

A FATTYASODÁS ÖRÖKLŐDÉSÉNEK VIZSGÁLATA A KUKORICÁN*

DANIEL LAJOS

a biológiai tudományok kandidátusa

MTA Genetikai Intézete, Budapest

Bevezetés

Angol elnevezése — sucker — szívó, élősd — különösen kihangsúlyozza, hogy a kukorica főhajtásán a talajszint közelében levő náduszekből fejlődő hajtásokat, a fattyakat, régen károsnak tartották. A harmincas évek elején több kísérletben a fattyazás károsnak vagy feleslegesnek bizonyult és Sprague monográfiájában ezt is csak a csemegekukoricánál említik (SMITH, 1955).

Magyarországon KEMENESY (KEMPTNER, 1925) már a húszas évek elején végez hároméves fattyazási kísérletet. A fattyazás a sok oldalhajtást hozó fajták szemtermését 8,9—18,5%-kal csökkentette, viszont a két lófogú fajta egyikénél 2,1% emelkedés és a másiknál 4,8% csökkenés mutatkozott. Következtetéseiben engedve a hagyománynak csak a jól fattyasodó fajtáknál javasolja a fattyazás elhagyását, majd folytatja „Ezzel ellentétben a nem fattyas tengeriféleségek, mint általában a lófogúak (talán a Gyérey-féle kivételével) fattyazandók, mert az a kevés fattyúhajtás, amely előfordul, nemcsak hogy csövet nem hoz, hanem még az anyacső rovására is fejlődik.” A fattyazás szükségessége annyira beidegződött, hogy GONDA 1956-ban is határozottan leszögezi: „Ha a kukorica elérte az 50—60 cm-es magasságot és oldalhajtásai mutatkoznak, fattyazni kell.”

A fattyúhajtások önálló gyökérrendszert fejlesztenek, viszont edénynyaláb rendszerük összeköttetésben marad a főhajtás edénynyalábjaival és ezeken át képesek asszimilátumokat szállítani a főszárba, illetve a főszárból elszívni. Tág térközzel (7×7 láb; kb. $4,55 \text{ m}^2$ tenyésztület) vetett Nebraska dent kukoricánál a kezeletlen ellenőrzőhöz viszonyítva nemcsak a fattyazás volt káros, hanem a takarással vagy a levelek eltávolításával élősködésre kényszerített fattyak az össz növény- és cső súly mellett a főszár és a rajta fejlődő csövek súlyát is csökkentették. Ezzel szemben ha a fattyúhajtásokról bibehányás idején a csőkezdeményeket távolították el, a fattyakból a főszárba áramló asszimilátumok hatására a főszár súlya 20%-os, a rajta fejlődött csövek súlya pedig 22%-os gyarapodást mutatott. (ROSENQUIST, 1941; I. táblázat.)

* Előadás a „Heterózis a növényvilágban” c. konferencián, 1966. március 8.

I. táblázat

Fattyúhajtás kezelések hatása a kukorica szem- és kóró hozamára;
1931–1933 évek átlagai (Rosenquist, 1941)

Tanulmányozott jelleg	Kontroll (fattyazás nélkül)	Fattyú hajtások			
		letakarva zsák- vászonnal	eltávolítva fiatal állapotban	levéltele- nítve	csővei levéve bibehányás idején
Növények átlagos száma	—*	107	99	33	37
Egész növény					
Összes súly, %	100	48	45	49	87
Kóró súly, %	100	80	36	48	106
Cső súly, %	100	33	57	51	72
Fő szár					
Összes súly, %	100	66	89	82	120
Kóró súly, %	100	70	87	84	117
Cső súly, %	100	59	90	80	122
Fattyak					
Összes súly, %	100	21	0	15	52
Kóró súly, %	100	40	0	22	101
Cső súly, %	100	1	0	2	0
Csővek száma a főszáron, %	100	86	88	85	114
Csővek száma a fattyakon, %	100	2	0	5	0

* Közvetlen összehasonlítás; 10–20 növénnel több, mint a kezelt növények száma

Irodalmi áttekintés

TAVČAR (1940) a fattyasodás öröklődésmenetével kapcsolatban mind-össze Emerson és East 1913-ban megjelent dolgozatára hivatkozik. Kereszteték az általában csak egy szárat fejlesztő Missouri dent fajtát jól fattyasodó pattogatnivaló kukoricákkal. Az F_1 köztes, az F_2 variációs szélessége valamivel meghaladja a szülőknél talált szélső értéket, az F_3 populációk közül pedig csak kevés múlja fölül a jól fattyasodó szülő átlagát és csak kevés az egyszárú. Továbbá megemlíti, hogy JONES, SINGLETON és CURTIS pozitív korrelációt talált a termés hozam és a fattyasodás között, saját kísérleteiben pedig a jól fattyasodó egyedeken általában hosszabbak a csuhalevéllemezek. MOȘNEAGA, VELICAN és PRIADCENCU (1957) szerint fajtahibridekben az F_1 , ha a szülők között nagy az eltérés, a nagyobbik szülő értékéhez áll közelebb, ha ellenben a két szülőfajta között az eltérés nem nagy, felülmúlja mind a kettőt.

DANIEL és VÁRÓCZY (1959) tíz csemegekukorica diallél keresztezésében (átlagos fattyasodás 3,03 db egyedenként) megbízható általános és nem megbízható speciális kombinálódóképességet állapított meg. Az általános kombinálódóképesség fattyasodásra megbízható korrelációt mutatott az 5%-os szinten a csuhalevéllemez szélesség/hosszúság index ($r = -0,695$) és a 10%-os szinten a csuhalevéllemez hosszúság ($r = +0,565$) általános kombinálódóképességével. Kedvezőtlen viszonyok mellett, 18 csemegekukorica vonal diallél keresztezésében (növényenként átlag 1,5 fattyúhajtás) DANIEL (1965a)

megbízható általános és speciális kombinálódóképességet talált. Az általános kombinálódóképesség fattyasodásra megbízható korrelációban volt a növény-magasság, levéllemez szélesség és hosszúság, valamint a cső szélesség megfelelő adataival.

Anyag és módszer

Kísérleti anyagunkat két diallél keresztezés képezte. Az egyik diallél öt vonalat a lehetséges összes F_1 , F_2 , B_1 ($F_1 \times P_1$) és B_2 ($F_1 \times P_2$) nemzedékeivel ölelte fel. Egy termőhelyen, két évben volt összehasonlító kísérletben (II. táblázat) és szemsorszámra, valamint szalagosodásra már feldolgoztuk (DANIEL, 1963, 1964). Kiegészítésül hozzáfűzzük, hogy az össz egyedszám megoszlása a két kísérleti év között hozzávetőlegesen 2 : 1.

A második diallél 11 vonalat, reciprokok nélkül az F_1 és az F_2 nemzedékeket, összesen 121 kombinációt (IV. táblázat) tartalmazott. P_1 a korai C13 USA csemegekukorica vonal (DANIEL, 1965a). P_2 (előző kísérletben P_{40}) egy szalagosodott csővű pattogatni való, P_3 és P_4 (az előző kísérletben szintén P_4) két sima szemű négyszemsorú (DANIEL, 1965b) vonal. P_5 az apró csővű Néger Bábó, P_6 egy korai simaszemű, P_7 a régi Eszterházi fajtaból, P_8 (az előző kísérletben P_{18}) és P_9 egy késői érésű DeKalb hibridből, P_{10} a Hickory King és P_{11} a Leaming fajtaból minimum 10 nemzedéken át végzett öntermékenyítéssel előállított vonal. Az összehasonlító kísérletet 1965-ben végeztük el Budapesten, négy sorozatos véletlen elrendezésű blokkal, egy soros, 12 fészkes parcellákkal, fészkenként egy növényvel.

Feldolgoztuk mind a két diallét — az elsőt 1958-ra és 1959-re külön —, JINKS (1956) és HAYMAN (1958) módszerével. Feltételeztük, hogy $B_1 + B_2 = 2F_2$ (az eltérés a két évben ellentétes és középértéke az átlag 1%-a).

Kiszámítottuk az egyes szülők sorainak (1×1 , 1×2 , ..., $1 \times n$) varianciáit (V_r), valamint a szülők és az r sor [$(1 \times 1) - (1 \times 1)$; $(1 \times 2) - (2 \times 2)$; ..., $(1 \times n) - (n \times n)$] kovarianciáit (W_r). Mind a kettő értéke csökken a rekurrens szülő domináns génjei számának emelkedésével és teljes dominancia esetén az összes lokuszra domináns egyed sorában $(1 \times 1) = (1 \times 2) = \dots = (1 \times n)$; $V_r = W_r = 0$. Ha nincsenek zavaró hatások, a derékszögű koordinátarendszerben ($V_r = X$, $W_r = Y$), az összes V_r , W_r pontokat összekötő regressziós egyenes tg alfája egy (45° -os szög) és a W_r tengelyt szuperdominancia esetén a mínusz, teljes dominancia esetén az origóban, részleges dominancia esetén pedig a plusz szektorban metszi; ha csak additív hatások vannak, az összes pontok a $W_r = 1/2V_P$, $V_r = 1/4V_P$ pontban tömörülnek. A W_r , V_r pontok soha nem helyezkednek el a $W_r^2 = V_P V_r$ parabolán kívül; ha valamelyik szülő az összes domináns, illetve recesszív géneket tartalmazza, a megfelelő pont a parabola és a regressziós egyenes alsó, illetve felső metszéspontjában helyezkedik el, máskülönben a domináns és a recesszív gének aránya szerint a regressziós egyenes mentén foglalnak helyet.

Elkészítettünk JINKS és HAYMAN (1953) szerint (W_r , V_r) és JOHNSON és AKSEL (1959) alapján standardizált $yr - (W_r + V_r)$ grafikonokat (1., 2., 3. ábra). Megállapítottuk a szülők varianciáját ($VoLo$; V_P), a nem rekurrens szülő és a rekurrens szülő sorában levő utódnemzedékük átlagos kovarianciáját ($WoLo1$, $WoLo2$, illetve $WoLoB$), az egyes szülők sorai varianciájának átlagát ($VIL1$, $VIL2$, illetve $VIL1B$), a sorok átlagainak varianciáját ($VoL1$, $VoL2$, illetve $VoLB$), az $L1$ (P és F_1) és az $L2$ (P és F_2), illetve az $L1$ és az LB (P és $1/2[B_1 + B_2]$) diallél sorai átlagainak kovarianciáját ($WoL12$, illetve $WoL1B$) valamint az összehasonlító kísérletek alapján a szülők (E_0), az F_1 (E_1), az F_2 (E_2) és $1/2(B_1 + B_2)$ (E_B) hibavarianciáját. Ennek megfelelően a négy nemzedéket felölelő 5×5 diallélnél összesen 18, míg a három nemzedéket felölelő 11×11 diallélnél 12 egyenletet kaptunk.

HAYMAN (1958) 1. táblázata alapján felállítottuk a legkisebb négyzetes eltérések módszerével $D[\Sigma d_i^2(1 - w^2)]$, $F[2\Sigma d_i h_i w_i(1 - w^2)]$, $H_1[\Sigma h_i(1 - w^2)]$, $H_2[\Sigma h_i^2(1 - w^2)^2]$, E_0 , E_1 , E_2 és E_B egyenletét. ($w_i = u_i - v_i$; u_i az i lokuszra pozitív, v_i az i lokuszra negatív szülők gyakorisága. Ha $u_i = v_i$, a génmegoszlás egyenletes, $w_i = 0$, D az additív, H_1 és H_2 pedig a dominancia varianciának felel meg, ellenben ha $H_1 > H_2$, $u \neq v$, $w \neq 0$, és D , valamint H_1 értékei alacsonyabbak az additív, illetve a dominancia varianciáinál.)

Behelyettesítéssel kiküszöböltük a csak kevés alapegyenletben előforduló E_1 , E_2 és E_B hibavarianciákat a számításokkal járó munka csökkentése érdekében; D , F , H_1 , H_2 és E_0 , valamint szórásaik megállapítását pedig MATHER (1949) mintájára matrix számítással oldottuk meg és a számítások elvégzésénél SCHOLZ (1959) munkájának 1. és 2. fejezetére támaszkodtunk. Továbbá kiszámítottuk az L_0 , $L1$, $L2$ (és LB) átlagai felhasználásával a dominancia hatást (h) és a dominanciát mutató faktorok számát (n):

$$1/2(m_{L1} - m_{L0}) = m_{L1} - m_{L2} = m_{L1} - m_{LB} = m_{L2} - m_{L0} = m_{LB} - m_{L0} = \\ = 1/4h; h = \Sigma h_i(1 - w^2); n = h^2/H_2 = [n^2 h_i^2(1 - w^2)^2] : [n h_i^2(1 - w^2)^2].$$

Az 5×5 -ös diallélt feldolgoztuk a digénes episztázis tesztel is GAMBLE (1962) saját kísérletünkkel azonos nemzedékekkel végzett kísérlete szerint (III. táblázat). A 11×11 diallél csak három nemzedéket tartalmaz, melyek hibavarianciái a Barthlet-próba alapján nem homogének ($\chi^2_{(2)} = 15$; $P < 0,1\%$); megállapítottuk a szülők mellőzésével GRIFFING (1956), method 4, model II szerint az általános és a speciális kombinálódóképességet az F_1 és az F_2 nemzedékre (IV. táblázat).

Eredmények

Kísérleteink első évében, 1958-ban a diallél keresztezés öt szülőjének átlagai 0,31 és 1,54 között voltak 0,74 középértékkel. $L1$, $L2$ és LB középértékei 1,87, 1,51 és 1,50. A W_r , V_r pontok regressziós együtthatói (b ; 0,83,

0,85, 0,75) nem térnek el megbízhatóan egytől, az $y_r - (W_r + V_r)$ pontok korrelációs együtthatói (r ; $-0,99$, $-0,82$, $-0,89$) viszont messzemenően megbízhatók (II. táblázat, 1. ábra).

II. táblázat

Átlagos fattyasodás 5 kukorica vonal diallél keresztezésében
(P = szülők, F_1 = első, F_2 = második, B_1 , B_2 = a két visszakeresztezéses nemzedék);
Martonvásár 1958 és 1959

1958 $\bar{P} = 0,74$ $\bar{F}_1 = 2,43$ $\bar{F}_2 = 1,90$ $\bar{B}_1 = 1,86$ $\bar{B}_2 = 1,91$

	P4	P8	P12	P18	P40	P4	P8	P12	P18	P40
P4	0,66	2,46	2,02	2,12	2,91 F_1	0,66	1,60	1,63	1,75	2,10 B_1
P8	1,84	0,52	2,67	2,44	2,82	1,95	0,52	2,26	2,57	2,57
P12	1,18	2,39	0,68	1,63	2,44	1,18	1,73	0,68	1,07	1,48
P18	1,43	1,93	1,08	0,31	2,81	1,56	1,47	0,59	0,31	1,54
P40	2,68	2,69	1,87	1,88	1,54	2,87	3,08	2,53	2,12	1,54
F_2					B_2					

1959 $\bar{P} = 0,11$ $\bar{F}_1 = 1,24$ $\bar{F}_2 = 0,63$ $\bar{B}_1 = 0,64$ $\bar{B}_2 = 0,71$

	P4	P8	P12	P18	P40	P4	P8	P12	P18	P40
P4	0,04	0,97	0,45	0,81	1,75 F_1	0,04	0,38	0,24	0,39	0,89 B_1
P8	0,36	0,20	1,30	1,23	2,26	0,56	0,20	0,83	1,07	1,08
P12	0,18	0,70	0,00	0,87	1,38	0,38	0,51	0,00	0,21	0,77
P18	0,32	0,67	0,34	0,00	1,34	0,22	0,43	0,07	0,00	0,49
P40	1,04	1,08	0,90	0,67	0,29	1,08	1,58	1,33	0,89	0,29
F_2					B_2					

Genetikai jellemzők:

$$D = +0,193 \pm 0,015$$

$$F = -0,296 \pm 0,023$$

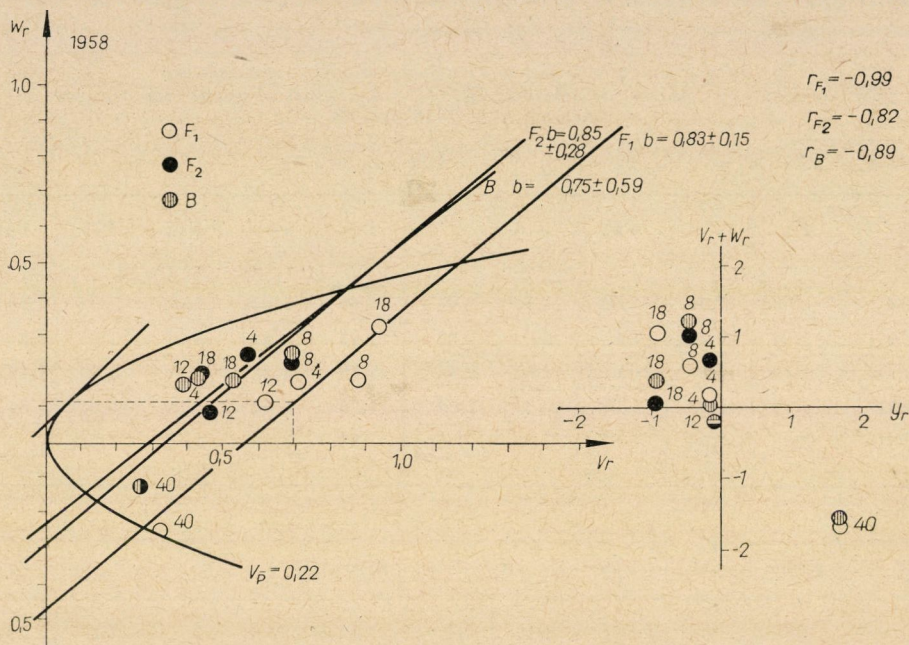
$$H_1 = +2,741 \pm 0,032$$

$$H_2 = +2,897 \pm 0,027$$

$$h = +2,26$$

A dominancia és az additív varianciák aránya 14,24, a dominancia mértéke, $\bar{a} = 3,8[(H_1/D)^{1/2}]$ és a dominanciát mutató lokuszok száma, $n = 1,76(h^2/H_2)$.

A digénes episztázis teszt mind a tíz kombinációra megbízható átlagot, egy kombinációra az 1%-os és hat kombinációra az 5%-os szinten megbízható additív hatást, nyolc kombinációra a 0,1%-os és egyre az 5%-os szinten megbízható dominancia hatást, valamint a 18×40 kombináció kivételével vala-



1. ábra. A fattyasodás öröklődésmenetének vizsgálata 5 kukorica vonal diallél keresztezésében; ($L_1, L_2 L_B$); (W_r, V_r) és standardizált $y_r = (W_r + V_r)$ grafikon, 1958

mennyinél megbízható kölcsönhatásokat, illetve kölcsönhatást tár fel. Az abszolút értékek alapján összehasonlítva a dominancia hatások átlagának az additív hatások átlaga durván egyharmada; a dominancia $\times$ dominancia kölcsönhatásoknak pedig az additív $\times$ additív kölcsönhatások a fele és az additív $\times$ dominancia kölcsönhatások mindössze negyede (III. táblázat).

A következő évben két szülő nem fattyasodott, a legnagyobb átlag az előző évi 1,54 helyett mindössze 0,29 és az öt szülő középértéke 0,11. L_1, L_2 és L_B középértékei 0,86, 0,45 és 0,52. A W_r, V_r pontok regressziós együtthatói ($-0,26, 0,41, 0,47$) zéróhoz állnak közel; az $y_r = (W_r + V_r)$ pontok korrelációs együtthatói ($+0,72, -0,66, -0,57$) ellentétes előjelűek, ellenben ha a P_8 szülőt kihagyjuk, megváltozik a négy vonal dialléljében az L_1 korrelációs együtthatójának az előjele is, $r = -0,45$ (II. táblázat, 2. ábra).

Genetikai jellemzők:

$$D = -0,035 \pm 0,007$$

$$F = -0,298 \pm 0,011$$

$$H_1 = +1,372 \pm 0,015$$

$$H_2 = +1,377 \pm 0,012$$

$$h = +1,50$$

Az additív variancia mínusz előjelű és várható értéke zéró, a dominancia mértéke ennek következményeképpen végtelen, a dominanciát mutató lokuszok száma pedig 1,64.

A digénes episztázis teszt mindössze két kombinációban mutat megbízható átlagot és háromban megbízható additív hatást. Ezzel szemben a dominancia hatás csak egy kombinációban nem megbízható és átlaga az additív hatások abszolút értékei átlagának majdnem négyszerese. Megbízható kölcsönhatás, illetve kölcsönhatások hét kombinációban mutatkoznak és átlagos abszolút értékük sorrendje: dominancia $\times$ dominancia, additív $\times$ additív, dominancia $\times$ additív (III. táblázat).

III. táblázat

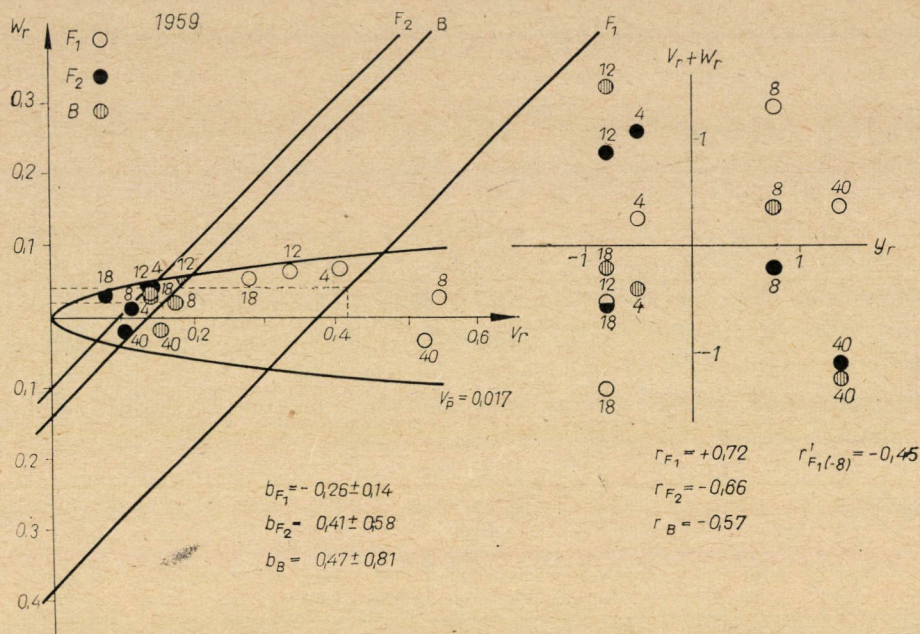
A fattyasodás öröklődésmenetének vizsgálata 5 kukorica vonal diallél keresztezésében a digénes episztázis próbával

(m = átlag; a = additív, d = dominancia, aa = additív $\times$ additív, ad = additív $\times$ dominancia, dd = dominancia $\times$ dominancia génhatás)

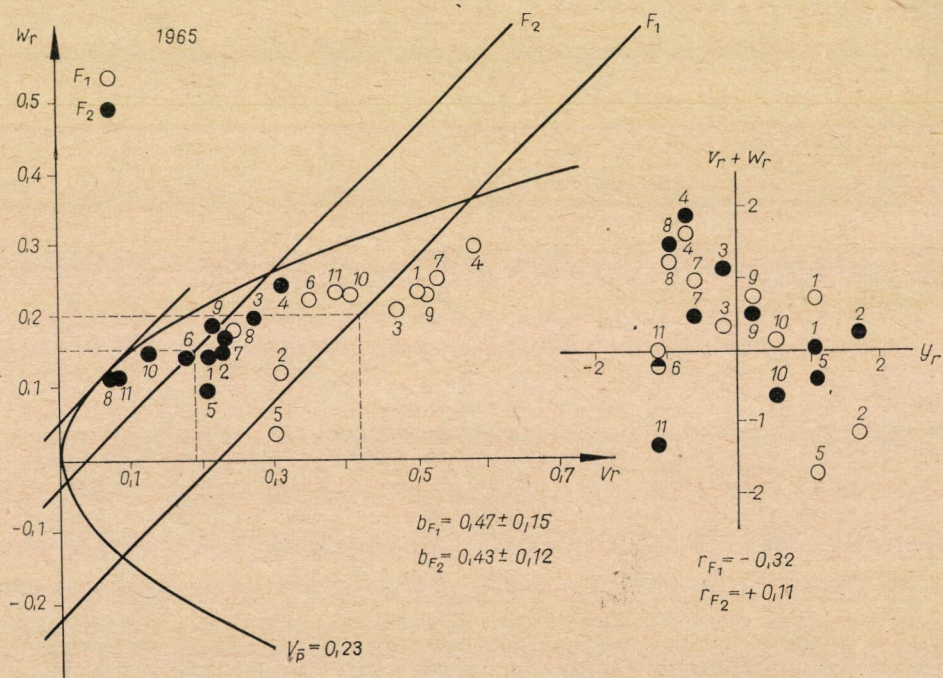
Kombinációk	m	a	d	aa	ad	dd
1958						
4 $\times$ 8	+1,84**	-0,35	+1,61***	-0,26	-0,42*	-0,74
4 $\times$ 12	+1,18*	+0,45*	+2,25***	+0,90**	+0,46*	-1,14*
4 $\times$ 18	+1,43*	+0,19	+2,53***	+0,90**	+0,02	-2,31***
4 $\times$ 40	+2,68*	-0,77**	+1,03**	-0,78*	-0,33*	-1,14*
8 $\times$ 12	+2,39**	+0,53*	+0,49*	-1,58***	+0,61**	+0,14
8 $\times$ 18	+1,93*	+1,10*	+2,38***	+0,36	+1,00**	-2,73
8 $\times$ 40	+2,69**	-0,51	+2,33***	+0,54	+0,00	-4,14***
12 $\times$ 18	+1,08*	+0,48*	+0,13	-1,00***	+0,30*	+1,93***
12 $\times$ 40	+1,87*	-1,05*	+1,87***	+0,54	-0,62*	-1,46**
18 $\times$ 40	+1,88*	-0,58*	+1,68***	-0,20	+0,03	+0,35
1959						
4 $\times$ 8	+0,36	-0,18	+1,29***	+0,44	-0,10	-0,14
4 $\times$ 12	+0,18	-0,14	+0,95***	+0,52*	-0,16	-0,82*
4 $\times$ 18	+0,32	+0,17	+0,73*	-0,06	+0,15	+0,50
4 $\times$ 40	+1,04	-0,19	+1,36*	-0,22**	-0,06	+0,11
8 $\times$ 12	+0,70*	+0,32	+1,08**	-0,12***	+0,22	+0,24
8 $\times$ 18	+0,67	+0,64*	+1,45**	+0,32***	+0,54*	-0,66
8 $\times$ 40	+1,08*	-0,50	+2,01***	+1,00*	-0,45	-1,31
12 $\times$ 18	+0,34	+0,14*	+0,07	-0,80***	+0,14*	+1,98***
12 $\times$ 40	+0,90	-0,56*	+1,83**	+0,60	-0,41	-1,75*
18 $\times$ 40	+0,67	-0,40	+1,27*	+0,08	-0,25	+0,13

*, **, *** az eltérés zérótól megbízható az 5, 1, illetve 0,1%-os valószínűségi szinten

Nagy diallélünk 11 szülővonala átlagai 0,05 és 1,41 között ingadoztak 0,58 középértékkel. L1 és L2 középértékei 1,44 és 0,88, a regressziós együtt-



2. ábra. A fáttyasodás öröklődésmenetének vizsgálata 5 kukorica vonal diallél keresztezésében; (L_1, L_2, L_B), (W_r, V_r) és standardizált $y_r - (W_r + V_r)$ grafikon, 1959



3. ábra. A fáttyasodás öröklődésmenetének vizsgálata 11 kukorica vonal diallél keresztezésében; (L_1, L_2), (W_r, V_r) és standardizált $y_r - (W_r + V_r)$ grafikon, 1965

hatók pedig 0,47 és 0,43 értékkel megbízhatóan kisebbek egyénél. Az $y_r - (W_r + V_r)$ pontok korrelációs együtthatói nem megbízhatóak (IV. táblázat, 3. ábra).

IV. táblázat

Átlagos fattyasodás 11 kukorica vonal diallél keresztezésében
(P = szülők, F_1 = első, F_2 = második nemzedék); Budapest 1965

1965 $\bar{P} = 0,58$ $\bar{F}_1 = 1,52$ $\bar{F}_2 = 0,91$

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11
P1	1,09	2,76	2,37	1,84	2,65	0,97	1,42	0,90	2,15	2,21	1,02 F_1
P2	1,55	1,41	2,39	2,19	2,71	1,48	1,39	1,33	2,46	2,04	1,57
P3	1,73	1,47	0,50	2,16	2,48	0,94	1,44	1,19	1,97	1,01	1,30
P4	1,21	1,69	1,03	0,23	2,67	1,00	0,84	0,65	1,65	1,58	0,84
P5	1,94	2,10	2,16	1,69	1,11	1,98	2,77	1,76	2,85	2,38	1,79
P6	0,74	0,54	0,78	0,34	1,40	0,04	0,21	0,38	1,03	0,48	0,21
P7	0,70	0,90	0,87	0,38	1,82	0,04	0,30	0,96	1,50	0,96	0,39
P8	0,81	0,88	0,58	0,36	0,86	0,07	0,44	0,12	0,52	1,24	0,40
P9	1,51	1,72	1,36	0,94	1,54	0,40	0,89	0,44	0,68	1,80	1,77
P10	0,93	1,09	1,01	0,50	1,47	0,38	0,59	0,46	0,88	0,82	0,84
P11	0,61	0,80	0,64	0,23	0,89	0,05	0,25	0,44	0,63	0,33	0,05

F_2

Szórásnégyzet elemzés

Megnevezés	Összes		P		F_1		F_2	
	N	S	N	S	N	S	N	S
Sorozatok	3	4,265***	3	0,078	3	2,467***	3	2,138***
Kombinációk	123	2,070***	10	0,914***	54	2,237***	57	1,190***
Maradék	369	0,144	30	0,162	162	0,184	171	0,101

Általános (G_{ca}) és speciális (S_{ca}) kombinálódóképesség
(Griffing, 1956, „method 4, model II” alapján)

F_1				F_2			
S_G	26,503***	G_{ca}	2,535	S_G	14,722***	G_{ca}	1,446
S_S	3,685***	S_{ca}	3,639	S_S	1,703***	S_{ca}	1,678

*** megbízható a 0,1 százalékos valószínűségi szinten

Genetikai jellemzők:

$$D = +0,214 \pm 0,006$$

$$F = -0,460 \pm 0,022$$

$$H_1 = +1,151 \pm 0,032$$

$$H_2 = +0,885 \pm 0,028$$

$$h = +1,72$$

A dominancia mértéke, $\bar{a} = 1,83$, és a dominanciát mutató lokuszok száma, $n = 3,34$.

Mind az általános, mind a speciális kombinálódóképesség varianciái megbízhatóak a 0,1%-os valószínűségi szinten. Az additív hatások által meghatározott általános kombinálódóképességek varianciája kisebb a főképpen dominancia hatások által meghatározott speciális kombinálódóképesség varianciájánál és az F_1 diallél értékei ($G_{ca} = 2,54$; $S_{ca} = 3,64$) nagyobbak az F_2 megfelelő értékeinél ($G_{ca} = 1,45$; $S_{ca} = 1,68$). Az általános kombinálódóképesség a két diallélben legnagyobb a P5 (0,98, illetve 0,75) és a P2 (0,57 és 0,40) vonalaknál, P1, P9, P3, P4 (+0,02, illetve -0,08), P10 és P7 sorrendben 0,34, illetve 0,29 értékről -0,37, illetve -0,24 értékre csökken, majd P11 (-0,57; -0,47), P8 (-0,65; -0,42) és P6 (-0,73; -0,48) vonalakkal eléri a minimumot. Az egyes vonalak általános kombinálódóképessége az F_1 és az F_2 diallélben nagyon szoros korrelációban van, $r = +0,98$ és regressziós együtthatójuk, $b_{F_2-F_1} = +0,73$.

Fejtegetés és következtetések

Kísérleteink három éve közül a fattyasodásnak 1958 kedvezett a legjobban, 1959 nagyon gyenge volt, míg a más termőhelyen végzett 1965-ös kísérletben a fattyasodás szintén gyenge volt, azonban jobb, mint 1959-ben. Három szülő — P40 (1965-ben P2), P4 és P18 (1965-ben P8) — és az F_1 , valamint F_2 nemzedékeik mind a három évben szerepeltek, lehetővé téve a környezet hatás-évek vizsgálatát (V. táblázat). Az év, kombináció, nemzedék és kombináció—nemzedék hatások megbízhatóak a 0,1%-os valószínűségi szinten, az év—nemzedék kölcsönhatás szintén megbízható, azonban csak az 5%-os valószínűségi szinten. Évek szerint abszolút értékben az F_1 és F_2 átlagai között van a legnagyobb eltérés; az eltérés nagyobb a szülők legjobb évi átlagánál. Ellenben ha az egyes nemzedékek szerinti átlagainak variációs együtthatóit vizsgáljuk, egyezően ADAMS és SHANK (1959) szintén kukoricán, azonban más tulajdonságokkal végzett kísérletével, legkisebb a heterozigóta F_1 ($V = 41$) és legnagyobb a homozigóta szülők variációs együtthatója ($V = 72$), az F_2 értéke pedig a két előbbi átlagának felel meg ($V = 57$).

A környezet hatás befolyását a genetikai elemzésre nagyon jól szemlélteti az 1. és 2. ábra yr — ($W_r + V_r$) grafikonja. A tulajdonság megnyilvánulása-

V. táblázat

A környezet hatása (év) három beltenyészett vonal, valamint az F₁ és F₂ nemzedékek fattyasodására

Megnevezés	1958	1959	1965	Összesen
P40 (2)	1,54	0,29	1,41	3,24
P4	0,66	0,04	0,23	0,93
P18 (8)	0,31	0,00	0,12	0,43
P összesen	2,51	0,33	1,76	4,60
F ₁ P40 × P4	2,91	1,75	2,19	6,85
P40 × P18	2,81	1,34	1,33	5,48
P4 × P18	2,12	0,81	0,65	3,58
Összesen	7,84	3,90	4,17	15,91
F ₂ P40 × P4	2,68	1,04	1,69	5,41
P40 × P18	1,88	0,67	0,88	3,43
P4 × P18	1,43	0,32	0,36	2,11
Összesen	5,99	2,03	2,93	10,95
Évek összesen	16,34	6,26	8,86	31,46

Szórásnégyzet elemzés

Megnevezés	Szabadságfok	Szórásnégyzet
Év (É)	2	3,0429***
Kombináció (K)	8	1,5347***
Nemzedék (N)	2	3,5712 ⁰⁰⁰
K—N	6	0,8558 ⁰⁰⁰
Év—Kombináció	16	0,0962
É—N	4	0,2086 ⁰
É—K—N	12	0,0588

***, megbízható a 0,1%-os valószínűségi szinten, hibavariancia az É—K kölcsönhatás
^{000,0} megbízható a 0,1, illetve 5%-os valószínűségi szinten, hibavariancia az É—K—N kölcsönhatás

nak kedvező esztendőben — 1958 — az origó közelében elhelyezkedő P12 pontjain kívül a második és a negyedik negyedben (P40) találjuk a pontokat, a jó fattyasodás irányában pedig határozott dominancia mutatkozik. Kedvezőtlen esztendőben — 1959 — szülők sorrendje megváltozik, a pontok meglehetősen szabálytalanul helyezkednek el a különböző negyedekben és a korrelációs együttthatók előjele sem egységes.

A Jinks és Hayman szerinti elemzés feltételezéseit — diploid hasadás; a reciprokok nem térnek el egymástól; a nem allél gének függetlenül hatnak; nincsenek többszörös allélek (homozigóta szülők); a szülők génmegoszlása egymástól független — a kísérleti anyag nem elégíti ki teljes mértékben és az ábrák közül egyedül az 1958-as diallél nyújt elfogadható képet. Ennek alapján határozott szuperdominancia áll fenn; az L1 szerint a jól fattyasodó

P40 a kis diallél összes domináns génjeit tartalmazza, P4, P8 és P12 szülőkből nagyjából ugyanannyi a domináns, mint recesszív gén, P18 tartalmazza pedig a legtöbb, de nem az összes recesszív gént. A kevésbé érzékeny L2 és LB csak a P40 szülőt különíti el határozottan, azonban P40 mellett P12 standardizált ($W_r + V_r$) értéke szintén negatív, amíg a többi pozitív.

Az 1965-ös és 1959-es adatok alapján készített ábrákon (2. és 3. ábra) már a regressziós egyenesek koefficiensei is határozottan mutatják, hogy a $W_r - V_r$ értékek nem állandóak ($b \neq 1$).

Továbbá a szülők átlagai a kis diallélben nem térnek el megbízhatóan egymástól (1959-ben $E_0 = +0,0362 \pm 0,0016$), a nagy diallélben pedig a 11 szülő közül a hat legalacsonyabb átlagai között szintén nincs megbízható különbség. A számszerű értékelés ennek ellenére meglehetősen jó képet nyújt. A kis diallélben a génmegoszlás egyenletes, határozott szuperdominancia van és a dominanciát mutató lokuszok száma hozzávetőlegesen kettő (1,76, illetve 1,64). Lényeges eltérés a két év között az additív genetikai varianciában észlelhető, mely a kedvező 1958-as évi adatok alapján becsülve kicsi, de megbízható, míg az 1959-es gyenge év adatai alapján zéró (negatív előjelű).

A digénes episztázis teszt (III. táblázat) mind a két évben több megbízható, nem alléles kölcsönhatást tárt fel, azonban ezek, az 1. ábra alapján elbírálva, csak kisebb zavart okoznak. Dominancia hatásokban a két év adatai között nincsen lényeges eltérés, mindössze átlaguk a gyenge évben valamivel kisebb és ennek megfelelően H_1 , H_2 , valamint h értékei 1958-ban nagyobbak, mint 1959-ben. Arányuk viszont alig változott. Nagy eltérés az átlagokban (F_2) és az additív hatásokban van; ezek harmadára, illetve felére csökkentek a kedvezőtlen esztendőben és csak két, illetve három kombinációnál megbízhatók a kedvező év 10, illetve 7 kombinációjával szemben.

Érdekes a megbízható dominancia hatást egyedül nem mutató $P12 \times P18$ kombinációt figyelemmel kísérni. A szám szerinti értékektől eltekintve, egyedüli eltérés a két év között az átlagban mutatkozik, mely a kedvező évben megbízható, a kedvezőtlenben viszont nem, a többi hatás előjelre és a megbízhatóság mértékére teljesen egyezik.

Nagy diallélünkben az átlagok szintén meglehetősen alacsonyak, nagy részük egyenértékűnek tekintendő (az 5%-os valószínűségi szinten legkisebb megbízható eltérés a szülőknél 0,57, az első nemzedéknél 0,61 és a második nemzedéknél 0,45) és a grafikus értékelés mindössze annyit sejtet, hogy a P5 szülő több domináns lokuszt tartalmaz, mint az előző diallél legtöbb domináns lokuszt felmutató P40 — itt P2 — szülője. A számszerű értékelés az előbbi diallélhez hasonlóan szuperdominanciát mutat, a génmegoszlás azonban egyenlőtlen és a dominanciát mutató lokuszok száma hozzávetőlegesen 3; becserkéje 3,34, ami az előző diallél megfelelő értékének kétszerese. Ez indokolt; plusz irányban a P5 kombinációi és mínusz irányban a P6 kombinációinak átlaga túlszárnyalja a kis diallél P40 (itt P2), illetve P18 (itt P8) átlagait.

Az általános kombinálódóképesség variáciáját felülmúló speciális kombinálódóképesség variáciája és az F_1 -hez viszonyítva az F_2 -ben a speciális kombinálódóképesség variáciájának nagyobb arányú csökkenése szintén a dominancia hatásokat hangsúlyozzák ki. Az F_1 és F_2 diallélben az egyes vonalak általános kombinálódóképességének szoros korrelációja ($r = +0,98$) az adatok helyességét és a 0,73 értékű regressziós együttható a nem additív hatások fontosságát támasztják alá.

Összegezve kísérleteink eredményeit megállapítható, hogy a fattyasodás öröklődésénél döntő szerepet a dominancia hatások játszanak, a környezeti hatások azonban nagymértékben zavarják a biometria értékelést. Határozott szuperdominancia van, a dominancia pozitív irányú és a dominanciát mutató lokuszok száma aránylag kicsi. Az additív hatások meglehetősen kicsik és az additív variancia a leggyengébb kísérleti évre negatív előjelű, míg a két másikban megbízható.

Szerző hálásan köszöni Györfly Barnának a kézirat átnézését, valamint Csonka Györgynek és Sánta Tamásnének a kísérletekkel kapcsolatban nyújtott segítségét és az ábrák elkészítését.

Összefoglalás

Két évben 5 vonal (P , F_1 , F_2 , B_1 , B_2) és egy évben 11 vonal (P , F_1 , F_2) diallél keresztezésében tanulmányoztuk a kukorica fattyasodásának öröklődését.

A tulajdonság megnyilvánulásában a genotípus és a környezet egyaránt fontos szerepet játszik; az évek közötti eltérés és az év—nemzedék kölcsönhatás megbízható. Jinks és Hayman szerinti grafikus elemzés csak a fattyasodásra kedvező évben nyújtott kielégítő képet, a hibavariációkat is figyelembe vevő számszerű elemzés viszont mind a két diallélnél meglehetősen egyértelmű. Határozott szuperdominancia mutatkozik, a domináns lokuszok száma a kis diallélben 2 (1,76, illetve 1,64), a nagy diallélben pedig 3–4 (3,34). A domináns és recesszív lokuszok megoszlása a kis diallél 5 szülővonalában szabályos, a nagy diallél 11 szülővonalában viszont túlsúlyban vannak a recesszív lokuszok. Az additív variáciát kísérleteink leggyengébb évében elfedi a hibavariancia és értéke mínusz előjelű, a többi évben is aránylag kicsi, de pozitív előjelű és megbízható.

Kísérletünkben feltártunk a digénes episztázis teszttel a nagy dominancia hatás mellett episztázisos hatásokat is; itt a kedvező és kedvezőtlen év adatai az átlagok és additív hatások megbízhatóságában mutatnak lényeges eltérést.

A nagy diallélben az F_1 és F_2 alapján megállapított kombinálódóképesség nagyon szoros korrelációban van egymással, $r = +0,98$ és regressziós együtthatójuk, $b_{F_2-F_1} = 0,73$. A speciális kombinálódóképesség variáciája

mind a két nemzedékben nagyobb az általános kombinálódóképesség varianciájánál utalva a dominancia hatások fontos szerepére a fattyasodás öröklődésében.

IRODALOM

- ADAMS, M. W. and SHANK, D. B. (1959): The relationship of heterozygosity to homeostasis in maize hybrids. *Genetics* **44**, 777—786.
- DANIEL, L. (1963): Analysis of inheritance of the number of kernel rows in maize. *Der Züchter* **33**, 290—301.
- DANIEL, L. (1964): Studies on the inheritance of a type of fasciation in maize (*Zea mays* L.) ears. *Acta Biol. Hung.* **15**, 45—57.
- DANIEL, L. (1965a): A study of general and specific combining ability in the diallel crosses of 18 sweet corn varieties (*Zea mays* L. convar. *saccharata* Körn.). *Acta Agr. Hung.* **14**, 1—14.
- DANIEL, L. (1965b): The inheritance of some quantitative characters in the cross of two four-rowed lines of corn (*Zea mays* L.). *Acta Biol. Hung.* **16**, 175—183.
- DANIEL, L. und VÁRÓCZY, E. (1959): Untersuchungen über die Kombinationseignung von Zuckermais bei dialleler Kreuzung. *Z. Pflanzzüchtung* **42**, 223—241.
- GAMBLE, E. E. (1962): Gene effects in corn (*Zea mays* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Canad. J. Plant. Sci.* **42**, 339—348.
- GONDA, B.: (1956): A kukorica termesztése. In: Berzsenyi-Janossits, L., Gonda, B., Nádudvardi, S. és Virágh, I.: A kukorica termesztése. 121—239. Budapest, Mezőgazdasági Kiadó.
- GRIFFING, B. (1956): Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.* **9**, 463—493.
- HAYMAN, B. I. (1958): The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics* **43**, 63—85.
- JINKS, J. L. (1956): The F_2 and back-cross generations from a set of diallel crosses. *Heredity* **10**, 1—30.
- JINKS, J. L. and HAYMAN, B. I. (1953): The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics News Letter* **27**, 48—54. (Jinks, 1956. alapján idézve).
- JOHNSON, L. P. V. and AKSEL, R. (1959): Inheritance of yielding capacity in a fifteen-parent diallel cross of barley. *Can. J. Genet. Cytol.* **1**, 208—265.
- KEMPTNER, E. (1925): Fattyazzuk-e a tengerit? *Köztelek* **35**, 1513.
- MATHER, K. (1959): Biometrical genetics. London Menthuen and Co.
- MOȘNEAGA, V., VELICAN, V. și PRIADENCU, AL. (1957): Ameliorarea porumbului., In: Săvulescu, T.: Porumbul. *Studiu monografic*. 216—315. București, Editura Acad. Rep. Pop. Romîne.
- ROSENQUIST, C. E. (1941): The effect of tillers in corn upon the development of the main stalk. *J. Amer. Soc. Agron.* **33**, 915—917.
- SCHÖLZ, H. (1959): Praktische Lösung von Aufgaben der Matrizenrechnung. In: Adam, A., Ferschl, F., Klamecker, A., et al.: Anwendung der Matrizenrechnung auf wirtschaftliche und statistische Probleme. 235—262. Würzburg, Physica-Verlag.
- SMITH, G. M. (1955): Sweet corn. In: Sprague, G. F.: Corn and corn improvement, 441—463. New York, Academic Press.
- TAVČAR, A. und LIEBER, R. (1940): Mais. In: Roemer, Th. und Rudolf, W.: Handb. der Pflanzenzüchtung. Bd. *II*, 75—129. Berlin, Parey.