

HENRYK J. CZEMBOR**MARIUSZ WIEWIÓRA**

Zakład Genetyki i Hodowli Roślin

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Radzików

Dziedziczenie tolerancji na toksyczne działanie glinu u wybranych odmian pszenicy jarej (*Triticum aestivum* L.)*

The inheritance of tolerance to aluminum toxicity in chosen spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars

Toksyczność glinu (Al) jest ważnym czynnikiem ograniczającym możliwość uprawy pszenicy na glebach kwaśnych. Celem badań było określenie sposobu dziedziczenia tolerancji na toksyczne działanie glinu i poszukiwanie źródeł tolerancji innych niż reprezentowany przez brazylijską odmianę pszenicy jarej BH 1146 mającej opisany już wcześniej gen *Alt_{BH}* na chromosomie 4D. Badano sposób dziedziczenia tolerancji na toksyczne działanie glinu w odmianach Carazinho (BRA), Ruivo Tardio A (PRT), Trigo des Acores (PRT), Barbela PI 185700 (PRT). Stwierdzono, że tolerancja na glin warunkowana jest jednym genem dominującym. Odmiany reprezentują identyczne źródło tolerancji jak brazylijska pszenica jara BH-1146.

Słowa kluczowe: dziedziczenie, pszenica, toksyczność glinu

Aluminium toxicity is an important factor limiting wheat production on acid soils. The purpose of this research was to find mode of inheritance of tolerance to aluminium toxicity and to find new sources of tolerance different from that represented by the Brazilian cultivar BH-1146. Inheritance of tolerance to aluminium toxicity in Carazinho (BRA), Ruivo Tardio A (PRT), Trigo des Acores (PRT) and Barbela PI 185700 (PRT) was investigated. The nutrient solution-screening test with 148 µM Al concentration was used. A single gene pair controls tolerance to aluminium toxicity in these cultivars. It represents the same source of tolerance as that found in spring wheat BH-1146.

Key words: aluminium toxicity, inheritance, wheat

WSTĘP

Ocenia się, że około 30–40% gruntów ornych na świecie stanowią gleby kwaśne. W Polsce odsetek gruntów ornych o kwaśnym odczynie szacuje się na poziomie 60%, z czego 24% to gleby o pH poniżej 4,5 (Boguszewski, 1980; Anioł, 1989).

* Praca finansowana w ramach projektu KBN 5PO6A 01815

Już w 1918 roku stwierdzono, że jednym z głównych czynników limitujących produktywność jęczmienia i żyta na glebach kwaśnych jest toksyczność jonów glinu (Hartwell, Pember, 1918). W zakresie odczynu obojętnego i zasadowego glin występuje w glebie w formach nierozpuszczalnych. W miarę obniżania się pH glin przechodzi do toksycznych dla roślin form rozpuszczalnych w roztworze glebowym. Najbardziej toksycznymi dla roślin są $\text{AlO}_4\text{Al}_{12}(\text{OH})_{24}(\text{H}_2\text{O})_{12}^{7+}$ (oznaczany potocznie Al_{13}) oraz $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$ (Al^{3+}) (Kinraide, 1991).

Pierwsze i najbardziej symptomatyczne objawy szkodliwego działania glinu obserwuje się na korzeniach. Ulegają one skręceniu i zgrubieniu, a wzrost elongacyjny zostaje spowolniony lub całkowicie zahamowany. Llugany i wsp. (1995) obserwowali spowolnienie wzrostu korzeni u wrażliwej kukurydzy już w ciągu 30 minut. Wtórnymi efektami uszkodzenia korzeni przez glin jest ograniczone pobieranie składników mineralnych i podwyższona wrażliwość na suszę wywołana niemożnością pobrania wody z głębszych warstw gleby.

Znaczny odsetek znanych, tolerancyjnych na toksyczne działanie glinu, odmian pszenicy pochodzi z terenu Brazylii, gdzie występowanie gleb kwaśnych wymusza na hodowcach działania podnoszące poziom tolerancji na ten czynnik. Najbardziej znaną jest jara odmiana BH 1146 używana powszechnie na świecie jako wzorzec tolerancji na glin w badaniach genetycznych, fizjologicznych oraz pracach hodowlanych. BH 1146 autorstwa Ildefonso Correia powstała w wyniku krzyżowania PG1//Fronteira/Mentana i została zarejestrowana w Brazylii w 1955 roku. Uprawiana do późnych lat osiemdziesiątych odmiana charakteryzuje się poza tolerancją na zakwaszenie gleby wczesnym dojrzewaniem i dużą odpornością na suszę (Camargo, Filho, 2000).

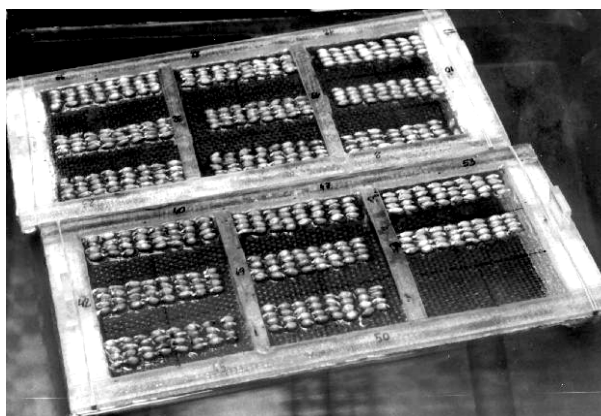
Polskie odmiany pszenicy jarej wykazują niską tolerancję na toksyczne działanie glinu. Spośród nich 75% należy do wrażliwych lub bardzo wrażliwych. Wymagają one stanowisk o wysokim pH, więc nie nadają się do uprawy na glebach o znacznym stopniu zakwaszenia ($\text{pH} < 5,5$), a co za tym idzie z dużą ilością aktywnych, toksycznych form glinu (Wiewióra, 1999).

Celem niniejszej pracy jest określenie sposobu dziedziczenia tolerancji na glin u kilku wybranych odmian pszenicy jarej oraz poszukiwanie źródeł odporności różnych od reprezentowanego przez brazylijską BH 1146. Takie odmiany mogą posłużyć jako materiał wyjściowy w pracach polskich hodowli, mających na celu podniesienie odporności pszenicy jarej na zakwaszenie gleby.

MATERIAŁ I METODA

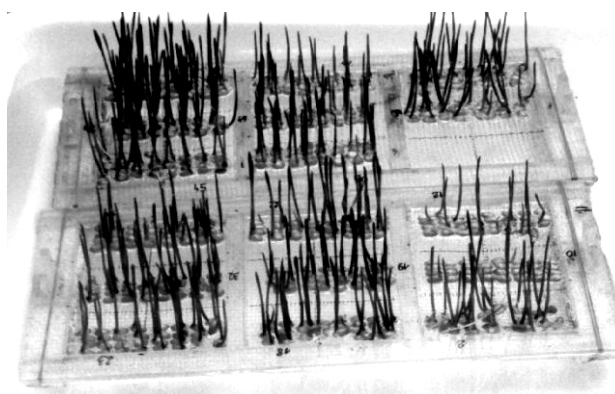
Badaniom poddano cztery odmiany pszenicy jarej: Carazinho (Brazylia), Ruivo Tardio A (Portugalia), Trigo des Acores (Portugalia), Barbela PI 185700 (Portugalia), tolerujące stężenie $592 \mu\text{M}$ Al w pożywce. Zostały one wyselekcjonowane na podstawie testów ponad 1600 obiektów zgromadzonych w Banku Genów Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie. Badano materiały pochodzące z prawie wszystkich rejonów geograficznych świata (Wiewióra, 1998).

Do określenia tolerancji na toksyczne działanie glinu zastosowano metodę kultur wodnych dla roślin zbożowych opracowaną przez Anioła w Pracowni Stresu Mineralnego IHAR (Anioł, 1981, 1985) (rys. 1 i 2). Metoda polega na pomiarze odrostu korzeni głównych po 24-godzinnym stresie glinowym. Określenie odrostu możliwe jest dzięki wybarwieniu korzeni Eriochrom cyjaniną R. Tak określona tolerancja w wystarczającym stopniu koreluje z reakcją roślin na toksyczność glinu w warunkach polowych (Fisher, Scott, 1983).



Rys. 1. Podkielkowane nasiona na polietylenowych siatkach w pożywce podstawowej nie zawierającej glinu

Fig. 1. Germinated seed on polyethylen mesh in basic medium without aluminium



Rys. 2. Czterodniowe siewki w pożywce z glinem (stężenie Al = 148 μ M)

Fig. 2. Four days old seedlings in basic medium with 148 μ M aluminium concentr

Wytypowane cztery odmiany o wysokiej tolerancji krzyżowano w warunkach polowych z wrażliwą odmianą Hanno, której korzenie zamierały już w stężeniu glinu w pożywce wynoszącym 148 μ M (Wiewióra, 1999). Wykonano także krzyżowania badanych

odmian z wzorcową odmianą BH 1146 o wysokiej tolerancji na glin i określonym sposobie dziedziczenia tej cechy oraz odmian badanych między sobą. W wyniku krzyżowania dysponowano około 30 ziarniakami F_1 każdej z kombinacji.

Przeprowadzono test w kulturach wodnych pokolenia mieszańcowego F_1 . Mieszańce F_1 zostały wysadzone na poletkach o powierzchni 2 m^2 w celu otrzymania pokolenia F_2 , umożliwiającego przeprowadzenie analizy rozszczeń. Przeprowadzono zbiór ręczny każdej rośliny osobno w celu uniknięcia zamieszania materiału. Analizę F_2 wykonano przedstawioną powyżej metodą hydroponiczną. Uzyskane wyniki poddano opracowaniu statystycznemu.

WYNIKI I DYSKUSJA

Tolerancyjne odmiany rodzicielskie poddane testowi w stężeniu Al w pożywce wynoszącym $148\text{ }\mu\text{M}$ wykazały odrost 100% badanych siewek. Dla wrażliwej odmiany Hanno stężenie $148\text{ }\mu\text{M}$ Al jest najniższym stężeniem powodującym zahamowanie wzrostu i nieodwracalne uszkodzenie korzeni wszystkich siewek (tab. 1).

Tabela 1

Tolerancja badanych odmian na stężenie $148\text{ }\mu\text{M}$ glinu w pożywce
Tolerance of the investigated varieties to the $148\text{ }\mu\text{M}$ Al concentration in nutrient medium

Odmiana Variety	Liczba siewek tolerancyjnych Number of tolerant seedlings	Liczba siewek wrażliwych Number of sensitive seedlings	Procent siewek tolerancyjnych Percent of tolerant seedlings	Odrost korzenia głównego (mm) Primary root regrowth (mm)
Hanno	0	52	0	0
BH 1146	42	0	100	28
Carazinho	47	0	100	27
Trigo des Ac.	42	0	100	36
Ruivo (Tardio A)	41	0	100	32
Barbela PL185700	43	0	100	31

Mieszańce F_1 z kombinacji krzyżowań odmian tolerancyjnych z wrażliwą odmianą Hanno, odmian tolerancyjnych z wzorcową BH 1146 oraz odmian tolerancyjnych między sobą wykazywały odrost 100% siewek w stężeniu glinu $148\text{ }\mu\text{M}$.

Uzyskane w warunkach polowych pokolenie F_2 poddane testowi w kulturach wodnych w stężeniu Al w pożywce wynoszącym $148\text{ }\mu\text{M}$ wykazywało segregację przedstawioną w tabeli 2. Stężenie zostało ustalone na poziomie $148\text{ }\mu\text{M}$ w celu wyodrębnienia wszystkich mieszańców o tolerancji na glin wyższej od wrażliwej odmiany Hanno. W wyniku testowania pokolenia F_2 (tab. 2) pochodzącego z kombinacji krzyżowań Hanno z odmianami tolerancyjnymi uzyskano około 75% siewek tolerancyjnych i 25% siewek wrażliwych, co pozwalało wysunąć hipotezę, że tolerancja na glin u wyżej wymienionych odmian jest warunkowana przez jeden gen dominujący. Jedynie dla kombinacji Hanno $\times$ Barbela, gdzie pokolenie F_2 segregowało w stosunku 64% siewek tolerancyjnych do 36% siewek wrażliwych mamy do czynienia prawdopodobnie z innym sposobem dziedziczenia badanej cechy.

Tabela 2

Segregacja pokolenia F₂ na siewki tolerancyjne i wrażliwe na glin w stężeniu 148 μM Al
The segregation into aluminium-tolerant and aluminium-sensitive seedlings in F₂ at the 148 μM Al concentration

Kombinacja Cross	Liczba badanych siewek Number of tested seedlings	Liczba siewek tolerancyjnych Number of tolerant seedlings	Liczba siewek wrażliwych Number of sensitive seedlings	Procent siewek tolerancyjnych Percent of tolerant seedlings
Hanno x Ruivo (Tar. A)	481	358	123	74,4
Hanno x Barbela	456	292	164	64,0
Hanno x Carazinho	537	406	131	75,6
Hanno x Trigo des Ac.	405	311	94	76,8
Hanno x BH 1146	449	335	115	74,6
BH 1146 x Barbela	472	472	0	100
BH 1146 x Carazinho	545	545	0	100
BH 1146 x Trigo des Ac.	437	437	0	100
BH 1146 x Ruivo (Tar. A)	324	324	0	100
Barbela x Trigo des Ac	120	120	0	100
Barbela x Ruivo (Tar. A)	257	257	0	100
Trigo des Ac. x Ruivo (Tar. A)	321	321	0	100
Trigo des Ac. x Carazinho	369	369	0	100
Ruivo (Tar. A) x Carazinho	237	237	0	100
Barbela x Carazinho	390	390	0	100

Obliczenie wartości chi-kwadrat (Srb, i in., 1969) pozwoliło w przypadku kombinacji krzyżowań Hanno z odmianami BH-1146, Carazinho, Ruivo (Tardio A) i Trigo des Acores na przyjęcie z dużym prawdopodobieństwem schematu segregacji 3:1 (tolerancyjne: wrażliwe) (tab. 3). Na podstawie przedstawionej wyżej segregacji pokolenia F₂ oraz obliczonej wartości chi-kwadrat stwierdzono, że tolerancja na toksyczne działanie glinu u odmian BH-1146, Carazinho, Ruivo (Tardio A) i Trigo des Acores jest warunkowana jednym genem dominującym. Nie ustalono sposobu dziedziczenia dla odmiany Barbela.

Tabela 3

Wartość chi-kwadrat dla rozszczepienia 3:1 w pokoleniu F₂ z kombinacji krzyżowań pomiędzy pięcioma tolerancyjnymi odmianami pszenicy jarej i wrażliwą odmianą Hanno (stężenie Al = 148 μM)
Chi square value for the 3:1 segregation in F₂ generation from crosses between the five tolerant spring cultivars and the sensitive wheat Hanno (Al concentration 148 μM)

Kombinacja Cross	Obserwowano Observed		Przewidywano Expected		chi-kwadrat chi square χ^2	Prawdopodobieństwo Probability P
	R	S	R	S		
BH 1146	335	115	337	112	0,09	0,7 — 0,9
Carazinho	406	131	403	134	0,10	0,7 — 0,9
Ruivo (Tar.A)	358	123	361	120	0,08	0,7 — 0,9
Trigo des Ac.	311	94	304	101	0,69	0,3 — 0,5
Barbela	292	164	342	114	29,24	< 0,001

R — Tolerancyjne

R — Tolerant

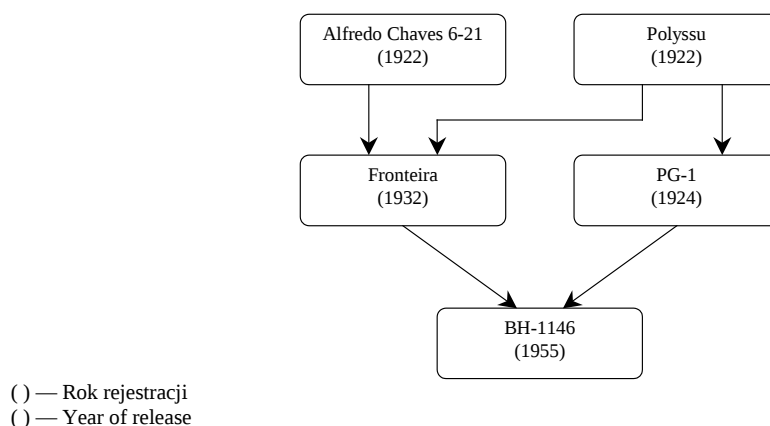
S — Wrażliwe

S — Sensitive

Lagos i wsp. (1991) stwierdzili, że za tolerancję na toksyczne działanie glinu w odmianie BH-1146 odpowiedzialny jest jeden gen dominujący, a potwierdzeniem tego są

uzyskane w niniejszej pracy wyniki. Na podstawie analizy monosomicznej autorzy stwierdzili, że gen ten znajduje się na chromosomie *4D*. Riede i Anderson (1996) określili metodą RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism), że gen ten znajduje się na długim ramieniu (L) chromosomu *4D* i zaproponowali dla niego nazwę *Alt_{BH}*. Wcześniejsze badania stwierdzały, że tolerancja na glin dziedziczy się przez dwa niezależne geny dominujące z wysokim efektem addytywnym (Nodari i in., 1982; Camargo, 1981, 1984). Anioł (1991) krzyżował tolerancyjne odmiany BH-1146, Preludio, Carazinho i Fielder z ozimą pszenicą Grana. Badania segregacji pokolenia F₂ wykazały warunkowanie tolerancji przez dwa geny. Nie stwierdził natomiast różnic między badanymi odmianami.

Różnice w liczbie genów warunkujących tolerancję na toksyczne jony glinu uzyskane przez różnych autorów można tłumaczyć różnicami w stosowanych metodykach badań, różnicami w stężeniach glinu w pożywce i czasie ekspozycji, a także różnymi komponentami używanymi do krzyżowań. Nie stwierdzono segregacji pokolenia F₂ uzyskanego z kombinacji krzyżowań BH-1146 z badanymi odmianami tolerancyjnymi, co pozwala wnioskować, że reprezentują one takie samo źródło tolerancji na glin. Segregacji na osobniki tolerancyjne i wrażliwe nie stwierdzono także w wyniku testowania pokoleń F₂ kombinacji krzyżowań badanych odmian między sobą, co potwierdza powyższe wyniki o identyczności sposobu dziedziczenia tolerancji. Wydaje się prawdopodobne, że gen lub geny tolerancji na glin znajdujący się na chromosomie *4D* jest obecny w większości brazylijskich odmian tolerancyjnych. Gen tolerancji reprezentowany w BH 1146 pochodzi od odmian Alfredo Chaves 6–21 i Polyssu, co ilustruje rysunek 3 (De Sousa, 1998).



Rys. 3. Pochodzenie genu tolerancji na toksyczność glinu reprezentowanego przez BH-1146 (wg De Sousa, 1998)

Fig. 3. The origin of the tolerance to aluminum toxicity gene represented by BH-1146 (De Sousa, 1998)

Bliskość kulturowa Portugalii i Brazylii pozwala przypuszczać, że jest on także obecny w odmianach portugalskich, co częściowo potwierdza niniejsza praca. Różnice pomiędzy odmianami tolerancyjnymi i umiarkowanie tolerancyjnymi są prawdopodobnie rezultatem

działania genów modyfikatorów, takich jak zidentyfikowane przez Anioła (1984) w odmianie Chinese Spring na chromosomach 6AL, 7AS, 2DL, 4DL i 7D.

WNIOSKI

1. Tolerancja na toksyczne działanie glinu w odmianach BH-1146, Carazinho, Trigo des Acores i Ruivo (Tardio A) jest warunkowana jednym genem dominującym.
2. Wszystkie badane reprezentują takie samo źródło tolerancji, jak używany powszechnie standard tolerancji BH-1146.

LITERATURA

- Anioł A. 1981. Metody określania tolerancyjności zbóż na toksyczne działanie jonów glinu. Biul. IHAR 243: 3 — 14.
- Anioł A. 1985. Podstawy hodowli roślin odpornych na toksyczne działanie jonów glinu. Biul. IHAR 156: 185 — 193.
- Anioł A. 1989. Podstawy hodowli zbóż tolerancyjnych na niskie pH gleby. Biul. IHAR 171/172: 215 — 220.
- Anioł A. 1991. Genetics of acid tolerant plant. In: Plant-soil interactions at low pH. R. J. Wright et al. (eds.). Kluwer Acad. Publ.: 1007 — 1017.
- Anioł A., Gustafson J. P. 1984. Chromosome location of genes controlling aluminum tolerance in wheat, rye and triticale. Can. J. Genet. Cytol. 26: 701 — 705.
- Boguszewski W. 1980. Wapnowanie gleb. PWRiL, Warszawa.
- Camargo C. E. O. de 1981. Wheat improvement. I. The heritability of tolerance to aluminum toxicity. Bragantia 40: 33 — 45.
- Camargo C. E. O. de 1984. Wheat improvement. VI. Heritability studies on aluminum tolerance using three concentrations of aluminum in nutrient solutions. Bragantia 43: 279 — 291.
- Camargo C. E., Filho A. W. 2000. Sao Paulo State, Brazil Wheat Pool. In: The world wheat book. Bonjean A. P., Angus W. J. (eds.). Lavoisier Publishing: 550 — 577.
- De Sousa C. N. A. 1998. Classification of Brazilian wheat cultivars for aluminium toxicity in acid soils. Plant Breeding 117: 217 — 221.
- Fisher J. A., Scott B. J. 1983. Breeding wheats for tolerance to acid soils. Proc. Austr. Breeding Conf. Adelaide: 333.
- Hartwell B. L., Pember F. R. 1918. The presence of aluminium as a reason for the difference in the effect of so called acid soil on barley and rye. Soil Sci. 6: 259 — 279.
- Kinraide T. B. 1991. Identity of the rhizotoxic aluminium species. Plant and Soil 134: 167 — 178.
- Lagos M. B., Fernandes M. I. M., Camargo C. E. O. de, Federizzi L. C., Carvalho F. I. F. 1991. Genetics and monosomic analysis of aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). Rev. Brasil. Genet. 14: 1011 — 1020.
- Llugany M., Poschenrieder C., Barcelo J. 1995. Monitoring of aluminium-induced inhibition of root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminium and proton toxicity. Physiol. Plant. 93: 265 — 271.
- Nodari R. O., Carvalho F. I. F., Federizzi L. C. 1982. Genetic bases of the inheritance of Al-toxicity tolerance in wheat genotypes. Pesq. Agropec. Bras. 17 (2): 269 — 280.
- Srb M., Owen R. D., Edgar R. S. 1969. Genetyka ogólna. PWN, Warszawa.
- Wiewióra M. 1998. Tolerancyjność form pszenicy jarej z Banku Genów IHAR Radzików na toksyczne działanie jonów glinu. Komunikat. Biul. IHAR 208: 61 — 66.
- Wiewióra M. 1999. Tolerancyjność polskich odmian i rodów pszenicy jarej na toksyczne działanie glinu. Biul. IHAR 212: 59 — 64.