowanymi osobnikami, a średnią wysokością populacji. Osobne obliczenia dla ojców i matek wskazują na to, że różnice genetyczne we wzroście między potomstwem *P. pyramidalis* i *P. maximowiczii* są w dużym stopniu pod wpływem genów kumulatywnych, podczas gdy różnice genetyczne we wzroście między potomstwem *P. laurifolia* i *P. nigra* są w całości kontrolowane przez geny niekumulatywne. Dziedziczenie się wysokości jest bardzo zależne od indywidualnych genotypów rodzicielskich, dlatego też otrzymane parametry genetyczne mają zastosowanie tylko dla drzew użytych w tym doświadczeniu. Przedstawiona metoda może być z korzyścią dla praktyki hodowlanej zastosowana do innych użytkowych cech topoli.

SUMMARY

Six trees were vegetatively propagated from each of the four poplar progenies obtained from two mother trees (*P. pyramidalis* Roz. and *P. maximowiczii* Henry) and two father trees (*P. laurifolia* Ledeb. and *P. nigra* L.), and the height of the rooted cuttings was measured after the first vegetative season. Results of the rooting ability and height growth were subjected to an analysis of variance and from the components of variance obtained some genetic parameters were estimated. The successive stages of these calculations are presented in detail to illustrate the method employed. From the results it appears that the rooting ability has a very high heritability and is entirely depended on additive genetic variance. This implies that through selection it is possible to obtain a large genetic gain in rooting ability from one breeding generation to the next. The height of one-year-old rooted cuttings is in 70% determined by genotypic factors and in 30% by the environment. Of this genetic variance only 64% is additive and the remainder is under the influence of non-additive genes (with dominance and epistasis). As a result the genetic gain from one breeding generation to the next will be only 45% of the difference between the selected individuals and the mean for the population. A separate calculation for the fathers and for the mothers shows that the genetic differences in height between the progenies of *P. pyramidalis* and *P. maximowiczii* are to a large extent under the influence of additive genes, whereas the genetic differences in height between the progenies of *P. laurifolia* and *P. nigra* are totally determined by non-additive genes. The inheritance of height is very much dependent on the individual nature of parental genotypes and as a result the obtained genetic parameters are applicable only to the trees used in this experiment. The presented method can be profitably employed for the breeding of poplars for other utilitarian characters.

LITERATURA

- Białobok S., 1956, Wstępne wyniki hodowli topoli w Zakładzie Dendrologii i Pomologii w Kórniku, Arboretum Kórnickie 2:175—195.
- Bingham R. T., A. E. Squillace and J. W. Wright, 1960, Breeding blister rust resistant western white pine, Silv. Genet. 9:33—41.
- Duncan D. B., 1955, Multiple range and multiple F tests, Biometrics 11:1—42.
- Li C. C., 1955, Population Genetics, University of Chicago Press.
- Pohl Z., 1962, Studia nad wzrostem i morfologią kórnickich mieszańców *Populus Maximowiczii* Henry, Arboretum Kórnickie 7:115—187.
- Pohl Z., 1964, Dziedziczenie piramidalnego pokroju korony u mieszańców *Populus pyramidalis* Roz., Arboretum Kórnickie 9:199—222.
- Snedecor G. W., 1956, Statistical Methods, Iowa State College Press.
- Stecki Z., 1963, Badania nad wzrostem mieszańców topoli w zastosowaniu do ich selekcji, Arboretum Kórnickie 8:155—218.
- Stern K., 1964, Population genetics as a basis for selection. Unasylva 18 (2/3):21—29.