

¹ DANKO Hodowla Roślin Sp. z o.o., Choryń 27, 64-000 Kościan

² Katedra Genetyki, Hodowli i Biotechnologii Roślin,

Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny w Szczecinie,

ul. Słowackiego 17, 71-434 Szczecin

e-mail: sstojalowski@zut.edu.pl

MONIKA HANEK¹ , STEFAN STOJAŁOWSKI² 

Zdolność do przywracania męskiej płodności żyta z cytoplazmą sterylizującą CMS-C przez rośliny wybranych populacji pochodzących z Iranu i Argentyny

Ability of male fertility restoration in rye with sterilizing cytoplasm CMS-C
by plants of selected populations originating from Iran and Argentina

Streszczenie. Żyto jest gatunkiem wykazującym silny efekt heterozji. Odmiany mieszańcowe pozwalają wykorzystać ten efekt w stopniu znacznie większym niż odmiany populacyjne. W hodowli odmian mieszańcowych wykorzystywany jest powszechnie system cytoplazmatycznej męskiej sterylności (CMS). Celem pracy było porównanie przywracania płodności w dwóch systemach CMS żyta (CMS-C i CMS-P) przez osiem populacji pochodzących z Iranu i Argentyny. W trzyletnim doświadczeniu polowym oceniano płodność mieszańców F₁. Formami matecznymi mieszańców były dwie męskosterylne wersje linii wsobnej 541 – z cytoplazmą sterylizującą C oraz P. Formami ojcowskimi – pięć populacji irańskich i trzy argentyńskie. Męską płodność oceniano wzrokowo za pomocą 9-stopniowej skali Geigera i Morgensterna. Płodność mieszańców była zróżnicowana i zależała od źródła CMS oraz od populacji zapylającej. Ogólnie można jednak stwierdzić, że populacje irańskie w porównaniu z argentyńskimi efektywniej przywracały męską płodność w systemie CMS-P, a mniej skutecznie w systemie CMS-C.

Słowa kluczowe: cytoplazmatyczna męska sterylność, żyto, odmiany mieszańcowe

WSTĘP

Żyto należy do gatunków wykazujących silny efekt heterozji. Odmiany mieszańcowe wykorzystują ten efekt w stopniu znacznie większym niż tradycyjne odmiany populacyjne. W rezultacie rejestrowane w ostatnich latach nowe mieszańce charakte-

ryzują się potencjałem plonowania o ponad 20% większym niż odmiany tradycyjne [www.coboru.pl].

Hodowla odmian mieszańcowych żyta, podobnie jak wielu innych gatunków roślin uprawnych, oparta jest na mechanizmie cytoplazmatycznej męskiej sterility (CMS). Najlepiej poznanym i najszerzej wykorzystywanym w hodowli żyta jest system CMS o nazwie Pampa (CMS-P). Cytoplazma sterylizująca typu Pampa została odkryta w populacji żyta pochodzącej z Argentyny [Geiger i Schnell 1970]. Ze względu na silne i stabilne efekty fenotypowe męskiej sterility jest chętnie wykorzystywana do tworzenia komponentów matecznych mieszańców żyta. Szybko jednak okazało się, że to, co jest zaletą w hodowli komponentów matecznych, generuje problem w pracach nad formami ojcowskimi. Ojcowskie komponenty odmian mieszańcowych żyta, które rejestrowano przez kolejne dwie dekady, począwszy od połowy lat 80. XX w., wykazywały niezadowolającą zdolność do przywracania męskiej płodności. Rejestrowane w tym okresie odmiany mieszańcowe pyliły słabo, w wyniku czego były bardzo podatne na porażenie przez sporysz (*Claviceps purpurea*). W związku z tym podjęto działania w dwóch kierunkach:

1. poszukiwania systemów CMS u żyta, które mogłyby zastąpić cytoplazmę Pampa;
2. poszukiwania źródeł genetycznych zawierających bardziej efektywne geny jądrowe przywracające męską płodność żyta z cytoplazmą Pampa.

Źródła cytoplazm sterylizujących inne niż cytoplazma Pampa były wielokrotnie opisywane, m.in. przez badaczy z Rosji [Kobyljanskij 1969], Polski [Łapiński 1972, Madej 1975] i Niemiec [Adolf i Winkel 1985]. Wśród tych cytoplazm do najlepiej poznanych należą cytoplazmy CMS-C [Łapiński 1972] i CMS-G [Adolf i Winkel 1985]. Ta ostatnia została użyta do wyhodowania zarejestrowanych odmian mieszańcowych, np. 'Brandie' [www.coboru.pl]. Istnieje powszechne przekonanie, że wszystkie opisane w literaturze źródła CMS inne od Pampy są *de facto* przykładami wykrycia tej samej sterylizującej cytoplazmy, która jest szeroko rozpowszechniona w populacjach żyta różnego pochodzenia [Stojałowski i in. 2008]. Tę hipotetyczną cytoplazmę sterylizującą, stanowiącą alternatywę dla CMS-Pampa, przyjęto określać nazwą CMS-Vavilovii. Barię w szerszym wykorzystaniu tej cytoplazmy w praktyce hodowlanej jest niedobór genotypów, które gwarantowałyby stabilne w różnych środowiskach utrzymanie pełnej męskiej sterility roślin.

Poszukiwania źródeł genetycznych zawierających efektywne geny przywracania płodności w systemie CMS-Pampa doprowadziły do wykrycia ich w populacjach pochodzących z Iranu i Argentyny [Miedaner i in. 1997]. Geny te zmapowano na długim ramieniu chromosomu 4R [Miedaner i in. 2000, Hackauf i in. 2017]. Dzięki selekcji wspomaganej markerami molekularnymi [Stracke i in. 2003, Hackauf i in. 2017, Stojałowski i in. 2017] wprowadzono je następnie do europejskich materiałów hodowlanych, co pozwoliło na zarejestrowanie odmian mieszańcowych żyta charakteryzujących się wyraźnie poprawioną efektywnością pylenia. Geny pełniące funkcję restorerów męskiej płodności były lokalizowane na mapach genetycznych w tych samych obszarach chromosomu 4R zarówno dla cytoplazmy CMS-G [Börner i in. 1998], jak i CMS-C [Stojałowski i in. 2004, 2005]. Zidentyfikowane populacje, będące źródłami silnie działających genów przywracających męską płodność w systemie CMS-Pampa, nie były wcześniej badane pod kątem ich relacji z cytoplazmami sterylizującymi innymi niż CMS-P.

Celem pracy było porównanie przywracania męskiej płodności u żyta z dwiema cytoplazmami sterylizującymi (CMS-C i CMS-P) przez osiem populacji pochodzących z Iranu i Argentyny. Badane populacje wcześniej zostały wskazane w badaniach prowadzonych w Niemczech (Geiger – inf. ustna) jako źródła efektywnych genów restorero-wych dla cytoplazmy Pampa. Skuteczność genotypów wchodzących w skład tych popu-lacji pod względem przywracania męskiej płodności w systemie CMS-C nie była nigdy wcześniej oceniana.

MATERIAŁ I METODY

Badano osiem populacji prymitywnych form uprawnych żyta zwyczajnego (*Secale cereale* L.). Trzy z nich pochodziły z Argentyny (Pico Massaux, Trenelense i San Jose), a kolejne pięć z Iranu (Altevogt 14159, Altevogt 14160, Altevogt 14161, Iran I oraz Iran IX). Nasiona wszystkich populacji zostały udostępnione do badań dzięki uprzejmości profesorów H.H. Geigera i T. Miedanera z Uniwersytetu Hohenheim w Stuttgarcie (Niemcy). Populacje te zostały przez nich określone jako źródła bardzo efektywnych genów przywracających płodność u żyta ozimego z cytoplazmą typu Pampa (Geiger – inf. ustna).

Formą maticzną wykorzystaną do testowania efektywności przywracania płodności przez wszystkie osiem badanych populacji była linia wsobna żyta 541 występująca w dwóch męskosterylnych wariantach – z cytoplazmą C i Pampa. Linia 541 jest uniwersalnym dopełniaczem męskiej sterility dla wszystkich znanych systemów CMS u żyta [Łapiński i Stojałowski 1996]. Na drodze wielokrotnie wykonywanych krzyżowań wstecznych jej genom jądrowy został wprowadzony do obu badanych cytoplazm sterylizujących (CMS C i P). Linia 541 w wersji CMS-C (541C) była po 21 cyklach krzyżowań wstecznych, a 541 z cytoplazmą Pampa (541P) po 16 takich krzyżowaniach.

Krzyżowania każdej z ośmiu badanych populacji z męsko-sterylnymi wersjami linii 541 wykonywano w namiotach foliowych nakładanych przed kwitnieniem na poletka znajdujące się na terenie Hali Wegetacyjnej Zachodniopomorskiego Uniwersytetu Technologicznego w Szczecinie (ZUT). W każdym namiocie znajdowały się dwa męskosterylne warianty linii 541 (z cytoplazmami C i P) oraz jedna populacja stanowiąca źródło pyłku.

Ziarna uzyskanych mieszańców F_1 wysiewano do plastikowych wielodoniczek i po skiełkowaniu wysadzano punktowo w Hali Wegetacyjnej ZUT w Szczecinie w rozstawie 20×20 cm. W czasie kwitnienia oceniono wzrokowo męską płodność każdej z roślin, stosując 9-stopniową skalę bonitacyjną wg Geigera i Morgensterna [1975]. W skali tej roślinom męskosterylnym (MS) przypisywane są wartości od 1 do 3, częściowo męskopłodnym (PMF) – wartości od 4 do 6, a rośliny męskopłodne (MF) oceniane są na 7, 8 lub 9. Obserwacje wzrokowe pylenia prowadzono codziennie przez cały okres kwitnienia. Badania prowadzono przez trzy lata: 2011–2013.

Wyniki wykonanych w trzech latach ocen pylenia mieszańców między źródłami sterility CMS-C i CMS-Pampa a ośmioma populacjami prymitywnych form żyta ozimego pochodzącymi z Iranu i Ameryki Południowej posłużyły do wyliczenia współczynników korelacji wg Pearsona. Podstawą do obliczeń wykonanych w programie MS Excell były liczebności roślin w poszczególnych klasach fenotypowych wg Geigera i Morgensterna [1975].

WYNIKI

W chwili rozpoczęcia badań założono, że każda z kombinacji mieszańcowych powinna być we wszystkich latach badań reprezentowana przez co najmniej 100 roślin. Ostatecznie liczebności roślin ocenionych w pojedynczym sezonie wegetacyjnym dla poszczególnych kombinacji krzyżowania mieściły się w granicach od 71 do 179 (tab. 1). W dwóch przypadkach czynniki losowe spowodowały, że wstępne założenie dotyczące liczebności badanych roślin nie zostało zrealizowane. Dotyczyło to kombinacji uzyskanych w wyniku krzyżowania linii 541C z populacjami Altevogt 14159 i Altevogt 14160 w sezonie 2011/2012 (uzyskano wtedy odpowiednio 71 i 89 roślin, które zostały poddane ocenie).

W trakcie trzech lat badań oceniono łącznie 6422 rośliny mieszańcowe F_1 (tab. 2). Wśród nich 3139 zawierało cytoplazmę sterylizującą typu C, a 3283 cytoplazmę Pampa. W czasie całego cyklu trzech lat badań polowych najwięcej roślin mieszańcowych oceniono w obrębie kombinacji 541P \times Altevogt 14159 (453), a najmniej dla 541C \times Altevogt 14160 (325 roślin F_1).

Tabela 1. Liczba roślin ocenionych w doświadczeniu polowym w trzech latach badań
Table 1. Number of plants assessed in field trials during three years of study

| Populacja Population | Źródło CMS CMS source | Sezon wegetacyjny – Vegetation season | | |
|-------------------------|--------------------------|---------------------------------------|-----------|-----------|
| | | 2010/2011 | 2011/2012 | 2012/2013 |
| Altevogt 14159 | 541P | 130 | 145 | 178 |
| | 541C | 123 | 71 | 143 |
| Altevogt 14160 | 541P | 121 | 124 | 163 |
| | 541C | 114 | 89 | 122 |
| Altevogt 14161 | 541P | 108 | 121 | 165 |
| | 541C | 104 | 122 | 179 |
| Iran I | 541P | 129 | 131 | 142 |
| | 541C | 153 | 134 | 144 |
| Iran IX | 541P | 125 | 131 | 150 |
| | 541C | 127 | 125 | 132 |
| Pico Massaux | 541P | 134 | 125 | 167 |
| | 541C | 112 | 136 | 178 |
| San Jose | 541P | 139 | 143 | 157 |
| | 541C | 123 | 132 | 173 |
| Trenelense | 541P | 100 | 152 | 103 |
| | 541C | 118 | 150 | 135 |
| Ogółem – Total | – | 1960 | 2031 | 2431 |

Tabela 2. Liczba roślin zakwalifikowanych do klas męskiej płodności (skala bonitacyjna Geigera i Morgensterna) w trzech latach badań
 Table 2. Number of plants included into classes of male fertility (bonitation scale by Geiger and Morgenstern) during three years of study

| Populacja Population | Źródło CMS CMS-source | Skala bonitacyjna Geigera i Morgensterna – Bonitation scale by Geiger and Morgenstern | | | | | | | | | Ogółem Total |
|-------------------------|--------------------------|---|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----------------|
| | | MS | | | PMF | | | MF | | | |
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | |
| Altevogt14159 | 541P | 2 | 18 | 75 | 28 | 12 | 10 | 18 | 63 | 227 | 453 |
| | 541C | 1 | 20 | 93 | 37 | 14 | 11 | 10 | 27 | 124 | 337 |
| Altevogt14160 | 541P | 5 | 31 | 113 | 16 | 8 | 8 | 6 | 58 | 163 | 408 |
| | 541C | 6 | 21 | 94 | 22 | 9 | 7 | 12 | 39 | 115 | 325 |
| Altevogt14161 | 541P | 16 | 46 | 102 | 16 | 8 | 10 | 12 | 38 | 146 | 394 |
| | 541C | 3 | 12 | 61 | 16 | 9 | 12 | 20 | 66 | 206 | 405 |
| Iran I | 541P | 12 | 36 | 87 | 16 | 6 | 8 | 21 | 56 | 160 | 402 |
| | 541C | 7 | 39 | 103 | 23 | 12 | 15 | 20 | 58 | 154 | 431 |
| Iran IX | 541P | 9 | 52 | 100 | 12 | 4 | 8 | 10 | 42 | 169 | 406 |
| | 541C | 4 | 36 | 112 | 27 | 11 | 11 | 16 | 50 | 117 | 384 |
| Pico Massaux | 541P | 7 | 54 | 194 | 48 | 6 | 6 | 15 | 23 | 73 | 426 |
| | 541C | 6 | 13 | 45 | 18 | 6 | 6 | 17 | 48 | 267 | 426 |
| San Jose | 541P | 31 | 80 | 235 | 26 | 6 | 11 | 8 | 19 | 23 | 439 |
| | 541C | 3 | 17 | 77 | 21 | 9 | 6 | 13 | 55 | 227 | 428 |
| Trenelense | 541P | 17 | 50 | 91 | 15 | 7 | 8 | 19 | 37 | 111 | 355 |
| | 541C | 1 | 9 | 51 | 17 | 9 | 11 | 12 | 66 | 227 | 403 |
| Ogółem Total | – | 130 | 534 | 1633 | 358 | 136 | 148 | 229 | 745 | 2509 | 6422 |
| w tym: including: | 541P | 99 | 367 | 997 | 177 | 57 | 69 | 109 | 336 | 1072 | 3283 |
| | 541C | 31 | 167 | 636 | 181 | 79 | 79 | 120 | 409 | 1437 | 3139 |

MS – rośliny męskosterylne – male sterile plants, PMF – rośliny częściowo męskopłodne – partly male fertile plants, MF – rośliny męskopłodne – male fertile plants

Tabela 3. Wartości współczynników korelacji dla wyników ocen męskiej płodności badanych mieszańców żyta ozimego z trzech lat badań
 Table 3. Correlation coefficients for results of visual pollen shedding assessments performed on analyzed hybrids of winter rye during three years of study

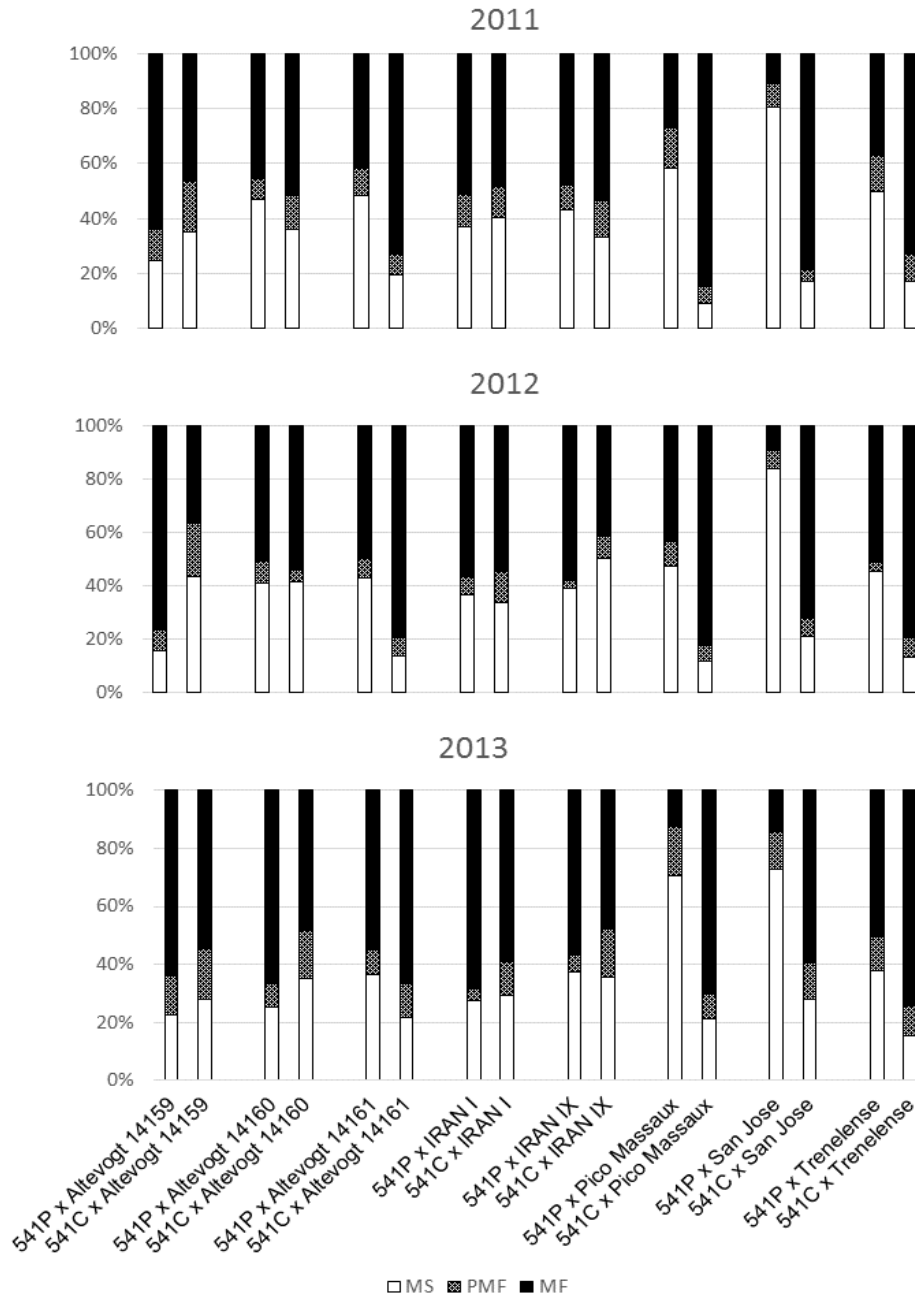
| Populacja Population | Źródło CMS CMS source | Lata oceny pylenia Years of assessment pollen shedding | | |
|-------------------------|--------------------------|---|---------------------|---------------------|
| | | 2011 : 2012 | 2011 : 2013 | 2012 : 2013 |
| Altevogt 14159 | 541P | 0,958** | 0,995** | 0,964** |
| | 541C | 0,912** | 0,972** | 0,854** |
| Altevogt 14160 | 541P | 0,794* | 0,508 ⁿⁱ | 0,883** |
| | 541C | 0,847** | 0,939** | 0,957** |
| Altevogt 14161 | 541P | 0,733* | 0,796* | 0,943** |
| | 541C | 0,782* | 0,788* | 0,959** |
| Iran I | 541P | 0,526 ⁿⁱ | 0,740* | 0,887** |
| | 541C | 0,585 ⁿⁱ | 0,687* | 0,910** |
| Iran IX | 541P | 0,493 ⁿⁱ | 0,759* | 0,865** |
| | 541C | 0,753* | 0,912** | 0,798** |
| Pico Massaux | 541P | 0,617 ⁿⁱ | 0,966** | 0,443 ⁿⁱ |
| | 541C | 0,992** | 0,951** | 0,919** |
| San Jose | 541P | 0,752* | 0,996** | 0,739* |
| | 541C | 0,991** | 0,969** | 0,972** |
| Trenelense | 541P | 0,386 ⁿⁱ | 0,896** | 0,530 ⁿⁱ |
| | 541C | 0,906** | 0,925** | 0,995** |

ⁿⁱ nieistotne statystycznie – statistically not significant

* istotne przy P = 0,05 – significant at P = 0.05

** istotne przy P = 0,01 – significant at P = 0.01

Wśród badanych roślin najczęściej występowały osobniki najsilniej pyłące, oceniane w skali bonitacyjnej na 9. Było ich łącznie 2509 (tab. 2). Następną pod względem liczebności grupę tworzyły mieszańce ocenione na 3, czyli formy męskosterylne o względnie słabo wyrażonych objawach męskiej sterility. Zakwalifikowano do tej kategorii 1633 rośliny. Najmniej liczną grupą fenotypową w całym 3-letnim doświadczeniu były rośliny oceniane na 1 w skali Geigera i Morgensterna [1975], czyli męskosterylne wykazujące widoczne objawy bardzo głębokiej sterility. W całym cyklu badań zaobserwowano jedynie 130 takich pojedynków, a szczególnie rzadko można było je zaobserwować w obrębie mieszańców z cytoplazmą C (zaledwie 31 przypadków w ciągu 3 lat badań).



Rys. 1. Częstotliwość roślin męskosterylnych (MS), częściowo męskopłodnych (PMF) i męskopłodnych (MF) w populacjach badanych mieszańców F₁ w trzech latach doświadczeń polowych
 Fig. 1. Frequency of male sterile (MS), partly male fertile (PMF) and male fertile (MF) plants of studied F₁ hybrids in years of duration the field experiment

Przywracanie męskiej płodności przez badane populacje żyta było dość efektywne – roślin silnie pyłących (ocenione w skali Geigera i Morgensterna na 7, 8 lub 9) było w całym doświadczeniu więcej niż roślin całkowicie męskosterylnych (oceny 1, 2 i 3). W przypadku cytoplazmy C przewaga form pyłących nad sterylnymi była bardzo wyraźna (1966 roślin płodnych vs. 834 sterylne). W systemie CMS-Pampa różnica w liczbie roślin była nieznaczna (1517 pyłących vs. 1463 sterylne). Rośliny z kategorii częściowo męskopłodnych były stosunkowo mało liczne w obu systemach CMS: 339 roślin z cytoplazmą C i 303 z CMS-P (tab. 2).

Szczegółowa analiza wyników przywracania męskiej płodności u mieszańców badanych w latach 2011–2013 wskazuje na wysoką ich powtarzalność. Obliczono współczynniki korelacji pomiędzy wynikami oceny wykonywanej w 9-stopniowej skali Geigera i Morgensterna w badanych latach. Dla znaczącej większości przypadków (40 z 48) współczynniki były istotne statystycznie, często przekraczając wartość 0,8 (tab. 3). Brak istotnej korelacji między wynikami z różnych sezonów wegetacyjnych, która wskazuje na znaczący wpływ środowiska na kształtowanie cechy, odnotowano tylko w ośmiu przypadkach. Wśród nich taka sytuacja tylko raz dotyczyła mieszańca z cytoplazmą C (541C × Iran I w latach 2011 i 2012). Pozostałe siedem przypadków dotyczyło mieszańców z cytoplazmą Pampa. Były to trzy pojedyncze przypadki u mieszańców linii 541P z irańskimi populacjami Altevogt 14160, Iran I i Iran IX oraz po dwa przypadki w krzyżowaniach z argentyńskimi odmianami Pico Mas-saux i Trenelense. W tych ostatnich dwóch mieszańcach warunki pogodowe w roku 2012 najwyraźniej wpłynęły na odmienny wynik oceny pylenia w porównaniu z pozostałymi dwoma latami badań (tab. 3).

Na podstawie wyników oceny w skali 9-stopniowej dokonano za Geigerem i Morgensternem [1975] podziału roślin na trzy klasy fenotypowe: rośliny męskosterylne, częściowo męskopłodne i w pełni męskopłodne. Częstotliwość osobników zaliczonych do tych klas w poszczególnych latach badań i dla każdego z mieszańców została przedstawiona na rysunku 1. Zauważalna jest wyraźna różnica między mieszańcami pochodzenia irańskiego i argentyńskiego. Populacje irańskie przeważnie w podobnym stopniu przywracały męską płodność w obu systemach CMS. Wśród nich Altevogt 14159 i Iran I były we wszystkich trzech latach badań nieco efektywniejsze względem cytoplazmy Pampa niż CMS-C, a Altevogt 14161 odwrotnie – trochę lepsze pylenie obserwowano u roślin z cytoplazmą C (rys. 1). W pozostałych dwóch przypadkach (Altevogt 14160 i Iran IX) wynik zależał od warunków pogodowych w danym roku. Ogólnie jednak można stwierdzić, że efektywność pylenia wszystkich pięciu mieszańców, w których komponentami ojcowskimi były populacje irańskie, w niewielkim stopniu zależała od typu cytoplazmy sterylizującej. Odmiennie sytuacja wyglądała w mieszańcach z populacjami argentyńskimi. We wszystkich trzech badanych przypadkach udział form męskopłodnych był wyraźnie mniejszy, gdy obecna była cytoplazma Pampa. Najwyraźniej widać to w mieszańcach z odmianą San Jose (rys. 1). Generalnie badane odmiany argentyńskie okazały się efektywniejsze od irańskich w przywracaniu męskiej płodności w systemie CMS-C, ale mniej skuteczne, gdy obecna była cytoplazma Pampa.

DYSKUSJA

Zgodnie z założeniami metodycznymi opracowanymi dla hodowli heterozyznej żyta przez Geigera [1985] nowo tworzone linie ojcowskie powinny zawierać cytoplazmę sterylizującą. Takie postępowanie miało teoretycznie zapewnić obecność skutecznych alleli płodności, gdyż linia pozbawiona takich alleli nie jest zdolna do tworzenia pyłku, a w związku z tym nie zawiązuje ziaren przy chowie wsobnym. Szybko okazało się, że to teoretyczne założenie nie do końca sprawdza się w praktyce hodowli mieszańców żyta z cytoplazmą Pampa. Złożony charakter genetycznego uwarunkowania męskiej płodności u roślin z tą cytoplazmą spowodował, że czasami dobrze pyłące homozygotyczne linie wsobne nie zapewniają satysfakcjonującego poziomu męskiej płodności w mieszańcach, gdzie układ alleli jest heterozygotyczny. Dlatego konieczne jest, żeby już na początkowych etapach hodowli wyselekcjonować komponenty ojcowskie mające dużą zdolność do przywracania płodności [Geiger i Miedaner 1996]. Stopień przywrócenia płodności u tworzonych mieszańców z cytoplazmą sterylizującą w pewnej mierze zależy też od linii matecznych, które są donorami alleli sterility, a te mogą decydować o tym, czy sterility roślin jest głęboka, czy stosunkowo łatwa do pokonania przez dominujące allele płodności [Kolasińska 2001]. Przywracanie płodności u żyta z cytoplazmą C jest teoretycznie dużo łatwiejsze, ale trudniejsze jest otrzymanie linii utrzymujących w sposób stabilny męską sterility [Łapiński i Stojałowski 1996]. W przypadku prac hodowlanych z wykorzystaniem obu typów CMS ważna jest dostępność źródeł genetycznych odpowiednich genów – dla cytoplazmy C poszukiwane są formy utrzymujące męską sterility (zawierające tzw. allele *non-restorer*), a dla CMS-Pampa formy przywracające męską płodność (źródła alleli *restorer*).

Cytoplazmy należące do typu Vavilovii, do których zaliczane jest źródło CMS-C, powszechnie występują wśród europejskich populacji żyta uprawnego [Łapiński i Stojałowski 1996, 2003, Stojałowski i in. 2006, 2008]. Obecność cytoplazmy sterylizującej w populacji wywiera presję selekcyjną na genotypy jądrowe, w wyniku czego populacje te są zazwyczaj bogatym źródłem genów przywracających płodność w systemie CMS-C. Trudnością w hodowli okazało się znalezienie efektywnych form dopełniających męską sterility dla cytoplazm typu Vavilovii [Kobyljanskij 1971, 1982, Madej 1976]. Występują one w europejskich materiałach hodowlanych bardzo rzadko. Populacje spoza Europy nie były pod tym kątem szerzej badane. Trzy populacje argentyńskie analizowane w tej pracy wykazywały względem cytoplazmy C podobne właściwości jak genotypy europejskie – frekwencja genotypów utrzymujących męską sterility była w nich na niskim poziomie. Wśród populacji pochodzenia irańskiego znalazły się jednak takie, w których udział form dopełniających był względnie wysoki (Altevogt 14159, Altevogt 14160, Iran IX), chociaż w żadnym przypadku nie przekraczał poziomu 40%. W żadnej z badanych populacji irańskich nie wykryto wcześniej obecności cytoplazmy C [Stojałowski i in. 2008].

Cytoplazma Pampa wywiera na większość genotypów silne działanie sterylizujące [Geiger 1972, Geiger i Miedaner 1996, Madej 1976], przez co trudno jest znaleźć komponenty ojcowskie skutecznie przywracające płodność u mieszańców [Miedaner i in. 2000, 2005] i jednocześnie gwarantujące wysoki efekt heterozji. Dotychczasowe ogólne szacunki wskazują, że w europejskich populacjach żyta ozimego frekwencja alleli przywracających płodność w cytoplazmie Pampa stanowi jedynie 5% [Geiger i Miedaner

1996]. Ponieważ poszukiwania takich form w europejskich materiałach hodowlanych nie przyniosły zamierzonego rezultatu, skłoniło to do prowadzenia badań w obrębie populacji pochodzących z Iranu i Ameryki Południowej [Geiger i Miedaner 1996, Miedaner i in. 1997]. W odróżnieniu od źródeł europejskich, w populacjach egzotycznych frekwencja skutecznych genów restorerowych oceniana jest na 11 do 51% [Geiger i Miedaner 1996]. Efekty fenotypowe genów znalezionych w egzotycznych populacjach wykazywały mniejszą zależność od komponentu matecznego mieszańca oraz były mniej wrażliwe na wpływ środowiska. Tym samym wykazywały znacznie większą efektywność i stabilność w przywracaniu płodności pyłku [Geiger i Miedaner 1996]. Zaprezentowane w tej pracy badania wykonano w celu poszerzenia wiedzy na temat ośmiu egzotycznych populacji żyta wskazanych we wcześniejszych pracach jako źródła efektywnych genów przywracania płodności w systemie CMS-P. Uzyskane wyniki potwierdzają wcześniejsze doniesienia, dowodząc przy tym, że efektywność przywracania męskiej płodności żyta z cytoplazmą Pampa jest wyraźnie większa w przypadku populacji pochodzenia irańskiego aniżeli odmian z Argentyny.

WNIOSKI

1. Badane populacje pochodzące z Iranu i Argentyny wykazują odmienny charakter interakcji z cytoplazmami sterylizującymi CMS-C i CMS-P.

2. Populacje irańskie, które analizowano, charakteryzowały się względnie wysokimi częstotliwościami genotypów, które skutecznie przywracają męską płodność żyta z cytoplazmą Pampa oraz utrzymują męską sterylność przy obecności cytoplazmy C. Są to populacje wyraźnie różne od populacji europejskich.

3. Badane populacje pochodzenia argentyńskiego zawierają genotypy dobrze przywracające męską płodność w systemie CMS-Pampa, ale ich frekwencja jest na niskim poziomie. W relacji do cytoplazmy CMS-C populacje argentyńskie wykazywały podobne właściwości do odmian europejskich.

PIŚMIENNICTWO

- Adolf K., Winkel A., 1985. A new source of spontaneous sterility in winter rye – preliminary results. Proc. Eucarpia Meet. Cereal Sect. Rye, Svalöv, Sweden, 11–13.06, 293–306.
- Börner A., Korzun V., Polley A., Malyshev S., Melz G., 1998. Genetics and molecular mapping of male fertility restoration locus (*Rfg1*) in rye (*Secale cereale* L.). Theor. Appl. Genet. 97, 99–102. <https://doi.org/10.1007/s001220050871>
- Geiger H.H., 1972. Wiederherstellung der Pollensterilität in cytoplasmatisch männlich sterilem Roggen. Theor. Appl. Genet. 42, 32–33. <https://doi.org/10.1007/BF00306075>
- Geiger H.H., 1985. Hybrid breeding in rye. Proc. Eucarpia Meet. Cereal Sect. Rye, Svalöv, Sweden, 11–13.06, 237–265.
- Geiger H.H., Miedaner T., 1996. Genetic basis and phenotypic stability of male-fertility restoration in rye. Vortr. Pflanzenzüchtg 35, 27–38
- Geiger H.H., Morgenstern K., 1975. Angewandt-genetische Studien zur cytoplasmatischen Pollensterilität bei Winterroggen. Theor. Appl. Genet. 46, 269–276. <https://doi.org/10.1007/BF00281148>

- Geiger H.H., Schnell F.W., 1970. Cytoplasmic Male Sterility in Rye (*Secale cereale* L.). *Crop. Sci.* 10, 590–593. <https://doi.org/10.2135/cropsci1970.0011183X0010000500043x>
- Hackauf B., Bauer E., Korzun V., Miedaner T., 2017. Fine mapping of the restorer gene *Rfp3* from an Iranian primitive rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet.* 130, 1179–1189. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2879-3>
- Kobyljanskij V.D., 1969. K genetike citoplazmatičeskoj mužskoj steril'nosti u ozimoj rži. *Genetika* (Moskwa) 5(9), 43–47.
- Kobyljanskij V.D., 1971. Sozdanie sterylnych analogov sortov ozimoj rži, zakrepitelej sterilnosti, vosstanovitelej fertilnosti. *Trudy Prikl. Bot. Genet. Sel. (Leningrad)* 44(1), 76–85.
- Kobyljanskij V.D., 1982. Rož. Genetičeskie osnovy selekcii. Kolos, Moskwa.
- Madej L., 1975. Research on male sterility in rye. *Hod. Rośl. Aklim. Nasien.* 19, 421–422.
- Madej L., 1976. Charakterystyka genetyczna trzech źródeł męskiej jałowości żyta (*Secale cereale* L.). *Hod. Rośl. Aklim. Nasien.* 20(2), 157–174.
- Miedaner T., Dreyer F., Glass C., Reinbold H., Geiger H.H., 1997. Kartierung von Genen für die Pollenfertilitätsrestauration bei Roggen (*Secale cereale* L.). *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 38, 303–314.
- Miedaner T., Glass C., Dreyer F., Wilde P., Wortmann H., Geiger H.H., 2000. Mapping of genes for male-fertility restoration in 'Pampa' CMS winter rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet.* 101(8), 1226–1233. <https://doi.org/10.1007/s001220051601>
- Miedaner T., Wilde P., Wortmann H., 2005. Combining ability of non-adapted sources for male-fertility restoration in Pampa CMS of hybrid rye. *Plant Breed.* 124, 39–43. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.01038.x>
- Łapiński M., 1972. Cytoplasmic-genic type of male sterility in *Secale montanum* Guss. *Wheat Inform. Serv.* 35, 25–28.
- Łapiński M., Stojałowski S., 1996. The C-source of sterility-inducing cytoplasm in rye: Origin, identity and occurrence. *International Symposium on Rye Breeding and Genetics, Stuttgart, Germany, 27–29.06.* *Vort. Pflanzenzüchtg.* 35, 51–60.
- Łapiński M., Stojałowski S., 2003. Occurrence and genetic identity of male sterility-inducing cytoplasm in rye (*Secale* spp.). *Plant Breed. Seed Sci.* 48, 7–23.
- Stojałowski S., Łapiński M., Masojć P., 2004. RAPD markers linked with restorer genes for the C-source of cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). *Plant Breed.* 123, 428–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.01009.x>
- Stojałowski S., Hanek M., Orłowska M., Sobczyk M., 2017. DArT Markers Linked with Genes Controlling Restoration of Male Fertility in Hybrid Rye Cultivars with Improved Pollen Shedding. *Folia Pomer. Univ. Technol. Stetin., Agric., Aliment., Pisc., Zootech.* 338(44)4, 205–216. <https://doi.org/10.21005/AAPZ2017.44.4.21>
- Stojałowski S., Jaciubek M., Masojć P., 2005. Rye SCAR markers for male fertility restoration in the P cytoplasm are also applicable to marker-assisted selection in the C cytoplasm. *J. Appl. Genet.* 46(4), 371–373.
- Stojałowski S., Kociuba M., Stochmal B., Kondziola M., Jaciubek M., 2008. Determining the plasmotypic structure of rye populations by SCAR markers. *J. Appl. Genet.* 49(3), 229–232. <https://doi.org/10.1007/BF03195618>
- Stojałowski S., Łapiński M., Szklarczyk M., 2006. Identification of sterility-inducing cytoplasm in rye using the plasmotype–genotype interaction test and newly developed SCAR markers. *Theor. Appl. Genet.* 112, 627–633. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0164-3>
- Stracke S., Schilling A.G., Forster J., Weiss C., Glass C., Miedaner T., Geiger H.H., 2003. Development of PCR-based markers linked to dominant genes for male-fertility restoration in Pampa CMS of rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet.* 106, 1184–1190. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1153-4>
- www.coboru.pl [dostęp: 31.10.2019].

Źródło finansowania: Praca była dofinansowana przez Ministerstwo Rolnictwa i Rozwoju Wsi w ramach programu badań podstawowych na rzecz postępu biologicznego w hodowli roślin.

Summary. Rye reveals strong effect of heterosis. Hybrid cultivars allow exploiting of this effect in a much more efficient manner than population cultivars. In breeding of hybrid cultivars, the cytoplasmic male sterility system (CMS) is commonly used. The aim of this study was to compare restoration of male fertility in two CMS systems in rye (CMS-C and CMS-P) by eight populations originating from Iran and Argentina. In the three-year field trials, the male fertility of F₁ hybrids was assessed. Maternal components of studied hybrids comprised of two male sterile versions of the inbred line 541 (with cytoplasm P and C). Five populations from Iran and three from Argentina were used as pollinating parents. Assessment of male fertility was performed visually according to the 9-step scale by Geiger and Morgenstern. Male fertility of hybrids was divergent depending on the source of CMS and pollinating population. However, it can be stated generally, that populations from Iran compared to those from Argentina, were more efficient in the restoration of male fertility in CMS-P, but less effective when CMS-C was present.

Key words: cytoplasmic male sterility, rye, hybrid cultivars

Otrzymano/ Received: 14.11.2019

Zaakceptowano/ Accepted: 11.02.2020