

BOGUSŁAW KUBICKI

Ośrodek Badań Genetycznych PAN — Skierniewice

ZAGADNIENIE PŁCI W HODOWLI ROŚLIN

W hodowli roślin rozdzielнопłciowych zagadnienie płci ma duże znaczenie z dwóch zasadniczych przyczyn. Pierwszą przyczyną jest różna produktywność roślin o różnych typach płci. W przypadku plonu owoców i nasion różnice w produktywności są bezpośrednio związane z samą strukturą kwiatów. Tak więc najbardziej wydajne pod tym względem są rośliny żeńskie i te rośliny jednopienne, które wytwarzają dużą ilość kwiatów żeńskich. Rośliny męskie jako zapylacze gwarantują wysoką produktywność roślin żeńskich, jednak same przez się są bezużyteczne i wobec tego że stanowią około 50% populacji dwupiennych, poważnie obniżają plony z jednostki powierzchni. Najkorzystniejsze, z punktu widzenia produkcji owoców i nasion, są rośliny hermafrodytyczne, u których tworzą się wyłącznie kwiaty obupłciowe. Rośliny takie mają podobne potencjalne możliwości tworzenia owoców i nasion jak żeńskie, lecz wobec tego, że posiadają własny pyłek, mogą występować w jednolitych populacjach bez roślin męskich.

Człowiek w procesie długotrwałej selekcji otrzymał wiele form uprawnych o najkorzystniejszych z praktycznego punktu widzenia typach płci. Przykładem tego mogą być hermafrodytyczne truskawki lub winorośl, które najprawdopodobniej pochodzą od dwupiennych przodków i jako formy bardziej produktywne zostały wprowadzone do uprawy.

Z drugiej strony o produktywności roślin rozdzielнопłciowych decydują również pewne właściwości biologiczne ściśle związane z określonymi typami płci. Tak np. rośliny żeńskie u szpinaku są znacznie produktywniejsze od męskich, natomiast u szparaga odwrotnie — osobniki męskie wydają często o 50% wyższy plon w porównaniu z żeńskimi. Ze zróżnicowaniem płciowym roślin związane są także inne właściwości, między innymi takie jak różne tempo wzrostu i rozwoju. W konsekwencji prowadzi to (np. u dwupiennych konopi) do negatywnego, z praktycznego punktu widzenia, zjawiska nierównomiernego dojrzewania roślin.

Drugą przyczyną podnoszącą rangę zagadnienia płci w hodowli roślin jest wykorzystanie roślin żeńskich jako form matecznych do produkcji mieszańców heterozyjnych. Rośliny rozdzielнопłciowe są niejako biologicznie predestynowane do krzyżowania, przy czym występujące zja-

wisko heterozji stwarza okazję do jego wykorzystania i podniesienia produktywności roślin.

Reasumując, można stwierdzić, że w hodowli roślin rozdzielнопłciowych bardzo ważnym zagadnieniem jest otrzymywanie odmian złożonych z roślin o typie płci zapewniającym najwyższą produktywność oraz otrzymywanie populacji złożonych wyłącznie z roślin żeńskich, które byłyby używane jako formy mateczne do produkcji mieszańców heterozyjnych.

Zarówno w jednym jak i w drugim przypadku chodzi o możliwość dowolnej regulacji płci roślin w zależności od potrzeb, aby zaś móc w sposób kontrolowany i skuteczny regulować strukturę płci u roślin uprawnych, należy poznać genetyczne i fizjologiczne podstawy determinacji płci.

Z powyższego widać, jak ważną rolę spełniają genetyczne badania nad determinacją płci u roślin. Badania te bowiem z jednej strony dotyczą podstawowych zjawisk biologicznych i mają duże znaczenie teoretyczne, a z drugiej strony wyniki tych badań mogą przynieść duże korzyści praktyczne przez bezpośrednie wykorzystanie ich w hodowli.

W pracy niniejszej omawiam szereg przykładów ilustrujących istnienie wzajemnych korzystnych powiązań pomiędzy osiągnięciami hodowli roślin rozdzielнопłciowych a znajomością genetyki płci.

Szpinak

Szpinak jest zasadniczo gatunkiem dwupiennym, jednak poszczególne odmiany różnią się pomiędzy sobą zarówno stosunkiem liczbowym roślin żeńskich i męskich, jak również występowaniem w ich populacjach różnej ilości roślin jednopiennych. Według Girenki (1962), na przeszło 100 przebadanych odmian szpinaku tylko 14 okazało się czysto dwupiennymi. Wśród nich wyróżniono odmiany o równej proporcji roślin męskich do żeńskich, jak też odmiany o dużej przewadze jednej płci. Wśród pozostałych odmian obok roślin żeńskich i męskich zawsze w różnym procencie występowały rośliny jednopienne. W populacjach niektórych liczba roślin jednopiennych dochodziła aż do 85%.

Rośliny męskie u szpinaku, jak wiadomo, wcześniej zakwitają i są słabiej ulistnione. Rośliny żeńskie dają znacznie wyższy plon, głównie dzięki lepszemu ulistnieniu i dłuższemu okresowi zbiorów. Rośliny jednopienne pod względem charakteru wzrostu i ulistnienia podobne są do roślin żeńskich. Wynika z tego, że może istnieć co najmniej kilka sposobów podniesienia produktywności szpinaku w oparciu o wykorzystanie odpowiednich typów płci a mianowicie:

1. Otrzymanie takich odmian dwupiennych, u których rośliny męskie

pod względem wzrostu i ulistnienia nie różniłyby się od roślin żeńskich, tj. dawałyby taki sam plon.

2. Otrzymanie odmian jednopiennych lub odmian z dużą przewagą roślin jednopiennych, ale bez roślin męskich.

3. Otrzymanie odmian o takiej strukturze płci, przy której ułatwiony byłby proces krzyżowania i produkcji mieszańców F_1 .

Najprostszą możliwością jest tutaj wykorzystanie czysto dwupiennych odmian składających się wyłącznie z osobników męskich i żeńskich (Paszowska i Mazurkiewicz, 1964). Łatwo odróżniające się osobniki męskie można usuwać z populacji w odpowiednim czasie, a pozostałe rośliny, które ze względu na niewystępowanie jednopiennych byłyby w 100% żeńskie, mogłyby być traktowane jako forma mateczna do produkcji mieszańców F_1 . Oczywiście takie dwupienne odmiany, u których występuje przewaga osobników żeńskich, nadają się lepiej do tego celu, gdyż jest w ich obrębie mniej osobników męskich do usuwania.

Inny sposób polegałby na otrzymaniu a następnie wykorzystaniu w produkcji heterozyjnej odmiany składającej się wyłącznie lub prawie wyłącznie z osobników żeńskich. W tym przypadku zbędny stałby się pracochłonny zabieg usuwania osobników męskich lub ewentualnie jednopiennych.

Jakie są możliwości realizacji powyższych założeń? Wyniki badań genetycznych nad determinacją płci u szpinaku w większości przypadków potwierdzają istnienie takich możliwości.

Zgodnie z ogólną teorią determinacji płci, każdy rozmnażający się płciowo organizm posiada w sobie zarówno czynniki męskie jak i żeńskie. U organizmów obupłciowych czynniki te występują w pewnej równowadze i dlatego mogą się u nich tworzyć zarówno organy męskie jak i żeńskie. U gatunków rozdzielнопłciowych — dwupiennych, równowaga pomiędzy czynnikami warunkującymi męskość i czynnikami warunkującymi żeńskość jest naruszona. Mianowicie: u osobników męskich czynniki warunkujące męskość z racji swej ilości czy siły działania przeważają nad czynnikami żeńskimi i tłumią działanie tych ostatnich, w wyniku czego rozwijać się mogą wyłącznie organy męskie. Odwrotna sytuacja ma miejsce u osobników żeńskich, u których czynniki żeńskie przeważają nad męskimi. Tę zmianę w równowadze czynników płci gwarantuje tzw. mechanizm chromosomów płciowych XY. Jest to para chromosomów, z której każdy posiada czynniki innej płci. Chromosom oznaczony jako X wyposażony jest w geny żeńskie i determinuje płć żeńską, a chromosom Y może nosić w sobie silne determinatory męskie. Nie znaczy to, że w innych autosomalnych parach chromosomów nie ma genów płci. Występują one tam również ale są identyczne i nie wpływają na zmianę równowagi.

U szpinaku, według hipotezy Bemisa i Wilsona (1953), rośliny męskie mają skład XY a żeńskie XX. Ponadto w jednej z autosomalnych par chromosomów występują dwa ściśle ze sobą sprzężone geny AA i GG. Gen A działa w kierunku męskim i wzmacnia działanie chromosomu Y. Gen G natomiast działa odwrotnie wzmacniając siłę czynników żeńskich w roślinie. Tak więc geny A i G działają przeciwstawnie i mogą wzajemnie znosić swoje efekty, jeśli wystąpią w tej samej ilości.

Pełny skład genetyczny roślin męskich byłby więc następujący: XYAAGG, XYAaGg lub XYaagg, natomiast u żeńskich odpowiednio XXAAGG, XXAaGg lub XXaagg. Jeśli jednak u osobników heterozygotycznych na skutek przypadkowego crossing over zajdzie przerwanie i wymiana odcinków obejmujących geny A i G, to w wyniku naruszenia odpowiedniej przewagi i wyrównania się tendencji obu płci mogą powstać rośliny jednopienne o składzie XXAAGg i XXAagg lub XYaaGG i XYaaGg. Rośliny jednopienne XXAAGg mogą się różnić pomiędzy sobą liczbą wytwarzanych kwiatów męskich i żeńskich, ale jako homozygotyczne w stosunku do genów A i g mogą być utrwalone. Zgodnie z powyższą hipotezą możliwe jest również otrzymanie czysto żeńskich odmian na drodze krzyżowania superżeńskich roślin z jednopiennymi. XXaaGG (superżeńskie) \times XXAAGg (jednopienne) \longrightarrow 100% XXAaGg (żeńskie).

Sneep (1958b), opierając się na hipotezie Bemisa i Wilsona, opisał teoretyczne możliwości otrzymywania takich superżeńskich roślin, jednak jak dotychczas nie zrealizowano tego praktycznie, głównie ze względu na trudności w odróżnianiu identycznych fenotypowo różnych genotypów żeńskich, jak również jednopiennych.

Inną hipotezę opartą na mechanizmie alleli wielokrotnych wysunął Janick (Janick 1954; Janick i Stevenson 1955a, 1955b). Według tej hipotezy rośliny żeńskie mają skład XX a męskie XY'. Działanie męskiego genu Y jest bardzo silne, gdyż przeważa nawet nad trzema genami X, przez co tetraploidalne osobniki o składzie XXXY są typu męskiego. O tworzeniu się roślin jednopiennych decyduje gen X^m , który jest allelem w stosunku do X i Y. Gen X^m jest recesywny w stosunku do Y i częściowo dominujący w stosunku do X. Tak więc rośliny o składzie X^mX^m i XX^m będą jednopienne, z tym że heterozygoty XX^m wykazują wyższą tendencję żeńską. Również u homozygot X^mX^m może występować różne nasilenie żeńskości w zależności od siły działania genu głównego i modyfikatorów.

Dla poparcia swojej hipotezy Janick zademonstrował możliwość otrzymania linii jednopiennych. Ponadto przez krzyżowanie roślin jednopiennych o wysokim wskaźniku żeńskości z żeńskimi otrzymał populację składającą się w 90% z roślin żeńskich z małą domieszką jednopiennych.

Takie populacje według Janicka mogą być wykorzystywane jako formy mateczne do produkcji mieszańców heterozyjnych.

Podobną ideę produkcji nasion heterozyjnych wysunął Thompson (1954, 1955), zaś Zoschke (1956) otrzymał nowe wysokoproduktywne odmiany jednopienne bez roślin męskich, potwierdzając w ten sposób słuszność wyżej podanych założeń genetycznych.

W 1960 i 1961 r. ukazały się prace genetyczne japońskich badaczy Suto i Sugiyama, które rozszerzyły poglądy na determinację płci u szpinaku. Według tych badaczy u pewnych dwupiennych japońskich odmian szpinaku rośliny męskie posiadają skład XY^L . Chromosom Y^L zawiera znacznie słabsze czynniki męskości niż chromosom Y i warunkuje tworzenie się niezwykle cennych z praktycznego punktu widzenia roślin męskich, podobnych pod względem charakteru wzrostu i ulistnienia do roślin żeńskich. Podobne rośliny męskie o żeńskim charakterze ulistnienia znalazł już dwa lata wcześniej Sneep (1958a) u odmiany Viking.

Takie rośliny męskie posiadają jeszcze jedną ciekawą właściwość — mianowicie mogą się u nich tworzyć kwiaty obupłciowe. Po samozapyle- niu takiej rośliny otrzymuje się potomstwo o składzie $1XX : 2XY^L : 1Y^LY^L$. Męskie osobniki Y^LY^L po skrzyżowaniu z żeńskimi dają 100% mę- skich XY^L .

Bardziej interesujące z praktycznego punktu widzenia są żeńskie rośliny (XX), u których według Suto i Sugiyama mogą się tworzyć kwiaty obupłciowe. Rośliny takie bowiem mogą być reprodukowane za pomocą własnego pyłku, a krzyżowane z czysto żeńskimi najprawdopo- dobniej dadzą 100% żeńskich roślin. Byłby to znacznie prostszy sposób otrzymywania żeńskich form do produkcji mieszańców heterozyjnych od omawianych poprzednio. Niestety nie prowadzono dotychczas w tym kierunku żadnych prac.

Na zakończenie zaznaczyć należy, że ekspresja płci u szpinaku może być w znaczny sposób modyfikowana przez warunki zewnętrzne (Janick 1954; Thompson 1955; Zoschke 1956; Janick i Stevenson 1955c). Stwier- dzono wielokrotnie, że np. wysokie temperatury sprzyjają rozwojowi męskich kwiatów zarówno u roślin żeńskich jak i jednopiennych. Podob- nie działa krótki fotoperiod, który współdziałając z wysokimi tempera- turami może znacznie zmienić strukturę płci w populacji. Dlatego w każdej pracy hodowlanej czy genetycznej należy o tym pamiętać.

Konopie

Dziki konopie są roślinami dwupiennymi. Z punktu widzenia pro- dukcji włókna normalne męskie rośliny są niepożądane, ponieważ zasy- chają szybko po przekwitnięciu o wiele wcześniej od żeńskich. Rośliny

męskie różnią się od żeńskich również charakterem wzrostu i pokrojem. Rośliny męskie (płaskonie) w przeciwieństwie do żeńskich mają luźną budowę wiechy, dość długie słabo ulistnione gałązki boczne, smuklejszą i cieńszą słomę oraz często wyższą zawartość włókna. Charakteryzują się one również wysoką stabilnością w ekspresji płci, która nie ulega wpływom warunków zewnętrznych (Sengbusch 1952; Huhnke i inni 1950).

Rośliny żeńskie (głowacze) mają zbitą wiechę o krótkich, dobrze ulistnionych odgałęzieniach, jak również krótszą i grubszą słomę. Ponadto wśród roślin o żeńskim typie wzrostu występuje duża zmienność w ekspresji płci modyfikowana dodatkowo w znacznym stopniu przez warunki zewnętrzne, jak długość dnia, temperatura, nawożenie itp. (Mc Phee 1924; Schaffner 1931; Tibeau 1936; Sengbusch 1952; Borthwick i Scully 1954; Łączyńska-Hulewiczowa 1957; Arnoux 1963; Hulewicz 1964).

Z praktycznego punktu widzenia największą wartość użytkową posiadają odmiany jednopienne, albo takie odmiany dwupienne, u których osobniki obu płci dojrzewają w tym samym czasie. Odmiany takie wyhodowano w wielu krajach.

Hoffman (1947, 1952) u jednopiennych i jednolicie dojrzewających dwupiennych odmian wyróżnia następujące typy płci:

1. Rośliny z żeńskim typem wzrostu posiadające wyłącznie kwiaty żeńskie (typowe główacze).
2. Rośliny o żeńskim typie wzrostu ale wytwarzające różną ilość kwiatów męskich i żeńskich (rośliny jednopienne).
3. Rośliny o żeńskim typie wzrostu lecz wytwarzające wyłącznie kwiaty męskie (rośliny męskie o żeńskim charakterze wzrostu).
4. Rośliny o męskim typie wzrostu i wyłącznie męskimi kwiatami (typowe płaskonie).
5. Rośliny o męskim typie wzrostu lecz z kwiatami męskimi i żeńskimi (rośliny jednopienne).
6. Rośliny o męskim typie wzrostu lecz z wyłącznie żeńskimi kwiatami (rośliny żeńskie).

Ostatnie dwa typy (5 i 6) są według Hoffmana bardzo rzadkie. Natomiast Sengbusch (1952) uważa, że typy 4, 5 i 6 nie występują nigdy u jednopiennych konopii, a ich obecność może być wyjaśniona albo zamieszczeniem z odmianami dwupiennymi, albo mutacjami genu kontrolującego typ wzrostu.

Zgodnie z poglądami Sengbuscha i Hoffmanna, płeć i pokrój roślin u dwupiennych konopii zależy od składu chromosomów płciowych. Osobniki żeńskie (głowacze) mają skład XX a męskie (płaskonie) XY. Według Sengbuscha (1952), wszystkie rośliny jednopienne lub męskie, ale z żeńskim typem wzrostu (u odmian jednolitych), mają skład XX.

Wynikałoby z tego, że chromosomy płciowe X i Y różniłyby się pomiędzy sobą głównie genami warunkującymi odpowiedni typ wzrostu, a nie genami płci. Te ostatnie, według Sengbuscha, mogą być ulokowane zarówno w chromosomach X jak i autosomach i w zależności od siły i kierunku działania mogą warunkować tworzenie się osobników żeńskich jednopiennych czy męskich.

Według Hoffmanna rośliny jednopienne i męskie, zarówno o żeńskim jak i męskim charakterze wzrostu, mogą posiadać skład XX , XY lub YY . Oznaczałoby to, że chromosomy X i Y nie decydują ani o pokroju, ani o płci roślin i dlatego zatraciłyby charakter chromosomów płciowych niezależnie od morfologicznego zróżnicowania, jakie mogą wykazywać.

Bardziej prawdopodobne wydaje się, że niezależnie od płci rośliny o żeńskim charakterze wzrostu posiadają skład XX , podczas gdy rośliny o męskim charakterze wzrostu są typu XY . Potwierdzają to wyniki prac Mirjuty (1948); Sengbuscha (1952); Hoffmanna (1952); Bredemanna i innych (1962), z których wynika, że mieszańce z roślinami jednopiennymi i męskimi o żeńskim typie wzrostu mają następującą strukturę:

jednopienne \times jednopienne \rightarrow 100% jednopiennych;

głowacze z odmiany dwupiennej \times jednopienne \rightarrow 100% głowaczy;

głowacze heterozygotyczne \times jednopienne \rightarrow 50% głowaczy + 50% jednopiennych;

głowacze heterozygotyczne \times płaskonie \rightarrow 50% głowaczy + 50% płaskoni;

jednopienne \times płaskonie \rightarrow 50% głowaczy + 50% płaskoni;

głowacze \times męskie z żeńskim typem wzrostu \rightarrow 100% roślin z żeńskim typem wzrostu.

Z danych tych wynika, że jednopiennosc jest cechą recesywną w stosunku do dwupienności, podczas gdy płeć męska i związany z nią męski typ wzrostu dominują nad swoimi przeciwstawnymi cechami.

Wszystkie przytoczone wyżej dane są niewystarczające do wyciągnięcia konkretnych wniosków odnośnie genetycznej determinacji płci. Otrzymane zostały bowiem na marginesie prac hodowlanych, przy użyciu nieczystego genetycznie materiału. Niemniej jednak w połączeniu z wynikami innych prac (Köhler 1958, 1962) mogą posłużyć do wyciągnięcia następujących wniosków ogólnych:

1. U typowo dwupiennych konopii o płci i typie wzrostu decydują chromosomy płciowe X i Y . Głowacze mają dwa chromosomy X , w których znajduje się cały komplet genów żeńskich ściśle sprzężony z genami warunkującymi żeński typ wzrostu. Płaskonie posiadają skład XY . Chromosomy Y charakteryzują się brakiem genów żeńskich lub obecnością genów męskich sprzężonych z dominującymi genami warunkującymi męski typ wzrostu.

2. Osobniki męskie o żeńskim typie wzrostu mają skład $XmXm$, są

więc homozygotyczne pod względem chromosomów płciowych. Chromosomy X_m różnią się tym od X , że posiadają mniejszą liczbę lub słabiej działające geny żeńskie. Osobniki o składzie XX_m mogą być jednopienne lub żeńskie. Wydaje się, że taki układ chromosomów może występować u roślin w populacjach jednolicie dojrzewających.

3. Osobniki jednopienne o żeńskim charakterze wzrostu mają skład XX . Chromosomy te mogą być identyczne jak u głowaczy, a o jednopienności decydują autosomalne geny (wg Köhlera dwa niealleliczne i niesprężone ze sobą geny autosomalne A i B), które nie mają wpływu na płaskonie o składzie XY , natomiast u głowaczy powodują tworzenie się różnej ilości kwiatów męskich. Jednopiennosc może być także wywołana współdziałaniem osłabionych genów żeńskich w chromosomach X (jak w chromosomie X_m) ze wspomnianymi męskimi genami autosomalnymi.

Należy zaznaczyć, że u tetraploidalnych konopi jednopiennosc może mieć inny charakter i być wynikiem różnej segregacji samych chromosomów płciowych (Łączyńska-Hulewiczowa, 1957). Tak na przykład rośliny o nieźrównowazonym układzie chromosomów $XXXY$ w zależności od warunków zewnętrznych mogą posiadać różny pokrój i płeć, a jednopienne rośliny tego typu nie mogą być utrwalone. Wydaje się, że ustalone jednopienne odmiany tetraploidalne można szybko otrzymać tylko z homozygotycznych, w stosunku do genów płci, diploidalnych konopi jednopiennych na drodze zdwojenia liczby chromosomów tych ostatnich.

Powyższe wnioski świadczą o istnieniu realnych możliwości otrzymywania utrwalonych — homozygotycznych, jednolicie dojrzewających form dwupiennych i jednopiennych, jak również sugerują zastosowanie odpowiedniej metodyki przy ich hodowli.

Szparagi

Handlowe odmiany szparaga są typu dwupiennego. Już w 1890 r. Green stwierdził, że rośliny męskie dają o 50% wyższy plon w porównaniu z żeńskimi, przy czym szczególnie dotyczy to plonu wczesnego. Podobne dane przytaczają Tiedjens (1924) oraz Robbins i Jones (1926, 1928). Ci ostatni autorzy stwierdzają, że rośliny męskie często dają o 50% wyższy plon, chociaż jest on pod względem handlowym nieco gorszy od plonu z roślin żeńskich.

Rick i Hanna (1943) stwierdzili, że u szparagu płeć determinowana jest przez jedną parę genów ulokowanych w chromosomach płci XY . Osobniki męskie mają skład XY a żeńskie XX , przez co występują one w stosunku zbliżonym do 1 : 1.

U osobników męskich mogą się czasem wytwarzać kwiaty obupłciowe, które po samozapyleniu wydają potomstwo o następującym składzie: $1XX : 2XY : 1YY$. Rośliny z dwoma chromosomami Y są żywotne i w niczym nie różnią się od normalnych męskich o składzie XY. Można je wyróżnić tylko po skrzyżowaniu z żeńskimi XX. Mianowicie rośliny męskie XY po skrzyżowaniu z żeńskimi XX dadzą potomstwo z równą ilością osobników męskich i żeńskich, natomiast rośliny męskie YY po skrzyżowaniu z żeńskimi XX dadzą 100% roślin męskich o składzie XY.

Taki sposób otrzymywania roślin męskich jako bardziej produktywnych za pomocą supermęskich roślin o składzie YY propagowany był przez wielu badaczy aż do ostatnich czasów (Sneep 1953; Kappert 1960; Thuesen 1960; Haigh 1962). Opracowano nawet odpowiednie metody cytologiczne pozwalające na identyfikację osobników męskich z chromosomami YY bez przeprowadzania testu krzyżówkowego (Reimann, Zilm i Eresen 1959). Dotychczas jednak nie zdołano w zasadzie opanować produkcji męskich roślin, głównie ze względu na skomplikowany charakter dziedziczenia cechy kwiatów obupłciowych. Ostatnie badania genetyczne Peirce'a i Currence'a (1962) sugerują, że cecha ta uwarunkowana jest genami kumulatywnymi ulokowanymi w chromosomie X. Wynikałoby z tego, że taki sposób produkcji roślin męskich, jaki opisano wyżej, jest raczej niemożliwy.

Do ostatecznego jednak rozwiązania tego zagadnienia potrzebne są dalsze badania genetyczne.

Ogórki

Dotychczas u ogórków poznano cztery zasadnicze typy płci:

- | | |
|---------------------|--------------------|
| 1. Jednopienne | — $MM\ acr^+acr^+$ |
| 2. Żeńskie | — $MM\ acr^Facr^F$ |
| 3. Męskojednopienne | — $mm\ acr^+acr^+$ |
| 4. Hermafrodytyczne | — $mm\ acr^Facr^F$ |

Prawie wszystkie odmiany uprawne ogórków należą do typu jednopiennego. Pomimo, że występuje u nich genetycznie uwarunkowana zmienność w procencie wytwarzanych kwiatów męskich i żeńskich, to dotychczas traktowano je dla uproszczenia jako jedną grupę o genotypie $MM\ acr^+acr^+$, gdzie gen M warunkuje tworzenie się kwiatów żeńskich, a acr^+ — kwiatów męskich.

Ogórki żeńskie, które wytwarzają wyłącznie kwiaty żeńskie, tym się różnią od jednopiennych, że zamiast genu acr^+ posiadają allel acr^F , który hamuje tworzenie się kwiatów męskich.

Rośliny krzyżówkowe acr^F/acr^+ wytwarzają najczęściej w pierwszych kilku lub kilkunastu węzłach kwiaty męskie, jednak w późniejszym okresie tworzą się u nich wyłącznie kwiaty żeńskie.

Według pierwotnych koncepcji Tkaczenki (1955) te heterozygotyczne prawie żeńskie rośliny, występujące w tzw. częściowo dwupiennych odmianach, były wykorzystywane jako formy mateczne do produkcji mieszańców heterozyjnych. Odbywało się to w ten sposób, że częściowo dwupienną odmianę wysiewano po 3—4 rzędy na przemian z rzędami specjalnie dobranej ojcowskiej odmiany jednopiennej w izolacji przestrzennej. Następnie przed kwitnieniem usuwano wszystkie jednopienne rośliny z rzędów częściowo dwupiennej odmiany. Pozostałe, wyłącznie żeńskie rośliny, zapylane są przez owady pyłkiem jednopiennej odmiany ojcowskiej i w 100% wydają nasiona mieszańcowe.

Tę metodę otrzymywania mieszańców F_1 z niewielkimi modyfikacjami stosuje się obecnie w Związku Radzieckim. Modyfikacje polegają głównie na prowadzeniu wstępnej selekcji w celu zwiększenia procentu żeńskich roślin w populacjach częściowo dwupiennych i obniżeniu w ten sposób nakładu pracy na usuwanie roślin jednopiennych, jak również ułatwieniu samego procesu usuwania tych roślin (Mieszczero 1965).

Odkrycie stymulującego działania gibereliny na tworzenie się kwiatów męskich u żeńskich ogórków pozwoliło na otrzymanie homozygotycznych linii ($acr^F\ acr^F$) składających się wyłącznie z roślin żeńskich (Peterson 1960). Rośliny te według Petersona służą obecnie jako formy mateczne do produkcji odmian heterozyjnych. Wobec tego jednak, że pokolenie F_1 mieszańców pomiędzy takimi homozygotycznymi liniami jednopiennymi jest prawie żeńskie, konieczne jest dosiewanie do heterozyjnego F_1 około 10% roślin jednopiennych w charakterze zapylaczy. Ponadto sama reprodukcja linii żeńskich za pomocą gibereliny jest kosztowna i bardzo często zawodna.

Badania genetyczne nad determinacją płci u ogórków prowadzone przez autora niniejszej pracy doprowadziły do wykrycia szeregu alleli wielokrotnych warunkujących różny stopień nasilenia żeńskości zarówno u form jednopiennych jak i żeńskich. Otrzymano linie jednopienne ogórków o bardzo wysokiej tendencji męskiej ze stosunkiem kwiatów męskich do żeńskich równym 120 oraz linie o bardzo wysokiej tendencji żeńskiej ze stosunkiem kwiatów męskich do żeńskich 1 i poniżej 1. Stwierdzono następnie, że pokolenie F_1 mieszańców pomiędzy liniami żeńskimi i jednopiennymi o wysokiej tendencji męskiej jest typu jednopiennego i może być wykorzystane jako pokolenie heterozyjne bez potrzeby dosiewania 10% zapylaczy, natomiast pokolenie F_1 mieszańców pomiędzy liniami żeńskimi i jednopiennymi o wysokiej tendencji żeńskiej jest typu żeńskiego i może służyć jako materiał mateczny do powtórnej krzyżówki z odpowiednią linią jednopienną (Kubicki 1964, 1965a).

Bodajże najważniejszym zagadnieniem decydującym o powodzeniu hodowli heterozyjnych ogórków jest reprodukcja linii żeńskich. Jak już

wspomniano, giberelinowanie ogórków żeńskich konieczne do ich reprodukcji jest zabiegiem kosztownym i bardzo zawodnym i właściwie niemożliwym do stosowania na szerszą skalę.

Wyniki naszych prac sugerują możliwość reprodukcji linii żeńskich za pomocą ogórków hermafrodytycznych jako zapylaczy.

Ogórki hermafrodytyczne o składzie $m/m\ acr^F/acr^F$ otrzymano na drodze segregacji genów hamujących rozwój kwiatów męskich (acr^F) i genów warunkujących tworzenie się kwiatów obupłciowych (m). Są więc one, podobnie jak ogórki żeńskie, homozygotyczne w stosunku do warunkującego żeńskość genu acr^F , jednak wobec tego, że wytwarzają prawie wyłącznie kwiaty obupłciowe, mogą być łatwo reprodukowane. Pokolenie mieszańcowe $M/m\ acr^F/acr^F$, pochodzące ze skrzyżowania linii żeńskich $M/M\ acr^F/acr^F$, z hermafrodytycznymi $m/m\ acr^F/acr^F$, jest zawsze całkowicie żeńskie, gdyż jest homozygotyczne pod względem genu acr^F i może być używane jako forma mateczna do krzyżowania z ogórkami jednopiennymi. Co więcej, te homozygotyczne rośliny żeńskie mogą być dalej łatwo reprodukowane przez krzyżowanie ich z ogórkami obupłciowymi jako zapylaczami. Potomstwo takiej krzyżówki będzie się składało w 50% z roślin czysto żeńskich i w 50% z roślin hermafrodytycznych. Te ostatnie są łatwo odróżnialne i mogą być usuwane przed kwitnieniem (Kubicki 1965b).

W celu uniknięcia dodatkowego nakładu pracy na usuwanie roślin hermafrodytycznych, w praktycznej realizacji opracowano czteroetapowy proces produkcji mieszańców heterozyjnych. W pierwszym etapie prowadzona będzie w bardzo ograniczonym zakresie reprodukcja linii żeńskiej za pomocą gibereliny. W drugim etapie żeńskie ogórki rozmnażane będą za pomocą dopełniających linii hermafrodytycznych. W trzecim i czwartym etapie prowadzone będą krzyżowania ze specjalnie dobranymi formami ojcowskimi.

W wyniku przeprowadzonych badań stwierdzono także, że z różnymi typami płci związane są pewne dodatnie cechy, które mogą być wykorzystane w hodowli ustalonych odmian ogórków. Chodzi tutaj głównie o ogórki hermafrodytyczne wytwarzające wyłącznie lub w dużej przewadze kwiaty obupłciowe (Kubicki 1965a).

Dotychczas znana jest tylko jedna stara amerykańska odmiana Lemon wytwarzająca kwiaty męskie i obupłciowe. Ma ona jednak pewne wady, jak małą plenność, okrągłe i szybko zółknące owoce, wrażliwość na niskie temperatury i choroby.

Ogórki hermafrodytyczne w zależności od siły działania genu acr^F wytwarzają prawie wyłącznie kwiaty obupłciowe lub obupłciowe i męskie w każdym kącie liścia. Wykazują one wybitną plenność, właściwość samozapyłania się bez udziału pszczół oraz wytwarzania owoców o do-

wolnym kształcie na długich szypułkach. Kształt owoców jest bowiem uzależniony tutaj głównie od osobnych genów, które dziedziczą się niezależnie od genów warunkujących obupłciowość.

Istnieją także genetyczne możliwości zwiększenia plenności i wczesności u jednopiennych odmian uprawnych przez wprowadzenie do nich genów warunkujących wytwarzanie się większej ilości kwiatów żeńskich. Liczba kwiatów żeńskich może być tutaj dowolnie zwiększona, a jedynym ograniczającym czynnikiem jest zdolność rośliny do wyżywienia tworzących się zawiązków.

Melony

U melonów istnieją w zasadzie te same typy płci co i u ogórków. W przeciwieństwie do ogórków cecha żeńskości u melonów jest całkowicie recesywna, a rośliny żeńskie nie wytwarzają kwiatów męskich pod wpływem gibereliny.

Wstępne badania autora (Kubicki 1966) nad determinacją płci u melonów sugerują możliwość reprodukcji linii żeńskich za pomocą melonów hermafrodytycznych, lub za pomocą melonów jednopiennych heterozygotycznych pod względem genu żeńskości, według następujących możliwości:

- 1) $Mm_{gg} (\text{♀}) \times mm_{gg} (\text{♂}) \longrightarrow 50\% Mm_{gg} + 50\% mm_{gg}$
- 2) $MM_{gg} (\text{♀}) \times MM_{Gg} (\text{♂} + \text{♀}) \longrightarrow 50\% MM_{gg} + 50\% MM_{Gg}$
- 3) $MM_{gg} (\text{♀}) \times mm_{gg} (\text{♂}) \longrightarrow 100\% Mm_{gg}$

gdzie symbol g oznacza gen żeńskości i jest odpowiednikiem genu acr^F u ogórków.

Metoda produkcji mieszańców F_1 byłaby tutaj podobna do tej, jaką stosuje się przy ogórkach (pkt 1 i 2) lub znacznie uproszczona w przypadku możliwości produkcji w 100% roślin żeńskich (pkt 3).

Rącznik

Rącznik jest w zasadzie gatunkiem jednopiennym. W większości odmian uprawnych stosunek kwiatów żeńskich do męskich wynosi w przybliżeniu jak 1:2. Niemniej jednak różne homozygotyczne rasy mogą się znacznie różnić pomiędzy sobą proporcją wytwarzanych kwiatów męskich i żeńskich, przez co mogą przybierać charakter od prawie męskich do całkowicie żeńskich roślin. Przypuszcza się (Shifriss 1956, 1957, 1960), że ta różna tendencja płci uwarunkowana jest z jednej strony czynnikami dziedzicznymi (poligenami), a z drugiej strony czynnikami niedziedzicznymi, jak temperatura, długość dnia, nawożenie, wiek rośliny, intensywność wzrostu. Zaznaczyć należy jednak, że wrażliwość na warun-

ki zewnętrzne jest również uwarunkowana genetycznie, gdyż istnieją genotypy nie podlegające wpływowi czynników środowiska.

Pierwsze dane na temat dziedziczenia płci u rącznika przedstawili Katayama (1948) oraz Claassen i Hoffman (1950). Badacze ci opisali żeńsko-jednopienne rasy, u których osobniki jednopienne i żeńskie występowały w stosunku 1:1, przy czym rośliny jednopienne okazały się heterozygotycznymi dla recesywnego genu żeńskości (Ff). Rośliny żeńskie (ff), w pewnych warunkach sprzyjających męskości, mogą wytwarzać po kilka kwiatów męskich u podstawy kwiatostanów i mogą być samozapylane. Reprodukowane w ten sposób homozygotyczne linie żeńskie mogą być użyte według koncepcji Claassena i Hoffmana (1950) oraz Zimmermana (1958) do produkcji mieszańców heterozyjnych.

Podobną koncepcję otrzymywania mieszańców heterozyjnych wysunął Shifriss (1960), ale w oparciu o nowy typ żeńskich roślin wyprowadzonych od tzw. niestałych ras. Rasy niestałe powstają w wyniku spontanicznych mutacji czynnika jądrowego. Mutacje te są genetycznie niestałe, odwracalne i prowadzą do wytworzenia serii supresorów z różną stabilnością i siłą hamujących działanie kompleksowego genu F , a właściwie tej jego części, która odpowiedzialna jest za tworzenie się kwiatów męskich. W krańcowych przypadkach dochodzi do wytworzenia się nieodwracalnych dominujących form żeńskich, które w warunkach sprzyjających męskości mogą również wytwarzać kwiaty męskie i być za ich pomocą samozapylane. Reprodukowane w ten sposób homozygotyczne linie żeńskie lepiej nadają się według Shifrissa jako materiał mateczny do produkcji mieszańców heterozyjnych, gdyż z racji swojego dominującego charakteru przekazują mieszańcom F_1 wysoką plenność. Oczywiście sama produkcja mieszańców heterozyjnych odbywać się może w warunkach sprzyjających żeńskości, w których nie tworzą się kwiaty męskie u linii żeńskich.

LITERATURA

1. Arnoux M., 1963. Ann. Amelior. Pl., 13:27—49.
2. Bemis W. P., Wilson G. B., 1953. J. Heredity, 44:91—95.
3. Borthwick H., Scully N. J., 1954. Bot. Gaz., 116:1.
4. Bredemann G., Garber K., Huhnke W., Sengbusch R., 1961. Z. Pflanzenz., 46:235—45.
5. Classen E., Hoffman A., 1950. Agron. J., 42:79—82.
6. Girenko M. M., 1962. Trudy Prikl. Botan. Genet. Sel., 35:74—77.
7. Haigh J. C., 1962. Thirteenth Ann. Rep. Nat. Veg. Res. Sta. Wellesbourne, pp 26—29.
8. Hoffmann W., 1947. Züchter, 17—18:257—77.
9. Hoffmann W., 1952. Züchter, 22:147—58.
10. Huhnke W., Jordan Ch., Neuer H., Sengbusch R., 1950. Z. Pflanzenz., 29:54.
11. Hulewicz D., 1964. Roczn. Nauk Roln., 88—A—2:193—210.

12. Janick J. 1954. Diss. Abstr., 14, publ. 9355.
13. Janick J., Stevenson E. C., 1955a. Genetics, 40:428—37.
14. Janick J., Stevenson E. C., 1955b. J. Heredity, 46, nr 4.
15. Janick J., Stevenson E. C., 1955c. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 65:416—22.
16. Kappert H., 1960. Eucarpia. Second Congr. Europ. Assoc. Res. Pl. Breed., (pp 190—91).
17. Katayama Y., 1948. Japan J. Genet., 23:19.
18. Köhler D., 1958. Z. Vererb. Lehre, 89:437—47.
19. Köhler D., 1962. Nature, 195:625—26.
20. Kubicki B., 1964. Genet. Polon., 5:114—15.
21. Kubicki B., 1965a. Genet. Polon., Vol. 6, nr 3—4.
22. Kubicki B., 1965b. Hod. Roślin Akl. i Nas., t. 9, z. 6.
- 22a Kubicki B., 1966. Genetic basis for obtaining gynocious muskmelon lines, and possibility of their use for hybrid seed production. Genet. Polon. (w druku).
23. Łączyńska-Hulewiczowa T., 1957. Acta Soc. Bot. Polon., 26:514—49.
24. Mc Phee H. C., 1924. J. Agric. Res., 28:1067.
25. Meszcherow E. T., 1965. Selekcja i semenowodstwo geterozicznych gibridów ogurcow. Leningrad, WIR.
26. Mirjuta Ju. P., 1948. Dokł. Akad. Nauk SSSR., 59:1179—81.
27. Paszkowska I., Mazurkiewicz Z., 1964. Hod. Roślin Akl. i Nas. t. 8, z 5.
28. Peirce L. C., Currence T. M., 1962. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 80:368.
29. Peterson C. E., 1960. Quart. Bull. Mich. Agric. Exp. Sta., 43:40—2.
30. Reimann-Philipp R., Zilm B., Eresen H., 1959. Z. Pflanzenz. 42:295.
31. Rick C. M., Hanna G. C. 1943. Amer. J. Botany, 30:711—14.
32. Robbins W. W., Jones H. A., 1926. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 23:19—23.
33. Robbins W. W., Jones H. A., 1928. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 25:13—16.
34. Schaffner J. H., 1931. Amer. J. Bot., 18:424.
35. Sengbusch R., 1952. Z. Pflanzenz., 31:319—338.
36. Shifriss O., 1956. Genetics, 41:265—280.
37. Shifriss O., 1957. Genetics, 42:394.
38. Shifriss O., 1960. J. Genetics, 45:361—388.
39. Sneepe J., 1953. Euphytica, 2:89—95 i 224—28.
40. Sneepe J., 1958a. Euphytica, 7:1—8.
41. Sneepe J., 1958b. Euphytica, 7:119—122.
42. Suto T., Sugiyama S., 1960. Japah J. Bot., 17:163—76.
43. Suto T., Sugiyama S., 1961. Plant Breed, Abstr., 31 abstr. 5490.
44. Thompson A. E., 1954. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 64:405.
45. Thompson A. E., 1955. Mem. Cornell Agric. Exp. Sta., nr 336, Pp 48.
46. Thuesen A., 1960. K. Vet. Hojsk. Aarskr., 47—71.
47. Tibeau M. E., 1936. Plant Physiol., 11:731—47.
48. Tiedjens V. A., 1924. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 21:129—140.
49. Tkaczenko N. N., 1955. Sad i Ogorod, 6:12—13.
50. Zimmerman L. H., 1958. Adv. Agron., 10:257—288.
51. Zoschke U., 1956. Z. Pflanzenz., 35:257—96.