

ELŻBIETA KACZMARSKA

**Dziedziczenie wrażliwości fotoperiodycznej truskawki
(*Fragaria x ananassa* Duch.)**

The Inheritance of Photoperiod Sensitivity in Strawberries
(*Fragaria x ananassa* Duch.)

Synopsis. W dwuletnim doświadczeniu polowym badano reakcję na długość dnia potomstwa pokolenia F₁ uzyskanego drogą kontrolowanego krzyżowania 16 odmian truskawki (30 kombinacji krzyżowań), zróżnicowanych pod względem wrażliwości fotoperiodycznej (DN i SD). Analizowano również segregację potomstwa S₁ (1489 siewek) otrzymanego w wyniku samozapylenia niewrażliwych na długość dnia klonów hodowlanych w Katedrze Genetyki i Hodowli Roślin Ogrodniczych (KGIHRO) AR w Lublinie. Na podstawie obserwacji przebiegu fazy generatywnej stwierdzono, że od 23% do 26% siewek F₁ pochodzących ze skrzyżowania form DN i SD wykazywało niewrażliwość na długość dnia. W przypadku, gdy przekrzyżowano ze sobą różne odmiany DN, pokolenie F₁ segregowało w stosunku 3 : 1 lub 9 : 7 form DN : SD. Potomstwo S₁ otrzymane w wyniku samozapylenia klonów hodowlanych również rozszczepiało się jak 9 : 7 oraz 3 : 1. Wyniki te wskazują, że cecha niewrażliwości fotoperiodycznej truskawki jest warunkowana przez dwa geny dominujące, działające komplementarnie. Rozszczepienie w stosunku 9 : 7 wskazuje na fakt, że formami rodzicielskimi były podwójne heterozygoty, zaś stosunek rozszczepień 3 : 1 (DN : SD) sugeruje, że krzyżowanymi formami były heterozygoty pojedyncze.

Słowa kluczowe – key words: wrażliwość fotoperiodyczna – photo-sensitivity, dziedziczenie – inheritance, truskawka – strawberry

WSTĘP

Całość procesów zachodzących w roślinie jest reakcją na czynniki środowiska, a szczególnie na fotoperiod i temperaturę, które w określonych warunkach powodują przejście z fazy wzrostu wegetatywnego do fazy generatywnej.

Wymagania fotoperiodyczne roślin różnych odmian truskawki, dotyczące indukcji kwitnienia, stanowią podstawę klasyfikacji tego gatunku (Gutteridge, 1985). Większość uprawianych w Europie odmian truskawki należy do roślin dnia krótkiego (**SDP** – ang. *short day plants*). Są to tzw. odmiany niepowtarzające, dające jeden zbiór w okresie późnej wiosny i wczesnego lata (*June bearing cultivars*).

Darrow (1966) podaje, że indukcja kwitnienia roślin odmian niepowtarzających owocowania zależy od krótkich dni, to znaczy od codziennego trwania dolnej granicy oświetlenia poniżej 13 godzin (fotoperiod krytyczny). Dzieje się to w drugiej połowie lata i wczesną jesienią. Skracający się fotoperiod powoduje inicjację ząbków generatywnych poprzez transformację merystemów i doprowadza do tworzenia się ząbków kwiatostanów.

Niektóre typy truskawek zatraciły ścisłą zależność zawiązywania pąków kwiatowych w okresie skracającego się fotoperiodu, dając początek tzw. odmianom stale owocującym (**EB** – ang. *everbearing*). U tych odmian rozwój generatywny jest indukowany podczas dni długich (Gutteridge, 1985). Rośliny te owocują dwukrotnie w ciągu sezonu: w porze dojrzewania odmian tradycyjnych (czerwiec – lipiec) oraz późnym latem i jesienią (wrzesień – październik).

Do trzeciej grupy odmian, obojętnych na długość dnia (**DNP** – ang. *day neutral plants*) zalicza się rośliny, które jednocześnie kwitną, owocują i tworzą rozłogi. W naszych warunkach indukcja kwitnienia roślin tych odmian następuje o każdej porze roku (Bollakis, 1984).

Przeprowadzona przez Ahmadiego i wsp. (1990) analiza genetyczna niewrażliwych fotoperiodycznie odmian i ich potomstwa pochodzącego ze skrzyżowania ze standardowymi, wrażliwymi, oktoploidalnymi truskawkami (*Fragaria x ananassa* Duch.), *F. chiloensis* (L) Duch. i *F. virginiana glauca* Staudt. ($x = 7$, $2n = 56$) dowiodła, że niewrażliwość fotoperiodyczna jest warunkowana jednym dominującym genem, dziedziczonym wg praw Mendla. Niewrażliwość na długość dnia, jako cecha dominująca, przejawia się również w krzyżówkach z innymi gatunkami z rodzaju *Fragaria*.

Kwestia pochodzenia stale kwitnących odmian truskawki (*Fragaria x ananassa*) i klasyfikacja niewrażliwości na fotoperiod są wciąż dyskusyjne.

W wielu przypadkach dziedziczenie cech związanych z kwitnieniem wydaje się być kompleksowe; przeważnie cecha jednokrotnego kwitnienia była uważana za dominującą, lecz niektórzy autorzy sądzą inaczej (Darrow, 1966; Powers, 1954; Nicoll i Galletta, 1987). Jednak w żadnym przypadku ten typ dziedziczenia nie był przypisywany działaniu pojedynczego genu.

Celem podjętych badań, zaprezentowanych w niniejszej pracy, było wyjaśnienie sposobu dziedziczenia wrażliwości fotoperiodycznej truskawki.

MATERIAŁ I METODA

Badania były przeprowadzone na 16 odmianach i 13 klonach hodowlanych truskawki (*Fragaria x ananassa* Duch.) oraz dwóch ekotypach *Fragaria virginiana*: *F. virginiana* „Alaska” i *F. virginiana* Middle West reg. ze środkowo-zachodniej części Ameryki Północnej. Odmiany truskawki były zróżnicowane pod względem wrażliwości na długość dnia: odmiany niepowtarzające (SDP): 'Dukat', 'Elsanta', 'Pandora', 'Paula', 'Plena', 'Senga Sengana', 'Teresa', powtarzające owocowanie (EB): 'Calypso', 'Geneva', 'Irvine', 'Ostara', 'Rapella', 'Tango' oraz odmiany obojętne na długość dnia (DNP): 'Evita', 'Mara des Bois', 'Selva'. Wszystkie analizowane klony hodowli KGiHRO wykazywały niewrażliwość fotoperiodyczną, ich rodowód przedstawiono w tabeli nr 1.

Tab. 1. Pochodzenie klonów hodowlanych KGiHRO AR w Lublinie
Origin of breeding clones KGiHRO AR in Lublin

Nr klonu No. of clone	Formy rodzicielskie Parental forms
106	Tristar S ₁ x Senga Sengana
108	(Paula x Tribute) x 2087
109	(Tristar x Dukat) x 5289
113	(Paula x Tribute) x 3889
116	(Paula x Tristar) x 2087
118	Tristar S ₁ x 5189
119	(Tristar x Dukat) x 2989
122	(Tristar x Dukat) x 2087
123	Tristar x 3889
136	(Tristar x Dukat) x Dukat
140	(Paula x Tristar) x 5289
141	(Paula x Tribute) x 2989
142	(Tristar x Dukat) x 5189

Objaśnienia :

Explanations:

5289 = Robinson x Saladin

3889 = Pocahontas x Felina

5189 = Holiday x Tantalón

3040 = Senga Sengana x Talisman

98B = Merton Dawn x Senga Tigaiga

441/2 = Merton Dawn x Senga Tigaiga

170B = Senga Sengana x Merton Dawn

Krzyżowania międzyodmianowe oraz samozapylenia w/w klonów hodowlanych zostały wykonane w maju i czerwcu 1997 roku. Nasiona zostały wysiane w mnożarce wiosną 1998 roku, następnie siewki zostały wysadzone do gruntu w sierpniu tegoż roku w rozstawie 30 x 60 cm. Doświadczenie założono w układzie bloków losowych po 30 roślin F₁ z każdej kombinacji w trzech powtórzeniach. Badane potomstwo rosło w kolekcji odmian KGiHRO w Felinie k. Lubli-

na na glebie płowej o podłożu marglowym. Przed założeniem doświadczenia zastosowano nawożenie organiczne w formie obornika oraz mineralne w dawkach ustalonych na podstawie analizy chemicznej gleby. W trakcie prowadzenia badań stosowano pielęgnację oraz zabiegi ochrony roślin zgodnie z zaleceniami dla plantacji produkcyjnych truskawki.

Obserwacje dotyczące kwitnienia roślin F_1 rozpoczęto 30.04.1999 roku i prowadzono w odstępach dwutygodniowych aż do jesieni. W roku 2000 obserwacje zostały powtórzone. Ogółem analizie podlegało 30 rodzin mieszańców (2893 rośliny) otrzymanych w wyniku kontrolowanego krzyżowania i 1489 roślin uzyskanych poprzez samozapylenie 13 klonów hodowlanych KGiHRO. Zgodność uzyskanych wyników z przewidywanymi stosunkami liczbowymi sprawdzono za pomocą testu χ^2 .

WYNIKI

Wybrane odmiany truskawki obojętne na długość dnia (DN) zostały przekrzyżowane ze sobą i skrzyżowane z odmianami wrażliwymi (SD). Na podstawie dwuletnich obserwacji przebiegu fazy generatywnej, potomstwo F_1 było klasyfikowane na dwa rodzaje: powtarzające (DN) i wrażliwe na długość dnia (SD).

W warunkach przyrodniczych Gospodarstwa Doświadczalnego Felin, przebieg fazy generatywnej u roślin dnia krótkiego i roślin DN był istotnie różny. Rośliny, które po 15 czerwca przestawały kwitnąć zaliczono do roślin SD. Pozostałe, których kwitnienie było wyraźnie wydłużone i trwało od wiosny do jesieni (z ewentualną krótką przerwą) zaliczono do roślin DN. Sadzonki rozłogowe wytwarzane przez te rośliny również kwitły. Segreganty SD przerywały kwitnienie po pojedynczym szczycie owocowania wiosną, przechodząc następnie w fazę wzrostu wegetatywnego.

Od 23% do 26% siewek F_1 pochodzących ze skrzyżowania form DN i SD wykazywało niewrażliwość na długość dnia. W przypadku gdy przekrzyżowano ze sobą różne odmiany DN, pokolenie F_1 segregowało w stosunku 3:1 lub 9:7 form DN : SD, co przedstawia tabela nr 2. Również potomstwo F_1 otrzymane w wyniku samozapylenia powtarzających owocowanie klonów hodowlanych rozszczepiało się jak 9:7 oraz 3:1, co przedstawiono w tabeli nr 3. Pochodzące z samozapylenia rośliny obojętnej fotoperiodycznie poziomki virginijskiej z Alaski, segregowały pod względem tej cechy w stosunku 9:7.

Wyniki te wskazują, że cecha niewrażliwości fotoperiodycznej u truskawki oraz oktoploidalnych *Fragarii* jest warunkowana przez dwa geny dominujące, działające komplementarnie. Rozszczepienie w stosunku 9:7 wskazuje na fakt, że formami rodzicielskimi były podwójne heterozygoty, zaś stosunek rozszczepień 3:1 (DN:SD) sugeruje, iż krzyżowanymi formami były heterozygoty pojedyncze.

Tab. 2. Dziedziczenie niewrażliwości fotoperiodycznej 9 odmian truskawki (*Fragaria x ananassa* Duch.) i 2 *F. virginiana*: „Alaska” (DN) i śr. - zach. Am. (SD)
Inheritance of the photo-insensitivity in 9 strawberry cultivars (*Fragaria x ananassa* Duch.) and 2 *F. virginiana*: „Alaska” (DN) and M-W Am. (SD)

Krzyżowane obiekty Parental phenotypes	Obserwowane rozszczepienie Observed distribution		Liczba badanych roślin Total plants	Stosunek rozszczepień: Ratio: DN : SD	χ^2	P
	DN	SD				
		173				
DN x SD						
Irvine x S. Sengana						
Irvine x Plena						
Irvine x Teresa						
Irvine x <i>F. virg.</i> M-W						
Calypso x S. Sengana						
Calypso x Plena						
Rapella x S. Sengana						
Rapella x <i>F. virg.</i> M-W						
SD x DN	135	386	521	1 : 3	0,23	0,5 - 0,7
Elsanta x Irvine						
Elsanta x Selva						
Pandora x Calypso						
Plena x Selva						
Paula x Irvine						
SD x SD	0	328	328	0 : 1	0,00	1,0
Paula x S. Sengana						
Pandora x Plena						
Elsanta x Dukat						
Elsanta x S. Sengana						
DN x DN	733	250	983	3 : 1	0,09	0,3 - 0,5
Irvine x Calypso						
Irvine x Selva						
Irvine x Rapella						
Irvine x <i>F. virg.</i> „Alaska”						
Calypso x Irvine						
Selva x Irvine						
Rapella x Irvine						
Rapella x Selva						
Rapella x Calypso						
Rapella x Rapella						
DN x DN	190	131	321	9 : 7	1,12	0,2 - 0,3
Calypso x <i>F. virg.</i> „Alaska”						
Calypso x Calypso						
Calypso x Selva						

Przedstawione wyniki jednoznacznie rozstrzygały kwestię sposobu dziedziczenia wrażliwości fotoperiodycznej truskawki, dlatego też w badaniach pominięto różnice w stopniu nasilenia się tej cechy u odmian rodzicielskich.

Tab. 3. Segregacja potomstwa S_1 otrzymanego w wyniku samozapylenia klonów hodowlanych KGiHRO AR w Lublinie przy $v = 1$ stopniach swobody i poziomie istotności $P = 0,05$
Genetic segregation in S_1 seedlings obtained by self-fertilization breeding clones KGiHRO AR in Lublin with degrees of freedom $v = 1$ and level of significance $P = 0.05$

Nr klonu No. of clone	Pochodzenie Origin	Obserwowane rozszczenie		Ilość badanych roślin Total plants	Stosunek rozszczeń Ratio: DN : SD	χ^2	P
		Observed distribution					
		DN	SD				
108	(Paula x Tribute) x 2087	73	46	119	9 : 7	1,25	0,2-0,3
142	(Tristar x Dukat) x 5189	112	100	212	9 : 7	1,01	0,3
106	Tristar S_1 x Senga S.	56	44	110	9 : 7	1,27	0,2-0,3
140	(Paula x Tristar) x 5289	57	48	105	9 : 7	0,69	0,3-0,5
122	(Tristar x Dukat) x 2087	72	40	112	9 : 7	2,93	0,1
109	(Tristar x Dukat) x 5289	52	49	101	9 : 7	0,93	0,3-0,5
136	(Tristar x Dukat) x Dukat	53	30	83	9 : 7	1,94	0,1-0,2
123	Tristar x 3889	75	58	133	9 : 7	0,00	1,0
141	(Paula x Tribute) x 2989	44	44	88	9 : 7	1,39	0,2-0,3
118	Tristar S_1 x 5189	47	49	96	9 : 7	2,07	0,1-0,2
113	(Paula x Tribute) x 3889	50	19	69	3 : 1	0,23	0,5-0,7
119	(Tristar x Dukat) x 2989	57	20	77	3 : 1	0,03	0,8-0,9
116	(Paula x Tristar) x 2087	59	24	83	3 : 1	0,66	0,3-0,5
	<i>Fragaria virginiana</i> „Alaska”	52	49	101	9 : 7	0,93	0,3-0,5

DYSKUSJA

Sposób dziedziczenia niewrażliwości fotoperiodycznej truskawki i możliwość wykorzystania tej cechy w hodowli, były przedmiotem wielu prac (Clark, 1938; Powers, 1954; Brown, Wareing, 1965; Ahmadi i in., 1990).

Na podstawie badań różnych ekotypów poziomki, Brown i Wareing (1965) stwierdzili, że u diploidalnego gatunku *Fragaria vesca* cecha stałego owocowania jest warunkowana działaniem pojedynczego genu recesywnego.

Przedstawiona analiza potomstwa otrzymanego z pojedynczych krzyżowań form SD i DN oraz samozapyleń, wykazała, że ta cecha truskawki jest dominująca. Świadczy o tym fakt, że w czterech rodzinach, gdzie formami rodziciels-

skimi były typy SD, nie występowały osobniki stale owocujące, podczas gdy wszystkie pozostałe potomstwa były segregujące.

Wyniki te są zgodne z rezultatami badań Clarka (1938), który zaobserwował, że w potomstwie pochodzącym z samozapylenia roślin DN, występowały osobniki SD.

Powers (1954) przekrzyżował ze sobą oraz wykonał samozapylenia 3 niewrażliwych fotoperiodycznie odmian truskawki i 7 typu SD. Potomstwa stale owocujących rodziców były znacznie zróżnicowane w zależności od form rodzicielskich. Niektóre potomstwa segregowały w stosunku 3 (DN) : 1 (SD), inne – 1 : 1, niektóre – 37,5 : 62,5, a część potomstw – 9 : 7. Na tej podstawie Powers wysunął hipotezę, że niewrażliwość fotoperiodyczna truskawki jest warunkowana zarówno przez geny dominujące, jak i recesywne; z dwoma lub więcej genami komplementarnymi o nierównej sile ekspresji. Dodatkowo, ekspresję tej cechy warunkują cztery geny recesywne.

Wyniki badań własnych (segregacja w stosunku 9 : 7 i 3 : 1 wśród potomstwa otrzymanego z samozapylenia roślin DN) wskazują, że cecha stałego owocowania truskawki oraz innych oktoploidalnych gatunków z rodzaju *Fragaria* jest warunkowana przez 2 geny dominujące, działające komplementarnie.

Potwierdzają to badania Ourecky'ego i Slate'a (1967), którzy na podstawie analizy 46 kombinacji krzyżówkowych, ustalili, że za dziedziczenie tej cechy odpowiadają dominujące geny komplementarne. Stwierdzili oni również, że procentowy udział roślin DN w potomstwie zależy od składu genetycznego stale owocujących rodziców. Generalnie, 'Geneva' przekazywała tę cechę w większym stopniu niż odmiany 'Steamliner', 'Ogalla' i 'Arapahoe'. W drugim sezonie wegetacyjnym, procent siewek niewrażliwych na długość dnia okazał się wyższy. Podobne zjawisko zaobserwowano także w toku badań własnych.

WNIOSKI

1. W warunkach klimatycznych Lubelszczyzny odmiany obojętne fotoperiodycznie zachowują się podobnie jak odmiany powtarzające – jednocześnie kwitną, owocują i wytwarzają rozłogi.

2. Na podstawie analizy potomstwa roślin różniących się wrażliwością fotoperiodyczną ustalono, że cecha ta jest warunkowana przez 2 geny dominujące.

3. Sposób segregacji potomstwa F_1 , otrzymanego w wyniku samozapylenia osobników powtarzających owocowanie (9 : 7 i 3 : 1), wskazuje na komplementarne współdziałanie tych genów.

PIŚMIENNICTWO

- A h m a d i H., B r i n g h u r s t R.S., V o t h V., 1990. Modes of inheritance of photoperiodism in *Fragaria*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 146-152.
- B o l l a k i s M., 1984. Day – neutrals, everbearers and June – bearers: sorting out the differences. Am. Fruit Grover. 5:13.
- B r o w n T., W a r e i n g P.F., 1965. The genetical control of the everbearing habit three other characters in varieties of *Fragaria vesca*. Euphytica. 14:97-112.
- C l a r k J.H., 1938. Inheritance of the so-called everbearing tendency in the strawberry. J. Am. Soc. Hort. Sci. 107 (5): 733-736.
- D a r r o w G.M., 1966. The strawberry: history, breeding and physiology. New York. Holt, Rinehart and Winston.
- G u t t e r i d g e C.G., 1985. *Fragaria x ananassa*. In „CRC Handbook of Flowering Vol. III.” CRC Press Inc.: 16-33.
- N i c o l l M.F., G a l l e t t a G.J., 1987. Variation in growth and flowering habits of junebearing and everbearing strawberries. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112(5): 872-880.
- O u r e c k y D.K., S l a t e G.L., 1967. Behaviour of the everbearing characteristic in strawberries. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 91: 236-241.
- P o w e r s L., 1954. Inheritance of period of blooming in progenies of strawberries. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 64: 293-298.

SUMMARY

The reaction of 30 strawberry progenies to the photoperiod was studied in a two-year-long field experiment. F₁ populations were obtained from a controlled crossing of 16 photoperiodically sensitive and insensitive cultivars (SD-‘short day’ and DN-‘day-neutral’= photo-insensitive). The segregation of the S₁ progeny (1489 seedlings) originating from the self-pollination of insensitive breeding clones of Agricultural University in Lublin was also analyzed. The results show that 23%–26% of F₁ seedlings obtained from the crossing of DN and SD forms was photo-insensitive. When various DN cultivars were crossed, F₁ progeny segregated in 3:1 ratio or 9 : 7 DN : SD forms. S₁ progeny obtained from the self-pollination of breeding clones also segregated in 9 : 7 and 3 : 1 ratio. These results show that photo-insensitivity in strawberry is controlled by two dominant genes acting in a complementary way. The 9 : 7 ratio shows that the parentes were double heterozygotes, and 3 : 1 ratio (DN : SD) indicates that hybridized forms were mono-hybrids.