

A FAJTAFENNTARTÁS GENETIKAI ALAPJAI

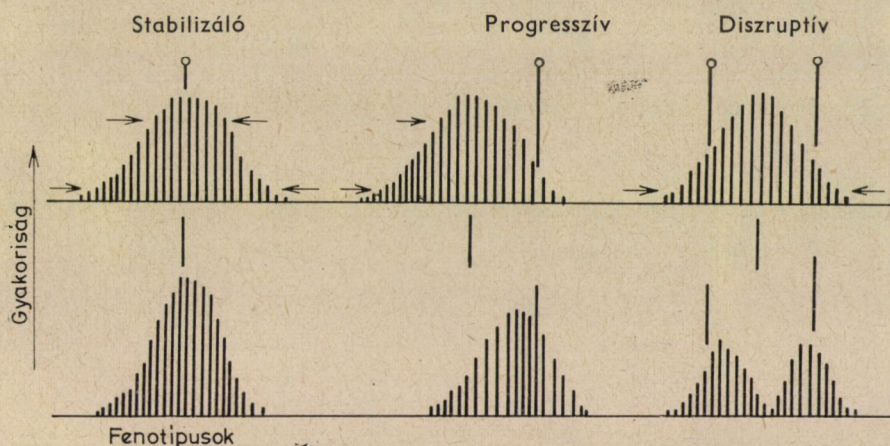
BÁLINT ANDOR

a biológiai tudományok doktora

Agrártudományi Egyetem, Gödöllő

A fajtafenntartás JÁNOSSY (1968) megfogalmazása szerint „olyan tudományosan elismert módszerekkel végzett *nemesítői tevékenység*, melynek célja a fajta szaporító anyagának kívánt mértékű elszaporítása oly módon, hogy a fajta öröklődő tulajdonságai az elszaporított utódnemzedékekben ne változzanak.

Amennyiben a fajta öröklődő tulajdonságai *gazdaságilag előnyösen* változnak meg, tudatos fajtajavító nemesítés eredményeként, a megváltozott populáció új fajtának tekintendő, mely megfelelő minősítési eljárás után a kiinduló (alap) fajta felváltására lehet hivatott.”



I. ábra. A kiválogatás alapvető típusai (Mather, 1963)

Az adott meghatározás a *fajtafenntartást és fajtajavítást* egymástól elkülönült tevékenységként fogalmazza meg, bár a nemesítő munkában e kétféle művelet sokszor nem különül el élesen egymástól.

Elméleti szinten a kétféle feladathoz a genetika különböző szelekciós modelljei kapcsolódnak: a fajtafenntartáshoz a *stabilizáló kiválogatás*, a fajtajavításhoz a *progresszív és disruptív szelekció* (I. ábra).

Az első esetben az átlagnál eltérő plusz és mínusz variánsok eltávolításával a populáció alapvető tulajdonságait őrizzük meg, a másik két esetben kiválogatással fokozzuk a meglevő jó tulajdonságokat, vagy teljesen különböző, új típusok kialakítására törekszünk.

A fajtafenntartás genetikai alapjai

Genetikailag kiegyensúlyozott, morfológiailag, élettanilag homogén populációk esetében feltevődik az a kérdés, hogy egyáltalában szükség van-e valamilyen szisztematikus fajtafenntartó munkára, egy adott szintre beállított populáció nem őrzi-e meg *automatikus* jellemző tulajdonságait.

Vannak esetek, amikor a „magára hagyott” populáció nem mutat lényeges változást, van, amikor a *viszonylagos stabilitás* csak nagyon körültekintő munkával tartható fel. A fajták viselkedése két tényező ismerete alapján érthető meg:

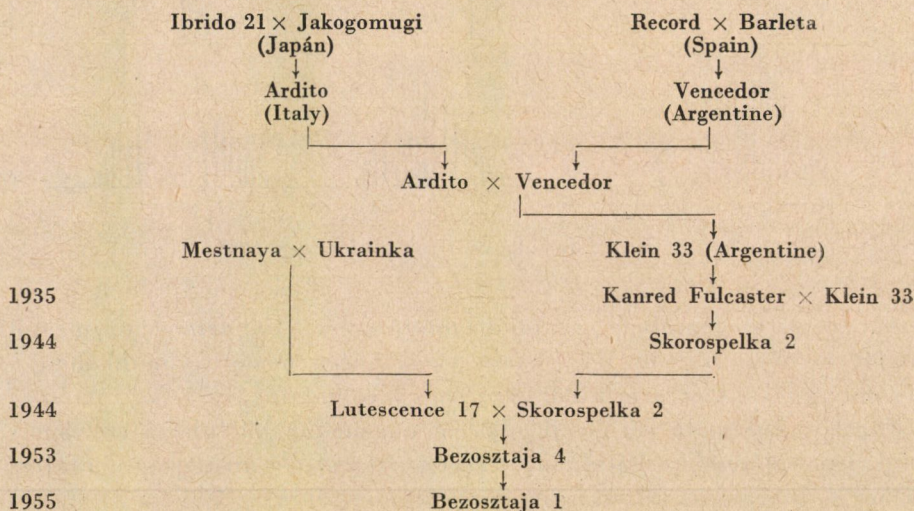
- a) a fajta genetikai összetétele — és
- b) a környezeti feltételek (a fajta térben és időben létező populáció) hatása.

A fajták genetikai összetételét a nemesítéshez felhasznált alapanyag és az alkalmazott szelekciós módszer alakítja ki.

1. Az alapanyag-előállítás legáltalánosabban alkalmazott formája a *keresztelés*. Fajtáink 80—90%-a keresztezéses alapanyagból származik, a szülők között sok esetben több fajta is szerepel. Jól illusztrálja ezt a Bezosztaja 1 származási táblája (I. táblázat).

I. táblázat

A Bezosztaja 1 őszi búzafajta származása. (Lukjanyenko, 1966)

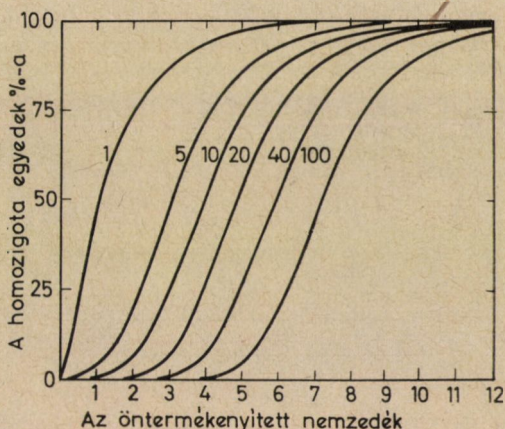


Két fajta keresztezése esetén a heterozigóta allélpárok számától függően (a modell teljes dominanciát tételez fel) F_2 -től az F_6 - nemzedékig a homozigóta lókuszok aránya gyors emelkedést mutat (II. táblázat).

II. táblázat

Egy 10 lókuszra heterozigóta F_2 populációból származó F_2 és F_6 nemzedék összetétele (Briggs et al. 1967.)

Homozigóta lókuszok	F_2		F_6	
	szám	százalék	szám	százalék
0	1	0,1	1	9^{-14}
1	10	1,0	310	2^{-11}
2	45	4,4	43 395	4^{-9}
3	120	11,7	3 547 920	3^{-7}
4	210	20,5	193 939 410	2^{-5}
5	252	24,6	7 329 062 560	6^{-5}
6	210	20,5	186 375 773 010	16^{-3}
7	120	11,7	3 305 513 639 320	0,3
8	45	4,4	38 382 096 684 845	3,4
9	10	1,0	264 396 221 666 710	23,5
10	1	0,1	819 628 286 980 801	72,8
	1024	100,0	1 125 906 021 359 278	100,0



2. ábra. Az öntermékenyített heterozigóta F_1 nemzedékéből kihaladó homozigóta egyedek aránya (Allard, 1960)

Ez az emelkedés a gének számától függően nem mutat nagy eltolódást. Egy önmegporzó növény utódnemzedékei 20 különböző génpár esetében az F_6 -ban, 40 esetében az F_7 -ben érik el a 75%-os homozigótaságot, de 100 génpárnál is elég az F_8 – F_9 nemzedék a 75%-os homozigótaság eléréséhez. Az adatokból arra következtethetünk, hogy a gazdasági nézőpontból legfontosabb jellegekre az F_{10} – F_{12} nemzedékben állományunk nagymértékben homozigóta egyedekből áll, ami a fajták viszonylagos stabilitásának az alapja (2. ábra).

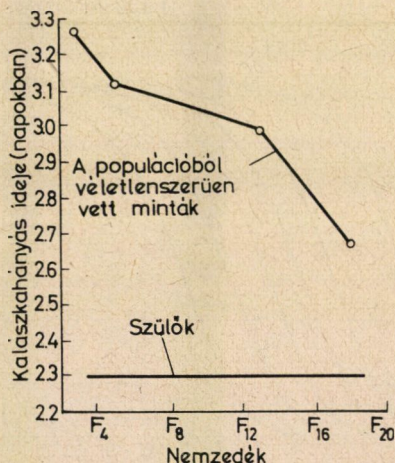
A homozigóták magas aránya mellett nem csekély a heterozigóta genotípusok aránya sem, és még kevésbé biztosított az, hogy a létrejött *legjobb kombinációkat* emeltük ki és szaporítottuk tovább.

Érdeemes megvizsgálni a heterozigóta lókuszek számától függően azt, hogy az F_2 -ben hány különböző neokombináció jön létre (III. táblázat).

III. táblázat

Az F_1 növények heterozigóta lókuszeinek és az F_2 -ben előforduló genotípusok száma közötti összefüggés. (Briggs et al. 1967)

Heterozigóta lókuszek száma	Különböző gaméták az F_1 -ben	Különböző genotípusok az F_2 -ben	Összes genotípusok az F_2 -ben
1	2	3	4
2	4	9	16
3	8	27	64
4	16	81	256
10	1 024	59 049	1 084 576
21	2 097 152	10 460 353 203	4 398 046 511 104
n	2^n	3^n	4^n



3. ábra. 31 árpafajta keresztezéséből származó 5 számú összetett populáció variabilitásának alakulása a kalászhányás időpontja tekintetében (Allard et al., 1965)

Ha csak 21 monogénikusan meghatározott tulajdonságpárban eltérő szülők F_2 nemzedékét vizsgáljuk, ebben 10 460 milliárd kombináció jöhet létre, amit 4 398 046 milliárd genotípusból kell kiemelni. Ezeket a számokat sok tényező csökkenti. Genetikai oldalról a kapcsolódás, a szülőpárok oldaláról a szülők homozigótasága sok jellegre, egyes tulajdonságok poligénus meghatározottsága stb. Ennek ellenére, mint ezt a 3. ábra [ALLARD et al. 1963]) mutatja, egy összetett hibrid eredetű populációban a szárbaindulás idejének változékonysága még a 20. nemzedékben is lényegesen felülmúlta a szülőket.

A családokon belüli kiválogatás lehetőségeit újabban ALLARD et al. (1968) részletesen elemezték.

JOHANNSEN (1903) a Princess babfajtában 6 éven keresztül folytatott szelekciós kísérleteiből azt a következtetést vonta le, hogy a családokon (törzseken) belül folytatott kiválogatás hatástalan. A „tisztá vonalak” elmélete ezen kísérletekre támaszkodva alakult ki.

ALLARD et al. (1968) megállapítása szerint ezek az adatok egy ritka esetet jellemeznek csak, olyan populációról van szó, amelyben nagyon alacsony a szelekciós nyomás és majdnem kizárólagos az öntermékenyülés. Ez utóbbinak Észak-Európa rovarfaunájának ritkasága is egyik oka. ALLARD et al. (1954) a Red Kidney (P. vulgaris) babfajtával megismételték Johannsen kísérletét. 100 növény termésének 100 g súlyát meghatározva a variációs szélesség 49,1–54,3 g-ig terjedt. Ez kisebb fokú változékonyságra utal, mint ami Johannsen anyagában megállapítható volt, bár Kaliforniában, ahonnan az anyag származott és ahol a kísérletet lefolytatták 1–5%-os idegentermékenyüléssel számolnak.

A 100 növényből 20 családot alkottak, 25 szemet vetve el mindegyikből. Ezek utódait 4 nemzedéken keresztül szelektálva a következő eltéréseket kapták (IV. táblázaton a 20-ból a legkisebb és legnagyobb eltérést mutató családok szerepelnek):

IV. táblázat

A Red Kidney babfajta 7 és 16 számú családjában 4 nemzedéken keresztül végzett kiválogatás hatása a szemsúlyra. (Allard et al.)

Nemzedék	7. család magsúly index (g/100 mag)			16. család magsúly index (g/100 mag)		
	Kicsi	Nagy	Különbség	Kicsi	Nagy	Különbség
0	52,2	52,2	0	51,1	51,1	0
1	50,1	52,3	2,2*	50,0	53,1	3,1**
2	50,8	52,9	2,1**	51,2	55,5	4,3**
3	50,3	52,6	2,3*	49,0	54,1	5,1**
4	49,2	52,9	3,7**	48,1	56,1	6,0**

* = a különbség P 0,05 szinten szignifikáns

** = a különbség P 0,01 szinten szignifikáns

Az adatok szignifikánsan az ellentétes irányú szelekció hatásaként 7, illetve 12%-os eltérést mutattak.

IMMAN és ALLARD (1965) hasonló kísérletet bonyolítottak le egy vad zab populáció 10 egyedével, amelyben az idegentermékenyülés aránya marker génekkel ellenőrizve 1,49–6,68%-ig változott. Minden növényből 20 utódot neveltek fel, ezekből a + és – variánsok utódait a következő évben kétszeres ismétlésben vetették el. Három vizsgált tulajdonságra az átlagok a következőképpen alakultak ki.

Tulajdonság	Nem szelektált	Mínusz variáns	Plusz variáns
	vonalak		
Növekedési típus*	3,26	2,24	3,68
Virágzás időtartama napokban	15,62	11,19	17,72
Növénymagasság cm-ben	105,60	89,30	116,20

*1 = elterülő

Az adatok mindhárom jellegre a szelekció hatékonyságát bizonyítják.

ALLARD et al. (1968) végső következtetésként arra utalnak, hogy a családokon belül megfigyelt változékonyság nemcsak környezeti okokra, fejlődési differenciákra vezethető vissza, hanem elsősorban *hasadásnak* tulajdonítható. A populáció genetikai szerkezete tisztán az idegentermékenyülésből nem vezethető le.

2. A fajtafenntartás során a *spontán mutabilitás* is okozhat problémákat.

A különböző gazdaságinövényekben különböző jellegekre eltérő mutációs rátát állapítottak meg. STADLER (1942) a kukorica endospermiumán 10^6 gamétára számítva 1–492 mutáns keletkezését állapította meg. BIANCHI (1965) szintén kukoricaszemeken, illetve csíranövényeken 22 mutánst különített el, amelyek mutációs rátája 0,03–6,16%-ig variált. Mennyiségi jellegekre vonatkozóan monoploid kukorica vonalakban SPRAGUE et al. (1960) 100 gamétára 4,5, míg RUSSEL et al. (1963) hosszú időn át öntermékenyített vonalakban 2,05 mutációt állapított meg.

A spontán mutánsok nemesítési értékéről jó tájékoztatást ad DIDUS (1941) kísérlete, aki az Europeum 0353/133-as árpa különböző vonalaiban 1935–37-ben 15 millió növényt vizsgált meg és 22 különböző új típust talált,

V. táblázat

A kromoszóma-aberrációk arányának növekedése a tárolás idejével a Baart búzafajtában (Gunthardt et al. 1953)

A magvak kora (év)	Csírázóképeség			Kromoszóma-aberrációk			
	Erős	gyenge	elpusztult	Hidak		Törések	
				összes szám	sám/sejt	összes szám	sám/sejt
1	80	9	11	—	—	—	—
11	74	9	17	21	0,11	81	0,41
17	47	21	32	—	—	—	—
21	66	17	17	30	0,15	143	0,72
26	—	—	—	101	0,54	212	1,13
27	5	4	91	90	0,31	141	1,08
32	15	45	90	222	1,66	465	3,47

amelyek *egyidejűleg több példányban léptek fel*. Ezek között több gazdaságilag hasznos mutáns is volt:

a) 42,7 gr-os ezermagsúly a fajta 38,5 gr ezermagsúlyával szemben.

b) Helminthosporiummal szemben rezisztens változat (0,9, 1, 2, 1,6%-os fertőződés a fajta 11–25%-os fertőződésével szemben).

c) 23–32%-kal nagyobb termőképességű alakok.

A mutációs ráta itt szokatlanul nagy volt, 0,1–0,3%, ami azt jelenti, hogy hektáronként 3–600 mutáns lép fel. Nyilván egyetlen nemesítő sem kezd különleges ok nélkül ilyen mértékű és elég sok bizonytalan elemet tartalmazó munkába, azonban a fajtafenntartó nemesítés során mindig számolhatunk ilyen változatok jelentkezésével.

Érdekes még ebben a vonatkozásban a tárolás mutációs rátát növelő hatására felhívni a figyelmet. GUNTARDT et al. (1953) a Baart búzafajtában a következő eredményeket állapította meg (V. táblázat).

Az adatok a *magvak korától függetlenül* a gyengülő csírázóképeség és az aberrációk száma és ezeken keresztül a mutációs ráta növekedésének lehetőségére utalnak.

Vetőmagtermesztés gyakorlata szempontjából figyelemmel kell lenni a *mutánsok indukálásának* azon lehetőségeire is, amit a műtrágyázás, herbicidek, növényvédőszeres alkalmazása okozhat.

Ebben a vonatkozásban figyelmet érdemelnek STUBBE és DÖRING (1938) azon kísérletei, amelyben a tápanyagellátottság hatását vizsgálták a mutációs gyakoriságra. Antirrhinummal folytatott kísérleteikben 5 hetes kerti földben nevelt növényeket kvarchomokot tartalmazó Mitscherlich-tenyészedényekbe ültették be. A kvarchomokot különböző teljes és egyes elemeket nem tartalmazó tápoldattal itatták át. Az M_2 nemzedékben a kontroll $1,3 \pm 0,9$ százalékos mutációs rátájával szemben a tiszta desztillált víz $4,8 \pm 1,9$, a N-hiányos kezelés $9,7 \pm 2,3$, a P-hiányos $6,0 \pm 3,5$, a Mg-hiányos, alacsony pH mellett $11,0 \pm 3,9$ százalékos hasadási arányt adott. Egy nagy egyed számmal lefolytatott szabadföldi N-hiányos kísérletben a kontroll $1,004 \pm 0,44$ -es értékszámaival szemben a N-hiányos kezelésben $5,399 \pm 1,09$ százalék volt a mutánsok aránya. Ezek az adatok megbízhatóan igazolták, hogy a tápanyagellátottsági viszonyok zavara a mutációs ráta növekedését idézi elő.

STUBBE (1966) újabb kísérleteiben (1961, 1962) a N- és P-túladagolás mutagén hatását elemezte antirrhinumban. Kis mértékben a túladagolás is emelte a mutációs rátát, de a különbség megbízhatóan csak a triszómiás alakok számának növekedésében jelentkezett.

A herbicidek közül árpán a 2,4-D szintén kromoszómaaberrációkat idézett elő, sőt poliploid sejtek is keletkeztek. A termőképességben kapott csökkenés (valószínűleg nagyobb dózis alkalmazásakor) nem öröklődött. A Delapon (2,2 diklórpropionsav) az árpában öröklődő változásokat idézett elő. Több herbicid sejtosztódást gátló hatását is kimutatták.

A szántóföldön egy-egy folton nagyobb mennyiségű műtrágya, herbi-
cid halmozódhat fel. Ez sterilitást, mutánsok kialakulását eredményezheti.
A mutánsok valószínűleg kevésbé életképesek, mint a populáció egyéb egye-
dei, de fennmaradhatnak és el is szaporodhatnak. Jelenleg nem is okoznak
észrevehető károsodást, de mégis számolni kell azzal, hogy esetenként *geneti-
kailag* is mozgásba hozhatják az egyes populációkat. Hasonló a helyzet a
spontán mutánsokkal is. Fellépésük a tenyésztanyagban pozitív és negatív
változást egyaránt eredményezhet. Nagyobb a valószínűsége a defektív mután-
sok fellépésének. Ezek nagyobb része recesszív. Az utódnemzedékekben homo-
zigóta formában megjelenve elkülönítésük rendszerint nem okoz nagyobb
problémát. Törekedni kell a nem nagy számú pozitív variáns megőrzésére.

3. A fajtafenntartásban alkalmazandó módszerek összefüggésben van-
nak a szelektált tulajdonságok *öröklődési viszonyaival*. A populációban észlelt
fenotípusos variabilitás genetikai (V_G) és környezeti (V_E) eredetű lehet.

Nemesítési szempontból a V_G egyes elemei nem azonos értékűek. Az *addi-
tív* variancia (V_A) a AA és aa fenotípusok különbségétől függően elsődlegesen
a homozigóta állapotú allélpároktól függ, s ezért mint additív variancia állan-
dósítható, és a szülők és utódok közötti hasonlóság fő oka. Ennek a teljes
varianciához viszonyított részét fejezi ki az *öröklékenységi együttható*
$$h^2 = \frac{V_A}{V_G}$$

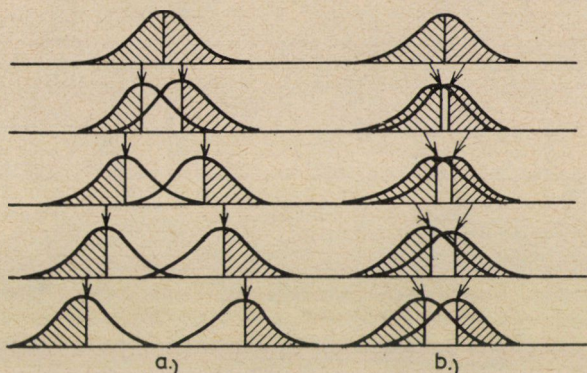
Ha a genotípus (pl. AA, Aa, aa) a fenotípust teljesen meghatározza, a $h^2 = 100\%$ v. 1,0. Minél kisebb a h^2 , annál nehezebb az egymást átfedő fenotípusok
alapján a genotípusokat megkülönböztetni, ezekre eredményesen szelektálni
[GYÖRFFY (1968)]. A szelekció eredményességét, a *genetikai javulást* (G_s)
additív gének fenotípusára történő szelektáláskor a $G_s = h^2 \cdot i$ összefüggés
adja meg. Ebből $i = P' - P$, a *szelekciós differenciál*, a szelektált és nem szelek-
tált populációk átlaga közti különbség. A szelekciós differenciál mértéke a
szelekció szigorának is. Mivel egy adott jelleg esetében sem tisztán additív
génhatás adódik, tehát a h^2 értékszám 1-nél kisebb, továbbá kedvező episztázi-
sos kölcsönhatások is felbontódhatnak, ezért általában a szelektált genotípu-
sok utódnemzedéke *regressziót* mutat az eredeti populáció átlaga felé.

Búza esetében például a szemtermés h^2 értékszáma 0,15, az ezermagsú-
lyé 0,52. Ha a fajtafenntartás során a standard 24 q/kh, a kiválasztott törzs
26 q/kh. termést ad, a genetikai javulás $G_s = h^2 \cdot i = 2 \cdot 0,15 = 30$ kg, azaz
a szemtermés 30 kg-mal történő növekedésére számíthatunk. Ha viszont
pl. a 44 g-s ezerszemsúllyal szemben 50 g-s törzset sikerül kiemelni, az utó-
dokban $6 \times 0,52 = 3,12$ g-s növekedéssel számolhatunk. Az első esetben a
termőképesség 1,3, másodikban 7%-os növekedését valószínűsíti.

Ez az összefüggés arra utal, hogy ha a terméselemeken belül a nagyobb
 h^2 értékszámú tulajdonságra szelektálhatunk, a fajtafenntartás során a termő-
képesség növekedését is elérhetjük. Elméletileg a h^2 -től függő genetikai javu-
lás lehetőségét jól illusztrálja az alábbi ábra (4. ábra).

A modell jól alkalmazható a kukoricában 60 éven keresztül fehérje- és olajtartalom növelése érdekében végzett kísérletekre. A fehérjetartalom saját és nemzetközi kísérleti adatok alapján becsült $0,2 h^2$ értékszámával szemben az olajtartalomra két különböző kísérletben 0,69, illetve 0,76-s értékszámot állapítottak meg. Az előrehaladás fehérjében 60 nemzedék alatt 10,93-s kiinduló helyzettől 21,79-ig kb. 100, olajban (4,68 induló értékből 14,83-ig) 200%-os volt.

4. Különleges problémák jelentkeznek a *kémiai összetétel javítására* történő szelekció során. A cukorrépa, kender, napraforgó stb. fajtafenntartó nemesítése azt mutatja, hogy nem hagyható abba az *állandó pozitív szelekció*, mert egyébként az elért előnyök elvesznek.

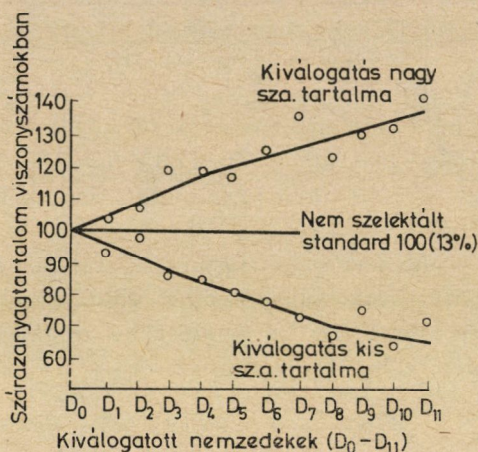


4. ábra. Két irányú szelekció hatékonysága (Lush, 1945) a) teljes örökölhetőség elméleti esetében ($h^2 = 1$) b) 20 %-os örökölhetőség gyakorlati esetében

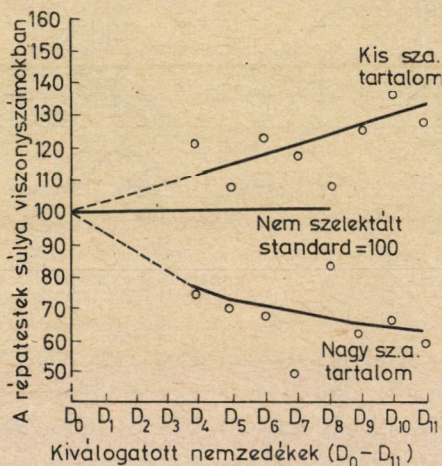
Genetikailag a beltartalmi nemesítésben erős *szelekciós nyomás* érvényesül, amely hosszabb távon rendszerint a termőképesség csökkenésével jár együtt. Jól illusztrálják azt JOSEFSSON (1963) takarmányrépával végzett kísérletei (5a, b, ábra).

A szárazanyagtartalom kb. 30%-os növelése a répatestek súlyának kb. 35%-os csökkenését, a szárazanyagtartalom csökkentése súlyuk kb. 30%-os növekedését eredményezte. A tapasztalt kedvezőtlen változások több okra vezethetők vissza, és ennél fogva leküzdésük is több úton lehetséges. Idegen-termékenyülő növényfajokban (napraforgó, kukorica, kender stb.) az egy irányú szelekció beltenyésztés révén csökkenti az utódok életrevalóságát. Ezen oly módon segíthetünk, hogy nagy állomány továbbvitelével a tenyésztőanyag kiegyensúlyozott heterozigóta állapotát megőrizzük. Ennek lehetőségét a cukorrépanemesítés története, a krasznodári napraforgó előállítás, a hazai kendernemesítésben elért sikerek egyaránt alátámasztják.

A szelekció elmaradása esetén jelentkező *visszaalakulásnak* az az alapja, hogy egy olaj- vagy rosttartalomra szelektált populáció nem minden egyede



5/a ábra. A szárazanyagtartalom értékszámainak változása a Svalöfi Barres félhosszú takarmányrépában (Josefsson, 1963)



5/b ábra. Az egyes répák súlyának alakulása a Svalöfi Barres félhosszú fajtában a nagy vagy kis szárazanyagtartalomra történő kiválogatástól függően (Josefsson, 1963)

rendelkezik azonos *fitness*szel (a mi esetünkben szaporodó- vagy termőképességgel), és a populációt magára hagyva ezek az egyedek fokozatosan átalakítják azt (rendszerint a rosszabb beltartalmi összetételű, de termőképesebb egyedek javára). A változékonyság a szelektált beltartalmi tulajdonságokra is megvan, és amint ezt LENG (1962) vizsgálatai mutatják (VI. táblázat), ez még 48 nemzedék után sem szűnik meg.

Az egy irányú szelekció egyes esetekben — a beltenyésztés hatásán kívül — *korrelatív változások* révén is hozzájárul a termőképesség csökkentéséhez. A nagyobb fehérjetartalmú kukoricaszemekben más arányú és összetételű a

VI. táblázat

Az ellentétes irányú kiválogatás eredményei a 48 nemzedéken keresztül két irányban szelektált kukoricatörzsekre (Leng, 1962)

Év	Nagy fehérjetartalom			Alacsony fehérjetartalom		
	Egy irányú	Ellentétes	Különbség	Egy irányú	Ellentétes	Különbség
	fehérje %					
1947	19,24			5,11		
1948	19,14	18,20	—0,94	5,50	5,53	+0,03
1949	19,45	18,81	—0,64	4,91	5,62	+0,70
1950	18,85	18,42	—0,43	5,56	5,64	+0,08
1951	20,28	18,67	—1,61	5,23	5,45	+0,22
1952	22,52	20,52	—2,00	6,33	6,54	+0,21
1953	20,42	18,13	—2,29	5,53	5,92	+0,39
1954	19,39	17,42	—1,97	5,66	6,11	+0,45
1955	22,36	18,25	—4,11	5,17	6,60	+1,43
1956	21,10	15,95	—5,15	4,80	5,47	+0,67
1957	17,80	14,80	—3,00	4,54	5,08	+0,54
1958	20,54	15,06	—5,48	4,79	6,54	+1,75
1959	23,04	14,71	—8,33	4,91	6,76	+1,85
1960	24,93	15,09	—9,84	5,18	8,13	+2,95

raktározott anyagok felhalmozódása, mint a normál kukoricában. Hasonló jelenséggel a cukor- és takarmányrépa-nemesítésben is találkozunk.

A fajtafenntartó nemesítésnek — az ismertetett megfontolások alapján — *nagy anyaggal* dolgozva kell a kettős cél elérését biztosítani. Ahol arra lehetőség van, a beltartalomra egy irányban végzett szelekció terméscsökkentő hatását *hibrid fajták* előállításával kell kiküszöbölni. Ennek segítségével a nagyobb beltartalmi értékek beltenyésztéssel való stabilizálása és a termőképesség kívánt szinten tartása jól megoldható. Hasonló célok megvalósítására újabban szélesebb körben alkalmazzák a *szintetikus fajtákat*.

5. A genetikai varianciának — az additív mellett — másik elemét a *dominancia-variancia* (V_D) alkotja. Ez az Aa genotípusú kombinációk fölényét jelenti a AA v. aa-val szemben. Az F_1 -ben és általában a korai hibrid nemzedékekben heterózis hatást eredményez. Ennek az a sajátossága, hogy éppúgy nem állandósítható, mint a nem allélek közötti episztázisos kölcsönhatások (V_N) varianciája.

A dominancia-variancia az additívtól nem egykönnyen választható el. Ezért nem volt indokolatlan az önmegporzó növények nemesítésében a ramsch-módszer alkalmazása, amely a populációkon belül az additív alapon kedvező formák felszaporodását biztosította. A tág térállásos neveléssel gyorsan felszaporított korai búza hibrid nemzedékek jelentős többlettermése a dominancia-varianciát kialakító génösszetétel megváltozásával eltűnik, és ezzel együtt a remélt terméstöbblet is megszűnik.

Ez nem jelenti azt, hogy le kell mondanunk e varianciatípus hasznosításá-

ról. Ha az átlagos dominancia-variancia $\bar{a} = \frac{V_D}{V_H} > 1$, azaz az egységnél nagyobb, szuperdominancia esete forog fenn és heterózis nemesítés alkalmazása a hasznosítás alkalmas formája. Ha a dominancia teljes, $\bar{a} = 1$, a szélsőséges homozigóták állandósíthatók, ha csak részleges, $\bar{a} < 1$, egyszerű keresztezéssel, majd kiválogatással érhetünk el eredményt (Győrfy, 1968).

A fajtafenntartó nemesítés legkönnyebben a teljes dominanciát mutató formákat tudja megőrizni. Nehezebb feladat részleges dominancián alapuló formák fenntartása, és nem számíthatunk a szuperdominancia stabilizálására.

6. Több kísérletben vizsgálták rövidebb és hosszabb periódusokban a természetes kiválogatódás szelekciós hatását. Adair és Jones (1946) 20 különböző rizs hibrid F_2 nemzedéket 3 különböző helyen 8 éven keresztül tartották fel oly módon, hogy minden évben véletlenszerűen vett mintákból 1000 szemet vettek ki továbbtenyésztésre. Az eredményeket a VII. táblázatban foglalták össze.

VII. táblázat

A természetes kiválogatódás hatása három termőhelyen egy rizspopuláció összetételére (Allard et al. 1968.)

A mag eredete	Napok száma vetéstől a kalászhányásig		Magasság		Magtípusok (%)			Szálkásság			Szembáj végének színeződése		
	átlag	var. szélesség	variációs szél. hüvelyekben	átlag (hüvelyekben)	Rövid	Közepes	Hosszú	Szálkátlan	Részen szálkás	Szálkás	Bíbor	Piros	Zöld
California	102	83—127	38,8	20—48	46	48	6	53	17	6	2	16	82
Arkansas	110	94—127	39,9	20—55	24	41	35	77	6	1	46	27	28
Texas	120	105—151	40,1	20—55	50	44	6	52	21	5	11	9	80

Az eredmények azt mutatják, hogy a bugázásig eltelt idő az egyes termőhelyek vegetációs időtartamainak megfelelően optimálisan alakult. Érdekes eltérés jelentkezett Arkansasban a szem- és kalásztípus és a szemvég színeződésében is. A növénymagasságban lényeges különbség nem jelentkezett.

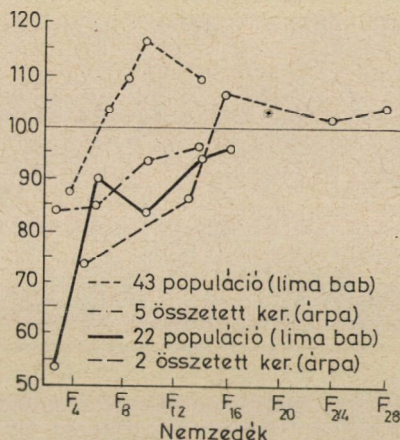
A szerzők adataiból két lényeges következtetést vontak le: a) a populációk viszonylag rövid idő alatt beállnak az optimumra, de az az optimum a különböző termőhelyeken nem azonos,

b) a feltételezésekkel ellentétben a természetes kiválogatódás nem szünteti meg a tenyészanyagban meglevő variabilitást. Hasonló jellegű kísérletben ALLARD et al. (1968) többszörös keresztezésből származó árpa (Composite cross és 2) és lima bab (Population 43 és 22) populációk viselkedését tanulmányozták. Az eredményeket a 6. ábra foglalja össze.

Az adatok azt mutatják, hogy a hibridpopulációk teljesítménye az F_2 — F_4 nemzedékekben jóval a standard fajta alatt marad. Ennek az az oka, hogy ezekben a nemzedékekben sok gyenge magtermő képességű egyed van. F_1 — F_{16} nemzedékekben ezek a gyenge termőképességű genotípusok kiesnek, az álló-

mány zömét a közepes termőképességű egyedek alkotják. Ezt követően szaporodnak fel az egyre nagyobb magtermést adó formák. Így a populáció átlagos fitnessse (a populációban levő egyedek átlagos szaporasága), amely kezdetben a gyengébb és kiegyensúlyozatlan genotípusok miatt alacsony, ezek eliminálódása folytán fokozatosan javul. Természetesen ez a javulás nem folyamatos, évjáratoktól, a véletlenszerűen kiemelt minták genetikai összetételétől függően visszaeséseket is mutathat.

A fajtafenntartó nemesítés számára ezek a kísérletek arra utalnak, hogy a természetes kiválogatódás segíti a populációk adaptálódását, termőképességük javulását. Visszaesésre az egy irányban intenzíven szelektált



6. ábra. Homozigóta fajták keresztezéséből előállított összetett populációk termőképességének változása a természetes kiválogatódás hatására (Allard et al., 1968)

tulajdonságoknál (cukor, olajtartalom stb.) lehet csak számítani. Hatása a környezeti *feltételek tudatos megválasztásával* (pl. fagyállomáson, láptalajon való elhelyezés stb.) fokozható. Julén (1961) éppen emiatt a tájfajtákat, amelyek a természetes kiválogatódás során szelektálódott törzsekből állnak, különleges szelekciós eljárások alkalmazása nélkül fenntarthatónak tartja, ha a termesztési módszerek azonosak azzal, ami között a fajta kialakult és amit előzetesen használtak.

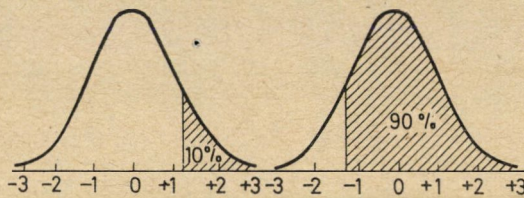
Környezeti tényezők hatásáról

Az eddig tárgyalt jelenségekben mindenütt érintettem a környezeti tényezők hatását, hiszen a természetes kiválogatódás vagy az egyes környezeti jellegek öröklődési viszonyainak megértése nélkül nem lehetséges.

A témakört egy vonatkozással, az ún. „küszöb” jellegek öröklődési jelenségeivel szeretném kiegészíteni. Ezekre az jellemző, hogy több gén által meg-

határozottak és mégis diszkontinuus megoszlást mutatnak. Ilyen pl. a betegségellenállóság, az egyed elpusztul vagy megmarad, egyes szervek vagy struktúrák kifejlődnek vagy nem stb. A genetikai alap kontinuos variációt mutat [ezért GRÜNEBERG (1952) „quasi continuous variáció”-nak nevezte el], a fenotípusos megoszlás diszkontinuus [Falconer (1964)].

Két hipotetikus populációban (7. ábra) a bevonalkázott részek jelentik a populációnak azt a részét, amely egy környezeti tényező (betegség, magas hőmérséklet stb.) hatására elpusztul. Emiatt, ha pl. az első populációban a jobb oldali 10%-ot választjuk ki a jelentkező külső tényező hatására az egész kiválasztott populációrészt elpusztul. Ha viszont a balra eső 90%-ot választjuk ki, minden egyed utóda megmaradt. Hasonló szelekciós intenzitást alkalmazva a második populációban ellentétes helyzet alakul ki.



7. ábra. Küszöb jellegek bemutatása két populációban (Falconer, 1964). A függőleges vonalak jelentik a küszöböt, amelyen túl (vonalkázott részek) elhelyezkedő egyedek egy adott külső hatásra elpusztulnak.

A „küszöb”-jellegekre vonatkozó kísérleti adatok mindegyike állatokra vonatkozik, de az alapelveket vonatkoztathatónak vélem gazdasági növényeinkre is. Gazdasági növényeink napjainkban nemegyszer kerülnek olyan külső hatás alá (túladagolt műtrágya, növényvédőszer, túlsok víz, szárazság stb.) amely az egyébként várható kontinuos variációit egy irányban eltolja, kipusztítva az állomány egy részét. Vetőmagnormáink (pl. a gabonaféléknél, lennél, de sok egyéb növényenél is) azzal számolnak is, hogy az állomány egy része elpusztul.

A környezeti küszöbhatást (talán helyesebb lenne „stressznek” nevezni ezt is) túlélt állomány megléte nem azt jelenti, hogy most már minden utód alkalmas lesz hasonló terhelés elviselésére. A következő nemzedék legtöbbször nem azonos feltételek között nő fel, és ebben a visszahasadó egyedek ismét felszaporodhatnak (pl. száraz és nedves évek ellentétes szelekciós hatása).

Ebből a fajtafenntartó nemesítés számára olyan következtetés vonható le, hogy a törzssanyagot erős terhelésnek kellene kitenni a legfontosabb küszöb-jellegek vonatkozásában, hogy a termesztésben megfelelően reagáljanak a nagy termékek elérése érdekében alkalmazott „stressz”-hatásokra.

*

A vetőmagtermesztés alapját képező fajtafenntartó nemesítés elméleti kérdései közül csak néhányra tudtam a figyelmet felhívni. Nem foglalkoztam a vonalak, diploid és tetraploid hibridek, poliploid, szintetikus fajták fajtafenntartó nemesítésének speciális kérdéseivel. Nem tárgyaltam külön az ön- és idegentermékenyülő növények fajtafenntartó nemesítésének speciális módszereit stb. Ennek ellenére remélem sikerült néhány gondolatot adnom a fajtafenntartó nemesítési munka további fejlesztéséhez.

Összefoglalás

1. A fajták populációs genetikai elemzése, a tartós szelekciós kísérletek azt mutatják, hogy hibrid eredetű populációkban a *stabilizáló* kiválogatás mellett mindig megvan a *progresszív* szelekció lehetősége is.

2. Különösen adott ez a lehetőség az egyes kémiai összetevőkre egy irányban szelektált populációkban.

3. A fajtafenntartás során növeli a progresszív szelekció eredményességét, ha nagy h^2 értékszámú tulajdonságokra kell szelektálni.

4. A fajtafenntartó nemesítés során állandóan kell számolni a természetes kiválogatódás legtöbbször pozitív, de egyes esetekben negatív hatásával is.

5. Külön tanulmányozást kíván a környezeti feltételek különleges hatásainak elemzése.

FONTOSABB FORRÁSMUNKÁK

- ALLARD R. W. (1960): Principles of plant breeding. John Wiley and Sons, Inc. New York, London.
- ALLARD R. W., JAIN S. K., WORKMAN P. L. (1968): The genetics of inbreeding populations. In: Advances in Genetics 14, 55—131.
- BÁLINT A. (1966): Mezőgazdasági növények nemesítése. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest.
- BRIGGS F., KNOWLES P. F. (1967): Introduction to Plant Breeding. Reinhold P. C. New York, Amsterdam. London.
- DÁNIEL L. (1964): A szelekció biometriai alapjai. Növénytermelés 13, 369—380.
- HIORT G. E. (1963): Quantitative Genetik. Springer. Verlag. Berlin. Göttingen, Heidelberg.
- JÁNOSSY A. (1968): Nemesített növényfajták fenntartásának módszerei. Tápiószele. (in litt).
- JULÉN G. (1961): Development, evaluation and choice of varieties (In: Agricultural and horticultural seeds, FAO, Roma. 6—31. oldal.)
- LUKJANYENKO P. P. (1967): Itogi szelekcií ozimój psenici na Kubany. In: Dosztizsenyija otecsestvennoj szelekcií. Izd. „Kolsz” Moszkva. 71—95. old.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОХРАНЕНИЯ СОРТА

А. БАЛИНТ

Университет Агрономических Наук, Геделле

РЕЗЮМЕ

Основной целью сортосохраняющей селекции является сохранение наследственных свойств сорта и в его поколениях.

Указанная цель достигается *стабилизирующим* отбором (из числа различных методов селекции). В ходе сорто-сохраняющей селекции следует применить именно этот метод.

Стабилизирующим отбором станет возможным элиминирование различных генетических изменений, происходящих в сорте. Эти изменения происходят частично от того, что большинство селекционных сортов имеет гибридное происхождение и *расщепление* их происходит и в более поздних поколениях, что может привести к выщеплению депрессивных форм, в отличие от оригинального сорта. Неблагоприятные с точки зрения производства формы хотя и в небольшом числе, но могут возникаться и путем *спонтанных мутаций*.

Эти же самые факторы могут дать и благоприятные с точки зрения производства формы. Сохранение и размножение этих форм дает возможность и для применения *прогрессивной* формы отбора.

В ходе сорто-сохраняющей селекции величина отобранной популяции зависит от показателя h^2 , свойства на которое ведется отбор и от различных факторов генетической изменчивости.

Односторонний отбор, напр. на некоторые химические свойства в ходе сорто-сохраняющей селекции пропуском его даже в одном поколении может привести к вредным последствиям. В то же время в гибридных популяциях самоопыляющихся растений *естественный* отбор часто дает хорошие результаты.

Неожиданные действия факторов окружающей среды в ходе сорто-сохраняющей селекции требуют особого анализа (внезапное охлаждение, жаркие дни итд.).

Решение указанных проблем требует обоснования сорто-сохраняющей селекции и с точки зрения генетики популяций. Этим и станет возможным проведение сорто-сохраняющей селекции в нужных масштабах и в отдельных случаях не только сохранение, но и улучшение свойств сорта.

DIE GENETISCHEN GRUNDLAGEN DER ERHALTUNGSZÜCHTUNG

A. BÁLINT

Agrarwissenschaftliche Universität, Gödöllő

ZUSAMMENFASSUNG

Das Grundziel der Erhaltungszüchtung ist die erblichen Eigenschaften in den Nachkommenschaften zu behalten.

Um dieses Ziel zu erreichen verwendet man die stabilisierende Selektion. Von den Selektionsmethoden ist dieses Verfahren in erster Reihe anzuwenden.

Bei der stabilisierenden Auslese müssen die in der Sorte auftretenden genetischen Veränderungen eliminiert werden. Diese Veränderungen entstehen zum Teil daraus, dass ein grosser Teil der Zuchtsorten einer Hybridherkunft ist, also die Spaltung dauert auch in den späteren Nachkommenschaften und Formen ungewünschten Charakters können ausspalten.

Aber dieselben Faktoren können auch wirtschaftlich günstige Veränderungen hervorrufen. Die Bewahrung und Weiterführung dieser Formen ermöglichen die Anwendung der progressiven Formen der Auslese.

Die Grösse der Population in der Erhaltungszüchtung hängt von dem h^2 -Wert der zu selektierenden Eigenschaften und von verschiedenen Faktoren der genetischen Variabilität ab.

Die Auslese in eine Richtung — z.B. auf einige chemischen Eigenschaften kann schon bei der Auslassung einer Nachkommenschaft schädliche Folge haben. Aber in den Hybridpopulationen selbstbestäubender Pflanzen kann die Wirkung der natürlichen Auslese in vielen Fällen zu günstiger Geltung kommen.

Bei der Erhaltungszüchtung müssen die Wirkungen der unerwartet auftretenden Veränderungen der Umweltfaktoren (eine plötzliche Abkühlung oder Hitze u.s.w.) untersucht werden.

Die obengenannten Aufgaben benötigen die populationsgenetische Begründung der Erhaltungszüchtung, ermöglichen die züchterische Tätigkeit nur im nötigen Mass zu leisten und fallweise nicht nur die Bewahrung, sondern auch die Verbesserung der Sorteneigenschaften zu erreichen.