

MAGDALENA GUT

Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie

Odporność zbóż na porastanie przedżniwne — problemy i perspektywy

Cereals' resistance to preharvest sprouting — problems and perspectives

Poprawa odporności na porastanie jest ważnym celem programów hodowlanych. Jest jednak trudna do osiągnięcia, ponieważ odporność na porastanie jest cechą kompleksową, modyfikowaną przez warunki pogodowe panujące przed i podczas żniw. Celem niniejszej pracy było przedstawienie problemów i perspektyw związanych z hodowlą nieporastających odmian zbóż. Omówiono prace prowadzone w Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w latach 1996–2001 oraz przedstawiono krótki przegląd nowych badań z tej dziedziny.

Słowa kluczowe: porastanie przedżniwne, pszenica, pszenżyto

Improving resistance to preharvest sprouting is an important target of breeding programs, but this goal is difficult to achieve, because the preharvest sprouting resistance is a complex trait influenced by the weather before and during harvest time. The aim of this paper was presentation of some problems and perspectives of breeding forms resistant to preharvest sprouting. The investigation carried out in Plant Breeding and Acclimatization Institute Department of Cereals in the years 1996–2001 and a short review of some new papers in this domain are reported.

Key words: preharvest sprouting, triticale, wheat

WSTĘP

Porastanie przedżniwne stanowi poważny problem hodowców i plantatorów zbóż w wielu krajach. Jak donoszą Lunn i wsp. (2001) klasyczne porastanie jest głównym powodem uszkodzeń komercyjnych upraw w Wielkiej Brytanii. Niezadowalający poziom tej cechy u pszenic australijskich sygnalizują również Gatford i wsp. (2002). O randze i zasięgu problemu świadczą najlepiej międzynarodowe sympozja poświęcone wyłącznie temu zagadnieniu. Z doświadczeń prowadzonych w latach 1996–2001 w Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie wynika, że zrejonizowane u nas odmiany pszenżyta były raczej słabo odporne na porastanie (średnio 4,8 stopnia przy bonitacji widocznego porastania w kłosach w 9-stopniowej skali). W przypadku pszenicy sytuacja przedstawiała się nieco lepiej — średnia odporność zrejonizowanych odmian tego gatunku ocenianych analogicznie jak odmiany pszenżyta wynosiła 6,2 stopnia. Z danych

Centralnego Ośrodka Badań Odmian Roślin Uprawnych wynika, że większość rodów hodowlanych pszenicy ozimej, ocenianych w latach 1997–1999 w ramach doświadczeń przedrejestrowych należało uznać za porastające lub silnie porastające (Kaczyński, 2000). Można, zatem sądzić, że porastanie przedźniwne tak pszenicy jak i pszenżyta jest problemem dość istotnym także i w naszych warunkach. Celem niniejszego opracowania było ukazanie podstawowych problemów związanych z wprowadzeniem do uprawy nieporastających odmian pszenicy i pszenżyta oraz perspektyw, jakie w tej dziedzinie stwarzają badania naukowe ostatnich lat.

PODSTAWOWE PROBLEMY W HODOWLI ODPORNYCH NA PORASTANIE ODMIAN ZBÓŻ

Przyczyn nikłego postępu w uzyskiwaniu form odpornych na porastanie należy upatrywać przede wszystkim w znanym od dawna fakcie, że jest to cecha kompleksowa, a każdy z tworzących ją elementów jest silnie modyfikowany przez czynniki środowiska, działające na rośliny zarówno przed, jak i podczas żniw (Stoy, 1992). Istotny wpływ na ocenę odporności na porastanie może mieć także rodzaj zastosowanego testu oraz warunki, w których był prowadzony (Wu i Carver, 1999; Mares i in., 2000). Stwarza to konieczność prowadzenia atestacji w ściśle kontrolowanych i stabilnych warunkach laboratoryjnych, co niewątpliwie stanowi utrudnienie i podnosi nakłady konieczne dla wyhodowania nieporastających form.

Reasumując, brak odpowiedniego testu, pozwalającego na masową ocenę pod tym względem wczesnych pokoleń materiałów hodowlanych oraz dostęp do odpowiednich źródeł tej cechy ciągle jeszcze są podstawowym problemem utrudniającym uzyskanie zadowalających wyników w hodowli odpornych na porastanie odmian zbóż.

METODY OCENY PORASTANIA

Identyfikacja genotypów z poprawioną odpornością na porastanie od szeregu lat opiera się na różnych wariantach dwóch podstawowych testów:

- porastania odciętych kłosów poddanych nawilżaniu,
- kiełkowania wymłóconych ziaren.

Podejście pierwsze jest przybliżeniem warunków polowych, ale indukowany deszcz następujący tuż po fizjologicznej dojrzałości jest w pewnym sensie pod kontrolą (Paterson i in., 1989). Oznaczenia tego rodzaju uwzględniają hamujące kiełkowanie substancje umiejscowione w tkance plew (Salmon i in., 1986) oraz fizyczne bariery chroniące przed przenikaniem wody do kłosa np. okrywa woskowa lub długie wyłapujące wodę ości.

Podejście drugie jest właściwie bezpośrednim pomiarem okresu spoczynku nasion kontrolowanego przez zarodek i być może modyfikowanego przez endogenne inhibitory w otrębach (Morris i Paulsen, 1988). Ponadto skojarzony wpływ trzech genów kontrolujących kolor nasion sprawia, że testy kiełkowania prawdopodobnie odbijają genetyczne różnice w podatności na te inhibitory (Mc Crate i in., 1982).

Porastanie przedźniwne jest również często mierzone aktywnością α -amylazy lub liczbą opadania oznaczaną testem Hagberga (1961), który wskazuje poziom aktywności tego enzymu w zawiesinie mąki w wodzie.

Testy na odciętych kłosach i testy kiełkowania dają wyniki pod ścisłą genetyczną kontrolą i z wysokim stopniem interakcji pod warunkiem, że kłosy są ścinane w tym samym stadium dojrzałości (zazwyczaj w dojrzałości fizjologicznej), aby zminimalizować wpływ różnego spoczynku (Paterson i in., 1989; De Pauw Mc Caig, 1991; Hucl 1994; Trethowan, 1995). W praktyce wspomniane wyżej testy stosowane są równocześnie lub zamiennie, co nie zawsze jest słuszne. Z wcześniejszych prac nie wynika, który test jest lepszy. Nowsze badania idą, zatem w kierunku określenia korelacji między różnymi oznaczeniami (Humphreys, Noll, 2002) oraz opracowania takiego sposobu selekcji, który pozwoliłby przewidzieć potencjalne porastanie w warunkach polowych (Wu i Carver, 1999). Prognozowanie takie jest jednak bardzo utrudnione, ze względu na modyfikowanie odporności przez czynniki środowiska i silne interakcje genotypowo-środowiskowe obserwowane w doświadczeniach polowych (Torada i in., 1999; Torada, Amano, 2002)

Nie można także wykluczyć, iż zmienność odporności na porastanie obserwowana w obrębie gatunku *Triticum aestivum* L. została już w znacznym stopniu wykorzystana i osiągnięcie znaczącego postępu w tej dziedzinie klasycznymi metodami będzie bardzo trudne lub wręcz niemożliwe.

PRACE REALIZOWANE W INSTYTUCIE HODOWLI I AKLIMATYZACJI ROŚLIN

Wprowadzane do uprawy genotypy muszą charakteryzować się kompleksem korzystnych parametrów. Ustalenie współzależności między odpornością na porastanie a innymi cechami użytkowymi branymi pod uwagę przy selekcji jest dla hodowcy zagadnieniem dość istotnym. Prace prowadzone w ostatnich latach w Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie dotyczyły właśnie tego problemu. W badaniach skoncentrowano się na pszenicy i pszenżycie, gdyż są to gatunki, w których cecha ta ma duże znaczenie. Badano współzależności między odpornością na porastanie a wysokością roślin i wczesnością mierzoną liczbą dni od 1 maja do kłoszenia i dojrzewania. W przypadku pszenicy wzięto także pod uwagę masę 1000 ziaren, odporność polową na mączniaka, rdzę brunatną, septoriozę liści i septoriozę kłosa, a w przypadku pszenżyta cechy technologiczne — liczby opadania i sedymentacji oraz zawartość białka w ziarnie (Wojas, Gut, 2002; Grzesik i in., 2003).

Nie stwierdzono ani korelacji fenotypowych, ani genotypowych między odpornością na porastanie a pozostałymi cechami pszenicy. Natomiast, w pszenżycie zależności takie wystąpiły. Współczynniki genetycznego uwarunkowania badanych cech pszenżyta były wysokie, można zatem stwierdzić, że korelacje fenotypowe wynikały z uwarunkowań genetycznych.

Uzyskane wyniki sugerują, że selekcja rodów pszenicy pod względem odporności na porastanie powinna być prowadzona niezależnie. W przypadku pszenżyta należy uwzględnić silniejszą skłonność do porastania form wysokich i wcześniej rozpoczynających kwitnienie. Niezbyt wysokie, ale istotne korelacje genotypowe między odpornością

na porastanie a liczbą sedymentacji i zawartością białka pozwalają spodziewać się łatwiejszego uzyskania rodów łączących te cechy.

Współczynniki genetycznego uwarunkowania H odporności na porastanie pszenicy (Wojas, Gut, 2002) i pszenżyta (Grzesik i in., 2003) były wysokie i wynosiły odpowiednio 0,76 i 0,90, co sugeruje, że selekcja na tę cechę powinna być skuteczna w odniesieniu do obu gatunków.

NOWE KIERUNKI BADAŃ

Nowsze prace nad odpornością na porastanie ukierunkowane są na poszukiwanie ułatwiających selekcję markerów oraz poszerzenie zmienności genetycznej przez wykorzystanie gatunków dzikich bądź w klasycznych krzyżowaniach, bądź z zastosowaniem inżynierii chromosomowej i genetycznej. Nieodzownym warunkiem skutecznych manipulacji na poziomie chromosomów i genów jest znajomość genów kontrolujących, korzystne z punktu widzenia hodowli, cechy oraz ich lokalizację na chromosomach. Dlatego coraz częściej podejmowane są badania nad sporządzeniem map genetycznych poszczególnych chromosomów, a nawet całych genomów.

Wykorzystanie gatunków dzikich

Gatunki dzikie mogą stanowić dobre źródło nowej zmienności wielu korzystnych z punktu widzenia praktyki cech, w tym także odporności na porastanie. Nic dziwnego zatem, że prace tego rodzaju spotyka się w literaturze coraz częściej.

Sz szczególnie korzystna jako źródło zmienności genetycznej jest *Triticum tauschii* (Coss.) Schmahl uważana za przodka genomu D heksaploidalnej pszenicy chlebowej. Prawdopodobnie z tego faktu wynika łatwość wkomponowania posiadanej przezeń zmienności do pszenicy heksaploidalnej przez genetyczne rekombinacje z chromosomami jego genomu D. Gatunek ten ma liczne mechanizmy odporności na porastanie nadające się do włączenia do odmian komercyjnych — na przykład zawarty w plewach, rozpuszczalny w wodzie inhibitor kiełkowania (Gatford i in., 2002).

Stwierdzono również, że linie uzyskane z krzyżowania *Triticum sphaerococcum* z pszenicami uprawnymi odznaczały się głębszym i dłuższym okresem spoczynku niż użyte do krzyżowań odmiany (Mares i in., 2002).

Prac dotyczących tych zagadnień u pszenżyta jest w literaturze niewiele, jest to bowiem gatunek znacznie trudniejszy niż pszenica. Jednak takie badania są prowadzone, a przykładem może tu być praca Sodkiewicza i wsp. (1999), której celem było wykazanie jak wprowadzenie genu odpowiedzialnego za odporność na porastanie dojrzałych kłosów *Triticum monococcum* wpływało na liczbę opadania w introgresywnych liniach pszenżyta.

Morfologiczne markery odporności na porastanie

Odporność na porastanie często kojarzy się z cechami kłosa lub ziarna. Niektóre z nich uważane są nawet za morfologiczne markery tej cechy. Klasycznym przykładem jest tu czerwona barwa ziarna lub kłosa związana z genem *R* odporności na porastanie. Znana jest również lokalizacja genów warunkujących niektóre cechy morfologiczne uważane za markery odporności na porastanie (tab. 1). Selekcja w oparciu o te markery może jednak okazać się zawodna, gdyż bardzo często korelacja „odporność na porastanie — marker”

nie ma charakteru ogólnej prawidłowości, lecz jest związana z konkretną populacją. Przykładem mogą tu być porastające pszenice czerwono ziarniste i odporne na porastanie pszenice białe. Zdarza się również połączenie odporności na porastanie z cechą z punktu widzenia hodowli niekorzystną — przedłużony okres spoczynku obserwowany u mieszańców *Triticum aestivum* × *Triticum sphaerococcum* był sprzężony z pokrojem roślin i cechami ziarna typu *sphaerococcum* (Mares i in., 2002).

Tabela 1

Morfologiczne markery odporności na porastanie pszenicy heksaploidalnej
Morphological markers of preharvest-sprouting resistance of hexaploid wheat

Cecha Trait	Gen/geny Gen/genotypes	Lokalizacja Location	Literatura References
Ości Awns	<i>Hd</i> <i>B1</i> <i>B2</i>	4BS 5AL 6BL	Flintham i in. (2002)
Maczugowatość kłosa Club ear habit	<i>C</i>	2DL	King pp. 27-60 in Derera (1989)
Woski epikutikuli Epicuticular waxes		2B i 2D	King, von Wettstein-Knowles (2000)
Karłowatość Dwarfing	<i>Rht</i> *	4B i 4D	Mrva, Mares (1996), Flintham i in. (1997)

* Redukcja aktywności alfa-amylazy bez wpływu na kiełkowanie

* Germination not influence by reduction of α -amylase activity

W dostępnej literaturze nie spotkano prac dotyczących morfologicznych markerów odporności na porastanie pszenżyta. Istotne korelacje tak fenotypowe jak genotypowe między odpornością na porastanie a licznymi cechami użytkowymi wykazane przez Grzesik i wsp. (2003) sugerują jednak, iż podjęcie takich badań mogłoby okazać się pożyteczne.

Geny warunkujące odporność na porastanie

Dotychczas znane są trzy geny główne warunkujące odporność na porastanie: *Phs* — zlokalizowany na krótkim ramieniu chromosomu 4A (4AS) oraz *Vp1* i *R*, którym przypisuje się potrojone homeoloci na długich ramionach chromosomów 3 grupy (Flintham i in., 2002; Gale i in., 2002). Opisano również geny kontrolujące aktywność alfa-amylazy: α -*amy1*, α -*amy2* i α -*amy3* zlokalizowane odpowiednio na długich ramionach chromosomów grup 5, 6, 7 (Zanetti i in., 2000).

Uważa się, że gen *R* — związany jest z czerwonym kolorem ziarna. Duża ilość prac dotyczących kukurydzy wykazała, że funkcją białka Vp-1 jest zarówno aktywacja transkrypcji specyficznych genów związanych z dojrzewaniem embrionu (McCarty, 1995), jak i represja transkrypcji genów związanych z kiełkowaniem, a szczególnie represja transkrypcji promotorów alfa-amylazy (Hoecker i in., 1995). Produkty genów α -*amy1*, α -*amy2* obserwowano podczas kiełkowania, natomiast białko kodowane przez α -*amy3* znajdowano okazjonalnie jedynie we wczesnych etapach różnicowania ziarna (Gale i Ainsworth, 1984; cyt. za Zanetti, 2000).

Flintham i wsp. (2002) oraz Gale i wsp. (2002) podsumowali niezależnie badania różnych autorów dotyczące *loci* genów uwikłanych w kontrolę odporności na porastanie.

Z prac przedstawionych przez obu autorów wynika, że w kontrolę odporności na porastanie pszenicy heksaploidalnej zaangażowane są prawie wszystkie chromosomy.

Warte uwagi są niewątpliwie badania Zanetti i wsp. (2000) w wyniku, których powstała szczegółowa mapa genów i markerów molekularnych związanych z kontrolą aktywności alfa-amylazy i liczby opadania, a także praca Varshney i wsp. (2001) w wyniku, których powstała dokładna mapa chromosomów 2DL, 6BS i 7DL niosących QTL zarówno zawartości białka w ziarnie, jak i odporności na porastanie.

Prace te wprowadzie nie znajdują jeszcze na razie bezpośredniego zastosowania w hodowli, mogą jednak dostarczyć cennych wskazówek przy podejmowaniu nowych tematów badawczych.

LITERATURA

- De Pauw R. M., Mc Caig T. N. 1991. Components of variation heritabilities and correlation for indices of sprouting tolerance and seed dormancy in *Triticum* ssp. *Euphytica* 52: 221 — 229.
- Derera N. F. (ed.). 1989. Preharvest Field Sprouting in Cereals. CRC Press Inc., Boca Raton, USA.
- Flintham J., Adlam R., Bassoi M., Holdsworth M., Gale M. 2002. Mapping genes for resistance to sprouting damage in wheat. *Euphytica* 126: 39 — 45.
- Flintham J. E., Angus W. J., Gale M. D. 1997. Heterosis over dominance for grain yield and alpha-amylase activity in F₁ hybrids between near-isogenic *Rht* dwarf and tall wheat. *J. Agric. Sci.* 129: 371 — 378.
- Gale M. D., Flintham J. E., Devos K. M. 2002. Cereal comparative genetics and pre-harvest sprouting. *Euphytica* 126: 21 — 25.
- Gatford K. T., Hearnden P., Ogbonnaya F., Eastwood R. F., Halloran G. M. 2002. Novel resistance to pre-harvest sprouting in Australian wheat from the wild relative *Triticum tauschii*. *Euphytica* 126: 67 — 76.
- Grzesik H., Gut M., Węgrzyn S., Cygankiewicz A. 2003. Genetyczne uwarunkowania niektórych cech pszenżyta ozimego. *Biul. IHAR* 226/227: 227 — 231.
- Hagberg S. 1960. A rapid method for determining alpha-amylase activity. *Cereal Chem.* 37: 218 — 222.
- Hagberg S. 1961. Note on a simple rapid method for determining alpha -amylase activity. *Cereal Chem.* 38: 202 — 203.
- Hoecker U., Vasil I. K., McCarty D. R. 1995. Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparous-1 of maize. *Genes Devel.* 9: 2459 — 2469.
- Hucl P. 1994. Repeatability of a simplified method for determining sprouting resistance in wheat. *Plant Varieties and Seeds* 7: 79 — 84.
- Humphreys D. G., Noll J. 2002. Methods for characterization of pre-harvest sprouting resistance in a wheat breeding program. *Euphytica* 126: 61 — 65.
- Kaczyński L. 2000. Pszenica ozima. W: Syntezy wyników doświadczeń odmianowych 1999. Zboża ozime, COBORU, Słupia Wielka, Z. 1163: 9 — 34.
- King R. W., von Wettstein-Knowles P. 2000. Epicuticular waxes and regulation of ear wetting and pre-harvest sprouting in barley and wheat. *Euphytica* 112: 157 — 166.
- Lunn G. D., Major B. J., Kettlewell P. S., Scott R. K. 2001. Mechanisms leading to excess alpha-amylase activity in wheat (*Triticum aestivum* L.) grain in the U.K. *J. Cereal Sci.* 33: 313 — 329.
- Mares D., Mrva K., Tan M. K., Sharp P. 2002. Dormancy in white-grained wheat: progress towards identification of genes and molecular markers. *Euphytica* 126: 47 — 53.
- Mc Crate, A. J., Nielsen M. T., Paulsen G. M., Heyne E. G. 1982. Relationship between sprouting wheat and embryo response to endogenous inhibition. *Euphytica* 31: 193 — 200.
- McCarty D. R. 1995. Genetic control and integration of maturation and germination pathways in seed development. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 71 — 93.
- Morris C. F., Paulsen G. M. 1988. Localization and physical properties of endogenous germination inhibitors in white wheat grain *Cereal Chem.* 65: 404 — 408.

- Mrva K., Mares D. J. 1996. Expression of late maturity α -amylase in wheat containing gibberelic acid insensitivity genes. *Euphytica* 88: 69 — 76.
- Paterson A. H., Sorrells M. E., Obendorf R. L. 1989. Methods of evaluation for preharvest sprouting resistance in wheat breeding programs. *Can. J. Plant Sci.* 69: 681 — 689.
- Salmon D. F., Helm J. H., Duggan T. R., Lakeman D. M. 1986. The influence of chaff extracts on the germination of spring triticale. *Agron. J.* 78: 863 — 867.
- Sodkiewicz W. 1999. Sprouting resistance and Falling Number values in introgressive triticale/*T. monococcum* lines. *Biologia Plantarum* 42 (4): 533 — 539.
- Stoy V. 1982. Progress and prospect in sprouting research. In: Third International Symposium on pre-harvest sprouting in cereals. Kruger J. E., LaBerge D. E. (ed.). Westview Press, Boulder, CO: 3 — 7.
- Torada A., Amano Y. 2002. Effect on seed coat color on seed dormancy in different environments. *Euphytica* 126: 99 — 105.
- Torada A., Amano Y., Ikeguchi S., Shibata S. 1999. Seed dormancy of white grained wheat under different environmental conditions. In: Eight International Symposium on Pre-harvest Sprouting in Cereals Association of Cereal Research. D. Weiter (ed.). Federal Centre for Cereal, Potato and Lipid Research. Detmold, Germany: 183 — 189.
- Trethowan R. M. 1995. Evaluation and selection of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) for pre-harvest sprouting tolerance. *Aust. J. Agric. Res.* 46: 463 — 474.
- Varshney R. K., Prasad M., Roy J. K., Röder M. S., Balyan H. S., Gupta P. K. 2001. Integrated physical maps of 2DL, 6BS and 7DL carrying loci for grain protein content and pre-harvest sprouting tolerance in bread wheat. *Cer. Res. Commun.* 29, 1-2: 33 — 40.
- Węgrzyn S., Gut M., Cygankiewicz A., Ptak B. 1991. Odporność rodów i odmian pszenicy (*Triticum aestivum* L.) na porastanie. Część I. Pszenica ozima. *Biul. IHAR* 180: 121 — 129.
- Wojas T., Gut M. 2002. Współzależności pomiędzy odpornością na porastanie a innymi cechami użytkowymi pszenicy ozimej (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 223/224: 87 — 93.
- Wu J., Carver B. F. 1999. Sprout damage and pre-harvest sprout resistance in hard white winter wheat. *Crop Sci.* 39: 441 — 447.
- Zanetti S., Winzeler M., Keller M., Keller B., Messmer M. 2000. Genetic analysis of pre-harvest sprouting resistance in a wheat $\times$ Spelt cross. *Crop Sci.* 40: 1406 — 1417.