

KATARZYNA NIEMIROWICZ-SZCZYTT

OSIĄGNIĘCIA W ZAKRESIE KRZYŻOWANIA RODZAJÓW *FRAGARIA—POTENTILLA (L.)*

Próby krzyżowania rodzajów biorą swój początek z zainteresowania systematyków pokrewieństwem obu rodzajów jak również ich związków z później wydzielonymi rodzajami *Comarum* i *Duchesnea*. Następnie pojawiają się aspekty praktyczne, gdy okazuje się, że można otrzymać mieszańce międzyrodzajowe, polihaploidy i inne poliploidy. Istnieje więc, pożądane w hodowli, interesujące źródło zmienności genetycznej.

Cechy charakterystyczne rodzajów

Oba wymienione w tytule rodzaje należą do rodziny *Rosaceae*, której gatunki rozpowszechnione są w państwie holarktycznym. Gatunki *Potentilla* znajdują się już w obszarze arktyczno-subarktycznym.

Rodzaj *Fragaria* zawiera gatunki zielne, trwałe, rozmnażające się przez nasiona lub wegetatywnie (rostowo) przez rozłogi (wąsy, wici). Kwiaty (o wzorze K_{5+5}, C_5, A_n, G_n) są białe lub kremowo-żółte (np. *Fragaria viridis* (Duch.) *F. moschata* (Duch.)). Dla wszystkich gatunków diploidalnych charakterystyczne są kwiaty obupłciowe (♂), dla gatunków o wyższej ploidalności rozdzielnopłciowe i obupłciowe (trimonoecious $\text{♂}, \text{♀}, \text{♂}$). Liście są trójlistkowe. Owoce typu niełupki (orzyszka) połączone są zmięśniałym dnem kwiatowym w owoc zbiorowy.

Na terenie Polski w stanie dzikim występuje *F. vesca* (L.) $2n=2x=14$ — poziomka pospolita, *F. viridis* (Duch.) = *F. collina* (Ehrh.) $2n=2x=14$ — poziomka twardawa i *F. moschata* (Duch.) = *F. elatior* (Ehrh.) $2n=6x=42$ — poziomka wysoka. Są to gatunki europejskie. Z Azji (Syberia) wywodzi się *F. orientalis* (Los.) $2n=4x=28$. Pochodzenia amerykańskiego jest *F. chiloensis* (Duch.) i *F. virginiana* (Duch.) $2n=8x=56$.

Z gatunków dziko rosnących w Europie do uprawy na szerszą skalę została wprowadzona *F. vesca*. Gatunkiem uprawianym na całym świecie, otrzymanym

w połowie XVIII w. jest *F. grandiflora* (Ehrh.) = *F. x ananassa* $2n=8x=56$ prawdopodobnie ze skrzyżowania *F. chiloensis* i *F. virginiana*.

Rodzaj *Potentilla* (L.) — Pięciornik zawiera gatunki zielne oraz krzewiaste. Rozmnaża się przez nasiona lub łatwo ukerzeniające się pędy. Barwa kwiatów jest zróżnicowana u poszczególnych gatunków od białej poprzez żółtą do purpurowej. Liście są zwykle dłoniaste 5-listkowe i charakteryzuje je duża zmienność morfologiczna. Kwiaty u wszystkich gatunków są ♂. Owoce, podobnie jak u *Fragaria* są typu niełupki, ale połączone suchym dnem kwiatowym. Rodzaj *Potentilla* zawiera około 170 gatunków, w tym na terenie Polski około 30 gatunków. Podstawowa liczba chromosomów wynosi od $2n=14$ do $2n=112$.

Zarówno u *Potentilla* jak i *Fragaria* występują szeregi gatunków o zwiększającej się ploidalności. W badaniach związków pomiędzy wymienionymi wyżej rodzajami należy jeszcze zwrócić uwagę na rodzaj *Comarum*-Siedmiopalecznik, który do niedawna zaliczany był do rodz. *Potentilla*.

Comarum palustre $2n=6x=42$ jest to roślina zielna lub półkrzew, o purpurowoczerwonych kwiatach, liściach 5—7 listkowych i owocach podobnych do *Potentilla*, ale o dnie kwiatowym gąbczastym. Równie interesujący jest rodzaj *Duchesnea* też bardzo zbliżony do *Potentilla*, silnie się płożący, o żółtych kwiatach i podobnym do *F. vesca* dnie kwiatowym, ale bardziej suchym.

Przegląd wyników badań w ujęciu chronologicznym

Po raz pierwszy krzyżowanie *Fragaria* i *Potentilla* opisał Mangelsdorf i East (1927). Otrzymane z kombinacji *F. vesca* x *P. nepalesis* mieszańce były subletalne tzn. ginęły w stadium siewki. Krzyżowanie odwrotne nie dawało rezultatu. Następnie Jones (1955 wg Ellis'a 1962) jako form matecznych użył *F. vesca* ($2x$ i $4x$), *F. viridis*, mieszańca *F. vesca* x *F. viridis*, *F. nilgerensis*, *F. virginiana* i *F. x ananassa*. Jako zapylacze posłużyły *P. anglica*, *anserina*, *erecta* x *anglica*, *heptaphylla*, *lechenaultina*, *multifida*, *reptans*, *rupestris* ($2x$, $4x$), *sterilis* ($4x$, $8x$), *tabernaemontani*, *D. indica*.

Nasiona kiełkujące uzyskano w kombinacji z *P. anglica*, *anserina*, *reptans*, *erecta*, *sterilis* i *D. indica*. Najlepszą formą mateczną była *F. vesca*. Jones nie otrzymał dojrzałych roślin mieszańcowych mimo kultury *in vitro* siewek *F. vesca* x *P. reptans*.

Harland (1957 wg Askera 1971) pierwszy otrzymał żywotnego mieszańca, o żółto zabarwionych płatkach kwiatów, z kombinacji *F. x ananassa* (odm. *Sans Rivale*) z *P. fruticosa*.

Ellis (1958, 1962) krzyżował *F. ananassa* (odm. *Sans Rivale*) oraz decaploidalne rośliny *Fragaria* z 6 gatunkami *Potentilla* (*P. erecta*, *reptans*, *anglica*, *palustris*, *sterilis*). Sterylne mieszańce otrzymano z *P. palustris* i *P. fruticosa*, subletalne siewki z *P. erecta* i *P. anglica*, natomiast w kombinacjach z *P. reptans* i *P. sterilis* nie uzyskiwano nasion.

W dalszych pracach Ellis (1971) krzyżował dwa najlepsze gatunki ojcowskie tj. *P. palustris* (*C. palustre*) i *P. fruticosa* nie tylko z truskawką ogrodową, ale rów-

niez z *F. moschata* i *F. vesca*. Pozytywne wyniki w kombinacji *F. moschata* x *P. fruticosa* zależały od krzewu, z którego pobierano kwiaty do zapylenia. Liczba chromosomów u poszczególnych osobników *P. fruticosa* wahała się od $2n=14$, do $2n=56$. Z nasion otrzymanych po skrzyżowaniu *F. moschata* i *P. fruticosa* wyrosła populacja, która zawierała sterylne tetraploidy, aneutetraploidy, triploidy oraz mieszańce $2n=47$ lub 49 o obniżonej płodności. Mimo działania kolchicyną na rośliny mieszańcowe nie przywrócono im płodności.

Kombinacja *F. x ananassa* x *P. palustris* ($2n=42$) dała wiele mieszańców $2n=49$ o barwie kwiatów różowej (pośredniej) w stosunku do form rodzicielskich. Wszystkie mieszańce były męsko-niepłodne a słabo żeńsko-płodne, z gametami o niezredukowanej liczbie chromosomów. Mieszańce skrzyżowane z *F. x ananassa* dawały po kilka nasion. Allopoliploidy, otrzymane po działaniu kolchicyny, były mniej żywotne niż mieszańce i formowały niekształtne owoce. W celu poprawienia żywotności allopoliploidów zaplanowano krzyżowanie ich z mieszańcami.

Haskel (1963) wg Askera (1971) używał do krzyżowania *F. x ananassa*, *F. virginiana*, *F. chiloensis*, *F. vesca* oraz 11 gatunków *Potentilla*. Zawiązywanie nasion zmniejszało się ze wzrostem ploidalności u *Potentilla*. Kilka dojrzałych osobników mieszańcowych otrzymano między odmianą uprawną *Auchincrive climax* i *P. fruticosa*. Szangin-Berezowski (1962, 1963) zpylał truskawkę pyłkiem *P. argentea*, *anserina*, *erecta*, *D. indica* i otrzymał nasiona z trzema ostatnimi gatunkami. Siewki uzyskane tylko w jednej kombinacji z *P. anserina*, ginęły. Z dwóch roślin *F. x ananassa* x *Cerasus vulgaris*, z kombinacji dotychczas nie spotykanej, utrzymywała się tylko jedna, matroklinalna. Krzyżowanie *Fragaria* z *Rosa*, *Rubus*, *Spirea*, pozostawianie kastrowanych kwiatów w izolacji jak również opylanie kwiatów talkiem nie dawało nasion.

Senanayake, Bringham (1967) krzyżowali *F. virginiana* i *F. chiloensis* z *P. glandulosa* ($2n=14$). U dwóch, otrzymanych z tej kombinacji, mieszańców $2n=35$ stwierdzono brak koniugacji chromosomów *Potentilla* z chromosomami *Fragaria*. W tej samej pracowni Barrientos, Bringham (1973) otrzymali 2 tetraploidalne, subletalne rośliny ze skrzyżowania *F. x ananassa* (odm. *Tioga*) i *P. anserina* $2n=14$. Barrientos, Bringham (1974) kontynuowali badania na otrzymanych wcześniej 35-chromosomowych mieszańcach. Po działaniu kolchicyny otrzymano dekaploidy $2n=70$, męsko i żeńskopłodne, o dużym wigorze. Po krzyżowaniu wstecznym z *Fragaria* ujawniła się, wcześniej zahamowana, cecha wytwarzania rozłogów.

Asker (1970) krzyżował *F. moschata* i *P. fruticosa*. Z 7 otrzymanych roślin mieszańcowych ($2n=28$) 3 były ♂, 2 ♀ a pozostałe nie zakwitły. U wszystkich kwitnących roślin stwierdzono zaburzenia w mejozie i sterylność.

W roku 1971 ten sam autor podaje wyniki bardzo szerokich badań nad krzyżowaniem rodzajów. Jako formy matecznej użyto *F. vesca*, *moschata*, *ananassa*, a jako ojcowskiej 16 gatunków *Potentilla*. Nie zawsze możliwe było krzyżowanie wszystkich gatunków ze wszystkimi ze względu na termin zakwitania.

Dojrzałe mieszańce uzyskano z następującymi gatunkami ojcowskimi: *P. fruticosa*, *P. palustris* i *P. glandulosa*, subletalne siewki z *P. rupestris*, *anglica*, *erecta*, *anserina* i *D. indica*. Najlepsze formy mateczne to *F. moschata* i *F. ananassa*.

Praca Hughesa i Janicka (1974), ostatnia w kolejności, prezentuje ciekawe wyniki. 12 roślin z kombinacji *F. x ananassa* x *P. fruticosa* (w tym 9 mieszańców, 2 tetraploidy i 1 oktoploid) oraz 9 roślin z *P. anserina* (w tym 5 tetraploidów i 4 oktoploidy) daje stosunkowo dużą populację. Tetrahaploidy charakteryzuje słaby wzrost i drobne liście. Oktoploidy wg autorów wydają się naturalnie zdublowanymi tetrahaploidami i mogą być traktowane jako homozygoty. Mieszańce oznaczono głównie na podstawie liczby chromosomów. Podkreślono, podobnie jak w poprzednich pracach, bardzo niską przeżywalność potomstwa.

Tetrahaploidy otrzymywano z częstością 1 na 1000 nasion po krzyżowaniu z *P. fruticosa* i *P. anserina*.

Wyniki poszczególnych prac ujęto w tabeli. Gatunki *Fragaria* i *Potentilla* ułożone są wg wzrastającej ploidalności.

Na podstawie tych prac można również zcharakteryzować rozwój uzyskiwanych roślin od nasienia do kwitnącej rośliny:

a) Kiełkuje 1—2% nasion. Traktowanie nasion substancjami wzrostowymi nie poprawia kiełkowania.

b) Przeżywalność siewek kształtuje się w granicach 1—7%. Część siewek jest albinotyczna, a pozostałe wykazują niską żywotność i podatność na infekcje.

c) Wśród roślin, które zakwitły, część jest sterylna, a część słabo ♀ płodna. Pod względem pokroju najczęściej zbliżone są do roślin męskich.

Podsumowanie

Na podstawie wyników zawartych w tabeli można sugerować, że najlepszą formą męską jest oktoploidalna *Fragaria*, a najlepszą ojcowską diploidalne gatunki *Potentilla*.

Wyjątek stanowi hexaploidalna *P. palustris*, ale zalicza się ją do odrębnego rodzaju *Comarum*. U *P. palustris* notowano również niższą ploidalność $2n = 28$ i nie jest wykluczone, że jest bliżej spokrewniona z rodz. *Fragaria*.

Przypuszcza się, że *Fragaria* i *Potentilla* mają wspólnych przodków (Valentine 1961, Asker 1971). Dowodem na to m. in. może być fakt, że największą liczbę mieszańców uzyskano z gatunkami diploidalnymi *Potentilla*, które określa się jako filogenetycznie stare. Gatunki te należałyby do wczesnego odgałęzienia od wspólnych przodków.

Ciekawe jest, że *Fragaria* nie krzyżuje się dobrze z gatunkami *Potentilla* o dużym podobieństwie morfologicznym np. *P. nepalensis* (Mangelsdorf, East 1927) i *P. fragiformis* (badania własne, nie opublikowane).

W wielu pracach (Szangin-Berezowski 1962, 1963, Ellis 1962, Jones 1966, Asker 1971) podkreśla się, że potomstwo z krzyżowania *Fragaria* i *Potentilla* jest bardzo zbliżone do form męskich lub określa się je jako matroklinalne. Jako cechę typową dla *Potentilla* podaje się żółte lub kremowe zabarwienie kwiatów u mieszańców.

Wyniki krzyżowania rodzaju *Fragaria-Potentilla* od 1927—1974 r. *

♀ Gatunki	<i>Fragaria vesca</i> 2n=14	<i>Fragaria moschata</i> 2n=42	<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> 2n= 56
♂			
<i>Potentilla anserina</i> 2n= 14	m lub 0	—	mieszzańce 1 szt. tetrahapl. 8 szt. oktoploidy 5 szt.
— <i>davurica</i> 2n= 14	—	—	m
— <i>fruticosa</i> 2n= 14	0 lub +	mieszzańce 7 szt. tetrahapl. 3 szt. triploidy i inne	mieszzańce 12 szt. tetrahapl. 2 szt. oktoploid. 15 szt
— <i>glandulosa</i> 2n= 14	—	—	mieszzańce z <i>F. virg.</i> i <i>F. chiloen.</i> 2 szt.
— <i>rupestris</i> 2n= 14	+	—	+
— <i>erecta</i> 2n= 28	+	0 lub +	0 lub +, m= 3 szt.
— <i>reptans</i> 2n= 28	+	—	0
— <i>sterilis</i> 2n= 28	—	—	0
— <i>crantzii</i> 2n= 28, 42	0	—	—
— <i>tabernae-montani</i> 2n= 28, 42	0	—	—
— <i>verna</i> 2n= 28, 42	—	—	0
— <i>argentea</i> 2n= 14, 42	0	—	0
— <i>nepalensis</i> 2n= 14, 42	+	—	—
— <i>intermedia</i> 2n= 28, 42, 56.	+	—	—
— <i>palustris</i> 2n= 42	m	0	mieszzańce-liczne
— <i>anglica</i> 2n= 56	0	—	+ lub m
<i>Duchesnea-indica</i> 2n= 42, 84	+ lub m	—	0

— nie krzyżowano lub brak nasion, 0 nasiona niepełne, +siewki subletalne, m — osobniki matroklinalne

x nie wszędzie podano liczbę osobników (brak inf. w publikacjach)

Wiemy jednak, że niektóre gatunki *Fragaria* np. *F. viridis* i *F. moschata* mogą mieć żółte i kremowe zabarwienie kwiatów. Jeśli się weźmie pod uwagę dość łatwe krzyżowanie się gatunków *Fragaria*, nie jest wykluczone, że gatunki oktoploidalne posiadają możliwości ujawnienia takiej cechy.

Uważa się (Hughes, Janick 1974), że do czasu zakwitania nie można odróżnić mieszańców od roślin o innej ploidalności.

Warto wspomnieć, że Fadeeva (1966) otrzymała mieszańce międzygatunkowe *Fragaria* o cechach morfologicznych *Potentilla*. W populacji powstałej ze skrzy-

żowania *F. viridis*, *F. vesca* i *F. moschata* o 2n od 21 do 32, jedna z roślin o genomie prawie kompletnym, przypominała *Potentillę*. Jest to jednak wypadek odosobniony.

Następnym testem dla wykrycia mieszańców jest określenie liczby chromosomów i badanie ich homologii w mejozie (Senanayake 1966). Należy zaznaczyć, że u większości odmian uprawnych *F. x ananassa* homologia chromosomów nie jest całkowita i tym m. in. tłumaczy się wysoką letalność siewek w pokoleniach wso-bnych. Dlatego też przy porównaniu mejozy mieszańców i odmian uprawnych nie ujawniają się zasadnicze różnice.

Ważne jest również czy chromosomy *Potentilla* są istotnie włączone do genomów mieszańców. Zarówno Asker (1971) jak i Barrientos, Bringham (1974) są zdania, że chromosomy te są eliminowane w trakcie dalszego generatywnego rozmnażania.

Po ustaleniu liczby chromosomów wyróżnia się polihaploidy, aneuploidy, oktoploidy i mieszańce. Sugeruje się, aczkolwiek brak jest badań embriologicznych, że polihaploidy powstają apomiktycznie ze zredukowanych gamet bez udziału zapłodnienia. Powstanie oktoploidów tłumaczy się (Hughes, Janick 1974) podwojeniem liczby chromosomów w gamecie (np. drogą endomitozy) lub poprzez dopylenie własnym pyłkiem.

Zarówno polihaploidy jak i uzyskane spontanicznie drogą endomitoz oktoploidy byłyby cenne w hodowli, ze względu na stan homozygotyczny. Nie ma jeszcze danych o wykorzystaniu ich w ten sposób, być może z powodu małej liczby osobników lub braku zainteresowania w kontynuowaniu prac.

Mieszańce zatem wyróżnia się na podstawie liczby chromosomów, która stanowi sumę chromosomów gamet rodzicielskich. Nie można jednak wykluczyć, że osobniki te powstały na drodze apomiksji, szczególnie w populacjach gdzie była zróżnicowana liczba chromosomów u poszczególnych osobników (Aalders 1964, Cherwatenko 1974, Sucharewa 1978, Szangin-Berezowskij 1962).

Staudt (1970) na podstawie swego testu na apomiksję tj. na podstawie krzyżowania 3 odmian *F. x ananassa* z *F. vesca*, przeczy możliwości powstawania apomiktów u tych odmian. Badanie to dotyczy zaledwie 3 genotypów i nie może stanowić podstawy do generalizowania.

Sprawą sporną jest sposób czy też możliwości wykorzystania mieszańców, u których zawsze występują zaburzenia w rozmnażaniu.

Dla porównania, Harlan (1978) otrzymał najlepsze wyniki u mieszańca międzyrodzajowego *Zea x Tripsacum* poprzez krzyżowanie wsteczne z formą uprawną czyli kukurydzą.

Z punktu widzenia praktyki hodowlanej interesujące byłoby wykrycie u *Fragaria* cechy partenokarpji. Jednak, poza Islamem (1958), który ze skrzyżowania *F. vesca* i *P. grandiflora* otrzymał 3 rośliny o owocach partenokarpnych, nie notowano podobnych przykładów.

Thompson (1964) jak i inni badacze podkreślają, że dla rozwoju mięsniatego dna kwiatowego niezbędny jest wzrost i rozwój przynajmniej kilku zalążni, a do tego z kolei potrzebne jest zapylenie.

Jest więc kwestią czasu i dokładnych badań odpowiedź na pytanie czy można bez udziału pyłku uzyskać u *Fragaria* wzrost dna kwiatowego już to przez apomiktyczny rozwój zarodków, już to przez partenokarpie.

LITERATURA

- Aalders L. E., 1964. Production of maternal type plants through crosses to apomictic species. *Nature* 204, 4953, 101—102.
- Asker S., 1970. An intergeneric *Fragaria* x *Potentilla* hybrid. *Hereditas* 64, 135—139.
- Asker S., 1971. Some viewpoints on *Fragaria* x *Potentilla* intergeneric hybridization. 67, 181—190.
- Barrientos F., Bringham R. S., 1973. A haploid of an octoploid strawberry cultivar. *Hort. Sci.* 8, 1, 1.
- Barrientos F., Bringham R. S., 1974. Interspecific *Fragaria* and intergeneric *Fragaria-Potentilla* amphiploids in strawberry breeding. *Proc. XIX Intern. Congr. Hort. Plants.* 362.
- Cherwatanenko V. A., 1974. Apomixis in strawberry. *Nauch. Tr. Maok. Op. St.* 8, 102—107.
- Ellis J. R., 1958. Intergeneric hybridization between *Fragaria* and *Potentilla*. *Proc. Intern. Congr. Genet. Montreal* 2, 74.
- Ellis J. R., 1962. *Fragaria-Potentilla* intergeneric hybridization and evolution in *Fragaria*. *Proc. Linn. Soc.* 173, 2, 99—106.
- Ellis J. R., 1971. *Fragaria-Potentilla* intergeneric hybridization. *Symp. on strawberry breeding, Archincruive.*
- Fadeeva I. S., 1966. Problems of comparative genetics of plants. Principals of the genome analysis as exemplified by the genus *Fragaria*. *Genetika* 1, 12—28.
- Harlan J. R., de Wet J. M. J., Newell C. A., 1978. Apomixis and pseudoapomixis in *Tripsacum*, XIV Congr. Genetics. Moscow, II, 166.
- Hughes H. G., Janick J., 1974. Production of tetrahaploids in the cultivated strawberry. *Hort. Sci.* 9, 5, 442—444.
- Islam AS., 1958. Seedless strawberry. *Pakist. J. Biol. Agric. Sci.* 1, 166—167.
- Jones J. K., 1966. Evolution and breeding potential in strawberries. *Sci. Hort.* 18, 121—130.
- Mangelsdorf A. J., East E. M., 1927. Studies on the genetics of *Fragaria*. *Genetics* 12, 307—339.
- Senanayake Y. D. A., 1966. Morphological, cytological and biochemical studies on *Fragaria* inter-specific hybrids and on *Fragaria-Potentilla* intergeneric hybrids. *Diss. Abstr.* 27, order 66, 8688.
- Senanayake Y. D. A., Bringham R. S., 1967. Orygin of *Fragaria* polyploids. *Cytological analysis. Am. J. Bot.* 54, 2, 221—228.
- Staudt G., 1970. Test for apomixis. *Hort Res.* 10, 2, 148—150.
- Sucharewa N. B., 1978. Znaczenie nieredukcji gamet u *Fragaria*. W sb. *Apomixis u rastieni i zywotnych.* Izd. Nauka. 118—128.
- Szangin-Berezowskij G. N., 1962. O matiernom nasliedowanii u zemlaniki. *Trudy Inst. Gen. AN-SSSR* 26, 68—84.
- Szangin-Berezowskij G. N., 1963. Distant hybridization in strawberries. *Trudy Inst. Genet. AN-SSSR*, 30, 321—356.
- Thompson P. A., 1964. The effect of applied growth substances on development of the strawberry fruit. *Induction of parthenocarpy. J. Exp. Bot.* 15, 44, 347—358.
- Valentine D. H., 1961. Report from symp. „Experimental taxonomy in flowering plants” *Nature* 10, 4780, 968—969.

Adres autora:

DR KATARZYNA NIEMIROWICZ-SZCZYTT
Instytut Genetyki i Hodowli Roślin,
02-766 Warszawa, ul. Nowoursynowska 166