

GENETIKA KAO OSNOVA OPLEMENJIVANJA BILJA I SJEMENARSTVA

GENETICS AS A BASIS OF PLANT BREEDING AND SEED INDUSTRY

Z. Martinić-Jerčić

SAŽETAK

U radu su prikazani temeljni genetski principi koji su tijekom dvadesetog stoljeća omogućili brzi napredak u oplemenjivanju bilja i sjemenarstvu. U cikličnoj obnovi sjemena i njegovom umnažanju potrebno je uzimati u obzir gensku strukturu kultivara i posebnosti svakog pojedinog kultivara u načinu cvatnje i oplodnje te učestalost mutacija, kao i u mikroevolucijskim procesima u generacijama nakon križanja, izbora i priznavanja. Nepoželjne promjene genske strukture novog kultivara i poremećeni mikroevolucijski procesi u generacijama nakon priznavanja mogu biti razlogom da proizvođači uključuju u proizvodnju samo mali dio službeno priznatih kultivara i da je vijek primjene novih kultivara u proizvodnji kratak.

UVOD

Čovjek se počeo baviti oplemenjivanjem biljnih vrsta i sjemenarstvom istovremeno s njihovim udomaćenjem tj. u pretpovijesnom razdoblju ljudskoga roda pred desetak tisuća godina.

Primitivni je poljoprivrednik za svaku sljedeću sjetvu pomno birao sjeme onih biljaka koje su najviše odgovarale njegovim potrebama. Opetovanim izborom sjemena za sljedeće sjetve od najpogodnijih biljaka unutar istih prirodnih populacija, primitivni je oplemenjivač bilja tijekom proteklih tisućljeća mnoge vrste poljoprivrednih biljaka toliko izmijenio da danas nismo u stanju sa sigurnošću utvrditi divlje pretke tih vrsta (Zirkle 1951). Praktični rad na oplemenjivanju bilja povećavao je postepeno čovjekovo znanje o prenošenju "nasljednih faktora" za obilježja svojstava biljaka.

Jasnu predožbu o spolnosti biljaka formulirao je R. J. Camerarius (1665-1721) tek krajem XVII. stoljeća. Križanje (hibridizacija) u XVIII. stoljeću sve se više primjenjuje u istraživanjima i oplemenjivanju biljaka, ali je tek početkom XX. stoljeća prihvaćeno kao nezaobilazna i vrlo djelotvorna metoda u genetskim istraživanjima i oplemenjivanju. Tome je prethodilo otkriće Mendelovih zakona o nasljeđivanju "nasljednih faktora" za obilježja svojstava, razvoj biometrike, citologije,

spoznaja o oplodnji, prenošenju i kombiniranju nasljednih osnova za obilježja svojstava u potomstvu i spoznaja o učinku samooplodnje i stranooplodnje na genetsku varijabilnost svojstava biljaka (Martinić-Jerčić 1987). Spomenuta otkrića i spoznaje omogućili su početkom ovoga stoljeća da se genetika izdvoji u posebnu znanstvenu disciplinu biologije i da postane osnova oplemenjivanja bilja i sjemenarstva.

Spoznaje zasnovane na genetskim principima toliko su ubrzale teoretske i praktične rezultate u području oplemenjivanja bilja i sjemenarstva da je višestruki napredak u oplemenjivanju bilja postignut tijekom ovoga posljednjeg stoljeća nego u svim prethodnim tisućljećima.

TEMELJNE GENETSKE SPOZNAJE I PRINCIPI

Znanje nasljednosti kvalitativnih i kvantitativnih svojstava pojedinih biljnih vrsta, zasnovano na istraživanjima potomstava brojnih križanja biljaka prije i u toku XX. stoljeća, danas omogućuju, određenim sistemima križanja odabranih roditelja i testiranjem potomaka, nakupljanje poželjnih nasljednih osnova u odabranim oplemenjivačkim populacijama. Time se stvara nasljedna podloga za veću učestalost poželjnih kombinacija alela u tim populacijama i za poželjnu fenotipsku izraženost obilježja svojstava u novim sortama, koje se iz tih populacija određenim postupcima izdvajaju.

Unatoč svim nedostacima, podjela svojstava biljnih organizama na kvalitativna i kvantitativna još je uvijek vrlo korisna za upoznavanje temeljnih genetskih principa o nasljeđivanju "nasljednih faktora".

Kvalitativna ili alternativna svojstva biljaka

Nasljeđivanje kvalitativnih ili alternativnih obilježja-svojstava biljaka vrlo često teče po osnovnoj, monohibridnoj shemi, koju je cjelovito prvi razradio Gregor Mendel (1866), a potvrdili mnogi drugi istraživači poslije njega. Danas znamo da nepoznati broj "točkastih mutacija" omogućava svakom pojedinom genu mutiranje. Zato je obično u svakoj populaciji svake gospodarske biljne vrste gotovo svaki pojedini gen zastupljen većim brojem alela kojih katkada može biti desetak i više ili čak stotinjak. No, unatoč velikom broju multiplih alela istoga gena, koji povećavaju genotipsku i fenotipsku varijabilnost obilježja istoga svojstva u populaciji vrste, u svakoj jedinki te vrste, ako je diploidna, istovremeno se mogu nalaziti samo dva alela multiple serije alela istoga gena i to po jedan alel u svakom od dva homologna gen-lokusa toga gena. Zato je pojava monohibridne sheme nasljeđivanja u istraživanjima vrlo česta. Fenotipska varijabilnost obilježja svojstava u vrsti ne zavisi samo o

shemi nasljeđivanja, nego i o vrsti i broju alela multiplih serija u populaciji vrste i međusobnom odnosu tih alela (alelnoj interakciji).

Genetsku i fenotipsku varijabilnost obilježja alternativnih svojstava unutar vrste ne povećavaju samo multiple serije alela istih gena, nego i činjenica da na razvoj obilježja jednog te istog svojstva mogu istovremeno, u nealelnoj interakciji, utjecati dva ili više para gen-lokusa. Poznati su i eksperimentalno dokazani razni tipovi nealelne interakcije gena koji modificiraju očekivani broj i omjer fenotipova u F-2 generacijama, povratnim križanjima kao i u daljnjim generacijama dihibridnih, trihibridnih i polihibridnih shema nasljeđivanja alela za kvalitativna svojstva.

Mendelovi zakoni o nasljeđivanju nevezanih "nasljednih faktora" (alela gena) za obilježja svojstava omogućavaju predviđanje kombinacija i raspored alela gena u generacijama poslije križanja, a time i vjerojatnost da se u potomstvu pojavi i izabere poželjna kombinacija alela u budućoj novoj sorti. To vrijedi samo u slučaju kada se svaki heterozigotni par alela, od parova koji se međusobno kombiniraju, nalazi na posebnom kromosomskom paru.

Međutim, kada su heterozigotni parovi alela, koji se međusobno kombiniraju, smješteni na istom kromosomskom paru, onda formiranje gameta ne teče nezavisno i aleli za obilježja kvalitativnih svojstava kombiniraju se u gamete i genotipove po posebnim zakonima vezanog nasljeđivanja, koje je otkrio i razradio Tomas Morgan sa suradnicima početkom ovoga stoljeća (Morgan 1919). Vezani geni, osobito kada su njihovi lokusi vrlo blizu jedni drugima, mogu znatno otežati razdvajanje poželjnih alela od nepoželjnih, a time i postizanje optimalne kombinacije alela za kvalitativna, a naročito za kvantitativna svojstva u novim sortama.

Kvantitativna ili fluktuirajuća svojstva biljaka

Kvantitativna svojstva organizama, koja su obično od veće važnosti za oplemenjivače biljaka od kvalitativnih, kontrolirana su često u svakom pojedinačnom križanju s mnogo većim brojem gen-lokusa nego kvalitativna.

Na temelju rezultata dvosmjerne selekcije na povećani i smanjeni sadržaj ulja i proteina u zrnu kukuruza tijekom 76 generacija Dudley (1976) zaključuje da je sadržaj ulja u sorti kukuruza Burr White morao kontrolirati s najmanje 57 gen-lokusa, a sadržaj proteina s najmanje 122 gen-lokusa. Po Dhaliwal-u (1977) ukupni proteini zrna raznih vrsta pšenice formiraju se pod kontrolom od 60 do 420 strukturalnih gena. Sprague (1983) iznosi mišljenje da u formiranju uroda sudjeluju na jedan ili drugi način funkcionalni geni nekog organizma kojih, kako se procjenjuje, u eukariotskih organizama može biti i do stotinjak tisuća. Allard (1988) ističe da aleli gen-lokusa za kvalitativna svojstva, koje je sa suradnicima proučavao, plejotropno i dodatno djeluje na reproduktivnu sposobnost, rodost i prilagodljivost samooplodnih vrsta.

Do koje mjere veliki broj heterozigotnih gen-lokusa može otežati izbor poželjnog genotipa razmotrimo, primjera radi, na križanju dviju sorti obične pšenice koje se razlikuju po alelima za prirod samo u 21 paru gen-lokusa od kojih je svaki lokaliziran na posebnom kromosomskom paru pa nasljeđivanje alela teče nevezano. U takvom bi križanju F-1 generacija bila heterozigotna u 21 paru nevezanih gen-lokusa.

U F-2 generaciji bi se formiralo:

- različitih gameta $2^n = 2^{21} = 2\ 097\ 152$
- različitih homozigotnih fenotipova $2^n = 2^{21} = 2\ 097\ 152$
- različitih genotipova $(2^n)^2 = 097\ 152^2 = 4\ 389 \times 10^9$

U ukupnom kombinacijskom broju F-2, generacije od 4389×10^9 , genotip sa 21 poželjnim alelom u homozigotnom stanju bio bi zastupljen samo jedanput. Za uzgoj ovako velikog broja biljaka F-2 generacije na razmaku od 10×10 cm bilo bi potrebno zasijati ukupno 4 389 000 ha oranica. Među tako velikim brojem biljaka praktički bi bilo nemoguće pronaći onu jednu jedinu u kojoj se slučajno sabrao 21 poželjni alel za prirod zrna u homozigotnom stanju. Moguće je, međutim, primjenom znanja iz genetike, dobrim izborom roditelja za križanje i primjenom odgovarajućih oplemenjivačkih postupaka (u skladu s oplemenjivačkim ciljem) odabrati u kasnijim generacijama križanja nove linije, buduće nove sorte, rodnije i / ili stabilnijeg uroda od rodnijeg roditelja i postojećih standardnih sorti samooplodnih vrsta (Martinić-Jerčić 1988) ili nove linije buduće roditelje novih hibridnih sorti rodnijih i/ili stabilnijih po urodu od postojećih standardnih hibridnih sorti.

Kada se vrši oplemenjivanje ne manje kompleksna svojstva ili kad odabrani roditelji nose različite alele u manjem broju homolognih gen-lokusa, onda se, nakon križanja takvih roditelja i u populacijama od nekoliko stotina ili nekoliko tisuća biljaka pojedinih F-2 generacija mogu naći svi genotipovi u dovoljno velikom broju da izbor poželjnog genotipa bude i praktički uspješan.

U posljednjim desetljećima u svim vrstama kultivara, hibridnim i klasičnim, sve se veće značenje u povećanju uroda kultivara pripisuje posebnim gen-lokusima s alelima velikog učinka za kvantitativna svojstva, koji se u oplemenjivanju manipuliraju jednako lako kao i aleli velikog učinka za kvalitativna svojstva. Tako se u povećanju rodnosti i prilagodljivosti novih samooplodnih sorti žitarica posebno značenje pripisuje gen-lokusima za visinu stabljike (Rht alelima) s kojima je u vezi žetveni indeks, zatim gen-lokusima za jarovizaciju (Vrn alelima), gen-lokusima za reakciju na fotoperiod (Ppd alelima) i gen-lokusima za veličinu i oblik klasa (Rm, Ts i N alelima) koji izrazito utječu na broj klasića, broj zrna i produkciju po klasu (Gale and Youssefian 1985, Martinić-Jerčić 1964 and 1973, Korić 1969, Denčić 1989 i dr.). Lijep primjer manipulacije pojedinačnih alela velikog učinka za kvantitativna svojstva kod hibridnih sorti kukuruza predstavlja Lfy alel za povećani broj listova iznad klipa, koji tek u kombinaciji s E alelom za ranozrelost kod nekih hibrida

kukuruza u mikropokusima izrazito i statistički opravdano povećava urod zrna (Shaver 1983). Kod toga ipak ne treba zaboraviti da se isti aleli gena s velikim učinkom kvantitativnih svojstava mogu znatno razlikovati u konačnom učinku na fenotip svojstva, zavisno o interakciji s preostalim alelima u genotipu u koji se unose (Martinić-Jerčić 1988).

BIOTEHNOLOGIJA MOŽE OLAKŠATI MANIPULACIJU GENIMA

Sve bolji postupci za promjene i rekombinaciju nasljedne tvari, fiksaciju poželjnih genotipova, identifikaciju alela, njihovo umnažanje i aseksualnu razmjenu čak i među malo srodnim genomima nudi u posljednje vrijeme biotehnologija (Pavlina i Martinić 1990 i dr.). Markiranje genoma RFLP i drugim novijim tehnikama omogućit će uskoro kod glavnih poljoprivrednih kultura brže i sigurnije manipuliranje pojedinačnim alelima velikog učinka kao i vezanim skupinama gen-lokusa s izrazitim učinkom na pojedina kvalitativna i kvantitativna svojstva (Osborn at al. 1987, Pater-son at al. 1988, Tanksley at al. 1989 i dr.).

DOPRINOS OPLEMENJIVANJA POVEĆANJU URODA BILJAKA JE OGROMAN

Unatoč poteškoćama koje je u oplemenjivanju kvantitativnih svojstava stvarao veliki broj gen-lokusa koji kontroliraju razvoj kvantitativnih svojstava, kao i poteškoća uvjetovanih vezanošću poželjnih i nepoželjnih alela za kvantitativna svojstva na istim kromosomima, doprinos oplemenjivanja povećanju uroda biljaka u tekućem stoljeću bio je ogroman i u stalnom je porastu. Tome su kod nekih biljnih vrsta u razvijenim potrošačkim društvima znatno doprinijele hibridne sorte - hibridi, jer je kod nekih vrsta bilo lakše realizirati poželjnu kombinaciju velikog broja vezanih alela za kvantitativna svojstva u hibridima u F-1 generaciji, nego u klasičnim homozigotnim ili heterozigotnim samooplodnim odnosno stranooplodnim sortama (Martinić-Jerčić 1987). Ništa manje značenje za povećanje uroda nisu imale u nekih vrsta kultivara čiste linije, čiste sorte ili neke druge vrste kultivara.

NOVI KULTIVAR NIJE SAM DOVOLJAN ZA STABILNO POVEĆANJE URODA

Premda je genetika najviše doprinijela i sve će više doprinositi stvaranju sve djelotvornijih sorti poljoprivrednog bilja, za stabilno i trajno povećanje proizvodnje hrane kod nas i u svijetu potreban je istovremeni usklađeni i stabilan razvoj ne samo genetike, oplemenjivanja i novih kultivara, nego i svih drugih grana poljoprivredne i pratećih struka važnih za biljnu proizvodnju u cjelini (Martinić-Jerčić 1987).

SJEMENARSTVO SE MORA ZASNIVATI NA GENETSKIM SPOZNAJAMA

Prije svega zadatak svakog dobrog sjemenarstva u znanstveno-stručnom pogledu jest održavanje sorte čistoće i proizvodnog potencijala sorti u cikličnom obnavljanju sjemena tih sorti.

Postupci za održavanje sorte čistoće i proizvodnog potencijala sorti zavise o (1) genetskoj strukturi kultivara, (2) načinu oplodnje i razmnožavanja kultivara i (3) mutacijama i mikroevolucijskim procesima u generacijama poslije križanja. Mnogi kultivari, međutim, predstavljaju posebne slučajeve sa specifičnostima koje treba dobro poznavati i uzimati u obzir kod ciklične obnove sortnog sjemena.

Genetska struktura sorti

S obzirom na genetsku strukturu kultivar ili sorta može biti: (1) čista linija, (2) čista sorta, (3) multilinijska sorta (3a) "multilinijska sorta" kao zamjena za čistu sortu (4) mješavina sorti, (5) sortna populacija, (6) sintetska sorta, (7) hibridna sorta, (8) poliploidna sorta i (9) sorta klon (Borojević 1981 i 1990, Martinić-Jerčić 1989).

(1) Čista linija

Čista linija predstavlja potomstvo jedne biljke samooplodne biljne vrste, koja je homozigotna u svim svojim gen-lokusima. Teoretski bi svaka biljka u svakoj prirodnoj populaciji samooplodne biljne vrste mogla poslužiti za zasnivanje sorte čiste linije. U umjetnim populacijama križanja dviju ili više čistih linija, koje se međusobno razlikuju u alelima homolognih gen-lokusa, udio homozigota u populacijama F-2 i daljnjim generacijama nakon samooplodnje zavisi kod svakog križanja o stvarnom broju heterozigotnih gen-lokusa u F-1 generaciji i generaciji samooplodnje poslije križanja. Ako je F-1 generacija heterozigotna u manjem broju gen-lokusa, homozigotne jedinice mogu se već očekivati u F-2 generaciji. Tako se kod dihibrida nakon prve generacije samooplodnje, u F-2 generaciji, može očekivati čak 25% homozigotnih biljaka, kod pentahibrida 3,13%, a kod dekahibrida tj. kada je F-1 generacija bila heterozigotna u 10 pari gen-lokusa samo 0,1%. Vjerojatnost za izdvajanje poželjne homozigotne biljke nakon križanja povećava se povećanjem broja generacija u samooplodnji. Međutim, u potomstvu F-1 generacije heterozigotne u 21 paru nevezanih gen-lokusa, treba još i u F-7, generaciji, nakon 6 generacija samooplodnje, očekivati oko 28% heterozigotnih potomaka. Zbog toga se za poligena kvantitativna svojstva iz hibridnih populacija samooplodnih vrsta poželjna homozigotna kombinacija može sa zadovoljavajućom vjerojatnošću izdvojiti tek poslije F-10 generacije (Martinić-Jerčić 1989), a mutacije prirodna stranooplodnja i mikroevolucijski procesi teku u populacijama samooplodnih vrsta u generacijama samooplodnje i poslije F-50, (Allard 1988).

(2) Čista sorta

Kultivar čista sorta predstavlja potomstvo jedne biljke ili jednog klasa biljke samooplodne vrste, koja je u vrijeme izbora bila heterozigotna u nepoznatom broju gen-lokusa. Iz takve se biljke, u daljnjim generacijama samooplodnje, razvije nepoznati broj čistih linija, koje predstavljaju genetsku strukturu kultivara čiste sorte. Sve te linije po morfološkim obilježjima mogu biti vrlo slične, a da se istovremeno razlikuju u genotipu za obilježja gospodarski važnih svojstava. O tome treba voditi računa osobito kod zasnivanja osnovnog sjemena u cikličnoj obnovi sjemena kultivara čistih sorti. Naime, promjenom početnog broja različitih linija i/ili njihovog međusobnog odnosa mijenja se genetska struktura i povećava vjerojatnost i za promjenu proizvodnog potencijala čiste sorte.

(3) Multilinijska sorta

Pod multilinijskom sortom podrazumijevamo smjesu "praktički" izogenih linija, koje pomiješane u određenom odnosu čine osnovno sjeme multilinijske sorte. Izogene linije koje ulaze u sastav multilinijske sorte razlikuju se po alelima određenog broja homolognih gen-lokusa, koji su u te linije uneseni metodom povratnih križanja iz različitih sorti (davalaca alela) u rekurentnog roditelja - osnovnu sortu (primalac alela). Učinak pojedinih alela trebao bi biti unaprijed poznat kao i razlog zbog kojeg se baš ti aleli unose u sortu primaoca. Multilinijske sorte su po genetskoj strukturi mnogo kompleksnije i ne tako savršene kao kultivari čistih linija i čistih sorti. Osobite poteškoće u proizvodnji izogenih linija predstavlja razdvajanje poželjnih od nepoželjnih alela vezanih na istim segmentima kromosoma sorti davalaca, što ih je vrlo teško, gotovo nemoguće, razdvojiti i kada se primijeni vrlo veliki broj (20, 50 i više) povratnih križanja. U tom pogledu u budućnosti se mogu očekivati neka poboljšanja primjenom biotehnoških metoda RFLP markera (Osborn et al. 1987 i dr.) ili izolacijom, umnažanjem i aseksualnim prijenosom poželjnih alela u genotip primaoca (Pavlina et al. 1990 i dr.). Multilinijske sorte su primijenjene u prvom redu za stabilizaciju otpornosti rekurentnog roditelja osnovnog genotipa multilinijske sorte na određenu bolest u određenom području. Primjena multilinijskih sorti u proizvodnji mora se zasnivati na timskom radu, iziskuje velika sredstva i za sada je ograničeno na posebne slučajeve i programe.

(3a) "Multilinijska sorta" kao zamjena za čistu sortu

Oplemenjivači katkada iz kultivara čiste sorte izdvoje određeni broj čistih linija koje zatim posebno održavaju i osnovno sjeme kultivara za slijedeću cikličnu obnovu sortnog sjemena sastavljaju samo od odabranih linija. Na ovaj način oni kultivar čistu sortu prevode u multilinijsku sortu izdvojenih linija, čime mogu poboljšati, ali i

poporšati genetsku strukturu za prirodu, kvalitetu i/ili stabilnost priroda izvornog kultivara, što je zbog interakcije genotip-okolica obično vrlo teško dokazati. Prevođenje kultivara čiste sorte u multilinijsku sortu prelazi zadaću suvremenog sjemenarstva i često više šteti nego koristi širenju i iskorištavanju kultivara u proizvodnji, a sigurno šteti razvoju suvremenog sjemenarstva u našim uvjetima.

(4) Sortna mješavina

Pod sortnom mješavinom podrazumijeva se smjesa sorti određene vrste u određenom omjeru, koja se istovremeno uzgaja s ciljem da se na istoj površini u istom proizvodnom području postigne sa smjesom od nekoliko sorta i veći, stabilniji ili kvalitetniji urod od uroda koji bi se dobio s bilo kojom pojedinačnom sortom iz mješavine u čistoj kulturi. Kod nas se sortne mješavine istražuju, ali se ne iskorištavaju u proizvodnji. U bivšoj Istočnoj Njemačkoj velike površine ječma nalazile su se redovito pod sortnim mješavinama (Kocijan 1989).

(5) Sortna populacija

Pod sortnom populacijom podrazumijevaju se u prvom redu stare, lokalne populacije samooplodnih i stranooplodnih vrsta, koje su u slučaju samooplodnih vrsta predstavljene smjesom manje ili više različitih čistih linija, a u slučaju stranooplodnih vrsta smjesom različitih manje ili više heterozigotnih genotipova. Sortne populacije direktno se iskorištavaju u ekstenzivnoj proizvodnji, a i prvotni su izvori sorti čistih linija, kada se radi o samooplodnim vrstama, ili inbred linija ili sintetika, kada se radi o stranooplodnim vrstama.

(6) Hibridna sorta

Hibridne sorte zasnivaju se na iskorištavanju hibridne snage generacije F-1, što je posljedica opće ili specifične kombinacijske sposobnosti medulinijskih, međusortnih ili sortnolinijskih hibrida. Dvolinijski hibridi stranooplodnih vrsta po uniformnosti mogu biti jednaki kultivarima čistim linijama samooplodnih vrsta, što u intenzivnoj poljoprivredi potrošačkih društava samo po sebi predstavlja veliku prednost pred svim drugim vrstama kultivara stranooplodnih vrsta. Može se očekivati da će se iskorištavanje heterozisa u hibridnim kultivarima za povećanje uroda i kvalitete biljne proizvodnje sve više primjenjivati u potrošačkim društvima s razvijenom poljoprivredom, ne samo zbog bolje zaštite licencnih prava oplemenjivačkih kuća, nego i zbog bioloških i ekonomskih prednosti hibrida u suvremenom oplemenjivanju i intenzivnim uvjetima proizvodnje (Martinić-Jerčić 1987a).

(7) Sintetička sorta

Kultivar sintetik proizvodi se raznim metodama zavisno o biologiji oplodnje gospodarske vrste o kojoj se radi. Genetsku i fenotipsku uniformnost kultivara sintetika teško je održavati u cikličkoj obnovi sjemena na zadovoljavajućoj razini. Sintetici proizvedeni metodom rekurentne selekcije koriste se u intenzivnim oplemenjivačkim programima kao izvori boljih ili poboljšanih inbred linija za proizvodnju hibrida. Sintetici se, međutim, u manje razvijenim proizvodnim uvjetima i kod kultura kod kojih su oplemenjivački programi na manjem stupnju razvoja ili proizvodnja hibridnog sjemena preskupa, uspješno koriste i u proizvodnji, jer u takvim uvjetima proizvodnje obično mogu imati prednost pred hibridnim sortama, a naročito pred lokalnim sortnim populacijama.

8) Poliploidna sorta

Poliploidni kultivari razlikuju se po stupnju plodnosti. Oni su često genetski nestabilni, što otežava njihovo održavanje na zadovoljavajućoj genetskoj i fenotipskoj uniformnosti kakva se može zahtijevati kod kultivara čistih linija i čistih sorti samooplodnih vrsta ili hibridnih dvolinijskih kultivara stranooplodnih vrsta. Sličan problem javlja se kod obnove sjemena i kod svih drugih vrsta sorti stranooplodnih vrsta uključivši sintetike. Iznimku u tome pogledu čini kultivar klon, zbog vegetativnog načina razmnožavanja.

(9) Klonska sorta

Kultivar klon, razmnožen vegetativnim putem od jedne matične biljke bez obzira na heterozigotnost genotipa te biljke, uniforman je kao kultivar čista linija, ali ga nije moguće niti razmnažati niti obnavljati sjemenom. Iako je kod kultivara klonova održavanje genetske čistoće lakše nego kod kultivara čistih linija, veliki problem u proizvodnji zdravog sadnog materijala klonskih kultivara obično predstavlja degeneracija virusnim zarazama.

Način oplodnje i razmnožavanja

Gospodarske biljne vrste obično se dijele na samooplodne i stranooplodne. Ta je podjela previše općenita za potrebe sjemenarstva. Za profesionalno održavanje sorte čistoće potrebno je dobro poznavati specifičnosti biologije cvatnje i oplodnje svakog kultivara. Mnogi dobri kultivari samooplodnih i stranooplodnih vrsta zahtijevaju, zavisno o njihovoj specifičnoj biologiji cvatnje i oplodnje, poseban postupak u cikličkoj obnovi i redovitoj proizvodnji i razmnožavanju sjemena. Oplemenjivački,

odgovorni za proizvodnju osnovnog sjemena, ne bi trebali ispustiti iz vida da su i obilježja cvatnje i oplodnje pod kontrolom posebnih genetskih mehanizama, koji se mogu oplemenjivačkim postupcima mijenjati u poželjnom pravcu kao i druga kvantitativna svojstva organizama.

Mutacije i mikroevolucijski procesi

Skлонost mutiranju kod različitih sorti iste vrste može se znatno razlikovati zavisno o genotipu sorte i uzgojnim uvjetima, a križanci mogu pokazivati veću sklonost mutiranju od roditelja. Učestalost uočljivih mutacija po gen-lokusu genetičari procjenjuju u širokom rasponu od 1 na 10^4 do 1 na 10^8 s time da jedan te isti gen-lokus kod jedne sorte može mutirati češće a kod druge rjeđe. Budući da se broj gen-lokusa u eukariotiskih organizama procjenjuje na oko 10^5 , učestalost mutacija po svakom organizmu i generaciji može iznositi u prosjeku više od nekoliko postotaka, što može predstavljati ozbiljne poteškoće u održavanju sorte čistoće u prvom redu kod sorti čistih linija.

Novi, mladi kultivari samooplodnih vrsta, izdvojeni u ranim generacijama poslije križanja, izloženi su opasnosti promjene njihove genske strukture prigodom zasnivanja osnovnog sjemena i svake ciklične obnove sjemena, što može biti razlogom da od velikog broja priznatih sorti proizvodnja u konačnici prihvaća vrlo mali broj i da je vijek iskorištavanja prihvaćenih sorti u proizvodnji često kratak (Martinić-Jerčić, 1990). Isto su tako izloženi promjenama genske strukture hibridni i drugi kultivari stranooplodnih vrsta pri održavanju roditeljskih genotipova, koji služe za redovito zasnivanje komercijalnog sjemena stranooplodnih kultivara.

Allard (1988) je na temelju brojnih istraživanja pokazao da mikroevolucijski procesi u izoliranim pokusnim populacijama samooplodnih vrsta kontinuirano teku kroz više od 50 generacija. Populacija ječma CCII, zasnovana u 1928. godini od jednakog broja zrna F-1 generacija 378 kombinacija križanja od 28 komercijalnih sorti ječma (važnih u ono vrijeme u svjetskoj proizvodnji ječma), davala je u F-4, generaciji samooplodnije, na pokusnom polju u Davisu, Kalifornija, urod zrna na razini 60% prosječnog uroda 3-5 istovremeno uzgajanih komercijalnih sorti ječma u Kaliforniji. Do F-16. generacije urod populacije CCII povećavao se, na osnovi prirodnog odabira, po stopi od 2-3% godišnje, dok je urod novih komercijalnih sorti u odnosu na prethodne na području Kalifornije rastao po manjoj stopi (od 1 do 2% godišnje). Prosječni urod pokusne populacije CCII povećavao se sve do F-53. generacije i u mikropokusima u Davisu u kasnijim generacijama održavao na razini od 95% prosjeka suvremenih, sve rodnijih komercijalnih sorti ječma u Kaliforniji. Povećavanje uroda poslije F-16. generacije teklo je u populaciji CCII sporije i treba ga pripisati povećanju broja zrna po jedinici površine, a ne povećanju veličine zrna. Usporedo s povećanjem uroda i prilagodljivosti mijenjala se u populaciji CCII učestalost alela u proučavanim polimorfnim marker lokusima za morfološka svojstva,

otpornost na bolesti, izoenzime i za rDNK. Aleli otpornosti na 3 biotipa *Rycho-sporium secalis* bili su uvijek povezani s manjom rodnošću genotipova s alelima otpornosti za ovu bolest. Aleli mnogih marker lokusa za kvalitativna obilježja svojstava pokazivali su plejotropni aditivni učinak na veći broj analiziranih kvantitativnih svojstava. Multilokusna analiza je pokazala da se pregrupiranje alela u marker lokusima uz primjenu učestalosti alela odvija i u kasnim generacijama sve do poslije pedesete generacije. Primjećeno je grupiranje određenih alela proučavanih gen-lokusa u grupe koje su se u kasnijim generacijama udruživale u sve manji broj grupa s alelima sve većeg broja gen-lokusa u grupi. Na ovaj su način mikroevolucijski procesi razvijali bogate interakcijske strukture alela između svih proučavanih lokusa u genomu. Te su strukture sinergetski djelovale na rodnost i prilagodljivost populacije. Populacija CCII je unatoč sinergetskih struktura ostala varijabilna i reagirala je na selekciju u + i - smjeru za svako pojedinačno svojstvo. Međutim, usmjerena selekcija na bilo koje pojedinačno svojstvo gotovo je uvijek imala za posljedicu smanjenje reproduktivne sposobnosti populacije. Slično su, prema Allardu (1988), mikroevolucijski procesi tekli i u drugim pokusnim populacijama samooplodnih vrsta. Očito, genetska prestrukturiranja i poremećaji u svrstavanju alela u grupe sa sinergetskim učinkom na fenotip kvantitativnih svojstava, koja se događaju u generacijama poslije križanja, mogla bi biti razlogom da proizvođači prihvaćaju u proizvodnji mali broj priznatih kultivara i da je vijek iskorištavanja u proizvodnji prihvaćenih kultivara relativno kratak.

SUMMARY

This article reviews the basic genetic principles which have enabled, in the XX century, a quick improvement in plant breeding development of new cultivars and seed industry. In the course of cyclical seed renewal of cultivars accepted by producers and in the process of regular seed increase a special attention should be paid to the genetic structure of the cultivar, to its particular properties of flowering and fecundation and to the frequency of mutations as well as to microevolutionary processes in generations which follow crossing, selecting and official approval of each particular cultivar. The unwanted changes in genetic structure of a new cultivar and the disturbed microevolutionary processes in generations after official approval can be the reason for producers accepting a relatively small number of approved varieties and a relatively short use in production of the majority of accepted cultivars.

LITERATURA

- Allard R. W.** (1988) Genetic changes associated with the evolution and adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors. *Journal of Heredity* 79: 225-238.
- Borojević S.** (1981) Principi i metodi oplemenjivanja bilja. Ćirpanov, Novi Sad.
- Borojević S.** (1990) Principles and methods of plant breeding. Elsevier, Amsterdam.
- Denčić S.** (1989) Genetska analiza arhitekture klasa pšenice. Doktorska disertacija, Univerzitet u Novom Sadu, Poljoprivredni fakultet.
- Dhaliwal S. H.** (1977) Genetic varility and improvement of seed proteins in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 51, 71-79.
- Dudley J. W.** (1976) Generation of selection for oil and protein percentage in maize. *Proc. Int. Conf. Quant. Genetics, Ames, USA*, 399-412.
- Gale M. D. and Youssefian S.** (1985) Dwarfing genes i wheat. In Russel G. R. (ed) *Progress in Plant Breeding*, 1-35. Butterworths, London.
- Kocijan Darja** (1989) Rodnostni potencijal mešanic kultivarjev pšenici (Tr. aestivum L.) Lonja, Nizija in Jugoslavija v primerjavi s čistimi posevki tih kultivarjev. Magistarsko delo, Univerza Edvard Kardelj v Ljubljani, VDO Biotehniška fakulteta, VIODZ za Agronomijo. u
- Korić Svetka** (1969) Iskorištavanje granatog genskog kompleksa za povećanje produktivnosti u pšenice Tr. aestivum spp vulgare. *Savremena poljoprivreda* 11-12, 154-164.
- Martinić Z.** (1964) Reakcija najznačajnijih kod nas kultiviranih sorti pšenice Tr. vulgare na jarovizaciju i fotoperiod. Disertacioni rad, Poljoprivredni fakultet, Sveučilišta u Zagrebu
- Martinić Z.** (1973) Vernalization and photoperiodism of common wheat as related to general and specific adaptability of varieties. *Proc. Uppsala Symposium, Plant Response to Climatic Factors 1970 - Ecology and Conservation* 5: 153-164, UNESCO, Paris.
- Martinić-Jerčić Z.** (1987) Genetika i oplemenjivanje bilja osnova povećanja proizvodnje hrane. U Zbornik radova "380 godina Klasične gimnazije u Zagrebu 1607-1687", str 81-84, Zagreb.
- Martinić-Jerčić Z.** (1987a) Heterozis i povećanje priroda biljaka. U: *Hrana i Razvoj* (ed. Osmanagić M.), 195-203, Jug. nauč. tribina, Beograd.
- Martinić-Jerčić Z.** (1988) Oplemenjivanje bilja. U *Opća enciklopedija - dopunski svezak*, Jug. leksikografski zavod "Miroslav Krleža", Zagreb, 514-516.
- Martinić-Jerčić Z.** (1988) Photoperiodizm of common wheat in relation to grain yield and yield stability of successful varieties. In: *Proc. 7th Int. Wheat Gen Symposium* vol. 2, 1139-1142, Bath Press, Bath, Avon, Grait Briten.
- Martinić-Jerčić Z.** (1989) Održavanje genetske čistoće i proizvodnog potencijala sorti samooplodnih strnih žitarica. *Semenarstvo* 8, 211-228.
- Martinić-Jerčić Z.** (1990) Kako unaprijediti izbor sorti ozime pšenice za intenzivne uvjete proizvodnje u SR Hrvatskoj. *Poljoprivredna znanstvena smotra*, vol. 55, br 1-2: 57-68.
- Mendel G.** (1866) Vesuche uber Pflanzen Hybriden. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brunn*, Bd. IV fur das Jahr 1865, 3- 47. In *Fundamenta Genetica*, 57-92, Sosna M. ed., Czechoslovak Academy of Science, Prague 1965.
- Morgan T. H.** (1919) *The physical basis of heredity*. Phyladelphia.
- Osborn T. C., D. C. Alexander and J. F. Fobes** (1987) Identification of restriction fragment length polymorphisms linked to genes controlling soluble solids content in tomato fruit. *Theor Appl Genet* 73:350-356.
- Paterson A. H, Lander E. S, Hewitt J. D, Peterson S, Linkoln S. E. and Tanksley S. D.** 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using complete RFLP linkage map. *Nature* 335:721-726.
- Pavlina Renata i Z. Martinić-Jerčić** (1990) Mogućnosti i perspektive biotehnologije u oplemenjivanju bilja. *Polj. znan. smotra*, vol .55, br. 3-4, 485-494.
- Shaver D. L.** (1983) Genetics and breeding of maize with extra leaves above the ear. *ASTA*, Dec. 8, 1-19.

- Sprague G. F.** (1983) Heterosis in maize: Theory and Practice. In Monographs on Theoretical and Applied Genetics, Vol. 6, Heterosis ed. R. Frankel, 48-70, Spring-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Tanksley S. D, N. D. Young, A. H. Paterson, M. W. Bonierbale** (1989) RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science. Biotechnology, vol 7, 257-264.
- Zirkle C.** (1951) The knowledge of heredity before 1900. In Genetics in the XX century, ed. Dunn L. C. The Macmillan Co., New-York.

Adresa autora - Author's address:

Primljeno: 1. 10. 1992.

Prof. dr. Zdravko Martinić - Jerčić
Agronomski fakultet
41000 Zagreb, Svetošimunska 25