

ROLA MATERIAŁU WYJŚCIOWEGO W HODOWLI POLIPLOIDALNEJ

A. KUŹDOWICZ

Zakład Cytologii i Genetyki IHAR — Bydgoszcz

Wraz z odkryciem w 1937 r. prostej i skutecznej metody wytwarzania poliploidów, za pomocą kolchicyny (Blakeslee i Avery oraz Nebel i Ruttle) zaistniały eksperymentalne możliwości zastosowania i wykorzystania poliploidalności w praktycznej hodowli roślin. I rzeczywiście dzięki kolchicynie prawie że u wszystkich roślin uprawnych udało się wytworzyć rasy poliploidalne. Duże nadzieje, jakie początkowo pokładano w tych sztucznych poliploidach, rozwiały się jednak dość szybko, gdyż formy te nie dały od razu takich korzyści, jakich się po nich spodziewano. Zagadnienie sztucznych poliploidów nie było więc tak proste, jak to się początkowo zdawało. Dopiero później zrozumiano, że sama przemiana rośliny diploidalnej w poliploidalną niczego jeszcze nie daje, a stwarza jedynie szerszą podstawę do dalszej pracy selekcyjnej.

Ten pierwszy okres badań nad poliploidyzacją cechuje nagromadzenie materiału porównawczego pomiędzy normalnymi roślinami a eksperymentalnie wytworzonymi poliploidami. Na podstawie wyników tych badań nad poszczególnymi gatunkami sztucznych poliploidów można było dopiero wyciągnąć wnioski o różnej reakcji poszczególnych gatunków, a nawet poszczególnych genotypów, na zwiększenie liczby chromosomów. Okazało się, że nie wszystkie rośliny w równym stopniu nadają się do hodowli poliploidalnej i że poliploidalność nie przy każdej roślinie jest zjawiskiem korzystnym. Istnieją na pewno i takie genomy, których uwielokrotnienie niekoniecznie prowadzi do ulepszenia selekcyjnie korzystnych cech. Nie zawsze również w klimatach krańcowych spotyka się tylko poliploidy. Przykładem może być tu jęczmień, najstarszy z naszych zbóż uprawnych.

O ile więc nie można liczyć na dodatni efekt poliploidyzacji u wszystkich roślin, trzeba więc zastanowić się, które z nich mogą dać wyniki w tego rodzaju hodowli i tylko takimi roślinami się zająć, a nie kolchicynować wszystkie gatunki uprawne, jak to początkowo robiono. Do takiego wniosku doszedł między innymi Levan (1948), który przeprowadził obszerne badania nad sztucznymi poliploidami.

Kiedy stało się jasne, że każdy nowy poliploid różni się od naturalnych poliploidów tym, że nie może być od razu przydatny w uprawie i że trzeba nad nim jeszcze pracować, wtedy bliżej i dokładniej zainteresowano się teoretyczną stroną tego zjawiska. Levan tłumaczy je w następujący sposób. Każdy samorzutny gatunek roślinny, dziki czy uprawny, jest rezultatem długoletniego procesu ewolucji, w którym to okresie dla zabezpieczenia największej żywotności gatunku przed niekorzystnymi warun-

kami środowiska genotyp jego uległ zbalansowaniu. Zdwojenie liczby chromosomów pociąga za sobą naruszenie kompleksu genetycznego i dlatego nowe poliploidy jako formy genetycznie niezbalansowane wykazują szereg cech ujemnych, które ulepszyć można dopiero za pomocą dalszej selekcji.

Sztuczne poliploidy wykazują np. przede wszystkim jedną ważną cechę użytkową, a mianowicie wybitny rozwój organów wegetatywnych. Jednak właściwość ta, sama w sobie korzystna, nie może być wykorzystana tak długo, dopóki nie uzyska się genetycznego zbalansowania takich form, zgodnego z nową liczbą chromosomów.

Trzeba tu jeszcze podkreślić, że wraz ze zwiększeniem się liczby chromosomów, a więc masy jądra, zwiększa się także ilość cytoplazmy, jednak zwykle w nieco większym stopniu i stąd stosunek plazmo-jądrowy zmienia się.

Jak wiemy w komórkach każdego gatunku istnieje tendencja do zachowania stałości stosunku między masą jądra i cytoplazmą. Zwiększenie masy cytoplazmy pociągać musi za sobą i zwiększenie poszczególnych składników komórki. To zachwianie równowagi między jądrem a cytoplazmą może być również jedną z przyczyn występowania fizjologicznych zaburzeń w generacjach surowych poliploidów. W cytoplazmie, jak to już dziś wszyscy przyznają, występują również i samoodtworzające się składniki posiadające właściwości dziedziczne.

Levan ustalił następnie szereg ogólnych prawideł, które wskazują, jakiego materiału wyjściowego należy użyć, aby uzyskać wyniki dodatnie w hodowli poliploidalnej. Do stosowania tej metody hodowlanej najbardziej nadają się;

1. Rośliny o niewielkiej liczbie chromosomów, gdyż te wszystkie rośliny, które posiadają większe liczby chromosomów, są już często poliploidami i dalsze uwielokrotnianie genomu może doprowadzić do przekroczenia optimum genomowego, co może być jednocześnie związane ze spadkiem wydajności względnie z objawami karłowatości.

2. Rośliny obcopolne stanowią lepszy materiał do hodowli poliploidalnej aniżeli samopolne. Dzięki obcozapyleniu materiał wyjściowy, a także i „sztuczne poliploidy“ począwszy od C_1 są stale w stanie heterozygotycznym, a więc istnieją lepsze warunki dla selekcji.

3. Praktyczne wyniki powinny dać najszybciej te rośliny, u których wykorzystujemy w praktyce organa wegetatywne, a nie nasiona względnie owoce. Autopoliploidy są bowiem z reguły gorzej płodne aniżeli ich diploidalne rasy wyjściowe. U roślin, które uprawiamy dla ich organów wegetatywnych, niżka produkcji nasion nie odgrywa tak dużej roli, jak u tych, z których zbieramy nasiona i owoce.

Ta trzecia teza Levan'a oparta jest na faktach zmniejszonego zawiązywania nasion, które spotykamy u prawie wszystkich sztucznych poliploidów. Dla roślin uprawianych na nasiona jest to cecha wybitnie ujemna.

Najbardziej przydatne do hodowli poliploidalnej będą więc te rośliny, które odpowiadają wszystkim trzem wymaganiom. I rzeczywiście wysunięte przez Levan'a tezy okazały się słuszne. Pierwsze nowe odmiany poliploidalne, które przewyższają dotychczasowe odmiany, dały właśnie rośliny odpowiadające wszystkim trzem wymaganiom: Są to buraki cukrowe.

we i pastewne, rzepa, koksagiz, koniczyny oraz rajgras angielski. Jeszcze w 1948 r. Levan zaliczał rzepę do tych roślin, które wtedy wykazywały tak niskie właściwości użytkowe, że jej praktyczne możliwości wykorzystania wydawały się być wątpliwe. W roku 1955 Josefsson podał wyniki siedmioletnich doświadczeń porównawczych przeprowadzonych z rzepą w różnych punktach Szwecji. Tetraploidalna rzepa daje plony korzeni przewyższające niektóre odmiany diploidalne o 37%, a daje ona również i wyższe ogólne plony suchej masy. Poza tym tetraploidy te wykazują szybszy rozwój niż diploidy i utrzymują swoją przewagę nad diploidami tak w sprzyjających, jak i nie sprzyjających warunkach. Szwedzka rzepa tetraploidalna oznacza bez wątpienia postęp w hodowli roślin korzeniowych w Szwecji.

Jednak i tetraploidy roślin odpowiadających tylko dwóm pierwszym wymaganiom dały już również dodatnie wyniki (gryka, żyto). Ostatnio odmiany tetraploidalne hoduje się także wśród roślin samopylnych, które pod względem plonu zielonej masy przewyższają odmiany wyjściowe — seradela (T. Hulewicz, 1955).

Te pierwsze niepowodzenia w hodowli poliploidalnej i pierwsze praktyczne wyniki wśród roślin obcopylnych, a więc tam gdzie początkowo najmniej liczone na pomyślne rezultaty, usiłuje G. Becker (1956) wytłumaczyć z punktu widzenia genetyki ewolucyjnej.

Główną winę zdaniem tego badacza ponoszą teoretycy, którzy zjawisko poliploidalności tłumaczyli przez długi czas w oparciu o teorię tzw. czystych linii. Do tego przyczynił się również jeszcze i dziś często wypowiedziany pogląd, że poliploidalność jest jakimś specjalnym rodzajem mutacji. Dziś już jednak wiemy, że poliploidalność to nie wynik sumującego działania genów, a przede wszystkim problem genetyki ewolucyjnej. Poliploidalność jest tylko typem mutacji tzw. genomowej.

W pierwszym okresie do badań nad poliploidami brane były pod uwagę przede wszystkim autopoliploidy i to głównie czystych linii. Przez porównanie tych genetycznie czystych rodów diploidalnych z ich autopoliploidami usiłowano wyjaśnić wpływ podwojenia chromosomów na różne cechy morfologiczne i fizjologiczne. Badania te przeprowadzone na różnych gatunkach nie wykazały jednak żadnych ogólnych prawideł, jakie występować miały przy przejściu rośliny ze stanu diploidalnego do poliploidalnego. Co dziwniejsze, wyniki analiz poszczególnych właściwości nie zgadzały się często ze sobą, a nawet różni badacze otrzymywali często zupełnie odmienne wyniki na tych samych obiektach.

Również badania nad wydajnością przeprowadzone na tych pierwszych generacjach poliploidalnych wykazały, że autopoliploidalne rody i pod tym względem w najlepszych wypadkach dorównują jedynie średniej wydajności diploidów, a już zupełnie nie wytrzymują porównania z naturalnymi poliploidami.

Dzięki badaniom nad tymi sztucznymi poliploidami poczyniono jednak ważne spostrzeżenie, że więcej nadziei rokuje autopoliploidy u obcopylnych roślin, a nie u samopylnych, gdzie według wskazań teorii należało się spodziewać najlepszych wyników.

Samopylne rośliny nie mogły dać dodatniego wyniku przy poliploidyzacji, ponieważ są to formy homozygotyczne, a przez to i niezmiennie.

Natomiast u obcopylnych roślin dzięki ich heterozygotyczności silnie występował efekt poliploidyzacji.

Aby więc hodowla poliploidów mogła dać dodatnie wyniki, konieczne jest użycie do poliploidyzacji form heterozygotycznych, a nie czystych linii. W następnych pokoleniach nowowytworzonych poliploidów trzeba zaś prowadzić wieloletnią intensywną selekcję. Ta wypowiedź Becker'a nie jest nowa. Oparta jest ona również na tezach Levan'a, z których wynika, że materiał wyjściowy w hodowli poliploidalnej powinien być genetycznie zróżnicowany. Do poliploidyzacji oprócz silnie heterozygotycznych i mało dotąd hodowlane opracowanych roślin nadają się również, zdaniem Beckera, rośliny dzikie względnie formy prymitywne, a także sztucznie wytworzone formy heterozygotyczne, a więc mieszańce F-1 ras, gatunków, a nawet rodzajów.

Przykładem tego, co może dokonać hodowla poliploidów u roślin mało opracowanych, jest cytowana już wyżej rzepa, która w plonach przewyższa najlepsze odmiany diploidalne. Tetraploidalne koniczyny są natomiast pięknym przykładem wykorzystania w hodowli poliploidalnej materiału mieszańcowego do tworzenia nowych form. Najlepszy tetraploidalny ród koniczyny czerwonej w Svalöf powstał przez zdwojenie liczby chromosomów mieszańca pierwszego pokolenia otrzymanego ze skrzyżowania dwóch odmian Wambosa \times Merkur. Ród ten daje o 10 — 15% wyższe plony niż odmiany wyjściowe, a w niektórych okręgach nawet plony te są o 30% wyższe. W hodowli koniczyny poliploidalnej poczyniono jeszcze jedną ciekawą obserwację, a mianowicie jeden z rodów hodowlanych w Ultunie, który tam był najlepszy, nie wypadł tak dobrze w Svalöf. Dlatego też jednym z ważnych zagadnień, jakie powstało przed szwedzką hodowlą poliploidów, było wynalezienie dla poszczególnych terenów uprawnych odpowiednich rodów tetraploidalnych.

Szwedzka hodowla poliploidów w odniesieniu do materiału wyjściowego poczyniła jeszcze jedno ważne spostrzeżenie, a mianowicie, że dużą rolę przy poliploidyzacji odgrywa nie tylko intensywna selekcja, ale również i selekcja w obrębie diploidalnych rodziców. O ile np. u żyta użyjemy do poliploidyzacji dobrze płodnych roślin, to wtedy i płodność tetraploidów będzie większa niż u nieselekcjonowanego materiału wyjściowego. Obserwowana w potomstwie amfidiploidalnych mieszańców pszeniczo-żytnich depresja wsobna polega prawdopodobnie również na wrażliwości genomu żytniego na chów wsobny. O ile jednak użyje się do krzyżówki pszenica \times żyto rodów żyta, odpornych na chów wsobny i samopłodnych, to wtedy efekt takiej krzyżówki będzie lepszy (Kuckuck, 1951). Dalszym przykładem wykorzystania w hodowli poliploidów metody krzyżowania może być gryka. Wraz ze zdwojeniem liczby chromosomów w komórce powstaje nowy kompleks jądrowy, który z kolei wywołuje powstanie nowych cech morfologicznych i biologicznych. Jeszcze większą, tak zwaną zmienność kombinacyjną (mieszańcową) form wyjściowych, wywołamy krzyżując ze sobą takie sztucznie wytworzone formy poliploidalne. Taką właśnie metodę zastosował A. R. Żebrak (1955). Przez skrzyżowanie nowych eksperymentalnie wytworzonych autotetraploidów różnych odmian gryki otrzymał on międzyodmianowe amfidiploidy tej rośliny. Zmienność tych form pod względem cech biologicznych i morfologicznych była o wiele większa niż u autotetraploidów, a już wybitnie przewyższały one pod

tym względem diploidalne odmiany wyjściowe. Amfidiploidy te stanowią nie tylko nowe formy gatunkowe, ale i cenny materiał wyjściowy dla dalszej pracy hodowlanej.

Również i w pracach naszego Zakładu mamy przykłady, że dopiero oparcie hodowli sztucznych poliploidów na materiale silnie heterozygotycznym, względnie na gatunkach hodowlanie mało opracowanych, może dać pomyślne wyniki. Kiedy początkowo A. Filutowicz do poliploidyzacji buraków cukrowych użył czystych odmian handlowych wyniki nie zapowiadały się obiecująco. Dopiero kolchicynowanie mieszańców F-1 różnych odmian doprowadziło do wytworzenia nowej odmiany tetraploidalnej buraka, o której będzie mowa w specjalnym referacie. Tetraploidalny rajgras angielski wyprowadzony w naszym Zakładzie pochodzi również z populacji miejscowej rajgrasu, a więc z materiału silnie heterozygotycznego.

W Zakładzie Cytologii i Genetyki IHAR prowadzimy także od kilku lat prace nad rolą materiału wyjściowego w hodowli poliploidalnej roślin samopylnych, przy czym obiektem badań są pomidory. Materiałem wyjściowym były odmiany handlowe gatunku *Lycopersicum esculentum* Mill, *Immun*, *Potentat*, *Earliest of All* oraz gatunek dziki pomidora *Lycopersicum pimpinellifolium* Mill, a także mieszańec międzygatunkowy *Lycop. esculentum* c. v. *Immun* × *Lycop. pimpinellifolium* oraz mieszańec międzyodmianowy *Potentat* × *Mory 33*. Kolchicynowanie przeprowadziliśmy na siewkach w stadium liścieniowym. W roku następnym rozmnożyliśmy ten „surowy“ materiał poliploidalny. W czasie kwitnienia i owocowania już w pierwszym pokoleniu (C_1) stwierdziliśmy bardzo dobre zawiązywanie owoców u tetraploidów *Lycop. pimpinellifolium* i u mieszańca międzygatunkowego *Lycop. pimp.* × *Lycop. escul.* Natomiast tetraploidy odmian handlowych, a także mieszańec międzyodmianowy *Potentat* × *Mory 33*, zawiązały małe ilości owoców. Pod względem wielkości owoców tetraploidy *Lycop. pimpinellifolium* i mieszańca międzygatunkowego *Lycop. pimp.* × *Lycop. esculentum* wykazały zwiększenie wagi owocu. Natomiast tetraploidy mieszańca międzygatunkowego *Potentat* × *Mory 33* i odmian handlowych z wyjątkiem odmiany *Immun* wykazują tylko nieznaczne zmniejszenie wielkości owocu w pierwszym pokoleniu po kolchicynowaniu. Odmiana *Immun* zmniejszyła bardzo silnie owoce (z 60 g na 10 — 15 g). Tak samo mniej więcej zachowywały się i jedne i drugie tetraploidy i w pokoleniu C_2 .

Jak na materiał surowy, tak tetraploidy *Lycop. pimp.* jak i mieszańca międzygatunkowego *Lycop. pimp.* × *Lycop. esculentum* okazały się również stosunkowo dobrze płodne. Pod względem ilości zawiązanych nasion ustępowały one tylko nieznacznie formom wyjściowym. Tetraploidy odmian handlowych zawiązują natomiast nasiona bardzo słabo.

Trzecie pokolenie tych tetraploidów poddaliśmy dokładniejszym badaniom. Przebadaliśmy przebieg mejozy oraz dokonaliśmy pomiarów komórek szparkowych i ziarn pyłku. Te dwie cechy ulegają, jak wiemy, zawsze zwiększeniu przy sztucznej poliploidyzacji. Natomiast naturalne poliploidy nie zawsze wykazują zwiększenie rozmiarów komórek. Mejoza u tetraploidów *Lycop. pimp.*, jak i u mieszańca międzygatunkowego *Lycop. pimp.* × *escul.*, przebiega bez zaburzeń. W diakinezie występują

z reguły 24 biwalenty. Nie obserwuje się u nich na ogół tworzenia multiwalentów.

Natomiast tetraploidy odmian uprawnych wykazują w czasie mejozy układy kwadriwalentne z większą lub mniejszą ilością układów nieparzystych. Rozdział chromosomów w anafazie jest u nich nierówny.

To różne zachowanie się jednych i drugich tetraploidów w mejozie jest prawdopodobnie jedną z przyczyn większej lub mniejszej płodności tych form. Płodność, a więc procent zawiązanych nasion, jest bardzo mała u tetraploidów odmian handlowych, natomiast tetraploidy gatunku dzikiego i mieszańca międzygatunkowego tylko nieznacznie ustępują w płodności formom wyjściowym.

Tetraploidy *Lycop. pimpinellifolium* mają zwiększone rozmiary owocu. Jedna linia wykazuje owoce dwukrotnie większe, a inna nawet czterokrotnie większe. Tetraploidy mieszańca międzygatunkowego mają również powiększone owoce. Tetraploidy odmian handlowych z wyjątkiem odmiany Immun mają już w trzecim pokoleniu tak duże owoce, jak odmiany wyjściowe. U tetraploidu mieszańca międzyodmianowego nie obserwujemy zmiany w wielkości owocu.

Tak jak silnie obniżona jest płodność u tetraploidów odmian handlowych, tak również i ilość zawiązanych owoców ulega wybitnemu spadkowi. Natomiast u tetraploidów odmiany dzikiej i mieszańca międzygatunkowego nie obserwujemy gron przestrzelonych. Nie wykazują one wprawdzie gron o tak dużej ilości owoców jak odmiana dzika, jednak dzięki ciężarowi owoców przewyższają one w plonie ogólnym formę wyjściową.

Wśród następnych pokoleń tetraploidów odmian handlowych obserwuje się jeszcze zawsze takie rośliny, które przez cały okres wegetacji nie zawiązują w ogóle owoców, względnie dopiero pod koniec tego okresu zawiążą jeden lub dwa owoce z kilkoma nasionami. U tetraploidów odmiany dzikiej zjawiska tego nie zaobserwowaliśmy nigdy.

Tak jedna jak i druga kombinacja tetraploidów wykazuje powiększenie rozmiarów komórek szparkowych i ziarn pyłku. Również wykazują one silniejszy rozwój organów wegetatywnych.

W przeciwieństwie do tetraploidów odmian uprawnych tetraploidy *Lycop. pimpinellifolium*, mieszańca międzygatunkowego *Lycop. pimp.* × *Lycop. escul.* nie wykazują opóźnień w rozwoju. Wykazują one bardzo wysokie wskaźniki żywotności i stanowią jednocześnie nowe ustalone odmiany.

Wyniki, jakie dały tetraploidy dzikiego gatunku pomidora *Lycop. pimpinellifolium* i mieszańców międzygatunkowych *Lycop. pimp.* × *Lycop. escul.* wskazują wyraźnie, że również u roślin samopylnych hodowla poliploidów może dać wyniki, jednak hodowlę należy tu również oprzeć na materiale heterozygotycznym, a więc na mieszańcach międzygatunkowych, międzyrodzajowych, a także na gatunkach pierwotnych i prymitywnych. I chociaż pewnych zjawisk występujących w hodowli poliploidów nie potrafimy jeszcze dziś teoretycznie wytłumaczyć, a tym bardziej nimi pokierować, to jednak właściwe zastosowanie podstawowych założeń tej metody daje już dziś możliwość wykorzystania poliploidalności w praktycznej hodowli. Dotychczasowe wyniki uzyskane nad sztucznymi poli-

ploidami pogłębiły jednak nasze wiadomości w tym zagadnieniu na tyle, że możemy już uważać hodowlę poliploidalną za jedną z pomyślnie zapowiadających się metod hodowlanych przyszłości.

LITERATURA

1. Becker G. (1954): Problematik der Pflanzenzüchtung. Deutsche Akad. der Landw., zu Berlin.
2. Josefsson A. (1955): Tetraploid turnips a progress in Swedish root crop breeding. *Hereditas*, 41, s. 285 — 287.
3. Kuckuck A. (1951): Pflanzenzüchtung in Schweden. Entwicklung und Probleme Neuzeitlicher Pflanzenzüchtung. Berlin.
4. Leván A. (1948): Cytogeneticzeskij Otdiel 1931 — 1947 r., s. 290 — 310. Sval'skaja Sielekcionnaja Stancja. Tłum. z ang. Moskwa 1955.
5. Müntzing A. (1948): Iskusstwiennaja poliploidija ziernowych kultur, s. 311 — 325, tamże.
6. Żebrak A. R. i E. H. (1955): Izmienčiwost miežsortowych amfidiploidow grečichi. *Bot. Žurn.*, t. 40, nr 2, s. 189 — 199.