

TADEUSZ RUEBENBAUER
Akademia Rolnicza w Krakowie

PODSTAWOWE PROBLEMY GENETYKI ŻYTA*

Niejednokrotnie pisząc o życie zwracałem uwagę na niepokojący stan badań podstawowych z zakresu genetyki tej rośliny, zajmującej w Polsce czołowe miejsce w uprawie. W ciągu tysiącleci polskiej historii, żyto stało się rośliną narodową, tak jak kukurydza dla Amerykanów, ryż dla Japończyków, pszenica i jęczmień dla większości narodów świata cywilizowanego. W przeciwieństwie jednak do wspomnianych narodów, które uprawiając ojczyście rośliny wniosły ogromny wkład do ich genetyki — polska nauka nie zajęła w gentyce żyta przypadającej pozycji. Żyto, nasza roślina narodowa czeka nadal na podobne dogłębne opracowanie gentyczne, jakiego doczekały się rośliny rolnictwa światowego.

Będąc należycie przekonany o wspomnianych dysproporcjach w poznaniu genetyki poszczególnych roślin uprawnych, podjąłem próby koordynacji wyników zmierzających do zlikwidowania zaległości w poznaniu podstaw genetyki żyta. W artykule pt. „Uwagi o hodowli żyta” piszę: „Metody prymitywnej selekcji najlepszych osobników z dużej populacji, wcześniej lub później doprowadzą do kresu możliwości dalszego ulepszenia odmian. W tym przypadku szukanie lepszych dróg, przeciwstawianie nowych koncepcji starej rutynie, otwiera jedynie dalsze perspektywy hodowli. Specjalnie niepokojący stan zastoju szukania nowych dróg postępu zaznacza się w hodowli żyta. Przez blisko siedemdziesiąt lat hodowcy żyta pozostawali pod urokiem metody „Petkus”, którą to metodę modyfikowano na różne sposoby nie zmieniając podstaw. Podstawą tej metody była okresowa selekcja dużego materiału wyjściowego, bardzo ostra, zwłaszcza w pierwszych latach cyklu hodowlanego. Metodę tę obecnie zarzucono, gdyż zdołano wyhodować odmiany plenniejsze na drodze zmiany metody selekcji i doboru. Nie wiadomo wprawdzie, co przyczyniło się do postępu w hodowli żyta — czy zmiana metod hodowlanych, czy odmienny materiał wyjściowy?”

Wprawdzie sukcesy praktycznej hodowli mogły sugerować pesymizm mojego poglądu na przyszłość postępu hodowli żyta, jednak ostatnie po-

*) Prace zawarte w tym referacie były częściowo subwencionowane przez Komitet Fizjologii, Gentyki i Hodowli Roślin Wydziału Nauk Rolniczych i Leśnych Polskiej Akademii Nauk

ważne zwiększenie plenności nowych odmian w Holandii, RFN, NRD — nasuwa poważne refleksje.

Przypuszczalnie o większej plenności tych nowych odmian zdecydowało umiejętne wyzyskanie zjawiska heterozji, polegające na krótkotrwałym chowie wsobnym, testowaniu linii i tworzeniu odmiany syntetycznej z linii wykazujących największą zdolność kojarzenia. W każdym razie znaczny postęp w zagranicznych hodowlach żyta nasuwa konieczność prowadzenia gruntowych studiów.

Organizację niezbędnych studiów nad genetyką żyta podjąłem na dwa sposoby. Pierwszy z nich polega na zorganizowaniu własnego badania z zespołem pracowników w Akademii Rolniczej w Krakowie w Zakładzie Rolniczo-Doświadczalnym w Prusach, drugi w oparciu o zespół pracowników IHAR, Akademii Rolniczych oraz Zakładu Genetyki Roślin PAN w Poznaniu.

Przystępując do badań genetycznych w Prusach należało w pierwszym rzędzie uzyskać duży zakres zmienności dziedzicznej drogą wyprowadzenia linii wsobnych oraz mutantów.

Linie wsobne zaczęła wyprowadzać jeszcze w latach pięćdziesiątych Maria Zamorska w Wyższej Szkole Rolniczej we Wrocławiu, mutanty uzyskano znacznie później, poddając ziarniaki linii wsobnych pochodzące z odmiany Rogalińskie działaniu szybkich neutronów.

Okazało się, że chów wsobny pozwolił na ustalenie wielu cech morfologicznych linii wsobnych, a także niektórych właściwości chemicznych, zaś działanie szybkich neutronów dało w wyniku nowe, niespotykane dotychczas formy żyta.

W liniach wsobnych ustalono takie cechy, jak wysokość roślin, kształt, ustawienie i zabarwienie liści, procent oziarnienia kłosów pod izolatorem, zabarwienia kolanek i uszek, zabarwienia kłosa, obecność nalotu woskowego itp. Ogółem ponad sto cech morfologicznych nie licząc cech chemicznych, nad którymi obecnie pracujemy. Ich rejestracją i dziedziczeniem się zajął się zespół pracowników w Prusach pod kierunkiem Łucji Szpunar.

Interesująca jest zmienność licznych cech morfologicznych roślin np. o fioletowym (antocyjanowym) zabarwieniu kolanek i białych uszkach lub roślin o fioletowych kolankach i uszkach. Przeciwstawną do tej linii jest np. linia odznaczająca się niezabarwionymi (białymi) uszkami i kolankami. Fioletowe zabarwienie kłosa można przeciwstawić kłosom z brakiem zabarwienia fioletowego zwanego kłosem białym.

Osobną grupę mutantów stanowią karły. Odznaczają się one nie tylko niskimi źdźbłami lecz również charakterystycznym dla ich większości trójkątnym kształtem liścia. Karły w porównaniu z liniami wsobnymi posiadają znacznie krótszą słomę. Wśród mutantów na szczególne wyróż-

nienie zasługują osobniki nazwane rg (reduzet glums), formy posiadające zredukowane ości i plewy, mogące mieć duże znaczenie w tworzeniu bezostnej odmiany żyta. Mutanty rg odznaczają się dużą płodnością charakterystycznym tworzeniem się na ogół trzech ziarniaków w poszczególnych kłoskach, co może wybitnie zwiększyć plenność utworzonych na ich zasadzie nowych odmian żyta.

Formom karłowym poświęca się dużo uwagi w naszych pracach genetycznych ze względu na ich praktyczne znaczenie. Dodatnią stroną form karłowych jest krótkość, podatność do sprzętu mechanicznego słoma, duża odporność na wyleganie co daje możliwość wysokiego nawożenia i zagęszczenia liczby roślin na powierzchni. Zagęszczenie zaś roślin na powierzchni daje rękojmię uzyskania wysokich plonów, podobnie jak to ma miejsce w hodowli intensywnych odmian pszenicy.

Znaczna liczba karłowatych mutantów odznacza się bardzo niską zawartością alkilorezorcynoli, substancji szkodliwych, co może mieć doniosłe znaczenie dla przyszłości hodowli lepszych odmian żyta.

Zarejestrowanie ponad stu cech w liniach i mutantach żyta ma na celu śledzenie ich sposobu dziedziczenia poprzez krzyżowanie i rozszczepienie w drugim pokoleniu mieszańcowym. W pokoleniu tym dokonujemy opisy rozszczepień odnoszące się do pojedynczych roślin. Postępowanie takie ma na celu nie tylko badanie stosunków rozszczepień, lecz również możliwość określania sprzężeń między poszczególnymi genami. W ten sposób będzie możliwe przypisanie poszczególnych grup sprzężeniowych chromosomom, rozpoznany po zastosowaniu metod cytologicznych służących do lokalizacji genów na chromosomach. Dlatego zdecydowaliśmy zająć się w pierwszym rzędzie trisomią.

Badania nad trisomią u żyta

Jednym z podstawowych celów badań nad tym typem aneuploidów było uzyskanie pełnego zestawu linii trisomicznych, mogących służyć do lokalizacji genów na chromosomach. W pracach nad lokalizacją genów na chromosomach używa się trisomików, monosomików lub linii o chromosomach translokowanych. Monosomiki z uwagi na diploidalny charakter żyta nie wchodziły w rachubę, natomiast linie translokowane wobec częstych naturalnych translokacji u żyta wydały się nam mniej przydatne od trisomików.

W somatycznym kompleksie roślin trisomicznych może wystąpić trisomia typu pierwotnego ($2x + 1$ homologiczny chromosom), wtórnego ($2x +$ izochromosom) i trzeciego rzędu ($2x +$ chromosom translo-

kowany). Prace nad trisomią zapoczątkowały badania Blakesleego u *Datura stramonium*. [5].

Blakeslee otrzymał pełny zestaw linii trisomicznych u tego gatunku. Istotnym i bardzo charakterystycznym stwierdzeniem było określanie różnic morfologicznych w owocach bielunia wywoływanych dodatkowym chromosomem. Każdy dodatkowy chromosom powodował odmienne cechy owoców. Obecnie trisomię zbadano dokładnie u około 20 gatunków roślin, zaś wśród roślin uprawnych mamy obfitą literaturę dotyczącą jęczmienia.

Aneuploidy te wykazują przeważnie mniejszy wigor niż normalne rośliny, zapewne wskutek zaburzeń fizjologicznych związanych z niezrównoważoną liczbą chromosomów, ponadto obniżoną płodność. Znajdują zastosowanie w hodowli roślin, ponieważ używane są do lokalizacji genów na chromosomach. Cechy bowiem, występujące na trisomicznym chromosomie rozszczepiają się polisomicznie.

Jeżeli daną cechę warunkuje jedna para alleli (Aa) to dana forma trisomiczna (trisomia pierwotna) może mieć następujące genotypy: AAA (triplex), AAa (duplex), Aaa (simplex), aaa (nulliplex). W celu lokalizacji danego genu na chromosomach, prowadzi się krzyżowanie roślin homozygotycznych pod względem badanej cechy z każdą z linii trisomików pierwotnych. Jeżeli trisomiki mają gen dominujący, należy krzyżować je z formą diploidalną o genie recesywnym i odwrotnie.

W pierwszym pokoleniu uzyskuje się rośliny disomiczne i trisomiczne. Drogą cytologiczną selekcjonuje się formy trisomiczne i poddaje samozapyleniu bądź przekrzyżowuje wstecznie formę diploidalną. W pokoleniu F_2 (BC lub samozapylenie) analizuje się rozszczepienie cech zarówno wśród roślin disomicznych jak i trisomicznych. Jeżeli lokalizowany gen występuje na trisomicznym chromosomie tzw. „chromosomie krytycznym”, występują odchylenia polisomiczne (tzw. „krytyczne odchylenia”) od normalnych stosunków 3:1 (F_2 z samozapylenia F_1) 1:1 (BC).

Jak wspomniałem największą rolę w lokalizacji genów odegrały trisomiki jęczmienia.

Dogodniejszym materiałem do lokalizacji genów są monotelotrisomiki, które udało się wyprowadzić u jęczmienia.

U żyta trisomiki otrzymuje się z mieszańców triploidalnych. W dotychczasowych badaniach materiałem wyjściowym były odmiany populacyjne a selekcję triploidów przeprowadzono w oparciu o geny wskaźnikowe głównie dotyczące zabarwienia ziarniaków. W ten sposób Kamanoi i Jenkins [2] otrzymali pełny zestaw linii trisomików pierwotnych z odmiany Petkus. Balkandschiewa i Mettin [1] z kolei uzyskali komplet trisomików pierwotnych z odmiany Danae.

Wyprowadzone trisomiki identyfikowano cytologicznie na podstawie pomiaru długości ramion chromosomów. Poszczególne linie różniły się pod względem morfologicznym, odznaczały się niskim stopniem płodności oraz transmisji dodatkowego chromosomu.

W Polsce po raz pierwszy J. Pilch z IHAR w Krakowie otrzymał w 1976 r. komplet trisomików pierwotnych z linii wsobnych żyta [7]. Użycie linii wsobnych do prac nad trisomią żyta miało na celu wyprowadzenie możliwie homozygotycznych linii, niezbędnych do prac genetycznych. Nadto linie wsobne, jako częściowo samozgodne można rozmnażać genetycznie co dla badania rozszczepień wsobnie zapylonych mieszańców ma doniosłe znaczenie. Dlatego też pełny zestaw linii trisomicznych uzyskiwanych przez J. Pilcha w IHAR w Krakowie uznać należy za wysoce przydatny do badań nad lokalizacją genów na chromosomach. Zasadniczym źródłem trisomików były triploidy, uzyskane w wyniku krzyżowań tetraploidów z diploidami ($4x \times 2x$) i diploidów z tetraploidami ($2x \times 4x$) na podstawie analizy liczb chromosomów mieszańców F_1 . W pierwszej kombinacji krzyżowań, częstotliwość występowania triploidów była wyższa niż w przypadku $2x \times 4x$. Oprócz triploidów otrzymano dużą liczbę aneuploidów posiadających $2n = 14-29$ chromosomów.

Triploidy okazały się roślinami płodnymi, co przypisać można użyciu wsobnych, częściowo samozgodnych linii rodzicielskich. Żywnotność pyłku oznaczona acetokarminem była wysoka. Zarówno skrzyżowane wstecznie jak i zaizolowane wsobnie zawiązały niewiele ziaren.

W potomstwie triploidów wystąpiły poszukiwane aneuploidy $2n = 15$ oraz rośliny $2n = 13-30$. Selekcję przeprowadzono cytologicznie. Charakterystyczną grupę aneuploidów stanowiły trisomiki ($2n = 15$). Zgodnie z informacjami pochodzącymi z innych badań, rośliny tworzyły grupy różniące się morfologicznie między sobą oraz od linii wyjściowej diploidalnej (z wyjątkiem pseudonormalne). Poszczególnym grupom morfologicznym nadano nazwy łacińskie podobnie jak to uczynili Balkandschiewa i Mettin [1]. Dokładne rozpoznanie chromosomów Giemszą pozwoliło na ich indentyfikację i przypisanie poszczególnym formom odpowiedniej grupy trisomicznych chromosomów wg klasyfikacji Heneena. Trisomikami tymi są:

1) trisomik *caricoideum* (dodatkowy chromosom 1-turzycowate). Trisomik ten posiada charakterystyczne cechy dla niektórych turzyc jak rynienkowate liście, cienkie i sztywne pędy, silny antocjan u nasady przypominający brązowe pochwy turzyc.

2) trisomik *robustum* (dodatkowy chromosom 2-mocne). Trisomiki tego typu mają przekrój mocny, gruby jaki nadają im grube pędy (najgrubsze spośród wszystkich trisomików), bardzo szerokie liście.

3) trisomik *gramineum* (dodatkowy chromosom 3-trawiaste). Trisomiki

mają trawiasty pokrój, wytwarzają bowiem dużą ilość pędów późnych, wiotkich.

4) trisomik *dependifoliaceum* (dodatkowy chromosom 4-zwisłolistne). Liście trisomików są zwisłe, to znaczy zginające się u nasady, bardzo długie, końcem dotykające ziemi.

5) trisomik pseudonormalne (dodatkowy chromosom 5-niby normalne). Morfologicznie rośliny trisomiczne są bardzo podobne do diploidów.

6) trisomik *erectum* (dodatkowy chromosom 6-wyprostowane). Liście trisomików są skrócone, proste.

7) trisomik *fruticiforme* (dodatkowy chromosom 7 sat — krzaczkopodobne).

Trisomiki wykazują krzaczkowaty pokrój, pędy bowiem są skośnie ustawione względem siebie, wytwarzają dużo pędów późnych, z których wszystkie osiągają pełną dojrzałość.

Każdy z omawianych trisomików różni się od pozostałych budową kłosa, a przede wszystkim kształtem ziarna.

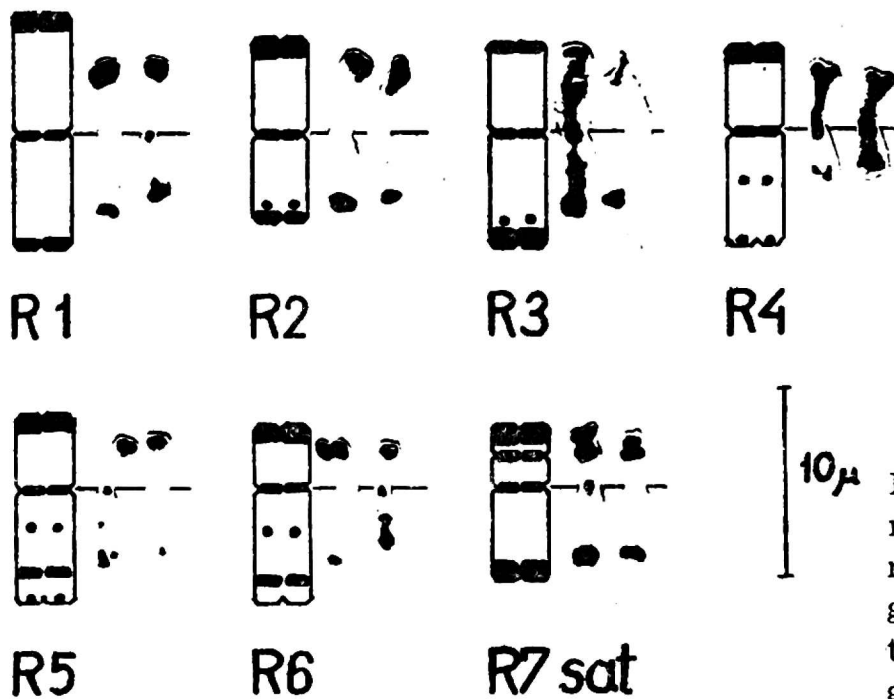
Metoda barwienia Giemśą była po raz pierwszy opracowana przez Perdue i Galla w 1970 r. [6] do różnicującego barwienia chromosomów zwierząt, a z kolei przystosowana przez Vosa i Marchi w 1972 r. [15] do materiału roślinnego. Obecnie stosuje ją wielu autorów do identyfikowania chromosomów różnych gatunków roślin. W identyfikacji chromosomów żytnich okazuje się niezastąpiona, jak również oddaje ona ogromne usługi w rozróżnianiu genomu żytniego od pszennego w mieszańcach zwanych pszenżydami.

Polega ona na wybarwieniu heterochromatyny chromosomów Giemśą po denaturacji i renaturacji DNA.

W chromosomach żyta barwi się heterochromatyna zlokalizowana w centromerach, terminalnie, interkalarnie, dzięki czemu występują charakterystyczne dla poszczególnych par homologicznych — prążki. Pozwala to na pewne rozpoznanie chromosomów żyta, jak to widać na poszczególnych zdjęciach.

Użycie wspomnianej metody powoduje, że chromosomy są różnie wybarwione co wyraźnie zaznacza się na idiogramie, [8] gdzie obok schematycznie zaznaczonych zabarwień poszczególnych chromosomów znajduje się autentycznie obserwowane w odpowiednich preparatach. (rys. 1).

Posiadając zupełnie pewnie zidentyfikowane 7 linii trisomicznych zamierzamy obecnie przystąpić do lokalizacji poszczególnych genów na chromosomach. Doniosłe praktyczne znaczenie będzie miało wyznaczenie chromosomów, na których zlokalizowane są geny samoniezgodności S i Z, gdyż jak to okazało się z dalszych badań, chromosomy te odgrywają doniosłą rolę. Dlatego też dużo uwagi poświęcono zagadnieniu samoniezgodności u żyta.



Rys. 1. Rozmieszczenie heterochromatyny w chromosomach linii wsobnej żyta Rogalińskie H po wybarwieniu techniką Gimasa oraz idioqram haploidalnego zestawu (wg Pilcha)

Badania nad samoniezgodnością i częściową samoniezgodnością w liniach wsobnych żyta

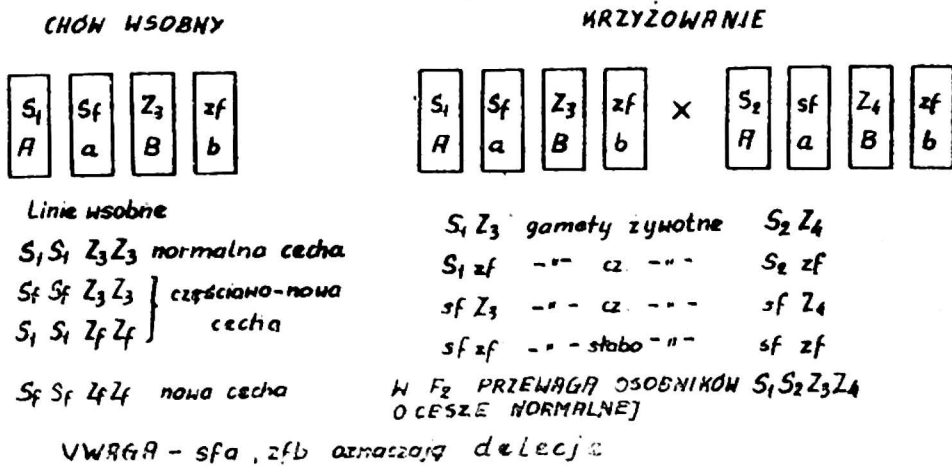
W tej części referatu należy postawić pytanie, dlaczego przypisuje się tak duże znaczenie wyjaśnieniu roli systemu samoniezgodności w dziedziczeniu się właściwości żyta? By na to pytanie móc dokładnie odpowiedzieć, należy zdać sobie sprawę z doniosłości systemu samoniezgodności w świecie roślinnym. Literaturą poświęconą temu zagadnieniu oraz strzeszczenie znajduje się w pracy T. Ruebenbauera i L. Spissa [14]. Na podstawie obfitych badań nad samoniezgodnością można stwierdzić że: 1) jest ona bardzo powszechna w świecie roślinnym, 2) poszczególne gatunki wykształciły różne systemy samoniezgodności.

Powszechność systemu samoniezgodności wynika z jego dużej skuteczności w zapewnieniu tworzenia heteozygotycznych populacji, jak również znacznie większej szansy przeżycia w porównaniu z mało spotykanym zjawiskiem dwupienności u roślin. Wprowadzenie samoniezgodności na ogół mniej zabezpiecza przed samozapłodnieniem niż rozdzielność (dwupienność), jednak stwarza dwukrotnie większą szansę przeżycia osobników, gdyż w populacji samoniezgodnych roślin wszystkie wydają potomstwo, zaś w populacji dwupiennej tylko połowa (żeńskich osobników) tworzy nasiona.

Ta podwojona szansa przeżycia w populacjach narażonych na zniszczenia, decyduje o powszechności systemu samoniezgodności. Rozróżniamy zasadniczo dwa systemy działania genów samoniezgodności: gametofityczny i sporofityczny.

ich w populacjach podlegających jedynie działaniu selekcji naturalnej (rośliny nieuprawiane) świadczy o ich dużym znaczeniu. Populacje takie w miarę zwiększania się liczebności alleli dążą do stanu panmiksji z wyłączeniem samozapylenia. Wiemy, że panmiksja zapewnia stałość stanu heterozygotycznego populacji z pokolenia na pokolenie, a jednocześnie daje możliwość tworzenia się wszelkich genotypów, co dla ewentualnego kierunku ewolucji ma doniosłe znaczenie.

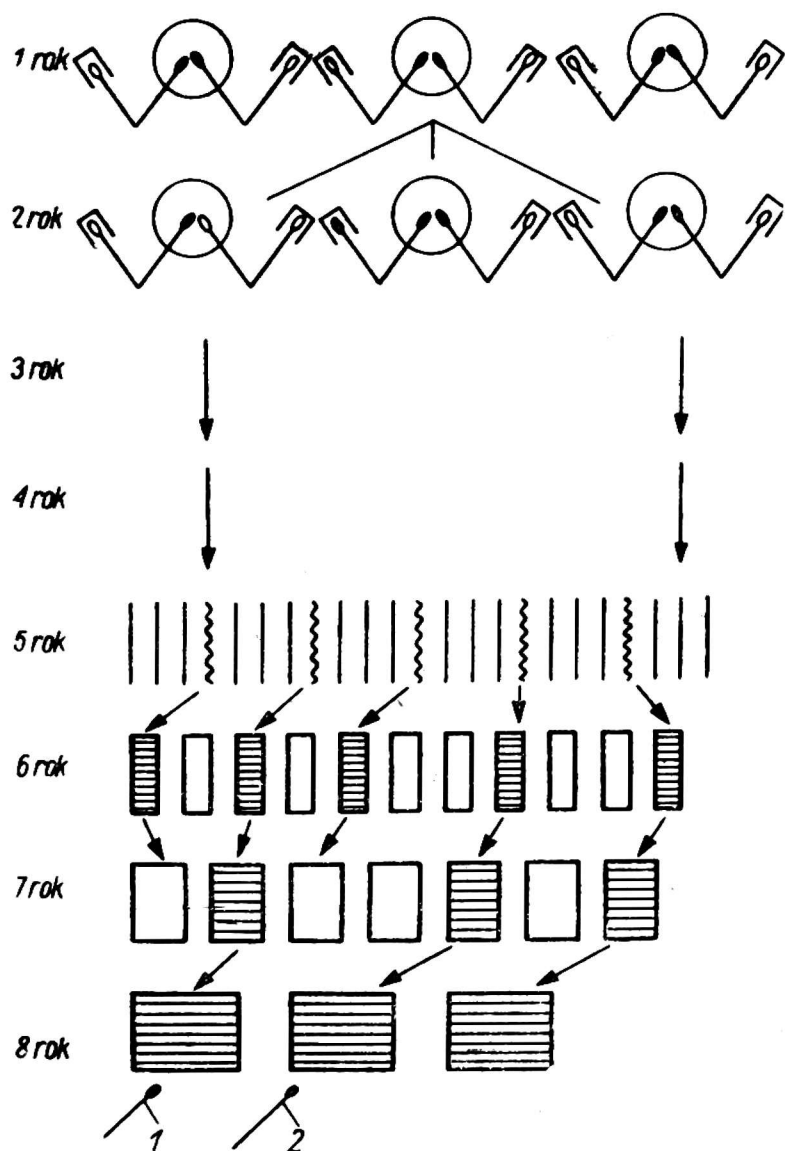
Jak wspomniałem Lundqvist stwierdził istnienie u żyta systemu dwóch par genów samoniezgodności. Lundqvist [4] zakłada, że system ten powstał na skutek duplikacji odcinka chromosomu z genem S, skutkiem czego powstał drugi „locus” nazwany Z. Niekoniecznie muszą one znajdować się na jednej parze chromosomów, gdyż częste u żyta translokacje mogły spowodować przeniesienie jednego fragmentu chromosomu na drugi chromosom. Hipoteza powstania systemu dwu par genów na zasadzie duplikacji, znajduje potwierdzenie jak o tym jeszcze będzie mowa, na zasadzie lokalizacji genów regulujących syntezę alkilorezorcynoli. Dalszym interesującym nas zagadnieniem jest pojawienie się cech w liniach wsobnych niespotykanych w populacjach i często zanikających w dalszych pokoleniach mieszańców linii wsobnych, swobodnie się przekrzyżowujących. Takim przykładem może być np. kształt liście trójkątnego pojawiającego się często w liniach wsobnych i na ogół zanikający w mieszańcach populacyjnych. Zjawisko to można tłumaczyć dwójako: albo na zasadzie epistatycznego działania genów sprzężonych albo na zasadzie delecji fragmentów chromosomów z genami S i Z. Rozpatrzmy dwa schematy wyjaśniającego pojawienie się nowych cech w liniach wsobnych, które to cechy zanikają w mieszańcach. Są to: schemat epistatyczny (rys. 3) i deleccyjny (rys. 4). W obu schematach zakładno sprze-



Rys. 3. Schemat wyjaśniający pojawienie się nowych cech w liniach wsobnych zanikających w mieszańcach swobodnie zapyłanych na zasadzie delecji odcinków chromosomów zawierających sprzężone geny samoniezgodności z genami warunkującymi nowe cechy

zenia dwu par genów Aa i Bb z genami S_1 i Z_3 . Jeśli założymy sprzężenia S_1a i Z_3b (w świetle założeń samoniezgodności) swobodne zapłodnienie doprowadzi do wytworzenia się głównie genotypów $S_1S_2Z_3Z_3$ które, odznaczając się będą cechą normalną. Genotypy $S_1S_1Z_3Z_3$ nie powinny się ukazać jako możliwe tylko do uzyskania na drodze chowu wsobnego. Hipoteza ta w odniesieniu do populacji żyta posiadającej na ogół większą liczbę alleli S i Z jest mało prawdopodobna. Zakłada się bowiem sprzężenia genów a, b w zasadzie tylko z jedną formą genów S i Z . Jeśli przyjmiemy za Lunqvistem że liczba form alleli S i Z jest dość duża, prawdopodobieństwo mutacji Aa i Bb tylko w okolicy jednego z alleli serii S i Z jest bardzo małe. Szansa uzyskania nowości w liniach wsobnych byłaby zatem znikoma, podczas gdy chów wsobny wyzwała dość dużo nowych form, zwłaszcza liści. Dlatego bardziej wiarygodną wydaje się hipoteza delecji (rys. 4).

Według tej hipotezy częściowa samozgodność między innymi, warunkowana jest przejściem genów S w sf i Z w zf , warunkujących sa-



Izolacja par i indywidualnych kłosów każdej pary dla kontroli samoniezgodności poszczególnych roślin i wzajemnej zgodności.

— płodne kłosa

— płonne kłosa

Wybór roślin samoniezgodnych lecz wzajemnie zgodnych.

Dalsze prowadzenie chowu w pokrewieństwie wg wyżej ustalonego programu.

Testowanie linii.

Rozmnażanie najlepszych linii w izolacji przestrzennej.

Doświadczenie porównawcze i rozmnażanie linii.

Doświadczenie porównawcze i tworzenie odmiany syntetycznej.

Rys. 4. Schemat chowu wsobnych linii żyta z kontrolą samoniezgodności

mozapylenie. Przejście to może być wynikiem zmian w strukturze genu lub wypadnięcia części chromosomu (delecji). Jeśli delecja obejmuje większy odcinek chromosomu obok genów S i Z mogą ulec zmianie funkcje innych genów blisko położonych, eliminowanych z chromosomu. Gamety posiadające chromosomy zmienione, skutkiem delecji, przypuszczalnie są mniej żywotne. Do ich zlania się dojdzie w chowie wsobnym, gdzie nie ma gamet bardziej żywotnych, jednak w krzyżowaniu lub w swobodnym zapyleniu do zapłodnienia jaj posiadających chromosomy nie-normalne, pyłkiem zmutowanym nie dojdzie, gdyż żywotniejsze będą gamety niezmutowane. Jest to powodem zanikania tego rodzaju nowych cech w populacjach mieszańcowych lub swobodnie się zapyłających. Jeśli przyjmiemy że system samoniezgodności wykształcił się u większości roślin obcocylnych dla zapewnienia większej heterozygotyczności populacji, dla zwiększenia wigoru mieszańców, to tym samym stwierdzamy dużą jego wartość dla szansy przeżycia. Wynika z tego, że geny sprzężone z genami S i Z mają duże znaczenie również w hodowli żyta, gdyż w stanie heterozygotycznym mogą powodować większą żywotność roślin. Chcąc odpowiedzieć na to podstawowe pytanie dla hodowli, należało przeprowadzić badania nad składem genetycznym linii wsobnych, oraz ewentualnymi sprzężeniami genów z genami S i Z [11]. W cytowanej pracy do badań wybrano 11 linii wsobnych różniących się znacznie stopniem zawiązywania ziarniaków pod izolatorem w granicach od 15% do 70% średnio. Analiza statystyczna wykazała istnienie więcej niż czterech grup jednolitych pod względem częściowej samoniezgodności, skutkiem czego nie można było przyjąć hipotezy wyjaśniającej stopień częściowej samoniezgodności, tylko przejściem genów S i Z w formy recesywne sf i zf, lecz należało przyjąć również działanie przynajmniej dwu par genów modyfikatorów oznaczonych Vvf i Vyf. Geny te w formie recesywnej zwiększają samoniezgodność roślin. Poszczególnym grupom przypisano wzory genetyczne wynikające z przyjętej interpretacji uzyskanych wyników częściowej samoniezgodności mieszańców.

Obserwacje przeprowadzono na mieszańcach pierwszego i drugiego pokolenia, na rozszczepieniach podwójnych mieszańców oraz za pomocą tzw. testu ojcowskiego. W każdym przypadku oznaczono częściową samoniezgodność roślin w procentach zawiązaných ziarniaków w stosunku do wszystkich płodnych kwiatów i porównywano je z odpowiednimi wartościami teoretycznymi ustalonymi na podstawie uprzednio przyjętych założeń. Dużą rolę w ustaleniu składu genetycznego linii, odegrał sposób krzyżowania wstecznego i zwrotnego zaproponowany przez Tadeusza Ruebenbauera jako tzw. test ojcowski.

Zasada testu ojcowskiego polega na krzyżowaniu linii wsobnych (A) z dwoma innymi liniami (B, C) wg następującego schematu:

$$(A \times B) \times (A \times C) \times (A \times C)$$

$$(A \times C) \times (A \times B) \times (A \times B)$$

Geny modyfikatory rozszczepiają się inaczej niż geny samoniezgodności gdzie decyduje kierunek krzyżowania w przypadku heterozygotycznego składu pojedynczych mieszańców. Test ojcowski okazał się przydatny w rozeznaniu składu genetycznego, uwarunkującego częściową samoniezgodność w liniach wsobnych i ustalaniu roli zarówno genów zmutowanych jak i genów modyfikatorów. Porównanie uzyskanych danych doświadczalnych dotyczących [11] częściowej samoniezgodności w F_1 z wartościami obliczonymi na zasadzie przyjętych założeń pozwala na stwierdzenie na ogół dużej zgodności obserwacji z przyjętymi założeniami. Mniejszą zgodność w pokoleniu F_2 można przypisać rozszczepieniom w nielicznej populacji, skutkiem czego mniej częste kombinacje genetyczne mogą nie wystąpić. Zwraca uwagę zwiększenie w tym pokoleniu częściowej samoniezgodności, które przypisać należy zwiększonemu wigorowi mieszańców. Przegląd liczb dotyczących rozszczepień w teście ojcowskim dał interesujące wyniki. Zgodnie z przypuszczeniami dotyczącymi składu genetycznego w krzyżowaniach wstecznych zaobserwowano niższą płodność w kombinacjach heterozygota \times homozygota, niż heterozygota \times heterozygota. W przypadku heterozygota \times heterozygota w obu kierunkach krzyżowania obserwuje się tą samą płodność. Tak więc test ojcowski łącznie z obserwacją pokoleń F_1 i F_2 pozwala na ustalenie składu genetycznego poszczególnych linii, jeśli chodzi o stan genów samoniezgodności i genów modyfikatorów. Obserwacje dwuletnie materiału mieszańcowego wykazały różnice w stopniu samoniezgodności, które przypisać należało warunkom przebiegu pogody. Porównano wyniki częściowej samoniezgodności w teście ojcowskim [12] w latach 1974—1975 dało interesujące wyniki. W części kombinacji w roku 1975 spotyka się z większym oziarnieniem niż w 1974 roku.

Należy przypuszczać że, wysokie oziarnienie w 1975 r. miało miejsce w osobnikach o recesywnych genach modyfikatorach. Jednakże z ogólnej korelacji dodatniej załamują się niektóre punkty. Bliższe rozeznanie możliwości rozszczepień wykazuje, że mogą to być osobniki o recesywnych genach modyfikatorach. Zachodzi pytanie, co mogło spowodować lepsze oziarnienie w tych mieszańcach w roku 1975 w porównaniu z oziarnieniem obserwowanym w roku 1964?

Odpowiedź na to pytanie uzyskujemy porównując przebieg temperatur w obu latach. W roku 1975 w czasie kwitnienia żyta panowała znacznie wyższa temperatura, niż w roku 1974, co mogło przyczynić się do lepszego wrastania łagiewek pyłkowych, w wyniku współdziałania genów modyfikatorów z warunkami otoczenia. Dla potwierdzenia tej hipotezy

zy przeprowadzono w roku 1976 doświadczenie w fitotronie, stosując stałe temp. 10° i 20°C. Jednakże w tych warunkach lepsze oziarnienie uzyskane w temp. 10° niż 20°C. Przypuszczalnie chodzi tu o zmianę temp. dnia i nocy. Stała temp. 20°C przy zapłodnieniu okazała się zbyt wysoka. Doświadczenie to przeprowadzi się jeszcze raz w 1977 r. Już obecnie na podstawie tego doświadczenia można wyciągnąć interesujące wnioski, że geny modyfikatory współdziałają ze środowiskiem przy nasileniu częściowej samoniezgodności żyta.

Rozporządzając dwuletnim materiałem analiz, dotyczących zawartości alkilorezorcynoli w ziarniakach linii wsobnych żyta, postawiliśmy sobie pytanie jaką rolę odgrywają geny modyfikatory w syntezie tych trujących związków. W tym celu obliczono dwuletnie średnie arytmetyczne według grup genów modyfikatorów [13]. Pobieżny przegląd średnich grup o określonym składzie genów modyfikatorów wskazuje na brak zależności między ich stanem a zawartością alkilorezorcynoli. Czy również stan genów samoniezgodności nie ma wpływu na zawartość alkilorezorcynoli?

Odpowiednie zestawienie wyników (tab. 1) wskazuje na wyraźną odrębność trzech grup różniących się stanem genów samoniezgodności. Linie o niezmutowanych genach S i Z zawierają około 500 mg alkilorezorcynoli, linie o zmutowanym jednym genie około 400, zaś linie o zmutowanych dwu genach 300.

Analiza zmienności wykazuje znaczną istotność zróżnicowania trzech grup linii o odmiennym poziomie zawartości alkilorezorcynoli. Można z tych danych wyciągnąć bardzo ważne dla praktyki hodowlanej wnioski.

Interesującym jest fakt związania recesywnego stanu genów tak samoniezgodności jak i genów kontrolujących syntezę alkilorezorcynoli. We wszystkich przypadkach recesywnemu stanowi jednej pary genów towarzyszy recesywny stan drugiej pary spełniającej inne funkcje. Podobne zjawisko obserwowaliśmy przy dziedziczeniu tzw. trójkątnego kształtu liścia. Już wówczas wspomniałem, że fakt ten najlepiej tłumaczyć można przyjęciem założeń zachodzenia delekcji fragmentu chromosomu, na którym znajdują się obie pary genów. Wówczas bowiem obie pary genów z dominującego stanu przechodzą w recesywny. Zjawisko towarzyszenia genom samoniezgodności S i Z dwu par genów regulujących syntezę alkilorezorcynoli tłumaczyć można duplikacją tych fragmentów. Wobec tego w obu położeniach S i Z występują również geny regulujące syntezę alkilorezorcynoli. Jeśli jednak system samoniezgodności oparty na dwu parach genów ustalił się w ewolucji żyta, to widocznie miał on przewagę nad starym, opartym na jednej parze genów. Można więc przypuszczać, że chodzi tu nie tylko o lepszą kontrolę zapyleń w populacji,

lecz również o nagromadzenie się w okolicy genów samoniezdności, tych które odgrywają ważną rolę w życiu rośliny.

Tabela 1

Zawartość alkilorezorcynoli w ziarniakach żyta (wartości bezpośrednie) zestawione wg stanu genów samoniezdności

Nazwa linii	Formuła genetyczna	Grupa	Zawartość alkilorezorcynoli w roku		Średnia wartość z 2 lat w grupie
			1974	1975	
Włoszanowskie	$S_1S_1Z_4Z_4VVYY$	1	556	493	
Węgierskie 1	$S_1S_1Z_4Z_4v_fv_fYY$		469	500	
Średnie dla grupy 1			512,5	496,5	504,5
Kazimierskie C3	$s_f s_f Z_6 Z_6 VV y_f y_f$	2	406	470	
Kazimierskie D	$s_f s_f Z_4 Z_4 VV y_f y_f$		386	435	
Horton 65	$s_f s_f Z_5 Z_5 VV y_f y_f$		360	315	
Dańkowskie	$s_f s_f Z_4 Z_4 v_f v_f y_f y_f$		291	410	
Uniwersalne 145	$s_f s_f Z_5 Z_5 v_f v_f y_f y_f$		456	380	
Średnie dla grupy 2			379,8	402,0	
Rogalińskie F ₁	$s_f s_f Z_f Z_f VVYY$	3	278	295	
Rogalińskie Pa	$s_f s_f Z_f Z_f v_f v_f y_f y_f$		319	279	
Średnie dla grupy 3			298,5	287,0	292,7
Średnie ogólne			391,3	397,4	394,3

Wynika stąd dalszy wniosek, że geny kontrolujące syntezę alkilorezorcynoli odgrywają ważną rolę w życiu rośliny i że obniżenie zawartości tych związków, może być niekorzystne, zwłaszcza jeśli chodzi o dużą odporność żyta na patogeny roślinne. Wyjaśnia się również zjawisko postępującej degeneracji linii wsobnych w miarę zwiększania się samoniezdności, jak również zanikanie tych objawów przy eliminowaniu gamet z delecjami w wyniku swobodnego zapylenia. Jeśli rzeczywiście delecje są tym nieporządanym zjawiskiem, powodującym degenerację linii wsobnych, należałoby zaproponować system uzyskiwania linii wsobnych dla celów hodowlanych bez otrzymania delecji odcinka S i Z. System ten przedstawia się następująco: wybrane rośliny izoluje się pod wspólnym

izolatorem (rys. 4). Umieszcza się kłosa dwu roślin, pozostawiając po jednym kłosie z każdej rośliny pod oddzielnymi izolatorami. Do dalszego rozmnażania przeznaczamy ziarniaki pochodzące z par indywidualnie samoniezgodnych, to jest takich gdzie u obu roślin stwierdzono brak ziarniaków przy samozapyleniu. Rozmnaża się potomstwo tylko z tych par, gdzie stwierdzono samoniezgodność. W wyniku krótkotrwałego chowu wsobnego uzyskujemy wsobne linie o kontrolowanej stale samoniezgodności. Linie te następnie poddaje się testowaniu na zdolność kombinacyjną, by w dalszym postępowaniu hodowlanym tworzyć z nich mieszańce lub odmiany syntetyczne. Ten system prowadzenia linii wsobnych dla uzyskania odmian syntetycznych wymaga sprawdzenia eksperymentalnego. Chodzi o sprawdzenie przyczyn degeneracji w liniach nieselekcjonowanych na samoniezgodność w porównaniu z liniami wybieranymi na podstawie samoniezgodności. Dalsze badania będą dotyczyły ewentualnych różnic zdolności kombinacyjnej obu tych linii.

Badania te są przedmiotem umowy zawartej w ramach RWPG między Polską a NRD. Przyczynić się one mogą do opracowania ulepszonych metod hodowli tej mało poznanej z genetycznego punktu widzenia rośliny. Dalszą grupą badań zmierzających do lepszego wyzyskania zjawiska heterozji u żyta stanowią prace nad cytoplazmatyczną męską jałowością. Wprawdzie męskojałowe formy żyta znane są już od 1924 r. (Davison, Brewbaker, Thomson) jednak dopiero w roku 1954 Putt udowodnił dziedziczność tej cechy na zasadzie współdziałania kariogenów z plazmogenami. W ten sposób stało się jasne że męska jałowość dziedziczy się wraz z cytoplazmą mateczną i ujawnia się w obecności recesywnych genów, przekazywanych tak przez matkę jak i ojca. Obecnie posiadamy dość obfitą literaturę niemiecką, radziecką, polską i czeską poświęconą temu zagadnieniu. Mamy znaczną liczbę źródeł cytoplazmatycznej męskiej jałowości, między innymi również polskie uzyskane przez M. Łapińskiego, L. Madeja i W. Garlicką. W RFN nad możliwością uzyskania mieszańców żytnych przy użyciu linii męskojałowych pracuje H. H. Peiger i F. W. Schnell. Uzyskali oni interesujące źródła zwane Pampa o cytoplazmatycznej męskiej jałowości.

Badania źródeł męskiej jałowości przeprowadził M. Łapiński. Z badań tego autora wynika, że we wszystkich przypadkach męska jałowość jest spowodowana degeneracją pyłku. Osobniki o zdegenerowanym pyłku są męsko-jałowe, a natomiast o normalnym zawiązują znaczną liczbę ziarniaków.

Spotyka się jednak w rozszczeniach znaczną liczbę roślin o pyłku zdegenerowanym w różnym stopniu, tzw. częściowo płodnych. Ich stopień płodności pod izolatorem zależy w znacznym stopniu od płodności pyłku, jak to wykazały badania na źródle Pampa przeprowadzone w ro-

ku 1976 w Prusach, pod kierunkiem T. Ruebenbauera. Z badań M. Łapińskiego wynika, że w niektórych przypadkach (Źródło M₅66 — 1226 — 20) cecha jałowości pyłku jest uwarunkowana jednym zmutowanym recesywnym genem ms w stanie homozygotycznym. W innych źródłach jałowość pyłu jest rezultatem działania dwu lub więcej par genów w stanie recesywnym. Zestawienie linii żyta, pochodzących z kilkunastoletniego chowu wsobnego, w badaniach wykonanych w 1976 r. w Prusach przy użyciu źródła Pampa, wykazało znaczną ich zmienność pod względem kariogenów współdziałających z męską jałowością. Zaledwie kilka linii można uznać za homozygotyczne pod względem utrzymania bezpłodności lub jej przywracania. Większość linii krzyżowych z liniami o cytoplazmie jałowej daje rozszczepiające się potomstwo o pyłku w różnym stopniu płodnym. Częsty choć nie jedyny jest przypadek rozszczepień na rośliny o pyłku zupełnie płodnym lub zupełnie jałowym, przy czym stosunek tych grup jest różny. Krzyżując matkę męskojalową o recesywnych genach ms z heterozygotycznym ojcem Ms ms w kilka loci możemy uzyskać tym więcej roślin o pyłku sterylnym im więcej potrzeba genów do

Tabela 2

Próba wyjaśnienia rozszczepień dotyczących cytoplazmatycznej męskiej jałowości w mieszańcach $Sm_s m_s \times NM_s m_s$

KRZYŻOWANIE

$Sm_{s1} m_{s1} m_{s2} m_{s2} m_{s3} m_{s3} m_{s4} m_{s4} \dots \times NM_{s1} m_{s1} M_{s2} m_{s2} M_{s3} m_{s3} M_{s4} m_{s4} \dots$

Liczebność roślin sterylnych w procentach

Liczba heterozygotycznych loci ojca	Liczba genów dominujących potrzebna do przywrócenia płodności			
	2	3	4	5
2	75,00	—	—	—
3	50,00	87,50	—	—
4	31,25	68,75	93,75	—
5	18,75	50,00	81,25	96,87
6	10,94	34,37	65,62	89,06
7	6,25	22,67	50,00	77,34
8	3,52	14,45	36,32	63,67
9	1,95	8,98	25,39	50,00
10	1,07	5,47	17,19	37,70

UWAGA: Liczebność ustalono na zasadzie rozwinięcia dwumianu

$$\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right)^n \text{ w trójkąt Pascala.}$$

kasowania męskiej jałowości (tab. 2). Jeśli np. ojciec jest heterozygotyczny pod względem pięciu loci a matka recesywna, wówczas w populacji wystąpi około 97% roślin o pyłku jałowym przy założeniu że do kasacji potrzeba pięć genów dominujących. Przy tym samym składzie genetycznym obu rodziców, jednak przy założeniu że liczba genów potrzebnych do kasowania wynosi 2, będziemy mieli w populacji znacznie mniej roślin sterylnych, bo zaledwie 19%.

Zjawisko to można tłumaczyć najlepiej istnieniem znacznej liczby genów *ms*, współdziałających ze zmutowaną cytoplazmą, przy czym z tej dużej liczby genów, tylko nieliczne, dominujące potrzebne są do kasowania męskiej jałowości. Zagadnienie heterozygotyczności linii wsobnych pod względem kariogenów *ms* wymaga dalszego opracowania.

Być może, że istnieje jeszcze dodatkowy powód obserwowanych rozszczepień, polegający na przenoszeniu nieznaczonej ilości cytoplazmy ojcowskiej do cytoplazmy matecznej. Ustalenie tego sposobu dziedziczenia wymaga przeprowadzenia badań według propozycji podanych przez T. Ruebenbauera [9]. Jak długo problem ten nie będzie wyjaśniony, będziemy spotykali się z trudnościami wprowadzenia cytoplazmatycznie męskojałowych linii do hodowli mieszańców. Nikły stan naszych wiadomości o genetycznej strukturze żyta wynika z licznych powodów. Jest to roślina wybitnie obcopylna, skutkiem czego uzyskanie homozygotycznych linii wsobnych jest utrudnione. W badaniach naszych posługujemy się liniami o 16—18 pokoleniach wsobnych. Można by się spodziewać, że linie te powinny być homozygotami. W rzeczy samej stanowią populacje wyrównane „na oko” jednak jak to wykazują badania nad genami *ms* i badania chemiczne, nie są jednolite. Badania chemiczne dotyczące występowania izoenzymów esteraz, wykazują niejednokrotnie zmienność w obrębie linii wsobnych. Podobną zmienność wykazują wyniki badań immunologicznych nad 20 liniami wsobnymi wykonane przez I. Wiatroszaka, z użyciem immunodyfuzji z absorpcją przeciwciał. Na zmienność genetyczną w obrębie linii wskazują również wyniki dotyczące izoenzymów esteraz. Poszczególne linie różnią się zasadniczo rozmieszczeniem ciemnych pasów w górnej części jak i intensywnością zabarwienia dolnej części zymogramu. W tym względzie linia Zelandzkie E jako niemal zupełnie pozabawiona zaciemnienia dolnej części, różni się wyraźnie od pozostałych. Jednakże w obrębie linii występują różnice, świadczące o niepełnym ich wyrównaniu. Elektrofoteryczne spektra rozpuszczalnych białek ziarniaków, wykonane w obrębie poszczególnych linii żyta wykazują mniejszą, lub większą zmienność wewnątrz-liniową. Do najbardziej zmiennych zaliczyć należy linie: Włoszanowskie C, Uniwersalne 145, do mniej zmiennych Kazimierskie B₄ i Rogalińskie F₁. Częstość występowania w obrębie linii określonych spektrów białek wykazuje pełną homozygotyczność pod

tym względem linii Kazimierskie B₄. Natomiast dość znacznie samoniezgodna linia Włoszanowskie C wykazuje nieustalenie omawianych cech w przeciwieństwie do wysoce samozgodnej linii Rogalińskie F₁ wykazującej znaczny stopień homozygotyczności. Być może, że częściowa samoniezgodność linii wsobnych utrudnia powstawanie homozygot nawet w dalszych pokoleniach chowu wsobnego, gdzie na podstawie teoretycznych rozważań, należałoby liczyć się z dużym stopniem homozygotyczności. Dochodzimy więc do wniosku, że system częściowej samoniezgodności u żyta utrudnia uzyskanie homozygot w liniach wsobnych.

Dalszą trudnością w rozwiązywaniu sposobu dziedziczenia się cech żyta stanowi ich złożoność, polegająca na poligenicznym działaniu różnic współdziałających serii genów. Dobry przykład dla zilustrowania założeń tego zagadnienia stanowi dziedziczenie się zabarwienia uszek i języczka w mieszańcach linii wsobnych.

Zagadnieniu dziedziczenia barwników poświęciliśmy dość dużo uwagi mając na względzie poszukiwanie genów markerów, oraz ewentualny udział tych właściwości w zjawisku heterozji, podobnie jak to wykazał Z. Szota w przypadku buraków cukrowych. W latach 1975—1976 przeprowadzono w Prusach obserwacje nad rozszczepieniem tych cech w F₂. Wyniki dotyczące roku 1975 (pokrywające się w znacznym stopniu z wynikami następnego roku 1976) wykazują bardzo nieregularny sposób dziedziczenia się tych cech. Dwanaście linii wsobnych krzyżowano na ogół z dwoma liniami wsobnymi wybranymi jako testery. Są to Zelandzkie E i Dańkowskie selekcyjne 231 (tab. 3) wyniki dotyczące barwy języczka, pozwalają na stwierdzenie, że w większości przypadków, krzyżując bezbarwną linię Zelandzkie E z różnymi bezbarwnymi liniami wsobnymi, uzyskano w znacznym procencie zabarwione potomstwo w F₂. Z tego rodzaju dziedziczenia można wytłumaczyć komplementarnym działaniem genów w łańcuchu syntezy, co już kilkadziesiąt lat temu stwierdzili Bateson i Punnett w przypadku zabarwienia groszku pachnącego (*Lathyrus odoratus*). Trudniejsze od wytłumaczenia było ukazywanie się osobników białych w mieszańcach drugiego pokolenia obu czerwonych rodziców. Wyjaśnienie tego faktu możliwe było na zasadzie istnienia genów supresorów, które w odpowiedniej liczebności hamują syntezę antocjanu. Z drugiej strony należało sobie zdać sprawę ze znacznego wpływu środowiska na zabarwienie się poszczególnych roślin. Intensywne światło, niska temperatura i odpowiednie nawożenie, sprzyja tworzeniu się antocyanu: stąd też zarówno intensywność jak i zauważalność tej cechy podlegają wpływom środowiska. Niemniej nie można przyjąć, że zabarwienie uszek i języczka zależy od środowiska.

Obserwacje linii wsobnych, poparte kilkuletnimi badaniami, wykazują dość znaczną stałość pojawu tych cech w poszczególnych liniach, przy

Tabela 3

Barwa języczka

Hipoteza supresji 3 genów i modyfikacyjne działanie łańcucha syntezy antocyjanu

Tester	Linia	Barwa języczka	Skład genetyczny	Liczebność		Faktyczny udział w %	Teoretyczny rozkład	
				białych	antocyjanowych			
Z	Zeelandzkie	E	b	$Su_1Su_2Su_3An_1an_2$	—	—	—	
D	Dańkowskie S.23	c		$Su_1Su_2su_3An_1An_2$	—	—	—	
1. Z	Kazimierskie	H	b	$su_1Su_2Su_3An_1an_2$	21	2	91,30	75 —100
2. D					17	9	65,39	56,25 — 67,2
3. Z	Kazimierskie	D	b	$su_1Su_2su_3an_1an_2$	32	22	59,25	67,2 —100
4. D					3	12	20,00	6,25 — 43,7
5. Z	Kazimierskie	C	b	$Su_1Su_2su_3an_1an_2$	58	4	93,55	81,25 —100
6. D					7	23	23,33	6,25 — 43,7
7. Z	Horton	C ₅	b	$su_1su_2Su_3An_1an_2$	19	22	46,35	56,6 —100
8. D					21	10	67,74	42,2 — 56,6
9. D	Uniwersalne 145	b		$su_1Su_2Su_3An_1an_2$	11	6	64,70	56,25 — 67,2
10. Z					31	4	88,57	75,00 —100
11. Z	Węgierskie	1	b	$su_1su_2Su_3An_1an_2$	52	12	81,25	56,25 —100
12. D					16	17	48,48	42,2 — 56,6
13. Z	Rogalińskie	Pa	b	$Su_1Su_2Su_3an_1an_2$	29	—	100,00	100 —100
14. D					9	—	100,00	76,6 — 85,9
15. Z	Wierzbieńskie	C	b	$su_1Su_2Su_3an_1an_2$	15	2	88,23	81,25 —100
16. D	Wierzbieńskie	B ₁	b	$Su_1Su_2Su_3an_1an_2$	45	11	83,63	76,6 — 85,9
17. Z	Rogalińskie	F ₁	c	$Su_1su_2Su_3an_1An_2$	46	9	83,63	76,6 — 85,9
18. D					16	10	61,54	56,25 — 67,2
19. Z	Zeelandzkie	G	b	$Su_1Su_2Su_3an_1An_2$	33	—	100,00	100 —100
20. Z	Włoszanowskie	C	b	$su_1su_2su_3An_1an_2$	34	38	47,22	42,2 —100

Tabela 4

Barwa uszek

Hipoteza supresji 3 genów i modyfikacyjne działanie łańcucha syntezy antocyjanu

Tester	Linia	Barwa języczka	Skład genetyczny	Liczebność		Faktyczny udział białych w %	Teoretycz- ny rozkład	
				bia- łych	anto- cyja- no- wych			
Z	Zeelandzkie	E	c	$su_1Su_2Su_3an_1An_2$	—	—	—	—
D	Dańkowskie S.23	c	$Su_1Su_2su_3An_1An_2$	—	—	—	—	—
1. Z	Kazimierskie	H	b	$Su_1su_2su_3an_1an_2$	22	1	95,65	56,7 —100
2. D					15	13	50,00	6,25 — 43,7
3. Z	Kazimierskie	D	b	$Su_1su_2su_3an_1an_2$	37	17	68,52	56,7 —100
4. D					5	10	33,33	6,25 — 43,7
5. Z	Kazimierskie	C	b	$su_1su_2su_3an_1an_2$	52	10	83,87	25,00 —100
6. D					8	22	26,67	6,25 — 43,7
7. Z	Horton	C ₅	b	$Su_1su_2Su_3an_1an_2$	33	8	80,49	56,6 —100
8. D					19	12	61,29	58,9 — 75,3
9. D	Uniwersalne 145	b	$Su_1su_2Su_3an_1an_2$	11	6	64,71	58,9 — 75,3	
10. Z				35	—	100,00	56,6 —100	
11. Z	Węgierskie	1	b	$su_1Su_2Su_3an_1an_2$	57	7	89,06	25,00 —100
12. D					19	14	57,58	58,9 — 75,3
13. Z	Rogalińskie	Pa	b	$Su_1Su_2Su_3an_1An_2$	29	—	100,00	75 —100
14. D					9	—	100,00	75 —81,25
15. Z	Wierzbieńskie	C	b	$su_1Su_2Su_3an_1an_2$	17	—	100,00	25 —100
16. D	Wierzbieńskie	B ₁	c	$su_1Su_2Su_3An_1an_2$	41	15	73,21	56,2 — 67,2
17. Z	Rogalińskie	F ₁	b	$Su_1Su_2su_3an_1an_2$	53	2	96,36	67 —100
18. D					13	13	50,00	6,25 — 43,7
19. Z	Zeelandzkie	G	b	$Su_1Su_2Su_3an_1An_2$	33	—	100,00	75 —100
20. Z.	Włoszanowskie	C	b	$su_1su_2su_3an_1an_2$	26	46	36,11	25 —100

pewnych wahaniami intensywności zabarwienia. Należy więc przyjąć najprawdopodobniejszą hipotezę, łączącą wspomniane momenty dziedziczenia. Droga doboru różnych hipotez uzyskano największą zgodność eksperymentalnych wyników z następującym założeniem: istnieje system trzech genów supresorów, które w formie dominującej Su_1 , Su_2 , Su_3 , powodują hamowanie tworzenia się antocyjanu. Występowanie przynajmniej jednej pary genów supresorów w formie recesywnej, umożliwia syntezę antocyjanu, jeśli większość poszczególnych genów kontrolujących łańcuch syntez występuje w formie dominującej. Rozpatrzono działanie dwu genów kontrolujących łańcuch syntez antocyjanu. Przypuszczalnie działanie niektórych genów w łańcuchu syntez antocyjanu mogą zastępować pomyślnie warunki środowiska. Na tej zasadzie można przypuszczać, że część genotypów realizuje syntezę antocyjanu w pomyślnych warunkach, lub jej nierealizuje w niepomyślnych warunkach. Odstępstwa od tej zasady dają się wytłumaczyć na zasadzie sprzężeń istniejących między genami supresorami a genami łańcucha syntez. Chociaż mechanizm syntezy antocyjanu w uszkach i jęczyczku jest podobny, to jednak tworzenie się tego barwnika przy przerwaniu częściowo łańcucha syntez przebiega trudniej w uszkach niż w jęczyczku.

Podaję przykład dziedziczenia się zabarwienia uszek i jęczyczka jako bardzo charakterystyczny dla systemu genetycznego żyta. Poligeniczność i złożoność procesu dziedziczenia wielu cech, utrudnia poznanie tej rośliny. Nie możemy jednak cofać się z obranej drogi, zmierzającej do poznania genetycznego systemu żyta. Współczesna wiedza genetyczna pozwala nam na rozwiązanie najtrudniejszych problemów. Tych kilka rozważań, o których szerzej wspomniałem, stwarza podstawy do dalszego postępu wiedzy o życie. Trudności rodzą pasjonujący bodziec do ich usuwania. Stopniowe rozeznanie całości zagadek, tkwiących u podstaw genetyki żyta, kładzie podwaliny do doskonalenia metod hodowli tej naszej narodowej rośliny.

LITERATURA

1. Balkandschiewa J., Mettin D.: Morphologie und Zytologie der primären Trisomie der Winterroggensorte „Danae”. Arch. Züchtungsforsch. 1:19-28, 1974.
2. Kamanoi M., Jenkins B. C.: Trisomics in common rye. Wheat Inf. Serv. 15: 40-42, 1963.
3. Lunqvist A.: Studies on self-sterility in rye, *Secale cereale* L. Hereditas 40: 278-294, 1954.
4. Lunqvist A.: The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin. Hereditas 48: 153-168, 1962.

5. Malinowski E.: Genetyka. Warszawa 1958.
6. Pardue M. L., Gall J. G.: Chromosomal localization of mouse satellite DNA. *Science* 168: 1356-1358, 1970.
7. Pilch J.: Charakterystyka morfologiczna czterech typów trisomicznych żyta. *Hod. Roślin Aklim. i Nas.* 20, 5: 491-499, 1976.
8. Pilch J.: Zastosowanie techniki Giemsa do identyfikowania trisomików żyta. *Hod. Roślin Aklim. i Nas.* (w druku).
9. Ruebenbauer T.: The Phenomenon of Heterosis in Relation to the Plasmon-Genome Interaction — a Theoretical Study. *Genetica Polonica* 3, 2: 1962.
10. Ruebenbauer T.: Uwagi o hodowli żyta. *Postępy Nauk Rolniczych* 2, 1975.
11. Ruebenbauer T.: Genetic Principles of Partial Self-compatibility within Inbred Lines of Rye (*Secale cereale* L.) from the Breeder's Point of View. *Genetica Polonica* 17, 3:273-291, 1976.
12. Ruebenbauer T.: Dalsze badania nad przydatnością testu ojcowskiego dla określania genów warunkujących częściową samozgodność linii wsobnych żyta (*Secale cereale* L.). *Hod. Roślin Aklim. i Nas.* (w druku).
13. Ruebenbauer T., Kaleta S.: Wpływ działania alleli warunkujących częściową samozgodność na zawartość alkalorezorcynoli w zarniakach linii żyta (*Secale cereale* L.). *Hod. Roślin Aklim. i Nas.* (w druku).
14. Ruebenbauer T., Spiss L.: Samoniezgodność w rodzinie traw (*Gramineae*). *Postępy Nauk Rolniczych* 5: 49-76, 1976.
15. Vosa C. G., Marchi P.: Quinacrine fluorescence and Giemsa staining in plants. *Nature New Biol.* 237: 191-192, 1972.