

JULIA HOSER-KRAUZE

Instytut Warzywnictwa

Zakład Hodowli i Nasiennictwa, Pracownia Hodowli w Skierniewicach

SAMONIEZGODNOŚĆ U ROŚLIN KRZYŻOWYCH I WYKORZYSTANIE JEJ W HODOWLI HETEROZYJNEJ

Wstęp

Hodowla heterozyjna z każdym rokiem nabiera coraz większego znaczenia na świecie, szczególnie dotyczy to roślin obcopylnych. W Japonii, o ile jeszcze w 1955 roku trwały dyskusje na temat, czy rzeczywiście mieszańce warzyw obcopylnych, do których należą warzywa z rodziny krzyżowych, przewyższają odmiany ustalone, to w 1965 r. nikt już nie miał co do tego wątpliwości. Obecnie jak podaje Chroboczek w sprawozdaniu z Międzynarodowego Kongresu Ogrodniczego w Stanach Zjednoczonych, największe firmy japońskie stale zwiększają w swych katalogach liczbę mieszańców heterozyjnych w porównaniu z odmianami ustalonymi. Mieszańce heterozyjne warzyw obcopylnych przewyższają odmiany ustalone pod następującymi względami:

- 1) wyrównaniem wzrostu, co ułatwia zmechanizowanie zbioru;
- 2) zmniejszoną wrażliwością na choroby,
- 3) wczesnością dojrzewania, której łatwo nie da się osiągnąć na drodze selekcji masowej, czy hodowli rodowej;
- 4) jednoczesnością dojrzewania, co daje w konsekwencji wyższe plony w określonym terminie;
- 5) ogólnym wyrównaniem, które w dużym stopniu zmniejsza pracę przy sortowaniu.

Jak to podkreśla Chroboczek, ważnym również powodem, dla którego wiele firm nasiennych przestawia się na mieszańce heterozyjne, jest fakt, że nasiona tych mieszańców posiadają swoją wysoką wartość tylko w pokoleniu F_1 . Zreprodukowane w następnym pokoleniu rozszczepiają się na formy rodzicielskie i mieszańcowe, a więc tracą swoje wyrównanie. Zmusza to producenta warzyw do corocznego nabywania nasion odmian heterozyjnych w firmie nasiennej, która je produkuje.

Doskonale wyrównane japońskie mieszańce F_1 kapusty chińskiej głowiastej czy brukselskiej powstały przez skrzyżowanie odpowiednio dobranych linii, które w naturalnych warunkach kwitnienia nie mogą za-

pylić się własnym pyłkiem, natomiast bardzo dobrze przekrzyżowują się między sobą.

W hodowli heterozyjnej kapusty największą trudność sprawia znalezienie i wyprowadzenie tych właśnie linii i możliwe jest to tylko wtedy, kiedy hodowca wie na czym polega mechanizm genetyczny i fizjologiczny niezgodności występującej w rodzinie krzyżowych. Mechanizm ten jest dość skomplikowany, ponieważ u kwitnących roślin występują trzy typy systemu niezgodności, które przeciwdziałają samozapłodnieniu. Są to systemy: gametofityczny, sporofityczny i heteromorficzny. W przypadku roślin krzyżowych ważne są dwa pierwsze systemy — gametofityczny i sporofityczny. Zostaną więc one dokładniej omówione.

Gametofityczny system niezgodności

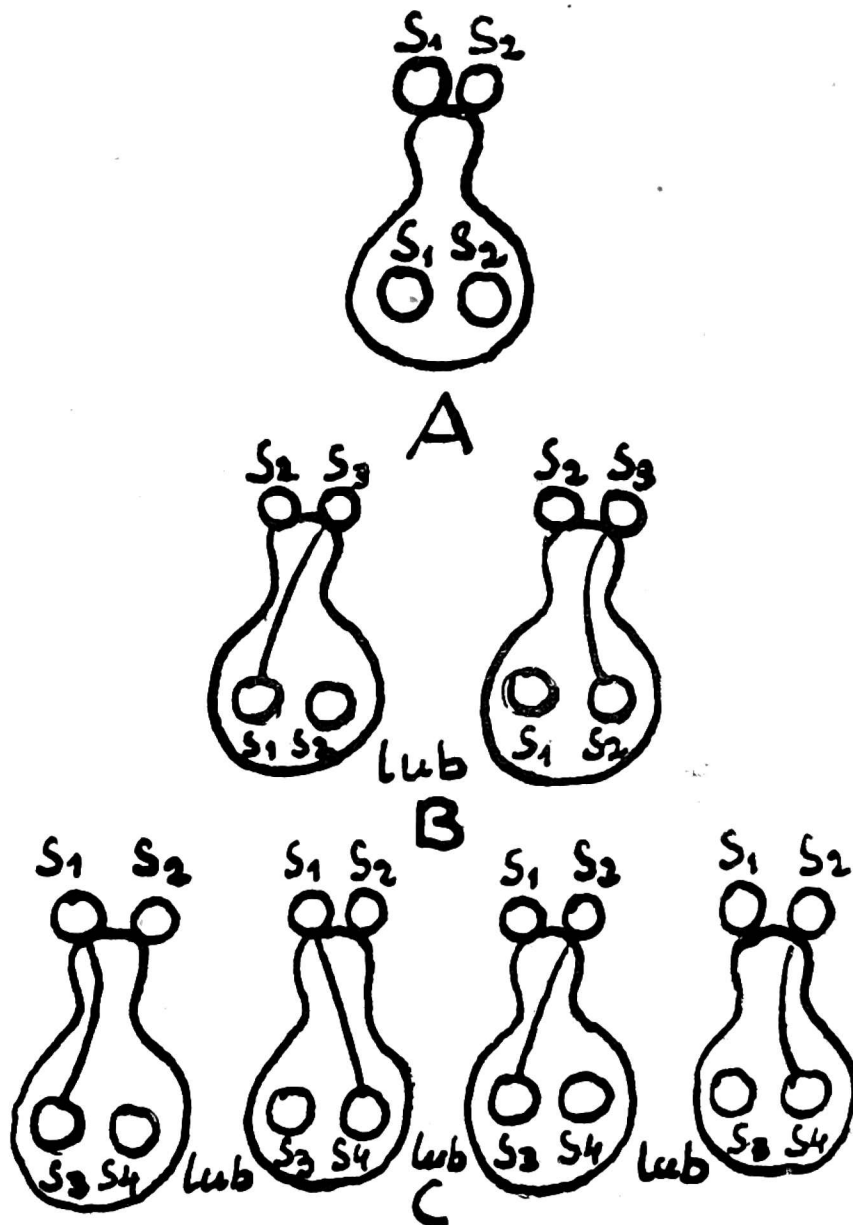
Gametofityczna niezgodność, zwana również systemem przeciwnych czynników, odkryta została w 1925 r. przez East'a i Mangelsdorfa w tyto-
niu (*Nicotiana sanderse*). Uwarunkowana jest ona tylko genotypem gamet, stąd nazwa gametofityczna. W tym systemie o niezgodności decyduje gen S , który posiada dużą liczbę allelicznych form S_1 S_2 S_3 itp. Gdy ziarno pyłku zawiera ten sam allel niezgodności co słupek, wzrost łagiewki pyłkowej jest zahamowany i do zapłodnienia nie dochodzi. Zapłodnienie może nastąpić tylko wtedy, gdy allel występujący w pyłku różni się od allelu występującego w słupku; patrz rys. na str. 49.

Sporofityczny system niezgodności

System sporofityczny różni się tym od gametofitycznego, że reakcja pyłku zależy nie tylko od genu niezgodności S , ale również od rośliny, na której ten pyłek się wytwarza, czyli od sporofitu i właśnie stąd pochodzi ta nazwa. W systemie tym allele niezgodności mogą wykazywać dominację, działanie indywidualne i współzawodnictwo z innymi kombinacjami alleli w pyłku i słupku, np. heterozygota S_1 S_2 o typie sporofitycznym wytwarza ziarna pyłku dwóch rodzajów S_1 i S_2 ; pyłek ten, mimo że jest genetycznie zróżnicowany, zachowuje się tak, jak gdyby był jednolity, tzn. S_1 i S_1 lub S_2 i S_2 w zależności od tego, który gen dominuje czy S_1 nad S_2 , czy też odwrotnie S_2 nad S_1 .

Początkowa teoria dziedziczenia niezgodności u roślin kapustnych

Pierwsze badania nad niezgodnością u kapusty przeprowadził Kaki-zaki (1930). Swoje wyniki dopasował do jedynej znanej wówczas teorii gametofitycznego systemu dziedziczenia niezgodności odkrytego w tyto-
niu. Nie wszystkie jednak wyniki, jakie otrzymał ten autor, dały się na



Schemat reakcji łagiewki pyłkowej przy niezgodności opartej na przeciwstawnych czynnikach:

- A — samozapylenia lub skrzyżowania z takim samym genotypem;
- B — skrzyżowania z inną rośliną mającą jeden z alleli wspólny;
- C — skrzyżowania z inną rośliną mającą oba allele różne

podstawie tej teorii wytłumaczyć. Założył więc dodatkowo, że oprócz serii alleli S występuje seria alleli T , która w przeciwieństwie do S działa stymulująco na wzrost łagiewki pyłku. Efekt hamowania kiełkowania pyłku wywołany serią alleli wielokrotnych $S_1 S_2 S_3$ zostaje zniweczony w obecności serii alleli $T_1 T_2$ w przypadku gdy te ostatnie wystąpią w stanie homozygotycznym; np genotyp o składzie $S_1 S_2 T_1 T_2$ nie zapyli się własnym pyłkiem — jest samobezpłodny. Natomiast genotyp o składzie $S_1 S_2 T_1 T_1$ jest samopłodny, bo podwójne (homozygotyczne) $T_1 T_1$ działa silniej niż $S_1 S_2$ (heterozygotyczne). Riley (1932 i 1936) stwierdził, że u *Capsella grandiflora* genetyczne zachowanie niezgodności również nie jest takie samo jak u tytoniu, czyli że nie jest gametofityczne. Dla wyjaśnienia uzyskanych wyników oparł się na teorii Kakizaki (1930) z tą różnicą, że założył sporofityczną a nie gametofityczną reakcję pyłku. Hipotezę tę poparli Tatebe (1944, 1956, 1958), Kroh (1956) i Putrament (1960) na podstawie swoich badań nad *Raphanus*.

Lewis (1947) u *Oenothera organensis*, Hughes i Babcock (1950) u *Crepis foetida* subsp. *roedifolia* oraz Gesrtel (1950) u *Parthenium argentatum* odkryli nowy typ niezgodności, który opierał się tylko na jednej serii alleli wielokrotnych S i nie zakładał istnienia drugiej serii alleli T jak to podali Kakizaki, Riley i Tatebe. Aby wyjaśnić ten typ niezgodności, Hughes i Babcock (1950) przyjęli następujące cztery założenia.

1. Sporofityczna kontrola pyłku.
2. Pojedyncza seria alleli wielokrotnych $S_1 S_2 S_3$ i S_4 w jednym locus (miejsce na chromosomie).
3. Stosunki dominacji między genami S w pyłku.
4. Brak dominacji między genami S w słupku.

Współczesna teoria niezgodności u roślin krzyżowych

Bateman (1954) wykazał, że genetyczny mechanizm niezgodności u *Iberis amara* (krzyżowe) przypomina typ przedstawiony przez Hughes'a i Babcock'a (1950) z tą tylko różnicą, że stosunki dominacji między allelami S występują nie tylko w pyłku, ale również i w słupku.

Ten sam autor w 1955 r. doniósł, że kilka innych gatunków roślin krzyżowych powinno wykazywać ten sam typ niezgodności. Podał on dane dla *Brassica campestris* var. *Toria*, które wykazują sporofityczny system stwierdzony przez niego u *Iberis amara* i jednocześnie sugeruje, że rezultaty, jakie otrzymał Kakizaki (1930), mają kilka cech sporofitycznego systemu oraz udawadniał, że wyniki otrzymane przez Riley'a dadzą się również wyjaśnić przy założeniu sporofitycznego systemu z jedną tylko serią alleli wielokrotnych S . Teorię Batemana (1954, 1955) popierają wyniki uzyskane przez Sampsona (1957) u *Raphanus sativus*, Thom-

psona (1957) u jarmuzu (*Br. oleracea* var. *acephala*), Tatebe (1962) u *Raphanus sativus*. Tatebe skontrolował swoje wyniki uzyskane w poprzednich latach (1944, 1956, 1958) i doszedł do wniosku, że mogą one być lepiej wyjaśnione przez teorię Batemana. Bardzo obszerne badania nad mechanizmem niezgodności u roślin krzyżowych przeprowadził Haruta (1962), a wyniki uzyskane przez niego w pełni potwierdzają teorię Batemana (1955). Badania przeprowadzone przez Haruta (1962) mają bardzo ważne znaczenie dla hodowli, więc warto je tu przedstawić. Haruta przeprowadził swoje badania przede wszystkim dlatego, że były one konieczne ze względu na zastosowanie samo i krzyżowej niezgodności w metodzie praktycznego otrzymywania odmian heterozyjnych. Badania te przeprowadzone były w latach 1946—1961. W doświadczeniach użyto następujących materiałów:

- kapusta brukselska (*Br. oleracea* var. *gemmifera*),
- kapusta głowiasta (*Br. oleracea* var. *capitata*),
- brokuły (*Br. oleracea* var. *italica*),
- kapusta pekińska (*Br. pekinensis*),
- rzepa (*Br. rapa*),
- japońska rzodkiewka (*Raphanus sativus* var. *hortensis*).

Pewna ilość roślin została losowo wybrana z kilku odmian każdego z tych gatunków warzyw. Ich potomstwa badane były w kolejnych pokoleniach od drugiego do siódmego. Całkowita ilość badanych linii wynosiła 29 i każda z tych linii zawierała różne allele samoniezgodności. Linie użyte w doświadczeniach były wszystkie samoniezgodne.

Haruta stwierdził, że wyniki, które uzyskał w tym materiale, mogą być wyjaśnione tylko na podstawie sporofitycznego systemu dominacji zarówno pyłku jak i słupka (Bateman).

Związki dominacji w pyłku i słupku dają cztery możliwości przedstawione w tabeli 1.

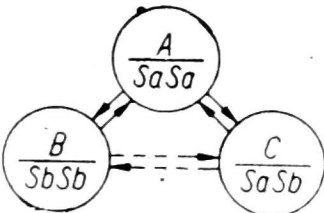
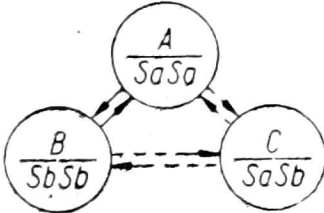
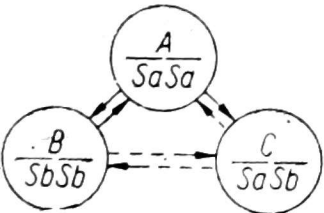
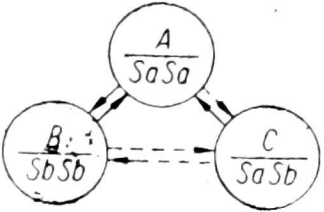
Tabela 1
Związki dominacji alleli w pyłku i słupku

Związek dominacji	W pyłku	W słupku
I	$Sa < Sb$	$Sa < Sb$
II	$Sa < Sb$	$Sa : Sb$
III	$Sa : Sb$	$Sa < Sb$
IV	$Sa : Sb$	$Sa : Sb$

Sa i Sb oznaczają różne allele niezgodności; $Sa < Sb$ oznacza, że Sb dominuje nad Sa ; $Sa : Sb$ oznacza brak dominacji lub równoważne działanie dwóch alleli.

Tabela 2

Schemat dziedziczenia samoniezgodności oparty na czterech możliwych związkach dominacji alleli niezgodności w pyłku i słupku, które otrzymać można w potomstwach roślin samoniezgodnych zapylonych wsobnie w stadium pąka (wg Haruta 1962)

Schemat	♀ +	♂ ↑
I 	$Sa < Sb$	$Sa < Sb$
II 	$Sa : Sb$	$Sa < Sb$
III 	$Sa < Sb$	$Sa : Sb$
IV 	$Sa : Sb$	$Sa : Sb$

→ zapylenie zgodne.
 - - - zapylenie niezgodne

Z przedstawionych w tabeli 1 czterech związków dominacji wynikają cztery schematy dziedziczenia niezgodności, które autor otrzymał po wsobnym zapyleniu roślin samoniezgodnych i po wykonaniu wszystkich możliwych krzyżówek w obu kierunkach między roślinami potomnymi; patrz schematy I, II, III, IV (A, B, C) tabela 2. W celu otrzymania nasion z zapylenia wsobnego rośliny samoniezgodnej autor zastosował metodę samozapylenia w paku podaną przez Easta i Mangelsdorfa (1925) i stosowaną następnie przez Kakizaki i Kasai (1933).

Schemat I może być wyjaśniony następująco: kiedy zapyli się wsobnie w stadium pąka heterozygotę $SaSb$ da ona w potomstwie $1/4 SaSa$, $1/2 SaSb$ i $1/4 SbSb$. Ponieważ Sb dominuje nad Sa w pyłku i w słupku, $SaSb$ zachowuje się tak samo jak $SbSb$ i jest w obu kierunkach zgodne z $SaSa$ (grupa A).

Genotyp podgrupy B $SbSb$ jest homozygotyczny, podczas gdy genotyp podgrupy C $SaSb$ jest heterozygotyczny i rozszczepia się znowu na $SaSa$, $SaSb$ i $SbSb$ po samozapyleniu. W związkach II, III, IV genotypy grupy ABC są odpowiednio $SaSa$, $SbSb$, $SaSb$. Grupy A i B są ustalone, a grupa C rozszczepia się znowu po samozapyleniu na grupy A, B i C.

Grupy A i B są między sobą w obu kierunkach zgodne, ponieważ mają różne allele w stanie homozygotycznym.

W typie II $A \times C$ jest zgodne, natomiast $C \times A$ jest niezgodne, ponieważ Sb jest dominujące nad Sa w pyłku, a równoważnie działa w słupku. Odwrotny związek zgodności w typie III wyjaśnia się w ten sam sposób.

W typie IV $A \times C$ i $B \times C$ są obie niezgodne w obu kierunkach, ponieważ w tym typie działanie genów jest równoważne zarówno w pyłku jak i w słupku. Haruta w swoich materiałach znalazł 38 różnych alleli i ich związki dominacji były następujące:

— kapusta brukselska: pyłek $S_1 < S_2$
słupek $S_1 < S_2$

kapusta głowiasta: pyłek $S_1 < S_2$, $S_3 < S_4$, $S_3 < S_5$, $S_6 \leq S_7$, $S_8 < S_9$,
 $S_9 : S_{10}$
słupek $S_1 < S_2$, $S_3 < S_4$, $S_3 : S_5$, $S_6 : S_7$, $S_8 : S_9$,
 $S_9 < S_{10}$.

— brokuły: pyłek $S_1 < S_2$ słupek $S_1 : S_2$

— pekińska kapusta: pyłek $S_1 < S_2 : S_3$, $S_4 < S_5$, $S_6 : S_7$, $S_8 < S_9$
słupek $S_1 : S_2 : S_3$, $S_4 : S_5$, $S_6 : S_7$, $S_8 : S_9$.

— rzepa: pyłek $S_1 < S_2$, $S_3 : S_4$ słupek $S_1 : S_2$, $S_3 : S_4$

— japońska rzodkiewka:

pyłek $S_{10} < S_1$, $S_1 < S_2' : S_3$, $S_3 : S_8$, $S_4 : S_5$, $S_4 : S_6 : S_7$, $S_9 : S_{11}$.
słupek $S_{10} : S_1$, $S_1 : S_2 : S_3$, $S_3 : S_8$, $S_4 : S_5$, $S_4 : S_6 : S_7$, $S_9 : S_{11}$.

Przytoczone powyżej wyniki badań Haruta mają istotne znaczenie dla hodowli, ponieważ udawadniają, że w warzywach z rodziny krzyżowych występują wszystkie cztery typy związków dominacji między allelami w pyłku i słupku.

Fizjologiczne aspekty niezgodności

Oprócz genetycznych badań nad niezgodnością w rodzinie krzyżowych przeprowadzono również badania mające na celu wyjaśnienie tego zagadnienia od strony fizjologicznej. Kakizaki (1930) wysunął hipotezę, że samo- i krzyżowa niezgodność w kapuście jest rezultatem powolnego wzrostu łagiewki pyłku, co z kolei wywołane jest obecnością substancji hamujących i że zawartość tych substancji maleje, kiedy spada wigor słupka, tzn. kiedy kwiat jest starszy.

Attia (1950) wyjaśnił to zagadnienie szerzej. Stwierdził on, że inhibitory zaczynają się wytwarzać na dwa dni przed otwarciem kwiatu i zawartość ich wzrasta aż do momentu jego otwarcia (zjawisko to wykorzystano praktycznie w hodowli linii wsobnych — zapylenie w stadium pąka). Na trzy i więcej dni przed otwarciem kwiatu nie obserwowano żadnych inhibitorów pyłku własnego.

Kroh (1956) u *Raphanus raphanistrum*, a za nim Tatebe u *Raphanus sativus* stwierdzili, że reakcja hamująca wzrost łagiewki pyłkowej ograniczona jest do powierzchni tkanki znamiona.

Zagadnienie samopłodności

Większość badaczy prowadzących prace hodowlane w oparciu o mechanizm niezgodności natknęła się na różne stopnie samozgodności, co komplikowało przewidywany przez nich przebieg badań.

Występowanie różnych stopni samozgodności obok istniejącego mechanizmu samoniezgodności wyjaśniali oni następującymi hipotezami:

— istnieniem drugiej serii alleli wielokrotnych, która stymuluje wzrost pyłku własnego;

— samozgodność może być wynikiem działania jakiegoś recesywnego genu niezależnego od *S* locus;

— samozgodność może być wywołana mutantem *S* locus;

— o zgodności decyduje para alleli *Ff* niezależna od alleli *S* kontrolowana gametofitycznie a nie sporofitycznie jak gen *S*. Dominujące *F* allele mogą sumować się w działaniu, np. z allelami $S_2 S_2$, natomiast z allelami $S_1 S_1$ nie — roślina o genotypie $S_1 S_1 F F$ była samoniezgodna, ale $S_2 S_2 F F$ była samozgodna. Po samozapyleniu roślin samoniezgod-

nych otrzymuje się u kapusty prawie regularnie pojedyncze nasiona. Zjawisko to określa się jako pseudopłodność. Na stopień pseudopłodności wpływają następujące czynniki:

- dodatkowe działanie genów modyfikujących;
- temperatura i wilgotność w czasie zapylenia — np. Odland i Noll (1950) otrzymali następujące rezultaty zależne od temperatury:
 - od 29,5° C do 35,0° C — brak samozapłodnienia;
 - od 25,0° C do 29,5° C — średnio 0,6 nasion z jednego kwiatu;
 - od 12,0° C do 21,0° C — średnio 1,7 nasion z jednego kwiatu.

Tatebe (1964) stwierdził, że w rzodkiewce samopłodność do pewnego stopnia wzrasta w wysokiej wilgotności powietrza.

- fizjologiczny wiek zapylanego kwiatu (Kakizaki 1930, Attia 1950).

Praktyczne wykorzystanie wyników badań genetycznych nad niezgodnością w hodowli heterozyjnej kapusty

Biorąc pod uwagę całokształt tego zagadnienia, do hodowli heterozyjnej kapusty powinno się wybierać jako materiał wyjściowy rośliny wysoce samoniezgodne, które nie wykazują obecności genów decydujących o płodności. Ażeby otrzymać potomstwo roślin wysoce samoniezgodnych, należy każdą roślinę zapylić wsobnie w stadium pąka dwa dni przed otwarciem kwiatu, gdyż w tym stadium nie stwierdzono działania inhibitorów. (Metodę samozapylenia w stadium pąka stosowali u kapusty Kakizaki i Kasai w 1933 r., a techniczne wskazówki dał Wiering w 1958 r.).

Ponieważ rośliny mateczne wybiera się z populacji otrzymanej ze swobodnego zapylenia, powinno się założyć, że są one heterozygotyczne pod względem alleli *S*. Jeżeli przykładowo roślina taka posiada genotyp $SxSy$, to w pierwszym pokoleniu chowu wsobnego wystąpi rozszczepienie $1SxSx:2Sx:Sy:1SySy$. Następnie w tym pokoleniu należy znaleźć osobniki homozygotyczne. W tym celu w obrębie potomstwa powinno się przeprowadzić krzyżówki w obu kierunkach we wszystkich możliwych kombinacjach i wtedy na podstawie zgodnych i niezgodnych zapyleń można wywnioskować, które rośliny są homozygotyczne pod względem alleli *S* i jakie występują związki dominacji między nimi w pyłku i słupku. Na podstawie przedstawionych badań genetyczno-hodowlanych przy sporofitycznym dziedziczeniu niezgodności można się spodziewać każdego z czterech schematów dziedziczenia podanych przez Haruta (1962). W przypadku przyjętej przykładowo rośliny o genotypie $SxSy$ można je przedstawić następująco:

I. schemat dziedziczenia niezgodności
 S_x dominuje nad S_y w pyłku i słupku

♀ \ ♂	$S_x S_x$	$S_x(S_y)$	$S_y S_y$
$S_x S_x$	—	—	+
$S_x(S_y)$	—	—	+
$S_y S_y$	+	+	—

$S_x > S_y$ w ♂

$S_x > S_y$ w ♀

„—” niezgodne zapylenie, „+” zgodne zapylenie.

II schemat dziedziczenia niezgodności
 S_x dominuje nad S_y w pyłku i wykazuje
 równoważne działanie w słupku

♀ \ ♂	$S_x S_x$	$S_x(S_y)$	$S_y S_y$
$S_x S_x$	—	—	+
$S_x S_y$	—	—	—
$S_y S_y$	+	+	—

$S_x > S_y$ w ♂

$S_x : S_y$ w ♀

III schemat dziedziczenia niezgodności
 S_x nie wykazuje dominacji lub równoważnie
 działa w pyłku a dominuje nad S_y w słupku

♀ \ ♂	$S_x S_x$	$S_x S_y$	$S_y S_y$
$S_x S_x$	—	—	+
$S_x(S_y)$	—	—	+
$S_y S_y$	+	—	—

$S_x : S_y$ w ♂

$S_x : S_y$ w ♀

IV schemat dziedziczenia niezgodności
 Niezależne działanie genów w pyłku i słupku

$\begin{array}{c} \circ \rightarrow \\ \swarrow \\ \text{♀} \end{array}$				
		$SxSx$	$SxSy$	$SySy$
$SxSx$	—	—	+	
$SxSy$	—	—	—	
$SySy$	+	—	—	

$Sx : Sy$ w \uparrow
 $Sx : Sy$ w ♀

W Pracowni Hodowli Instytutu Warzywnictwa w Skierniewicach w przedstawiony powyżej sposób przebadano kilkanaście pokoleń wsobnych otrzymanych w wyniku samozapylenia w pąku roślin wysoce samoniezgodnych (wyselekcjonowanych z handlowej odmiany Ditmarska), tzn. takich, które średnio z jednej łuszczyzny po samozapyleniu otwartego kwiatu zawiązały od 0 do 0,2 nasion, a przy zgodnym zapyleniu od 16,7 do 24,0 nasion średnio z jednej łuszczyzny. Nie we wszystkich potomstwach udało się stwierdzić występowanie roślin homozygotycznych pod względem alleli S , ponieważ potomstwa te były bardzo nieliczne ze względu na przeprowadzoną selekcję pod względem cech morfologicznych gospodarczo ważnych, ale w kilku przypadkach wyniki rozszczerń były bardzo wyraźne i przedstawiają je tabele 3, 4, 5, 6.

Tabela 3
 Zapylenia w obrębie potomstwa rośliny nr 217 we wszystkich możliwych kombinacjach

Genotyp $\circ \rightarrow$		$Sx(Sy)$ $SxSx$	$Sx(Sy)$ $SxSx$	$SySy$
♀	nr rośliny	3	1	2
$Sx(Sy)$				
$SxSx$	3	0,0	1,3	21,0
$Sx(Sy)$				
$SxSx$	1	2,7	2,2	13,3
$SySy$	2	23,5*	18,6	0,0

* Średnia ilość nasion obliczona z 10 zapylnych kwiatów

Rośliny nr 3 i 1 w tabeli 3 są homozygotyczne, jeżeli zaistniał tu przypadek II, gdzie:

$Sx : Sy$ w ♀
 $Sx > Sy$ w \uparrow

Przypadek III, gdzie:

$$Sx > Sy \text{ w } \text{♀}$$

$$Sx : Sy \text{ w } \text{♂}$$

lub przypadek IV:

$$Sx : Sy \text{ w } \text{♀}$$

$$Sx : Sy \text{ w } \text{♂}$$

albo mogą być homozygotyczne lub heterozygotyczne, jeżeli zaistniał przypadek I, gdzie:

$$Sx > Sy \text{ w } \text{♀}$$

$$Sx > Sy \text{ w } \text{♂}$$

Tylko przy trzech testowanych roślinach nie można stwierdzić, który z czterech związków dominacji nastąpił, natomiast można stwierdzić, że roślina nr 2 jest homozygotyczna.

Tabela 4

Potomstwo rośliny nr 232

Genotyp ♀	♂	nr rośliny	$SxSx$	$Sx(Sy)$	$Sy Sy$	$SySy$	$SySy$
			1	2	3	4	5
$SxSx$		1	0,0	0,0	21,7	22,5	23,9
$SxSy$		2	0,1	0,4	1,0	0,0	1,9
$SySy$		3	15,2	14,7	0,0	0,0	0,5
$SySy$		4	19,7	20,3	0,0	0,0	0,0
$SySy$		5	22,9	27,9	3,4	0,2	1,0

W potomstwie rośliny nr 232 (tabela 4) wystąpiły wszystkie trzy genotypy i można stwierdzić, że wystąpił tu II związek dominacji, tzn.

$$Sx : Sy \text{ w } \text{♀}$$

$$Sx > Sy \text{ w } \text{♂}$$

Tabela 5

Potomstwo rośliny nr 268

Genotyp ♀	♂	nr rośliny	$SxSx$	$Sx(Sy)$	$Sx(Sy)$	$SySy$
			2	1	4	3
$SxSx$		2	0,0	0,1	0,0	19,8
$SxSy$		1	0,0	0,1	0,0	2,1
$SxSy$		4	0,3	0,0	1,0	7,0
$SySy$		3	17,0	14,3	19,9	1,7

Tabela 6

Potomstwo rośliny nr 294

Genotyp ♀		$SxSx$	$Sx(Sy)$	$Sx(Sy)$	$SySy$	$SySy$
♀	nr rośliny	4	1	5	2	3
$SxSx$	4	0,1	1,3	0,2	17,7	18,4
$SxSy$	1	0,1	0,0	0,1	5,6	5,4
$SxSy$	5	0,0	0,0	0,0	4,9	7,6
$SySy$	2	19,1	11,4	11,2	0,1	2,0
$SySy$	3	22,2	19,2	20,6	!	5,4

!—zapylenia nie zrobiono

z którego wynika, że roślina nr 1 jest homozygotą $SxSx$, a rośliny nr 3, 4, 5 są homozygotami $SySy$, natomiast roślina nr 2 jest heterozygotą $SxSy$.

W tym potomstwie rośliny nr 268 (tabela 5) również wystąpiły trzy genotypy i można stwierdzić, że wystąpił tu II związek dominacji:

$$Sx : Sy \text{ w } \text{♀}$$

$$Sx > Sy \text{ w } \text{♂}$$

z którego wynika, że roślina nr 2 jest homozygotą $SxSx$; roślina nr 3 homozygotą $SySy$, a rośliny 1 i 4 są heterozygotami $SxSy$.

W potomstwie rośliny nr 292 (tabela 6) jeszcze raz powtarza się II typ dziedziczenia, tzn.:

$$Sx : Sy \text{ w } \text{♀}$$

$$Sx > Sy \text{ w } \text{♂}$$

z którego wynika, że roślina nr 4 jest homozygotą $SxSx$, rośliny nr 2 i 3 są homozygotami $SySy$, a rośliny nr 1 i 5 heterozygotami $SxSy$.

Kilka podanych powyżej przykładów dziedziczenia samoniezgodności wskazuje na to, że u odmiany Ditmarska, która była materiałem wyjściowym, występuje II schemat dziedziczenia, tzn. dominacja jednego genu niezgodności nad drugim w pyłku i równoważne działanie obydwu genów w słupku. Wyniki te są jeszcze jednym dowodem potwierdzającym słuszność teorii sporofitycznego systemu dziedziczenia niezgodności.

Wytypowane rośliny homozygotyczne po rozmnożeniu dadzą linie homozygotyczne. Linie te zostaną przekrzyżowane między sobą w obu kierunkach po to, aby stwierdzić ile alleli S znajduje się w badanym materiale. Linie o różnych allelach S skrzyżuje się między sobą i te, które dadzą największy efekt heterozji, służyć będą do produkcji mieszańców heterozyjnych. Linie samoniezgodne można rozmnażać generatywnie tyl-

ko przez zapylenie w paku. Jest to metoda pracochłonna i mało efektywna. Aby produkcja mieszańców była możliwa do przeprowadzenia na skłale produkcyjną, dążyć się będzie do otrzymania podwójnych mieszańców, tzn. gdy np. wyodrębnione zostaną linie S_1S_1 , S_2S_2 , S_3S_3 , S_4S_4 to z krzyżówki $S_1S_1 \times S_2S_2$ otrzyma się mieszańca S_1S_2 a z $S_3S_3 \times S_4S_4$ mieszańca S_3S_4 . Po przekrzyżowaniu S_1S_2 z S_3S_4 otrzymamy nasiona handlowe podwójnego mieszańca heterozyjnego.

LITERATURA

1. Attia M. S.: 1950. Proc. Am. Soc. Hort Sci 56, 369—372.
2. Attia M. S. and Munger H. M.: 1950. Proc. Am. Soc. Hort Sci. 56, 363—368.
3. Bateman A. J.: 1952. Heredity 6, 285—310.
4. Bateman A. J.: 1954. Heredity 8, 305—332.
5. Bateman A. J.: 1955a. Heredity 9, 53—68.
6. Chroboczek E.: 1967. Postępy Nauk Roln. nr 3, s. 127—134.
7. East E. M. and Mangelsdorf A. J.: 1925. Proc. Nat. Acad. Sci. 11. 166—171.
8. East E. M.: 1929. Selfsterility. Bibliogr. Genet. 5 s. 331—370 (cyt. przez Tatebe 1962).
9. Gerstel D. U.: 1950. Genetics 35, 482—506.
10. Haruta T.: 1962. Research Bull. Takii Plant. Breed. Sta. No 2 pp. 169.
11. Hughes M. M. and Babcock E. B.: 1950. Genetics. 35, 570—588.
12. Kakizaki Y.: 1930. Jap. Jour. Bot. 5, 133—208.
13. Kakizaki Y. and Kasai T.: 1933. J. Heredity. 24, 359—360.
14. Kroh M.: 1956 Zeitsch. für Indukt Abstr. u Vererbungslehre 83, 365—384.
15. Lewis D.: 1947. Heredity 1, 85—108.
16. Murakami Kan-ichi: 1964. Jap. J. Breed. Vol. 14, nr 3 s. 162.
17. Murakami Kan-ichi: 1964. Jap. J. Breeding vol. 14, nr 4, s. 246.
18. Murakami Kan-ichi: 1965. Jap. J. Breeding. vol. 15. nr 2, s. 108.
19. Odland M. C. and Noll C. J.: 1950. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 55, s. 391.
20. Putrament A.: 1960. Acta Soc. Bot. Pol. vol. XXIX, nr 2, s. 289—313.
21. Riley H. P.: 1932. Genetics 17. s. 231—295.
22. Riley H. P.: 1936. Genetics 21. s. 24—39.
23. Rundfeld H.: 1962. Gemüse Kohl. Handbuch der Pflanzenzüchtung. 2 Aufl. Band VI. Verlag Paul Parey. Berlin und Hamburg.
24. Sampson D. A.: 1957-b. Jour. Hered. 48, 26—29.
25. Tatebe T.: 1944. Journ. Hort. Assoc. Jap., 61—73.
26. Tatebe T.: 1956. Journ. Hort. Assoc. Jap. 25. s. 157.
27. Tatebe T.: 1958. Journ. Hort. Assoc. Jap. 27, s. 154.
28. Tatebe T.: 1959. Journ. Hort. Assoc. Jap. vol. 28, nr 4, s. 288—290.
29. Tatebe T.: 1962. Journ. Jap. Soc. Hort. Sci. vol. 31, nr 2, s. 127—133.
30. Tatebe T.: 1962. Journ. Jap. Soc. Hort. Sci. vol. 31, nr 3, s. 185—192.
31. Tatebe T.: 1964. Journ. Jap. Soc. Hort. Sci. vol. 33, nr 1, s. 62—66.
32. Thompson K. F.: 1957. Journ. of Genet. vol. 55, nr 1.
33. Werner G.: 1938. Zeitsch. für Pflanzenz. 22, s. 588.
34. Wiering D.: 1958. Euphytica 7. s. 223—227.