

JAN KACZMAREK
Akademia Rolnicza we Wrocławiu

HETEROZJA ŻYTA (*SECALE CEREALE*) BEZ CHOWU WSOBNEGO

Heterozja u żyta jest zjawiskiem, które występuje w różnym nasileniu w każdej odmianie hodowlanej i miejscowej. Rozmnażająca się panmiktycznie populacja wskutek występowania mechanizmu samoniezgodności składa się głównie z heterozygot. Pojedyncze rośliny takiej populacji powstają przeważnie z przekrzyżowania dwóch różniących się form rodzicielskich w co najmniej dwóch seriach genów sprzężonych z genami samoniezgodności. Wyższa konkurencyjność heterozygot w stosunku do homozygot powoduje, że te ostatnie w populacjach występują w ograniczonych frekwencjach. Stąd też powszechnie zauważa się wyrównanie roślin w populacjach pod względem morfologicznym. W każdym następnym pokoleniu powstają nowe heterozygoty i wskutek tego ich częstotliwość będzie się utrzymywać stale na jednym poziomie, niezależnie od równoczesnych rozszczepień znajdujących się już heterozygot.

Bujność i żywotność poszczególnych heterozygot powinna być tym wyższa im większe będą różnice genetyczne form, z których one powstały. W przypadku większego pokrewieństwa bujność będzie niższa. Stwierdzenie to jest zgodne z obserwacjami chowu wsobnego i krewniaczego, w których występuje obniżenie bujności i żywotności roślin. [2, 3, 5, 7, 11, 12, 13, 14, 24, 29, 33, 39, 41].

Wysokość heterozji w poszczególnych odmianach jest przeciętną wartością wszystkich zdolności kombinacyjnych jakie powstają w przypadkowych kojarzeniach form rodzicielskich. Tradycyjny pogląd na heterozję obejmuje w swym pojęciu bujność i żywotność mieszańców F_1 i tylko w niewielkim stopniu tłumaczy możliwość jej utrwalenia [5, 11]. Okazało się, że heterozja jest zjawiskiem bardziej skomplikowanym i złożonym niż na ogół się przypuszcza, dlatego u żyta typowa bujność mieszańców wyrażająca się zwiększeniem ilości masy zielonej nie zawsze będzie korzystna z punktu widzenia plonu ziarna, ponieważ może zwiększyć podatność tych roślin na wyleganie. Bujność i żywotność obejmuje dużą liczbę cech, z których część dziedziczona jest niezależnie i obejmuje kategorie genów, które wywołują swoje efekty działania w różnych kierunkach. Wszystkie geny wpływające na efekty heterozji można podzielić na grupę



genów działających samodzielnie (geny monarchiczne, i przy różnym efekcie dla dwóch par genów na rozczepiające się w stosunku 9 : 3 : 3 : 1) oraz na geny działające niesamodzielnie (geny polimeryczne, kompromisowe, kompensacyjne, epistatyczne, modyfikujące, komplementarne). Te wymienione kategorie genów jeśli są związane z wytwarzaniem efektu heterozji to powinny przyjąć nazwę genów heterotycznych w ilościowym sensie zaznaczania się ich działania w fenotypach.

Wychodząc z tego założenia prawie każda z ogłoszonych i przyjętych hipotez wyjaśniających heterozję może być w większym lub mniejszym stopniu uwzględniona u żyta. Biologia kwitnienia oraz mechanizmy genetyczne u tej rośliny wskazują, że w największym stopniu można wytłumaczyć heterozję teorią heterozygotycznych lokusów i naddominowaniem [5, 11]. Wysokość heterozji w populacji będzie sumą działania wszystkich genów heterotycznych (superwitalnych) i efektem ich koncentracji, czyli stosunku występujących alleli korzystnych do niekorzystnych. Rozważania te oparte na genetyce populacji pozwalają na wyciągnięcie następujących wniosków:

1. Większa plenność w odmianach warunkowana jest heterozją wynikającą z heterozygotycznych par genów, gdyż w tej formie występuje ich główny zapas u żyta, zatem materiał hodowlany powinien być odpowiednio duży aby wykluczyć wsobność.

2. Zasada polegająca na tym, że potomstwo jak i przodkowie każdego osobnika muszą być dokładnie poznane traci na znaczeniu jeśli ją zastąpimy przez zasadę populacyjną, która wymaga ogólnej znajomości przodków i potomstwa. Ponadto prawie nigdy nie mamy do czynienia z liniami czystymi, lecz populacjami, które składają się z większej lub mniejszej liczby osobników tworzących populację siostrzaną, w której również znajomość przodków i potomstwa nie jest dokładna.

Nie wszystkie skutki wynikające z działania efektu heterozji będą korzystne z hodowlanego punktu widzenia. Hodowcy przede wszystkim ustalają kryteria ocen dla poszczególnych właściwości związanych z wysoką plennością. Do nich będą należały właściwości kłosa i ziarna z każdego źdźbła rośliny, sztywność i krótkość słomy, odporność i tolerancja na niektóre choroby oraz odporność na porastanie i osypywanie się ziarna. Należy też wziąć pod uwagę to, że różne genotypy będą inaczej realizować w łanie swoją potencjalną zdolność plonowania, która wynika z wzajemnej kompensacji, wielkości i funkcji poszczególnych organów.

Badając heterozję żyta należy zwrócić szczególną uwagę na jej adaptacyjną stronę przejawiania się, która faworyzować będzie rośliny o lepszym i silniejszym systemie korzeniowym przy zachowaniu dotychczasowej masy części nadziemnych.

Innym ważnym elementem który musi być uwzględniony to jej trwałość w następnych pokoleniach. O ważności tego zagadnienia świadczą doniesienia hodowców [39, 40] twierdzących, że wiele obiecujących rodów wykazujących w szkółkach i pierwszych doświadczeniach wyjątkowo korzystne nasilenie pożądanych cech w późniejszym okresie je zatracą wykazując tendencję do powrotu w kierunku przeciętnej wartości populacji wyjściowej. Trwałość heterozji jest przeciwieństwem wyradzania się odmiany, które może następować z różną siłą w rozmnożeniach materiałów kwalifikowanych a więc poza możliwością bezpośredniej ingerencji hodowcy [15]. Przez wyradzanie należy rozumieć proces rozcieńczania się genów heterotycznych w populacji, (zmianę stosunku alleli korzystnych do niekorzystnych w blokach genów sprzężonych).

Zainteresowanie heterozją pod kątem jej wykorzystania w hodowli żyta jest duże. Świadczą o tym liczne badania teoretyczne i eksperymentalne nad wdrażaniem i sprawdzaniem przydatności coraz to nowszych metod. W hodowli heterozyjnej najczęściej stosuje się klasyczny sposób wykorzystania heterozji, który polega na krzyżowaniu odpowiednio dobranych komponentów. Słaboński i Wolski [31, 39] cytują wiele prac świadczących o tym, że u żyta na początku stosowano metodę tworzenia mieszańców międzyodmianowych uzyskiwanych przez sporządzanie mieszanek ziarna i swobodne przekrzyżowanie się wyrosłych roślin. Nie otrzymano jednak zbyt zadowalających wyników, bo zwyżki plonu nie zawsze były istotne i część badaczy wypowiedziała się przeciwko tej metodzie [1, 26, 37]. Niepowodzenia w tworzeniu dobrych mieszanek różnych odmian skierowały uwagę badaczy na możliwość wykorzystywania linii wsobnych [2, 7, 8, 16, 17, 19, 20, 21, 24, 28, 33, 35, 38], jak to na szeroką skalę wykorzystuje się u kukurydzy.

Używanie linii wsobnych żyta jest możliwe pod dwoma warunkami, po pierwsze, że posiadają wysoką zdolność kojarzenia do tworzenia mieszańców i po drugie, że możliwa jest ich łatwa rekonstrukcja. Wskutek tego zachodzi potrzeba eksperymentalnego sprawdzenia zdolności kojarzenia przez krzyżowanie każdej linii z każdą. Praktycznie jest to nie-

możliwe do otrzymania bo przy „n” liniach otrzymamy $\frac{n(n-1)}{2}$ mieszań-

ców pojedynczych, a liczba mieszańców podwójnych wynosiłaby $\frac{n!}{4!(n-4)!}$

Dlatego też najczęściej do oceny linii stosuje się tzw. topcross, krzyżując linie wsobne z odmianą lub populacją, a następnie na niewielkiej ilości wybranych linii wykonuje się dialleliczne krzyżowanie dla zbadania swoistej zdolności kombinacyjnej. Drugim poważnym problemem u żyta, w przeciwieństwie do kukurydzy, jest trudność w stałej rekonstrukcji

linii wsobnych nie będących w wysokim stopniu wsobności. Znaczna heterogeniczność i ciągle przesunięcia w częstotliwościach genów przy dalszym krewniaczym kojarzeniu związana z działaniem samonieźgodności oraz pogłębiająca się bezpłodność roślin i samopłodność utrudnia powtarzanie pierwotnego efektu heterozji. Wydaje się, że wykorzystanie nawet męskiej sterylności do masowego krzyżowania linii nie stworzy realnych szans na szerokie wykorzystanie tej metody do produkcji mieszańców międzyliniowych.

Dalszym etapem w poszukiwaniu nowych rozwiązań w heterozyjnej hodowli żyta było tworzenie populacji syntetycznych złożonych z wymieszanych linii bez konieczności prowadzenia w głębokim chowie wsobnym, które w dalszych pokoleniach drogą panmiksji dałyby syntetyczną odmianę. Zostało stwierdzone, że odmiany syntetyczne, które powstały z połączenia licznych linii wsobnych o dobrej zdolności kojarzenia i rozmnażane przez swobodne zapyłanie mogą osiągnąć plenność dobrych podwójnych mieszańców i dalej, że ich plenność można jeszcze poprawić w ciągu niewielu pokoleń [5, 9, 11, 22, 23]. Kiedy kilka linii krzyżuje się między sobą przy tworzeniu odmiany syntetycznej to już w pierwszym pokoleniu otrzymamy wszystkie możliwe krzyżówki, które były niemożliwe do otrzymania w krzyżowaniu testowym. W drugim pokoleniu mogą wystąpić osobniki o lepszej zdolności kombinacyjnej, których liczbę można powiększyć stosując selekcję masową. W wyniku rozszczepień i nowych kombinacji genowych można otrzymać formy o jeszcze wyższej zdolności kombinacyjnej.

Odmiany syntetyczne otrzymywane według różnych koncepcji metodycznych [3, 4, 9, 17, 24, 26] w konfrontacji z plennością odmian hodowanych metodami tradycyjnymi nie spełniły jednak w pełni pokładanych w nich nadziei. Do najprawdopodobniejszych przyczyn niepowodzeń w tworzeniu wysokoplennych odmian syntetycznych można zaliczyć:

1. Brak plastyczności. Przez prowadzenie linii wsobnych zubożamy je pod względem genetycznym.
2. W czasie chowu wsobnego występuje prawdopodobieństwo wypadnięcia większej liczby genów niż te, które chcemy wyeliminować. Między innymi dla uniknięcia tych ujemnych zjawisk oraz depresji plonu prowadzi się metodę okresowej selekcji.
3. W czasie chowu wsobnego wprowadzane są w linie recesywne geny samopłodności, które w odmianie syntetycznej utrudniają właściwe przekrzyżowania międzykomponentowe.
4. Działanie genów bezpłodności w liniach wsobnych zwiększa szczyrbatość w odmianie syntetycznej.
5. Bardzo trudne jest wykorzystanie linii typowo samonieźgodnych z jednoczesną kontrolą pełnego doziarnienia kłosa.

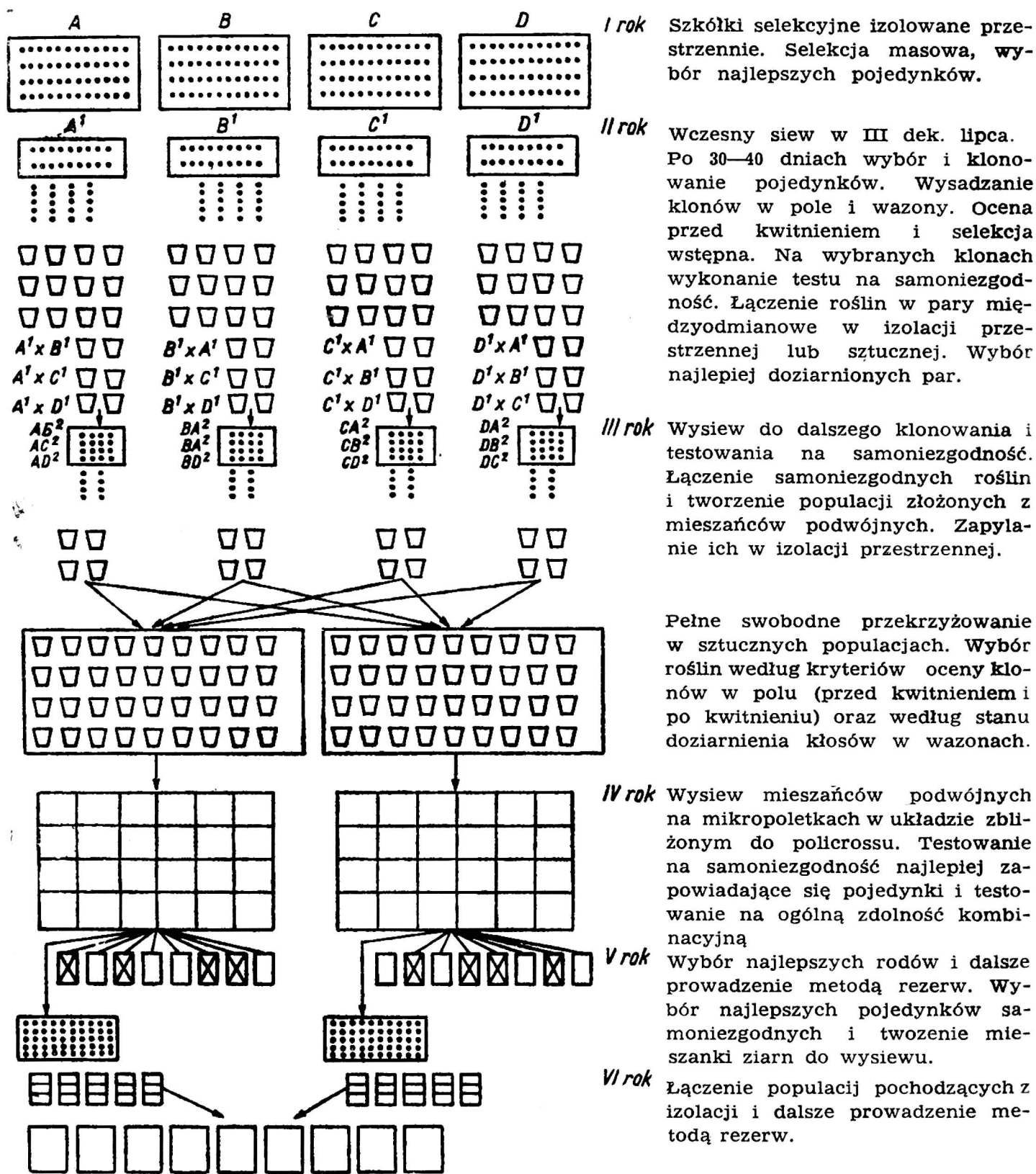
6. Przy krzyżowaniu linii wsobnych heterozja jest bardziej jednostronna w typie przejawiania się co nie daje optymalnej zdolności plonowania.

7. Recesywność i homozygotyczność dużej liczby alleli w niewielkiej ilości linii stwarza trudności w skoncentrowaniu różnokierunkowo działających genów heterotycznych. Segregacja tych genów w rozmnażającej się populacji oraz różna przeżywalność heterozygot powoduje szybsze wyradzanie się w rozmnożeniach kwalifikowanych.

Zjawisko heterozji występuje we wszystkich metodach hodowli żyta, w których wigor roślin w szkółkach zależy od ich układu, wielkości i kształtu poletek selekcyjnych w rozmnożeniach [40]. Danielewicz w hodowli żyta Włoszanowskiego i Uniwersalnego stosował zasadę krzyżowania materiałów hodowlanych o genetycznie różnym pochodzeniu w szkółkach odizolowanych bez chowu wsobnego [6]. Wolski [40] cytując badania Romera pisze, że u żyta przeważa depresja plazmonowa, podczas gdy u kukurydzy genomowa. Na rolę plazmy wskazują między innymi malejące trudności w samozapyleniu w obrębie kwiatka, kłoska i kłosów roślin (geitonogamia). Pojawiający się efekt heterozji w mieszańcach z materiałów z dwóch stacji wyjaśnia on na podstawach fizjologicznych. Podobnie też Szołkowski i Strzyżewski [30] stosowali metody łączenia materiałów w szkółkach zróżnicowanych pod względem glebowym i klimatycznym.

W hodowli żyta Dańkowskie Złote zastosowano metodę kojarzenia par zaproponowaną przez Sengbuscha [39], która też stoi na pograniczu metod rekombinacyjnych i heterozyjnych. Metoda ta doprowadza do wyboru kombinacji o wysokiej specyficznej zdolności kombinacyjnej. Poza korzystnymi rekombinantami jakie są możliwe do wyselekcjonowania ocenia się potomstwa w szkółkach w układach zbliżonych do policrossu. Taki układ pozwala na wybranie roślin o wysokiej ogólnej zdolności kombinacyjnej. Selekcja dalszych pokoleń metodą rezerw przy zachowaniu warunków do pełnego przekrzyżowania doprowadza do łączenia rodów o najwyższej specyficznej zdolności kombinacyjnej i zgromadzenia dużej liczby genów heterotycznych, które sprzężone z sobą tworzą niejako bloki genowe. Wykorzystanie w tej metodzie rekombinacji i heterozji poprzez nagromadzenie dużej liczby genów heterotycznych bez konieczności uciekania się do prowadzenia chowu wsobnego dało dobre rezultaty praktyczne.

Ponieważ doskonalenie tej metody może przyczynić się do pełniejszego wykorzystania heterozji, chcę zaproponować w tej pracy nową metodę rekombinacyjno-heterozyjną dla otrzymania odmiany syntetycznej bez prowadzenia chowu wsobnego. Powinna mieć ona przewagę nad metodami klasycznymi ze względu na to, że heterozja wystąpi w potomstwie



krzyżówek roślin heterozygotycznych. Wybór roślin o wysokiej zdolności kombinacyjnej i tworzenie z nich nowych populacji powodować będzie koncentrację genów heterotycznych, które rekombinując w populacji doprowadzają do powstania roślin z nowymi połączeniami tych genów o jeszcze wyższych zdolnościach kombinacyjnych. Kilkakrotne powtarzanie tego zabiegu ustali nowy stosunek alleli korzystnych do niekorzystnych.

Przekrzyżowania następują wówczas tylko pomiędzy dobrymi partnerami a brak chowu wsobnego nie likwiduje wysokiej samoniezgodności, która ułatwia wzajemne przekrzyżowania między genetycznie różnymi formami. Metoda ta powinna być jeszcze bardziej skuteczna jeśli szkółki zakładać się będzie w układach zbliżonych do policrossu, w których każda forma testowana na ogólną zdolność kombinacyjną zapyła się przeciętnie pyłkiem o zbliżonej wartości genetycznej. Nie powinno obserwować się poheterozyjnej depresji plonu jak w przypadku krzyżowania linii wsobnych, a ustalająca się równowaga genetyczna powinna być trwała. Obniżenie plenności może następować jedynie w przypadku rozcieńczenia liczby heterotycznych alleli w populacji w wyniku niejednokowej przeżywalności, selekcji naturalnej i mutacji o charakterze subwitalnym. Mogą też wystąpić niekorzystne zjawiska wynikające z częściowej samopłodności roślin, która może utrudniać pełne przekrzyżowanie między zróżnicowanymi formami pod względem genów samoniezgodności. Słabe zawiązywanie się ziarniaków w parach roślin pod izolatorami i późniejsza depresja w potomstwie jest potwierdzeniem tej obawy. Ruebenbauer [29] uważa, że epistatyczny system genów związanych z genami samoniezgodności może odegrać poważną rolę w dalszym postępie prac hodowlanych.

Jeżeli przywiązuje się dużą uwagę do samoniezgodnych linii wsobnych przy tworzeniu mieszańców międzyliniowych to również w proponowanej metodzie wybór roślin wyłącznie samoniezgodnych jest warunkiem powodzenia pracy. Lundqvist [18] opracował szybką cytologiczną metodę oznaczania typów samoniezgodnych. Opierając się na tej możliwości podano schemat 1 ilustrujący tworzenie odmiany syntetycznej z pominięciem chowu wsobnego.

Proponowana metoda polega na łączeniu par roślin pod wspólne izolatory dla przekrzyżowania. Eliminacja roślin częściowo samozgodnych następuje przed łączeniem roślin w pary w teście cytologicznym. Początkowo testuje się rośliny z populacji wyjściowych a później mieszańce pojedyncze i podwójne oraz tworzy się z nich populacje syntetyczne jednak bez wsobnych czy siostrzanych przepyleń. Łączy się tutaj dwa elementy rekombinacji i heterozję. Jest więc ona rozwinięciem metody stosowanej przy wyhodowaniu odmiany Dańkowskie Złote, czy też modyfikacją metod stosowanych w hodowli żyta Uniwersalnego. Mimo, że metoda ta nie została praktycznie sprawdzona to jednak z rozważań teoretycznych wynika, iż powinna zapewnić znaczny efekt heterozji opartej na wzajemnym przekrzyżowaniu materiałów różnych pochodzeniowo i genetycznie. Zastosowanie tej metody w praktycznej realizacji wymagało będzie napewno licznych jej modyfikacji w zależności od konkretnych potrzeb i sytuacji.

Cytologiczna szybka metoda badania samoniezgodności roślin żyta

Jak podaje Lundqvist [18] można wykonać szybką i dokładną ocenę samoniezgodności postępując w następujący sposób: z wykastrowanego kłosa tuż przed kwitnieniem wycina się słupek i umieszcza na małej płytce Petriego z agarową pożywką w ten sposób aby znamiona wystawały z pożywki. Bezpośrednio po tym posypuje się delikatnie pyłkiem nad znamieniem i przykrywa szalkę. Następnie przetrzymuje się je w temperaturze pokojowej przez 24—36 godzin w celu umożliwienia kiełkowania pyłku. Po tym czasie szalki z słupkami można przechowywać w lodówce do momentu przygotowania preparatów. Odcięte znamiona przenosi się do błękitu bawełnianego w laktofenolu. Watkins [36] i Hayman [10] wykazali, że przy zgodnym pyłku zawartość jego szybko przechodzi do łagiewki pyłkowej i barwi się słabo podczas gdy u samoniezgodnych ziarn pyłku barwi się na ciemno, ponieważ zawarta w nich plazma nie jest przeniesiona z pyłu do łagiewki pyłkowej. Pożywka może zawierać wodę, agar — 2%, cukier — 10% i 100 mg/l kwasu borowego.

LITERATURA

1. Bredemann G., Heuser W.: Z. Pflanzenzüchtung, 2, 16, 1931.
2. Berbigier A.: Ann. Amelior Plantes, 11, 3, 313—324, 1961.
3. Berbigier A.: Quelques aspects de *L. amelioration* du Seigle. Ref. międz. konf. żytniej III/1—9, Poznań, 1965.
4. Barnes B.S., Wells D.G.: Bull. Miss, Agric. Exp. Sta nr 601, Ref. Pl. B. Abstr. XXXI—1805, 1960.
5. Brieger F.C.: Handbuch der Pflanzenzüchtung B-I, 176—224, 1955.
6. Danielewicz Cz.: Postępy Wiedzy Rolniczej 5, 3—11, 1953.
7. Ferwerda F.P.: Euphytica 3, 5, 175—184, 1956.
8. Ferwarda F.P.: Euphytica 11, 3, 221—228, 1962.
9. Hayes H.K., Immer F.R., Smith D.C.: Methods of Plant Breeding McGraw-Hill. New York, 1955.
10. Hayman D.I.: Australian Journ. Biol. Sci., 9, 321—331, 1956.
11. Hoffman W.: Acta Agronomica Scientarum Hungariae IV, 1—2, 181—188, 1956.
12. Kaczmarek J.: Biul. IHAR, 3—4, 41—43, 1970.
13. Kaczmarek J.: Dziedziczenie płodności żyta (*Secale cereale* L.) w chowie wsobnym. Wysłano do druku w IHAR, 1975.
14. Kaczmarek J.: Dziedziczenie płodności żyta (*Secale cereale* L.) w mieszańcach międzyliniowych. Wysłano do druku w IHAR, 1976.
15. Kryński W., Łoziński T.: Biul. IHAR 3—4, 29—35, 1969.
16. Kuckuck H.: Der Züchter 17/18, 391—402, 1947.
17. Laube W., Quadt F.: Handbuch der Pflanzenzüchtung 2, Bd II, 81—86, 1959.
18. Lundqvist A.: Hereditas 47, 705—707, 1961.
19. Müller F.: Bundesversuchsenstalt für alpeulandische Landwirtschaft Gumpenstein bei Iraning (Osterreich) 199—222, 1965.
20. Müntzing A.: Bot. Not. 333—345, 1943.
21. Müntzing A.: Hereditas 40, 265—277, 1954.
22. Pfahler P.L.: a, Crop. Sci. 6, 391—401, 1966.
23. Pfahler P.L.: b, Crop. Sci. 6, 401—405, 1966.
24. Plarre W., Vettel F.: Z. Pflanzenzüchtung 46, 2, 125—154, 1961.
25. Patyna H.: Badania genetyczne nad wartością linii wsobnych jako podstawa do opracowania nowych metod hodowli żyta, Praca doktorska — niepubl. Bibl. IHAR Radzików, 1974.
26. Roemer Th.: Roggen, Handbuch der Pflanzenzüchtung. Berlin, 1942.
27. Ruebenbauer T.: Der Züchter, 32, 6, 290—295, 1962.
28. Ruebenbauer T., Węgrzyn S.: Genetica Polonica 5, 4, 275—288, 1965.
29. Ruebenbauer T.: Hod. Roślin Aklim. i Nasiennictwo 16, 5, 363—382, 1972.
30. Szólkowski S.: Biul. Hodowli i Sel. Roślin 9—10, 1952.
31. Słaboński A.: Biul. IHAR 5—6, 77—85, 1963.
32. Velikowsky V.: Vyhledani Rodicorskyh paru zit pro heterosis CSAZN, 1959.
33. Vettel F., Plarre W.: Z. Pflanzenzüchtung 34, 233—247, 1955.
34. Warren F.S., Hayes H.K.: Sci. Agric. 30, 12—29, 1950.
35. Walther F.: Z. Pflanzenzüchtung 42, 1, 11—25, 1959.
36. Watkins A.E.: Journ. Genet. 15, 323—366, 1925.
37. Węgrzyn S.: Hod. Roślin Aklim. i Nasiennictwo 9, 4, 395—421, 1965.

38. Wricke G.: A contribution to a modern method of rye breeding. Ref. międz. konf. żytniej Poznań 1, II/1—28, 1965.
39. Wolski T.: Postępy Nauk Rolniczych 2, (38) 63—72, 1956.
40. Wolski T.: Postępy Nauk Rolniczych 5, 89—106, 1968.
41. Zamorska M.: Rolnictwo 25, 77, 83—106, 1968.