

JÓZEF PILCH

Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie

Możliwości wykorzystania krzyżowania
introgresywnego w hodowli pszenicy ozimej
Triticum aestivum L.
Część I. Zastosowanie systemów genetycznych
pszenicy *T. aestivum* L. do otrzymania
mieszańców pomostowych F₁

**Possibilities of using of introgressive hybridization in breeding of winter wheat
T. aestivum L.**

**Part I. Utilization of the genetic systems of wheat *T. aestivum* L.
for obtaining the F₁-bridge hybrids**

Praca przedstawia możliwości wykorzystania krzyżowania introgresywnego dla potrzeb hodowli pszenicy ozimej *T. aestivum* L. poprzez wytwarzanie materiałów wyjściowych. W części I skoncentrowano się na sposobach zastosowania systemów genetycznych pszenicy homeologicznej/homologicznej koniugacji i krzyżowalności dla uzyskania mieszańców pomostowych, tzw. „F₁-bridge” i przełamywania barier krzyżowalności *T. aestivum* L. z gatunkami rodzajów *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Lolium*. Przedstawiono dostępne źródła genetyczne, metody ich wykorzystania i przydatność w krzyżowaniu introgresywnym ze szczególnym uwzględnieniem genotypów homeologicznej koniugacji *Ph1 ph1*, *ph1b ph1b* i krzyżowalności *kr1 kr1 kr2 kr2*.

Słowa kluczowe: krzyżowanie introgresywne, mieszańce pomostowe F₁, systemy genetyczne, *Triticum aestivum* L.

This paper presents the possibilities of utilization of introgressive hybridization for breeding requirements of winter wheat *T. aestivum* L. by the production of initial materials. The part I is concentrated on the ways of using of the wheat genetic systems for homoeologous / homologous pairing and crossability, aimed at obtaining the F₁-bridge hybrids and breakage of the crossability barriers between *T. aestivum* L. and the species of genera *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Lolium*. Subsequently, the accessible genetic sources, methods of their use and their usefulness in introgressive hybridization were presented. Particular attention was paid to the genotypes of homoeologous pairing *Ph1 ph1*, *ph1b ph1b* and crossability *kr1 kr1 kr2 kr2*.

Key words: F₁-bridge hybrids, genetic systems, introgressive hybridization, *Triticum aestivum* L.

WSTĘP

W 1949 roku Anderson (1949) wskazał na możliwość ulepszania jednych gatunków drugimi poprzez krzyżowanie introgresywne. Zademonstrował to po raz pierwszy Sears (1956), który wprowadził do genotypu pszenicy zwyczajnej *Triticum aestivum* L. gen odporności na rdzę brunatną z kozińca *Aegilops umbellulata* Zhukov. Późniejsze prace wykazały, że techniki krzyżowania introgresywnego można podzielić na 3 grupy. Pierwszą i najprostszą jest postępowanie oparte na homologii obcego chromosomu z chromosomem pszenicy i wzajemnej rekombinacji. W mieszańcu pośrednim F₁ chromosom obcy będzie podlegał rekombinacji z odpowiednim homologiem pszenicy, następnie poprzez krzyżowanie wsteczne i ustawiczną selekcję form o fenotypie pszenicy z mających cechę obcą nastąpi introgresja obcego genu do *T. aestivum* L. Przykładem może być wprowadzenie odporności na *Cercospora herpotrichoides* z genomu *D Ae. ventricosa* Tausch. do pszenicy zwyczajnej poprzez krzyżowanie z tym gatunkiem, a następnie krzyżowanie wsteczne mieszańca pośredniego F₁ (Bimber, 1967).

Drugi rodzaj techniki introgresywnej opiera się na homeologii obcego chromosomu z chromosomem pszenicy. W tym przypadku introgresja może nastąpić jedynie poprzez inaktywację genów *Ph* systemu homeologicznej koniugacji w *T. aestivum* L. Podstawowym etapem jest uzyskanie mieszańca F₁ pomostowego pomiędzy pszenicą a obcym gatunkiem z zablokowanym systemem *Ph* — homeologicznej koniugacji ("F₁-bridge"), gdzie następuje homeologiczna koniugacja połączona z wymianą odcinków chromosomów homeologicznych. W tym celu wykorzystuje się monosomiki (2n = 41), nullisomiki (2n = 40) chromosomów pszenicy 5B, 3D, 5A, 5D, 4D, mutanta *ph 1b* Chinese Spring (2n = 42) lub linie pszenicy z genami supresorami *Ph^l* kozińca. Następne krzyżowania wsteczne wykonuje się z pszenicą w połączeniu z selekcją na obcą cechę. W krzyżowaniach tych następuje przywrócenie systemu *Ph*-homeologicznej koniugacji i biwalentnej koniugacji (homologicznych chromosomów) z wyjątkiem chromosomu z obcym fragmentem.

Grupa trzecia technik introgresywnych opiera się na przypadkach, gdy chromosom obcy nie jest homeologiczny do chromosomów pszenicy i nie może z nimi koniugować w mieszańcach pomostowych F₁. Należy wówczas zastosować metody radiacji w celu spowodowania fizycznej jego aktywacji. Pierwszy sposób radiacji polega na napromieniowaniu pylników mieszańców F₁ i samozapyłaniu. Innym sposobem opisanym przez Driscoll i Jensen (1963) jest napromieniowanie suchych ziarniaków mieszańców F₁. W obu przypadkach, w pokoleniu F₂ należy identyfikować translokacje z obcym chromosomem.

W Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie prowadzone są prace związane z introgresją korzystnych cech z rodzajów (2x, 4x) *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Lolium* do odmian i rodów pszenicy ozimej i jarej *T. aestivum* L. Ukierunkowane są one na cechy kłosa i ziarna. W badaniach tych stosowane jest krzyżowanie introgresywne homeologiczne oparte na systemach genetycznych pszenicy.

Celem pracy jest przedstawienie uzyskanych efektów w tym zakresie i możliwości wykorzystania krzyżowania introgresywnego w poszukiwaniu obcej zmienności dla

hodowli pszenicy ozimej. W części I przedstawiono systemy genetyczne, jakie mogą być wykorzystane w przełamywaniu barier krzyżowalności pomiędzy pszenicą zwyczajną i gatunkami obcymi do uzyskania mieszańców pomostowych, tzw. "F₁-bridge"

WYKORZYSTANIE SYSTEMÓW HOMEOLOGICZNEJ / HOMOLOGICZNEJ KONIUGACJI DO UZYSKANIA MIESZAŃCÓW "F₁-BRIDGE" Z GATUNKAMI OBCYMI

System genów *Ph* supresji homeologicznej koniugacji

Pszenica zwyczajna (*Triticum aestivum* L.), pomimo że jest gatunkiem alloheksaploidalnym ($2n = 6x = 42$) mającym 3 homeologiczne genomy *A B D* wykazuje w mejozie koniugację chromosomów diploidalno-homologiczną. Koniugują z sobą chromosomy homologiczne w obrębie każdego genomu. Supresja homeologicznej koniugacji chromosomów kontrolowana jest przez kilka systemów genetycznych. Najważniejszym z nich jest grupa genów dominujących *Ph*, które tworzą, tzw. system genetyczny homeologicznej koniugacji (homoeologous pairing system) u pszenicy *T. aestivum* L. W skład systemu *Ph* wchodzi geny:

- *Ph 1* — chromosom *5BL* (Riley, Chapman 1958),
- *Ph 2* — chromosom *3DS* (Mello-Sampayo T., 1971),
- oraz inne niezidentyfikowane geny *Ph* zlokalizowane na chromosomach *3AS* (Driscoll 1972), *4D* (Sears 1976) i *5A, 5B, 5D* (Feldman, 1966).

Wśród nich, gen *Ph 1* wykazuje najsilniejszy efekt działania. Występuje zarówno u pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L., jak i pszenicy tetraploidalnej *T. durum* Desf. Położony jest na długim ramieniu chromosomu *5B* w odległości 1,0 cM od centromeru (Sears 1984). Xie i wsp. (1993) wykonali mapę markerów RFLP dla chromosomów *V* grupy homeologicznej (*5A, 5B, 5D*), w której potwierdzili takie położenie genu *Ph 1* albowiem marker *Xpsr 1201-5B* zlokalizowano na długim ramieniu chromosomu *5B* także bardzo blisko centromeru. Według Riley (1960) gen *Ph 1* nie występuje u diploidalnych gatunków pszenicy *Triticum* ani kozińców *Aegilops*, które były prekursorami tetraploidalnych pszenic *AA BB, AA GG*. Wskazuje to, iż pojawił się on na poziomie tetraploidalnym w rozwoju ewolucyjnym pszenicy heksaploidalnej *AA BB DD* (Riley 1960, Dhaliwal 1977). Brak genu *Ph 1* u gatunku kozińca *Ae. speltoides* Taush., który jest donorem genomu *B* w pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. wskazuje, że pojawił się on jako mutacja recesywna *ph* umożliwiając koniugację chromosomów pszenicy diploidalnej *AA* z chromosomami *BB Ae. speltoides* Taush. lub też jako translokacja segmentu chromosomu nadliczbowego kozińca *Ae. mutica* Boiss. z chromosomem pszenicy (Dover, Riley, 1972).

Segal i wsp. (1977) wykonali za pomocą PCR sekwencjonowanie DNA w odcinku chromosomu *5BL* gdzie położony jest gen *Ph1*. Zidentyfikowana sekwencja WPG90 u odmiany Chinese Spring miała 7,6 kb, a u odmiany tetraploidalnej Cappelli — 5,4 kb. Tę samą sekwencję WPG90 zidentyfikowali także u innych gatunków pszenicy tetraploidalnej, u żyta, a nawet ryżu. Z kolei Qu i wsp. (1998) wykonali dokładniejszy pomiar długości genu *Ph 1*. Za pomocą RFLP wykonali analizę fragmentu DNA N5BT5d dla

regionu *ph 1b* (delecja *Ph1*) i wykazali jego długość (długość delecji) 50 bp — 220 bp (PC1 — PC6).

Tabela 1

Systemy homeologicznej / homologicznej koniugacji chromosomów u pszenicy *T. aestivum* L. i *T. durum* Desf.
Homoeologous / homologous genetic chromosome pairing systems in wheats *T. aestivum* L. and *T. durum* Desf.

Gen Gene	Chromosom, odmiana Chromosome, variety	Źródło Source
<i>Ph 1</i>	5BL (Chinese Spring)	Riley, Chapman, 1958
<i>ph 1b</i>	5BL (Chinese Spring)	Sears, 1977
<i>ph 1c</i>	5BL (Cappelli)	Giorgi, 1978
<i>Ph 2</i>	3DS (Chinese Spring)	Mello-Sampayo, 1971
<i>ph 2a</i>	3DS (Chinese Spring)	
<i>ph 2b</i>	3DS (Chinese Spring)	
<i>Ph inne / other</i>	3AS (Chinese Spring)	Driscoll, 1972
	4D (Chinese Spring)	Sears, 1976
	5A, 5B, 5D (Chinese Spring)	Feldman, 1966

System stabilizujący homologiczną koniugację w niskiej temperaturze (geny chromosomu 5D)

System genów *Ph* działa u pszenicy zwyczajnej zarówno u formy ozimej jak jarej i w każdej temperaturze. Jednak w temperaturze niskiej, tj. poniżej +15°C dodatkowo ujawnia się system genów występujących na chromosomie 5D, tzw. stabilizujący koniugację (stabilizing of meiotic chromosome pairing). Utrzymuje on koniugację homologiczno-diploidalną na wysokim poziomie. W nieobecności chromosomu 5D i w niskiej temperaturze obserwuje się niski poziom koniugacji homologiczno-diploidalnej w mejozie (Riley, 1966). Stwierdzono, że reakcja na niską temperaturę pojawia się w mejozie przed stadium M I, tzn. w okresie przed-inicjacyjnym mejozy — przed syntezą DNA (Riley i in., 1973). W odmianie Chinese Spring system ten obejmuje 2 geny (Riley, 1966), w innych odmianach jak Atle, Yeoman, Thatcher, Chiddam — więcej genów (Chapman, Miller, 1981).

W pszenicy tetraploidalnej *T. dicoccum* Schubl. podobną rolę do systemu 5D pełni gen *Ltp* położony na chromosomie 5A (Hayter, Riley, 1967). Zidentyfikowano go również w odmianie Hope pszenicy heksaploidalnej *T. spelta* L. (Riley i in., 1973).

Z kolei u kozińca diploidalnego *Ae. speltoides* Taush. podobną funkcję pełni chromosom 5B, u *Ae. umbellulata* Zhukov — chromosom 1C U (Riley i in., 1973).

Dzięki genom dominującym *Ph* i systemowi chromosomu 5D utrzymana jest u pszenicy zwyczajnej koniugacja diploidalno-homologiczna chromosomów w obrębie każdego z genomów homeologicznych A, B i D. Zapewnia to tzw. „czystość gatunku” poprzez utrzymanie stabilności genetycznej. Zabezpiecza również gatunek przed tworzeniem się mutacji chromosomowych strukturalnych lub koniugacją z chromosomami obcego gatunku u mieszańców F₁ w przypadkowych przepyleniach.

System homeologicznej koniugacji genów recesywnych *ph*

W przypadku nieobecności genów dominujących *Ph* (nullisomia $2n = 40$: *ph ph*, monosomia $2n = 41$: *Ph ph*) lub mutacji recesywnej (disomia $2n = 42$: *ph ph*) następuje koniugacja homeologiczna chromosomów obcych gatunków z chromosomami pszenicy w mieszańcach pomostowych F_1 . Efekt recesywnego allelu *ph* ujawnia się jedynie w mieszańcach międzygatunkowych i międzyrodzajowych — nie wpływa on u pszenicy *T. aestivum* L. (*ph ph*) na koniugację chromosomów genomów A, B, D (Riley i in., 1973). Podczas homeologicznej koniugacji zachodzą wzajemne translokacje, które stanowią główny mechanizm wbudowania fragmentu chromosomu obcego gatunku w genom pszenicy, a tym samym występuje transfer obcych genów poszukiwanych w hodowli odmian *T. aestivum* L. (Sears, 1977, 1981, 1982). W ten sposób system genów recesywnych *ph* umożliwiających koniugację homeologiczną wykorzystywany jest w introgresji obcych genów do pszenicy zwyczajnej metodami krzyżowania introgresywnego. Z tego powodu podjęto prace nad uzyskaniem genotypów recesywnych *ph ph* u pszenicy *T. aestivum* L.

W 1954 roku Sears (1954) uzyskał pierwszy na świecie komplet 21 linii monosomików ($2n = 41$) i nullisomików ($2n = 40$) u odmiany Chinese Spring co dało możliwość wykorzystania genotypów heterozygotycznych *Ph 1 ph 1* (mono-5B), *Ph 2 ph 2* (mono-3D), jak i homozygotycznych *ph 1 ph 1* (nulli-5B), *ph 2 ph 2* (nulli-3D) w hodowli. Kolejne serie monosomiczne pszenicy uzyskano u odmian Drabant, Jara, Favorit i innych.

W efekcie napromieniowania X pyłku odmiany Chinese Spring, Sears (1977) indukował mutację recesywną genu *ph 1b* (mutant 10/13), która pozwala na wysoki poziom homeologicznej koniugacji chromosomów pszenicy *T. aestivum* L. z chromosomami obcymi u mieszańców międzygatunkowych i międzyrodzajowych. Mutacja polegała na delecji interstycjalnego odcinka chromosomu 5BL obejmującego gen dominujący supresji homeologicznej koniugacji *Ph 1*. Otrzymany homozygotyczny mutant *ph 1b ph 1b* znalazł szerokie zastosowanie w pracach genetycznych i hodowlanych ze względu na łatwość stosowania i rozmnażania albowiem był disomiczny ($2n = 42$).

W podobny sposób Giorgi (1978) uzyskał u odmiany Cappelli pszenicy tetraploidalnej *T. durum* Desf. mutację *ph 1c*, która powstała w wyniku delecji odcinka chromosomu 5BL gdzie położony jest *Ph 1* (Dvorak i in., 1984).

System homeologicznej koniugacji genów supresorów *Ph*

Riley i wsp. (1961) zidentyfikowali u kozińca *Ae. speltoides* Taush. dominujące geny supresory *Ph^I* powodujące inaktywację genu *Ph 1* w systemie 5B. W obecności tych genów i pomimo obecności genu *Ph 1* zachodzi synapsis homeologicznych chromosomów obcych gatunków z chromosomami pszenicy *T. aestivum* L. Są to jednak geny różne od allelu recesywnego *ph 1b* u mutantu 10/13 (Riley i in., 1973). Chen i wsp. (1994) wprowadzili do pszenicy *T. aestivum* L. dwa geny supresory *Ph^I* za pomocą translokacji T4D/4S i uzyskał kolejne źródło homeologicznej koniugacji dla hodowli pszenicy heksaploidalnej *T. aestivum* L. W mieszańcach F_1 tych linii z gatunkiem *Haynaldia villosa* uzyskali wysoką koniugację homeologiczną, pomimo obecności genu *Ph 1*. Wystąpiła ona nawet u 50% chromosomów w stadium M I mejozy. Supresory *Ph^I* działały epistatycznie do genu *Ph 1*

pszenicy. W kolejnych pracach Chen i wsp. (1994) wykorzystali supresory do transferu genów z obcych gatunków do pszenicy *T. aestivum* L.

System homeologicznej koniugacji chromosomów nadliczbowych

Podobny efekt jak supresory *Ph^l* wykazują chromosomy nadliczbowe niektórych gatunków. W ich obecności następuje koniugacja chromosomów *T. aestivum* L. z chromosomami gatunków obcych. Dover i Riley (1972) stwierdzili taki efekt chromosomów nadliczbowych kozińca *Ae. mutica* Boiss., Evans i Macefield (1973) — u gatunków *Lolium*. Supresyjne działanie chromosomów-B żyta *S. cereale* L. uzależnione jest od nieobecności określonych chromosomów pszenicy i ujawnia się w przypadku deficyjencji 3A, 3D, 5B (Lelley 1976; Romero, Lacadena, 1980).

SYSTEM GENÓW KRZYŻOWALNOŚCI

System genów *Kr*

Trudności w uzyskaniu ziaren mieszańcowych pokolenia F_1 pomiędzy pszenicą zwyczajną a gatunkami oddalonymi taksonomicznie wynikają również z bariery genetycznej, jaką stanowi grupa genów dominujących *Kr*. Prace Leina (1943) i Krolowa (1970) wykazały, że system kontrolujący krzyżowalność pszenicy *T. aestivum* L. obejmuje 3 geny dominujące, tj. *Kr1*, *Kr2* i *Kr3* występujące na 3 różnych chromosomach. Zostały one zlokalizowane na chromosomach V grupy homeologicznej, tj. gen *Kr1* na chromosomie 5B, gen *Kr2* — na 5A i gen *Kr3* na chromosomie 5D (Riley i Chapman, 1967; Krolow, 1970; Fedak i Jui, 1982). Kolejne badania Luo i wsp. (1992) udowodniły obecność u pszenicy czwartego genu krzyżowalności *Kr4*, który zidentyfikowano na chromosomie 1A. Spośród genów *Kr1*, *Kr2*, *Kr3*, *Kr4* najsilniejszy efekt wywołuje gen *Kr1*, natomiast najslabszy *Kr3*. Geny te w dominującej postaci hamują zdolność do zawiązywania ziaren F_1 , odmiany zaś o najlepszej krzyżowalności mają je w recesywnej formie. Różny stopień zawiązywania ziaren F_1 w krzyżowaniach oddalonych wynika z różnej ich kombinacji. I tak w krzyżowaniach pszenicy z żytem i jęczmieniem występują 4 efektywne kombinacje genów *Kr1*, *Kr2* dające różny procent osadzenia ziarniaków F_1 : homozygoty dominujące *Kr1 Kr1 Kr2 Kr2* — 0%–10% ziaren; heterozygoty *Kr1 Kr1 kr2 kr2* — 10%–30% ziaren; *kr1 kr1 Kr2 Kr2* — 30%–50% ziaren; i homozygoty recesywne *kr1 kr1 kr2 kr2* — powyżej 50% ziaren (Lein, 1943). Podział ten nie jest dokładny, nie uwzględnia, bowiem modyfikującego działania pozostałych genów, tj. *Kr 3* i *Kr 4* jak również wpływu genów krzyżowalności komponentu ojcowskiego na stopień zawiązywania ziaren F_1 .

Wykorzystanie systemu genów *Kr* w hybrydyzacji introgresywnej polega na użyciu genotypu recesywnego *kr1 kr1 kr2 kr2* pszenicy *T. aestivum* L. do uzyskania mieszańców pomostowych (F_1 -bridge). Homozygoty recesywne *kr1 kr1 kr2 kr2* występują sporadycznie w odmianach pszenicy. Pierwszą na świecie zidentyfikowaną homozygotą recesywną (*kr1 kr1 kr2 kr2*) była odmiana Chinese Spring (Riley, Chapman, 1967). Kolejne genotypy recesywne zidentyfikowano również w odmianach chińskich. Wśród 118 odmian Luo i wsp. (1993) znaleźli 44 odmiany o genotypach homozygotycznych recesywnych (*kr1 kr1 kr2 kr2*), z których 14 odmian wykazywało nawet wyższą krzyżowalność od odmiany Chinese Spring.

W naszych doświadczeniach, wśród grupy badanych 15 odmian i rodów pszenicy ozimej skrzyżowanych z 5 odmianami żyta nie znaleziono genotypu recesywnego (Kluska i Pilch, 1995). Kierując się klasyfikacją Leina (1943) badane odmiany i rody można było zaklasyfikować do 2 grup: do pierwszej grupy o genotypie *Kr1 Kr1 kr2 kr2* zaliczono tylko ród TAW 5466-74, który wykazywał we wszystkich kombinacjach z żytem najwyższą krzyżowalność (14,5% ziaren F_1), do drugiej zaś grupy o genotypie dominujących homozygot (*Kr1 Kr1 Kr2 Kr2*) należało 14 pozostałych odmian i rodów pszenicy, tj. Hollandia 5, Mironowska 808, Liwilla, KBH 251, Koda, Lanca, CHD 321-77, Begra, Panda, CHD 521-77, Monopol, Helios, Granada, Emika. Obserwowano u nich od 2,4 do 7,2% zawiązanych ziaren F_1 .

Również w grupie 365 odmian i rodów pszenicy jarej tetraploidalnej *T. durum* Desf. pochodzenia meksykańskiego skrzyżowanych przez nas z odmianami i rodami żyta nie było genotypu recesywnego pszenicy (Pilch, 2001).

PODSUMOWANIE

W naszych pracach (Pilch, 1996, 1997, 2002 a, b, 2004; Pilch, Głowacz, 1997) stosowany jest mechanizm recesywny genu *ph 1* homeologicznej koniugacji oparty na liniach monosomicznych (*Ph1 ph 1*) i mutacji (*ph 1 ph 1*) odmian:

- mono-5B Chinese Spring (*Ph1 ph 1*),
- mono-5B Drabant (*Ph1 ph 1*),
- mono-5B Jara (*Ph1 ph 1*),
- mono-5B Favorit (*Ph1 ph 1*)
- mutant Chinese Spring (*ph 1b ph 1b*).

Sposób wykorzystania monosomiców ($2n = 41$) i mutantu disomicznego ($2n = 42$) w otrzymaniu mieszańców pomostowych (F_1 -bridge) w krzyżowaniach międzygatunkowych i międzyrodzajowych przedstawiono na rysunkach 1, 2. Dla przykładu podano gatunek obcy 42-chromosomowy bez genu *Ph*. Gamety monosomiczne ($n = 20$) z delecją chromosomu 5B i genu *Ph1* dają efekt *ph 1*. W obu postępowaniach w mejozie mieszańców "F₁-bridge" następuje koniugacja homeologiczna chromosomów inicjowana obecnością *ph 1*. W przypadku stosowania mono-5B zachodzi ona jedynie u osobników $2n = 41$ (rys. 1). Na tym etapie zachodzi możliwość introgresji obcego DNA za pomocą translokacji do genomu *T. aestivum* L. Zabezpieczenie introgresji następuje w BC₁ poprzez przywrócenie układu homozygotycznego *Ph1 Ph1*.

Z przedstawionego porównania wynika łatwość stosowania mutantu *ph 1b* Chinese Spring albowiem posiada on $2n = 42$ chromosomów, co eliminuje wykonywanie żmudnej selekcji cytologicznej genotypów $2n = 41$ *ph 1* w "F₁-bridge", jak to ma miejsce w przypadku systemu monosomicznego ($2n = 41$). Jednak zachodzi konieczność selekcji mejotycznej w BC₁ do oddzielenia genotypów $2n = 42$ *ph 1b Ph1* o koniugacji częściowo homeologicznej z obecnością multiwalentów, czyli większych zaburzeniach (gorsza płodność kłosów) od genotypów $2n = 42$ *Ph1 ph1* (*ph1* jako efekt gatunku obcego) o koniugacji lepszej (biwalentnej), w której koniugują chromosomy homologiczne pod kontrolą genu *Ph 1* (lepsza płodność w kłosach).

mono-5B <i>T. aestivum</i> L. (2n = 41) <i>ph 1 Ph1</i>	×	Gatunek obcy Alien species (2n = 42) <i>ph1 ph1</i>	→	F ₁ bridge 2n = 42 2n = 41	×	<i>T. aestivum</i> L. (2n = 42) <i>Ph1 Ph1</i>
Gamety Gametes n = 21 <i>Ph1</i>	×	n = 21 <i>ph 1</i>	→	Selekcja cytologiczna Cytological selection 2n = 42 <i>Ph1 ph 1</i> Eliminacja Elimination		
N = 20 <i>ph 1</i>	×	n = 21 <i>ph 1</i>	→	2n = 41 <i>ph1 ph 1</i> Selekcja Selection n = 20 <i>ph 1</i>	×	Selekcja cytologiczna Cytological selection n = 21 <i>P1</i> → 2n = 41 <i>ph 1 Ph1</i> Samozapylenie i selekcja Self-pollination and selection 2n = 42 <i>Ph1 Ph1</i>
				n = 21 <i>ph1</i>	×	n = 21 <i>Ph1</i> → 2n = 42 <i>Ph1 Ph1</i> Eliminacja Elimination

Rys. 1. Wykorzystanie systemu genetycznego mono- 5B *T. aestivum* L. (*Ph1 ph 1*) w uzyskaniu mieszańców "F₁-bridge" pszenicy *T. aestivum* L. z gatunkami obcymi

Fig. 1. Utilization of the genetic system mono-5B *T. aestivum* L. (*Ph1 ph 1*) in obtaining the F₁-bridge hybrids of wheat *T. aestivum* L. with the alien species

Z powodu recesywnych genów krzyżowalności w układzie homozygotycznym (*kr1 kr1 kr2 kr2*) jak też wytworzonych genotypów z recesywnymi genami systemu homeologicznej koniugacji *ph 1* w postaci dostępnych linii monosomicznych 2n = 41(*Ph1 ph 1*), nullisomicznych 2n = 40 i mutacji 2n = 42 (*ph 1 ph 1*) odmiana Chinese Spring stała się w naszych pracach podstawowym narzędziem w przełamywaniu barier krzyżowalności pomiędzy gatunkiem *T. aestivum* L. a innymi gatunkami z rodziny *Poaceae*, a tym samym i w uzyskiwaniu ziaren mieszańcowych F₁. Z tego też powodu widnieje w rodowodach prawie wszystkich mieszańców i linii przez nas wytworzonych, pomimo że wnosi w warunkach klimatyczno-glebowych Polski wiele niekorzystnych cech, jak podatność na porażanie chorobami, ma bardzo krótki kłós, drobne ziarno, niską masę ziarna z kłosa i masę 1000 ziaren. Pomimo tak wielu niekorzystnych cech użytkowych odmiana ta jest wykorzystywana jako dogodny wzorzec genetyczny dla identyfikowania introgresji pochodzących z gatunków obcych przydatnych w hodowli materiałów zarówno pszenicy ozimej, jak i jarej *T. aestivum* L.

Mutant <i>T. aestivum</i> L. (2n = 42) <i>ph1b ph 1b</i>	×	Gatunek obcy Alien species (2n = 42) <i>ph1 ph1</i>	→	F ₁ bridge 2n = 42 <i>ph 1b</i>	×	<i>T. aestivum</i> L. (2n = 42) <i>Ph1 Ph1</i>
Gamety Gametes n = 21 <i>ph 1b</i>	×	n = 21 <i>ph 1</i>	→	Selekcja cytologiczna Cytological selection 2n = 42 <i>ph1b ph 1</i>	×	Selekcja mejozy Meiotic selection
				n = 21 <i>ph 1b</i>	×	n = 21 <i>Ph1</i> → 2n = 42 <i>ph1b Ph1</i> Samozapylenie i selekcja Self-pollination and selection 2n = 42 <i>Ph1 Ph1</i>
				n = 21 <i>ph 1</i>	×	n = 21 <i>Ph1</i> → 2n = 42 <i>ph1 Ph1</i> Eliminacja Elimination

Rys. 2. Wykorzystanie systemu genetycznego mutantu Chinese Spring (*ph 1b ph 1b*) w uzyskaniu mieszańców "F₁-bridge" pszenicy *T. aestivum* L. z gatunkami obcymi
Fig. 2. Utilization of the genetic system of mutant Chinese Spring (*ph 1b ph 1b*) in obtaining the F₁-bridge hybrids of wheat *T. aestivum* L. with the alien species

LITERATURA

- Anderson E. 1949. Introgressive hybridization. London, Chapman and Hall.
- Chapman V., Miller T. E. 1981. The location of a gene affecting meiotic chromosome pairing at low temperature in *Triticum aestivum*. Z. Pflanzenzüchtg. 86: 50 — 55.
- Chen P.D., Tsujimoto H., Gill B.S. 1994. Transfer of *Ph I* genes promoting homoeologous pairing from *Triticum speltoides* to common wheat. Theor. Appl. Genet. 88: 97 — 101.
- Dhaliwal H. S. 1977. The *Ph* gene and the origin of tetraploid wheats. Genetica, 47, 3: 177 — 182.
- Dover G. A., Riley R. 1972. Prevention of pairing of homoeologous meiotic chromosomes of wheat by an activity of supernumerary chromosomes of *Aegilops*. Nature 240: 159 — 161.
- Driscoll C. 1972. Genetic suppression of homoeologous pairing in hexaploid wheat. Can. J. Genet. Cytol. 14: 39 — 42.
- Driscoll C. J., Jensen N. F. 1963. A genetic method for detecting induced intergeneric translocations. Genetics 48: 459 — 468.
- Dvorak J., Chen K. C., Giorgi B. 1984. The C-banding pattern of a *Ph*-mutant of durum wheat. Can. J. Genet. Cytol. 26: 360 — 363.
- Evans G. M., Macefield A. J. 1973. The effect of B chromosomes on homoeologous pairing in species hybrids. 1. *Lolium temulentum* × *Lolium perenne*. Chromosoma 41: 63 — 73.
- Fedak G., Jui P.Y. 1982. Chromosomes of Chinese Spring wheat carrying genes for crossability with Betzes barley. Can. J. Genet. Cytol. 24: 227 — 233.
- Feldman M. 1966. The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 55: 1447 — 1453.
- Giorgi B. 1978. A homoeologous pairing mutant isolated in *T. durum* cv. "Cappellei". Mutat. Breed. Newsl. 11: 4 — 5.

- Hayter A. M., Riley R. 1967. Duplicate genetic activities affecting meiotic chromosome pairing at low temperatures in *Triticum*. *Nature* 216, No. 5119: 1028 — 1029.
- Kimber G. 1967. The incorporation of the resistance of *Aegilops ventricosa* to *Cercospora herpotrichoides* into *Triticum aestivum*. *J. Agric. Sci. Camb.* 68: 373 — 376.
- Kluska T., Pilch J. 1995. Krzyżowanie odmian i rodów pszenicy heksaploidalnej *Triticum aestivum* L. z żytem diploidalnym *Secale cereale* L. i uzyskanie form pierwotnych pszenżyta oktoploidalnego. *Biul. IHAR* 194: 53 — 61.
- Krolow K. D. 1970. Untersuchungen über die Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 64: 44 — 72.
- Lein A. 1943. Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Z. Vererbungsl.* 81: 28 — 61.
- Leley T. 1976. The effect of supernumerary chromosomes of rye on homoeologous pairing in hexaploid wheat. *Z. Pflanzenzüchtg.* 77: 281 — 285.
- Luo M. C., Yen C., Yang J. L. 1992. Crossability percentage of bread wheat landraces from Sichuan province China with rye. *Euphytica* 61: 1 — 7.
- Luo M. C., Yen C., Yang J. L. 1993. Crossability percentages of bread wheat landraces from Shaanxi and Henan provinces, China with rye. *Euphytica* 67: 1 — 8.
- Mello-Sampayo T. 1971. Genetic regulation of meiotic chromosome pairing by chromosome 3D of *Triticum aestivum*. *Nature New Biol.* 230: 22 — 23.
- Pilch J. 1996. Performance of interspecific and intergeneric hybrids of *Triticum aestivum* L for wheat improvement. Part I. Performance of winter generations F₃ — F₅ of *T. aestivum* L. with *Triticum* {2x, 4x}, *Aegilops* {2x}, and *Elymus* {4x} species in respect of some characters of spike. *Plant Breed. Seed Sci.*, vol. 40, No. 3/4: 73 — 62.
- Pilch J., Głowacz E. 1997. Międzygatunkowe i międzyrodzajowe krzyżowania jako sposób ulepszania cech kłosa w hodowli pszenicy heksaploidalnej *Triticum aestivum* L. *Biul. IHAR* 204: 15 — 31.
- Pilch J. 2001. Crossability effects of spring wheat (*Triticum durum* Desf.) with rye (*Secale cereale* L.) genotypes. *Plant Breeding Seed Sci.* vol. 45, No. 2: 33 — 43.
- Pilch J. 2002 a. Wartość technologiczna introgressywnych form pszenicy ozimej (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 223/224: 95 — 109.
- Pilch J. 2002 b. Transformacje cech kłosa pszenicy *Triticum aestivum* L. z wykorzystaniem międzygatunkowej i międzyrodzajowej hybrydyzacji. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, zesz. 488: 207 — 213.
- Pilch J. 2004. Wykorzystanie hybrydyzacji introgressywnej w podwyższaniu wartości technologicznej ziarna pszenicy ozimej *Triticum aestivum* L. *Pam. Puł.* 135: 247 — 257.
- Qu L. J., Foote T. N., Roberts M. A., Money T. A., Aragon-Alcaide L., Snape J. W., Moore G. 1998. A simple PCR-based method for scoring the *ph1b* deletion in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 96: 376 — 375.
- Riley R., Chapman V. 1958. Genetic control of the cytologically diploid behavior of hexaploid wheat. *Nature* 182: 713 — 715.
- Riley R. 1960. The diploidization of polyploid wheat. *Heredity* 15: 407 — 429.
- Riley R. 1966. The genetic regulation of meiotic behavior in wheat and its relatives. In: MacKay J. (ed.) *Proc. 2nd Int. Wheat Genet. Symp. Hereditas* 2 (Suppl): 395 — 408.
- Riley R., Chapman V. 1967. The inheritance in wheat of crossability with rye. *Genet. Res.* 9: 259 — 267.
- Riley R., Kimber G., Chapman V. 1961. Origin of genetic control of diploid-like behavior of polyploid wheat. *J. Hered.* 52: 22 — 25.
- Riley R., Chapman V., Miller T. E. 1973. The determination of meiotic chromosome pairing. *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Univ. Columbia. MO.*: 731 — 738.
- Romero C., Lacadena J. R. 1980. Interaction between rye B-chromosomes and wheat genetic systems controlling homoeologous pairing. *Chromosom (Berl.)* 80: 33 — 48.
- Sears E. R. 1954. The systematic, cytology and genetics of wheat. *Res. Bull. Mis. Agric. Exptl. Stat.* 572: 1 — 58.
- Sears E. R. 1956. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. *Brookhaven Symposia in Biology* 9: 1 — 22.
- Sears E. R. 1976. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Ann. Rev. Genet.* 10: 31 — 51.

- Sears E. R. 1977. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 19: 585 — 593.
- Sears E. R. 1981. Transfer of alien genetic material to wheat. In: Evans IT, Peacock WI (eds.) *Wheat science — today and tomorrow*. Cambridge Univ. Press. UK: 75 — 89.
- Sears E. R. 1982. A wheat mutation conditioning an intermediate level of homoeologous chromosome pairing. *Can. J. Genet. Cytol.* 24: 715 — 719.
- Sears E. R. 1984. Mutations in wheat that raise the level of meiotic chromosome pairing. In: *Gene manipulation in plant improvement*. Stadler Genet. Symp., 16th. Plenum Press, New York (Ed. Gustafson J. P.): 295 — 300.
- Segal G., Liu B., Vega J. M., Abbo S., Rodova M., Feldman M. 1977. Identification of a chromosome-specific probe that maps within the *Ph1* deletions in common and durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* 94: 968 — 970.
- Xie D. X., Devos K. M., Moore G., Gale M. D. 1993. RFLP-based genetic maps of the homoeologous group 5 chromosomes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 87: 70 — 74.