

Dr Josip Milohnić:

Institut za oplemenjivanje i proizvodnju bilja,
Poljoprivrednog fakulteta — Zagreb

HETEROZIS I KORISTENJE HIBRIDA U PROIZVODNJI PŠENICE

Heterozis ili vigor hibrida zapazili su oplemenjivači bilja pred više od dva stoljeća. Već je **Koelreuter** (1763) uočio da hibridi imaju jako izražen vigor u komparaciji s roditeljima. Od tada je objavljen veliki broj radova u kojima je razmatran mehanizam polinacije i pojava vigora hibrida kod raznih vrsta bilja. Potomstva koja potječu od samooplodnje su manje bujna nego potomstvo dobiveno stranooplodnjom (Darvin, 1876). Općenito je heterotični efekat jače izražen kod stranooplodnih vrsta, ali se vigor hibrida očituje i kod samooplodnih vrsta. Bujnost hibrida ovisi i o kombinaciji roditeljskih genotipova unutar iste vrste. Kod nekih kombinacija križanja heterotični efekat može biti i negativan u odnosu na prosjek roditelja, pa čak i u odnosu na slabijeg roditelja. Različita svojstva biljke u raznim hibridnim kombinacijama, mogu pokazivati različiti stupanj heterotičnog efekta.

HETEROZIS KOD PŠENICE

Prva zapažanja o heterozisu kod pšenice objavio je **Freeman** (1919). On je proučavao visinu biljke, širinu lista i neka druga svojstva u species hibridima *T. durum* ($4x = 28$) i *T. aestivum* ssp. *vulgare* ($6x = 42$). Do sada je objavljen veliki broj radova u kojima je proučavan heterotični efekat u raznim unutar-sortnim i međusortnim hibridnim kombinacijama, kako unutar tako i između pojedinih hexaploidnih i tetraploidnih vrsta. Jedan dio tih radova je prikazan sumarno na tab. 1. Na osnovu rezultata ovih radova može se zaključiti da je i kod pšenice heterozis izražen u različitim kombinacijama križanja između raznih vrsta, između sorata iste vrste, pa čak i između biljaka iste sorte. U svim kombinacijama križanja ne dolazi do izražaja vigor hibrida. Heterotični efekat ovisi o genetskoj divergenciji roditelja. Heterozis može biti izražen u raznim svojstvima hibridnih biljaka. Prirod i kvalitet zrna su od primarne važnosti. U većem broju spomenutih istraživanja prirodi hibrida su bili veći od rodnijeg roditelja. U nekim kombinacijama križanja to je povećanje priroda bilo čak iznad 50%. Vigor hibrida može u izvjesnom stupnju biti izražen i u F_2 i daljnjim generacijama.

Kad ocjenjujemo heterotični efekat kod pšenice na osnovu dosadašnjih istraživanja, treba uzeti u obzir da su gotovo u svim pokusima biljke bile uzgajane na veće razmake nego što se pšenica sije u normalnoj proizvodnji. Osim toga u dosadašnjim istraživanjima su bile obuhvaćene male populacije, bilo da su pokusi vodjeni u staklenicima ili na polju. Prema tome, bilo bi potrebno dobivene rezultate provjeriti u optimalnoj gustoći (sklopu) i na većim površinama. To će biti moguće kada se riješi proizvodnja dovoljnih količina hibridnog sjemena na ekonomskoj osnovi.

PROIZVODNJA HIBRIDNOG SJEMENA

Da bi se vigor hibrida mogao koristiti u širokoj proizvodnji potrebno je riješiti niz problema, od kojih su neki specifični za određene vrste bilja. Općenito je za sve vrste osnovni problem proizvodnja dovoljnih količina hibridnog sjemena. Stoga nije čudno, što se vigor hibrida najprije počeo koristiti kod vrsta koje se u širokoj proizvodnji vegetativno razmnažaju (razne vrste voća, cvijeća, ukrasnog bilja). Osnovu za moderno shvaćanje i praktično korištenje heterozisa u oplemenjivanju onih vrsta koje se normalno u proizvodnji generativno razmnažaju, dali su **East** (1908) i **Shull** (1909) radovima o utjecaju kontinuirane samooplodnje i pojavi heterotičnog efekta u hibridima između samooplodnih linija kukuruza. Na toj osnovi, radovima mnogih istraživača je omogućeno korištenje vigora hibrida u proizvodnji kukuruza. **Allard** (1960) smatra da je upotreba hibrida kod kukuruza omogućila povećanje prosječnih prinosa za više od 20%. Takav uspjeh je pobudio veliki interes za pronalaženje mogućnosti korištenja vigora hibrida i kod drugih vrsta. Kao monecijska, stranooplodna vrsta sa specifičnom građom i rasporedom muških i ženskih cvjetova, kukuruz je naročito pogodna vrsta za proizvodnju hibridnog sjemena jer se skidanjem metlice može jednostavno izvršiti kastracija majčinske biljke, a polinacija se normalno obavi vjetrom. Kod vrsta sa dvospolnim cvjetovima, a tu spada i pšenica, proizvodnja dovoljnih količina hibridnog sjemena ručnom kastracijom ne može biti ekonomski opravdana, osim kod malog broja vrsta, kod kojih se iz jednog oplođenog cvijeta dobije veliki broj sjemena (duhan, rajčica i sl.) Kod takvih vrsta mogućnosti korištenja heterozisa pruža upotreba citoplazmatskog steriliteta polena u proizvodnji hibridnog sjemena.

CITOPLAZMATSKI STERILITET POLENA KOD PŠENICE

Pravi ili potpuni sterilitet polena može biti uzrokovan nasljednim faktorima lokaliziranim u karioplazmi ili citoplazmi, ili pak međusobnim djelovanjem tih faktora. O lokaciji i interakciji faktora, koji uvjetuju sterilitet polena, ovisi i način nasljeđivanja toga svojstva. Sterilitet polena može u većem ili manjem stupnju biti modificiran djelovanjem vanjskih faktora. Za praktično korištenje u proizvodnji hibridnog sjemena veće mogućnosti pruža sterilitet polena uzrokovan faktorima citoplazme ili **citoplazmatski tip steriliteta polena**. Danas se ovaj tip steriliteta polena uspješno koristi u proizvodnji hibridnog sjemena kukuruza, sirka, šećerne repe, sudanske trave i drugih kultura. Citoplazmatski sterilitet polena se javlja u potomstvima križanja jako udaljenih genotipova (species i genus — bastardacija) ili kao spontane i inducirane mutacije.

Sterilitet polena bio je zapažen u mnogim species i genus hibridima pšenice, kojima je bio cilj prenošenje nekih svojstava, a najčešće otpornosti protiv bolesti ili nepovoljnih vanjskih uvjeta. U takvim je križanjima sterilitet polena bio nepoželjno svojstvo tako da su u potomstvima križanja birane samo biljke fertilnog polena, a za biljke sterilnog polena nije bilo posebnog interesiranja.

Prvi primjer citoplazmatskog steriliteta polena kod pšenice je opisao **Kihara** (1951). On je pogodnim križanjima supstituirao nukleus *Triticum aestivum* ssp. vulgare u citoplazmu *Aegilops caudata*. Neka potomstva iz povratnih križanja bila su slična pšenici, ali su bila potpuno ili djelomično sterilna.

Biljke sterilnog polena dobio je **Fukasawa** (1953) križajući *Aegilops ovata* sa *Triticum durum*. Biljke koje imaju *Triticum durum* hromozome u citoplazmi *Aegilops ovata* sterilnog su polena. On je kasnije ovu sterilnost prenio u hexaploidnu pšenicu.

Wilson i Ross (1961) su također dobili biljke citoplazmatski sterilnog polena u potomstvu species—hibrida: *Triticum timopheevi* x *Triticum aestivum* ssp. vulgare (sorta: Bison). Kontinuiranim povratnim križanjem biljaka sterilnog polena sa sortom Bison uzgojili su hexaploidne linije citoplazmatski sterilnog polena.

Sterilitet polena može se pojaviti i kao spontana (prirodna) mutacija. **Savčenko i Lastovič** (1964) su pronašli biljke sterilnog polena u nekoliko sorata *Triticum aestivum* ssp. vulgare (Bezostaja 1, Mironovskaja 264 i Veselopodoljanskaja 499) i *Triticum durum* (Mičurinka i Narodnaja). Biljke sterilnog polena našli su i u species hibridima: *Triticum durum* (sorta Smes 16) x *Triticum aestivum* ssp. vulgare (sorta Odeskaja 16). Autori smatraju, da se u jednom i drugom slučaju radi o citoplazmatskom sterilitetu polena.

Ovo su samo nekoliko, do sada opisanih, izvora steriliteta polena kod pšenice. S obzirom na intenzitet istraživanja, koja se danas u tom pravcu vrše u velikom broju naučnih ustanova širom svijeta, uskoro se može očekivati, da će biti pronađeni novi izvori.

Sterilitet polena se često javlja i kao inducirane mutacije, naročito pri upotrebi jakih mutagenih sredstava, kao što su jake doze radijacije.

PROBLEMI PROIZVODNJE HIBRIDNOG SJEMENA PŠENICE

Citoplazmatski tip steriliteta polena kod pšenice pruža mogućnosti korištenja heterotičnog efekta u pogodnim hibridnim kombinacijama. Za proizvodnju dovoljnih količina hibridnog sjemena na ekonomski opravdanoj osnovi potrebno je riješiti niz problema, koji se mogu svrstati u tri grupe:

— Prvu grupu problema predstavlja uzgoj i održavanje majčinske komponente dobrih kombinatornih sposobnosti stabilnog steriliteta polena (c. m. s. — komponenta). Osnovni je problem utjecaj steriliteta polena na druga svojstva, prvenstveno na ona, o kojima ovisi kombinatorna vrijednost. Nameće se pitanje, da li je moguće u neku sortu (liniju) unesti citoplazmatski sterilitet polena, a da pritom ne dođe do narušavanja njene kombinatorne vrijednosti u hibridnim kombinacijama. Kod kukuruza, sirka, ječma i nekih drugih vrsta, kod kojih su proučavani razni tipovi steriliteta polena, dokazani su pleiotropni efekti faktora, koji uvjetuju sterilitet polena na neka svojstva građe cvata i cvjetnih dijelova. I kod pšenice do sada poznati

tipovi citoplazmatskog steriliteta polena pokazuju nedostatke u nekim svojstvima, zbog kojih može biti otežano ili onemogućeno njihovo korištenje u proizvodnji hibridnog sjemena. Tako npr. *Aegilops caudata* tip pokazuje izvjesne nepravilnosti u razvitku tučka, a s time u vezi i djelomični ženski sterilitet. *Aegilops ovata* tip uvjetuje produženje vegetacijske periode (Porter i sur. 1965).

Nema još eksperimentalnih podataka o utjecaju citoplazmatskog steriliteta polena majčinske komponente na proizvodni potencijal hibrida kod pšenice. Produktivnost hibrida proizvedenih upotrebom majčinske komponente sterilnog polena upoređivana je u nekoliko do sada objavljenih eksperimenata s produktivnošću očinske komponente ili s nekom standardnom sortom. Ako bi se rezultati dobiveni kod kukuruza mogli primijeniti i kod pšenice, onda se može očekivati da će proizvodni potencijal hibrida, dobivenih upotrebom majčinske komponente sterilnog polena, biti veći nego kod istih hibrida proizvedenih s majčinskom komponentom fertilnog polena. Duvick (1958), Rogers i Edwardson (1962) te Sanford i dr. (1965) dokazali su da jednostruki hibridi kukuruza, proizvedeni sa c. m. s. majčinskom komponentom, daju veće prirode nego isti hibridi proizvedeni s normalno fertilnim komponentama. Kao razlog tome navode to, što c. m. s. biljke imaju veću sposobnost usvajanja i nakupljanja dušika u metlicama i klipovima, a hraniva, koja takva biljka ne troši na izgradnju polena, koristi za izgradnju zrna.

U ovu grupu problema treba istaći i stabilnost citoplazmatskog steriliteta polena. Iz do sada objavljenih rezultata moglo bi se zaključiti da svi opisani tipovi steriliteta polena kod pšenica pokazuju zadovoljavajuću stabilnost pod različitim vanjskim uvjetima. To bi, svakako, olakšalo problem uzgoja i održavanja c. m. s. komponentata. Međutim, iskustva s kukuruzom i nekim drugim vrstama upućuju na potrebu, da se stabilnost svakog tipa citoplazmatskog steriliteta polena mora ispitati u različitim vanjskim uvjetima. To se najbrže može postići širokom izmjenom materijala i eksperimentalnih rezultata, između ustanova koje na tim problemima rade u različitim uvjetima i s različitim materijalom.

— **Pronalaženje ili uzgoj očinskih komponentata** dobrih kombinatnih sposobnosti, koje posjeduju stabilne faktore za obnavljanje fertiliteta (Rf—komponenta), predstavlja drugu grupu problema. Do sada su poznati obnavljači fertiliteta za *Aegilops ovata* tip (Fukasawa, 1955) i Tr. timopheevi tip citoplazmatskog steriliteta polena (Smidt i dr. 1962 i Wilson 1964). Livers (1967) smatra da dva dominantna gena (Rf₁ i Rf₂) uvjetuju fertilitet u pšenici s Tr. timopheevi citoplazmom. Kao izvori za obnavljanje fertiliteta spominju se tetraploidne pšenice (Tr. timopheevi i Tr. dicoccoides) ili hexaploidne linije, koje su u precima imale Tr. timopheevi. Savčenko i Lastovič (1964) spominju čak 5 sorata Tr. aestivum ssp. vulgare, kao obnavljače fertiliteta Tr. aestivum tipa citoplazmatskog steriliteta polena (sorta Mironovskaja 264).

Iz dosad objavljenih rezultata može se zaključiti, da je moguće pronaći ili uzgojiti obnavljače fertiliteta (Rf—komponente) za različite tipove cito-

plazmatskog steriliteta polena kod pšenice. Sposobnost obnavljanja fertiliteta izgleda da je uvjetovana sa više gena. Ostaje, međutim, da se riješi niz problema, kao što su:

- broj i međusobno djelovanje gena, koji uvjetuju obnavljanje fertiliteta u pojedinim tipovima steriliteta polena;
- odnos Rf—faktora prema najvažnijim svojstvima o kojima ovisi kombinatorna vrijednost oprašivača, odnosno produktivnost hibrida;
- stabilnost Rf—faktora u različitim vanjskim uvjetima.

Uspješno rješavanje ovih i sličnih problema moguće je osigurati radom u velikom broju ustanova, pod različitim vanjskim uvjetima, s raznovrsnim eksperimentalnim materijalom, uz redovitu izmjenu iskustava i materijala, jer rezultati dobiveni u umjetnim uvjetima staklenika često ne nalaze potvrdu u proizvodnoj praksi.

— **Komercijalna proizvodnja hibridnog sjemena** predstavlja treću grupu problema za uspješno korištenje heterotičnog efekta kod pšenice. Polinacija je ovdje osnovni problem.

I kod samooplodnih vrsta, kao što je pšenica, dolazi do izvjesnog postotka stranooplodnje ovisno o genotipu i vanjskim uvjetima u vrijeme cvatnje. Opseg stranooplodnje na biljkama sterilnog polena je znatno veći nego na normalno fertilnim biljkama pod jednakim vanjskim uvjetima. Zbog nemogućnosti samooplodnje kod biljaka sterilnog polena produžen je rast lodikula, a s time u vezi jače otvaranje cvjetova i lakše stranooprašivanje. **Wilson i Ross** (1962) su dobili 71% oplodnje na biljkama sterilnog polena *Aegilops ovata* tipa. Oni su ispitivali stupanj stranooplodnje u tri omjera (3:1, 2:1 i 1:1) ženskih naprama muškim biljkama. Između pojedinih omjera postojale su male razlike u oplodnji, što upućuje da polen nije bio glavni limitirajući faktor u oplodnji. **Porter i Atkins** (1963) su dobili 12% oplodnje na *Aegilops caudata* i 8% na *Aegilops ovata* tipu steriliteta. **Porter i sur.** (1965) su ispitivali postotak oplodnje na biljkama sterilnog polena sorte Tascosa, koje su imale *Aegilops caudata* i *Aegilops ovata* citoplazmu, na tri lokacije u Texasu. Kao polinatore upotrebili su 6 sorata pšenice (*Tr. aestivum* ssp. *vulgare*). Postotak oplodnje je varirao od 1,8 do 14,1%. Manja oplodnja je dobivena na *Aegilops ovata* tipu, jer se cvatnja biljaka ovog tipa steriliteta zbog produžene vegetacije slabije poklapala sa cvatnjom polinatora. Kao faktore koji uzrokuju tako mali postotak oplodnje, autori spominju nepravilnosti u razvitku tučka *Aegilops caudata* tipa steriliteta, produženu vegetaciju *Aegilops ovata* tipa, zatvorene cvjetove zbog čvrstih pljeva i pljevica biljaka sterilnog polena, te slabu produkciju i rasipanje polena na biljkama oprašivača. Autori smatraju da ova dva tipa steriliteta polena imaju ograničenu vrijednost u komercijalnoj proizvodnji hibridnog sjemena. Za *Tr. timopheevi* tip citoplazmatskog steriliteta polena nisu još objavljeni podaci o stupnju polinacije, ali se iz usmenih saopćenja (**Johnson**, 1966) može zaključiti da se s pogodnim roditeljskim kombinacijama uz primjenu najpogodnijeg omjera i rasporeda roditeljskih komponenata može u poljskim uvjetima postići oplodnja i iznad 50%. Na opseg oplodnje utječe

niz nasljednih svojstava roditeljskih biljaka i vanjski faktori u vrijeme polinacije kao npr.:

- otvaranje cvjetova, naročito majčinskih biljaka u toku cvatnje;
- produkcija i rasipanje polena očinskih biljaka;
- podudaranje vremena cvatnje roditeljskih komponenti;
- visina biljaka oprašivača u odnosu na majčinske biljke;
- sadržaj nektra u cvjetovima roditeljskih biljaka u vezi s frekvencijom posjete kukaca;
- udaljenost biljaka oprašivača od majčinskih biljaka;
- omjer i raspored roditeljskih komponenata;
- vremenske prilike u toku cvatnje.

Neki istraživači (Cannon 1963) smatraju da bi se u cilju što bolje oplodnje mogli primijeniti razni mehanički načini oprašivanja, a proizvodnju hibridnog sjemena organizirati u najpovoljnijim klimatskim uvjetima

Polinacija ne predstavlja problem samo u proizvodnji hibridnog sjemena, nego i u procesu proizvodnje sjemena majčinske komponente citoplazmatski sterilnog polena.

Kvalitet sjemena proizvedenog na c. m. s. biljkama nije još dovoljno ispitan. Da li sterilitet polena majčinskih biljaka utječe na bilo koje svojstvo kvaliteta sjemena proizvedenog na takvim biljkama? Porter i sur. (1965) ističu da je sjeme proizvedeno na c. m. s. — biljkama bilo smežurano i imalo je očito slabiju boju nego sjeme proizvedeno na biljkama polinatora.

Vjerojatno da u ovom prikazu nisu istaknuti svi problemi koje treba riješiti da bi se heterotični efekat kod pšenice mogao uspješno koristiti u proizvodnoj praksi. Možda mnoga pitanja za koja još nema pouzdanih odgovora neće predstavljati naročiti problem, ali sama činjenica da ima još toliko mnogo nejasnoća može izazivati sumnje u konačan uspjeh. Ako tome dodamo da su kod pšenice potrebne relativno velike količine sjemena po jedinici površine, a ekspresija hibridnog vigora kod samooplodnih i poliploidnih vrsta nije tako izražena kao kod stranooplodnih, onda nije čudo što se često izražavaju sumnje u mogućnosti uspješnog korištenja heterozisa kod pšenice. Bez obzira na niz poteškoća koje sada izgledaju nepremostive, uvjereni smo da će zajedničkim radom i suradnjom velikog broja istraživača širom svijeta biti uspješno riješeni svi problemi koji stoje na putu do korištenja hibridne pšenice u širokoj proizvodnji.

HETEROSIS AND HYBRIDS UTILIZATION IN WHEAT PRODUCTION

Josip Milohnić

Institute for Plant Breeding and Production Agricultural Faculty — Zagreb

Summary

Cytoplasmic male-sterile wheat was derived by substituting the wheat nucleus in the cytoplasm of *Aegilops caudata* L. (Kihara, 1951), *Aegilops ovata* L. (Fukasawa, 1953, 1959) and *Triticum timopheevi* Zhuk. (Wilson

and Ross, 1962). Savčenko and Lastovič (1964) found the male sterile plants in several varieties *Triticum aestivum* ssp. *vulgare* and *Tr. durum*. Genetic factors were discovered for the restoration of pollen fertility of *Aeg. ovata* male sterility type (Fukasawa, 1955); for *Triticum timopheevi* type male sterile wheats (Schmidt, 1962, and Wilson, 1962), and for *Tr. aestivum* ssp. *vulgare* and *Tr. durum* type of pollen sterility (Savčenko and Lastovič, 1964). These achievements make the utilization of wheat hybrids possible, but for the successful commercial production of hybrid seed, many problems must be investigated.

There are three groups of problems:

The first group of problems represents the obtaining and the maintenance of the c. m. s. components with good combining abilities and stable pollen sterility. The pleiotropic effects of the pollen sterility factors on the combining ability and other characters are not quite clear. Male sterile wheats having *Aeg. caudata* cytoplasm show a high incidence of pistillody and those having *Aeg. ovata* cytoplasm have a delayed flowering when compared with their fertile counterparts. By reason of these faults these two types of male sterility have a limited value in the commercial production of hybrid seed (Porter et al., 1965). Stability of pollen sterility must be examined in different environmental conditions.

The second group of problems represents the task to obtain Rf—components (pollinators) with a good combining ability and stable factors for pollen fertility restoration. As restorer sources have been considered tetraploid wheats (*Triticum timopheevi* and *Tr. dicoccoides*) or hexaploid wheats having *Tr. timopheevi* as an ancestor. It seems that pollen fertility restoration is conditioned by multiple genes. Livers (1962) found two dominant genes (Rf₁ Rf₂) for the restoration of pollen fertility in male sterile wheat possessing *Tr. timopheevi* cytoplasm. Judging by the results of recent investigations it could be concluded that it is possible to obtain fertile restorers for different male sterile types, but there still remain problems to be examined such as:

- the number and the relation of Rf—genes in different types of male sterility,
- the effects of Rf—factors on the combining ability, pollen shedding and other properties of the pollinator,
- the stability of Rf—factors in different conditions.

The economical hybrid seed production is the third group of unsolved problems. The main problem is to obtain a relatively high seed set on male sterile wheat by cross—pollination. Wilson and Ross (1962) obtained 71% seed set on *Aeg. ovata* type of male sterile plants flowering during the optimum pollen—shedding period. Porter et al. (1965) obtained from 1,8 to 14,1% seed sets on a male sterile wheat (*Tascosa* variety) having *Aeg. caudata* and *Aeg. ovata* cytoplasm. The higher seed sets were obtained on the *Aeg. caudata* steriles because their flowering coincided better with

Kombinacija križanja	Analizirana svojstva	Hibridni efekat	Autor	
6 x međusortno	rodnost (težina zrna); visina biljke	F ₁ biljke za 4—32% rodnije od prosjeka roditelja; a za 10% ranije od boljeg roditelja.	Griffiee	(1921)
6 x x 4 x međusortno	rodnost (težina zrna); visina biljke	F ₁ biljke su imale teža zrna od roditelja i bile su više od prosjeka roditelja.	Sax	(1921)
6 x međusortno	rodnost; duljina vegetacije	F ₂ i F ₃ — potomstva bila su bolja od oba roditelja. Transgresije za dulju vegetaciju.	Clark i Hooker	(1926)
6 x međusortno	rodnost (težina biljke, zrna, klasa) duljina vegetacije i nabusavanje	Od 26 kombinacija križane dalo F ₁ bolje od prosjeka roditelja, a 9 bolje od boljeg roditelja.	Rosenquist	(1931)
6 x x 4 x međusortno 6 x x 4 x	rodnost (prirod zrna); visina biljke i nabusavanje	Redoslijed vigora: P > F ₁ > F ₃ ; bilo je i izuzetaka	Engledow i sur.	(1934)
6 x međusortno	rodnost (prirod zrna); visina biljke; broj vlati	F ₁ biljke su rodnije i više od roditelja i imaju do 46% veću sposobnost vlatanja.	Pal i sur.	(1938)
6 x međusortno i unutarsortno	rodnost (prirod zrna)	F ₂ populacije bile su za 52—dniije od P—prosjeaka. Od 6 F ₃ pop. samo 1 je bila od P—prosjeaka.	Harrington	(1940, 1944)
6 x međusortno i unutarsortno	rodnost (težina zrna)	Zrna F ₁ biljaka nekih unih križanja je bilo veće, a kod drugih manje od zrna samooplodna.	Melničenko i sur.	(1940)
6 x x 4 x	rodnost (težina zrna), visina biljke, broj vlati, broj cvjetova	Heterozigotne F ₂ biljke u svojstava su bolje od homozigotnih P—biljaka.	Granhall	(1943)
6 x međusortno	rodnost (prirod zrna)	Vigor hibrida može biti izražen u prirodu kroz 15—kombinacija križanja (novih sorata) izražen u prirodu kroz 15—kombinacija.	Lande	(1944)
6 x međusortno	rodnost (prirod zrna)	F ₁ biljke iz slobodne polinacije za 26—41%, a one iz ručne polinacije za 63—72% rodnije od roditelja.	Varenica	(1946)
6 x međusortno	rodnost (broj klasova, broj zrna, težina zrna)	F ₁ generacija rodniija u pizu 32,7% od boljeg roditelja.	Boyce	(1948)
6 x međusortno	rodnost (broj klasova, broj zrna, težina zrna)	F ₁ biljke su za 31,6% rodnijeg roditelja.	Palmer	(1952)
6 x međusortno	rodnost (broj klasova, broj zrna, težina zrna), visina biljke, duljina vegetacije i Hlt. težina	Najjači heterozis u prirodu hibrida je bio u F ₁ — 48%, F ₂ — 5% i F ₃ — 13%.	Weibel	(1956)
6 x i unutarsortno	rodnost (prirod zrna, težina 1000 zrna)	Prirodni F ₁ biljaka iz slobodne polinacije su veći za 5—21% od samooplodnih biljaka.	Poliščuk	(1957)

Kombinacija križanja	Analizirana svojstva	Heterotični efekat	Autor
6 x međusortno	rodnost (prirod zrna), otpornost protiv zime; opći vigor	Prirodni F ₁ biljaka bili su otprilike do 88% veći od P—prosjeaka.	Cho i sur. (1958)
6 x x 4 x	rodnost; visina biljke i broj vlati	F ₁ biljke jako sterilne. U navedenim svojstvima pokazuju vigor u odnosu na roditelje.	Skurygina (1958)
6 x međusortno	rodnost (broj klasova, broj zrna, težina zrna), visina biljke, duljina vegetacije	Redoslijed vigora: F ₁ > F ₂ > P—prosjeak. F ₁ i do 84% veći prirod od roditelja.	Sikka i sur. (1959)
6 x međusortno	rodnost (prirod zrna)	Analizirano 14 kombinacija. U 9 kombinacija je F ₁ bila rodnija od boljeg roditelja, a u 5 komb je bila intermedijarna.	Wienhues (1956)
6 x međusortno	rodnost (broj klasova, broj zrna, težina zrna, prirod slame, visina biljke, dimenzije lista)	Sedam F ₁ (od 11) bilo je bolje od boljeg roditelja (najviše do 35,3%). I u drugim svojstvima boljih i lošijih kombinacija križanja.	Gandhi i sur. (1961)
6 x međusortno	rodnost (broj klasova, broj zrna, težina zrna)	U nekim F ₁ kombinacijama do 44% veći prirod od rodnijeg roditelja. Neke F ₁ kombinacije bile sje u prirodu od oba roditelja.	Lupton (1961)
6 x međusortno	rodnost (prirod zrna)	F ₁ hibrid rodili su 3% manje do 31% više od rodnijeg roditelja	Schmidt i sur. (1962)
6 x međusortno	rodnost (dužina klasa, broj zrna, težina zrna); visina biljke	Način nasljeđivanja kvantit svojstava (pa i heterosis) ovisi o genetskoj divergentnosti roditelja. He u F ₁ može se ispoljiti iako nema signifikantnih razlika između roditelja	Borojević (1963, 1965)
6 x međusortno	rodnost (komponente priroda, prirodna visina biljke, duljina vegetacije i kvalitet)	F ₁ i F ₂ populacije bile su intermedijarne između roditelja i ni u jednom svojstvu i kombinaciji nisu bile signifikantno bolje od boljeg roditelja.	Mc Neal i sur. (1965)
6 x međusortno	rodnost (komponente priroda i prirodna visina biljke, busanje)	Heterotični efekat bio je izrazito u nekim kombinacijama jednostrukih ili dvostrukih hibrida.	Miržinski i sur. (1966)

that of the pollinator. The extent of seed set may be affected by different characters of parents, and by environmental conditions in the pollination period, such as:

- the opening of flowers, especially on male sterile plants,
- the production and the shedding of pollen,
- the coincidence of the flowering time of parent plants,
- the height of the pollinator plants in relation to male sterile plants,
- the content of nectar in parental flowers,
- the distance between parental plants,
- the ratio and the arrangement of female to male plants,
- the climatic conditions during the flowering period.

The cross-pollination is not a problem in the hybrid seed production only, but also in the seed production and in the maintenance of the c. m. s. components.

The effects of the male sterility factors on seed quality are not clear. Porter et al. (1965) found »that seeds on the male—sterile composite were shriveled and had a distinctly poorer color than seeds produced on the pollinators«.

The successful solutions of these and similar problems could be achieved by cooperative work in a number of experimental organizations under different environmental conditions, with different experimental materials and with a regular exchange of experiences and materials.

LITERATURA

1. BOROJEVIĆ S.:
Combining ability in wheat crosses.
Second Int. Wheat Gen. Symp., Lund, 1963.
2. BRIGGLE L. W.:
Heterosis in Wheat — A Review. *Crop. Sci.*
3:407—412, 1963.
3. CANNON G.:
Hybrid Wheat.
The Farm Quarterly, SAD 18, 3:46—47, 1963.
4. FUKASAWA H.:
Studies on restoration and substitution of nucleus of *Aegilotriticum*.
1. Appearance of male—sterile durum in substitution crosses.
Cytologia 18:167—175, 1953.
5. FUKASAWA H.:
Fertility restoration of cytoplasmic male—sterile Emmer wheats.
Wheat Inf. Serv. No. 7 p. 21, 1958.
6. LIVERS R. W.:
Fertility restoration and its inheritance in cytoplasmic male—sterile wheat.
Science, 144:420—421, 1964.
7. LIVERS R. W. i HEYNE E. C.:
Male Sterile Wheat.
Wheat Newsletter, vol. IX 10—13, 1962.
8. PORTER K. B., LAHR K. A. i ATKINS I. M.:
Cross—Pollination of Male—Sterile Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.)
Having *Aegilops caudata* L. and *Aegilops ovata* L. Cytoplasm.
Crop Science 5:161—163, 1965.
9. SAVČENKO N. I. i LASTOVIĆ A. S.:
Izučenie i ispolzovanie citoplazmatičeskoj mužkoj sterilnosti u ozimoj pšenici.
Agrobiologija, 2:243—249, 1964.
10. SMIDT J. W., JOHNSON V. A. i MAAN S. S.:
Hybrid Wheat.
Nebraska Exp. Stat. Quarterly 3:9—10, 1962.
11. WILSON J. A. i ROSS W. M.:
Cross—breeding in wheat, *Triticum aestivum* L. II. Hybrid seed set on a
cytoplasmic male—sterile winter wheat composite subjected to cross-pollination:
Crop Science, 2:415—417, 1962.