

TADEUSZ RUEBENBAUER, ŁUCJA KUBARA-SZPUNAR,
STANISŁAWA KALETA, KRYSZYNA PAJĄK

Akademia Rolnicza w Krakowie

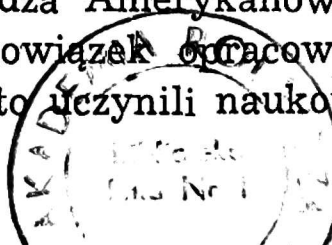
PERSPEKTYWY ZASTOSOWANIA METOD HODOWLI ŻYTA (*SECALE CEREALE*) UZASADNIIONYCH DOTYCHCZASOWYMI OSIĄGNIĘCIAMI Z ZAKRESU JEGO GENETYKI

Żyto było i prawdopodobnie pozostanie nadal podstawowym zbożem uprawianym w Polsce na znacznych obszarach naszych gleb lekkich. Wprawdzie zakłada się dalsze ograniczanie jego uprawy na rzecz intensywniejszych zbóż, zwłaszcza pszenicy i jęczmienia, jednak wydaje się że nie odpowiada to w pełni realnym możliwościom, gdyż żyzność większości naszych gleb będzie raczej malała. Zajdzie więc konieczność utrzymania znacznej powierzchni gleb pod uprawę żyta, rośliny mniej wymagającej o głębszym systemie korzeniowym, lepiej gospodarującej wodą. Mimo więc faktu, że ziarno pszenicy jest cenniejsze od ziarna żyta, zmuszeni będziemy do czasu polepszenia żyzności gleb, produkować więcej żyta niż pszenicy, głównie z uwagi na warunki glebowe oraz klimatyczne związane z coraz częstszymi suszami.

Trwałe zmiany w glebach, ograniczające ich żyzność, powodują zmniejszanie uprawy roślin bardziej wartościowych na korzyść mniej cennych, lecz lepiej dostosowanych do zachodzących procesów. Takie zmiany, polegające na zasoleniu gleb przy użyciu nieodpowiedniej wody, znane są z historii. Spowodowały one między innymi spustynnienie Mezopotamii, krainy legendarnego raj, gdzie uprawa pszenicy ulegała stopniowemu ograniczeniu na rzecz jęczmienia, aż do momentu gdy piaski pustynne położyły kres wspaniałym kulturom opartym na dobrze zorganizowanym rolnictwie.

Porównując te odległe czasy pustynnienia żyznych gleb Mezopotamii z obecną sytuacją zaniedbań w naszym rolnictwie należy stwierdzić że nie możemy zaniechać prac nad doskonaleniem żyta, rośliny mającej doniosłe dla nas znaczenie. Jeśli uznamy, że żyto jest narodową rośliną Polaków, podobnie jak kukurydza Amerykanów a ryż Japończyków to na nauce polskiej spoczywa obowiązek opracowania podstaw genetycznych tej rośliny, podobnie jak to uczynili naukowcy wspomnianych kra-

1985/12/134/82



F10-2472

jów z własnymi roślinami narodowymi. Wychodząc z tego założenia podjęto szeroko zakrojone badania nad genetyką żyta od roku 1972.

W Pracowni Genetyki Żyta Katedry Szczegółowej Uprawy Roślin AR w Krakowie badania objęły tak dziedziczenie cech morfologicznych jak i biochemicznych. Te ostatnie badania prowadzi się w oparciu o współpracę z Instytutem Genetyki Roślin PAN w Poznaniu.

Nadto Pracownia współpracuje z Instytutem Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, z której to instytucji uzyskała linie trisomiczne, będące materiałem wyjściowym dla lokalizacji genów na chromosomach. Dzięki współpracy z PAN (głównie Komitetem Fizjologii, Genetyki i Hodowli Roślin) oraz współpracy z IHAR możliwe było opublikowanie licznych prac w czasopiśmie *Genetica Polonica* oraz *Hodowla Roślin Aklimatyzacja i Nasiennictwo*, których spis podajemy na końcu tej pracy.

Wyniki poszczególnych publikacji zgrupowano w zagadnienia omówione każde oddzielnie. Wnioski płynące z tych prac o charakterze teoretycznym, mające znaczenie dla rozwoju przyszłych metod hodowli żyta podano na końcu opracowania.

Linie wsobne i mutanty

Dwadzieścia podstawowych linii wsobnych znajdujących się w kolekcji Pracowni Genetyki Żyta zaczęła wyprowadzać w latach 1958—1972 dr Maria Zamorska w Katedrze Hodowli Roślin i Nasiennictwa Wyższej Szkoły Rolniczej we Wrocławiu. Materiałem wyjściowym były znajdujące się w kolekcji różne odmiany zarówno krajowe jak i zagraniczne. Pochodzenie linii zaznaczono w ich nazwach, jak np. Rogalińskie Pa, Włoszanowskie C, itp. Prowadzony chów wsobny pozwolił na stopniowe wyrównywanie się cech morfologicznych w obrębie poszczególnych linii, jednak badania biochemiczne prowadzone od roku 1974 w Instytucie Genetyki Roślin PAN w Poznaniu pod kierunkiem prof. I. Wiatroszaka i prof. J. Przybylskiej wykazały różnicowanie między innymi składu izoenzymów esteraz w obrębie większości linii. Mimo więc trwającego wówczas około 16 lat chowu wsobnego nie uzyskano, wbrew przypuszczeniom w pełni homozygotycznych linii. W badaniach tych zaobserwowano interesującą zależność zachodzącą między stopniem samoniezgodności a stopniem heterozygotyczności. Wysoce samozgodne linie wsobne Rogalińskie F₁ i Rogalińskie Pa o recesywnych genach samoniezgodności (sfszfzf) wykazały znacznie większą homozygotyczność izoenzymów esteraz niż to ma miejsce w obrębie linii wsobnej Włoszanowskie C posiadającej geny S i Z jak i dwie pary genów modyfikatorów (VV, YY) w formie dominującej.

Prowadzenie chowu wsobnego w obrębie linii o zmutowanych genach (sf, zf) recesywnych nie nastęrcza trudności, o czym świadczy niemal pełne oziarnienie kłosów. Chów wsobny postępuje więc według zasady zmniejszania się z pokolenia na pokolenie liczebności heterozygot o połowę, co po kilkunastu pokoleniach prowadzi do praktycznej homozygotyzacji linii. Natomiast w obrębie linii o dominujących genach S i Z może mieć miejsce utrzymywanie się stanu heterozygotycznego, mimo prowadzenia chowu wsobnego. Jeśli wyobrazimy sobie, że dana roślina ma skład genetyczny S_1S_2 to wówczas może wystąpić częstsze zapłodnienie prowadzące do uzyskania roślin S_1S_2 od zapłodnień S_1S_1 i S_2S_2 . Jeśli nadto chromosomy z genami S i Z posiadają inne geny w formie heterozygotycznej to wówczas stan heterozygotyczny tych locus będzie się utrzymywał tym dłużej i liczniej, im bliżej dane geny będą leżały obok genów S i im częstsze będą kombinacje S_1S_2 od kombinacji S_1S_1 oraz S_2S_2 . Jeśli zaś mamy do czynienia z heterozygotycznym stanem genów samoniezgodności (S_1sfZ_3zf) to wówczas mogą również częściej zachodzić kombinacje heterozygotyczne niż homozygotyczne dominujące ($S_1S_1Z_4Z_4$) co może zwiększać stopień heterozygotyczności w obrębie linii wsobnej. Wspomniane trudności w ustalaniu linii przy prowadzeniu chowu wsobnego nie w pełni uniemożliwiają osiągnięcie postawonego celu, jakim jest uzyskanie homozygot. Obecnie w roku 1984, po 26 latach chowu wsobnego można uznać, że nasze linie są już w pełni homozygotyczne.

Jednakże w miarę ustalania się homozygotycznego stanu linii, obserwuje się zmniejszanie ich żywotności. Obecnie posiadane linie wykazują dostateczny stopień homozygotyzacji by mogły służyć do badań nad dziedziczeniem także właściwości izoenzymów i polimorfizmu białkowego.

Są one więc dobrym materiałem badawczym w doświadczeniach prowadzonych przez Instytut Genetyki Roślin PAN w Poznaniu.

Drugim źródłem posiadanych linii wsobnych były populacje roślin uzyskanych z ziarniaków poddanych działaniu szybkich neutronów w cyklotronie Instytutu Fizyki Jądrowej w Krakowie w dawce 500 radów. Użycie szybkich neutronów okazało się skutecznym sposobem pozwalającym na uzyskanie wielu interesujących form, poprzednio nie spotykanych w badanych populacjach. Linie wybrane z tych populacji, rozmnażane również wsobnie, nazywamy mutantami. Prowadzenie wieloletniego chowu wsobnego pozwoliło na ustalenie się interesujących cech w poszczególnych liniach. Dużemu różnicowaniu uległo zabarwienie antocyjanowe poszczególnych organów roślin. W jednych liniach rośliny charakteryzowały się fioletowym zabarwieniem kolanek, uszek i kłosa w innych liniach organy te były pozbawione antocyjanu. Podobnie było z nalotem woskowym, ustaliły się też różne typy liścia.

Z materiałów traktowanych szybkimi neutronami udało się również wyodrębnić znaczną liczbę roślin karłowych o długości słomy wynoszącej od 63—120 cm. Karły te często posiadały silnie skrócone ości oraz zmieniony kształt liścia, odznaczający się szeroką nasadą przy stosunkowo niewielkiej długości, nazwany później „liściem trójkątnym”. Sposób dziedziczenia się tego rodzaju liścia podano w publikacji [28]. Jedną z bardziej interesujących zmian w kłosie jest recesywna mutacja określona genem rrg [33]. Mutant ten występujący pod numerem 123 jest bezostny, nadto ma silnie skrócone plewki dolne, nieco mniej skrócone plewki górne, natomiast najmniej plewy. Skrócenie plewek i plew jest tak znaczne, że ziarniaki są częściowo nimi nie okryte i widoczne są ich górne części. Koncepcja uzyskania wartościowego mutantu żyta bezostnego może mieć duże znaczenie praktyczne, gdyż tego rodzaju formy ułatwiłyby znacznie sprzęt. Z badań wynika, że mutacja ta ma charakter monomeryczny polegający na przejściu genu dominującego Rg w formę recesywną rg [33] i w drugim pokoleniu mieszańcowym obserwuje się rozszczepienie w stosunku 3:1. Jednakże mutant ten nie ma większego praktycznego znaczenia, gdyż gen rrg działa plejotropowo na większość cech związanych z plennością. Już w okresie krzewienia zaznacza się ujemny wpływ recesywnego genu na liczbę pędów ogólnych i produkcyjnych, powoduje wyraźne skrócenie źdźbła a zwłaszcza dokłosa, skrócenie kłosa, zmniejsza liczbę kłosków w kłosie przy podstawowej cesze to jest redukcji plewek i plew. Tego rodzaju zjawisko można wyjaśnić zmianą w zapisie genetycznym, która to zmiana ogranicza produkcję substancji wzrostowej, niezbędnej do wzrostu wymienionych organów w czasie całej ontogenezy. Ponieważ gen ten oddziałuje niekorzystnie na komponenty plonu ziarna, takie jak: krzewistość, długość kłosa i liczbę kłosków w kłosie oraz w pośrednim działaniu jakie może powodować nadmierne skrócenie słomy i systemu korzeniowego, przeto mutacja ta nie ma większego znaczenia w hodowli odmian bezostnych żyta. Należy jednak zaznaczyć, że zarysowała się tutaj możliwość poszukiwania innych mutantów o praktycznym znaczeniu.

W nieopublikowanych pracach Chmiela [4], Pawlak i Orłowskiego [13] podano szczegółowe opisy uzyskanych mutantów. Znaczna ich liczba to formy karłowe, często bezostne, podobne do opisanych przez Kuckucka i Petersa [11]. Niektóre o charakterystycznym trójkątnym liściu, którego genotyp opisano w pracy [28]. Najczęściej obserwowano rośliny o zmienionym zielonym zabarwieniu (defekty chlorofilu) aż do pojawienia się roślin bez chlorofilu (albinosy). Rośliny te obumierały po wysiewie.

W pracy [9] mającej na celu poszukiwanie form z translokacjami stwierdzono znaczne zróżnicowanie żywotności pyłku. Pewne światło na to zagadnienie rzuciły badania cytoembriologiczne przeprowadzone pod

kierunkiem prof. Rozmusa przez Twardowską [41]. Wykazały one na podstawie analizy cytologicznej komórek macierzystych pyłku oraz ziarn pyłku znacznie zwiększoną lepkość matriks chromosomów we wszystkich fazach mejozy przy występowaniu zlepionych asocjacji chromosomów. Nadto zaobserwowano tworzenie mostów z równoczesną eliminacją chromosomów lub ich fragmentów, powstawanie jąder restytucyjnych, zlewanie jąder telofazowych, obecność mikrojąder w diadach i tetradach mikrospor oraz zaburzenia w wytawrzaniu i funkcjonowaniu struktur wrzeczona kariokinetycznego. Powstawały mikrospory o niezrównoważonej ilości materiału genetycznego, następowało zahamowanie cytokinezy po I i II podziale mitotycznym, wysoka letalność ziarn pyłku, zróżnicowanie ziarn pod względem wielkości przy ich anomaliach. Tego rodzaju zaburzenia w procesie mejozy wywołane działaniem szybkich neutronów powodują ograniczoną żywotność pyłku co stwierdzono w pracy Kalaty [9].

Samoniezgodność

Obfita literatura poświęcona zagadnieniu samoniezgodności w rodzinie traw (*Graminae*) stanowiła podstawę do własnych badań, których wyniki wykazywały jednak konieczność postawienia dodatkowych hipotez w odniesieniu do żyta. Tym podstawowym uzupełnieniem informacji o genetycznym podłożu samoniezgodności u żyta było przyjęcie hipotezy istnienia obok genów głównych S i Z również genów modyfikatorów w liczbie przynajmniej trzech par oznaczonych VVYYWW. Początkowo, operując nielicznym zestawem linii wsobnych [20] przyjęto istnienie dwu par genów modyfikatorów (VVYY), jednak później mając do czynienia z obfitym materiałem linii wsobnych uznano, że jest ich więcej [20], przynajmniej trzy pary. Hipotezę tą sprawdzono porównując rozkład teoretycznych rozszczepień mieszańców (SsfZzfVvYyWw) z rozkładem empirycznym dotyczącym różnego stopnia oziarnienia kłosów po założeniu izolatora. Zgodność tych dwu rozkładów częstotliwości fenotypów świadczy o tym, że w hodowlanych populacjach obecnie uprawianych odmian żyta, szansa przeżycia genów dominujących warunkujących samoniezgodność jest taka sama jak genów recesywnych [32].

Zebrane informacje dotyczące samoniezgodności u traw opublikowano w języku polskim w artykule pt. „Samoniezgodność w rodzinie traw (*Graminae*)” [21].

Badania nad możliwościami określenia składu genetycznego linii wsobnych żyta rozpoczęto od rozważań natury teoretycznej opublikowanych w pracy [17]. Stanowiły one podstawę do zaplanowanych krzyżowań, których wyniki doprowadziły do określenia przypuszczalnego składu ge-

netycznego jedenastu linii wsobnych [20]. O trafności określenia składu genetycznego tych linii świadczy duża zbieżność podanych wzorów z wynikami dotyczącymi zawartości alkilorezorcynoli [25]. Okazało się bowiem, że linie o recesywnych genach sfsfzffz miały najniższą zawartość alkilorezorcynoli w ziarniakach, linie o wzorach sfsfZZ lub SSzfzffz zawartość pośrednią, zaś linie o genach dominujących SSZZ odznaczały się wysoką zawartością alkilorezorcynoli. Tego rodzaju zależność można tłumaczyć deficytami odcinków chromosomów, na których to odcinkach znajdują się geny kontrolujące zarówno samoniezgodność jak i syntezę alkilorezorcynoli. Zachodzi przypuszczenie, że wokół genów samoniezgodności są geny o doniosłym znaczeniu dla wzrostu i żywotności roślin. Przypuszczenie to potwierdziły obserwacje, między innymi dotyczące odporności poszczególnych mutantów na rdzę (*Puccinia dispersa*). Linie o niskiej zawartości alkilorezorcynoli wykazywały znacznie większą wrażliwość na tego patogena od linii o normalnej zawartości.

Jeśli więc uzyskiwanie linii w wysokim stopniu samozgodnych polega na utracie działania genów ważnych dla plonowania roślin, to w chowie wsobnych mających na celu uzyskiwanie mieszańców należałoby wybierać tylko linie samoniezgodne. Koncepcję uzyskiwania tego rodzaju linii przedstawiono w pracy [20] i na tej zasadzie rozpoczęto prace mające na celu stwierdzenie zależności między wartością kombinacyjną linii wsobnych a ich stopniem samoniezgodności. Wyniki pierwszych badań zawarte są w pracy [32]. Ponieważ badania te oparte były tylko na jednorocznym doświadczeniu, przeto bardziej miarodajne wyniki badań trzyletnich będą opublikowane w najbliższym czasie.

Zaproponowany uprzednio test ojcowski mający na celu rozpoznanie stanu genów samoniezgodności badanych linii, okazał się pożyteczny również jeśli chodzi o współdziałanie poszczególnych genów z warunkami środowiska [24]. Zasada testu ojcowskiego polega na krzyżowaniu podwójnego mieszańca składającego się z trzech linii (A, B, C) z pojedynczym mieszańcem ojcowskim, używając go raz jako ojca, drugi zaś raz jako komponenta formy matecznej według następujących wzorów:

1. $(A \times B) \times (A \times C) \times (A \times C)$
2. $(A \times C) \times (A \times B) \times (A \times B)$

Obecność roślin płodnych lub bezpłodnych w tym teście pozwala na określenie składu genetycznego linii wsobnych, który warunkuje częściową płodność w zależności od stanu genów głównych oraz genów modyfikatorów. Przeprowadzone tym sposobem badania w dwu latach (1974 i 1975) wykazały, że większy stopień oziarnienia kłosów w roku 1975 był wynikiem pomyślnych warunków pogody, charakteryzujących się wyższą temperaturą w czasie zapładniania. Szczegółowa analiza uzyskanych wy-

ników pozwoliła na stwierdzenie, że przeciętnie wyższe samozapłodnienie w teście ojcowskim w roku 1975 było wynikiem silniejszego współdziałania recesywnych genów modyfikatorów z pomyślnym przebiegiem temperatur w okresie wrastania łagiewek pyłkowych. Posługując się testem ojcowskim Kaczmarek [8] określił liczbę alleli S i Z. Jest ona nieliczna, nieprzekraczająca na ogół liczby 5 w każdym *locus* S i Z. Autor tłumaczy tak poważne ograniczenie liczebności alleli działalnością hodowlaną. Można by dyskutować, czy wobec tego część zmienności, która jest związana z genami modyfikatorami nie należałoby przypisać współdziałaniu genów głównych ze środowiskiem. Jednakże za działaniem genów modyfikatorów przemawia większa liczba grup częściowej samozgodności (udowodniona statystycznie), niżby to wynikało ze stanu dwu par genów S i Z.

Nadto wyraźna zgodność założeń teoretycznych dotyczących istnienia przynajmniej trzech par genów modyfikatorów z obserwowanym rozkładem częstotliwości oziarnienia po założeniu izolatora na kłos żyta [32] przemawia za istnieniem genów modyfikatorów.

Rozważania te mają doniosłe znaczenie dla przyszłości ustalania metod hodowli mieszańcowej żyta. Jeśli bowiem użyjemy jako matek męskojałowych roślin, zaś jako zapylaczy linii wsobnych o niskim procencie oziarnienia na skutek działania tylko jednej pary recesywnych genów modyfikatorów (np. SSZZVVYYww) jak to ma miejsce w linii Włoszanowskie C, to wówczas przy wspólnym zbiorze wszystkich roślin i niezbyt wysokim udziale zapylacza, można się liczyć ze znikomym udziałem w populacji roślin nie będących mieszańcami. Propozycję tego rodzaju tworzenia odmiany mieszańcowej podano w publikacji [34].

Jeśliby okazało się, że linie z genami głównymi dominującymi (SSZZ) są wartościowsze od linii samozgodnych, to wówczas wybór linii o recesywnych genach modyfikatorach pozwoliłby na skuteczne realizowanie metody proponowanej w pracy [34].

W nieopublikowanej pracy [42] podano wyniki badań dotyczące stopnia oziarnienia kłosów pod izolatorami. Porównywano formy rodzicielskie z mieszańcami pierwszego i drugiego pokolenia. We wszystkich szesnastu badanych populacjach mieszańcowych drugiego pokolenia zauważono wyraźne zwiększenie się płodności roślini. Tego rodzaju transgresję w kierunku zwiększenia płodności roślin w pokoleniu F_2 można tłumaczyć wyższą zdolnością zapłodniania gamet żeńskich przez gamety męskie o genach recesywnych. Stwierdzono bowiem, że samopłodność w liniach wsobnych wzrasta w miarę wzrostu liczby genów recesywnych.

Cytoplazmatyczna męska jałowość

Badania nad cytoplazmatyczną męską jałowością u żyta mają doniosłe znaczenie dla ustalenia nowych metod hodowli tej ważnej w naszej gospodarce rośliny. Snując analogie dotyczące hodowli kukurydzy możemy się spodziewać, że zastosowanie podobnych metod w hodowli żyta pozwoli na znaczne podwyższenie plonów. Uzyskiwane mieszańce międzyliniowe żyta pozwolą na pełne wyzyskanie zjawiska heterozji, nadto otrzyma się odmiany o właściwościach ustalonych, nie ulegających zmianom, nieuchronnym przy stosowaniu obecnych metod hodowli.

W naszych badaniach ograniczyliśmy się do studiów nad cytoplazmatyczną męską jałowością typu Pampa. Jednym z najbardziej interesujących zagadnień było określenie genetycznego podłoża tego typu męskiej jałowości. Skomplikowane rozszczepienia w poszczególnych pokoleniach mieszańcowych na rośliny pyłące (normalne) i niepyłące (męskojalowe) nastroczały poważne trudności w wyjaśnieniu zarówno liczby par genów jak i sposobu ich współdziałania ze zmutowaną cytoplazmą. Genetycy i hodowcy żyta zrezygnowali z badań nad wyjaśnieniem genetycznego podłoża męskiej jałowości, ograniczając się głównie do praktycznej hodowli odpowiednich linii. Jednakże to czysto empiryczne stanowisko nie dawało pełnych podstaw do świadomej hodowli i z tego powodu wymagało ono ścieślejszych badań. Rozporządzając niemal homozygotycznymi liniami wsobnymi, rozpoczęliśmy ich krzyżowanie ze źródłami męskiej jałowości. Po kilku pokoleniach wstecznych krzyżowań uzyskano linie homologiczne w dwu wariantach: normalne i o męskojalowej cytoplazmie. Tego rodzaju linie były doskonałym materiałem do badań genetycznych.

W pierwszym rzędzie należało postawić ogólne hipotezy genetyczne mające na celu wyjaśnienie skomplikowanego sposobu dziedziczenia męskiej jałowości. Można było założyć, że liczebność kariogenów współdziałających ze zmutowaną cytoplazmą była większa od dwu, czyli że $m > 2$. Nadto okazało się, że istnienie przewagi linii utrzymujących męską jałowość nad liniami kasującymi, świadczy o słabym oddziaływaniu genów na zmutowaną cytoplazmę, za tym liczba genów kasatorów (k) winna być większa od $\frac{m}{2}$. Obliczono teoretyczne rozszczepienia dla różnych wielkości m i k i podano je w pracy [12]. Porównując teoretyczne rozszczepienia z obserwowanymi można było przyjąć, że najbardziej prawdopodobną jest hipoteza zakładająca $m=8$ i $k=5$, czyli że ze zmutowaną cytoplazmą współdziałają 4 pary genów $Ms_1ms_1Ms_2ms_2Ms_3ms_3Ms_4ms_4$, z których pięć winno wystąpić w formie dominującej by nastąpiło przywrócenie męskiej płodności.

Hipoteza ta wymagała sprawdzenia na obfitym materiale doświadczalnym. W tym celu należało poszczególnym mieszańcom przypisać odpowiednie wzory genetyczne i sprawdzić czy we wszystkich przypadkach dziedziczenia następują rozszczepienia zgodne z tą teorią. Wyniki tych badań zawarte w pracy [35] w zupełności potwierdziły zgodność przyjętej hipotezy z uzyskanymi danymi eksperymentalnymi.

Wynikają z nich również wnioski o znaczeniu praktycznym dla hodowli żyta mieszańcowego. Stosunkowo łatwo jest prowadzić linie męsko jałowe nie rozszczepiające się na pyłące i nie pyłące, natomiast trudniejsze jest przywracanie płodności, nawet przy użyciu w pełni dominujących homozygot, które występują w populacji rzadko, gdyż w liczebności około 4%. Jeśli bowiem skrzyżujemy męsko jałową roślinę o wzorze $Ms_1ms_1Ms_2ms_2Ms_3ms_3Ms_4ms_4$ z kasatorem- homozygotą dominującą $Ms_1Ms_1Ms_2Ms_2Ms_3Ms_3Ms_4Ms_4$ to uzyskamy 6,25% roślin męsko płodnych, czyli w najkorzystniejszym przypadku nie nastąpi pełna kasacja męskiej jałowości. Należy o tym pamiętać przy tworzeniu odmian mieszańcowych opartych na cytoplazmatycznej męskiej jałowości typu Pampa.

Dziedziczenie białka

Rozważania nad dziedziczeniem białka zawarte są w publikacjach [30] i [29], nadto w niepublikowanych pracach [3, 6, 39, 40]. Wiele uwagi poświęcono w nich zagadnieniu syntezy białka w ziarniakach żyta. Na podstawie stosunków rozszczepień w drugim pokoleniu mieszańcowym można było ustalić, że zawartość białka w ziarniakach zależy od współdziałania dwu serii genów, z których jedną serię stanowią geny Plt_1 , Plt_2 oraz ich recesywne allele kontrolujące strukturę ziarniaków, drugą zaś geny P_tP_t w liczebności nieokreślonej, kontrolujące syntezę białka. Te ostatnie geny działają addytywnie a nagromadzenie ich w większej ilości w formie recesywnej powoduje wysoką zawartość białka, podczas gdy przewaga genów dominujących powoduje niską zawartość białka. W ten sposób udało się szesnastu badanym liniom wsobnym przypisać odpowiednie wzory genetyczne.

Na interesujące pytanie, czy między zawartością białka a wartościami innych cech zachodzą zależności, znajdujemy odpowiedź w tabeli numer 5 z pracy [30]. W rubryce pierwszej podano współczynniki korelacji obliczone między zawartością białka i masą 1000 ziarn. Ponieważ masa 1000 ziarn zależy od struktury ziarniaków, przeto można się było spodziewać, że korelacje tego typu będą często istotne. Uderzającym jest jednak fakt różnicy znaku korelacji, dla linii wsobnych jest on dodatni, dla populacji mieszańcowych zaś ujemny. Dodatnią korelację obserwowaną w obrębie linii wsobnych, można tłumaczyć silną depresją powo-

dowaną chowem wsobnym. Tylko ziarniaki dobrze wykształcone zawierają odpowiednią ilość białka, natomiast niewykształcone nie miały możliwości gromadzenia tego składnika. Odwrotnie sprawa przedstawia się, jeśli weźmiemy pod uwagę ziarniaki pochodzące z żywotnych populacji mieszańcowych. Możemy wówczas zaobserwować zjawisko zmniejszania zawartości białka w miarę wzrostu masy ziarniaków. Jeśli chodzi o korelacje zachodzące między zawartością białka a zawartością alkilorezorcynoli to możliwe są zarówno zależności dodatnie jak i ujemne. Polegają one na przewadze sprzężeń typu „trans” lub „cis” par genów kontrolujących syntezę obu tych składników. Nie ma więc przeszkód do uzyskiwania w określonych miesznicach form o niskiej zawartości alkilorezorcynoli i wysokiej zawartości białka w ziarniakach.

Rozważania nad dziedziczeniem białka wskazują raczej na znaczne trudności jeśli chodzi o łączenie wysokiej plenności z wysoką zawartością białka w ziarniakach żyta diploidalnego. Nie znaczy to jednak by tego rodzaju niekorzystna zależność nie mogła być przełamana. Wydaje się, że najwłaściwszą drogą dla uzyskania tego rodzaju pomyślnych wyników będzie hodowla odmian tetraploidalnych. Poliploidy posiadające zwiększone komórki, zawiązują większe ziarniaki, co zresztą stwierdzono już dawno jeśli chodzi o tetraploidalne formy żyta. Jednocześnie mając podwojoną liczbę genów mogą w szerszym zakresie realizować syntezę białka, która jest kontrolowana przez geny działające addytywnie. Stąd otwierają się możliwości łączenia wysokich plonów z wysoką zawartością białka. Tetraploidalne żyto wykazuje nadto możliwość podwyższenia plonów słomy przy ograniczonym wyleganiu, co ma doniosłe znaczenie praktyczne. Prace nad doskonaleniem tych form żyta zaniechano w Polsce nie tyle z powodów naukowych ile z racji organizacyjno-administracyjnych, udowadniając przy tym w sposób niewłaściwy słabsze plonowanie w porównaniu z żytem diploidalnym. W tym czasie jednak w ZSRR wzrosła silnie powierzchnia uprawy żyta tetraploidalnego.

W pracach wykonywanych w latach 1977 [40], 1978 [6], 1979 [3] i 1980 [39] stwierdzono zgodnie duże wahania w zawartości białka w liniach wsobnych wynoszące od 16,0 do 24,5% w roku 1980 [39], 14,7—24,6% w roku 1979 [3] i 12,0—19,1% w roku 1977 [37]. Na zawartość białka w ziarniakach większy wpływ miał przebieg pogody w poszczególnych latach niż genetyczne właściwości linii. Wszystkie badania wskazują na addytywny sposób dziedziczenia zawartości białka z niewielką asymetrią rozkładu w kierunku mniejszej zawartości białka. Nie znaleziono związku między zawartością białka a krzewistością produkcyjną i długością słomy [3] jak również liczbą ziarn [37]. Zawartość białka i alkilorezorcynoli dziedziczą się niezależnie [6]. Niska zawartość białka dominuje nad wysoką zawartością o czym świadczą analizy ziarniaków F_1 [39] gdzie

występuje nieraz ujemna heterozja [3, 6] przypisywana wybujałości roślin i zawiązywaniu dorodnych ziarniaków. Dla poszczególnych rozszczepień należało dobrać odpowiednie formuły wzorów genetycznych, tak jednak by wyjaśniły nie tylko rozszczepienia obserwowane dla poszczególnych mieszańców, lecz jednocześnie dały możliwość wyjaśnienia stosunków rozszczepień obserwowanych we wszystkich mieszańcach. O ile poszczególne rozszczepienia można było wyjaśnić za pomocą monomerycznego działania genu, to jednak biorąc pod uwagę wszystkie rozszczepienia zachodzące w poszczególnych populacjach mieszańcowych okazało się, że większość cech jakościowych kontrolowana jest przez więcej niż jedną parę genów.

Już w pracy poświęconej antocyjanowemu zabarwieniu jęczyczka i uszek okazało się, że cechy te są kontrolowane przez zespół genów zarówno syntezy antocyjanu jak i genów supresorów, opisanych przez Tahira i Tsunewaki u pszenic [38]. Badając następnie sprzężenia genów kontrolujących antocyjanowe zabarwienie kolanek, jęczyczka i uszek wyjaśniono bliżej podłoże genetyczne kontrolujące te interesujące cechy jakościowe [36]. Okazało się, że zabarwienie kolanek, uszek i jęczyczka jest kontrolowane przez przynajmniej pięć par genów, z których trzy pary genów to geny supresory (hamujące syntezę) zaś przynajmniej dwie pary genów kontrolują w łańcuchu syntezy powstawanie antocyjanu. Osobniki o czerwonym zabarwieniu wymienionych organów, niezależnie od warunków otoczenia posiadają jeden z trzech lub więcej par genów recesywnych „su” oraz nieprzerwany łańcuch syntezy antocyjanu w postaci dominujących genów An_1An_2 (przypuszczalnie genów tych jest więcej). Osobniki niezabarwione niezależnie od działania warunków otoczenia posiadają albo trzy pary dominujących genów supresorów $Su_1Su_2Su_3$ (mogą występować również w formie heterozygotycznej) lub mają skutecznie przerwany łańcuch syntezy antocyjanu w formie jednej lub więcej par recesywnych genów an_1an_1, an_2an_2 . Osobniki, u których system supresji nie działa, a łańcuch syntezy jest częściowo przerwany, mogą tworzyć w pomyślnych warunkach antocyjan lub go nie tworzyć w warunkach niepomyślnych. Takie osobniki mogą mieć następujący skład genetyczny $Su_1Su_1su_2su_2su_3su_3An_1An_1an_2an_2$. Recesywny stan genów an_2an_2 utrudniający syntezę antocyjanu może nie mieć znaczenia gdy warunki świetlne i temperatura sprzyjają gromadzeniu się tego barwnika w organizmie roślin. Ich pasywny stan może ulec uaktywnieniu pod wpływem korzystnego działania warunków syntezy antocyjanu (silne światło, niska temperatura). Występowanie i nasilenie zabarwienia antocyjanowego zależy w znacznym stopniu od warunków środowiska co stwierdzono w niepublikowanej pracy [5]. Obserwowane w F_2 rozszczepienia pozwoliły nie tylko na ogólne wyjaśnienie liczebności genów i spo-

sobu ich współdziałania w realizowaniu badanej cechy, lecz również pozwoliły na przypisywanie określonych wzorów genetycznych poszczególnym liniom wsobnym. Linie te stanowią więc cenny materiał dla lokalizacji genów na chromosomach, którą to lokalizację dokonywaliśmy dotychczas przy użyciu linii trisomicznych. Obecnie rozpoczynamy prace nad lokalizacją genów przy użyciu linii tranlokowanych. Badania nad liniami translokowanymi prowadzone są wspólnie z Instytutem Genetyki Roślin PAN w Poznaniu i polegają obecnie na wyszukiwaniu linii translokowanych w napromieniowanym materiale zarówno linii wsobnych jak i w populacji żyta.

Dziedziczenie cech jakościowych

Zagadnieniu temu poświęcono osobną publikację [28], w której zebrano wyniki dotyczące rozszczepień w pokoleniu F_2 cech podanych w tabeli 3 tej pracy. Dane te uzyskano na podstawie krzyżowań poszczególnych linii wsobnych z dwoma liniami testerami, którymi były Dańkowskie sel. i Zeelandzkie E. Jak widać większość cech morfologicznych żyta kontrolowana jest przez więcej niż jedną parę genów, nawet omszenie dokłosa zależne jest przypuszczalnie od dwu par genów.

Dziedziczenie cech ilościowych

Przeprowadzone badania na liniach wsobnych i ich mieszańcach pozwoliły na ściślejsze określenie odziedziczalności cech ilościowych roślin w wysokim stopniu decydujących o plonie, głównie jeśli chodzi o tak zwane komponenty plonu [31].

Z reguły stwierdzono występowanie heterozji w mieszańcach pierwszego pokolenia, zwłaszcza w plonie ziarna z rośliny oraz w tak ważnych komponentach plonu jakimi są masa 1000 ziarn oraz liczba ziarn z kłosa. Jest to jednak heterozja względna, wyliczona w stosunku do częściowo zdegenerowanych roślin rodzicielskich. Sam fakt istnienia powszechnej heterozji względnej u żyta nie daje bezpośrednich wskazań hodowlanych. Jeśli jednak heterozja względna jest powszechna, to można sądzić, że metody pozwalające na tworzenie odmian mieszańcowych mogą mieć duże znaczenie praktyczne.

Długość słomy dziedziczy się zasadniczo w sposób addytywny, jednak występujące transgresje wskazują na komplementarne działanie genów, o czym będzie dalej mowa przy rozważaniu występującej w mieszańcach transgresji długości słomy [19].

Badając zależności między cechami ilościowymi w F_2 zaobserwowano zarówno korelacje o znaku dodatnim jak i ujemnym. Zjawisko to można wyjaśnić w następujący sposób: jeśli heterozji uległy oba komponenty plonu, wówczas w mieszańcach pierwszego pokolenia zaznaczy się korelacja dodatnia, korelacja ujemna wystąpiła wówczas, gdy jedna cecha realizowała się kosztem drugiej. W większości badanych zależności zaobserwowano występowanie korelacji dodatnich, co znacznie ułatwi wyzyskanie zjawiska heterozji. Jednak jeśli chodzi o zależności ważne z hodowlanego punktu widzenia, pomiędzy masą 1000 ziarn a krzewistością produkcyjną oraz między długością kłosa i liczbą ziarn w kłosie a także między długością słomy i długością kłosa, nie zaobserwowano występowania istotnych korelacji. Tego rodzaju istnienie dodatnich korelacji można tłumaczyć sprzężeniami typu „cis”, ujemne zaś korelacje powodowane są sprzężeniami typu „trans”, brak korelacji, przy poligenicznym uwarunkowaniu cech, może wynikać ze sprzężeń zarówno typu „cis” jak i „trans”.

Największą odziedziczalność zaobserwowano dla długości słomy, następnie dla krzewistości roślin, zaś najmniejszej odziedziczalności podlegała liczba kłosków w kłosie.

Znaczna odziedziczalność długości słomy jest wynikiem nieznacznej liczby genów kontrolujących tę cechę, co wykazały badania opublikowane w pracy [19]. Zastosowanie nowej metody pozwalającej na kontrolowanie dziedziczenia cech ilościowych (o zmienności ciągłej) pozwoliło na dokładne ustalenie podłoża dziedziczenia długości słomy u żyta.

W badaniach posłużono się mieszańcami drugiego pokolenia między odmianą Dańkowskie Złote i rodami półkarłowymi oraz mieszańcami powstałymi z krzyżowania form półkarłowych.

Pomiary długości słomy mieszańców drugiego pokolenia pozwoliły na stwierdzenie transgresji u około 75% osobników. Występujące wydłużenie słomy można wyjaśnić przyjmując hipotezę współdziałania czterech par genów, z których przynajmniej trzy w formie dominującej wywołały wydłużenie słomy. Powszechne występowanie transgresji w drugim pokoleniu mieszańców nasuwa przypuszczenie, że transgresja występuje u osobników heterozygotycznych w odniesieniu do jednego lub dwu loci genów D i L tworzących serię wielokrotnych alleli. Przypuszczalnie w populacji Dańkowskie Złote obok genów D i L znajdują się jeszcze dodatkowe geny powodujące różnicowanie długości słomy.

Mała wartość współczynnika odziedziczalności dla liczby kłosków w kłosie wynikała nie tyle z dużej zmienności niedziedzicznej ile ze stosunkowo małego dziedzicznego różnicowania tej cechy w obrębie badanego materiału. Długość słomy, długość kłosa oraz liczbę kłosków w kłosie kontrolują przeważnie geny addytywne. Nieaddytywny charak-

ter dziedziczenia wykazuje masa 1000 ziarn, liczba ziarn w kłosie oraz grubość drugiego międzywęzła.

Badania nad dziedziczeniem cech ilościowych wskazują na duże możliwości uzyskania pomyślnych wyników w hodowli żyta przy pełnym wyzyskaniu zjawiska heterozji.

Dziedziczenie alkilorezorcynoli

Wiele interesujących informacji uzyskano na podstawie badań nad właściwościami chemicznymi. Zbadanie zawartości alkilorezorcynoli w ziarniakach żyta wykazało znaczne zróżnicowanie linii wsobnych pod tym względem. Zestawienie zawartości alkilorezorcynoli w ziarniakach żyta (wartości bezwzględne) według stanu genów głównych samoniezgodności, wykazało ścisłą zależność obu tych wartości. Jak widać na podstawie danych zawartych w pracy [25] w tabeli 2 poziom alkilorezorcynoli (odpowiadający ilości orcyny w mg w 1 kg ziarna) w grupie linii o niezmutowanych genach S i Z wynosi około 500, w grupie linii o zmutowanej jednej parze genów samoniezgodności około 400, zaś w grupie linii o zmutowanych obu parach genów sfsf zfff około 300.

Jak można wyjaśnić tego rodzaju prawidłowość? — Przypuszczalnie część addytywnie działających genów syntezy alkilorezorcynoli znajduje się w pobliżu głównych genów samoniezgodności. Przejście zarówno genów samoniezgodności jak i genów kontrolujących syntezę alkilorezorcynoli z postaci dominującej w recesywną może być wynikiem deficyjencji odcinka chromosomu, na którym znajdują się te dość ściśle sprzężone geny. W ten sposób można wyjaśnić zachodzący związek między różnie działającymi genami. Istnieje przypuszczenie, że w pobliżu genów samoniezgodności nagromadziły się geny ważne dla czynności życiowych rośliny. Jeśli ta hipoteza jest słuszna, niebezpiecznie byłoby wprowadzać wyraźnie samozgodne linie wsobne, jak również prowadzić hodowlę w kierunku uzyskiwania linii o niskiej zawartości alkilorezorcynoli. Wychodząc z tego założenia zaproponowaliśmy badania nad skutkami chowu wsobnego siostrzanego z uwzględnieniem samoniezgodności, o których wspominamy w dalszym ciągu niniejszej pracy.

Powracając do zagadnienia zawartości alkilorezorcynoli, należy stwierdzić, że wśród licznych mutantów znaleźliśmy linie wykazujące znacznie większe ograniczenie zawartości tych substancji w ziarniakach w porównaniu z liniami pochodzącymi z chowu wsobnego. Należą do nich następujące mutanty: M 127, M 131, M 132. Jednakże obserwacje polowe dokonane na tych materiałach wykazały duże porażenie przez mączniaka. Wydaje się prawdopodobne, że obecność alkilorezorcynoli w ziar-

niakach żyta ma doniosłe znaczenie jeśli chodzi o zdrowotność roślin i że hodowla w kierunku obniżania zawartości tych związków może przynieść poważne straty.

Nieco informacji o dziedziczeniu alkilorezorcynoli uzyskano na podstawie nieopublikowanych prac [37] i [14]. Na ścisłą współzależność stanu genów samoniezhodności (S i Z) z zawartością alkilorezorcynoli wskazują nieopublikowane również badania zawarte w pracy [14]. W pracy tej stwierdzono w mieszańcach pierwszego pokolenia, uzyskanych z krzyżowania linii Wierzbieńskie B₁ × Zeelandzkie E, Węgierskie 1 × Zeelandzkie E oraz Węgierskie 1 × Kazimierskie C₃, wyraźny spadek zawartości alkilorezorcynoli. Linia Węgierska 1 należy do linii o wysokiej zawartości alkilorezorcynoli i posiada dominujące geny główne samoniezhodności (S₁S₁Z₄Z₄vfvfYY). Również linia Wierzbieńskie B₁ odznacza się wysoką zawartością alkilorezorcynoli i przypuszczalnie ma podobny skład genów głównych samoniezhodności, chociaż składu tego nie stwierdzono eksperymentalnie. Natomiast ojcowie, to jest Zeelandzkie E i Kazimierskie C₃, mają jeden gen główny samoniezhodności w formie dominującej, drugi zaś w stanie recesywnym (sfsfZ₅Z₅ i sfsfZ₄Z₄). Mieszańce pokolenia F₁ mają więc skład genetyczny SsfZZ. Ponieważ stwierdzono addytywne działanie genów kontrolujących syntezę alkilorezorcynoli [37, 14], przeto mieszańce (SsfZZ) winny wykazywać mniejszą zawartość tego składnika od formy rodzicielskiej (SSZZ).

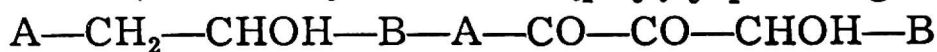
Nieco inaczej niż w liniach wsobnych dziedziczy się zawartość alkilorezorcynoli w mutantach. Przypuszczalnie w mutantach uzyskanych działaniem szybkich neutronów nastąpiła zmiana w kontroli innego *locus* od *locus* położonych w sąsiedztwie genów samoniezhodności [37].

Interesująco przedstawia się znalezienie dość znacznej korelacji między zawartością alkilorezorcynoli w ziarniakach matek a zawartością tego składnika w ziarniakach pokolenia F₁. W pracy [37] tłumaczą tę zależność większą żywotnością gamet bez deficyjencji. Nie jest wykluczone również, że przekazywanie okrywy owocowo-nasiennej na ziarniaki F₁ przez organizm matki, mogło w tym przypadku odegrać decydującą rolę w wystąpieniu dodatniej korelacji.

Dziedziczenie zabarwienia antocyjanowego kolanek, uszek i języczka

Skomplikowane rozszczepienia w pokoleniu F₂ na formy zabarwione i niezabarwione wymagały przeprowadzenia dokładnych studiów nad genetycznym podłożem regulowania zabarwienia poszczególnych organów roślinnych.

Tworzenie się antocyjanu w tkankach roślin polega na oksydacji bezbarwnego substratu, która często ma następujący przebieg:



lub

$$A-CH_2-CHOH-B-A-CH_2-CO-CO-B$$

Grupy A i B przybierają różne postacie, najczęściej kilku pierścieni fenolowych z członem CH_2 .

Ponieważ poszczególne geny kontrolują syntezę określonych grup tworzących antocyjan, przeto związek ten może się nie tworzyć jeśli jedna para genów okaże się nie czynna. Przypadek taki znany jest od dawna u groszku pachnącego, gdzie uzyskane w pokoleniu F_2 rozszczepienia w stosunku 9 zabarwionych do 7 niezabarwionych, wyjaśniono współdziałaniem dwu par genów (An_1An_1, An_2an_2) koniecznych dla powstania barwnika. W pokoleniu następnym bowiem tej heterozygoty na 16 osobników 9 będzie mogło tworzyć antocyjan przy współdziałaniu genów An_1 i An_2 , natomiast 7 osobników to rośliny pozbawione działania albo An_1 lub An_2 , albo też obu genów kontrolujących zabarwienie. Jeśli założymy, że w syntezie antocyjanu bierze udział więcej niż dwie pary genów, wówczas rozszczepienia będą podlegały stosunkom wyrażonym rozwinięciem ułamka $\frac{3n}{4n}$, gdzie n jest liczbą genów kontrolujących syntezę tego barwnika. Tak więc dla $n=3$ stosunek roślin zabarwionych do niezabarwionych będzie wynosił 27:37 a dla $n=4$ odpowiednio 81:175, itd.

Przyjmując hipotezę współdziałania genów uczestniczących w syntezie antocyjanu należało się spodziewać następujących możliwych rozszczepień w pokoleniu F_2 :

- 1) krzyżując dwie homozygoty zabarwione — należy oczekiwać wystąpienia tylko osobników zabarwionych
- 2) krzyżując osobnika zabarwionego z niezabarwionym — można oczekiwać wystąpienia obok osobników zabarwionych również niezabarwionych w stosunku 3:1 lub 9:7, przy hipotezie współdziałania dwu par genów kontrolujących syntezę antocyjanu
- 3) krzyżując osobniki niezabarwione można spodziewać się wystąpienia tylko osobników niezabarwionych lub zabarwionych i niezabarwionych w stosunku 9:7, przy hipotezie współdziałania dwu par genów kontrolujących syntezę antocyjanu.

W naszych obserwacjach pokoleń F_2 nie można było jednak przyjąć hipotezy dotyczącej współdziałania genów kontrolujących syntezę antocyjanu, w występowaniu zabarwienia poszczególnych organów roślin. Obserwowano bowiem w pokoleniu F_2 roślin zabarwionych rozszczepienia na rośliny zabarwione i niezabarwione. Fakt ten można było wyjaśnić zasadniczo tym, że obok genów kontrolujących syntezę antocyja-

nu mamy do czynienia z działaniem genów supresorów. Bliższa analiza tego typu rozszczepień pozwoliła na przyjęcie najprawdopodobniejszej hipotezy dotyczącej współdziałania trzech par genów supresorów ($Su_1su_1Su_2su_2Su_3su_3$). Na to by supresja mogła nastąpić, konieczne jest współdziałanie trzech dominujących genów w trzech locusach. Genotypy $Su_1su_1Su_2su_2Su_3su_3$ oraz pozostałe w formie homozygot dominujących powodują brak zabarwienia, natomiast genotypy $Su_1su_1Su_2su_2su_3su_3$ aż do genotypu $su_1su_1su_2su_2su_3su_3$ nie hamują syntezy antocyjanu.

Występowanie genów supresorów w roślinach zbożowych nie stwierdzono tutaj po raz pierwszy, gdyż Tahir i Tsunewaki opisują taki przypadek w rodzaju *Triticum* [38].

Rozważania nad przyjęciem najprawdopodobniejszej hipotezy dotyczącej rozszczepień zabarwienia kolanek, uszek i jęczyczka pozwoliły na przypisanie poszczególnym liniom wsobnym wzorów genetycznych dotyczących syntezy antocyjanu [27, 28].

Jednakże nie porzeczano na oddzielnym wyjaśnieniu sposobu dziedziczenia zabarwienia wspomnianych trzech organów roślin, a postawiono pytanie jaki jest wspólny mechanizm kontrolujący występowanie tych cech. W tym celu posłużono się metodą wyznaczania ewentualnych sprzężeń między rozszczepieniami zabarwienia trzech organów roślin jakimi są kolanka, uszka i jęczyczek. Jeśli przykładowo, krzyżując rośliny o zabarwionych kolankach i uszkach z roślinami o niezabarwionych tych organach w pokoleniu F_2 zaobserwowano 56,25% roślin o zabarwionych kolankach i 43,73% roślin o niezabarwionych kolankach oraz 75% roślin o zabarwionych uszkach i 25% roślin o uszkach niezabarwionych, to przyjmując niezależne dziedziczenie obu tych cech powinniśmy uzyskać około 42% roślin o zabarwionych kolankach i uszkach, 33% roślin o niezabarwionych kolankach i zabarwionych uszkach, 14% roślin o zabarwionych kolankach i niezabarwionych uszkach oraz 11% roślin o niezabarwionych kolankach i uszkach. Rekombinantami są tutaj rośliny o niezabarwionych kolankach i zabarwionych uszkach (33%) oraz rośliny o zabarwionych kolankach i niezabarwionych uszkach (14%). Tak więc przy braku sprzężeń rekombinanty winny wystąpić w pokoleniu F_2 w 47%. Jeśli kryterium chi kwadrat wykaże, że rekombinantów jest mniej od spodziewanej przy niezależnym dziedziczeniu liczebności, wówczas należy uznać, że dane pary genów są sprzężone. Badając tym sposobem sprzężenia między zabarwieniem kolanek i uszek, kolanek i jęczyczka oraz jęczyczka i uszek, zauważono często zmniejszoną liczbę rekombinantów, mogącą świadczyć o istnieniu wspólnych genów kontrolujących zarówno syntezę antocyjanu jak i genów supresorów.

Porównując uzyskane dane teoretyczne świadczące o absolutnym sprzężeniu określonej liczby wspólnych genów z wzorami genetycznymi

dla odpowiednich linii wsobnych, można było stwierdzić, że w danych przypadkach określone geny kontrolowały syntezę antocyjanu w obu organach. Synteza tego barwnika w jęczyczku i uszkach przebiegała w sposób podobny, natomiast w kolankach odbywa się ona nieco inaczej.

Główna różnica tych dwu systemów genetycznej kontroli syntezy barwnika polega na silniej zaznaczonej działalności supresji w uszkach i jęczyczkach w odróżnieniu od kolanek, gdzie geny kontrolujące syntezę antocyjanu ($An_1an_1An_2An_2$) są mniej ograniczone w swej działalności genami $Su_1su_1Su_2su_2Su_3su_3$. We wszystkich stwierdzonych przypadkach genetycznej kontroli syntezy barwnika w trzech badanych organach stwierdzono jednoczesne działanie trzech par genów supresorów oraz dwu lub trzech par genów syntezy antocyjanu.

Hipoteza dotycząca występowania ogółem pięciu par genów supresorów kontrolujących zabarwienie kolanek, uszek i jęczyczka, z których trzy każdorazowo współdziałają z genami syntezy antocyjanu, okazała się wysoce prawdopodobna. Hipoteza ta zgadza się z analogicznymi wynikami badań zawartymi w pracy [38], gdzie zlokalizowano na chromosomach *Triticum spelta* pięć genów supresorów pigmentacji (na chromosomie 2A, 2B, 2D, 3B i 6A).

Zaznaczyć należy, że samo nasilenie zabarwienia antocyjanowego poszczególnych organów roślin podlega silnemu wpływowi środowiska, co stwierdzono w nieopublikowanej pracy [5]. Niska temperatura, przy jednoczesnej wysokiej wilgotności powietrza, wpływa na intensywniejsze zabarwienie antocyjanowe kolanek żyta.

Dziedziczenie fioletowego zabarwienia ziarniaków

Uzyskane z kolekcji WIR poprzez IHAR fioletowe ziarniaki żyta wykazywały heterozygotyczność tej cechy. Jednakże na skutek chowu wsobnego uzyskano liczne linie przekazujące fioletowe zabarwienie ziarniaków w sposób pozwalający na stwierdzenie ich homozygotyczności. Linie o fioletowym zabarwieniu ziarniaków krzyżowano z liniami wsobnymi o ziarniakach normalnych, takimi jak Horton D₁, Rogalińskie F₁, Kazimierskie B₁, Dańkowskie sel. 231, Zeelandzkie E, Kazimierskie H, Włoszanowskie C i Kazimierskie C₃.

Na podstawie badań przedstawionych w nieopublikowanej pracy [7] stwierdzono, że barwnik antocyjanowy występuje w trzech zewnętrznych warstwach okrywy owocowo-nasiennej ziarniaków żyta. Nasilenie barwy fioletowej ziarniaków zależy od ilości antocyjanu występującego w poszczególnych warstwach okrywy. Im więcej barwnika, tym silniejsze zabarwienie ziarna, nadto największa ilość barwnika występuje w warstwie

komórek położonych pod skórą a utworzonej z komórek poprzecznych. Wobec takiego zróżnicowania nasilenia barwnika należało przyjąć, że oprócz genów kontrolujących syntezę antocyjanu (AnAn) współdziałają z nimi geny kontrolujące nasilenie występowania zabarwienia w ilości przynajmniej dwu par ($Co_1co_1Co_2co_2$).

Skutkiem lokalizacji komórek zabarwionych w łupinie owocowo-nasiennej nie można było wyjaśnić przyczyny jednoczesnego występowania na jednej roślinie ziarniaków zabarwionych obok niezabarwionych, jedynie tylko oddziaływaniem organizmu matecznego. Również tej pstrokatości nie można wyjaśnić zjawiskiem ksenii a jedynie tylko współdziałaniem genów syntezy antocyjanu z genotypem matecznym. Przyjęta hipoteza współdziałania jednej pary genów kontrolujących syntezę antocyjanu (Anan) w obecności dwu par genów kontrolujących nasilenie tego zabarwienia ($Co_1co_1Co_2co_2$) została sprawdzona na dwunastu populacjach mieszańcowych F_2 , przy czym uzyskano pełną zgodność wyników obserwowanych rozszczepień z teoretycznymi założeniami. Pstrokatość zabarwienia, polegająca na obecności ziarniaków zabarwionych obok ziarniaków niezabarwionych w kłosach jednej rośliny, jest wynikiem współdziałania zróżnicowanych genotypów syntezy antocyjanu w ziarniakach (AnAn lub Anan) z recesywnymi genami $co_1co_1co_2co_2$.

Polimorfizm białkowy

Stosując metody immunologiczne polegające na stwierdzeniu obecności lub braku antygenów w ziarniakach dwudziestu linii wsobnych (tab.) ustalono w Instytucie Genetyki Roślin PAN w Poznaniu pod kierunkiem prof. I. Wiatroszaka, znaczne zróżnicowanie występowania poszczególnych siedmiu białek (oznaczonych symbolami A, B, C, D, E, F, G) w badanych liniach. Późniejsze badania pozwoliły na identyfikację poszczególnych antygenów z odpowiednimi białkami. Tak więc okazało się, że antygen A jest β amylazą. Analiza pokolenia F_2 wykazała, że obserwowany polimorfizm β amylazy może być wynikiem modyfikacji potranslacyjnej lub obecności złożonego *locus* (multigene family). Potwierdzono wyniki wcześniejszych prac [1, 2], że geny (gen) dla β amylazy są położone na chromosomie 6/5R. Badane liczne wsobne cechuje szeroka i interesująca zmienność cech. Przykładem tego jest wykrycie β amylazy w ziarniakach linii Kazimierskie H i Węgierskie 1, na poziomie poniżej 1% zawartości stwierdzonej w liniach kontrolnych. Wykrycie i scharakteryzowanie tego typu mutacji (regulatorowych w szerokim sensie tego terminu) może przybliżyć poznanie złożonych mechanizmów regulacji ekspresji genów u roślin wyższych. Stwierdzono, że wspomniana wyżej

Tabela

Występowanie białek antygenowych w liniach wsobnych żyta

Linie wsobne	Antygeny						
	A	B	C	D	E	F	G
Uniwersalne 145	+	+	+	+	+	+	+
Kazimierskie B ₄	+	+	+	—	+	+	+
Kazimierskie C ₃	+	—	+	+	+	—	+
Kazimierskie D	+	+	—	+	+	+	+
Kazimierskie H	—	+	—	+	+	—	+
Horton D ₁	+	+	+	+	+	+	+
Horton C ₅	+	+	+	+	+	+	—
Włoszanowskie C	+	+	—	+	+	+	—
Wielkopolskie C	+	+	+	—	+	+	—
Mikulickie Wczesne R	+	+	+	+	+	+	+
Rogalińskie F ₁	+	+	+	+	+	+	—
Rogalińskie Pa	+	+	—	+	+	+	—
Węgierskie 1	—	+	—	+	+	+	+
Wierzbieńskie B ₁	+	—	+	+	—	—	—
Wierzbieńskie C	+	—	+	+	+	—	—
Imperial E	+	+	+	+	—	—	+
Dańkowskie sel. 231	+	+	+	+	+	+	?
Ludowe D ₁	+	+	+	+	+	+	?
Zeelandzkie E	+	+	+	+	+	+	?
Zeelandzkie G	+	+	+	+	+	+	?

mutacja ma charakter cis-dominujący w stosunku do locus β amylazy, jej miejscem jest więc rejon DNA w pobliżu lub w obrębie *locus*.

W wyniku rozszczepień stwierdzonych w F₂ okazało się, że wszystkie antygeny dziedziczą się mono lub diamerycznie w stosunku 3:1 lub 5:1. Są one więc łatwe do lokalizacji na poszczególnych chromosomach. Tym bardziej, że ich obecność (+) lub brak (—) można stwierdzić na pojedynczych ziarniakach. Z uwagi na monomeryczne dziedziczenie się występowania poszczególnych antygenów będą one najłatwiejsze do lokalizacji na poszczególnych chromosomach. Ponieważ mogą to być istotne dla organizmów roślinnych białka, dokładniejsze wyjaśnienie ich genetycznej funkcji zarysowuje się jako specjalnie ważne. Dotychczasowe analizy biochemiczne wykonane w roku 1985 w IGR PAN w Poznaniu na ziarniakach trisomicznych roślin pozwoliły zlokalizować antygen B na chromosomie 6R i antygen D na chromosomie 7R. Ponieważ uprzednio zlokalizowano antygen A (β amylaza) na chromosomie 5R przeto obecnie rozporządzamy genami markerami położonymi na chromosomach 5R, 6R i 7R. Jeśli ta część programu zostanie uwieńczona dalszymi

pomyślnymi osiągnięciami, żyto stanie się rośliną o lepiej poznanej dziedzicznej strukturze metabolizmu białek od roślin, którym genetyka poświęciła znacznie więcej uwagi.

Siostrzany chów linii wsobnych

W pracy [20] poświęconej genetycznym podstawom częściowej samozgodności linii wsobnych żyta, zwrócono uwagę na możliwość szkodliwego wpływu samozgodności na wartość kombinacyjną linii wyprowadzanych systemem ścisłego chowu wsobnego. W tym celu postanowiono wyprowadzić linie wsobne samoniezgodne stosując chów siostrzany i porównać ich wartość kombinacyjną z wartością kombinacyjną linii samozgodnych. Wybór linii samoniezgodnych polega na umieszczaniu pędów bocznych dwu roślin pod wspólnym izolatorem, przy jednoczesnym oddzielnym izolowaniu pędów głównych obu roślin. To ostatnio wspomniane izolowanie ma na celu sprawdzenie samoniezgodności lub częściowej samozgodności wybranych do chowu wsobnego roślin. Przyjmując działanie dwu par genów głównych i przynajmniej trzech par genów modyfikatorów kontrolujących samoniezgodność łatwo obliczyć, że prawdopodobieństwo wybrania dwu homozygot dominujących jest bardzo małe i wynosi około 0,000001 to jest raz na milion przypadków. Mało prawdopodobny wybór dwu homozygot dominujących pod względem genów samoniezgodności nie pozwala na obserwowanie stałego przekazywania samoniezgodności obu roślin w siostrzanym chowie wsobnym na kolejne pokolenia. Rozważania ogólne i porównanie teoretycznego rozkładu roślin samoniezgodnych i częściowo samozgodnych z praktycznie obserwowanym, potwierdziły hipotezę dotyczącą trudności w uzyskiwaniu we wszystkich pokoleniach par roślin samoniezgodnych. Jednakże prowadzona selekcja w kierunku samoniezgodności w postępujących pokoleniach chowu wsobnego zwiększała liczebność par obopólnie samoniezgodnych [32].

Mimo krótkotrwałego siostrzanego chowu wsobnego oraz dużej zmienności plonu ziarna z rośliny zaobserwowano przeciętny stały spadek plenkości, niezależny od przebiegu pogody w latach. Poszczególne rody wsobne wykazują zróżnicowanie dotyczące szybkości spadku plonu ziarna z rośliny. Rody w wyższym stopniu samozgodne na skutek samozapylania wykazują szybszy spadek plonów w porównaniu z rodami samoniezgodnymi. Pozostałe cechy, to jest krzewistość, wysokość roślin i długość kłosa, nie wykazywały na ogół wyraźnej depresji powodowanej chowem wsobnym. Dłuższej słomie i dłuższemu kłosowi towarzyszyły również większe plony ziarna z rośliny. W drugiej części tych badań,

przygotowywanej obecnie do druku, opublikowane będą wyniki trzy-letnich doświadczeń z plennością poszczególnych typów mieszańców wraz ze sprawdzeniem ewentualnych zależności zachodzących między samoniezgodnością linii wsobnych a ich wartością kombinacyjną.

Jeśli by zależność taka miała miejsce to proponowana metoda uzyskiwania linii wsobnych dla tworzenia mieszańców miałaby doniosłe znaczenie.

Badania anatomiczne

Istotne znaczenie w przebiegu podstawowych procesów życiowych roślin zbożowych odgrywa liść flagowy, a zwłaszcza budowa anatomiczna jego skórki. Liczba, rozmieszczenie oraz wielkość komórek szparkowych oraz wielkość przestworów międzykomórkowych i owłosienie odgrywają wielką rolę w wymianie gazów, decydującej o sprawności fotosyntezy, oddychaniu i transpiracji — czynnikach warunkujących wysoką produktywność roślin.

Przedmiotem badań morfologicznych i anatomicznych liścia flagowego przeprowadzonych w latach 1973—1976, było 20 linii wsobnych żyta oraz 8 mieszańców pierwszego pokolenia [10].

Cechami silnie związanymi z genetycznymi własnościami linii wsobnych i stosunkowo mało zależnymi od warunków środowiska, różnych w poszczególnych latach, okazały się liczby włosków na 1 mm², długość komórek epidermalnych oraz długość aparatów szparkowych w rzędzie.

Odległość rzędów z aparatami szparkowymi, szerokość komórek epidermalnych, równomierność rozmieszczenia aparatów szparkowych oraz do pewnego stopnia odległość włosków od aparatów szparkowych, odległość między włoskami w rzędach i długość komórek włoskowych, zależą w znacznym stopniu od warunków środowiska. Stwierdzono istotne korelacje między odległością aparatów szparkowych w rzędach a liczbą aparatów szparkowych na 1 mm², między szerokością liścia flagowego a odległością rzędów z aparatami szparkowymi oraz między liczbą aparatów szparkowych na 1 mm² a liczbą aparatów szparkowych na 100 komórek epidermalnych.

Zmieniająca się masa 1000 ziarn przy wzrastającej liczbie aparatów szparkowych na 1 mm² wskazywała na istnienie optimum liczby aparatów szparkowych na 1 mm², wynoszącym około 55 na mm².

Jednoroczne badania wpływu wilgotności podłoża na liczbę aparatów szparkowych i włosków na 1 mm² liścia flagowego wskazują na różnicowanie reakcji linii.

Cechy istotnie różniące linie takie jak: długość komórek epidermalnych i długość aparatów szparkowych, wykazują zjawisko heterozji

w pokoleniu F_1 . W mieszańcach linii wsobnych stwierdzono występowanie heterozji dotyczącej budowy anatomicznej skórki liścia flagowego. Obserwowane w mieszańcach F_1 przybliżenie włosków do aparatów szparkowych uznać należy również za korzystny objaw heterozji. Ujemne wskaźniki „w”, która to wartość przedstawia względną wielkość odchylenia wskaźników F_1 od średniej rodziców, dotyczące liczby aparatów szparkowych związane są z szybszym wzrostem liścia flagowego mieszańca w pierwszym terminie oceny.

Jako termin pobierania próbek liścia flagowego do badań anatomicznych zalecić można okres kwitnienia roślin, w którym poszczególne elementy anatomiczne osiągają swoją maksymalną wielkość.

Omawiana praca [10] daje podstawę do przeprowadzenia dalszych badań celem wyboru wskaźników najbardziej korelujących z plonem. Wybrane wskaźniki mogłyby stanowić metodę oceny zdolności kojarzenia linii.

Trisomia

Użycie linii trisomicznych wymaga dokładnej identyfikacji poszczególnych piętnastu chromosomów tworzących 6 biwalentów i 1 triwalent. Nomenklatura tych siedmiu par chromosomów nie jest ustalona w sposób podobny jak to ma miejsce u heksaploidalnej lub tetraploidalnej pszenicy. Riley i Chupman oraz Riley usiłują znaleźć homeologię między siedmioma parami chromosomów żytnich (R) oraz siedmioma chromosomami genomów A, B, D pszenic.

Mimo jednak, że tylko 4 chromosomy wykazują pełną homeologię z chromosomami genomów A, B, D pszenicy, natomiast trzy chromosomy tej homeologii nie wykazują, to jednak coraz bardziej przyjmuje się w genetyce żyta nomenklatura Filey'a (1R do 7R). Heneen przyjął zasadę numerowania poszczególnych chromosomów według ich kształtu wielkości i indeksu ramion. Chociaż nie jest to nomenklatura filogenetyczna, oparta na podstawach ewolucji gatunków, to jednak ma zalety jako oparta na morfologii, koniecznej do stwierdzenia identyczności chromosomów. Z tego względu w początkowych pracach polskich często stosowano nomenklaturę Heneena. Obecnie, obok metod morfologicznego rozpoznawania chromosomów, stosuje się metody oparte na barwieniu heterochromatyny i to rozpoznawanie w oparciu również o morfologię chromosomów, służy do identyfikacji rodzaju trisomii. Heneen oznaczył chromosomy cyframi od 1 do 7. Chromosom 1 jest najdłuższym chromosomem, natomiast chromosom 7 najkrótszym.

W naszych badaniach posługujemy się nomenklaturą obecnie Riley'a, którą łatwo można porównać z innymi podanymi przez Jenkinsa, Evansa,

Riley'a i Fgupta. Używane do badań linie trisomiczne pochodzą z Zakładu Roślin Zbożowych IHAR w Krakowie i zostały wprowadzone przez Pilcha [15].

Celem badań była lokalizacja genów warunkujących niektóre cechy morfologiczne u żyta oraz wyprowadzenie homozygotycznych form trisomików. W tym celu krzyżowano linie trisomiczne z 4 liniami wsobnymi żyta (Wierzbieńskie B₁, Węgierskie 1, Rogalińskie Pa i Wielkopolskie C) o znanym składzie genetycznym. Przeprowadzono wstępną analizę rozszczepień di- i trisomicznych w pokoleniu F₂ dla następujących cech: antocyjanowe zabarwienie kolanek przed dojrzałością mleczną, nalot woskowy na źdźble przed dojrzałością mleczną oraz dla owłosienia dokłosa. Według wcześniejszych rozważań opublikowanych w *Genetica Polonica* [28] antocyjanowe zabarwienie kolanek jest warunkowane działaniem 3 par genów supresorów i przynajmniej 2 par genów syntezy. Ponieważ badane linie były zróżnicowane pod względem 2 par genów, przeto istniała możliwość zlokalizowania tylko 2 par genów. Zgodnie z przewidywaniami geny te zlokalizowano na chromosomach 2R i 3R. Nalot woskowy na źdźble kontrolują według poprzednich badań 3 pary genów, wobec tego rośliny mateczne mogą tworzyć 24 różne gamety, a rośliny ojcowskie 12 różnych gamet, z ich połączenia, zgodnie z założeniami, powinno być 27,1% roślin z silnym nalotem, 68,7% roślin z nalotem średnim i 4,2% roślin bez nalotu. Porównując dane empiryczne z rozkładem teoretycznym można było stwierdzić zgodność wyników tylko dla chromosomu 6R, co nasuwa przypuszczalnie sprzężenia genu kontrolującego antygen B z genem kontrolującym nalot woskowy.

Owłosienie dokłosa według poprzednich badań jest kontrolowane przez 2 pary genów. Linie wsobne Rogalińskie Pa i Węgierskie 1 posiadają jedną parę genów w formie recesywnej, a linia Wierzbieńskie B₁ obie pary genów w formie dominującej. Ten skład genetyczny linii warunkuje przyjęty teoretyczny stosunek rozszczepień w F₂ — 50% roślin o silnym owłosieniu dokłosa, 41,7% roślin o średnim owłosieniu i 8,3% roślin bez owłosienia dokłosa. Porównanie rzkładu teoretycznego z empirycznym wskazuje na możliwość lokalizacji jednej pary genów na chromosomie 7R, a drugiej pary genów na chromosomie 5R, co zgodne jest z literaturą. Wynik ten różni się od uprzednio dokonanej lokalizacji o tyle, że przy użyciu substancji homologicznych chromosomów żyta w genomie pszenicy, podstawiono tylko chromosom 5R w miejsce chromosomu 5A i 5D. Tą drogą zlokalizowano tylko jedną parę genów. Zaznaczyć tutaj należy, że dokonano substytucji tylko jednej pary chromosomów, co daje możliwość lokalizacji tylko jednej nie sprzężonej pary genów. Gdyby nawet dokonano substytucji 2 krytycznych par homeologicznych chromosomów to i wówczas mogłaby nastąpić lokaliza-

cja tylko jednej pary genów w przypadku takiego składu genetycznego jaki obserwujemy w linii Rogalińskie Pa. Linia ta o składzie $ha_1ha_1Ha_2Ha_2$ daje między innymi gamety ha_1Ha_2 , które po podwojeniu dają zygoty $ha_1ha_1Ha_2Ha_2$, pozwalające na stwierdzenie lokalizacji genów owłosienia dokłosa tylko na jednym chromosomie.

Ze względu na nieliczny materiał trisomiczny wyniki dotyczące lokalizacji genów na poszczególnych chromosomach wymagają jeszcze potwierdzenia.

Translokacje

Już w trakcie teoretycznych rozważań nad systemem dziedzicznym u żyta [17] zwrócono uwagę na doniosłość translokacji w tworzeniu możliwości częstszego występowania korzystnych mieszańców w populacjach żyta. Jeśliby bowiem drogą translokacji można było nagromadzić większą liczbę genów w okolicy genów S i Z, których heterozja przejawia się w pierwszym pokoleniu, to wówczas na skutek systemu samoniezdności wzrosłaby szansa występowania tych genów w heterozygotycznej formie.

Drugim ważnym powodem poszukiwania linii translokowanych jest możliwość użycia ich w celu lokalizacji genów na chromosomach w sposób podobny jak to ma miejsce u jęczmienia. Ponieważ jednak w chowie wsobnym szczyrbatość kłosów nie może stanowić podstawy do wyboru heterozygot translokowanych, przeto opracowano metodę poszukiwania tych mutantów na drodze badania żywotności pyłku, zawartej w nieopublikowanej pracy [14].

Ziarniaki odmiany Dańkowskie Żłote i linii wsobnej Wielkopolskie C (24 pokolenia wsobne) napromieniowano w cyklotronie Instytutu Fizyki Jądrowej w Krakowie w roku 1980 jednorazowo dawką 500 radów szybkich neutronów. W pokoleniu M_2 uzyskano znaczne zróżnicowanie roślin, ograniczono się jednak głównie do poszukiwań roślin o zmniejszonej żywotności pyłku, jako przypuszczalnych heterozygot translokowanych. W większości przypadków żywotność pyłku w M_3 wzrosła znacznie w porównaniu z pokoleniem M_2 .

Jednakże występowanie znacznej zmienności niedziedzicznej żywotności pyłku żyta w pokoleniu M_2 i M_3 utrudniło wybór przypuszczalnych heterozygot translokowanych. Stwierdzono istotne zróżnicowanie żywotności pyłku w pokoleniu M_3 między linią wsobną Wielkopolskie C i odmianą Dańkowskie Żłote, przy czym ta ostatnia odmiana wykazywała znacznie większą żywotność pyłku.

Do badań cytologicznych mających na celu stwierdzenie występowania translokacji zaproponowano wybór roślin rozszczepiających się w po-

koleniu M_2 i M_3 na około 50% o dużej żywotności pyłku i około 50% o niskiej żywotności. Badania te prowadzone są zarówno w Pracowni Genetyki Żyta Katedry Szczegółowej Uprawy Roślin Akademii Rolniczej w Krakowie jak i w Instytucie Genetyki Roślin PAN w Poznaniu.

Znaczenie uzyskanych wyników badań dla ulepszenia metod hodowli żyta

Rozważaniom dotyczącym poznania ogólnych zasad dziedziczności cech warunkujących zwiększenie wartości odmian żyta poświęcono wiele prac [18, 23, 16]. W pracach tych zwrócono uwagę na konieczność dokładnego poznania dziedzicznych właściwości żyta jako podstawy świadomej hodowli. Mają one charakter programów naukowych, których znaczna część znalazła rozwiązanie w późniejszych publikacjach Pracowni Genetyki Żyta oraz w publikacjach innych zespołów badawczych.

W pracy [19] autorzy podali nową metodę statystyczną pozwalającą na badanie odziedziczalności cech podlegających zmienności ciągłej, a więc takich jak plon, długość słomy, wielkość roślin itp. Rozpatrując wielkość badanej cechy na osi x , zaś częstotliwość występowania osobników w klasach na osi y układu współrzędnych, można zauważyć zarówno pewną tendencję w liczebności poszczególnych klas jak i odstępstwa od ogólnych tendencji. Droga eliminowania tych odstępstw w stosowanej metodzie możliwe jest uzyskanie ciągłej krzywej „wygładzającej” nierówności prostokątów. Jeśli krzywa ta wynikająca z podlegania wielkości prawu Gaussa odpowiada jakiejś hipotezie genetycznej, wówczas hipotezę tą można przyjąć z dowolnym prawdopodobieństwem. Metodę tę sprawdzono po raz pierwszy dla określenia dziedziczenia długości słomy u pszenicy [22] następnie zaś zastosowano ją dla określenia dziedziczenia długości słomy w mieszańcach populacyjnych odmian i rodów żyta [26].

Zastosowana metoda wymagająca użycia maszyny cyfrowej, okazała się przydatna do określenia działania i liczby genów wpływających na długość słomy mieszańców dwóch populacji drugiego pokolenia, powstałych w wyniku krzyżowania karłowych form pszenicy z formami normalnymi. Również zastosowanie tej metody w odniesieniu do mieszańców drugiego pokolenia odmiany Dańkowskie Złote z rodami półkarłowymi 2RM-1C-1 i 2RM-1C-5 oraz mieszańców powstałych z krzyżowania między sobą półkarłowych rodów, dało pomyślne wyniki podane uprzednio przy omawianiu dziedziczenia cech ilościowych.

Badania nad męską jałowością, samoniezdornością oraz obserwacje nad prowadzeniem chowu siostrzanego pozwoliły na opracowanie nowej metody hodowli żyta.

W metodzie tej podano wskazówki dotyczące wprowadzenia linii męskojałowych jako matek, wynikające z osiągnięć podanych w pracy [35].

Za ojców poleca się użyć linie o jednej parze recesywnych genów modyfikatorów samoniezgodności (np. SSZZVVYYww). Linie takie zawierają ziarniaki w liczebności nie przekraczającej na ogół 20%. Jeśli się przyjmie, że udział tych linii zapylaczy wynosi np. 10% to w populacji F_1 liczebność osobników przy niskim zapyleniu w obrębie wysoce samoniezgodnego zapylacza nie powinna być znacznie większa od 2%.

Jest to tak nieznaczna liczebność osobników nie będących mieszańcami, że przy wspólnym zbiorze matek i ojców, nie powinna wpłynąć istotnie na wyzyskanie efektów heterozji w tym wypadku w 98%.

Również praca dotycząca chowu siostrzanego [32] daje praktyczne wskazania dotyczące wyprowadzania materiału do krzyżowań. Obok pozytywnych osiągnięć zanotować należy również wyniki, które wprowadzenie nie dają wskazówek dla hodowli, jednak pozwalają na unikanie błędów w wyborze kierunku hodowlanego. Do tego typu wskazań zaliczyć należy stwierdzenie ujemnego wpływu obniżenia zawartości alkilorezorcynoli na zdrowotność roślin. Przypuszczalnie związki te będące pochodnymi fenolu, działają podobnie do fungicydów. Dotychczas uzyskane bezostne formy żyta przy plejotropowym działaniu recesywnych genów, wykazują dużą depresję plonów. Skutkiem tego ich użycie w hodowli mija się z celem, a mutageneza winna iść w kierunku uzyskiwania innego typu bezostnych form.

Niewątpliwie dalsze badania nad genetyką żyta pozwolą na stopniowe doskonalenie tej cennej rośliny, która w stosunkowo niedługim okresie hodowlanym zachowała wiele cech roślin pierwotnie wziętych do uprawy.

LITERATURA

1. Artiomowa (Kudriakow'a) N.W.: *Genetica* T. XVIII. N. 4. 661—667 1982.
2. Bernard J., Autran C., Joudrier P.: *Ann. Amélior. Plantes* 27(6), 355—363, 1977.
3. Bysińska J., Kopyto R.: Dziedziczenie zawartości białka w liniach wsobnych żyta — niepublikowane 1979.
4. Chmiel M.: „Wpływ działania szybkich neutronów na wzrost i rozwój linii wsobnych żyta” (1973) — niepublikowane.
5. Chmielewska Z.: „Wpływ wilgotności gleby oraz światła na tworzenie się antocyjanu w niektórych organach linii wsobnych” (1979) — niepublikowane.
6. Gawron E., Grabowska A.: „Badania rozszczepień zawartości białka w ziarniakach żyta w F_2 w porównaniu z F_1 i formami rodzicielskimi (1978) — niepublikowane.
7. Hanasz J., Trojak A.: „Rozmieszczenie zabarwienia antocyjanowego w okrywie owocowo-nasiennej ziarniaków żyta pochodzących z linii i mieszańców pierwszego i drugiego pokolenia”. (1981) — niepublikowane.

8. Kaczmarek J.: Genetyczna kontrola samoniezhodności żyta (*Secale cereale* L.) ze szczególnym uwzględnieniem liczby alleli wielokrotnych S i Z" (1985) Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej we Wrocławiu.
9. Kalata S.: „Dziedziczenie jałowości pyłku w potomstwie osobników żyta poddanych działaniu szybkich neutronów” (1984) — nieopublikowane.
10. Kubara-Szpunar Ł.: „Zmienność i zróżnicowanie anatomicznej budowy skórki liścia flagowego oraz mieszańców pierwszego pokolenia żyta” (1979) — nieopublikowane.
11. Kuckuck H., Peters R.: Z. Pflanzenzüchtg 82: 97—115, 1979.
12. Łoś T., Ruebenbauer T.: Genetica Polonica vol. 23 no. 1—2, 1982.
13. Pawlak M., Orłowski M.: „Dalsze badania nad działaniem mutagennym szybkich neutronów u żyta” (1974) — nieopublikowane.
14. Piech H.: „Dziedziczenie zawartości alkilorezorcynoli w liniach wsobnych żyta” (1980) — nieopublikowane.
15. Plich J.: Genetica Polonica vol. 19 nr 2, 1978.
16. Ruebenbauer T.: Hodowla Roślin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo t. 16 z. 5, 1972.
17. Ruebenbauer T.: Genetica Polonica vol. 14 nr 2, 1973.
18. Ruebenbauer T.: Postępy Nauk Rolniczych nr 2, 1975.
19. Ruebenbauer T., Ruebenbauer K.: Genetica Polonica vol. 16 nr 1, 1975.
20. Ruebenbauer T.: Genetica Polonica vol. 17 nr 3, 1976.
21. Ruebenbauer T., Spiss L.: „Samoniezhodność w rodzinie traw (*Graminae*) (1976) Postępy Nauk Rolniczych nr 5.
22. Ruebenbauer T., Ruebenbauer K.: Hodowla Roślin, Aklimatyzacje i Nasiennictwo t. 21 z. 1, 1977.
23. Ruebenbauer T.: Postępy Nauk Rolniczych nr 3/164, 1977.
24. Ruebenbauer T.: Hodowla Roślin, Aklimatyzacje i Nasiennictwo t. 21 z. 1, 1977.
25. Ruebenbauer T., Kaleta S.: HRAiN t. 21 z. 1, 1977.
26. Ruebenbauer T.: HRAiN t. 22 z. 2/3, 1978.
27. Ruebenbauer T., Ruebenbauer K.: Genetica Polonica vol. 18 nr 3, 1978.
28. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Kaleta S.: Genetica Polonica vol. 21 nr 4, 1980.
29. Ruebenbauer T., Kaleta S., Gowacz E.: Genetica Polonica vol. 21 nr 3, 1980.
30. Ruebenbauer T., Kaleta S.: Genetica Polonica vol. 21 nr 1, 1980.
31. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Łoś T.: Genetica Polonica vol. 22 nr 4, 1981.
32. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Pająk K.: Genetica Polonica vol. 24 nr 1, 1983.
33. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Pająk K.: Genetica Polonica vol. 24 nr 4, 1983.
34. Ruebenbauer T., Pająk K.: Hodowla Roślin, Aklimatyzacja i Nasiennictwo t. 28, z. 5/6, 1986.
35. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Pająk K.: Genetica Polonica vol. 25 nr 1, 1984.
36. Ruebenbauer T., Kubara-Szpunar Ł., Kaleta S., Pająk K.: „Próba określenia sprzężeń między genami kontrolującymi niektóre cechy ja-

- kościowe linii wsobnych żyta (*Secale cereale* L.) I. Sprzężenia genów kontrolujących zabarwienie antocyjanowe kolanek, uszek i jęczyzka” oddane do druku w 1985 r. do *Genetica Polonica*.
37. Stachnik E., Kubica E.: „Badanie rozszczepień zawartości alkilorezorcynoli w ziarniakach żyta pokolenia F_1 i F_2 w porównaniu z formami rodzicielskimi” (1977) — niepublikowane.
 38. Tahir Ch.M., Tsunewaki K.: *Jap. Genet.* 44: 1—9, 1969.
 39. Tor J., Łukasik M.: „Badania zawartości białka w liniach wsobnych oraz mieszańcach pierwszego i drugiego pokolenia żyta (*Secale cereale* L.)” (1980) — niepublikowane.
 40. Tumidajewicz M., Sadłocha H.: „Określenie zawartości białka ogólnego w ziarniakach linii wsobnych żyta i mieszańcach pierwszego pokolenia” (1977) — niepublikowane.
 41. Twardowska H.: „Mikrosporokeneza i rozwój gametofitu męskiego pokolenia F_2 *Secale cereale* (Rogalińskie) 12/1317/45, 13/1323/57 traktowanego szybko neutronami” (1975) — niepublikowane.
 42. Witek Z.: „Badania nad samopłodnością linii wsobnych żyta” (1972) — niepublikowane.

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO ROLNICZE I LEŚNE POLECA

NAWOŻENIE

PRACA ZBIOROWA POD REDAKCJĄ PROF. DR. HAB. ROMANA CZUBY
WARSZAWA 1986, NAKŁ. 10.000 EGZ., STRON 563, CENA ZŁ 650,—

Publikacja przeznaczona głównie dla studentów uczących się w akademiach rolniczych, a także dla kadry inżynieryjno-technicznej pracującej w rolnictwie i dziedzinach związanych z rolnictwem. Publikacja jest drugim wydaniem, znacznie poszerzona i uzupełniona o najnowsze wiadomości z zakresu żywienia roślin. Wykorzystano wyniki i osiągnięcia z ostatnich dziesięciu lat (1972—1984). Zebrane wyniki podane w publikacji stanowią najnowsze osiągnięcia w zakresie badań chemiczno-rolniczych tak w kraju, jak i za granicą, zwłaszcza w krajach zachodnich.

Książka obejmuje szeroką tematykę zagadnień. Całość materiału ujęto w szesnastu rozdziałach. I tak, począwszy od środowiska przyrodniczego (opracował prof. dr hab. S. Moskal), poprzez omówienie podstaw mineralnego żywienia roślin (opracowała prof. dr hab. M. Ruszkowska), teoretycznych podstaw nawożenia (opracował prof. dr hab. M. Fotyma), a następnie omówieniu zawartości i przemian składników pokarmowych w glebie (opracował prof. dr hab. S. Marek), scharakteryzowano nawozy organiczne przez dr. Czesława Maćkowiaka, nawozy mineralne przez prof. dr hab. Romana Czubę. Dalej omówiono mechanizację nawożenia (dr hab. E. Kamiński). Dokładnie omówiono mechanizację nawożenia łożnikami, gnojowicą, mechanizację wapnowa-

nia gleb, mechanizację nawożenia stałymi nawozami mineralnymi, roztworem azotowym. Pod koniec tego rozdziału Autor omówił zagadnienie pracy maszyn w trudnych warunkach glebowych i klimatycznych oraz sprawę istotną, bezpieczeństwa i higieny pracy podczas nawożenia.

Obszerny dziewiąty rozdział opracowany przez prof. M. Fotymę traktuje o nawożeniu roślin uprawnych. Omówiono w nim nawożenie roślin zbożowych, roślin pastewnych, oleistych i włóknistych, następnie roślin okopowych i strączkowych. Dalszy rozdział tegoż Autorka traktuje o systemach nawożenia w zmianowaniach. W końcowej części publikacji zamieszczono informacje na temat nawożenia w warunkach nawadniania (prof. dr hab. J. Dzieżyc) oraz wpływ nawożenia na jakość roślin (prof. dr hab. T. Mazur).

W rozdziale czternastym prof. M. Fotyma omówił metody określania potrzeb nawozowych roślin. Autor przedstawił doświadczenia vegetacyjne i polowe, testy glebowe, testy roślinne, a następnie związki między testami glebowymi i roślinnymi.

W ostatnich rozdziałach podano organizację służb agrotechnicznych w Polsce i za granicą: Holandii, Danii, Austrii, RFN, a także krajach RWPG.

W zakończeniu publikacji zamieszczono, obrazując mapkami, rejonizację nawożenia w Polsce.

Cenna literatura polska i zagraniczna kończy tę wyjątkowo przydatną publikację.