

BOGUSŁAW ŁAPIŃSKIKrajowe Centrum Roślinnych Zasobów Genowych
Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Radzików

Anomalny powrót do kariotypów rodzicielskich w pokoleniu F₂ mieszańców pszenżyta tetraploidalnego z żytem tetraploidalnym

Anomalous restoration of parental karyotypes in F₂ progeny of some crosses between tetraploid triticale and tetraploid rye

W potomstwach czterech mieszańców F₁ tetraploidalnych form pszenżyta ($2n = 28$) z żytem tetraploidalnym ($4n = 28$), liczących łącznie 128 roślin, otrzymano jedynie dwie rośliny żyta $4n$. Pozostałe rośliny były pszenżytem, tetraploidalnym z wyjątkiem jednego osobnika z 38 chromosomami. Dokładnie zanalizowano metodą Giemsa liczbę chromosomów żyta i pszenicy u 57 roślin, w tym u 32 uzyskanych z kontrolowanego samozapylenia pokolenia F₁. Ponad 90% roślin pszenżyta miało pełny zestaw 14 chromosomów pszenicy, w pozostałych jeden lub dwa z nich były zastąpione przez chromosomy żyta. Brak było form substytucyjnych z większym udziałem chromosomów żyta, nie wykryto też międzygenomowych translokacji chromosomowych innych niż obecne w formach rodzicielskich. W odniesieniu do teoretycznego rozkładu zmienności, zbudowanego przy założeniach o niezależnej segregacji dla par homoeologów pszenica-żyto i o równych szansach przeżycia wszystkich typów gamet i zygot, częstość roślin w klasie z 14 chromosomami pszenicy była ponad 16000 razy za wysoka. Możliwy wpływ apomiksji w połączeniu z błędem identyfikacji F₁ był wykluczony w związku z normalną segregacją markerowego chromosomu 1R żyta z nietypowym układem prążków. Przy względnie wysokiej płodności mieszańców F₁, w granicach 40–45 ziaren z kłosa, nie można było wytłumaczyć nadreprezentacji pszenżyta z całym zestawem chromosomów pszenicy jedynie selekcją zygot i gamet. Wskazuje to na grupową segregację meiotyczną chromosomów pszenicy zamiast zakładanej niezależnej segregacji losowej. Niska frekwencja typów żytnich mogła mieć związek z samoniezgodnością i odpornością na jej wpływ tylko genotypów z kompletnym (lub prawie kompletnym) genomem pszenicy.

Słowa kluczowe: pszenżyto tetraploidalne, samoniezgodność, segregacja chromosomów, selekcja gamet, selekcja zygot, żyto tetraploidalne

Merely two tetraploid rye plants were found among 128 progeny plants of four F₁ hybrids between tetraploid triticale ($2n = 28$) and tetraploid rye ($4n = 28$). The remained plants were triticales, tetraploid with exception of one individual with 38 chromosomes. The numbers of wheat and rye chromosomes were precisely determined, with the Giemsa banding technique, for 57 plants, including 32 true F₂ obtained following the F₁ selfing. Over 90% of the tetraploid triticales had full complement of 14 wheat chromosomes, in the remained plants one or two wheat chromosomes were substituted for the rye ones. The substitution plants with a higher proportion of rye chromosomes were lacking. There were also no

cases of new intergenomic translocations different to those present in the parental forms. In relation to the theoretical distribution, based on the assumptions on independent segregation for wheat-rye pairs of homoeologues and on equal survival of all types of gametes and zygotes, the over-representation of the plants with 14 wheat chromosomes was 16000 — fold. The influence of a mistake at crossing could be excluded because of the normal segregation of a cytogenetically marked version of the 1R rye chromosome from the rye parent. Owing to a relatively high fertility of the F₁ generation (40–45 seeds per spike), the over-representation of triticales with the whole wheat genome could not be statistically explained by zygotic or/and gametic selection. The results suggest group segregation of wheat chromosomes in meiosis, rather than of the assumed independent segregation of each wheat-rye pair. The low frequency of rye plants could be related to self-incompatibility of karyotypes without the complement of wheat chromosomes.

Key words: gametic selection, meiotic segregation, self-incompatibility, tetraploid rye, tetraploid triticales, zygotic selection

WSTĘP

Pszenżyto tetraploidalne (X *Triticosecale* Wittmack, $2n = 4x = 28$) jest obiecującym materiałem do wzbogacania żyta w geny pszenicy. Składa się na to jego dobra krzyżowalność z żytem, zarówno diploidalnym jak i tetraploidalnym, względnie wysoka płodność uzyskiwanych mieszańców F₁ oraz występowanie w niektórych materiałach translokacji między homeologicznymi chromosomami pszenicy i żyta. Cenną zaletą takich hybrydowych chromosomów jest zdolność do wtórnych translokacji z chromosomami normalnymi, co umożliwia częste pojawianie się niewielkich interkalarnych wstawek, najbardziej pożądanych dla hodowli. Wyjątkową obfitość form zrekombinowanych chromosomów pszeniczno-żytnich wykryto w niektórych wtórnych liniach pszenżyta 4x (pokoleń F₅ i F₆) uzyskanych w wyniku krzyżowań pszenżyta 4x z żytem 4x, wykonanych w 1994 r. (Łapiński, 2002). Stanowiło to zachętę do powtórzenia podobnych krzyżowań w 2001 roku, z zamiarem zbadania znaczenia pierwszych pokoleń mieszańców dla homeologicznej rekombinacji chromosomów. Wydawało się, bowiem że najlepsze warunki do crossing-over między chromosomami pszenicy i żyta stwarza mejoza pokolenia F₁, ze względu na maksymalną możliwą liczbę dwugatunkowych biwalentów (siedem). Innym czynnikiem sprzyjającym tej koniugacji była trzykrotna przewaga liczby genomów żytnich nad pszenicznym. Prace Millera i Rileya (1972) wykazały, że skłonność do koniugacji homeologicznej w mieszańcach pszenicy i żyta wzrasta wraz ze wzrostem proporcji genomów komponenta żytniego. Poza tym genom pszeniczny form pszenżyta 4x zastosowanych do krzyżowań nie zawierał chromosomu 5B, nośnika genu *Ph1* znanego jako główny supresor koniugacji homeologicznej u pszenicy i pszenżyta 6x (Okamoto, 1957; Riley, Chapman, 1958). Mimo nagromadzenia tych sprzyjających czynników, mieszańce F₁ otrzymane w 2001 roku nie okazały się dobrym źródłem nowych translokacji pszeniczno-żytnich. Niniejsza praca przedstawia wyniki analiz cytogenetycznych i dyskusję nad możliwymi przyczynami.

MATERIAŁ I METODY

Linie pszenżyta tetraploidalnego zastosowanego do krzyżowań z żytem pochodziły z eksperymentalnej hodowli, w której jedna wybrana linia pierwotnego rekombinanta 4x (z krzyżowania pszenżyta 6x z żytem 2x) była wzbogacana w zmienność genetyczną z wielu form pszenżyta 6x i żyta 2x oraz poddawana selekcji w kierunkach poprawy wypełnienia kłosa i ziarna oraz innych cech ważnych rolniczo (Łapiński i in., 1996). W składzie chromosomowym tych linii, oprócz siedmiu par chromosomów żyta, występował prawie cały podwojony genom A z pszenicy, z wyjątkiem pary 7A substytuowanej przez parę 7B. Pszenżyta te były typu ozimego, z czym wiązała się obecność międzygenomowej translokacji 5AL/RL eliminującej dominujący gen jarości (*Vrn1*) z chromosomu 5A (Łapiński, Schwarzhacher, 1999).

Żytnimi partnerami do krzyżowań, wykonanych w roku 2001, były wtórne żyta 4x, które uzyskano jako rekombinanty z podobnej serii krzyżowań z 1994 roku. W tej poprzedzającej serii do krzyżowań wykorzystano tetraploidalne krótkosłome odmiany rumuńskie Napocal i Teku. Wtórne formy żyta 4x uznano za materiał najbardziej odpowiedni ze względu na sprawdzoną już funkcjonalność ich genotypów w obecności genomu pszenicznego.

Analizy cytogenetyczne zostały przeprowadzone metodą barwienia prążkowego w wersji dla prążków typu C. Przygotowanie materiałów oraz barwienie przebiegały zgodnie z procedurą opisaną przez Łukaszewskiego i Xu (1995). Metoda umożliwiała identyfikację chromosomów pszenicy i żyta, a także dawała szanse wykrycia pojedynczych translokacji pszeniczno-żytnich na większości ramion chromosomowych, ze względu na związany z taką translokacją ubytek terminalnego bloku heterochromatyny (z chromosomu żyta) lub jego pojawienie się (na chromosomie pszenicy). W związku z tym barwienie prążkowe było odpowiednią metodą do wstępnej selekcji hybrydowych chromosomów, po której miała nastąpić ich dokładniejsza analiza z wykorzystaniem metod cytogenetyki molekularnej.

Zgodność liczebności oczekiwanych z eksperymentalnymi badano testem χ -kwadrat.

WYNIKI I DYSKUSJA

Do analiz cytogenetycznych wykorzystano merystemy korzeniowe roślin uzyskanych w wyniku rozmnożenia pokolenia F_1 z czterech kombinacji krzyżowań. Dwie kombinacje: LO i LS reprezentowane były przez pokolenie F_2 uzyskane z kłosów izolowanych; w pozostałych dwóch kombinacjach: LN i LQ, rozmnożonych w warunkach wolnego zapylenia, możliwe było także spontaniczne krzyżowanie z pszenżytem 4x, żytem 4x lub innymi podobnymi mieszańcami F_1 z sąsiednich poletek.

Ogółem zanalizowano 128 roślin. Tylko dwie z nich miały kariotyp żyta 4x, pozostałe zawierały chromosomy pszenicy i żyta w mniej więcej równych proporcjach. W materiale tym nie wykryto zmian morfologii chromosomów wskazujących na obecność translokacji innych niż te, które były już wcześniej obecne w formach rodzicielskich. Negatywny wynik wydawał się zaskakujący w zestawieniu z wysoką częstością nowych translokacji,

dochodzącą do jednej na roślinę, w niektórych rodzinach pokoleń F_5 i F_6 z krzyżowań wykonanych w 1994 roku. Tak znaczna rozbieżność nasuwała przypuszczenie o istotnych różnicach w przebiegu procesów płciowych na poziomach komórkowym bądź molekularnym. Silnie zakłócona proporcja typów pszenicznych do żytnich również była zaskakująca. Część analiz powtórzono w celu dokładniejszego zbadania liczby chromosomów oraz ich przynależności gatunkowej.

Dokładną liczbę chromosomów udało się ustalić dla 94 roślin. Zmieniała się ona w zakresie od 27 do 38. Udział aneuploidów wyniósł 13,8%, w czym 10,6% stanowiły hiperploidy (z nadmiarami 1 lub 10 chromosomów), a 3% hipoploidy (z brakiem jednego chromosomu).

Tylko jedna 38-chromosomowa roślina odbiegała liczbą chromosomów o więcej niż 1 od euploidalnej liczby 28. Miała ona 21 chromosomów żyta i sposób jej powstania w warunkach samozapylenia pozostaje niejasny.

Ustalenie przynależności gatunkowej każdego chromosomu było możliwe dla 57 rekombinantów, w tym dla 32 roślin z kontrolowanego samozapylenia stanowiących wiarygodną próbę pokolenia F_2 do porównań z rozkładami teoretycznymi. Wyniki dla czterech kombinacji mieszańców zestawiono w tabeli 1.

Tabela 1

Rozkłady liczb chromosomów pszenicy i żyta w potomstwach mieszańców F_1 między pszenżytem 4x i żytem 4x. Radzików, 2002
Distribution of wheat and rye chromosome numbers in progenies of F_1 hybrids between tetraploids of triticale and rye. Radzików, 2002

F_1	-1W	-1R	14W 14R	+1W	+1R	-1W +1R	-1W +2R	-2W +2R	28R	17W 21R
LN.e	1	—	15	1	1	—	—	1	1	—
LO#g	—	2	8	—	1	—	—	—	—	—
LO#i	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
LQ.h	—	—	3	—	1	—	—	—	—	—
LS#0	—	—	13	—	2	2	1	2	—	1
Suma Total	1	2	39	1	5	2	1	3	2	1

W — Chromosom pszeniczny, R — chromosom żytni; -1W, +1R oznaczają brak lub nadmiar chromosomu pszenicznego lub żytniego w odniesieniu do euploidalnego zestawu 14W+14R. Znak # w identyfikatorach mieszańców F_1 oznacza izolację i samozapylenie

W — Wheat chromosome, R — rye chromosome; -1W, +1R lacking or supernumerary chromosomes of wheat or rye, in relation to the euploid constitution 14W + 14R. The # in the names of hybrids means isolation and self-pollination

Badanie grupy 57 roślin ujawniło wśród euploidów dwie nowe klasy (łącznie 5 roślin) z substytucjami jednego lub dwóch chromosomów pszenicznych przez chromosomy żytnie. Nie było osobników z większą liczbą takich substytucji. Gdyby szanse na przejście do potomstwa były równe dla chromosomów pszenicy i żyta, to takie rośliny z przewagą chromosomów żyta powinny stanowić znaczną większość. Tymczasem regułą była obecność pełnego podwojonego genomu pszenicznego. Silna skłonność do utrzymywania chromosomów pszenicy w potomstwie z rekombinacji układu trzech genomów żyta i jednego genomu pszenicy wydawała się niezrozumiała, zwłaszcza wobec wcześniej opisywanej silnej skłonności do eliminacji tych chromosomów pszenicy w potomstwie

z układu dwóch genomów żyta i jednego genomu pszenicy, jaki powstaje w wyniku krzyżowań podobnego pszenżyta 4x z żytem 2x (Łapiński, Rafalski, 2001).

Przewaga typów pszenżyta 4x w potomstwie F_1 wystąpiła zarówno w kombinacjach krzyżowań, w których mateczną formą było pszenżyto 4x (LN, LQ, LS), jak i w kombinacji z żytem w roli matki (LO). Można było, więc wykluczyć możliwość błędu wskutek niekontrolowanego samozapylenia lub apomiksji i przeoczenia cech morfologii F_1 .

Dodatkowym dowodem na to, że badany materiał powstał w wyniku procesów płciowych z udziałem gamet form rodzicielskich zastosowanych do krzyżowań i segregacji mejotycznej w F_1 był polimorfizm chromosomów 1R żyta w rodzinach LN.e i LO#g. Jeden z chromosomów tej grupy, wprowadzony do F_1 z linii L6-2 wtórnego żyta tetraploidalnego, był nośnikiem wyraźnej translokacji na końcu satelita krótkiego ramienia, która przemieszczała terminalny prążek do pozycji interkalarniej. Pewne wątpliwości nasuwał jedynie przypadek rośliny F_1 oznaczonej jako LO#i, bardziej krzewistej i bardziej sterylnej od innych roślin, która z 20 izolowanych kłosów spłodziła tylko jedną żywotną zygotę F_2 , o nietypowym w tym kontekście kariotypie żyta 4x, bez markerowego translokowanego chromosomu 1R. Roślinę tę potraktowano oddzielnie w tabeli 1 i nie uwzględniano jej w dalszych analizach F_2 , podobnie jak wspomnianej już rośliny 38-chromosomowej z kombinacji LS.

Odniesienie uzyskanych częstości do rozkładu teoretycznego dla zygot z liczbą chromosomów pszenicy zmieniającą się w zakresie od 0 do 14 ujawniło ogrom rozbieżności z częstościami oczekiwanymi. Dla 32 roślin F_2 z izolowanych F_1 okazało się, że całość uzyskanych wyników eksperymentalnych mieściła się w przedziale, który zgodnie z teorią powinien zawierać najwyżej 0,62% populacji wyników. Natomiast częstość odtworzenia pszenżyta 4x z pełnym rodzicielskim zestawem chromosomów pszenicy, która wyniosła ponad 81%, okazała się ponad 16000 razy większa od teoretycznej częstości oczekiwanej (0,0049%) dla warunków, w których każdy z pary chromosomów ma równe szanse przejścia do potomstwa, niezależnie od chromosomów z innych par, a przeżywalność wszystkich kombinacji chromosomów jest jednakowa.

Czynnikiem, który najczęściej zakłóca segregację genów i chromosomów do potomstwa mieszańców form oddalonych jest selekcja gamet lub zygot. Regułą w takich okolicznościach jest lepsza przeżywalność genotypów lub kariotypów przypominających dobrze zrównoważone genotypy lub kariotypy gatunków rodzicielskich. Zaobserwowanych tutaj dysproporcji nie dało się jednak wytłumaczyć wyższością selekcyjną gamet lub zygot reprezentujących typ pszenżyta 4x. Początkowa liczba gamet lub zygot, które miałyby podlegać selekcji zygotycznej musiałaby być znacznie wyższa, żeby zachować proporcje wynikające z rozkładu teoretycznego. Przyjmując 250 za najwyższą możliwą liczbę gamet żeńskich w przeciętnym kłosie F_1 (wartość zawyżona na korzyść hipotezy zerowej, która miała być odrzucona) oraz uwzględniając płodność tych kłosów (w warunkach samozapylenia) jak i procent kiełkowania, wyliczono udział zygot przeżywających (i dostępnych analizom) w ogólnej możliwej liczbie zygot. Zależnie od kombinacji F_1 , okazał się on o 1–3 rzędy wielkości wyższy od teoretycznego (tab. 2). Dlatego nie można było obronić hipotezy zerowej zakładającej, że proporcja przeżywających zygot z pełnym lub uszczuplonym o 1 bądź 2 zestawem chromosomów pszenicy nie różni się istotnie od

proporcji teoretycznej, oczekiwanej dla warunków, w których przeżywałyby tylko zygoty z 12–14 chromosomami pszenicy (poz. 9 tab. 2). Wysoce istotne różnice z oczekiwaną frekwencją (poz. 15 tab. 2) stwierdzono również rozpatrując jedynie zygoty z 14 chromosomami pszenicy (stanowiły one całość próby w rodzinie LO#g i przeważającą jej część w rodzinie LS#0). Nie było statystycznej zgodności z frekwencjami oczekiwanymi, nawet wtedy, gdy wartości eksperymentalne odnoszono do teoretycznego rozkładu dla gamet, a nie dla zygot. Takie odniesienie było jednoznaczne z przyjęciem dodatkowego założenia (również na korzyść hipotezy, która miała być odrzucona), że działał mechanizm selekcji gamet męskich z siedmioma chromosomami pszenicy, podobnych do gamet żeńskich (poz. 21 tab. 2). Jest bowiem prawdopodobne, że żytni gametyczny mechanizm samoniezgodności mógł upośledzać gamety pozbawione pełnego genomu pszenicy.

Tabela 2

Płodność dwóch mieszańców F₁ pszenżyta 4x z żytem 4x, przeżywalność ich potomstwa (do stadium siewki) w rodzinach F₂ oraz eksperymentalne i oczekiwane proporcje liczby zygot lub gamet tworzących F₂ (o określonym składzie chromosomowym) do oszacowanej liczby zygot lub gamet zamarłych

Fertility of two F₁ hybrids between 4x triticale and 4x rye, survival till the seedling stage of the F₂ offsprings, observed and expected ratios of functional zygotes or gametes to the assessed numbers of non-functional ones

Poz. Pos.	Wyszczególnienie Specification	Rodzina Family	
		LO#g	LS#0
1	2	3	4
1.	Liczba samozapylonych kłosów F ₁ No of selfed spikes:	9	3
2.	Srednia liczba nasion F ₂ z kłosa Average No of F ₂ seed per spike:	42,6	44,7
3.	Procent kiełkujących nasion Percentage of germination	48,3%	56,7%
4.	Udział gamet żeńskich, z których powstały badane siewki * Proportion of female gametes which gave rise to F ₂ seedlings*	8,24%	10,13%
5.	Teoretyczny maksymalny udział zygot w klasach niepustych** Theoretical maximum share of zygotes in non-empty classes**	0,0049%	0,6159%
6.	Proporcja wartości eksperymentalnej do teoretycznej (poz. 4: 5) The observed (pos.4) to expected (pos.5) ratio	1682	16,45
7.	Proporcja liczbowo zygot, które przeżyły do zygot zamarłych The ratio of survived zygotes to dead ones	11: 122,5	20: 177,4
8.	Oczekiwana proporcja teoretyczna dla poz. 7 The expected ratio for the pos. 7	0,0:133,5	0,0:197,4
9.	Wartość χ^2 -kwadrat do odrzucenia hipotezy, że selekcja zygot odpowiada za zawężenie rozkładu do klas z 12–14 chromosomów pszenicy Chi-square value for rejection of hypothesis on the zygotic selection causing distribution restricted to plants with 12–14 wheat chromosomes	9,48>6,64	19,0>6,64
10.	Udział w kłosie gamet żeńskich, z których powstały rośliny z 14 chromosomami pszenicy Proportion of female gametes which gave rise to plants with 14 wheat chromosomes	8,24%	7,15%
11.	Teoretyczny udział zygot w klasie z 14 chromosomami pszenicy Theoretical share of zygotes with 14 wheat chromosomes	0,0049%	0,0049%

c. d. Tabela 2

1	2	4	5
12.	Proporcja wartości eksperymentalnej do teoretycznej (poz. 10: 11) The observed (pos.10) to expected (pos.11) ratio	1682	1460
13.	Proporcja liczbową zygot z 14 chromosomami pszenicy do innych zygot The ratio of 14 wheat chromosomes zygotes to other ones	11: 122,5	12: 185,4
14.	Oczekiwana proporcja teoretyczna dla poz. 13 The expected ratio for the pos. 13	0,0:133,5	0,0:197,4
15.	Wartość χ -kwadrat do odrzucenia hipotezy, że rośliny z 14 chromosomami pszenicy występowały z oczekiwaną częstością Chi-square value for rejection of hypothesis on the expected frequency of occurrence of plants with 14 wheat chromosomes	9,48>6,64	10,4>6,64
16.	Udział w kłosie gamet żeńskich z 7 chromosomami pszenicy Share of female gametes with 7 wheat chromosomes:	8,24%	>7,15%
17.	Teoretyczny udział gamet z 7 chromosomami pszenicy Theoretical share of the 7 wheat chromosomes gametes	0,7%	0,7%
18.	Proporcja wartości eksperymentalnej do teoretycznej, (poz.16: 17): The observed (pos.16) to expected (pos.17) ratio:	11,77	10,21
19.	Proporcja liczbową gamet żeńskich z 7 chromosomami pszenicy do innych The ratio of female gametes with 7 wheat chromosomes to other ones	11: 122,5	15: 194,8
20.	Proporcja teoretyczna gamet żeńskich z 7 chromosomami pszenicy do innych Theoretical ratio for the pos. 19:	0,9: 132,6	1,5: 208,3
21.	Wartość χ -kwadrat do odrzucenia hipotezy, że nadreprezentację klas roślin z 14 chromosomami pszenicy można wytłumaczyć uwzględniając dodatkowo selekcję gamet męskich z 7 chromosomami pszenicy Chi-square value for rejection of hypothesis on over-representation of plants with 14 wheat chromosomes facilitated by additional selection of male gametes with 7 wheat chromosomes	7,22>6,64	9,85>6,64

*) — Przy założeniu, że kłos F_1 zawiera przeciętnie 250 funkcjonalnych gamet żeńskich

*) — Assuming that an average F_1 spike contains 250 functional female gametes

**) — Klasa z 14 chromosomami pszenicy dla rodziny LO#g i klasy z 12–14 chromosomami pszenicy dla rodziny LS#0

**) — The class with 14 wheat chromosomes for the family LO#g and the classes with 12–14 wheat chromosomes for the family LS#0

Jeśli wysokich frekwencji pszenżyta 4x w pokoleniu F_2 nie można wyjaśnić niejednakową przeżywalnością zygot ani selekcją gamet, pozostaje podważenie założenia o niezależnej segregacji meiotycznej siedmiu par chromosomowych pszenica-żyto. Aż 88% gamet, z których powstało F_2 spełniało warunek, że obecność jednego chromosomu pszenicy w gamecie pociągała za sobą obecność pozostałych sześciu chromosomów tego gatunku. Dla ponad 96% gamet prawdziwe było stwierdzenie, że obecność jednego chromosomu pszenicy implikuje obecność co najmniej pięciu pozostałych. W tej sytuacji było możliwe, że w mieszańcach F_1 , w których na trzy genomy żyta przypadł jeden genom pszenicy, segregacja w mejozie dotyczyła raczej całych genomów niż każdej pary chromosomów z osobna. Znanym przykładem jest tu segregacja całych genomów w mejozie dzikiej róży (*Rosa canina* L.), jednak istotną różnicą pozostaje niejednakowa liczba genomów przechodzących do komórek przy podziale. W związku z tym u róży możliwe jest, przy współudziale selekcji odpowiednich typów gamet, stałe utrzymywanie w osobnikach nieparzystej liczby pięciu genomów (Grant, 1981). W opisywanym tutaj przypadku liczba chromosomów, a także jej niewielkie zakłócenia, pozostają w zakresie tetraploidalnych form rodzicielskich i wszystko zdaje się wskazywać, że tworzone są dwa podstawowe typy gamet: pszenżytnie mające po jednym genomie pszenicy i żyta oraz żytnie mające po dwa genomy żyta. Wytwarzanie obfitości takich gamet,

w proporcji 1:1 byłoby możliwe, gdyby w trakcie anafazy I podziału meiotycznego chromosomy pszenicy pozostawały jako zwarta grupa przy jednym z biegunów. Z takiej proporcji gamet wynikałaby proporcja zygot 1:2:1 (typu pszenżyta 4x: typu F₁: typu żyta 4x). Jest przy tym prawdopodobne, że w takiej sytuacji żytnie mechanizmy samoniezgodności i selekcji heterozygot mogłyby wyeliminować wszystkie rekombinanty z wyjątkiem części roślin typu pszenżyta 4x, które jako gatunek wykazuje wyraźnie lepszą tolerancję samozapylenia, niż żyto.

Inną możliwością jest częściowa restytucja meiotyczna, w wyniku, której następowałby regularny podział uniwalentów pszenicznych już w anafazie pierwszego podziału, po rozejściu się chromosomów z biwalentów (i triwalentów) żytnich. Pełną restytucję obserwowano już w materiałach blisko spokrewnionych z badanymi poprzez donora chromosomów pszenicy. W badaniach Łukaszewskiego (nie publikowanych, informacja ustna) mieszańce F₁ pszenicy tetraploidalnej Do1 z żytem diploidalnym były wyjątkowo płodne dzięki pełnej restytucji 21 uniwalentów, po której w ogóle nie dochodziło do drugiego podziału meiotycznego. Jednak w przypadku omawianych tutaj tetraploidalnych mieszańców F₁ trudno wyobrazić sobie analogiczny brak drugiego podziału, wobec warunków do tworzenia bi- i triwalentów żytnich. W tej sytuacji nie byłoby wiadomo, w jaki sposób gamety otrzymały po 7 chromosomów żyta.

Nie można też wykluczyć działania jeszcze innego mechanizmu modyfikującego mendlowski stosunek liczbowy. Przypadek skłonności do transmisji całego genomu w materiale znacznie bliższym filogenetycznie, niż *Rosa canina* opisał Sharma (1996). W jego pracach nad introgresją z *Agropyron junceum* do pszenicy heksaploidalnej siedem dodanych chromosomów *Agropyron* przechodziło jako cała grupa do 49-chromosomowego potomstwa kolejnych kilku back-crossów, zamiast wytworzyć różnorodność form z addycjami i substytucjami pojedynczych chromosomów. Jako wyjaśnienie autor wysunął hipotezę o gametocydowym działaniu całego zestawu chromosomów *Agropyron* w stosunku do innych gamet z zestawem niekompletnym lub do czystych gamet pszenicy.

Przy porównaniu rodzin LO#g i LS#0 widoczna jest różnica w częstości zamiany jednego lub dwóch chromosomów pszenicy przez chromosomy żyta. Zamiana taka zaszła w pięciu roślinach rodziny LS#0, a w rodzinie LO#g nie stwierdzono jej wcale. Różnica ta nie okazała się statystycznie istotna, jednak należy mieć na uwadze niską liczebność analizowanych prób. Odmienność wyników uzyskanych dzięki krzyżowaniom innych form w roku 1994 również sugeruje, że możliwy jest wpływ genotypów rodzicielskich na rozkłady zmienności liczby chromosomów w potomstwach tetraploidalnych mieszańców F₁ żyta i pszenżyta. Żytnie rekombinanty 4x, w tym formę substytucyjną, uzyskano w trzech spośród siedmiu porównywalnych kombinacji krzyżowań z roku 1994, przy ponad 4-krotnie mniejszej niż w 2002 roku liczbie roślin pokoleń F₂ lub B₁F₁. Gdyby opisywane wyniki roku 2002 miały być regułą dla tego typu krzyżowań, Apolinarska (1996) nie otrzymałaby też licznych linii żyta 4x z substytucjami, addycjami i translokacjami pojedynczych chromosomów pszenicy. Porównywalność wyników wcześniejszych prac z wynikami roku 2002 jest jednak ograniczona, ze względu na możliwy większy wpływ spontanicznych przekrzyżowań, w tym hybrydyzacji wstecznej z żytem, na starsze materiały, których nie poddawano izolacji w pokoleniu F₁. Należy mieć na uwadze, że jedna z dwóch roślin żyta 4x wykrytych

w badanym materiale z 2002 roku też powstała w warunkach wolnego zapylenia, przy dostępie pyłku z żyta 4x.

Zagadnienia możliwych wpływów różnic genetycznych, samoniezgodności i źródła pyłku dla mieszańców F_1 na rozkłady kariotypów w ich potomstwie wymagają dalszych badań w eksperymentach specjalnie nastawionych na badania tych czynników.

WNIOSKI

1. W wyniku samozapylenia mieszańców F_1 między pszenżytem tetraploidalnym i żytem tetraploidalnym powstaje prawie wyłącznie pszenżyto tetraploidalne (ponad 98%). Ponad 90% roślin pszenżyta ma pełny zestaw siedmiu chromosomów pszenicy, w pozostałych możliwe są substytucje jednego lub dwóch chromosomów pszenicy przez chromosomy żyta.
2. Przy względnie wysokiej płodności tych mieszańców F_1 , odstępstwa od teoretycznego rozkładu nie można wytłumaczyć jedynie selekcją zygot lub gamet. Możliwość wyjaśnienia pojawia się wraz z uwzględnieniem segregacji całych genomów, zamiast niezależnej segregacji każdej pary chromosomów pszenica-żyto, przy jednoczesnym ograniczającym wpływie samoniezgodności na tworzenie zygot typu żytniego.

LITERATURA

- Apolinarska B. 1996. Additions, substitutions and translocations of wheat chromosomes in tetraploid rye. *Vortr. Pflanzenzuechtg.* 35: 304 — 305.
- Grant V. 1981. *Plant speciation*. 2nd edition. New York. Columbia Univ. Press.
- Lukaszewski A. J., Xu X. 1995. Screening large populations of wheat hybrids by C-banding. *Cereal Res. Commun.* 23: 9 — 13.
- Łapiński B., Apolinarska B., Budzianowski G., Cyran M., Rakowska M. 1996. An attempt at tetraploid triticales improvement. In: *Triticales: today and tomorrow*. H. Guedes-Pinto, N. Darvey, V. P. Carnide (eds.). Kluwer Acad. Publ., Dordrecht: 627 — 634.
- Łapiński B., Schwarzach T. 1999. Odblokowanie ekspresji niektórych genów żyta w pszenżycie tetraploidalnym w wyniku translokacji homeologicznej. *Biul. IHAR* 211: 211 — 218.
- Łapiński B., A. Rafalski. 2001. Tetraploid triticales as a source of new variation for rye breeding. *Proc. EUCARPIA Rye Meeting*, Radzików, Poland: 157 — 164.
- Łapiński B. 2002. Application of tetraploid triticales in improvement of related crop species. *Proc. 5th Int. Triticales Symp.*, Radzików, Poland. Vol. 1: 71 — 77.
- Miller T. E., Riley R. 1972. Meiotic chromosome pairing in wheat-rye combinations. *Genet. Iber.* 24: 241 — 250.
- Okamoto M. 1957. Asynaptic effect of chromosome V. *Wheat Inf. Serv.*, 5, 6.
- Riley R., Chapman V. 1958. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature* 182: 713 — 715.
- Sharma H.C. 1996. Maintenance of haploid genome of *Agropyron junceum* in wheat. *Wheat Inf. Serv.* 83: 15 — 18.

PODZIĘKOWANIE

Autor dziękuje prof. A. J. Lukaszewskiemu z University of California, Riverside z cenne informacje i uwagi na temat restytucji meiotycznej.