

S. SULINOWSKI
Zakład Roślin Pastewnych IUNG
Zespół Hodowli Traw w Przebędowie

ZAGADNIENIE MIESZAŃCÓW MIĘDZYGATUNKOWYCH I MIĘDZYRODZAJOWYCH U TRAW Z RODZAJÓW *LOLIUM* i *FESTUCA*

CZEŚĆ I. MIESZAŃCE W OBRĘBIE RODZAJU *LOLIUM*

W dziedzinie hodowli traw pastewnych, podobnie jak w hodowli niektórych innych roślin uprawnych, pewne możliwości tkwią w wykorzystaniu mieszańców międzygatunkowych jako źródła nowych form użytkowych. Interesującą grupę traw stanowią pod tym względem gatunki z rodzajów *Lolium* (życica, rajgras) i *Festuca* (kostrzewa). Od dawna wiadomo, że niektóre gatunki tych traw krzyżują się między sobą zarówno w obrębie rodzajów jak i pomiędzy rodzajami. Wiele mieszańców międzygatunkowych i międzyrodzajowych otrzymano na drodze krzyżówek eksperymentalnych, wiele także opisano spontanicznych mieszańców tego typu. Dawniejsze prace z tego zakresu dostarczyły sporo danych o zdolności krzyżowania się niektórych gatunków między sobą i pozwoliły opracować szereg hipotez co do istniejących pokrewieństw filogenetycznych w tej grupie traw.

W okresie międzywojennym najobszerniejsze badania z tego zakresu przeprowadził w Wielkiej Brytanii prof. T. J. Jenkin, który pracował przez długi okres czasu w Walijskiej Stacji Hodowli Roślin w Aberystwyth. Prace tego autora znalazły wyraz w obszernym cyklu publikacji. Podobne badania, jednakże w znacznie węższym zakresie, prowadzono także w niektórych innych krajach. Ówczesne próby wykorzystania mieszańców międzygatunkowych w praktycznej hodowli traw nie powiodły się, gdyż nie potrafiono przezwyciężyć niepłodności mieszańców. Dotyczy to zwłaszcza mieszańców w obrębie rodzaju *Festuca* i pomiędzy rodzajami *Lolium* i *Festuca*, gdyż niektóre krzyżówki w obrębie rodzaju *Lolium* dają mieszańce płodne.

W ostatnich latach obserwuje się w tej dziedzinie wyraźny postęp, który wynika z możliwości otrzymywania płodnych form alloploidalnych (amfiploidalnych) poprzez działanie kolchicyną na niepłodne pokolenie F_1 mieszańców, lub poprzez krzyżowanie gatunków, u których uprzednio zdwojono liczbę chromosomów na drodze indukcji poliploidalnej.

Pierwsza część artykułu poświęcona jest mieszańcom w obrębie rodzaju *Lolium*, w drugiej części omówione będą mieszańce w obrębie

rodzaju *Festuca*, natomiast w trzeciej — mieszańce międzyrodzajowe typu *Lolium-Festuca* i *Festuca-Lolium*.

Rodzaj *Lolium* reprezentowany jest przez stosunkowo niewielką liczbę gatunków, z których obcopolne (allogamiczne) są *L. perenne* L., *L. multiflorum* Lam. i *L. rigidum* Gaud., natomiast samopolne (autogamiczne) — *L. temulentum* L., *L. remotum* Schrk., *L. loliaceum* Hand.-Maz. i *L. persicum* Boiss. et Hoh. Gatunki obcopolne łączone bywają w odrębną sekcję *Eulolium* G. et G., natomiast gatunki samopolne — w sekcję *Craepalia* Godr.

W uprawie duże znaczenie mają przede wszystkim dwa gatunki: *L. multiflorum* (życica wielokwiatowa, rajgras włoski) i *L. perenne* (życica trwała, rajgras angielski). W Australii uprawiane bywają różne formy *L. rigidum* jako tzw. rajgrasy Wimmera.

L. multiflorum (syn. *L. italicum* A. Br.) tworzy szereg form różniących się trwałością, przeciętnie jednak gatunek ten tworzy formy znacznie mniej trwałe niż *L. perenne*. Typowa forma *L. multiflorum* jest często określana jako dwuletnia i forma ta jest głównie uprawiana. Jest to forma ozima, która przy wiosennym wysiewie zasadniczo nie wykłusza się. Wiele form *L. multiflorum*, określanych jako dwuletnie, można utrzymywać przez szereg lat drogą corocznego klonowania. Znana jest od kilkudziesięciu lat w uprawie roczna forma tzw. życica westerwoldzka, określana jako *L. multiflorum* var. *westerwoldicum* lub jako *L. westerwoldicum*. Haan (1955) podaje, że życica westerwoldzka weszła do uprawy około roku 1900. Forma ta została po raz pierwszy wyselekcjonowana przez rolników holenderskich w rejonie Westerwolde jako odmiana miejscowa. Rolnicy wysiewali życicę wielokwiatową wiosną i wybierali formy jare, które zakwitwały i dojrzewały w roku zasiewu. Formy takie odznaczały się szybszym wzrostem, były jednoroczne i utraciły zimoodporność. Ze względu na to, że życica westerwoldzka została po raz pierwszy wyselekcjonowana w Holandii, w nomenklaturze rolniczej nazywa się ją także niekiedy rajgrasem holenderskim. Wiadomo także, że w różnych formach życicy westerwoldzkiej występują biotypy jednoroczne i ściśle jare, oraz biotypy jednoroczne o charakterze przewódek. Te ostatnie, przy wysiewie jesiennym mogą przezimowywać zwłaszcza przy łagodniejszej zimie. Suworowa (1960) proponuje specjalną klasyfikację form *L. multiflorum* w zależności od trwałości i typu rozwoju (typ jary, przewódkowy i ozimy).

Lolium perenne tworzy również formy różniące się trwałością, nie występują jednak w tym gatunku formy roczne.

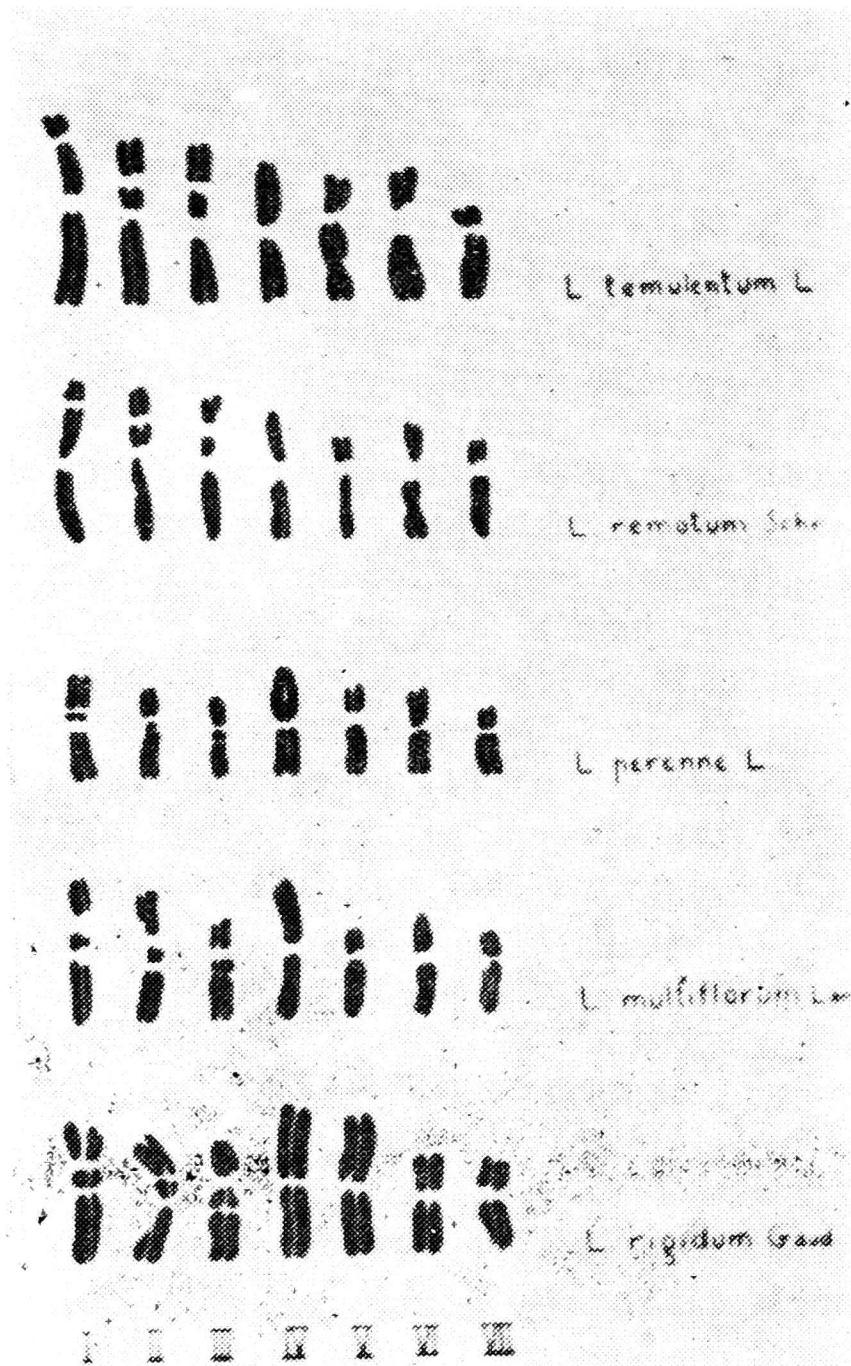
Poza gatunkami *L. multiflorum* i *L. perenne* — wszystkie pozostałe gatunki z rodzaju *Lolium* są jednoroczne, przy czym niektóre z nich tworzą także formy jednoroczne zimujące.

Podstawową liczbą chromosomów u wszystkich gatunków *Lolium* jest $x = 7$. Wszystkie gatunki *Lolium* występujące w stanie naturalnym są diploidalne i mają $2n = 2x = 14$ chromosomów (Jenkin, 1959; Terrell, 1966). W związku z tym niektórzy autorzy przypuszczają, że ewolucja gatunków w rodzaju *Lolium* odbywała się głównie na drodze mutacji genowych i chromosomowych, a poliploidyzacja nie odgrywała w tym wypadku zasadniczej roli. Ahloowalia (1967) jest zdania, że młody rodzaj *Lolium* będzie dopiero w przyszłości ewoluować w kierunku form tetraploidalnych. Malik i Thomas (1966) nie wykluczają możliwości ewentualnego powstawania w przyrodzie poliploidalnych form *Lolium*, lecz przypuszczają, że jeżeli formy takie już obecnie samorzutnie powstają, to giną nie wytrzymując konkurencji z formami diploidalnymi *Lolium*.

Na uwagę zasługuje jednak fakt, że drogą kolchicynowania zdołano wytworzyć wiele form tetraploidalnych wśród uprawnych gatunków *Lolium*. Formy tetraploidalne *L. perenne* otrzymali Myers (1939), Shalygin (1941), Filutowicz (1956), Wit (1959) i Ahloowalia (1967); natomiast tetraploidalne formy *L. multiflorum* uzyskali Shalygin (1941), Wit (1958, 1959), Hertzsch (1959), Fürste (1962) oraz Schumann (1968a). Szereg tetraploidalnych form *L. multiflorum* uzyskano także w Przebądowie (Sulinowski i współp., niepubl.). Tetraploidalne formy życicy westerwoldzkiej uzyskali Wit i Speckman (1955), Stuczyński, Kamińska i Nałęczńska (1963) oraz Barclay i Armstrong (1966). Dotychczasowe próby uprawy form tetraploidalnych *Lolium* wskazują, że szczególnie interesujące są tetraploidy życicy wielokwiatowej i westerwoldzkiej (m. in. Guyer, 1964, 1965, 1966; Adler, 1964; Thöni, 1965 oraz Harkess, 1966).

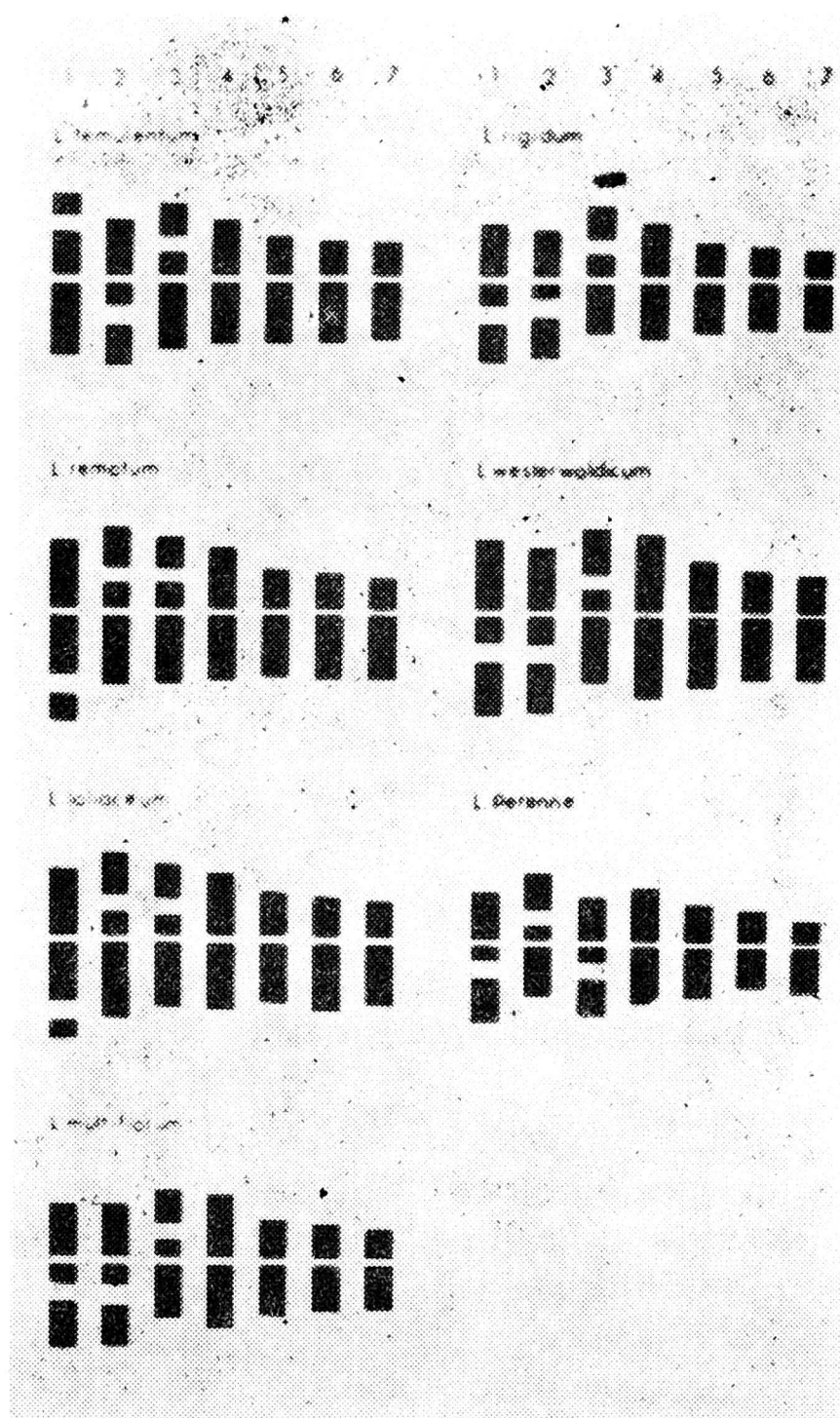
Kariotyp gatunków z rodzaju *Lolium* jest dość dobrze poznany. Essad (1954) ponumerował chromosomy i podał kariogramy chromosomów dla 5 gatunków *Lolium*: *L. perenne*, *L. multiflorum*, *L. rigidum*, *L. temulentum* i *L. remotum*. Z badań Essada wynika, że gatunki te charakteryzują się dużym podobieństwem pod względem morfologii garniturów chromosomowych. Na podstawie pewnych szczegółów autor ten wydzielił grupy kariotypowe *L. remotum* — *L. temulentum*, *L. perenne* — *L. multiflorum* i *L. rigidum*, przy czym ten ostatni gatunek przypomina bardziej grupę drugą. Kariogramy chromosomów 5 gatunków *Lolium* według Essada podane są na rys. 1.

Bardziej precyzyjne i obszerniejsze badania kariologiczne w rodzaju *Lolium* przeprowadzili Malik i Thomas (1966). Autorzy ci podali idiogramy i względne wymiary długości chromosomów i ich ramion dla 7 gatunków *Lolium*: *L. perenne*, *L. multiflorum*, *L. westerwoldicum*, *L. rigidum*, *L. temulentum*, *L. remotum* i *L. loliaceum*. Z badań Essada oraz Malika i Thomasa wynika, że w jednym genomie (7 chromosomów) wszystkich badanych gatunków *Lolium* występują 3 chromosomy (nr I,



Rys. 1. Kariogramy chromosomów 5 gatunków *Lolium* (wg Essada, 1954) Od góry: *L. temulentum*, *L. remotum*, *L. perenne*, *L. multiflorum* i *L. rigidum*

II i III), które mają po jednym wtórnym przewężeniu i zaopatrzone są w satelity (trabanty). Malik i Thomas ponadto zwracają uwagę, że w grupie gatunków obcopolnych na I chromosomie wtórne zwiężenia umiejscowione są submedialnie, natomiast w grupie gatunków samopylanych wtórne zwiężenia na I chromosomie zajmują pozycję subterminalną. Pozostałe chromosomy w genomach poszczególnych gatunków *Lolium* są ściśle dwuramiennie (bez wtórnych przewężeń), przy czym chromosom nr IV jest symetryczny, a pozostałe (nr V, VI i VII) mniej lub bardziej asymetryczne. Idiogramy chromosomów 7 gatunków *Lolium* według Malika i Thomasa podane są na rys. 2.



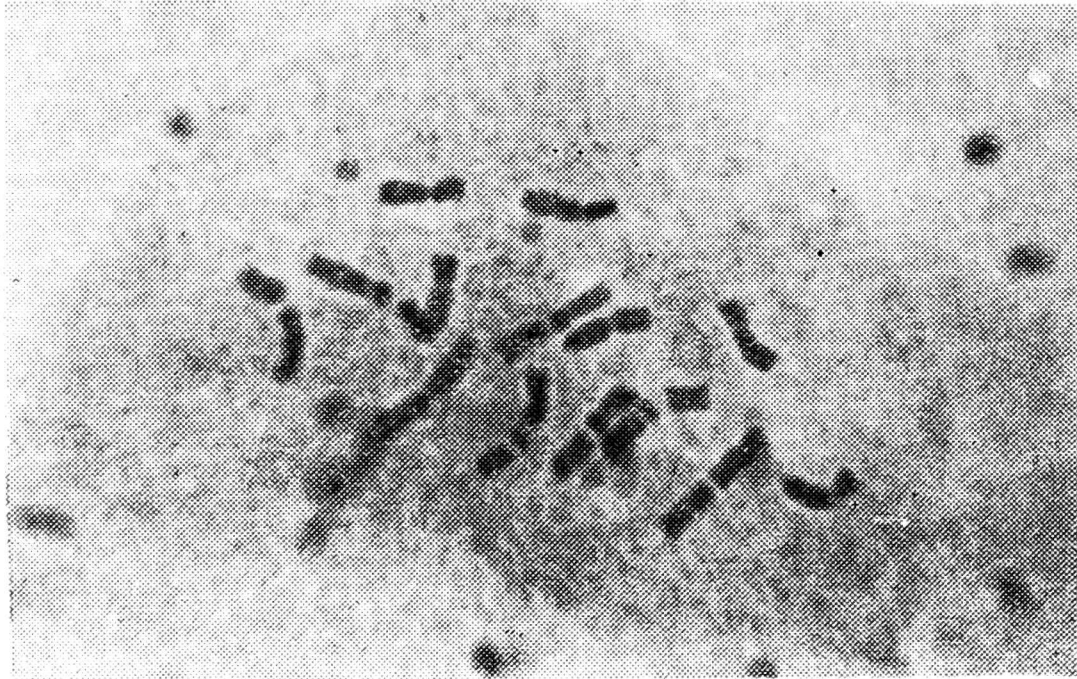
Rys. 2. Idiogramy chromosomów dla 7 gatunków *Lolium* (wg Malika i Thomasa, 1966). W pierwszej kolumnie od góry: *L. temulentum*, *L. remotum*, *L. loliaceum* i *L. multiflorum*. W drugiej kolumnie od góry: *L. rigidum*, *L. westerwoldicum* i *L. perenne*.

Z przytoczonych danych wynika, że garnitury chromosomowe gatunków *Lolium* mają podobną budowę morfologiczną. Według Malika i Thomasa chromosomy różnią się bezwzględną długością w zależności od gatunku, i tak np. w grupie gatunków allogamicznych najdłuższe chromosomy występują u *L. westerwoldicum*, a następnie uszeregować należy *L. multiflorum*, *L. rigidum* i *L. perenne*.

Oprócz wyżej wymienionych autorów kariotyp *L. perenne* i *L. temu-*

lentum badali Naylor i Rees (1958), a kariotyp *L. perenne* badał także Khatib-Chahidi (1966).

Na rys. 3 przedstawiona jest płytka metafazowa z chromosomami *L. multiflorum* (wg Sulinowskiego i Sękowskiej).



Rys. 3. Metafazowa płytka mitotyczna z chromosomami *L. multiflorum* (wg Sulinowskiego i Sękowskiej, orygin.)

W tabeli 1 podane jest zestawienie eksperymentalnie uzyskanych przez różnych autorów mieszańców międzygatunkowych w rodzaju *Lolium*. Z punktu widzenia hodowli roślin szczególnie interesujące są mieszańce pomiędzy *L. multiflorum* i *L. perenne*. Mieszańce takie znane są od dawna; w oparciu o mieszańce tego typu wyhodowano szereg odmian uprawnych życicy. Uprawne formy mieszańcowe *L. multiflorum* x *L. perenne* (i odwrotnie) określane bywają jako *L. multiflorum* var. *oldenburgicum*, lub jako *L. oldenburgicum*, czyli tzw. życica oldenburska (Ullmann, 1936; Klapp, 1952 i in.). Dla nieuprawnych form mieszańcowych stosowana bywa nazwa *L. hybridum* Hausskn., gdyż C. Haussknecht w 1888 r. jako jeden z pierwszych opisał spontaniczne mieszańce pomiędzy tymi gatunkami (wg Suworowej, 1960).

Beddows (1956) podaje, że pierwszą uprawną odmianą mieszańcową otrzymaną z krzyżówek między życicą wielokwiatową i trwałą była odmiana wyhodowana w Wielkiej Brytanii przez J. Gartona około 1893 r. Odmiana ta znalazła się na rynku nasiennym po raz pierwszy w 1908 r. pod nazwą „Perennialized Italian Ryegrass” i bywa uprawiana dotychczas. Z nowszych form tego typu znane są wyhodowane w różnych krajach odmiany jak „Short Rotation Ryegrass H1”, „Vertas”, „Io”, „Brauns Bastard Weidelgras” i „Boekers NFG”.

Tabela 1

Eksperymentalnie uzyskane mieszańce międzygatunkowe w obrębie rodzaju *Lolium*

Lp.	Mieszaniec		Autor i źródło
	♀	♂	
1.	<i>L. multiflorum</i> (2x)	x <i>L. perenne</i> (2x)	Nilsson, 1930 Jenkin, 1931, 1954c Saura, 1951 Naylor, 1960 Sachs i Simon, 1960
2.	<i>L. multiflorum</i> (4x)	x <i>L. perenne</i> (4x)	Hertzsch, 1966 Schumann, 1968b
3.	<i>L. multiflorum</i> var. <i>westerwoldicum</i> (4x)	x <i>L. perenne</i> (4x)	Stuczyński i wsp. (inf. wł.)
4.	<i>L. multiflorum</i> (2x)	x <i>L. rigidum</i> (2x)	Jenkin, 1954b, c Malik, 1967
5.	<i>L. multiflorum</i> (2x)	x <i>L. remotum</i> (2x)	Jenkin, 1954c
6.	<i>L. multiflorum</i> (2x)	x <i>L. temulentum</i> (2x)	Jenkin, 1954c Sulinowski, 1967
7.	<i>L. multiflorum</i> (2x)	x <i>L. loliaceum</i> (2x)	Jenkin, 1954c
8.	<i>L. perenne</i> (2x)	x <i>L. multiflorum</i> (2x)	Nilsson, 1930 Jenkin, 1931, 1954c Saura, 1951 Sasch i Simon, 1960
9.	<i>L. perenne</i> (2x)	x <i>L. multiflorum</i> (4x)	Griffiths i Pegler, 1966
10.	<i>L. perenne</i> (4x)	x <i>L. multiflorum</i> (4x)	Hertzsch, 1966 Schumann, 1968b
11.	<i>L. perenne</i> (4x)	x <i>L. multiflorum</i> var. <i>westerwoldicum</i> (4x)	Stuczyński i wsp. (inf. wł.)
12.	<i>L. perenne</i> (2x)	x <i>L. rigidum</i> (2x)	Jenkin, 1954b, d
13.	<i>L. perenne</i> (2x)	x <i>L. remotum</i> (2x)	Jenkin, 1954d
14.	<i>L. perenne</i> (2x)	x <i>L. temulentum</i> (2x)	Jenkin, 1935, 1954d Naylor i Rees, 1958 Rees i Jones, 1967 Rudelle i Essad, 1968
15.	<i>L. perenne</i> (2x)	x <i>L. loliaceum</i> (2x)	Jenkin, 1954d
16.	<i>L. rigidum</i> (2x)	x <i>L. multiflorum</i> (2x)	Jenkin, 1954b Malik, 1967
17.	<i>L. rigidum</i> (2x)	x <i>L. perenne</i> (2x)	Jenkin, 1954b, d
18.	<i>L. rigidum</i> (2x)	x <i>L. loliaceum</i> (2x)	Jenkin i Thomas, 1939 Jenkin, 1954b
19.	<i>L. remotum</i> (2x)	x <i>L. perenne</i> (2x)	Jenkin, 1954d
20.	<i>L. remotum</i> (2x)	x <i>L. temulentum</i> (2x)	Jenkin, 1954e
21.	<i>L. temulentum</i> (2x)	x <i>L. perenne</i> (2x)	Jenkin, 1954d
22.	<i>L. temulentum</i> (2x)	x <i>L. remotum</i> (2x)	Jenkin, 1954e
23.	<i>L. temulentum</i> (2x)	x <i>L. loliaceum</i> (2x)	Jenkin, 1954e
24.	<i>L. loliaceum</i> (2x)	x <i>L. perenne</i> (2x)	Jenkin, 1954d
25.	<i>L. loliaceum</i> (2x)	x <i>L. remotum</i> (2x)	Jenkin, 1954e
26.	<i>L. loliaceum</i> (2x)	x <i>L. temulentum</i> (2x)	Jenkin, 1954e

Według „Katalogu odmian roślin rolniczych” (1960) hodowana do niedawna w Polsce odmiana życicy oldenburskiej („Puławska”) wyhodowana została przez prof. L. Kaznowskiego z krzyżówek pomiędzy *L. multiflorum* i *L. perenne*.

Autorzy francuscy Mansat, Picard i Barthou (1966) donieśli o uzyskaniu tetraploidalnych form życicy oldenburskiej w wyniku kolchicyzacji odmian „Short Rotation Ryegrass H1”, „Io” oraz „Vertas”. Hertzsch (1966) doniósł o uzyskaniu tetraploidalnych form mieszańcowych w wyniku krzyżówek między tetraploidalnymi formami *L. multiflorum* i *L. perenne*. Zdaniem tego autora, tetraploidalne formy mieszańcowe plonują około 15% wyżej od diploidalnych form typu życicy oldenburskiej.

Prace hodowlane w oparciu o mieszańce *L. multiflorum* x *L. perenne* prowadzone są obecnie w Anglii, Francji i w Niemczech. U nas w kraju pewne prace z tego zakresu podjęto w Przebędowie oraz w Gorzowie, gdzie uzyskano szereg form mieszańcowych w wyniku krzyżówek pomiędzy tetraploidalnymi roślinami życicy westerwoldzkiej i trwałej (Stuczynski i współp., inf. wł.).

Mimo że mieszańce pomiędzy gatunkami *L. multiflorum* i *L. perenne* znane i wykorzystywane są w hodowli roślin od dawna, nie są one jak dotychczas zbyt dobrze opracowane od strony genetycznej. Jenkin (1931) przeprowadził kontrolowane krzyżówki między tymi gatunkami. Z badań tego autora wynika, że gatunki te krzyżują się łatwo w obydwu kierunkach, a uzyskane nasiona mieszańcowe mają wysoką zdolność kiełkowania. Jenkin wykonując 4 krzyżówki *L. perenne* x *L. multiflorum* uzyskał średnio 74,7% osadzenia nasion w stosunku do wykastrowanych i zapylanych kwiatków, a otrzymane nasiona kiełkowały przeciętnie w 78,4%. Przy czterech krzyżówkach przeprowadzonych w odwrotnym kierunku (*L. multiflorum* x *L. perenne*) autor ten uzyskał średnio osadzenie nasion wynoszące 79,1%, a nasiona te kiełkowały w 98,9%. W innej, później przeprowadzonej krzyżówce *L. perenne* x *L. multiflorum* Jenkin (1954c) otrzymał osadzenie nasion wynoszące tylko 34%. Rośliny F_1 z tej krzyżówki przy wzajemnym zapylaniu osadziły przeciętnie 52% nasion, a nasiona te kiełkowały w 80%. Niektóre rośliny F_1 były słabe. Badając 258 roślin F_2 z tej krzyżówki Jenkin stwierdził, że żadna z roślin nie mogła być klasyfikowana jako typowa forma *L. multiflorum* lub *L. perenne*, chociaż niektóre rośliny mniej lub bardziej odchyłały się w kierunku form rodzicielskich. Wszystkie rośliny F_2 wykazywały pewną płodność, która nie była jednak ściślej badana.

Nilsson (1930) otrzymał szereg mieszańców między gatunkami *L. multiflorum* i *L. perenne* w warunkach kontrolowanych, lecz bez stosowania kastracji. Autor ten jako formy mateczne używał rośliny całkowicie samoniezgodne, tzn. takie, które przy przymusowym samozapylaniu pod izo-

latorami nie wiązały w ogóle nasion. Kwiatostany samoniezgodnych form matecznych izolował łącznie z kwiatostanami form ojcowskich. Osadzenie nasion na roślinach matecznych w zależności od użytych komponentów wykazywało duże wahania, przy czym wystąpiły wypadki, że przy tego typu przekrzyżowaniach autor nie uzyskał w ogóle nasion. Na ogół lepsze osadzenie nasion na roślinach matecznych było przy przekrzyżowaniach *L. multiflorum* x *L. perenne*, natomiast gorsze przy krzyżówkach w odwrotnym kierunku. F_1 mieszańców *L. multiflorum* x *L. perenne* wykazywało wahania w żywotności pyłku od 2 do 90%, a osadzenie nasion przy swobodnym obcozapyleniu w obrębie mieszańców wahało się od 0 do 42,5%. Wśród pokolenia F_1 obok roślin o różnym stopniu płodności wystąpiły także rośliny całkowicie sterylne. Również w pokoleniu F_2 obserwował Nilsson pewien procent roślin sterylnych. Żywotność pyłku u roślin F_2 wahała się od 1 do 90%, a rośliny te przy swobodnym kwitnieniu osadziły nasiona w granicach 0—11,4%. Nilsson zaobserwował znaczne podwyższenie płodności i mieszańców, gdy rośliny F_1 przekrzyżowane były wstecznie z mateczną formą *L. multiflorum*. W obrębie takich mieszańców żywotność pyłku wahała się od 70 do 97% i wszystkie rośliny były płodne osadzając w skrajnych przypadkach nasiona od 9,8 do 62,0%. F_1 mieszańców *L. multiflorum* x *L. perenne* wykazywało dużą zmienność w zakresie długości ości; w tym wypadku obok roślin bezostnych wystąpiły rośliny o różnej długości ości. Te mieszańce, u których występowała ościstość, miały z reguły krótsze ości niż *L. multiflorum*. Rośliny F_1 przekrzyżowane wstecznie z *L. multiflorum* wykazywały również dużą zmienność w zakresie cechy ościstości, natomiast rośliny powstałe z przekrzyżowania F_1 x *L. perenne* były bezostne.

W prowadzonych w Niemczech Zachodnich pracach nad mieszańcami pomiędzy *L. multiflorum* i *L. perenne* Sachs i Simon (1960) podjęli próbę selekcji mieszańców w oparciu o test Gentnera dotyczący fluorescencji siewek. Gentner (1929) zauważył, że kiełkujące na bibule filtracyjnej nasiona życicy wielokwiatowej pozostawiają ślady w miejscach, w których leżały korzonki siewek. Ślady te silnie fluoryzują niebieskawo w świetle ultrafioletowym. W przeciwieństwie do tego siewki życicy trwałej nie wykazują w tych samych warunkach substancji fluoryzujących. Test fluorescencji siewek traktowano jako pomocniczy przy oznaczaniu czystości nasion życicy, np. gdy chodziło o stwierdzenie, czy nasiona życicy trwałej są zanieczyszczone nasionami życicy wielokwiatowej o obłamanych ościach lub nasionami życicy wielokwiatowej z natury bezostnymi. Dość liczne badania późniejsze różnych autorów wykazały, że test fluorescencji siewek Gentnera nie jest testem ścisłym, gdyż w formach *L. multiflorum*, uważanych za czyste gatunkowo, spotyka się często dość znaczny procent siewek niefluoryzujących, a w czystych formach *L. pe-*

renne występować może pewien procent siewek wykazujących fluorescencję. Schmidt (1967a,b) na podstawie analizy cech morfologicznych doszedł do wniosku, że formy *L. perenne* wykazujące fluorescencję są prawdopodobnie pochodzenia mieszańcowego z przekrzyżowań *L. perenne* x *L. multiflorum*.

Bardziej precyzyjne badania nad fluorescencją siewek życicy wielokwiatowej i trwałej przeprowadzone przez Nitzschego (1960) wykazały, że zjawisko fluorescencji siewek w dużym stopniu uzależnione jest od wpływu czynników zewnętrznych. Np. przy kiełkowaniu nasion tej samej próbki w temperaturze ok. 30° C. uzyskuje się wyższy procent siewek fluoryzujących niż przy kiełkowaniu w temperaturze ok. 10° C. Nasiona kiełkowane w wodzie dają niższy procent fluorescencji niż przy kiełkowaniu w słabych roztworach zawierających jony NO₃. Procent siewek fluoryzujących zależy także od długości okresu przechowywania nasion. Schmidt (1956) zauważył, że na stopień fluorescencji siewek życicy wielokwiatowej ma wpływ rodzaj bibuły, na której kiełkuje się badaną próbkę nasion.

Sachs i Simon (1960) chcieli wyjaśnić, czy istnieje współzależność między fluorescencją siewek mieszańców powstałych w wyniku krzyżówek pomiędzy życicą wielokwiatową i trwałą, a między trwałością, zimoodpornością i ościstością roślin mieszańcowych. Autorzy ci doszli do wniosku, że nie można mówić o ścisłej współzależności między fluorescencją siewek a typem wzrostu, stopniem ościstości, zimoodpornością i trwałością mieszańców. Jednakże daje się zaobserwować tendencja do ujemnej korelacji między ościstością a zimoodpornością mieszańców. Autorzy ci stwierdzili także, że w materiałach mieszańcowych istnieje duża zmienność pod względem typu wzrostu, trwałości i zimoodporności. Dużą zmienność wykazuje także cecha ościstości, w zależności od stopnia występowania tej cechy Sachs i Simon podzielili badane przez siebie materiały mieszańcowe na bezostne, o krótkich, średnich i długich ościach.

Z dotychczasowych naszych obserwacji przeprowadzonych w Przebudowie nad pokoleniem F₁ mieszańców *L. multiflorum* x *L. perenne* wynika również, że rośliny F₁ wykazują dużą zmienność w zakresie cechy ościstości. W obrębie pokolenia F₁ obserwowaliśmy dużą zmienność w zakresie typu wzrostu i ogólnej żywotności roślin. Większość roślin mieszańcowych wykazuje częściową lub prawie normalną płodność, jednak w obrębie pokolenia F₁ natrafiono również na kilka osobników całkowicie męsko-sterylnych, o niepekających pylnikach. Rośliny te podczas kwitnienia w ogóle nie uwalniały pyłku, a pyłek wydobyty z pylników wykazywał żywotność w granicach 15,6—31,3%.

Naylor (1960) przeprowadził w obydwu kierunkach kontrolowane krzyżówki pomiędzy *L. multiflorum* i *L. perenne*. Autor ten badał dzie-

dziczenie się czterech cech morfologicznych u mieszańców, a mianowicie wysokości roślin, liczby pędów na roślinie, liczby kłosek w kłosie oraz liczby kwiatków w kłosku. Ponadto Naylor badał przebieg podziałów mejotycznych u mieszańców i form rodzicielskich. Wysokość roślin F_1 i F_2 nie wykazywała udowodnionych różnic w stosunku do wysokości form rodzicielskich. Liczba pędów na jednej roślinie u F_1 wykazywała słabo udowodnioną zwyżkę w porównaniu do form rodzicielskich, co zdaniem autora wskazuje na wystąpienie heterozji w stosunku do zdolności krzywienia się roślin. Natomiast w pokoleniu F_2 różnice w zdolności krzywienia się roślin mieszańcowych i form rodzicielskich nie były istotne w sensie statystycznym. Liczba kłosek w kłosie u F_1 była niższa niż u form rodzicielskich; obniżenie się średniej liczby kłosek w kłosie mieszańców Naylor tłumaczy wystąpieniem heterozji negatywnej (negative heterosis). W pokoleniu F_2 różnice dotyczące tej cechy nie były udowodnione statystycznie. Liczba kwiatków w kłosku u mieszańców F_1 była zbliżona do liczby charakterystycznej dla *L. multiflorum*, a więc większa niż u *L. perenne*. Z analiz cytologicznych nad przebiegiem podziałów mejotycznych autor ten wnioskuje, że u mieszańców nie występuje zmniejszenie stopnia koniugacji chromosomów w biwalentach, oraz że u mieszańców nie następuje wzrost częstości występowania nieregularności mejotycznych. Średnia częstość chiasm u mieszańców mieściła się również w granicach częstości chiasm obserwowanej u form rodzicielskich.

Na podstawie badań nad przebiegiem podziałów redukcyjnych i dziedziczeniem się cech morfologicznych Naylor dochodzi do wniosku, że nie ma podstawy, aby *L. multiflorum* i *L. perenne* traktować w sensie genetycznym jako dwa odrębne gatunki. Zdaniem Naylora są to formy charakteryzujące się niezależnymi i zbalansowanymi układami poligenicznymi, co pozwala odróżnić te dwie formy na podstawie cech morfologicznych, jednak przy wzajemnym krzyżowaniu kombinacje genetyczne tych form nie prowadzą do utraty równowagi i nie powodują większych zmian w potomstwie mieszańcowym. Z tego względu *L. multiflorum* i *L. perenne* byłoby właściwiej traktować jako dwa różnicujące się podgatunki.

Ostatnio Schumann (1968b) opublikował wyniki krzyżówek przeprowadzonych pomiędzy tetraploidalnymi formami życicy wielokwiatowej i trwałej. Przy krzyżówce *L. multiflorum* ($4x$) x *L. perenne* ($4x$) autor ten otrzymał osadzenie nasion wynoszące 25,0% natomiast przy krzyżówce w odwrotnym kierunku osadzenie nasion wynosiło 20,0%. Schumann jest zdania, że dla hodowli praktycznej bardziej interesujące są mieszańce, gdy formą mateczną jest *L. multiflorum*. Mieszańce uzyskane przez Schumanna wykazują dużą zmienność cech, w tym także w zakresie zimoodporności. Z wstępnych badań wynika, że tetraploidalne formy mie-

szańcowe dają plon zielonej masy wyższy niż diploidalna życica wielokwiatowa, mają jednak o ok. 20% mniejszą zawartość suchej masy. Nie wszystkie mieszańce mają zadowalającą płodność; Schumann jest zdania, że drogą dalszej selekcji będzie można poprawić płodność form mieszańcowych.

Z przeprowadzonej w Przebędowie krzyżówki *L. multiflorum* (4x) x *L. perenne* (4x) uzyskaliśmy osadzenie nasion wynoszące 31,30%, przy odwrotnym kierunku krzyżówki osadzenie nasion wynosiło 24,20%. Z dotychczasowych naszych obserwacji nad F₁ i F₂ mieszańców wynika, że potomstwo krzyżówki *L. multiflorum* (4x) x *L. perenne* (4x) przedstawia bardziej interesujący materiał niż potomstwo krzyżówki odwrotnej. W obrębie pokolenia F₂ wystąpiła duża zmienność form mieszańcowych i tylko niektóre osobniki wydają się być interesujące dla praktycznej hodowli.

Menner (1960) przeprowadził bardzo obszerne badania nad potomstwem spontanicznych mieszańców *L. perenne* x *L. multiflorum* analizując zmienność szeregu cech u roślin mieszańcowych. Autor ten badał zmienność takich cech, jak fluorescencja siewek, szybkość początkowa wzrostu siewek, układ liścia w pączku, zabarwienie liści, szerokość liści, długość kłosek w stosunku do długości plew, trwałość roślin i in. Menner doszedł do wniosku, że mieszańce pod względem cech morfologicznych są pośrednie między *L. perenne* i *L. multiflorum*, jednak wykazują dużą zmienność w zakresie poszczególnych cech. Zakres zmienności cech u mieszańców pokrywa się, zdaniem tego autora, z zakresem zmienności cech występujących u obydwu gatunków rodzicielskich. Menner próbował określić współzależność między niektórymi cechami mieszańców; stwierdził m. in. że mieszańcowe rośliny ościste wcześniej wykłaszają się od bezostnych i wydają wyższy plon nasion, a siewki roślin pochodzących z nasion ościstych wykazują szybszy wzrost w początkowym okresie rozwoju niż siewki pochodzące z nasion bezostnych. Z doświadczeń polowych przeprowadzonych przez Mennera wynika, że formy mieszańcowe w pierwszym roku użytkowania plonowały przeciętnie o 20% wyżej niż odmiana hodowlana życicy trwałej („Viktoria”), w drugim roku użytkowania plon zielonej masy mieszańców był o około 5% niższy niż życicy trwałej. Mieszańce wykazują zmienność w stosunku do cechy trwałości, jednakże przeciętnie są wyraźnie mniej trwałe niż życica trwała. Menner jest zdania, że badany przez niego materiał mieszańcowy mógłby znaleźć zastosowanie w uprawie przy krótkotrwałym użytkowaniu.

Hubbard (1954) podaje, że u mieszańców pochodzących z przekrzyżowania pomiędzy *L. multiflorum* i *L. perenne* cecha „liść zwinięty w pączku” (typowa dla *L. multiflorum*) dominuje nad cechą „liść złożony w pączku” (typową dla *L. perenne*). Jednakże z badań Rebischunga (1951)

i Mennera (1960), a także z naszych obserwacji nad F_1 mieszańców wynika, że nie można mówić o pełnym dominowaniu tej cechy.

Breese (1966) jest zdania, że prawie wszystkie cechy u omawianych gatunków *Lolium* wykazują ciągłą zmienność i w związku z tym należy przyjąć, że cechy te są uwarunkowane przez wiele czynników, czyli dziedziczą się poligenicznie. Poszczególne genotypy są prawie zawsze bardzo złożonymi heterozygotami i kryją w sobie potencjalną zmienność potomstwa.

Baker, Chard, Davies i Aldrich (1965) opublikowali wyniki doświadczeń polowych z porównaniem plonowania życicy przy krótkotrwałym użytkowaniu. Doświadczenia te interesujące są m. in. dlatego, że uczestniczyły w nich odmiany mieszańcowe typu życicy oldenburskiej. Doświadczenia przeprowadzono w Anglii w latach 1960—1962 w 32 punktach doświadczalnych przy wysiewie wiosennym i jesiennym. W doświadczeniach uczestniczyły trzy odmiany życicy mieszańcowej: „Perennialized Italian Ryegrass”, „Short Rotation Ryegrass” i odmiana „Io”, a oprócz tego 9 odmian życicy wielokwiatowej, 6 odmian życicy westerwoldzkiej i 2 odmiany życicy trwałej. Odmiany mieszańcowe typu życicy oldenburskiej w doświadczeniach tych wypadły bardzo dobrze i przeciętnie plonowały lepiej od większości odmian życicy wielokwiatowej, oraz przeciętnie lepiej od odmian życicy westerwoldzkiej i trwałej.

Griffiths i Pegler (1966) przeprowadzili badania nad zdolnością przekrzyżowania się form diploidalnych i tetraploidalnych *Lolium*. Zagadnienie to jest interesujące m. in. ze względu na coraz powszechniejsze wprowadzanie do uprawy życicy tetraploidalnych, a w związku z tym na konieczność utrzymywania odpowiedniej izolacji przestrzennej między plantacjami nasiennymi obsianymi formami di- i tetraploidalnymi. Badania tych autorów nie były przeprowadzone w oparciu o krzyżówki kontrolowane z zastosowaniem kastracji, lecz drogą wysadzania roślin diploidalnych w łanie tetraploidów (i *vice versa*) i następnie przez analizowanie uzyskanego potomstwa. Autorzy wysadzili diploidalne rośliny *L. perenne* w łanie tetraploidalnej życicy wielokwiatowej, a uzyskane nasiona z *L. perenne* badali najpierw testem fluorescencji Gentnera, przy czym siewki wykazujące fluorescencję traktowali jako mieszańce i tylko te badali cytologicznie. Okazało się, że w badanym potomstwie diploidalnego *L. perenne* było jedynie 0,05—0,12% triploidów. W podobny sposób, lecz wykorzystując jako marker dominowanie cechy antocyjanowego zabarwienia podstawy pędów, autorzy ci badali swobodne przekrzyżowywanie się form di — i tetraploidalnych *L. perenne*. Przy wysadzeniu diploidalnych form *L. perenne* pozbawionych przebarwień antocyjanowych u podstawy pędów (cecha recesywna) — w łanie tetraploidalnej życicy trwałej wykazującej przebarwienia antocyjanowe (cecha dominująca) określili sto-

pień przekrzyżowywania się diploidów z tetraploidami. Z uzyskanego potomstwa diploidów badali cytologicznie tylko rośliny wykazujące przebarwienia antocyjanowe. Okazało się, że wśród uzyskanego potomstwa było zaledwie 0,26% triploidów oraz 5,73% tetraploidów. Tetraploidy powstały w tym wypadku prawdopodobnie w wyniku zapłodnienia niezredukowanych gamet żeńskich form diploidalnych pyłkiem tetraploidów. Przy wysadzeniu tetraploidalnych roślin *L. perenne* w sąsiedztwie diploidów *L. perenne* Griffiths i Pegler zauważyli, że stopień przekrzyżowania się tetraploidów z diploidami wynosił 2,1%. Autorzy stwierdzili również, że w wyniku przekrzyżowania *L. perenne* (4x) x *L. perenne* (2x) obok triploidów powstawać mogą formy aneuploidalne o liczbie chromosomów $2n = 15, 16, 17, 18, 19, 20, 25$ i 38.

Griffiths i Pegler są zdania, że przy wysiewie diploidalnych form *Lolium* w sąsiedztwie tetraploidalnych nie zachodzi obawa „uszkodzenia” diploidów przez tetraploidy. Natomiast istnieje nieco większa możliwość „uszkodzenia” tetraploidów przez sąsiadujące diploidy, gdyż w wyniku zapłodnienia tetraploidów pyłkiem diploidów powstawać mogą w nieco większym stopniu formy triploidalne i aneuploidalne. Autorzy ci wnioskujeją, że izolacja przestrzenna przewidziana odpowiednimi przepisami dla plantacji nasiennych odmian diploidalnych jest również wystarczająca dla sąsiedztwa plantacji nasiennych życi di- i tetraploidalnych.

Hertzsch (1959) przeprowadził krzyżówki kontrolne (z zastosowaniem kastracji) pomiędzy di- i tetraploidalnymi formami *L. multiflorum*. Przy zapyłaniu form diploidalnych pyłkiem tetraploidów autor ten otrzymał przeciętnie osadzenie nasion wynoszące 19,8%; wśród uzyskanych nasion 74,6% stanowiły ziarniaki źle wykształcone. Przy krzyżówkach tetraploid x diploid osadzenie nasion wahało się od 4,69 do 10,56% i wszystkie ziarniaki były źle wykształcone. Autor jest zdania, że ziarniaki powstałe w wyniku przekrzyżowań między di- i tetraploidami przy normalnym wysiewie do gleby nie byłyby zdolne do kiełkowania. Hertzsch prowadził również obserwacje nad osadzeniem nasion na sąsiadujących ze sobą w mniejszej lub większej odległości poletkach obsianych życią wielokwiatową di- i tetraploidalną. Hertzsch jest zdania, że pyłek roślin diploidalnych powodować może w większym stopniu obniżenie płodności tetraploidów niż na odwórt.

Wydaje się, że dla warunków Polski celowe byłoby prowadzenie prac hodowlanych w oparciu o mieszańce między gatunkami *L. multiflorum* i *L. perenne* (zarówno na poziomie diploidalnym jak i tetraploidalnym) — w kierunku uzyskania form szybko rosnących i raczej krótkotrwałych, a więc typu życi wielokwiatowej lub westerwoldzkiej, jednakże o zwiększonej zimoodporności. Formy takie mogłyby znaleźć zastosowanie przede wszystkim do mieszanek ozimych tego typu jak mieszanka

„gorzowska” lub „poznańska”. Zwiększenie zimoodporności szybkoorosnących form życicy stanowiłoby istotny moment w uprawie poplonów ozimych, gdyż poplony takie mogłyby być uprawiane w rejonach, w których dotychczas istnieje duże niebezpieczeństwo ich wymarzenia. Trzeba pamiętać o tym, że efekt prac hodowlanych zależy będzie w dużym stopniu od genotypów użytych do krzyżówek, gdyż obydwie gatunki charakteryzują się dużą zmiennością form, a genotypy służące do krzyżówek będą najczęściej złożonymi heterozygotami. Z tego względu prace hodowlane powinny być prowadzone w oparciu o możliwie dużą liczbę krzyżówek pomiędzy genotypami o lepiej poznanej wartości rolniczej.

Płodne mieszańce dają również krzyżówki pomiędzy *L. rigidum* i *L. multiflorum*, a także pomiędzy *L. rigidum* i *L. perenne*. *Lolium rigidum* jest bezostnym gatunkiem obcopylnym, który tworzy formy ściśle jednoroczne lub jednoroczne zimujące. Jest to gatunek endemiczny dla basenu Morza Śródziemnego. Według Coopera (1959), pewne formy *L. rigidum* przeniesione w końcu XIX w. z Europy do Australii bywają tam uprawiane jako tzw. rajgrasy Wimmera (wyselekcjonowane w Wimmera, stan Victoria). Niektórzy autorzy przypuszczają, że pewne formy rajgrasów Wimmera mogą być spontanicznymi mieszańcami pomiędzy *L. rigidum* i *L. multiflorum*.

Jenkin (1954b) krzyżował *L. rigidum* zarówno z *L. multiflorum* jak i z *L. perenne* — uzyskując mieszańce wykazujące wysoką płodność. F_1 tych mieszańców wykazywało większą trwałość niż *L. rigidum*, w F_2 Jenkin obserwował segregację na typy roczne i nie-roczne.

Malik (1967) przeprowadził w obydwu kierunkach krzyżówki pomiędzy *L. multiflorum* i *L. rigidum*. Krzyżówki dały osadzenie nasion w granicach 65—69%. Przeciętnie około 90% uzyskanych nasion wykazywało zdolność kiełkowania, jednakże znaczny procent siewek pokolenia F_1 zginęło we wczesnym stadium rozwojowym na skutek zaburzeń fizjologicznych. Rośliny F_1 , które osiągnęły pełny rozwój, wykazywały wysoką płodność. Malik obserwował wysoki stopień koniugacji chromosomów w mejozie, co wskazuje na istnienie dużej homologii pomiędzy chromosomami krzyżowanych gatunków. Przeciętna częstość chiasm u mieszańców F_1 zbliżona była do częstości chiasm charakterystycznej dla form rodzicielskich.

Naylor (1960) jest zdania, że 3 formy obcopylne w rodzaju *Lolium*: *L. multiflorum*, *L. perenne* i *L. rigidum* — ze względu na łatwość przekrzyżowywania się i dawanie płodnego potomstwa traktować należy jako podgatunki.

W przeciwieństwie do grupy gatunków obcopylnych, gatunki samopylne *Lolium* przy krzyżówkach między sobą dają mieszańce całkowicie męsko-sterylne (o niepękających pylnikach). Znane dotychczas krzyżówki

po między gatunkami samopylnymi: *L. temulentum*, *L. remotum* i *L. loliaceum* wykonał Jenkin (1954e). Zauważył on, że łatwo stosunkowo uzyskuje się mieszańce w wyniku krzyżówek pomiędzy *L. remotum* i *L. temulentum*. Nasiona uzyskane z takich przekrzyżowań kiełkują prawie normalnie i rozwijają się z nich silne rośliny F_1 , jednakże rośliny te są całkowicie męskosterylne. F_1 mieszańców wykazuje pewną płodność żeńską przy przekrzyżowaniach wstecznych z gatunkami rodzicielskimi. Mieszańce między *L. loliaceum* i *L. remotum* lub *L. temulentum* rozwijają się słabo i wykazują szereg zaburzeń rozwojowych.

Znane są również mieszańce uzyskane eksperymentalnie pomiędzy obcopylnymi i samopylnymi gatunkami *Lolium*. W tym wypadku krzyżówki łatwiej zachodzą, gdy gatunki samopylne są formami ojcowskimi. Większość tego typu mieszańców uzyskał Jenkin (1954c, d) oraz Jenkin i Thomas (1939), a także wyniki krzyżówek tego typu opublikowali Hovin, Hill i Terrell (1963), Sulinowski (1967) oraz Rudelle i Essad (1968).

Wszystkie mieszańce otrzymane przez Jenkina (1954c, d) były całkowicie męskosterylne, tzn. podczas kwitnienia pylniki tych mieszańców nie pękały i nie uwalniały pyłku. Niektóre z tych mieszańców, jak np. *L. multiflorum* x *L. temulentum*, *L. perenne* x *L. temulentum*, *L. perenne* x *L. remotum* — wykazują słabą płodność żeńską przy przekrzyżowaniach wstecznych z gatunkami rodzicielskimi. Uzyskana przez Jenkina i Thomasa (1939) jedna roślina mieszańcowa z krzyżówki *L. loliaceum* x *L. rigidum* miała częściowo pękające pylniki i uwalniała śladowe ilości pyłku. Przy samozapyleniu roślina ta nie osadziła jednak nasion. Kilka roślin potomnych uzyskali autorzy zapylając mieszańca pyłkiem *L. rigidum*. F_1 mieszańca było formą triploidalną.

Amerykańscy autorzy Hovin, Hill i Terrell (1963) donieśli o rozpoczęciu prac nad krzyżówkami pomiędzy obcopylnymi (*L. multiflorum*, *L. rigidum*) i samopylnymi (*L. loliaceum*, *L. temulentum*) gatunkami życia. Z opublikowanego komunikatu wynika, że mieszańce są męskosterylne i wykazują słabą płodność żeńską. Większość mieszańców wykazuje wysoki stopień koniugacji chromosomów w biwalentach w pierwszej metafazie. U niektórych mieszańców F_1 autorzy zaobserwowali występowanie chromosomów dodatkowych.

Sulinowski (1967), zapylając 111 wykastrowanych kwiatów *L. multiflorum* pyłkiem *L. temulentum*, uzyskał 3 w pełni rozwinięte rośliny F_1 . Mieszańce krzewiły się mniej intensywnie niż *L. multiflorum*, ale silniej niż *L. temulentum*; źdźbła mają grubsze i sztywniejsze niż roślina mateczna i pod tym względem przypominają bardziej *L. temulentum*. Kwiatostanem mieszańców jest ościsty kłos. Długość plewy otaczającej kłosek u *L. multiflorum* wynosi około 1/2 długości kłoska, natomiast u *L. temulentum* plewa jest tak długa jak kłosek. Długość plewy u mie-

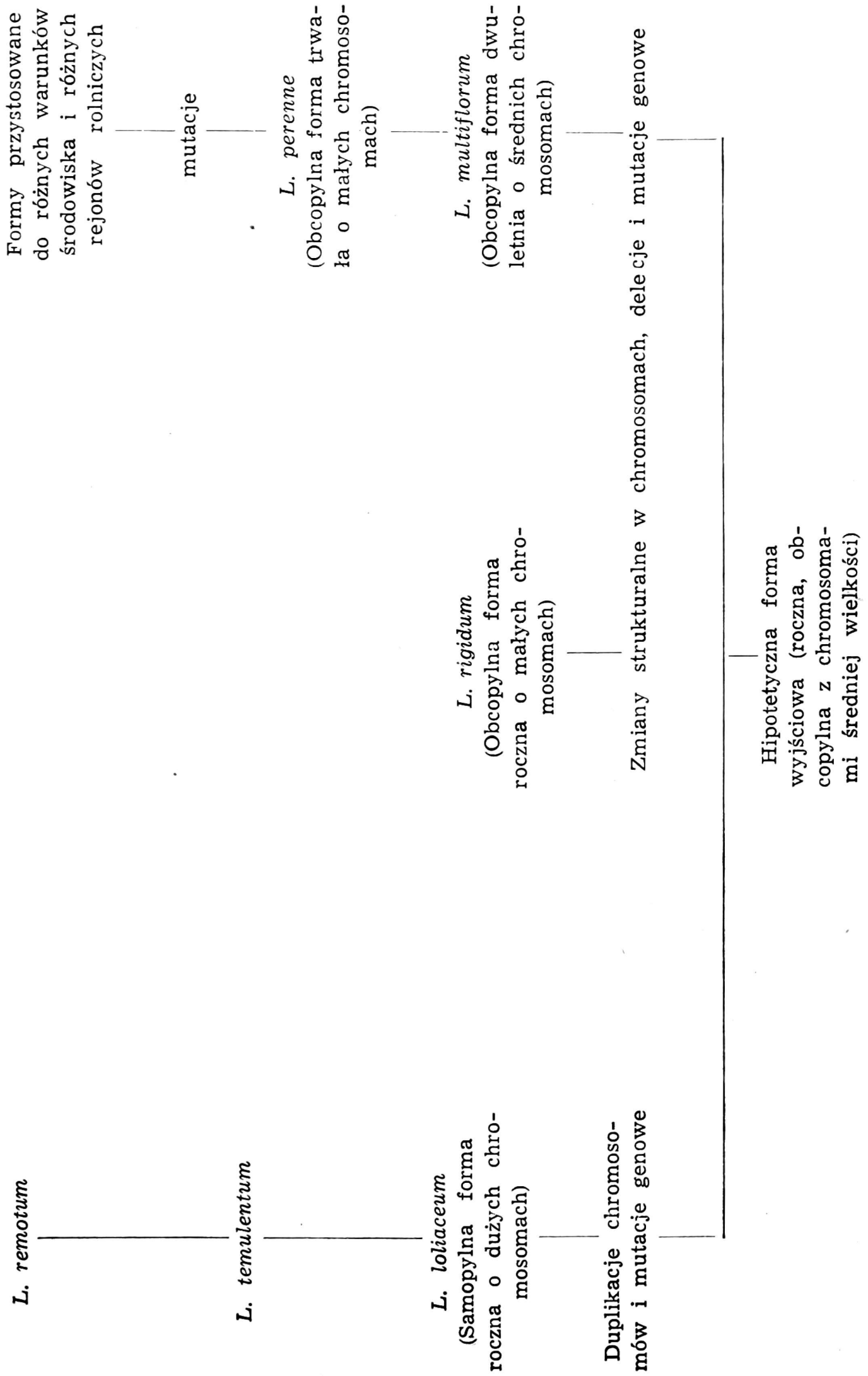
szańców wynosi około 2/3 długości kłoska. Na podstawie tego można przypuszczać, że krótka plewa typowa dla *L. multiflorum* dominuje częściowo nad długą plewą charakterystyczną dla *L. temulentum*. U wszystkich roślin mieszańcowych pylniki podczas kwitnienia nie pękały i nie uwalniały pyłku. Analizując zawartość pylników stwierdzono, że nie produkują one pyłku (nawet pustego); rośliny F_1 są więc całkowicie męskosterylne. Mieszańce mają $2n = 14$ chromosomów i wykazują charakter roślin nie-rocznych. F_1 mieszańców wykazuje słabą płodność żeńską przy przekrzyżowaniach wstecznych z *L. multiflorum*.

Rudelle i Essad (1968) w wyniku krzyżówki *L. perenne* x *L. temulentum* otrzymali 21 roślin F_1 . Wszystkie mieszańce były męskosterylne. Żywotność pyłku wydobytego z pylników wahała się od 0 do 14%, a średnio dla wszystkich mieszańców wynosiła ok. 1%. U F_1 dominuje ościstość, cecha którą przekazał gatunek ojcowski (*L. temulentum*). Przeprowadzając przekrzyżowania wsteczne F_1 x *L. perenne* autorzy uzyskali nieliczne potomstwo, co świadczy o pewnej niewielkiej płodności żeńskiej mieszańców F_1 . Z badań Rudelle i Essada, a także z wcześniejszej pracy Jenkinsa (1935), wynika m. in. że krótka plewa typowa dla *L. perenne* dominuje nad długą plewą typową dla *L. temulentum*.

Z omówionych prac nad krzyżówkami w obrębie rodzaju *Lolium* wynika, że płodne mieszańce otrzymać można krzyżując między sobą gatunki obcopolne (*L. multiflorum*, *L. perenne* i *L. rigidum*). Te mieszańce mogą mieć znaczenie dla praktycznej hodowli. Ze względu na łatwość krzyżowania się i dawanie potomstwa płodnego formy obcopolne słuszniej byłoby prawdopodobnie traktować jako podgatunki.

Mieszańce w obrębie grupy gatunków samopylnych, jak również mieszańce pomiędzy gatunkami samopylnymi i obcopolnymi są całkowicie męskosterylne i reprezentują typy roślin, jak się obecnie wydaje mniej interesujące z punktu widzenia ewentualnej ich przydatności użytkowej w praktycznej hodowli roślin. Allopoloidalne formy takich mieszańców nie są jednak dotychczas znane.

Dotychczasowe badania nad mieszańcami międzygatunkowymi w obrębie rodzaju *Lolium* stały się podstawą do opracowania pewnych hipotez dotyczących ewolucji gatunków w tym rodzaju. Najnowsze hipotezy z tego zakresu podali Malik (1967) oraz Rees i Jones (1967). Jak już zaznaczono, poliploidalność w ewolucji gatunków *Lolium* najprawdopodobniej nie odgrywała ważniejszej roli, gdyż nie są znane naturalne poliploidy *Lolium*. Garnitury chromosomowe poszczególnych gatunków *Lolium* mają zbliżoną budowę morfologiczną, jednak różnią się dość znacznie wielkością chromosomów. Gatunki samopylne tworzące sekcję *Craepalia* mają większe chromosomy niż gatunki obcopolne z sekcji *Eulolium*. Różnice w wielkości chromosomów wskazywać mogą, że w ewolucji

Rys. 4. Drogi ewolucji gatunków w rodzaju *Lolium* (wg Malika, 1967)

tych gatunków obok mutacji genowych ważną rolę mogły odegrać zmiany strukturalne w chromosomach o charakterze delecji lub duplikacji.

Malik (1967) przypuszcza, że przodkiem rodzaju *Lolium* była śródziemnomorska forma roczna i obcopylna, odznaczająca się średnią wielkością chromosomów. Forma ta dała początek sekcjom *Eulolium* i *Craepalia*. Ewolucję w sekcji *Eulolium* według Malika można by przedstawić następująco: z pierwotnej hipotetycznej formy drogą mutacji genowych powstała forma *L. multiflorum* — obcopylna i dwuletnia, odznaczająca się chromosomami średniej wielkości. W miarę rozprzestrzeniania się formy *L. multiflorum* ku północy, drogą mutacji genowych i delecji wytworzyła się obcopylna i trwała forma *L. perenne*, charakteryzująca się małymi chromosomami. Przy rozprzestrzenianiu się pierwotnej formy wyjściowej ku południu — poprzez mutacje genowe i delecje wykształciła się roczna i obcopylna forma *L. rigidum* odznaczająca się małymi chromosomami. Według Malika gatunki samopylne z sekcji *Craepalia* biorą swój początek bezpośrednio z hipotetycznej formy pierwotnej. Najpierw drogą mutacji genowych i duplikacji chromosomów powstała samopylna forma roczna *L. loliaceum*, odznaczająca się dużymi chromosomami. Z *L. loliaceum* poprzez mutacje genowe powstał gatunek *L. temulentum* — również jednoroczny i samopylny o dużych chromosomach. Następnie z *L. temulentum* drogą mutacji genowych powstał dalszy jednoroczny gatunek samopylny o dużych chromosomach — *L. remotum*. Drogi ewolucji gatunków w rodzaju *Lolium* według Malika podane są na rys. 4.

Hipotezę Malika popierają w pewnym stopniu wyniki badań Reesa i Jonesa (1967), którzy są zdania, że ewolucja w diploidalnym z natury rodzaju *Lolium* związana była ze zmienną zawartością kwasu dezoksyrybonukleinowego (DNA) w jądrach komórkowych poszczególnych gatunków. Z badań tych autorów wynika, że gatunki samopylne (mające duże chromosomy) zawierają o około 35% więcej DNA w jądrach komórkowych niż gatunki obcopylne, co wskazywałoby na to, że sekcja *Craepalia* powstała nie tylko w wyniku mutacji genowych, ale także w wyniku zmian strukturalnych w chromosomach. Zmiany takie, o charakterze mutacji chromosomowych, mogły być duplikacjami.

Proces różnicowania się gatunków obcopylnych w sekcji *Eulolium* zaczął się prawdopodobnie stosunkowo niedawno, gdyż istniejące obecnie bariery genetyczne między formami tej sekcji są jeszcze bardzo słabe i pozwalają w większości wypadków na przekrzyżowywanie się form między sobą, a efektem takich przekrzyżowań są najczęściej mieszańce płodne.

LITERATURA

1. Adler, F. E. 1964. *Nature* 203: 546—547.
2. Ahloowalia, B. S. 1967. *Euphytica*. 16: 49—60.
3. Barclay, P. C. and Armstrong, J. M. 1966. Certain aspects of chromosome number and seed size in induced tetraploid pasture plants. *Proc. of the X Intern. Grassland Congress (Helsinki)*: 667—671.
4. Baker, H. K., Chard, J. R. A., Davies, J. and Aldrich, D. T. 1965. *Journ. of the Brit. Grassland Soc.* 20: 151—155.
5. Beddows, A. R. 1956. *Agricultural Review (January 56)*: 1—7.
6. Breese, E. L. 1966. Reproduction in ryegrasses. Report of the Conference held by The Botanical Soc. of the British Isles at Birmingham Univ. in 1965.. No 9: 51—58.
7. Carnahan, H. L. and Hill, H. D. 1961. *Bot. Review*. 27: 1—162.
8. Cooper, J. P. 1959. *Heredity*. 13: 317—340.
9. Essad, S. 1954. *Ann. Amélior. des Plantes*. 3: 325—352.
10. Filutowicz, A. 1956. *Zeszyty Problem. Post. Nauk Roln.*, nr 1: 131—134.
11. Fürste, K. 1962. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 47: 369—387.
12. Gentner, G. 1929. *Praktische Blätter f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz*. 6: 166—172.
13. Griffiths, D. J. and Pegler, R. A. D. 1966. *Journ. of the Brit. Grassland Soc.* 21: 162—166.
14. Guyer, H. 1964. *Mitteilungen f. die Schweiz. Landw.* 12: 106—111.
15. Guyer, H. 1965. *Mitteilungen f. die Schweiz. Landw.* 13: 62—68.
16. Guyer, H. 1966. *Mitteilungen f. die Schweiz. Landw.* 14: 86—91.
17. Haan, H. 1955. *Euphytica*. 4: 206—210.
18. Harkess, R. D. 1966. Growth characteristics and productivity of tetraploid Italian ryegrass. *Proc. of the X Intern. Grassland Congress (Helsinki)* 315—319.
19. Hertzsch, W. 1959. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 41: 271—293.
20. Hertzsch, W. 1966. Intergeneric and interspecific hybrids between *Lolium* and *Festuca*. *Proc. of the X Intern. Grassland Congress (Helsinki)*: 683—685.
21. Hovin, A. W., Hill, H. D. and Terrell, E. E. 1963. *Amer. Journ. of Botany*. 50: 635.
22. Hubbard, C. E. 1954. *Grasses*. Publ. by Penguin Books. R. Clay and C., Ltd., Bungay, Suffolk.
23. Jenkin, T. J. 1931. *Welsh Pl. Breed. Station Bull. Ser. H.*, No 12: 121—125.
24. Jenkin, T. J. 1935. *Journ. of Genetics*. 31: 379—411.
25. Jenkin, T. J. 1954a. *Journ. of Genetics* 52: 239—251.
26. Jenkin, T. J. 1954b. *Journ. of Genetics*. 52: 252—281.
27. Jenkin, T. J. 1954c. *Journ. of Genetics*. 52: 282—299.
28. Jenkin, T. J. 1954d. *Journ. of Genetics*. 52: 300—317.
29. Jenkin, T. J. 1954e. *Journ. of Genetics*. 52: 318—331.
30. Jenkin, T. J. 1959. *The Ryegrasses (Lolium L.) Handbuch der Pflanzenzücht.* 4: 435—452.
31. Jenkin, T. J. and Thomas, P. T. 1939. *Journ. of Genetics*. 37: 225—286.
32. Khatib — Chahidi, H. 1966. Contribution à l'étude génétique et cytogénétique de *Lolium perenne* L., *Festuca pratensis* Huds. et de leurs descendance issues de croisements en retour. Thèse Univ. Paris (le 23 Mai 1966): 1—109.
33. Klapp, E. 1952. *Taschenbuch der Gräser*. P. Parey Verl., Berlin.

34. Malik, C. P. 1967. *Der Züchter*. 37: 261—264.
35. Malik, C. P. and Thomas, P. T. 1966. *Caryologia*. 19: 167—196.
36. Mansat, P., Picard, J. and Barthou, F. 1966. Value of selection at diploid level before tetraploidization, *Proc. of the X Intern. Grassland Congress (Helsinki)*: 671—676.
37. Menner, R. 1960. *Acta Agraria Fennica*. 95 (2): 1—79.
38. Myers, W. M. 1939. *Journ. of Heredity*. 30: 499—504.
39. Naylor, B. 1960. *Heredity*. 15: 219—233.
40. Naylor, B., Rees, H. 1958. *Nature*. 181: 854—855.
41. Nilsson, F. 1930. *Botaniska Notiser*: 161—200.
42. Nitzsche, W. 1960. *Zeitschr. f. Acker- und Pflanzenbau*. 110: 267—288.
43. Rebischung, J. 1951. *Ann. Amélior. des Plantes*. 1: 495—547.
44. Rees, H. and Jones, G. H. 1967. *Heredity*. 22: 1—18.
45. Rudelle, M. et Essad, S. 1968. *Ann. Amélior. des Plantes*. 18: 29—47.
46. Sachs, E. und Simon, U. 1960. *Bayerisches Landw. Jahrbuch*. 37: 466—478.
47. Saura, F. 1951. *B. Aires Univ. Fac. de Agron. y Vet. Rev.* 13: 90—107 (cyt. wg Carnahan i Hill, 1961).
48. Schmidt, H. H. 1956. *Der Züchter*. 26: 83—88.
49. Schmidt, H. H. 1967a. *Zeitschr. f. Acker- und Pflanzenbau*. 126: 51—62.
50. Schmidt, H. H. 1967b. *Zeitschr. f. Acker- und Pflanzenbau*. 126: 63—72.
51. Schumann, G. 1968a. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 59: 50—62.
52. Schumann, G. 1968b. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* 59: 273—287.
53. Shalygin, I. N. 1941. *Comptes Rendus (Doklady) Acad. Sci. URSS*. 30: 527—529.
54. Sulinowski, S. 1967. *Genetica Polonica*. 8: 17—30.
55. Stuczyński, E., Kamińska, J., Nałęczyńska, A. 1963. *Genetica Polonica*. 4: 303—308.
56. Suworowa, T. N. 1960. *Trudy po Priklad. Botanikie, Genetike i Selekcji*. 33 (wyp. 3): 3—34.
57. Terrell, E. E. 1966. *Bot. Review*. 32: 138—164.
58. Thöni, E. 1965. *Mitteilungen f. die Schweiz. Landw.* 13: 131—136.
59. Ullmann, U. 1936. *Der Forschungsdienst*. 1: 655—684.
60. Wit, F. 1958. *Euphytica*. 7: 47—58.
61. Wit, F. 1959. *Genetica Agraria*. 11: 97—115.
62. Wit, F. and Speckman, G. J. 1955. *Euphytica*. 4: 245—253.