

TERESA ORLIKOWSKA

Akademia Rolnicza w Lublinie
Instytut Hodowli Roślin i Nasiennictwa

ZASTOSOWANIE LINII MONOSOMICZNYCH I NULLISOMICZNYCH W HODOWLI PSZENICY (*TRITICUM AESTIVUM*)

Hodowla pszenicy opiera się dotychczas głównie na metodzie krzyżówkowej. Z otrzymanych mieszańców selekcjonuje się najbardziej korzystne osobniki. Jednak kumulacja pożądanych cech w mieszańcach jest przypadkowa, bowiem opiera się na rekombinacji chromosomów i grup genów. Zastosowanie w hodowli roślin linii aneuploidalnych umożliwia kontrolowanie przenoszenia określonych genów do wybranych odmian. J. L. Brewbaker (1970) określa ten proces jako „zonglowanie genami”, chociaż wierniej istotę problemu oddaje termin „sterowanie genami”, metoda ta opiera się bowiem nie tyle na zręczności, co na dokładnej znajomości roślin i wynikającym stąd dokładnym zaprogramowaniu hodowli.

Hodowla oparta na aneuploidalności może mieć miejsce przede wszystkim u roślin poliploidalnych, których nullisomiki i monosomiki są z reguły żywotne. W hodowli pszenicy metoda ta może znaleźć zastosowanie dzięki osiągnięciom Searsa, który w efekcie 15-letniej pracy (1939—1954), wyosobnił wszystkie możliwe nullisomiki, monosomiki, trisomiki i tetrasomiki w odmianie Chinese Spring *Triticum aestivum*. Również wielu innych badaczy otrzymywało i opisywało aneuploidy pszenicy; zasługą Searsa jest jednak to, że wyprowadził pełne serie aneuploidalne w jednej odmianie (14).

Następnym, bardzo ważnym krokiem, była identyfikacja chromosomów i opracowanie systemu ich numeracji, którego autorami są Sears i Okamoto. Oni również dokonali podziału chromosomów na trzy grupy genomowe. Sears wydzielił chromosomy należące do genomu D poprzez badanie mejozy mieszańców otrzymanych z krzyżowania kolejnych monosomików Ch. Spring z *Triticum dicoccum* (AABB). Okamoto rozdzielił chromosomy należące do genomów A i B poprzez badanie mejozy mieszańców otrzymanych przez zapylenie linii monotelocentrycznych Ch. Spring pyłkiem syntetycznego amfidiploida AADD (*Triticum aegilopoides* x *Aegilops squarrosa*).

Sears podzielił chromosomy pszenicy heksaploidalnej na 7 grup homeologicznych. W tym celu badał kompensacyjny efekt chromosomów w potomstwie otrzymanym ze skrzyżowania linii nullisomicznych i tetrasomicznych Ch. Spring. Mieszańce miały pewne chromosomy w liczbie poczwórnej, podczas gdy innych w ogóle nie było. Jeśli istniejące w nadmiarze chromosomy zastępowały skutecznie brakujące, co uwidaczniało się w podobieństwie fenotypowym do roślin disomicznych, oznaczało to, że są do nich genetycznie podobne (Sears 1954).

Poszczególne grupy genomowe pszenicy zawierają chromosomy pochodzące od wspólnych przodków. *Triticum aestivum* jest alloheksaploidem, który powstał w przyrodzie w wyniku skrzyżowania się trzech gatunków roślin. Ustalono, że genom A pochodzi od pszenic diploidalnych (*T. monococcum* lub *T. thaoudar*), genom B od *Aegilops speltoides*, a genom D od *Aegilops squarrosa*. Gatunki te charakteryzują się bliskim pokrewieństwem, które wyraża się wysokim stopniem koniugacji chromosomów w mejozie ich mieszańców. Jeśli chromosomy ze sobą koniugują — są pokrewne i muszą zawierać podobne informacje genetyczne. Takie uzasadnienie ma podział na grupy homeologiczne, czyli częściowo homeologiczne (Hutchinson 1969), tabela 1.

Tabela 1

Podział chromosomów pszenicy (*Triticum aestivum*) na grupy genomowe i homeologiczne

Grupy homeologiczne	Grupy genomowe		
	genom A (<i>T. monococcum</i> lub <i>T. thaoudar</i>)	genom B (<i>Aegilops speltoides</i>)	genom D (<i>Aegilops squarrosa</i>)
1	1A	1B	1D
2	2A	2B	2D
3	3A	3B	3D
4	4A	4B	4D
5	5A	5B	5D
6	6A	6B	6D
7	7A	7B	7D

Zagadnieniem najważniejszym w hodowli opartej na aneuploidalności jest powiązanie cech fenotypowych z poszczególnymi chromosomami, czyli tzw. lokalizacja genów na chromosomach. Jest to problem bardzo trudny do opracowania i tym bardziej skomplikowany, że większość najważniejszych pod względem użytkowym cech pszenicy jest uwarunkowana szeregiem różnych genów o charakterze polimerycznym, modyfikującym i o różnych formach działania i współdziałania.

Znane są trzy sposoby lokalizacji genów: nullisomiczny, monosomiczny (najszerzej wykorzystywany) i substytucyjny (Morris i Sears 1968—69). Sposób nullisomiczny pozwala na lokalizację niektórych genów dominujących. Jeśli przy braku chromosomów pojawi się cecha recesywna, można sądzić, że brakujące chromosomy homologiczne są nosicielami alleli dominujących. W ten sposób Sears (14) zlokalizował szereg genów dominujących w odmianie Ch. Spring (np. czerwona barwa ziarniaków — 3D, inhibitory rozwoju ości — 4B i 6B, supresory zmniejszające długość ości — 2A i 2D). Sposób monosomiczny polega na obserwacji mieszańców F_1 pomiędzy odmianą disomiczną, w której chcemy dokonać lokalizacji genów a każdym z 21 monosomików określonej odmiany standardowej i na powiązaniu odchylen fenotypowych ze stanem monosomicznym. W drugim i trzecim pokoleniu mieszańców prowadzi się obserwacje dotyczące sposobu rozszczepiania się cech.

Kuspira i Unrau (1959) sporządzili tablice oczekiwanych w F_2 i F_3 rozszczepień mieszańców odpowiadające różnym typom działań i współdziałań genów. Sposób substytucyjny polega na badaniu skutków działania poszczególnych chromosomów danej odmiany w liniach substytucyjnych innej odmiany i porównywaniu ich z fenotypami odmian rodzicielskich. Przy stosowaniu metody monosomicznej i substytucyjnej jest konieczne, aby odmiany rodzicielskie miały fenotypy kontrastowe pod względem badanych cech. Należy zaznaczyć, że sposób substytucyjny jest bardziej precyzyjny dla określania genów ilościowych, wiadomo jest bowiem, że niektóre geny zachowują się inaczej w stanie monosomicznym a inaczej w disomicznym.

Podane powyżej sposoby nie są wystarczające, jeśli chodzi o określenie genów sprzężonych, bowiem w przypadku zastosowania metody monosomicznej chromosomy nie mają partnera do koniugacji, a przy badaniu metodą substytucyjną są homozygotyczne. Jeśli jednak zlokalizujemy gen na określonym chromosomie, dalsze badania dotyczące mapowania genów można prowadzić w sposób następujący: linie substytucyjne krzyżuje się z disomiczną odmianą — receptorem, a mieszańce F_1 (heterozygotyczne pod względem jednego chromosomu) są samozapylane albo krzyżowane z nullisomikami lub monosomikami odmiany — receptora. W pierwszym przypadku można, na podstawie rozszczepień w pokoleniach F_2 i F_3 , ustalić liczbę genów o charakterze addytywnym (jeśli nie występują pomiędzy nimi zbyt bliskie sprzężenia), a także do pewnego stopnia siłę sprzężeń pomiędzy nimi. W przypadku drugim, po skrzyżowaniu mieszańców F_1 (heterozygotycznych pod względem jednego chromosomu) z nullisomem, otrzymamy typy roślin, których monosomiczne chromosomy powstały z chromatyd uczestniczących lub nie w crossing-over. Na tych właśnie roślinach można prowadzić obserwacje sprzężeń genów, ponie-

waż nie są one maskowane przez cechy determinowane drugim chromosomem homologicznym. Rośliny disomiczne otrzymane z krzyżowania pomiędzy mieszańcami F_1 a monosomikami odmiany — receptora będą homozygotyczne pod względem jednego z dwóch typów chromosomów, które nie przeszły crosing-over lub pod względem różnych typów rekombinacji, których liczba będzie zależała od tego z iloma genami mamy do czynienia.

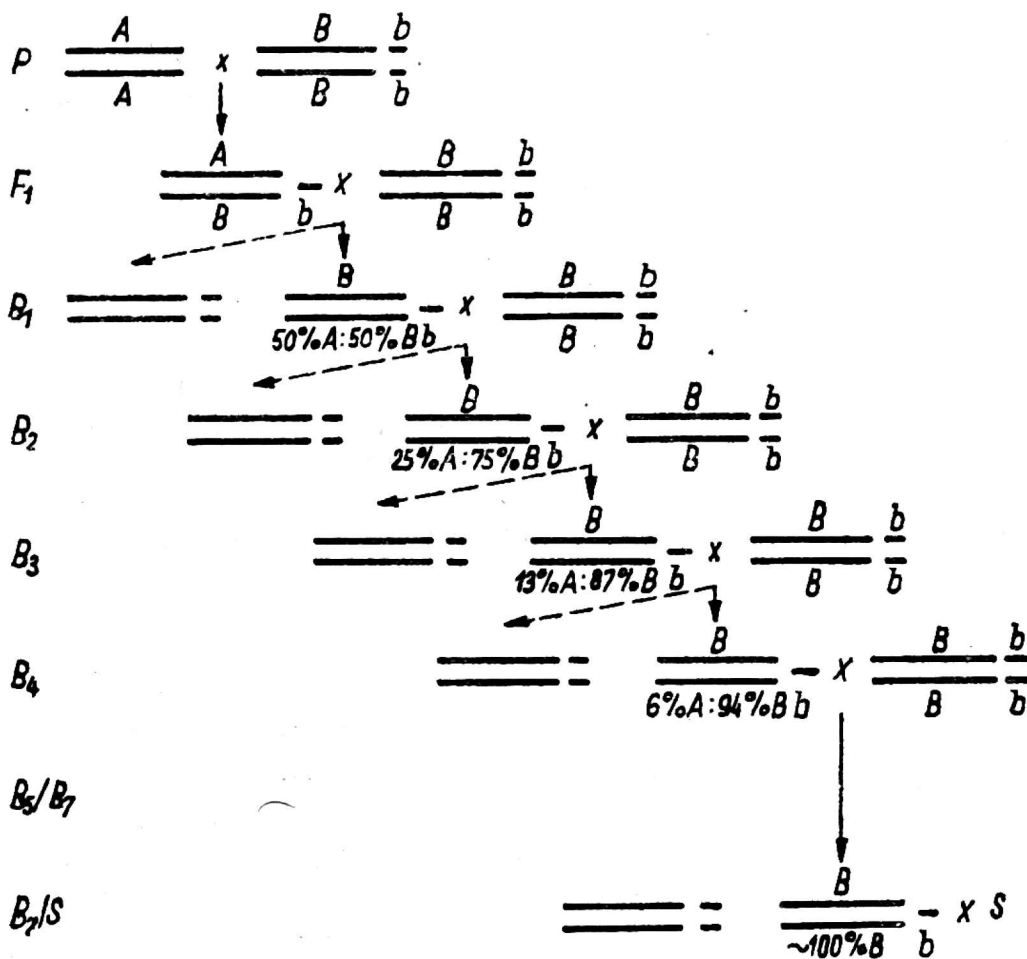
W rezultacie przebadania dostatecznej liczby takich linii można otrzymać obraz sprzężeń genów. W sytuacji, gdy dla zlokalizowania genów stosujemy wyżej przedstawione sposoby, jednostką lokalizacji będzie chromosom. Jest to jednak sposób mało dokładny, zważywszy na dużą liczbę genów znajdujących się na poszczególnych chromosomach. Bardziej dokładną lokalizację genów można osiągnąć w wyniku pracy z liniami zawierającymi chromosomy telocentryczne. Są to chromosomy mające tylko jedno z dwóch ramion i centromer. Powstają wskutek wadliwego przebiegu mejozy, a mianowicie w wyniku poprzecznego podziału centromeru. Jeśli tylko jeden z pary chromosomów homologicznych jest telocentryczny, to mamy do czynienia z linią monotelocentryczną, jeśli obydwa — z linią ditelocentryczną. Przy zastosowaniu tej metody, krzyżujemy linię substytucyjną z linią ditelocentryczną odmiany — receptora i uzyskujemy mieszańce, które mają chromosom normalny, pochodzący z linii substytucyjnej i jednoramienny z odmiany, w której nastąpiła substytucja. Dalsze badania mogą być prowadzone jednym z wyżej podanych sposobów, z tym że rekombinacje dotyczyć będą tylko jednego ramienia co umożliwi lokalizację genów na tym właśnie ramieniu. Geny związane z drugim ramieniem tego chromosomu mogą być zidentyfikowane na podstawie porównania z efektami rekombinacji otrzymanymi z krzyżowania z liniami o normalnych chromosomach. Dla właściwego przeprowadzenia takich badań jest konieczne, aby osobniki, u których miało miejsce crosing-over różniły się fenotypowo między sobą, a także od roślin, u których crosing-over nie wystąpiło. Znajomość sprzężeń genów będzie przydatna w przypadku, gdy zaistnieje konieczność rozdzielenia genów położonych na tym samym chromosomie. Jest również konieczne określenie procentowego udziału poszczególnych chromosomów i genów w wywoływaniu cech o charakterze ilościowym.

Do 1970 roku na 21 chromosomach pszenicy zlokalizowano ponad 400 genów (Mettin 1970), co świadczy o znacznym zaawansowaniu tych prac. Przyczyną, która nie pozwala korzystać z wyników badań innych hodowców jest fakt, że często odmiany mają swoiście rozlokowany materiał dziedziczny. Sytuacja taka zmusza niestety do badania własnych odmian. Pracą tą powinny być objęte wszystkie najlepsze odmiany możliwe do upra-

wy w warunkach polskich oraz inne, które mają wyjątkowo korzystne cechy.

Takie dokładne poznanie genetyki roślin pozwoli zaprogramować dalszą hodowlę. Wiedząc bowiem jaki chromosom jest przyczyną wad odmiany i znając źródła cech pozytywnych, można pozbyć się cechy niekorzystnej zastępując ją lepszą, poprzez substytucję chromosomów lub ich fragmentów chromosomami innych odmian, gatunków, a nawet rodzajów.

Etapem wyjściowym dla takiej hodowli jest wprowadzenie monosomiczności do odmian, które hodowca chce udoskonalić (rys. 1). Program



Rys. 1. Wyprowadzenie linii monosomicznych w odmianie B przy zastosowaniu nullisomików odmiany standardowej A (wg Mettina 1970)
 ----- haploidalny blok 20 chromosomów
 — przenoszony chromosom monosomiczny
 brak krótkich kresek oznacza nullisom pod względem określonej pary chromosomów

ten polega na skrzyżowaniu linii monosomicznych lub nullisomicznych standardowej odmiany, np. Chinese Spring, z hodowlaną odmianą disomiczną, a następnie na wykonaniu 6—8 krzyżowań wypierających pomiędzy otrzymywanymi w potomstwie osobnikami monosomicznymi a odmianą hodowlaną. W ten sposób można będzie odtworzyć genotyp tejże odmiany z jednoczesnym utrzymaniem monosomiczności. W potomstwie kolejnych mieszańców otrzymuje się także osobniki disomiczne, które identyfikuje się za pomocą analiz cytologicznych i eliminuje.

Realizacja tego stosunkowo prostego programu jest jednak utrudniona wskutek „zafałszowywania monosomiczności”, które powstają w wyniku nieprawidłowości w mejozie wyrażających się w „przesunięciu uniwalentu” (univalent shift). Zjawisko to powstaje najczęściej wskutek desynapsis, czyli częściowego braku koniugacji (Person 1956, Röbbelen 1968). Niektó-

re pary chromosomów homologicznych zbyt wcześnie rozłączają się, a więc w stanie uniwalentnym występuje więcej niż jeden chromosom. Zdarza się wtedy często, że wskutek przypadkowego rozdziału uniwalentów następuje zamiana chromosomu i w potomstwie w stanie monosomicznym wystąpi zgoła inny chromosom. Efektem desynapsis jest nie tylko zafałszowanie monosomiczności. W tabeli 2 przedstawiono różne możliwości

Tabela 2

Gamety rośliny monosomicznej powstałe przy przypadkowym rozdziale trzech uniwalentów i kariotypy oczekiwane po zapyleniu disomicznym pyłkiem (wg Persona 1956)

G a m e t y (monosomiczne rośliny wyjściowe 19 ^{II} + 3 ^I a, b, b)	P o t o m s t w o	Liczba chromo- somów
	kariotypy	
19 : brakuje a i b	19 ^{II} + a + b : podwójny monosomik	40
19 + a : brakuje b	19 ^{II} + aa + b : zamiana uniwalentu	41
19 + b : brakuje a	19 ^{II} + a + bb : normalny monosomik	41
19 + a + b : normalne	19 ^{II} + aa + bb : disomik	42
19 + b + b : brakuje a, podwójne b	19 ^{II} + a + bbb : uniwalent i triwa- lent	42
19 + a + b + b : podwójne b	19 ^{II} + aa + bbb : trisomik	43

połączeń chromosomów w gamecie i w potomstwie po skrzyżowaniu z disomiczną odmianą hodowlaną, przy przypadkowym rozdziale trzech uniwalentów (tab. 2). Wszystkie przedstawione tu kombinacje są możliwe do zidentyfikowania na podstawie normalnej analizy mejozy, ponieważ będą tworzyły charakterystyczne konfiguracje. Wyjątek stanowi jedynie odróżnienie monosomu normalnego od zafałszowanego. W obydwu przypadkach tworzyć się będzie jeden uniwalent, który przeważnie nie może być zidentyfikowany na podstawie cech morfologicznych. Zjawisko desynapsis jest najczęściej traktowane jako wyraz niestabilności danej odmiany zależącej od genotypu, a nie, lub przeważnie nie, jako następstwo stanu monosomicznego. Zaburzenia mejotyczne występują w mniejszym lub większym stopniu u większości odmian (Riley i Kimber 1961). Największy procent komórek desynaptycznych stwierdzono u roślin F₁. W przypadku odmiany niemieckiej Wachtel, w linii 3A, desynapsis wystąpiło u 60,2% analizowanych komórek. W następnych pokoleniach krzyżowania wypierającego procent desynaptycznych komórek zmniejszał się, aż w szóstej generacji osiągnął 13,6% (Röbbelen 1968). Według Persona (1956), udział komórek desynaptycznych analizowanych u mieszańców F₁ kilku odmian wynosił średnio 35,8%, natomiast w B₆ tylko 10,2%. Wzrost stabilności

cytogenetycznej w miarę wypierania jednego z genotypów na korzyść drugiego, wskazuje na zależność jej od stanu homozygotyczności genowej (Röbbelen 1968). Również w naszym Instytucie, w trakcie wykonywania analiz cytologicznych mieszańców, natrafiono na zakłócenia w mejozie, które mogą wskazywać na występowanie desynapsis.

W tej sytuacji konieczne jest testowanie wybranej do hodowli odmiany (poprzez badanie mejozy mieszańców F_1 pomiędzy tą odmianą a monosomicznym Ch. Spring) i określenie rozmiarów występowania desynapsis. Za objaw stabilności danej odmiany można w pewnym stopniu uważać wysoki udział biwalentów pierścieniowych, które tworzą się w mejozie samozapylającej się rośliny.

Ponieważ, jak już wspomniano, w każdym przypadku należy liczyć się z możliwością przesunięcia uniwalentu, konieczne jest testowanie potomstwa. Jest ono możliwe pod warunkiem skrzyżowania mieszańców z liniami ditelocentrycznymi i przeprowadzenia analizy mejozy u tak powstałych osobników. Linie ditelocentryczne, jak już wspomniano, charakteryzują się obecnością chromosomów jednoramiennych, które łatwo można odróżnić od innych za pomocą badań cytologicznych. Chromosomy pszenicy są słabo zróżnicowane morfologicznie i ich identyfikacja w komórkach macierzystych pyłku jest w większości wypadków niemożliwa. Chromosom jednoramienny (telocentryczny) może pełnić w analizach rolę markera. Jeśli nie nastąpiła zamiana uniwalentu, to po skrzyżowaniu monosomika z odpowiadającą mu linią ditelocentryczną, chromosom telocentryczny utworzy w mejozie potomstwa monosomicznego uniwalent, a osobniki disomiczne biwalent heteromorficzny:

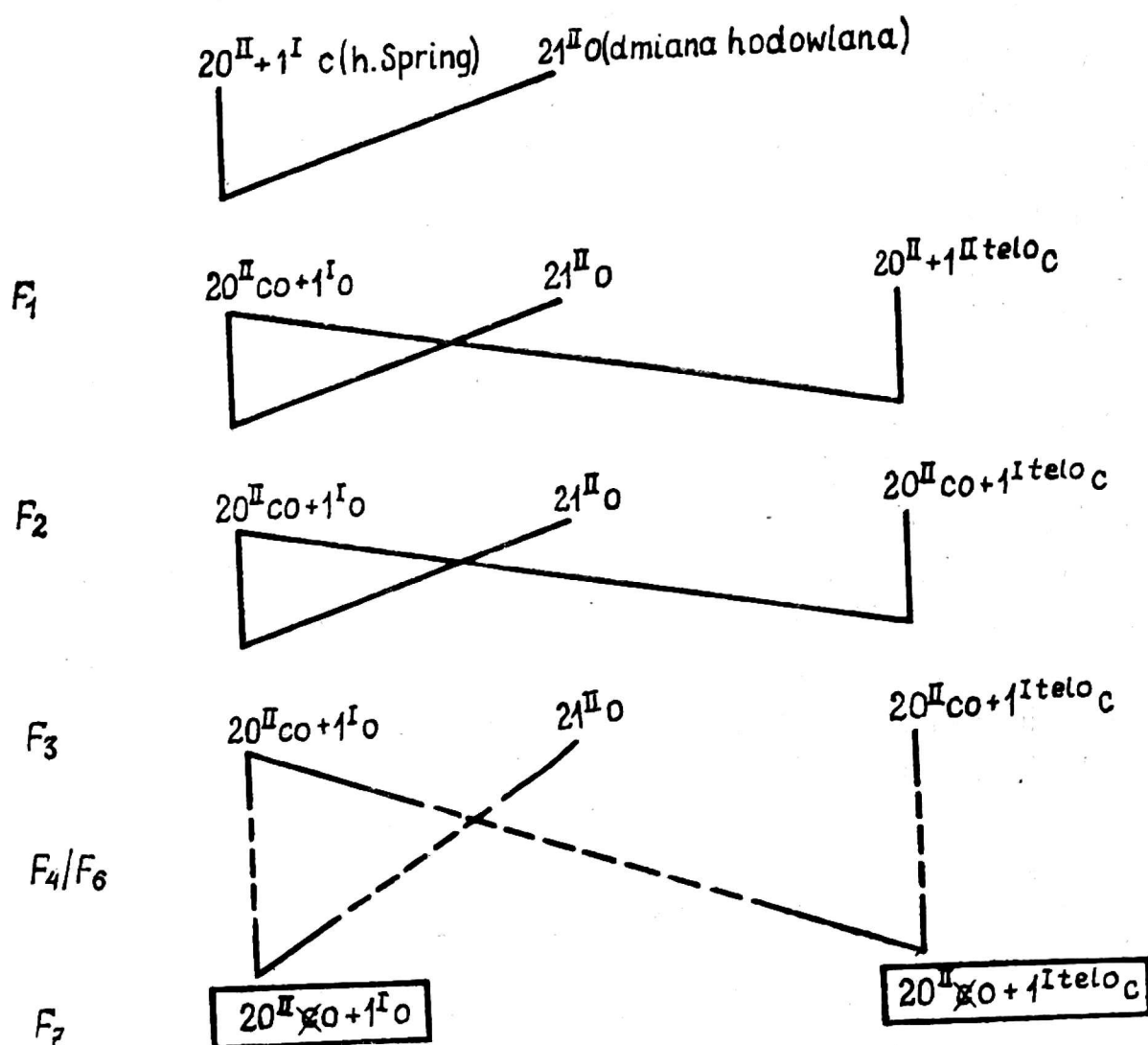
$$\begin{aligned} P & 20^{II} + 1^IA \times 20^{II} + 1^{IIA}^{telo} \\ F_1 & 20^{II} + 1^IA^{telo} \text{ — monosom} \\ & 20^{II} + 1^{IIA-A}^{telo} \text{ — disom} \end{aligned}$$

Jeśli jednak nastąpiła zamiana uniwalentu, chromosomy telocentryczne będą miały partnera do koniugacji i w mejozie komórek macierzystych pyłku powstanie uniwalent z normalnego chromosomu i biwalent heteromorficzny u osobników monosomicznych, a u disomicznych tylko biwalent heteromorficzny:

$$\begin{aligned} P & 20^{II} + 1^IB \times 20^{II} + 1^{IIA}^{telo} \\ F_1 & 19^{II} + 1^{IIA-A}^{telo} + 1^IB \text{ — monosom} \\ & 20^{II} + 1^{IIA-A}^{telo} \text{ — disom.} \end{aligned}$$

Tak więc testowanie liniami ditelocentrycznymi pozwala na zorientowanie się, jaki przebieg miała mejoza w odniesieniu do chromosomu uniwalentnego.

Ze względu na przedstawione problemy konieczne jest zmodyfikowanie programu wprowadzania monosomiczności i wzbogacenie go o równoczesne testowanie (rys. 2). Ma to jeszcze tę zaletę, że równocześnie z wprowadzeniem do wybranej odmiany monosomiczności, wprowadza się także telocentryczność, która może być wykorzystana w dalszych pracach hodowlanych.



Rys. 2. Wyprowadzenie linii monosomicznych w odmianie hodowlanej przy zastosowaniu monosomików Ch. Spring z jednoczesnym testowaniem liniami telocentrycznymi Ch. Spring (wg Law 1968) cyt. za Röbbelen 1968)

II — biwalent

I — uniwalent

II telo — biwalent telocentryczny

I telo — uniwalent telocentryczny

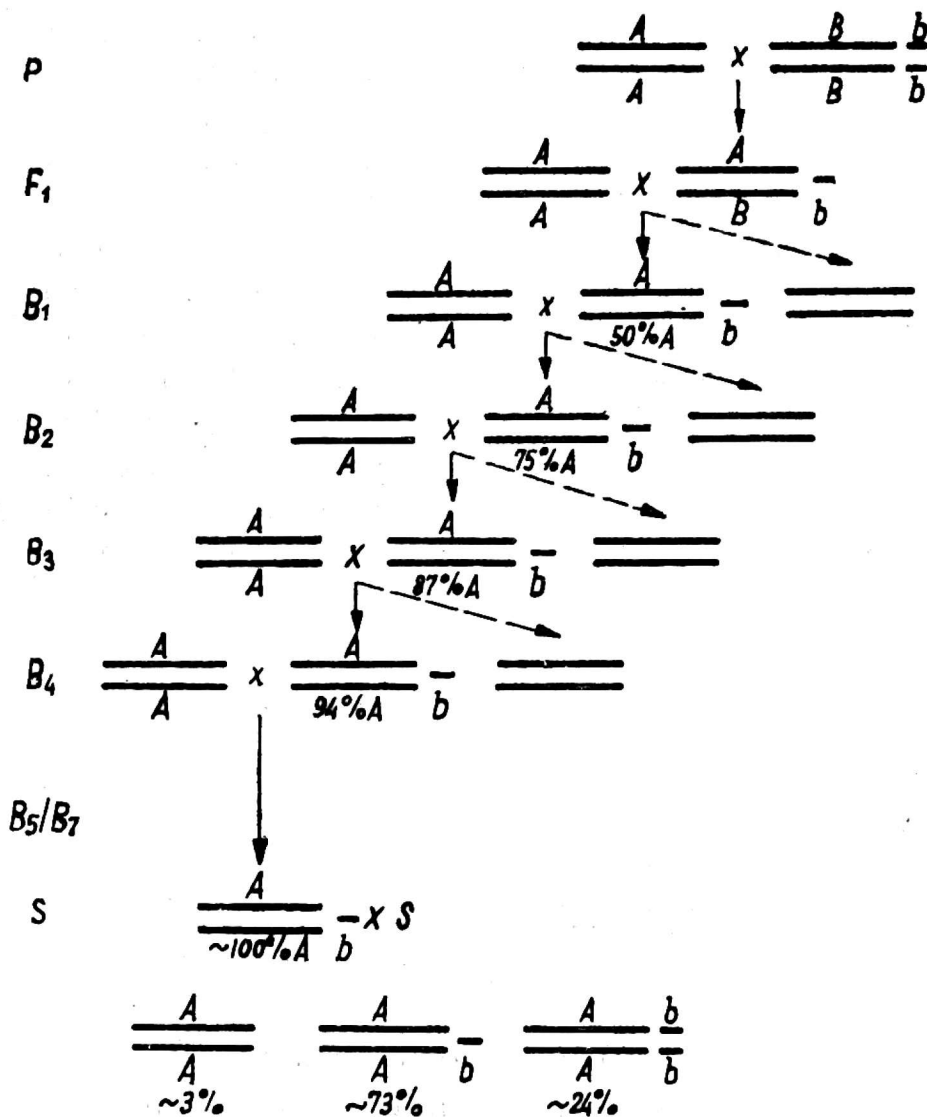
C — genotyp odmiany Ch. Spring

O — genotyp dowolnej odmiany

X — genotyp wyeliminowany w rezultacie krzyżowań wypierających

Po dokładnym poznaniu cech zlokalizowanych na szczególnych chromosomach można będzie ustalić program hodowli, polegający na eliminowaniu genów warunkujących cechy niekorzystne i zastępowaniu ich in-

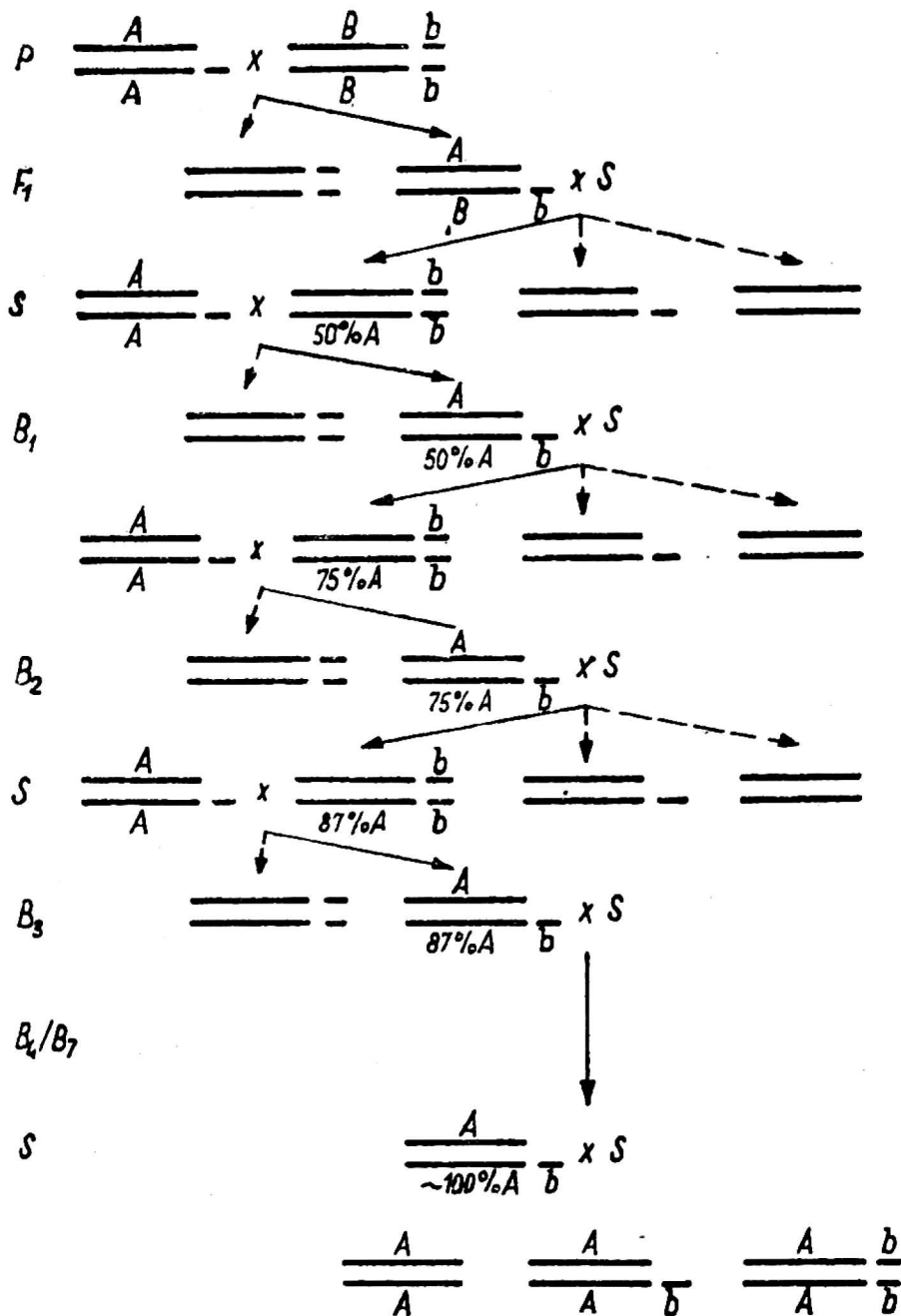
nymi, warunkującymi właściwości pożądanę. Następuje to w wyniku zastępowania pewnych chromosomów przez inne. Substytucji pojedynczego chromosomu można dokonać poprzez skrzyżowanie nullisomicznej lub monosomicznej pod względem zamienianego chromosomu odmiany, z odmianą zawierającą ten chromosom, a następnie przez wyparcie genotypu odmiany standardowej przez wykonanie szeregu krzyżowań wstecznych (rys. 3 i 4). Program oparty na zastosowaniu nullisomików jest znacznie



Rys. 3. Substytucja pojedynczego chromosomu z odmiany B do odmiany A przy zastosowaniu nullisomików (wg Mettina 1970)

— — — — haploidalny blok 20 chromosomów
— określony substytuowany chromosom
brak krótkich kresek oznacza nullisom pod względem określonej pary chromosomów

łatwiejszy i może być przeprowadzony w czasie o połowę krótszym. Nie w każdym jednak wypadku jest to możliwe do zrealizowania. Linie nullisomiczne są subletalne: mają zmniejszone rozmiary, przedłużony cykl życiowy, wykazują rozmaite niedostatki fenotypowe i są przeważnie męskosterylne. Mettin (1970) podaje, że u odmiany Ch. Spring, tylko linie 1A, 1B, 7A, 7B i 7D mogą rozmnażać się przez samozapylenie dając w 100% nullisomiczne potomstwo. Majstrenko (14) wyraża pogląd, że chociaż 9 linii nullisomicznych jest męsko- i żeńskopłodna, to jednak tylko nullisomiki 7B dają się podtrzymywać przez samozapylenie. Inne są przeważnie za słabe, aby wydać nasiona. W tym wypadku nullisomiki można otrzymać przez samozapylenie monosomików. Uważa się powszechnie, że wszystkie

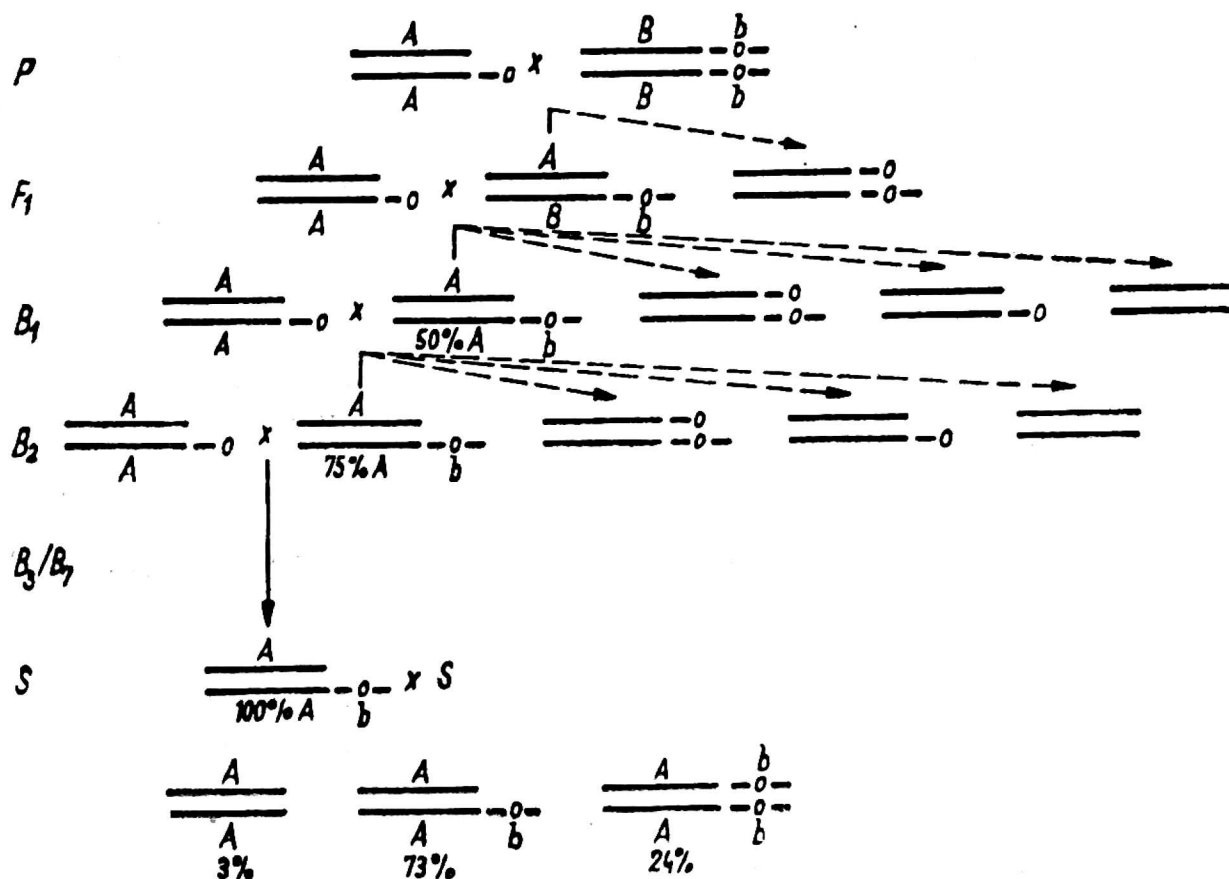


Rys. 4. Substytucja pojedynczego chromosomu z odmiany B do odmiany A przy zastosowaniu monosomików (wg Mettina 1970)

linie nullisomiczne są żeńskopłodne, dlatego też można je używać do krzyżowań w charakterze partnerów żeńskich. Nie wiadomo, czy dotyczy to także odmian uprawianych w Polsce. Być może wystąpią trudności przy wykorzystaniu linii nullisomicznych. Praca z nullisomami ma jeszcze tę ważną zaletę, że dają się one bez trudu odróżniać fenotypowo, przede wszystkim na podstawie cech kłosa, co daje możliwość wyeliminowania ewentualnych pomyłek. Rośliny monosomiczne można odróżniać na podstawie fenotypu tylko w nielicznych wypadkach. Jest to zresztą zależne od odmiany. Riley i Kimber (1961) donoszą, że linie monosomiczne odmiany Goldfast są dosyć łatwe do identyfikacji, ponieważ są podobne do odpowiadających im nullisomików. U odmiany Ch. Spring natomiast, można na podstawie fenotypu identyfikować nieliczne linie i to tylko wtedy, gdy uprawiane są w niekorzystnych warunkach środowiska. W przypadku gdy do substytucji używamy linie monosomiczne, należy stosować na przemian

krzyżowanie wypierające i samozapylenie otrzymanych w potomstwie monosomów. Jest to konieczne ze względu na utrzymanie chromosomu podstawianego. Również linii monosomicznych należy używać przy krzyżowaniu w charakterze partnerów żeńskich. Wiąże się to ze stosunkowo dobrym przekazywaniem przez nie gamet 20-chromosomowych potomstwu. Przyjmuje się zazwyczaj, że przekazywanie monosomiczności przez matkę następuje średnio w 75%, natomiast przez ojca zaledwie w 4% (Mettin 1970).

Do substytucji pojedynczego chromosomu można również używać linii monotelocentrycznych, których jednoramienny chromosom będzie pełnił w badaniach cytologicznych funkcję markera. Należy bowiem przypuszczać, że zjawisko desynapsis (jeśli jest związane ze stanem heterozygotyczności genowej) będzie miało również miejsce po wykonaniu krzyżowań międzyodmianowych koniecznych dla tego programu (rys. 5).

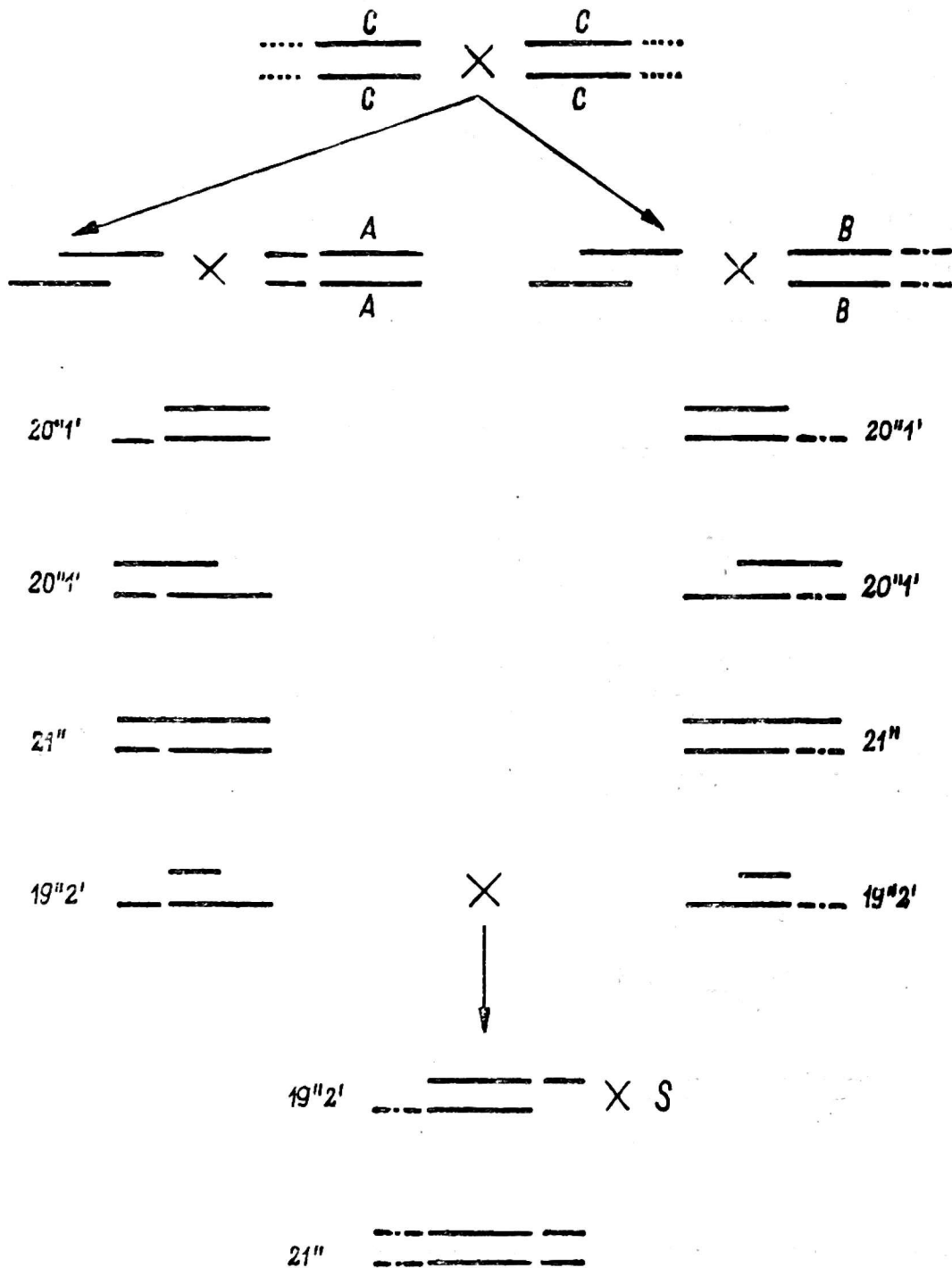


Rys. 5. Substytucja pojedynczego chromosomu z odmiany B do odmiany A przy zastosowaniu monotelocentryków (wg Mettina 1970)

- — — — haploidalny blok 20 chromosomów
- o— normalny, substytuowany chromosom
- o chromosom telocentryczny

Ze względu na to, że wiele cech jest warunkowanych przez więcej niż jeden chromosom, np. geny odporności na rdzę źdźbłową u odmiany Hope są zlokalizowane na chromosomie 5B i 7B (Tarkowski 1968), często dla uzyskania właściwego efektu, konieczna będzie podwójna lub wielokrot-

na substytucja. Dotyczyć to będzie także problemu zmiany więcej niż jednej cechy, przez podstawianie chromosomów z dwóch lub więcej odmian. Dla uzyskania podwójnej substytucji konieczne jest istnienie podwójnych monosomików (można je otrzymać przez skrzyżowanie dwóch różnych nullisomików), które krzyżuje się następnie w kombinacjach równoległych z odpowiednimi pojedynczymi liniami substytucyjnymi (rys. 6).



Rys. 6. Substytucja dwóch chromosomów z odmian A i B do odmiany C (wg Mettina 1970 zmodyfikowany)

- haploidalny blok 21 chromosomów
- haploidalny blok 20 chromosomów
- haploidalny blok 19 chromosomów
- ... brak chromosomu
- substytuowany chromosom z odmiany A
- . — substytuowany chromosom z odmiany B

W wyniku tych krzyżowań powstaną cztery typy roślin o liczbie chromosomowej 42, 41 i 40. Osobniki o 40 chromosomach są podwójnymi monosomami, a w mejozie tworzą 19 biwalentów i 2 uniwalenty. Takie rośliny krzyżujemy ze sobą, a w ich potomstwie wybieramy osobniki o 40 chromosomach, tworzące również w mejozie 19 biwalentów i 2 uniwalenty. Po ich samozapyleniu otrzymamy m. in. rośliny o 42 chromosomach, tworzące 21 biwalentów w mejozie. Będą to właśnie rośliny o podstawionych dwóch parach chromosomów. W podobny sposób mogą przebiegać kolejne substytucje Unrau ze wsp. (1956), cyt. za Majstrenko (14); w podobny sposób wprowadził do odmiany Thatcher dwa chromosomy: 6B z odmiany Timstejn, niosący 2 geny odporności przeciwko rdzy żdźbłowej i 2D z odmiany Mc Murachy, na którym zlokalizowany był gen odporności na rasę 15B.

Oprócz ulepszania pszenicy przez podstawianie genów innych odmian, można korzystać również z materiału genetycznego różnych gatunków i rodzajów. W tym celu należy wytworzyć linie addycyjne w określonej odmianie pszenicy, tzn. linie z dodatkowymi chromosomami, a następnie skrzyżować je z linią nullisomiczną tejże odmiany. Chromosom dodatkowy wejdzie wówczas na miejsce brakującego chromosomu pszennego. Jest to możliwe wówczas, jeśli chromosomy tego gatunku lub rodzaju wykazują homeologię w stosunku do chromosomów pszenicy. Substytucja obcego chromosomu zachodzi czasem spontanicznie. Zeller (1972) donosił, że u niemieckich odmian Zorba i Salzmünde, miało miejsce podstawienie w trakcie hodowli chromosomu pszennego 1B przez żytni V. Odmiany te charakteryzowały się wysoką odpornością na mączniak. Inni autorzy (The, Baker 1972) donoszą, że chromosomy *Agropyron intermedium* podstawiały spontanicznie chromosomy 3A i 7D *Triticum aestivum*, odmiany Vilmorin 27, nadając jej odporność na rdze. Oczywiście nie zawsze jest celowe dla hodowcy pozostawienie całego chromosomu obcego, bowiem oprócz cech pożądanых może on także wnieść cechy ujemne. Pozostawianie jedynie niektórych fragmentów chromosomu jest szczególnie konieczne w przypadku podstawiania chromosomów z gatunków i rodzajów dzikich. Pożądany fragment można przenieść poprzez translokację pomiędzy chromosomem odmiany uprawnej a chromosomem, który zawiera tę korzystną cechę. Sposobem, który powoduje zwiększenie częstotliwości występowania translokacji jest napromieniowywanie nasion lub kłosów w stadium przedmejotycznym. W podobny sposób przeprowadził swoją klasyczną już dziś pracę Sears, który przeniósł niewielki fragment chromosomu, powodujący odporność na rdzę brunatną z *Aegilops umbellulata* do *Triticum aestivum* (Brewbaker 1970). Dziś są już opracowane metody przenoszenia niewielkich tylko części obcych chromosomów. Pożądane jest, ażeby występowały raczej translokacje interkalarnie, które polegają na wklinowa-

niu się fragmentu chromosomu dzikiego do chromosomu rośliny uprawnej. W efekcie wymiany fragmentów chromatyny pomiędzy chromosomami, co ma miejsce w przypadku translokacji terminalnych, może dojść do utraty cech uprawowych na korzyść dzikich.

Sposobem, który pozwala na wprowadzenie części obcego chromosomu jest zastosowanie do hodowli linii, w których brakuje chromosomu 5B. Jak wiadomo, chromosom 5B uniemożliwia koniugację chromosomów homeologicznych. W przypadku jego braku, w trakcie koniugacji chromosomów może zachodzić wymiana odcinków pomiędzy chromosomami o różnym pochodzeniu.

Jak wynika z powyższego przeglądu, wykorzystanie metod cytogenetycznych i linii aneuploidalnych otworzyło przed pracami genetycznymi i hodowlanymi nowe perspektywy. Metody te pozwalają na:

- 1) zbadanie udziału genetycznego każdego chromosomu w genotypie,
- 2) lokalizację genów na chromosomach oraz sporządzanie map chromosomowych,
- 3) badanie efektów dawek genów i ich współdziałań,
- 4) zwiększenie efektywności prac z krzyżówkami odległymi,
- 5) substytucję i addycję chromosomów z innych odmian, gatunków i rodzajów.

Tradycyjne metody analizy genetycznej mają ograniczone możliwości stosowania u *Triticum aestivum*, ze względu na jej heksaploidalną naturę, złożony skład genomowy i dużą liczbę grup sprzężeń.

Obecnie w wielu krajach prowadzone są zaawansowane prace nad wprowadzaniem monosomiczności do najlepszych odmian. Niektóre kraje, jak np. USA już w 1967 r. posiadały serie monosomiczne w odmianach Cheienne i Wichita, Kanada w ozimej odmianie Kharkow MK-22 i jarych — Kadet, Red Bobs, Rescue, C-615, Redman, Thatcher i Lemhi. W Wielkiej Brytani istnieją serie monosomiczne w odmianach: Bersee i Capel-Desprez, a w NRF w odmianie Wachtel. Znaczny stopień zaawansowania osiągnięto w Halle (NRD); wprowadza się tam monosomiczność do odmian Poros, Pilot i Fanal. Węgrzy pracują z odmianami Mironowska 808 i Rannaja 12, Bułgarzy z Bezostnaja 1, Rosjanie z odmianą Saratowskaja 29 i Diamant.

W Instytucie Hodowli Roślin i Nasiennictwa Akademii Rolniczej w Lublinie rozpoczęto prace związane z wprowadzaniem monosomiczności do odmian Grana i Luna oraz z określeniem genów na chromosomach tych odmian.

LITERATURA

1. Brewbaker J. L.: Genetyka rolnicza. PWRiL Warszawa, 1970.
2. Hutchinson J. B.: Ewolucja roślin uprawnych. PWRiL Warszawa, 1969.
3. Kuspira J., Unrau J.: Theoretical ratios and tables to facilitate genetic studies with aneuploids. Canadian Journal of Genetics and Cytology. vol 1. No 4, 1959.
4. Mettin D.: Bedeutung der Polyploidie für die Evolution und die Pflanzenzüchtung. Tagungsbericht der Deutschen Akademie der Landw. zu Berlin. 101, 1970.
5. Morris R., Sears E.: Citogenetyka pszenicy i jej sorodziej. Sielskoje choziajstwo za rubieżom. 12—1, 1968—1969.
6. Person C.: Some aspects of monosomic wheat breeding. Canadian Journal of Botany. 34, 1956.
7. Riley R., Kimber G.: Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. Heredity. 16, 1961.
8. Röbbelen G.: Desynapsis als Fehlerquelle bei der Aufstellung von Monosomen-Sortimenten des Weizens. Z. Pflanzenzüchtg. 60, 1968.
9. Sears E. R.: The aneuploids of common wheat. Research Bulletin. 572, 1954.
10. Sears E. R.: 1964. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. Chromosome Manipulations and Plant Genetics. Edinburgh.
11. Tarkowski Cz.: Cytogenetyka i hodowla pszenicy. Postępy Nauk Rolniczych. 6, 1968.
12. The T. T., Baker E. P.: Homoelogenous relationships between two *Agropyron intermedium* chromosomes and wheat. Plant Breeding Abstract. vol. 42, 1972.
13. Zeller F. J.: Cytologischer Nachweis einer Chromosomensubstitution in dem Weizenstamm Salzmünde 14/44 (*T. aestivum*). Z. Pflanzenzüchtg. 67, 1972.
14. Praca zbiorowa: Citogenetyka pszenicy i jej gibridow. Izdat. „Nauka” Moskwa, 1971.