

A TRANZGRESSZIÓ LEHETŐSÉGÉNEK KIHASZNÁLÁSA A BÚZA LEVÉLROZSDA- REZISZTENCIÁRA NEMESÍTÉSKOR*

LELLEY JÁNOS

a mezőgazdasági tudományok doktora

Délalföldi Mezőgazdasági Kísérleti Intézet, Szeged

A gyakorló nemesítők a transzgressziót tapasztalatból már régen ismerik és tudják, hogy sok kiváló fajta köszönheti létét transzgresszióknak.

Az elméleti genetika, a kutatás fejlettségi állapotától függően, magyarázta a jelenséget szuplementáris homorériával, kumulatív génhatással, komplexen terjedő gének szerencsés találkozásával, vagy újabban poligenikusan megalapozott tulajdonságok determinánsainak a szülőknél kedvezőbb konfigurációjával. Amióta az információelmélet a genetikai kód — enzim — és a „tulajdonság” között összefüggés megismerése felé tart és a biokémia igyekszik feltárni a DNS, illetve RNS bázisszekvenciáját, az enzim, illetve fehérje aminosav sorrendje és a tulajdonság manifestálódása közötti út bonyolult kapcsolatait, nem csoda, ha a kombinációs populációkban mind több transzgressziós jelenség lehetőségét tételezzük fel.

A mikrobagenetika és a magasabbrendű lények genetikája közötti analógia alapján nyilvánvaló, hogy a poligenián és a pleiotropián kívül modifikátorok, regulátorok és szupresszorok létezésének feltételezése a kvantitatív bélyegek öröklésmenetének áttekinthetőségét nem könnyíti meg, sőt ez a felismerés a magasabbrendű növények keresztezése útján keletkező variánsok minőségi és számszerű előrejelzését szinte illuzórikussá teszi. Ez lesújtó a nemesítő számára, egy haszon azonban van ebből is, mégpedig az, hogy bátrabban számíthatunk transzgressziók megjelenésére még ott is, ahol régebben ilyenre nem gondoltunk. Minél bonyolultabb folyamat az átöröklődés, minél több tényező befolyásolja az örökletes bélyegek átadásának módját, és a manifestálódást, annál valószínűbb, hogy megfelelő partnerek keresztezése után a különböző fokú filiális nemzedékekben a gének olyan új kombinációja is létrejöhét, amely a szülők génkonfigurációjánál kedvezőbb és így a tulajdonság manifestálódása azokénál lényegesen előnyösebb.

Minél összetettebb filogenetikai származású a faj, annál valószínűbb, hogy benne a tulajdonságok többsége poligenikusan meghatározott, tehát keresztezés után számos bélyegnél várható transzgresszió.

* Az előadás elhangzott a Növénynemesítési Tanácskozáson 1968. április 18-án.

A hexaploid fajcsoportba tartozó termesztett búza ebben a vonatkozásban ígéretes kísérleti, illetve nemesítési alany. Az allopolyploid eredet már eleve biztosíték, hogy a fontosabb bélyegek poligenikusan öröklődnek, mert nyilvánvaló, hogy a legtöbb bélyeg mind a három genompárban kódolva van. Az a körülmény, hogy a búza AA genomja a *T. boeoticum*-ból ered, a BB genom az *Aegilops speltoid*-ból származik, a DD genom pedig, legjobb tudásunk szerint, az *Aegilops squarrosa*-é, magyarázza, hogy a fontosabb tulajdonságok nemcsak mindhárom genompárban determináltak, hanem a távoli rokonság folytán, mindhárom genompárban feltehetőleg más genetikai információ szabályozza azok manifestálódását.

A feltevés helyességét számos újabb búzagenetikai vizsgálat igazolja. Ezek a kutatások vezettek ama felismeréshez, hogy a búza sok, régebben egyszerűen öröklődőnek vélt tulajdonsága fajtától függően, eltérően öröklődik, mert több fajtánál a bélyeg dominancia-viszonyaiban vagy a közreműködő gének számában, lényeges különbséget figyeltek meg.

Amióta a genetikai elemzés régebbi módszereit a szubsztitúciós analízis bevezetésével pontosabb és megbízhatóbb eljárás váltotta fel, azóta a régebben csak gyanított feltételezés teljesen igazolódott.

Mindig sejtettük, hogy olyan bonyolult élettani tulajdonság, mint a termőképesség, tenyészidő hossza, szárazságtűrés, télállóság, vagy éppen az állóképesség, összetettségénél fogva, eleve bonyolultan öröklődő tulajdonságcsoport. De az újabb vizsgálati adatok már azt is érzékeltetik, hogy a múltban egyszerűen öröklődőnek vélt bélyegek, mint a fagyállóság, amelyet recesszívnek tartottunk, vagy a tavaszi jelleg, amelyet dominánsnak hittünk, vagy éppen a kalász tar vagy szálkás volta, amelyet dominánsnak, illetve recesszívnek ismertünk, a valóságban nem öröklődnek egyszerűen, hanem a monogénes hasadás esete a kivétel és a bonyolult hasadás a tipikus. Ebből egyenesen következik az a feltételezés is, hogy ezeknél a tulajdonságoknál is fennáll a transzgresszió lehetősége.

A tenyészidő hosszának transzgresszióját egyes búzakeresztezéseknél THOMPSON már 1918–19-ben észlelte. Hasonló eredményekről számolt be GFELLER 1937-ben. Ma tudjuk, hogy a hexaploid búza tenyészidejének a hosszát, az eddig végzett szubsztitúciós elemzések nem teljes adatai szerint, legkevesebb 20 génpár befolyásolja (Morris, 1959). Megállapították ugyanis, hogy 20 kromoszómapárban van olyan strukturgén, modifikátor, szupresszor vagy regulátor, amely így vagy úgy hatással van a tenyészidő hosszára.

Jellemző példaként utalnék a tar és a szálkás kalásztípus esetére. Hosszú ideig úgy tudtuk, hogy a tar jelleg biztosan dominál a szálkás típus felett. WATKINS és ELLERTON már 1940-ben annak a véleményüknek adtak kifejezést, hogy ennél a tulajdonságnál is lehetséges transzgresszió. Ma a szubsztitúciós elemzés szerint ezt a bélyeget nyolc kromoszómapár génjei befolyásolják és

másik öt kromoszómapárban vannak olyan faktorok, amelyek a szálfkanövekedést szuppresszálják.

Sokáig meg voltunk győződve arról, hogy a legfontosabb kórokozó a *Puccinia recondita* és a *Puccinia graminis* elleni védetség mono-, vagy legfeljebb digénesen öröklődik. Később nyilvánvalóvá vált, hogy nemcsak a kórokozó számos biológiai rasszával szembeni differenciált ellenállóképesség komplikálja az öröklésmenetet, hanem egyes fajtáknál sem egyforma az ellenállóság öröklődése. Feltehető tehát, hogy itt is bonyolult öröklődési mechanizmussal állunk szemben. Amikor 1947-ben SWENSON és munkatársai közölték, hogy két levélrozsdára kifejezetten fogékony fajta keresztezéséből rezisztens származékot sikerült elkülöníteni, felmerült a transzgressziós nemesítés gondolata. A szubsztitúciós elemzés útján azóta már megállapították, hogy a *Puccinia recondita* elleni rezisztencia legalább négy kromoszómapárban van determinálva.

A *Puccinia recondita* elleni védetség öröklődésének vizsgálata közben maga a szubsztitúciós elemzés bizonyította be, hogy lehetséges transzgresszió. LAW és JOHNSON (1967) 1965–66-ban a Hope búzafajta kromoszóma térképezését végezték és megállapították, hogy ennél a fajtánál a rezisztenciáért a 7A, 7B, és 7D kromoszóma felelős, és hogy a 7B kromoszóma hosszabb karjában egy rezisztenciát okozó gén van (Lr), a rövidebb karban pedig egy modifikátor található, amelynek Lr_m jelzést adtak. Közben az is kiderült, hogy ha fogékony Chinese Springbe átszubsztituálták a Hope 7B kromoszómáját, akkor a szubsztitúciós Chinese Spring vonal rezisztensebb lett a levélrozsdával szemben, mint az eredeti Hope volt. Ez a tapasztalat a transzgresszió kitűnő példája.

A *Puccinia graminis*-sel kapcsolatban NILSON-EHLE már 1911-ben beszámolt a rezisztencia transzgressziójáról, amit akkor kétkedéssel fogadtak. A szubsztitúciós elemzés jelenleg ott tart, hogy a tulajdonságot befolyásoló génnek a búzagenom 12 kromoszómájában található meg. (MORRIS, 1959).

Ha táblázatosan próbáljuk összeállítani az utóbbi évek búzagenom elemzéseinek eredményeit, úgy a korántsem teljes képből kiderül, hogy a nemesítés szempontjából csak valamennyire is jelentős bélyegek öröklődése annyira összetett, hogy szinte semmi remény nincsen a hasadási viszonyok statisztikai előrejelzésére. Még elektronikus számológéppel is nehéz lenne megjósolni a várható kombinációk gyakoriságát, nem szólva arról, hogy azokat fel is kell ismeri, ami még körülményesebb (lásd I. táblázat).

Eltekintve a kromoszóma szubsztitúció különleges előnyeiről, a keresztezéses nemesítés számára tehát a kíváncsú kombinációk gyakoriságának előrejelzése túl nagy nehézségekbe ütközik, viszont a *várható transzgressziók felkutatásának lehetősége tetemesen megnő.*

Nem véletlen, hogy LUKJANENKO (1966) a moszkvai hibridbúza nemesítési szimpóziumon előadásában igen behatóan foglalkozott a transzgressziós nemesítés lehetőségeivel. De ha szemügyre vesszük a legértékesebb ismert búzafaj-

I. táblázat

Búzagenom-elemzés eredményei

Tulajdonság	Érdeklő kromoszómák	Össz.
Tenyészidő	1B 1D 2A 2B 2D 3A 3B 3D 4A 4B 4D 5A 5B 5D 6A 6B 6D 7A 7B 7D	20
Őszi jelleg	5A 5B 5D 6A 6D 7D 1B 2B	8
Állóképesség	1B 2A 2B 2D 3A 3B 3D 4A 4B 5A 5B 6A 6B 7B 7D	15
Levéltrozsa reziszt.	1A 3B 6B 7B 7A 7D	6
Szártrozsa reziszt.	1A 1D 2A 2B 2D 3B 3D 4B 4D 6A 6B 6D	12
Sárgarozsa reziszt.	3B 4A 4B 5A 6A	5
Lisztharmat reziszt.	1A 2A 2B 7A	4
Porüszög reziszt.	2A 2B 3D	3
Bokrosodás	1B 1D 2A 2B 2D 3D 4A 4B 4D 5A 6B	11
Kalászhossz	1A 1D 2D 3A 3B 3D 4B 4D 5B 5D 6A 7B 7D	13
Kalász tömörség	1B 2A 2D 3A 3B 3D 4A 5B 6A 6B 6D 7A 7B 7D	14
Szem súly	1B 3D 4A 5B 6A 6B 6D	7
Termőképesség	1D 2A 3A 3B 3D 4A 4B 5A 5B 5D 6A 6B 6D 7A	14
Szár vastagsága	1A 1D 2A 4A 4B 4D 5A 5B 5D 6A 6B 6D 7B	13
Szár keménysége	2D 3B 4B 5A 5B 6A 6B 6D 7A	9
Erős alsó internód.	5A 5B 5D	3
Proteintartalom	3D 4A 5A 5B 5D	5

tákat, kiderül, hogy azok nagy része, sőt többsége tulajdonképpen transzgresszió eredménye.

A transzgressziók megjelenésének gyakorisága — ha sok génpártól determinált tulajdonságról van szó és az optimális génkombinációt keressük — nagyon kicsi. SCHMALZ (1965) közli, hogy egy bélyeg hat génpáros öröklődése esetén a homozigóta dominánsok, illetve a homozigóta recesszívek megjelenését az F_2 nemzedékben $1/4096$ arányban várhatjuk. Nyilvánvaló, hogy ilyen kisszámú transzgressziós egyed felismerése a populációban nem könnyű és csak bizonyos feltétel teljesítése esetén lehetséges. E feltételek a következők:

1. Nagy létszámú populációval kell dolgozni, hogy a transzgressziós egyedek jelenlétének valószínűségét fokozzuk.
2. Megbízható, olcsó és könnyen mechanizálható szelekciós módszer szükséges, illetve ilyen szelekciós rendszert kell kiépíteni.
3. Ha egyidejűleg többirányú transzgressziót keresünk, úgy nagyon fontos a szelekció tervszerű ütemezése a tulajdonságok helyes sorrendje alapján.

Ilyen program megvalósításának első lépéseként már az F_1 nemzedék előállításakor nem a szokásos keresztezési technikával dolgozunk, hanem új módszerrel igyekszünk az F_1 nemzedék létszámát többszörösre növelni. Elhagytuk mind a kényszermegtermékenyítést, mind a korlátozott idegen megporzást és áttértünk az irányított szabadbeporzásos eljárásra. Az anyaparterként kiszemelt fajtát vagy fajtákat az apafajta köpenyvetésével vesszük körül, sok kalászt kasztrálunk és a beporzás időtrábló munkáját rábízuk a légáramlatra,

amely azt sokkal jobban elvégzi és így nagy mennyiségű F_1 vetőmagot nyerünk.

A tömeges levélrozda rezisztencia-vizsgálat a tranzgressziók felkutatása céljából már az F_2 nemzedékben kezdődik. Ennek első lépése a klimaházi, egyleveles állapotban végzett, tömeges fertőzés. A sikeres megvalósítás előfeltétele a *sok fertőzőspóra, amelynek kellő mennyiségű begyűjtése mechanizálás nélkül megoldhatatlan*. Mechanizálva folytatódik a tömegfertőzés is. Ilyen módszerrel több tízezer F_2 egyed vizsgálata válik lehetővé.

A következő lépés az üvegházi fertőzési próbát jól kiállt egyedek utódainak szabadföldi fertőzése. Erre a Kompolton kidolgozott körparcellás fertőzési módszert alkalmazzuk, amely 12 éves tapasztalat szerint teljesen megbízható és a legolcsóbb vizsgálati eljárás. Ezzel a módszerrel egy hold területen 50 000 egyed között is fel lehet ismerni a rezisztenseket. Minthogy a fertőzés rendkívül hatásos, a rezisztens növények felismerése annyira egyszerű, hogy még a kevésbé tapasztalt dolgozókkal is könnyen megvalósítható.

Levélrozda-rezisztens tranzgressziós egyedek felkutatásának feltétele tehát a nagy egyedszámú keresztezési populáció és a megbízható, mechanizálható és egyszerű szelekciós eljárás. Mindkettőt sikerült megvalósítani. Az elért eredmény igazolta feltevésünket.

Intenzív búzafajták nemesítését szolgáló programunk során a Produttore $\times$ K. 169-es és a San Pastore $\times$ K. 169.-es keresztezések származékait ilyen vizsgálatnak vetettük alá annak ellenére, hogy az itt előforduló levélrozda-rasszokkal szemben a keresztezési partnerek egyike sem ellenálló. Az 1958-ban végzett keresztezések utódai közül már 1962-ben olyan törzseket találtunk, amelyek a hazai levélrozda-rasszokkal szemben, mindhárom szülőfajtánál lényegesen jobb ellenállóságot mutattak. Ma ezen kombinációkból olyan törzseink vannak, amelyeknek ellenállóképessége minden várakozást felülmúlt.

A tranzgressziós nemesítés lehetősége búzánál a genetikai ismeretek bővülése, valamint a szelekciós módszerek tökéletesítése és mechanizálása következtében olyan tulajdonságokra is kiterjed, amelyeket régebben, mint egyszerűen öröklődő bélyegeket nem vettünk figyelembe. A közölt eredmények igazolják a genetikai vizsgálatok megállapításait, a szelekciós módszerek fejlesztésének szükségességét és gyarapítják a gyakorlati nemesítés lehetőségeit.

Összefoglaló

A tranzgresszió jelentőségét a nemesítők már régen ismerik. Genetikai magyarázata nem teljesen egyértelmű. A hexaploid búzafajok filogenetikai származása azt sejteti, hogy az örökletes tulajdonságok többsége poligenikus megalapozottságú. A szubsztitúciós vizsgálatok ezt a feltevést alátámasztják. Így nagyobb lesz a tranzgressziók lehetőségének valószínűsége.

A transzgressziós származékok felkutatásának feltétele a populáció nagy egyedszáma és az egyszerű, megbízható és lehetőleg mechanizálható szelekciós módszer. Ilyen eljárást dolgozott ki a szerző. A módszer következetes alkalmazásával sikerült levélrozsára fogékony keresztezési partnerek utódai között számos rezisztens vonalat elkülöníteni.

IRODALOM

- HALLORAN, G. M.—BOYDELL, C. W. (1967): Wheat chromosomes with genes for Vernalisation Responses. *Ca. J. Genet. Cytol.* **9**, 632—639.
- LAW, C. N.—JOHNSON, R. (1967): A genetic study of leaf rust resistance in wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* **9**, 805—822.
- LELLEY, J.—RAJHÁTHY, T. (1955): A búza. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- LELLEY, J. (1957): Neue Rostinfizierungsmethode im Dienste der Pathologischen Rostinfizierung. *Der Züchter* **27**, 81—85.
- LELLEY, J. (1967): Háromszakaszos szelekció levélrozsda-rezisztens búzanövények felismerésére. *Növénytermelés.* **16**, 7ä—84.
- LELLEY, J. (1967): Háromszakaszos szelekció levélrozsda rezisztens búzanövények felismerésére. *Növénytermelés.* **16**, 79—84.
- LUKJANENKO, P. P. (1966): Povüsenie urazsajnosti psenici. *Vseszojuzna Akad. sz/h Nauk im V. J. Lenina, Moszkva.*
- MORRIS, R. (1959): Location of Genes for Wheat Characters by chromosomes. *Wheat Newsletter*, 2—16.
- MORRISON, J. W. (1960): The Monosomic analysis of growth habit in Winter Wheat. *Zeitschrift für Vererbungslehre* **91**, 141—151.
- SCHMALZ, H. (1965): Genetik und Züchtung. *Biologische Rundschau* **3**, 26—46.