

BARBARA BARCIKOWSKA
Katedra Genetyki WSR w Olsztynie

BIOLOGIA KWITNIENIA NOSTRZYKU BIAŁEGO (*MELILOTUS ALBUS* DESR.) I ŻÓŁTEGO (*MELILOTUS OFFICINALIS* (L.) DESR.)

Wstęp

Nostrzyk, jako roślina mało wymagająca, przydatna na paszę i zielony nawóz, zasługuje ze wszech miar na rozpowszechnienie. W Stanach Zjednoczonych roślina ta, obok kukurydzy, jest obiektem wielu metodycznych badań hodowlanych (12). Doświadczenia uprawowe przeprowadzane w Polsce potwierdzają przystosowanie nostrzyku do gleb lekkich (6, 18). Również badania nad skarmianiem dowodzą wartości paszowych tej rośliny bez względu na zawartość kumaryny (5).

Zastosowanie właściwych metod hodowlanych jest ściśle uzależnione od poznania biologii kwitnienia i owocowania. Nostrzyk jako rodzaj jest zasadniczo obcopylny. Z czynników warunkujących samobezpłodność zaobserwowano u niego heterostylię oraz stwierdzono hipotetycznie istnienie alleli sterylności.

Jak wiadomo, zjawisko samosterylności mogą powodować:

a) różnice morfologiczne: 1) dwupienność, 2) rozdzielнопłciowość, 3) słupek dłuższy lub krótszy od pylników (heterostylia), 4) odpowiednie ustawienie przestrzenne pylników i znamion (herkogamia);

b) niejednakowa pora dojrzewania organów generatywnych (dichogamia): 1) wcześniejsze dojrzewanie słupków, tzw. przedślupność (protogynia), 2) wcześniejsze dojrzewanie pręcików, tzw. przedprątność (protandria);

c) allele sterylności.

Zagadnienie alleli sterylności pierwsi opracowali East i Manglesdorf (4) na przykładzie *Nicotiana*. Autorzy ci wykazali, że istnieje kontrola genetyczna, polegająca na działaniu allelomorficznej serii genów wpływających na wzrost łagiewki pyłkowej w tkance słupka. Łagiewki pyłkowe nie były w stanie rosnąć w słupkach zawierających te same allele. W przypadku różnych alleli wzrost łagiewki był normalny i następowało zapłodnienie.

Mimo skłonności przede wszystkim do obcozapylecia, nostrzyk wykazuje czasami dużą zdolność do samozapylecia w obrębie poszczegół-

nych gatunków. Według U f e r a (17) *M. albus* i *M. coeruleus* są w wysokim stopniu samopłodne. Natomiast znacznie niższa jest samopłodność *M. officinalis*. Gatunki takie, jak *M. dentatus*, *M. suaveolens* i *M. infestus* nie osadzają prawie wcale nasion pod izolatorami. Natomiast izolowanie *M. altissimus*, *M. italicus* i *M. sulcatus* dawało bardzo różne wyniki, co dowodzi dużej zmienności indywidualnej. Jak ogólnie stwierdził autor, zróżnicowanie pod względem samopłodności było znacznie mniejsze w obrębie potomstwa danej rośliny, aniżeli między poszczególnymi rodami.

Według K i r k a (9) samopłodne rośliny nostrzyku występują u gatunków samosterylnych względnie rzadko. Bardziej wnikliwe badania tego autora wykazały, że samopłodność nostrzyku jest uwarunkowana dominującym genem szeregu allelomorficznego.

Nostrzyk biały (*Melilotus albus* Desr.)

Nostrzyk biały jest uważany za roślinę obcopylną, zdolną jednakże w wysokim stopniu do samopłodności. Istnieje szereg różnych poglądów tłumaczących przyczyny tego zjawiska.

K i r c h n e r (8) na podstawie plonu nasion roślin izolowanych stwierdził, że u *M. albus* zachodzi spontaniczne samozapylenie. K i r k (9) i E l d e r s (5) zauważyli, że nostrzyk biały jest w wysokim stopniu samopłodny. Wnikając w przyczynę tego zjawiska, K i r k i S t e v e n s o n (10) wykazali, że ściśle przyleganie pylników do znamienia ułatwia samozapylenie. Zdaniem tych autorów samopłodność nostrzyku białego jest spowodowana głównie zapyleniem znamienia w kwiatach jeszcze nie rozwiniętych (kleistogamia). Warunkiem niezbędnym do zaistnienia tego zjawiska jest odpowiednia ilość pyłku, jak również dostateczna wielkość wgłębienia w górnej części łódeczki.

Bardziej wnikliwe badania z punktu widzenia genetyki przeprowadził C l a r k e (2) nad nostrzykiem białym jednorocznym (*M. albus annuus*). Stwierdził on u tego gatunku istnienie kwiatów dwójakiego rodzaju: o jednakowej długości słupek i pylników oraz ze słupkiem dłuższym (heterostylia). Po skrzyżowaniu obu takich roślin stwierdzono, na podstawie rozszczepienia cech w pokoleniu F_2 , że długi słupek dziedziczy się, zgodnie z prawem Mendla, jako prosty recesyw. Autor zbadał również wpływ heterostylii na samopłodność. Oba typy roślin umieszczono w tym celu w szklarni. W obrębie każdej grupy część kwiatostanów pozostawiano bez jakiegokolwiek ingerencji (kwiatostany nie przecierane), a część poddano samozapyleniu przez pocieranie w palcach (kwiatostany przecierane).

Otrzymane wyniki ilustruje tabela 1.

Tabela 1

Samopłodność nostrzyku białego jednorocznego

	Słupek i pylniki jednakowej długości		Słupek dłuższy od pylników	
	Kwiatostany		Kwiatostany	
	nie przecierane	przecierane	nie przecierane	przecierane
Liczba badanych roślin	7	7	4	4
% zawiązanych strąków	40,9	60,7	14,1	41,3

Jak wynika z danych tabeli 1, przy jednakowej długości słupka i pylników samozapylenie w warunkach naturalnych zachodzi względnie łatwo, o czym świadczy 40,9% samopłodności. Natomiast przy słupku dłuższym od pylników samozapylenie występuje znacznie rzadziej, a procent samopłodności wynosi tylko 14,1.

Należy przypuszczać, że zjawisko heterostylii występuje również u dwuletniej formy *M. albus*. Nostrzyk jednoroczny bowiem jest ściśle spokrewniony z dwuletnim. Jest faktem, iż różnicę w porze dojrzewania nostrzyku jednorocznego i dwuletniego warunkuje tylko jeden gen. Dziedziczy on się według prawa Mendla jako cecha prosta. Badania nad tym zagadnieniem zostały przeprowadzone przez Smitha (16). Autor ten wysnuwa wniosek, że nostrzyk biały jednoroczny powstał drogą mutacji z formy dwuletniej. Za hipotezą tą przemawiałby fakt, że *M. albus annuus* został zauważony i opisany stosunkowo niedawno, bo w 1918 r. (16).

Nostrzyk żółty [*Melilotus officinalis* (L.) Desr.]

W porównaniu z nostrzykiem białym samopłodność nostrzyku żółtego jest znacznie niższa.

Müller (13) zauważył, że u *M. officinalis* słupek jest dłuższy od pylników, co uniemożliwia samozapylenie. Knuth (11) zalicza nostrzyk żółty do roślin samosterylnych. Kirk (9) udowodnił, że *M. officinalis* osadzał nasiona znacznie obficie pod wpływem swobodnego obcozapylenia, niż pod izolatorami: sześć badanych roślin zawiązało pod izolatorami średnio po 2,6 strąka na jednym gronie, natomiast kwiatostany poddane swobodnemu obcozapyleniu na tych samych roślinach zawiązywały średnio po 63,9 strąka.

Wyniki potwierdzające w pewnym sensie powyższe badania uzyskali Kirk i Stevenson (10). Według tych autorów na 416 nie zapylnych kwiatów *M. officinalis* zawiązał tylko 1 strąk, co stanowi 0,24%

plonu. Natomiast wzajemne krzyżówki 7 par roślin dały 71,9% strąków. Pracując nad szeregiem ras *M. officinalis* przez kilkuletni okres czasu, Kirk i Stevenson (10) nie zaobserwowali spontanicznego samozapylenia, za wyjątkiem odmiany Redfield Yellow. Zawiązywała ona strąki z mniejszą lub większą łatwością bez pomocy owadów. Jednak nie jest pewne, czy Redfield Yellow należy do *M. officinalis*. Według Kirka i Stevensona słabe zawiązywanie nasion nostrzyku żółtego pod izolatorami nie zależy jedynie od niewystarczającej ilości pyłku. Istnieje oprócz tego bariera samosterylności innego rodzaju. Autorzy sugerują, że istotnym czynnikiem w tym wypadku jest właściwość znamienia, czyniąca je niezdolnym do przyjęcia pyłku (dzisiejsze allele setrylności).

W celu sprawdzenia badań Kirka i Stevensona, Brink (1) przeprowadził zapylenie krzyżowe i sztuczne oraz swobodne samozapylenie nostrzyku żółtego. Tabela 2 ilustruje otrzymane przez tego autora wyniki.

Tabela 2

Procent zawiązanych strąków pod wpływem różnych sposobów zapylenia nostrzyku żółtego

Sposób zapylenia	Procent zawiązanych strąków
Nie zapylane (swobodne samozapylenie)	5,1
Sztuczne samozapylenie	16,4
Zapylenie krzyżowe	47,1

Jak wynika z tabeli 2, procent strąków osadzonych pod wpływem sztucznego samozapylenia był niewielki i wynosił 16,4. Jest rzeczą ciekawą, że autor wśród badanych roślin nostrzyku żółtego o niskiej samopłodności zauważył 2 rośliny w wysokim stopniu samopłodne. Jedna z nich rosła w szklarni, a druga w warunkach polowych. Należałoby więc wykluczyć wpływ czynników zewnętrznych na ten fakt. Można przypuszczać natomiast, że zjawisko to było uwarunkowane genetycznie.

Jedną z nowszych prac, a zarazem lepiej podbudowaną genetycznie, jest praca Sandala i Johnsona (15) na temat płodności nostrzyku żółtego (*Melilotus officinalis* Lam.) pod wpływem samo- i obcozapylenia. Autorzy ci badali samopłodność w losowej próbie roślin odmiany Madryt, jak również w pokoleniu S_1 i S_2 . Poza tym przeprowadzili oni także krzyżówki wsteczne między pokoleniem S_1 a klonami rodzicielskimi. Przekrzyżowano również między sobą osobniki pokolenia S_1 należące do czterech różnych rodów.

Według uzyskanych wyników *M. officinalis* jest przeważnie samobezpłodny. Jednakże w niektórych wypadkach samopłodność dochodziła aż do 69,2%.

Interpretując powyższe zjawisko, autorzy wysunęli hipotezę, w myśl której nie tylko allele sterylności decydują o samopłodności nostrzyku żółtego. Oprócz S-alleli wchodzi jeszcze w grę allele modyfikujące, dziedziczące się niezależnie od poprzednich. Mogą one, jako dominujące, całkowicie zahamować działanie alleli sterylności. W rezultacie prowadzi to do samopłodności. Idąc dalej po linii tego rozumowania, prowadzenie selekcji na samosterylność jest wyodrębnianiem roślin z recesywnym allele modyfikującym. Natomiast hodowla roślin samopłodnych polega na wyborze osobników z modyfikatorem w formie dominującej.

Jak stwierdzili Sandal i Johnson, współczynnik korelacji „ r ” między samopłodnością rodziców — S_0 , pokolenia S_1 oraz średnią samopłodnością dalszego potomstwa z chowu wsobnego wynosił $+0,97$. Dowodzi to, że samopłodność jest w wysokim stopniu dziedziczna.

* *

*

Omówione badania świadczą o zdolności do samo- oraz obcozapylecia tak nostrzyku białego, jak żółtego. Jest to fakt bardzo cenny z punktu widzenia hodowli. Można bowiem zastosować u obu tych gatunków zarówno chów wsobny, jak i selekcję powracającą („recurrent selection”) (13).

Schemat hodowlany selekcji powracającej przedstawia się następująco:

I. r o k — lato: wybór pojedynków; każdy pojedynek zostaje poddany samozapyleciu oraz swobodnemu obcozapyleciu z pozostałymi pojedynkami; z i m a : przekrzyżowanie wzajemne w szklarni roślin otrzymanych z samozapylecia.

II. r o k — generatywne potomstwo roślin przekrzyżowanych w szklarni rozmnażamy wegetatywnie i porównujemy z potomstwem otrzymanym ze swobodnego obcozapylecia pojedynków.

Uzyskane tą drogą rody, wykazujące najwyższe plony, łączy się razem w odmianę syntetyczną. Efekt tego rodzaju metody jest o wiele lepszy niż selekcji masowej. Selekcja powracająca umożliwia także wykorzystanie efektu heterozji poprzez badanie zdolności kombinacyjnej roślin otrzymanych z chowu wsobnego.

Oczywiście jest rzeczą jasną, że typując do „recurrent selection” nostrzyk biały nie można wybierać roślin o długim słupku. Jak wynika z omawianych badań, cecha ta wiąże się z samobezpłodnością i jako prosty recesyw jest cechą ustaloną, co nie daje możliwości uzyskania roślin samopłodnych.

Według Johnsona (7) selekcja powracająca daje możliwości szybkiego ujednoczenia populacji wyjściowej pod względem fenotypowym, jak również prowadzi najkrótszą drogą do pożądanej zwyczajki plonu.

LITERATURA

1. Brink R. A.: Self Incompatibility in Yellow Sweet Clover (*Melilotus officinalis*). Jour of the Am. Soc. of Agron., V 26. 1934 b., s. 307—312.
2. Clarke A. E.: Inheritance of Annual Habit and Mode of Pollination in an Annual White Sweet Clover. Journ. of the Am. Soc. of Agronomy, 27, 1935: s. 492—496.
3. Dubowy F., Grabiński J., Polkowska J.: Przydatność nostryku białego (*Melilotus albus*) jako paszy dla bydła. Post. Nauk Roln., 1961, nr 1: s. 81—83.
4. East E. M. and Manglesdorf A. J.: A New Interpretation of the Hereditary Behavior of Self-sterile Plants. Proc. Nat. Acad. Sci. 11:s. 166—171. 1925.
5. Elders A. T.: Some Pollination and Cytological Studies of Sweet Clover. Sci. Agr., 6:360—365.
6. Gonet Z.: Studia nad nawożeniem gleb piaszczystych nostrykiem i łubinem. Zeszyty Nauk. WSR Wrocław, Rolnictwo, 1960, t. 12, nr 33, B. 5:39—90.
7. Johnson I. J.: Effectiveness of Successive Cycles of Phenotypic Recurrent Selection in Sweet Clover. Agr. Jour. V. 49:120—125, 1957.
8. Kirchner O.: Über die Wirkung der Selbstbestäubung bei den Papilionaceen, Naturw. Ztschr. Land u. Forstw. Jahrg., 3/1:1—16; (2):49—64; (3)97—111, 1905.
9. Kirk L. E.: Selfpollination of Sweet Clover. Sci. Agr., 6:109—112, 1925.
10. Kirk L. E. and Stevenson T. M.: Factors Which Influence Spontaneous Selffertilization in Sweet Clover (*Melilotus*). Can Jour. Res. 5:313—326, 1931.
11. Knuth P.: Handbook of Flower Pollination Based on Herman Müller's Work Upon the Fertilization of Flowers by Insects. Trans. by J. R. A. Davis. Oxford, 1906—1908.
12. Łączyńska-Hulewicz T.: Metody i osiągnięcia hodowli roślin pastewnych w Stanach Zjednoczonych Ameryki Północnej. Post. Nauk. Roln., nr 2, 1960.
13. Müller H.: The Fertilization of Flowers. London. Trans. by d'Arcy W. Thompson 1883.
14. Rudolf W.: *M. albus* Desr. u. *M. officinalis* (L.) Desr. Handbuch d. Pflanzenzüchtung, B. IV, Züchtung d. Futterpflanzen. 1959, s. 218.
15. Sandal P. C. and Johnson I. J.: Mechanisms of Self- and Crossincompatibility in Sweetclover, *M. officinalis* Lam., Agr. Jour., Vol. 45, nr 3, 1953.
16. Smith H. B.: Annual Versus Biennial Growth Habit and its Inheritance in *Melilotus alba*. Am. Jour. of Botany, 14, 1927, s. 129—146.
17. Ufer M.: Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse einiger Melilotusarten (Steinklee). D. Züchter, 2: s. 341—354, 1930.
18. Praca zbiorowa: Wyniki doświadczeń i działalności Zakł. Dośw. Małyszyn Wielki i Oddziału IUNG w Gorzowie Wlkp. z zakresu doświadczeń polowych za lata 1950—1953. Warszawa, 1956, s. 109—111.