

CZESŁAW TARKOWSKI

Katedra Hodowli Roślin i Nasiennictwa WSR — Lublin

CYTOGENETYKA I PŁODNOŚĆ ŻYTA DIPLOIDALNEGO I TETRAPLOIDALNEGO

Pod względem powierzchni uprawy żyto zajmuje w Polsce czołowe miejsce wśród roślin uprawnych. W miarę intensyfikacji naszego rolnictwa powierzchnia żyta będzie stopniowo coraz bardziej się kurczyć. Niemniej jednak pozostanie ono przez dłuższy jeszcze czas główną rośliną zbożową. Rozwiązanie deficytu zbożowego i ograniczenie względnie całkowite zahamowanie importu zbóż będzie w dużym stopniu zależec od podniesienia plonów żyta z jednostki powierzchni.

Dla osiągnięcia względnie dobrych plonów niezbędne jest podjęcie jednak prac związanych z wyprowadzeniem nowych, intensywnych odmian żyta oraz stworzenie im korzystnego układu czynników siedliskowych.

Od kilku lat prowadzimy w naszej katedrze prace badawczo-hodowlane, których głównym celem jest otrzymanie nowej odmiany. W niniejszym artykule chcę przedstawić wstępne wyniki badań materiału hodowlanego w zakresie cytogenetyki i płodności żyta diploidalnego i tetraploidalnego oraz skonfrontować je z dostępnym mi piśmiennictwem z tego zakresu.

Dotychczasowe dość liczne badania cytogenetyczne wykazały, że żyto uprawne (*Secale cereale* L) ma w komórkach somatycznych 14 chromosomów. Większość badaczy uważa, że jest to gatunek diploidalny, zawierający dwa genomy po 7 chromosomów w każdym (10). Znajdowano również formy żyta z chromosomami dodatkowymi typu B. Szczególnie duża ich częstotliwość jest u form mniej uszlachetnionych, prymitywnych, pochodzących z Korei (19).

Morfologia chromosomów została opracowana przez wielu badaczy. Na szczególną uwagę zasługują prace Lewitskiego (11), Lima-de-Faria (12) i Heneena (7). Z badań tych wynika, że chromosomy żyta różnią się między sobą długością, położeniem centromeru oraz występowaniem satelitów. Rozpoznanie poszczególnych chromosomów, z wyjątkiem jednej pary posiadającej trabanty, nie jest rzeczą łatwą i wymaga dużej wprawy.

Chromosomy typu B można stosunkowo łatwo odróżnić od chromosomów zwykłych typu A. Na skutek silnej spiralizacji są one zwykle

krótsze, intensywnie wybarwione oraz koniugują w mejozie między sobą nie łącząc się z chromosomami zwykłymi. Jak wykazały ostatnie prace Müntzinga (20) nad żytem diploidalnym i tetraploidalnym, już nawet pojedyncze chromosomy B nie są obojętne dla organizmu i działają ujemnie na żywotność i płodność roślin. Zwiększenie ich liczby wpływa wyraźnie na pogorszenie żywotności i płodności roślin.

Zyto diploidalne jest rośliną silnie heterozygotyczną i stosunkowo słabo ustabilizowaną cytogenetycznie. W związku z tym rozpoczęliśmy w roku 1962 badania cytogenetyczne nad odmianami hodowlanymi powszechnie uprawianymi w Polsce. Szczególną uwagę zwrócono na podziały mejotyczne komórek macierzystych pyłku, płodność pyłku oraz osadzanie nasion w kłosach. W obrębie odmiany badano mikrosporogenezę u kilkudziesięciu roślin. Natomiast u każdej rośliny w poszczególnej fazie mejozy analizowano po 50 komórek.

W pachytenie mejozy dość często obserwowano niejednorodne zabarwienie poszczególnych fragmentów nici chromosomowych. Obserwowano odcinki słabiej i silniej wybarwione. Świadczy to o występowaniu fragmentów zbudowanych z euchromatyny i heterochromatyny.

W diplotenie widoczne są liczne chiazmy, których liczba przypadająca na jeden biwalent wahała się najczęściej od 2 do 4. W diakinezie biwalenty przyjmują najczęściej postać pierścienia (fot. 1). Chromosomy homologiczne najczęściej połączone są w tych układach chiazmami terminalnymi lub subterminalnymi. Biwalenty w formie otwartego pierścienia, zwane inaczej prętem (z ang. rod) występują w diakinezie bardzo rzadko. Tylko u niektórych roślin można obserwować pojedyncze biwalenty w kształcie pręta.

W metafazie mejozy chromosomy ułożone są w płytkę równikową. Biwalenty przyjmują postać pierścienia lub pręta. Stosunek tych układów w poszczególnych komórkach jest zróżnicowany. Najczęściej obserwowano komórki, w których biwalenty przybierały postać pierścieni, względnie jeden występował w postaci pręta. Średnio 72% komórek zawierało wyłącznie biwalenty pierścieniowate. Wahania w zależności od rośliny były dość duże i wynosiły od 31 do 93%. Komórek z jednym biwalentem w kształcie pręta i sześcioma pierścieniami było przeciętnie 22,07%. W zależności od rośliny wahania wynosiły od 6,22 do 35,61%. Komórek z dwoma prętami było już tylko 4,10%, z trzema prętami zaś 1,08%. Jedynie u odmiany Wielkopolskie spotykano komórki z pięcioma prętami i dwoma pierścieniami.

U poszczególnych odmian hodowlanych stosunek biwalentów pierścieniowatych do biwalentów w kształcie prętów jest zróżnicowany. Średnia liczba obu rodzajów biwalentów dla odmian żyta diploidalnego podana jest w tabeli 1.

Tabela 1

Odmiana	Średnia liczba biwalentów pierścieniowatych przypadających na 1 komórkę	Średnia liczba biwalentów w formie pręta przypadających na 1 komórkę
Garczyńskie	6,85	0,15
Dańkowskie Selekcyjne	6,45	0,51
Zeelandzkie	6,73	0,27
Wielkopolskie	6,51	0,41
Kazimierskie	6,71	0,29
Mikulickie Wczesne	6,69	0,31
Włoszanowskie	6,81	0,19
Uniwersalne	6,81	0,19
Średnio	6,69	0,31

Z tabeli tej wynika, że największą częstotliwość biwalentów w formie pręta mają odmiany Dańkowskie Sel. i Wielkopolskie. Badania Müntzinga wykazały (21), że częstotliwość tych biwalentów w 30-letnich liniach wsobnych jest wyraźnie większa. Przeciętnie liczba ich przypadająca na jedną komórkę wynosiła od 2 do 3. Długotrwały więc chów wsobny wpływa na powiększenie liczby biwalentów w formie pręta, co może pociągać za sobą zwiększenie częstotliwości uniwalentów.

W biwalencji w formie pręta występuje w zasadzie jedna chiasma terminalna, w wypadku jej rozwiązania powstaną dwa uniwalenty, podczas gdy w biwalentach pierścieniowatych uniwalenty mogą powstać po rozwiązaniu dopiero dwóch chiasm terminalnych. Prawdopodobieństwo więc rozpadu układów pierwszych jest większe niż drugich.

U odmian żyta diploidalnego obserwowano komórki macierzyste pyłku, u których występowały pojedyncze uniwalenty, chromosomy opóźniające się w czasie anafazy I, a także mostki chromosomowe, powstałe najczęściej na skutek paracentrycznej inwersji heterozygotycznej. Zakłócenia w komórkach macierzystych pyłku linii wsobnych są wyraźnie większe niż u roślin kwitających swobodnie i wpływają na obniżenie żywotności i płodności u tych roślin.

Jednak częstotliwość występowania roślin z wyraźnymi zaburzeniami jest w zasadzie niewielka. Ich obecność wskazuje, szczególnie jeśli jest ona bardziej widoczna, że odmiana była hodowana w chowie siostrzanym i stopień homozygotyzacji postąpił zbyt daleko. Konieczny jest zatem świeży dopływ krwi poprzez przekrzyżowanie jej z innymi odmianami czy formami żyta.

W latach 1962—64 przeprowadzono badania nad sposobem koniugacji, zakłóceniami i płodnością żyta tetraploidalnego własnej hodowli.

Badane rody wyselekcjonowano z przekrzyżowania żyta tetraploidalnego pochodzącego z Niemiec i Węgier. Prace nad żytem rozpoczęto w roku 1958 i od samego początku zwrócono główną uwagę na dobre osadzenie nasion.

W roku 1961 sprowadzono żyto tetraploidalne ze Szwecji od profesora Müntzinga. Były to odmiany Steel rye, Kungs rye i Crossing group. Odmiany te włączono do materiału własnego, tworząc bardzo szeroką genetycznie populację, która posłużyła jako materiał wyjściowy. Metodyka badań cytogenetycznych została opisana w innej pracy autora (30).

Żyto tetraploidalne ma w zasadzie 28 chromosomów. Oprócz roślin euploidalnych występuje zawsze pewien odsetek roślin aneuploidalnych. Najczęściej o 29 i 27 chromosomach. Sporadycznie spotyka się rośliny o 26, 30 i 31 chromosomach. Według Müntzinga (17) procent roślin aneuploidalnych był bardzo wysoki i wynosił przeciętnie 22,77%. Wahania w zależności od odmiany czy formy były dość duże i wynosiły od 14,52 do 38,10%, przy czym znacznie częściej występowały hyperploidy niż hypoploidy. Nasiona roślin aneuploidalnych mają często słabo wykształcony endosperm i wykazują duże pomarszczenie, przez co stosunkowo łatwo można je wyeliminować w pracach selekcyjnych. Rośliny euploidalne również tworzą pewien procent nasion aneuploidalnych, dlatego też przy selekcji pojedynków trzeba przeprowadzić dokładny wybór nasion dobrze wykształconych. Źle wykształcone i pomarszczone nasiona należy eliminować, gdyż dają one duży odsetek aneuploidów, które zanieczyszczają materiał hodowlany. Jak wykazał Ellerström (3) istnieje korelacja między wielkością i pomarszczeniem ziarniaków a częstotliwością aneuploidów, a w szczególności hypotetraploidów.

W hodowli żyta tetraploidalnego konieczna jest cytogenetyczna analiza, w oparciu o którą należy prowadzić selekcję w kierunku otrzymania rodów o dużej stabilności cytologicznej i niewielkich zakłóceniach w podziałach mejotycznych. Istnieje bowiem ścisły związek między zakłóceniami w podziałach mejotycznych a częstotliwością aneuploidów.

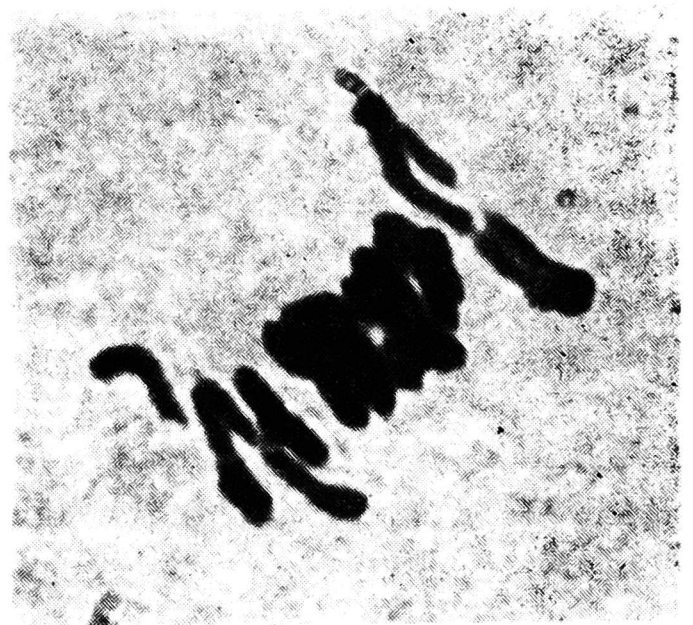
W profazie mejozy żyta tetraploidalnego proces koniugacji chromosomów przebiega w różnorodny sposób. Jeśli połączą się ze sobą 4 chromosomy homologiczne to wówczas powstaje kwadriwalent. W metafazie I może on mieć kształt bądź zamkniętego pierścienia, bądź przyjmuje postać łańcuszka, Jeśli 3 chromosomy połączą się a jeden pozostaje wolny, powstaje triwalent i uniwalent (fot. 2). Często chromosomy homologiczne łączą się parami tworząc biwalenty. W diakinezie żyta tetraploidalnego dość często obserwowano zarówno biwalenty,

jak i kwadriwalenty w postaci otwartego pierścienia przybierającego wygląd pręta lub łańcuszka.

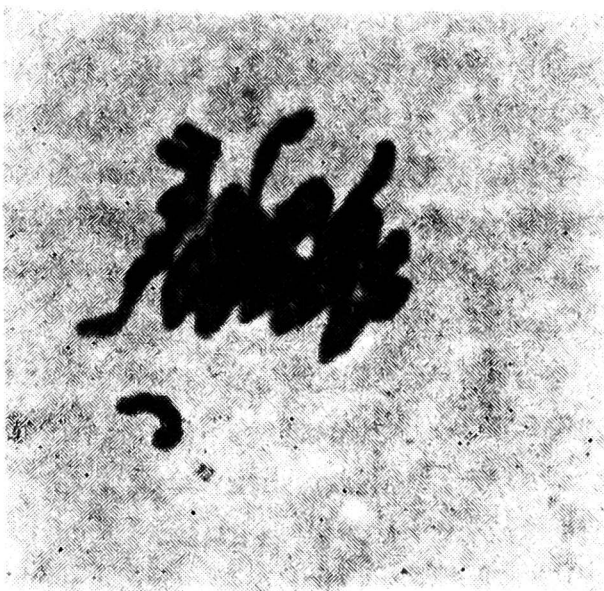
Kwadriwalenty w metafazie I są w zasadzie dwojakiemu rodzaju, a więc mają kształt pierścieni lub łańcuszków, przy czym ich stosunek jest zróżnicowany w zależności od rośliny. Często jest nieznaczna przewaga pierścieni nad łańcuszkami. Biwalenty również ustawione są w płytkę i mają kształt bądź pierścienia, bądź pręta. Te ostatnie tak jak u żyta diploidalnego mają wygląd przypominający literę E lub postać wydłużonego, lekko zawiniętego na końcach pręta. Częstość



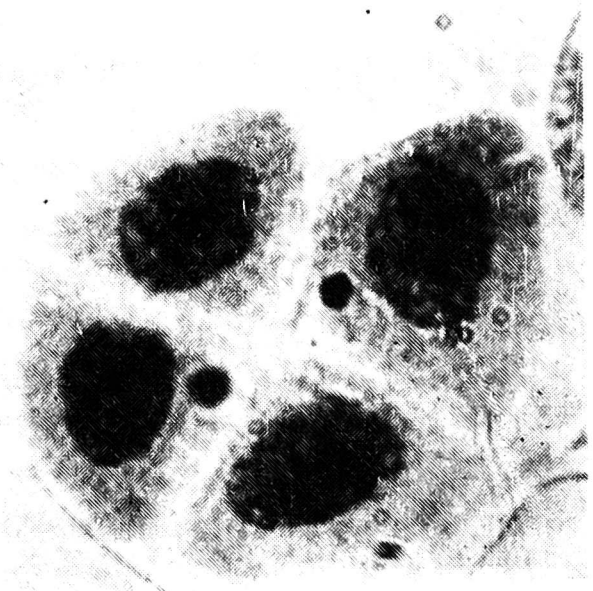
Fot. 1. Żyto diploidalne, diakineza, odmiana Włoszanowskie, 7 biwalentów w postaci pierścieni



Fot. 2. Żyto tetraploidalne, metafaza, u dołu widoczny triwalent w kształcie litery V i uniwalent, u góry płytki metafazowej widoczny kwadriwalent w postaci spłaszczonego pierścienia



Fot. 3. Żyto tetraploidalne, metafaza, u dołu widoczny uniwalent poza płytką metafazową



Fot. 4. Żyto tetraploidalne, tetrada z 2 mikrojądrami

biwalentów o wyglądzie pręta jest u żyta tetraploidalnego w porównaniu do diploidalnego, stosunkowo duża. Jeśli przyjąć, że liczba chiazm terminalnych w kwadriwalencie pierścieniowatym wynosi 4, a w kwadriwalencie łańcuszkowatym — 3. W biwalencie zaś pierścieniowatym 2, a w pręcie 1, to żyto tetraploidalne na skutek dużej liczby układów o małej liczbie chiazm jest formą o znacznie mniejszej częstotliwości chiazm w porównaniu do żyta diploidalnego (na 1 chromosom).

W analizowanym przez nas materiale znajdowano często komórki w metafazie I z jednym, z dwoma, względnie z trzema kwadriwalentami. Komórki z większą liczbą tych chromosomów spotykano rzadziej. Według Müntzinga (17) liczba kwadriwalentów przypadająca na 1 komórkę wynosiła w zależności od rośliny od 3,8 do 4,05.

Na ogół przyjmuje się, że występowanie kwadriwalentów jest jedną z przyczyn zakłóceń w podziałach mejotycznych. Jednak nie ma prostej zależności między tymi czynnikami. Jak wykazali Roserweir i Rees (25) istnieje nawet dodatnia korelacja między liczbą kwadriwalentów, a osadzeniem nasion. Nie ulega wątpliwości, że kwadriwalenty pierścieniowate w czasie anafazy dzielą się na bieguny równomiernie. Kwadriwalenty łańcuszkowate w zależności od ustawienia się centromerów w stosunku do płytki metafazowej i biegunów komórki mogą się dzielić bądź równomiernie, bądź nierównomiernie. Jeśli na przykład trzy chromosomy łańcuszka ustawią się po jednej stronie płytki metafazowej, a jeden zaś po drugiej, to podział będzie nierównomierny. Jedną z wad żyta tetraploidalnego jest to, iż tworzy ono w czasie podziałów mejotycznych stosunkowo dużo kwadriwalentów łańcuszkowatych.

W prometafazie mejozy kwadriwalenty i biwalenty zdążają do równika komórki, a uniwalenty pozostają najczęściej poza płytką metafazową (fot. 3). Analiza liczby uniwalentów w metafazie jest stosunkowo prosta i stanowi dość dobry wskaźnik zakłóceń w podziałach mejotycznych. Uniwalenty powstają na skutek braku koniugacji chromosomów, względnie przedwczesnego rozwiązania się chiazm terminalnych, co, jak się wydaje, zachodzi dość często. Średnia liczba uniwalentów przypadająca na jedną komórkę wynosiła 0,18 (dla 43 roślin i 50 i więcej komórek z każdej rośliny). Wahania w zależności od rośliny są dość duże i wynosiły do 0,09 do 0,35. W rzeczywistości liczba ta jest prawdopodobnie nieznacznie wyższa, gdyż analizowano uniwalenty występujące wyłącznie poza płytką metafazową. Na skutek dużego zagęszczenia chromosomów w płytce możliwość określenia uniwalentów wewnątrz płytki jest dość trudna. Procent komórek z uniwalentami wynosił przeciętnie 17,1 i wahał się w zależności od rośliny od 9,09 do 31,85. Zróznicowanie to pozwala na wyselekcjonowanie roślin o sto-

sunkowo małej liczbie uniwalentów i niskim procencie komórek z uniwalentami.

Uniwalenty w anafazie I opóźniają się w czasie rozchodzenia się chromosomów na bieguny. Dokładna ich analiza wykazała, że na jedną komórkę przypadało 0,20 a więc tylko nieznacznie więcej niż uniwalentów w metafazie. Ta duża zbieżność wskazuje, że uniwalenty w metafazie i chromosomy opóźniające się w anafazie są tego samego pochodzenia.

Liczba chromosomów opóźniających się podlega w zależności od rośliny bardzo dużym wahaniom, które wynoszą od 0,09 do 0,40. Procent komórek z chromosomami opóźniającymi się wynosił przeciętnie dla całego badanego materiału 14,41 a wahania w zależności od rośliny wynosiły od 2,40 do 30,00.

Analiza chromosomów opóźniających się w anafazie I jest bardzo dobrym wskaźnikiem zakłóceń w podziałach mejotycznych. Rośliny z dużą częstotliwością tych chromosomów powinno się w pracach hodowlanych eliminować na korzyść roślin o małym procencie komórek z zaburzeniami. Jak wykazali Bremer i Bremer - Reinders (1) istnieje zależność pomiędzy procentem komórek z zakłóceniami w anafazie a procentowym występowaniem aneuploidów. W ciągu sześciu lat badaczom tym udało się zwiększyć u roślin procent komórek o regularnym podziale z 66,9 do 87,0 i tym samym zmniejszyć procent aneuploidów z 24,50 do 7,40%. Osadzanie nasion wzrosło w tym czasie od 60% do 75 i więcej procent. Prowadzenie więc selekcji w oparciu o cytogenetyczne analizy dało w tym wypadku zadowalające efekty.

W czasie drugiego podziału homotypowego mejozy również obserwowano zakłócenia w podziałach komórek macierzystych pyłku. W drugiej anafazie obserwowano chromosomy opóźniające się, które w telofazie w czasie formowania się jądra pozostają poza jego zasięgiem. Z chromosomów opóźniających się tworzą się poza jądrem tetrad tzw. mikrojądra (fot. 4). Analiza mikrojąder w tetradach jest w zasadzie bardzo łatwa i stanowi bardzo dobry wskaźnik zakłóceń w podziałach mejotycznych. Średnia liczba mikrojąder wyliczona na jedną mikrospore tetrady wynosiła 0,25 jest nieznacznie wyższa niż liczba uniwalentów w metafazie I i chromosomów opóźnionych w anafazie I. Wahania w zależności od rośliny wynosiły od 0,07 do 0,66. Procent zaś tetrad zawierający mikrojądra wynosił średnio 17,35, wahania zaś w zależności od rośliny występują w granicach od 5,02 do 41,45%. Różnicowanie więc w zależności od rośliny jest bardzo duże. Stopień zakłóceń w poszczególnych fazach mejozy jest nie zawsze jednokowy. U niektórych roślin istnieje dość ścisła korelacja, u innych zaś znacznie mniejsza. Współczynnik korelacji obliczony dla częstotliwości

chromosomów opóźniających się w anafazie I i częstotliwości mikrojąder w tetradach wynosił 0,448.

Zakłócenia w podziałach mejotycznych niewątpliwie mają wpływ na płodność pyłku. Procent dobrze wykształconego pyłku oznaczony metodą barwienia błękitem anilinowym jest dość dobry. Przeciętnie wynosił on 89,99, w zależności zaś od rośliny kształtował się w granicach od 82,9 do 96,1. Tylko sporadycznie spotykano rośliny z wyraźnie źle wykształconym pyłkiem. Średnio 5,84% ziarn pyłku było słabo wykształconych i tylko częściowo wypełnionych cytoplazmą. Pozostały odsetek to pyłek całkowicie pusty. Należy przypuszczać, że ziarna puste i częściowo wypełnione treścią cytoplazmatyczną, których łącznie jest ok. 10% powstają w dużym stopniu z mikrospor tetrad zawierających mikrojądra. Ponieważ odsetek tetrad z mikrojądrami jest wyższy (17,37%) niż procent ziarn źle wykształconych, należy założyć, że pewien procent ziarn pyłku dobrze wykształconego również powstaje z mikrospor z mikrojądrami.

W czasie kiełkowania ziarn pyłku na znamieniu, jak również w czasie zapłodnienia na skutek selekcji gametycznej aneuploidalne ziarna pyłku, które, jak się wydaje, głównie powstają z tetrad zawierających mikrospory z mikrojądrami, są w pewnym stopniu eliminowane. Część tego pyłku bierze jednak udział w zapłodnieniu i powstałe w wyniku tego procesu zygoty są aneuploidalne.

Zakłócenia w podziałach mejotycznych u żyta tetraploidalnego odgrywają zdaje się mniejszą rolę przy powstawaniu pyłku i wpływają tylko nieznacznie na obniżenie jego płodności, są jednak główną przyczyną powstawania osobników aneuploidalnych.

Zakłócenia w podziałach mejotycznych komórek macierzystych pyłku są szkodliwe i wpływają na powstawanie gamet aneuploidalnych oraz wywołują częściową sterylność haplontową. Masa pyłkowa w komorach pylnikowych jest jednak dość duża.

W wyniku podziałów mejotycznych powstają przy makrosporogenezie tetrazy ułożone liniowo. Woreczek zalążkowy powstaje najczęściej z makrospory najbardziej oddalonej od mikropyle. Zakłócenia i nierównomierny rozdział chromosomów w czasie pierwszego podziału w zasadzie decyduje o liczbie chromosomów woreczka zalążkowego, a tym samym i komórki jajowej. Spośród czterech makrospor tetrazy trzy degenerują, a tylko jedna jest funkcjonalna, co dość skutecznie eliminuje zakłócenia w podziałach. W zasadzie drugi podział homotypowy jest zwykłą mitozą i nie wprowadza już nowego rozdziału chromosomów homologicznych, chyba że uniwalenty zostaną podzielone przedwcześnie w anafazie I, co u żyta tetraploidalnego nierzadko ma miejsce. Rozdział chromosomów przy powstawaniu komórki jajowej w woreczku

załączkowym jest prawdopodobnie prawidłowy, chociaż i tutaj mogą zachodzić pewne zakłócenia.

Zakłócenia w podziałach w czasie makrosporogenezy są bardzo złożone i chociaż organizm jest uzbrojony w cały aparat eliminujący te zakłócenia, to jednak szkodliwość ich jest duża a to chociażby dlatego, że w załączni jest tylko jeden woreczek załączkowy, podczas gdy w komórkach pyłkowych trzech pylników jednego kwiatka liczba ziarn pyłku jest bardzo duża i wynosi u żyta diploidalnego ok. 60 000 (9). Należy przypuszczać, że żyto tetraploidalne zawiera w komorach pyłkowych nieco mniejszą liczebną masę pyłkową, co może mieć wpływ na gorsze opylenie kwiatków.

W potomstwie zarówno roślin euploidalnych, a w szczególności aneuploidalnych, powstaje większy lub mniejszy odsetek osobników o zróżnicowanej liczbie chromosomów. Najczęściej mają one 28, 29 lub 27, osobniki o mniejszej względnie większej liczbie występują bardzo rzadko.

Ponieważ największy udział w populacji żyta mają rośliny o 28 chromosomach, powstają one zatem z połączenia gamet o 14 chromosomach. Zygoty o 29 chromosomach powstają z połączenia gamet $14 + 15$, endosperm zawiera wówczas 43 chromosomy. Zygoty zaś o 27 chromosomach powstają z połączenia gamet o $13 + 14$ chromosomach. Endosperm tych ziarniaków zawiera 41 chromosomów. Zmienia się więc stosunek chromosomów zarodka do chromosomów endospermu. Jest to prawdopodobnie jedna z głównych przyczyn słabego rozwoju endospermu i powstawania ziarniaków źle wykształconych lub silnie pomarszczonych. Bardzo często obserwuje się mimo dobrego pylenia i obecności ziarn pyłku na znamionach zamieranie młodych ziarniaków, spowodowane jak się wydaje brakiem stabilizacji cytogenetycznej. Wprawdzie woreczek załączkowy powstaje u żyta tetraploidalnego w podobny sposób jak u żyta diploidalnego i jest tylko nieznacznie zmodyfikowany (6) niemniej jednak słabsze zawiązywanie nasion jest głównie spowodowane sterylnością diplontową.

Żyto tetraploidalne, jak i diploidalne wykazuje duże zróżnicowanie w płodności w zależności od rodu czy rośliny. Przeciętnie żyto tetraploidalne wiąże słabiej nasiona niż diploidalne. W roku 1963 procent kwiatków płodnych u żyta tetraploidalnego wynosił przeciętnie 70,0, a u żyta diploidalnego — 81,1. W roku 1964 zarówno żyto diploidalne jak i tetraploidalne nieco słabiej osadzało nasiona. Żyto diploidalne miało ok. 78,5% kwiatków płodnych, a żyto tetraploidalne ok. 69,0%. Na poletkach selekcyjnych przy rozstawie roślin 20×10 cm żyto tetraploidalne osadzało gorzej nasiona (62,0%).

Wyraźne obniżenie płodności roślin pochodzących ze szkółek hodo-

wlanych spowodowane jest gorszym osadzaniem nasion w pędach słabiej rozwiniętych. Jeśli w pędach głównych płodność przyjąć za 100, to już w pędzie 5, 6 płodność jest niższa ok. 10% w 9, 10 o 20%, w 15, 17 — o 50% i więcej (tab. 2). Lepsze zawiązywanie nasion w źdźbłach głównych dobrze wyrosniętych jest uwarunkowane zarówno korzystniejszym zapylaniem, gdyż kwitną one mniej więcej równocześnie, jak i dobrym dopływem asymilatów do rozwijającego się ziarna. Pędy boczne są zwykle mniej wyrosnięte, kwitną w różnej porze, warunki zapylania mają wyraźnie gorsze. Ten sam materiał hodowlany wysiany w warunkach normalnej rozstawy wiąże nasiona znacznie lepiej, a to na skutek słabszego krzewienia, mniejszej liczby pędów słabo wyrosniętych, jak również znacznie krótszego okresu kwitnienia, przez co korzystniejsze są warunki opylenia.

Gorsze osadzanie nasion w pędach drugiego, trzeciego i dalszego porządku występuje również i u żyta diploidalnego. Jednak właściwość ta jest słabiej wyrażona niż u żyta tetraploidalnego.

Przeprowadzono również analizę osadzania nasion na poszczególnych piętrach kłosów. Najlepsze osadzanie jest w środku kłosa, a najgorsze na pierwszym i drugim piętrze u dołu kłosa oraz na szczytowych piętrach kłosa. Jeśli osadzanie nasion siódmego piętra kłosa przyjąć za 100, to zawiązywanie nasion w kłoskach pierwszego piętra wynosiło 44%, drugiego piętra 72%. Poczynając od czternastego piętra osadzanie nasion wyraźnie spadało i już w kłoskach siedemnastego piętra wynosiło 66, osiemnastego 61, dwudziestego 58 (tabela 3).

Płodność kwiatków poszczególnych pięter jest zróżnicowana w zależności od rodu. Niektóre rody wiążą dość dobrze nasiona w piętrach dolnych i górnych kłosów, podczas gdy inne wiążą wyraźnie gorzej. Wynika z tego, że jest to cecha uwarunkowana w pewnym stopniu przez czynniki genetyczne. Z drugiej zaś strony lepsze osadzanie nasion w piętrach środkowych spowodowane jest korzystniejszym opyleniem kwiatków, jak również znacznie lepszą ich żywotnością.

Żyto tetraploidalne przeciętnie zawiera mniej kłosków w kłosie, niż żyto diploidalne, przy czym część kwiatków w dolnych piętrach kłosów opada.

W okresie kilku lat prowadziliśmy selekcję na płodność. Do siewu przeznaczaliśmy te pojedynki, względnie rody, które wiązały nasiona powyżej przeciętnej. W szkółkach hodowlanych analizowano osadzanie nasion w pojedynkach danego rodu. Na ogół im pojedynki odznaczały się lepszą płodnością, tym potomstwo lepiej wiązało nasiona (tab. 5). Nie wszystkie jednak rody dziedziczyły cechę dobrej płodności. Niektóre z nich, mimo że zostały wyprowadzone z dobrych pojedynków, płodność ich potomstwa była poniżej przeciętnej. W każdym rodzie za-

Tabela 2

Liczba ziarn przypadająca na 1 kłosek w pojedynczych kłosach roślin w 1964 r.

Nr rodu	Nr kłosa																	Średnia dla rodu z 10 roślin
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
47/2	1,40	1,37	1,39	1,26	1,24	1,04	1,05	1,09	1,07	0,95	0,85	—	—	—	—	—	—	1,15
80/1	1,40	1,49	1,37	1,35	1,26	1,18	1,25	1,18	1,14	0,91	—	—	—	—	—	—	—	1,25
24/1	1,34	1,24	1,26	1,29	1,20	1,18	1,00	0,97	1,06	1,25	0,96	1,04	0,97	1,18	0,89	1,13	0,94	1,11
24/3	1,40	1,36	1,41	1,43	1,29	1,33	1,31	1,23	1,14	1,11	0,96	1,21	1,14	1,11	0,95	0,94	0,71	1,17
53/1	1,47	1,41	1,26	1,22	1,30	1,26	1,12	1,24	1,07	1,05	0,95	1,25	1,05	0,96	—	—	—	1,18
53/3	1,43	1,36	1,36	1,29	1,24	1,07	1,34	1,26	1,15	1,14	1,10	1,08	1,18	1,00	0,92	0,67	—	1,16
61/2	1,37	1,35	1,32	1,34	1,33	1,27	1,18	1,17	1,14	1,11	1,03	0,92	0,68	0,68	0,54	—	—	1,09
61/2x	1,44	1,45	1,40	1,39	1,23	1,17	1,22	1,24	1,36	1,18	1,20	1,13	1,37	1,31	1,05	—	—	1,27
115/1	1,40	1,31	1,37	1,37	1,48	1,48	1,22	1,30	1,16	1,43	1,17	1,16	1,14	1,08	—	—	—	1,33
115/3	1,36	1,16	1,37	1,27	1,21	1,15	1,06	1,40	1,20	1,22	1,17	0,97	0,81	0,95	—	—	—	1,16
115/4a	1,41	1,54	1,47	1,24	1,30	1,29	1,25	0,93	0,94	0,95	0,92	1,11	0,74	0,71	0,93	—	—	1,11
115/4b	1,41	1,35	1,28	1,18	1,28	1,19	1,08	1,16	1,07	1,08	1,00	0,88	0,88	0,42	—	—	—	1,09
115/4x	1,39	1,38	1,32	1,28	1,28	1,12	1,08	0,95	0,95	0,72	0,69	1,00	0,92	1,20	0,29	0,20	—	0,98
119/1	1,44	1,45	1,42	1,47	1,38	1,32	1,43	1,31	1,25	1,35	1,20	1,11	1,19	—	—	—	—	1,32
119/2	1,43	1,36	1,38	1,35	1,36	1,22	1,21	1,08	0,79	0,87	1,08	—	—	—	—	—	—	1,20
119/3	1,57	1,47	1,44	1,35	1,41	1,35	1,21	1,33	1,29	1,31	0,99	1,07	1,30	1,27	1,02	—	—	1,29
124/3	1,46	1,46	1,34	1,33	1,30	1,33	1,19	1,56	1,23	1,02	1,33	1,33	1,09	—	—	—	—	1,29
120/4	1,45	1,38	1,46	1,33	1,33	1,07	1,29	1,11	1,07	1,01	1,08	0,96	1,04	0,83	0,69	—	—	1,14
134/3	1,29	1,33	1,15	1,24	1,22	1,32	1,09	1,31	1,29	1,25	1,19	0,95	1,07	0,78	0,33	0,62	0,13	1,03
142/2	1,31	1,29	1,29	1,20	1,19	1,09	0,91	1,34	1,18	0,91	1,07	0,98	—	—	—	—	—	1,14
142/3	1,43	1,49	1,48	1,39	1,34	1,21	1,31	1,17	1,16	1,23	—	—	—	—	—	—	—	1,32
143/1	1,41	1,44	1,35	1,41	1,31	1,28	1,30	1,21	1,24	1,35	1,26	1,17	1,10	0,93	0,60	0,57	—	1,18
56/2	1,43	1,43	1,32	1,29	1,23	1,10	1,15	1,25	1,17	1,15	1,17	0,87	1,12	0,91	0,87	0,59	—	1,15
Średnia	1,41	1,35	1,35	1,32	1,29	1,22	1,18	1,21	1,13	1,11	1,06	1,06	1,04	0,95	0,76	0,67	0,59	1,18
	100	95	95	93	91	86	83	85	80	78	75	75	73	67	53	47	41	

Tabela 3

Liczba ziarn przypadających na 1 kłosek w poszczególnych piętrach kłosów w 1964 r.

Nr rodu	Nr piętra w kłosie																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
80/1	1,05	1,45	1,65	1,45	1,70	1,60	1,70	1,75	1,70	1,70	1,75	1,70	1,45	1,55	1,50	1,60	1,35	1,30	1,30	1,01
115/4	0,70	1,30	1,50	1,40	1,45	1,45	1,70	1,45	1,45	1,70	1,70	1,80	1,90	1,40	1,40	1,05	1,00	0,75	—	—
119/1	0,70	1,05	1,65	1,70	1,55	1,75	1,60	1,45	1,65	1,50	1,65	1,45	1,70	1,55	1,38	1,22	1,24	—	—	—
119/2	0,90	1,30	1,55	1,75	1,60	1,70	1,85	1,85	1,65	1,60	1,60	1,80	1,35	1,75	1,50	0,94	0,88	1,00	1,00	—
130/4	0,50	1,50	1,55	1,85	1,65	1,70	1,75	1,75	1,70	1,75	1,80	1,70	1,70	1,65	1,60	1,60	1,22	1,17	1,05	—
średnie	0,77	1,24	1,58	1,63	1,59	1,64	1,72	1,65	1,63	1,65	1,71	1,69	1,67	1,58	1,49	1,28	1,15	1,05	1,11	1,01
względne osadzenie nasion	0,44	0,72	0,91	0,94	0,92	0,95	1,00	0,95	0,94	0,95	0,99	0,98	0,97	0,91	0,86	0,74	0,66	0,61	0,64	0,58

równie lepiej, jak i gorzej osadzanie nasion w poszczególnych roślinach jest bardzo zróżnicowane, przy czym rozpiętość w rodach lepszych jest często mniejsza, a w gorszych większa. Płodność roślin zależy również w dużym stopniu od przebiegu pogody w okresie kwitnienia, co dotyczy również i żyta diploidalnego.

Żyto tetraploidalne bez wątpienia gorzej wiąże nasiona niż diploidalne. Przyczyny obniżonej płodności są bardzo różnorakie i tkwią one zarówno w samym organizmie, jak i siedlisku. Żyto jako roślina obcopylna i stosunkowo niezbyt dobrze ustabilizowana cytogenetycznie jest w ogóle rośliną skłonną do słabego wiązania nasion szczególnie w niekorzystnych warunkach otoczenia.

U żyta tetraploidalnego niekorzystne cechy związane z rozrodem jeszcze bardziej pogłębiają się, a to w wyniku zakłóceń w podziałach mejotycznych, skłonności do tworzenia aneuploidów, mniejszej liczby kwiatków w kłosach oraz zakłóceń w czasie rozwoju embrionu i endospermu. Wobec tego żyto tetraploidalne jest rośliną jeszcze bardziej wrażliwą na niekorzystne warunki kwitnienia niż żyto diploidalne, przy czym dużą rolę oprócz czynników genetycznych odgrywają czynniki fizjologiczne. Na ogół rośliny bujne, dobrze wyrosnięte wiążą lepiej nasiona niż rośliny słabe. Zarówno Müntzing (15) jak i Słaboński (28) stwierdzili, że mieszańce lepiej osadzają nasiona i wydają większy plon niż odmiany populacyjne. Hilbert (8) stwierdził, że dobre rezultaty daje selekcja nie tylko na płodność, lecz także na bujność roślin.

Poglądy badaczy co do przyczyny obniżonej płodności u tetraploidów są podzielone. Reubenbauer i Müller (26) są zdania, że szczyrbatość u żyta tetraploidalnego zależy w ogromnej mierze od nasłonecznienia i opadów w fazie kłoszenia i kwitnienia. Korzystny przebieg pogody w okresie kwitnienia ma rzeczywiście duży wpływ na dobre osadzanie nasion zarówno u żyta diploidalnego, jak w szczególności tetraploidalnego. Żyto tetraploidalne ma tylko nieznacznie obniżony procent pyłku płodnego w porównaniu do żyta diploidalnego. Procent pyłku dobrze wykształconego wynosi przeciętnie dla żyta diploidalnego 91,89% a dla tetraploidalnego 89,6. Mimo zakłóceń w podziałach mejotycznych u żyta tetraploidalnego powstawanie tetrad i ziarn pyłku przebiega w zasadzie normalnie.

Łączyńska-Hulewiczowa (3) wskazuje w oparciu o literaturę i badania własne, że jedną z przyczyn gorszego owocowania roślin poliploidalnych jest tendencja do bujniejszego wzrostu organów wegetatywnych kosztem generatywnych. Własne badania nad kukurydzą tetraploidalną potwierdzają te dane, szczególnie w odniesieniu do wiech, które były wyraźnie słabiej rozgałęzione niż u roślin wyjściowych (29). Według Schwanitz (27) jedną z głównych przyczyn obniżonej

płodności u poliploidów są zbyt duże komórki i związana z tym słabsza przemiana materii.

Moore (22) stwierdził, że nie ma prostej zależności między przebiegiem podziału meiotycznych a osadzaniem nasion. Autor jest zdania, że główną przyczyną zakłóceń w mejozie są uniwalenty, chociaż niektóre czynniki natury fizjologicznej czynią rośliny bardziej skłonne do wydawania nasion aneuploidalnych. Według obserwacji własnych rośliny aneuploidalne w porównaniu do euploidalnych odznaczają się w większym stopniu nieregularną mejozą mimo to osadzanie nasion jest niekiedy względnie dobre. Selekcja prowadzona wyłącznie w oparciu o dobrą płodność roślin jest niewystarczająca, gdyż nie eliminuje biotypów słabo zrównoważonych cytogenetycznie.

Zdania badaczy co do przydatności selekcji na względnie prawidłową mejozę są podzielone. Jedni uważają, że selekcja prowadzona w oparciu o regularną mejozę nie daje wyraźnych i zadowalających rezultatów (23) podczas gdy inni otrzymali dobre wyniki (1, 24). Moim zdaniem selekcja może dać jedynie dobre kreacje hodowlane, o wysokiej płodności, jeśli będzie prowadzona w miarę możliwości wszechstronnie uwzględniając cały kompleks czynników warunkujących dobre osadzanie nasion. Przy selekcji winno się uwzględniać stopień zakłóceń w podziałach meiotycznych, a w szczególności częstotliwość mikrojąder w tetradach, jako stosunkowo prosty a zarazem dobry wskaźnik zakłóceń. Należy, jak się wydaje, eliminować pojedynki o większej częstotliwości tetrad z mikrojądrami. Dobrym kryterium oceny materiału jest płodność pyłku, która uwarunkowana jest zarówno cytogenetycznie jak i przez czynniki natury fizjologicznej. Wreszcie trzecim kryterium oceny materiału winno być dobre osadzanie nasion, które zależy od całego kompleksu czynników. Przy selekcji należy zwracać uwagę na dobre osadzenie nasion w pojedynczych kłosach roślin. Nie należy prowadzić selekcji wyłącznie w oparciu o ciężar nasion z roślin, gdyż może to prowadzić do preferowania pojedynków o zbyt dużych nasionach, wśród których jest zwykle większy odsetek nasion aneuploidalnych a w szczególności hyperploidalnych.

Należy zwracać uwagę przy selekcji na te rody, które wykazują tendencję do względnego dziedziczenia dobrej płodności. Jedynie więc połączenie dobrej płodności roślin z innymi korzystnymi cechami żyta tetraploidalnego może dać dobre efekty hodowlane.*

* Niniejszy artykuł został opracowany i oddany do druku przed I Międzynarodową Konferencją Żytnią, która odbyła się w Poznaniu w dniach 10—15. V. 1965 r.

LITERATURA

1. Bremer G. and Bremer-Reinders D. A.: 1954. *Euphytica*. Vol. 3.
2. Chin T. C.: 1943. *Botanical Gazette* No. 104.
3. Ellerström S.: 1959. Effect of aneuploids on the Yield of Tetraploid Rye. Reprinted from *Wheat Informations Service*, No. 9—10.
4. Elliott F. C.: *Hodowla roślin i cytogenetyka*. PWRiL. Warszawa, 1964.
5. Filutowicz A.: 1956. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Roln.*, zeszyt 1.
6. Hakansson A. and Ellerström S.: 1950. *Hereditas*, B. 36.
7. Heneen W.: 1962. *Hereditas*, B. 48.
8. Hilbert G.: 1957. *Hereditas*. B. 43.
9. Iwanow A. P.: 1961. *Roż. Izdat. Sielchoz. Literatury, Żur. i Płak. Leningrad—Moskwa*.
10. Jain S. K.: 1960. *Bibliographia Genetica*. Vol. 19. No. 1.
11. Lewitsky G. A.: *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breeding*. Vol. 27.
12. Lima-de-Faria A.: 1952. *Chromosoma*. B. 5.
13. Łączyńska-Hulewiczowa T.: 1956. Zmienność sztucznych poliploidów. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Roln.*, Zeszyt I.
14. Müntzing A.: 1943. *Hereditas*, B. 29.
15. Müntzing A.: 1943. Double Crosses of Inbred Rye. *Botaniska Notiser*.
16. Müntzing A.: 1946. *Hereditas*, B. 32.
17. Müntzing A.: 1951. *Hereditas*, B. 37.
18. Müntzing A.: 1954. *Hereditas*, B. 40.
19. Müntzing A.: 1958. A New Category of Chromosomes. Reprinted from *Proceedings of the X International Congress of Genetics* Vol. 1.
20. Müntzing A.: 1963. *Hereditas*, B. 49.
21. Müntzing A.: 1963. *Hereditas*, B. 50.
22. Moore K.: 1963. *Hereditas*, B. 50.
23. Morrison J. W.: 1956. *Canad. Journ. Agric. Sci.* 36.
24. Plarre W.: 1954. *Zeitschr. Pflanzenzüchtung*. B. 33.
25. Roserweir J. and Rees H.: 1962. *Nature*. 195.
26. Ruebenbauer T. i Müller K.: 1963. *Biuletyn IHAR*, nr 5—6.
27. Schwanitz F.: 1950. *Züchter*, B. 20.
28. Słaboński A.: 1964. *Studia nad żytem tetraploidalnym*. *Zeszyty Naukowe WSR w Szczecinie*, nr 14.
29. Tarkowski Cz.: 1961. *Hodowla Roślin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo*, tom 5, zeszyt 1.
30. Tarkowski Cz.: 1964. *Hodowla Roślin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo*, t. 8, z. 1.