

Heteroze

Větší mohutnost hybridních forem pozorovali šlechtitelé již v 18. století. V letech 1761 až 1766 popsal Kōlreuter křížence mezi různými druhy *Nicotiana*, *Dianthus*, *Verbascum* aj., kteří byli mohutnější než rodičovské druhy. Kōlreuter se neomezil jen na konstatování jevu, ale snažil se i o jeho teoretické vysvětlení. Přitom zaznamenal důležitý poznatek, že hybridní síla, jak heterozí označil, souvisí se stupněm rozdílnosti rodičů.

Po Kōlreuterovi bylo mnoho biologů a šlechtitelů, kteří se hybridní zdatností kříženců zabývali a pravděpodobně ji i prakticky využívali. Byli to Knight, Gärtner, Naudin i Mendel. Obšírněji se heterozí zabýval Darwin, který svá pozorování uveřejnil v roce 1876 v díle „The effects of cross- and self-fertilization in the vegetable kingdom“. Darwin zkoumal zvláštnosti heteroze u hybridů více než padesáti rostlinných druhů a potvrdil, že heteroze je podmínována stupněm genetické odlišnosti křížených rodičovských forem. Mezi Darwinovými experimentálními rostlinami byla i kukuřice, která se v dalších desetiletích stala nejdůležitějším objektem výzkumu heteroze. Darwin zároveň poukázal na možnost praktického využití hybridní zdatnosti u rostlin i u zvířat.

Pod vlivem Darwinových myšlenek se začal americký badatel Beal v roce 1876 zabývat praktickým využitím heteroze. Křížil různé druhy kukuřice ve snaze získat výnosné mezidruhovité křížence. Tyto hybridní formy se však v praxi příliš neosvědčily. Zjistilo se, že jsou dosti nevyrovnané a zvýšení výnosu je poměrně malé (10 až 15%), takže náklady na získání hybridního osiva jsou neúměrné. V práci Beala pak pokračovali jeho žáci Davenport a Holden a od roku 1900 na stejném místě působil také East, spoluzakladatel moderní koncepce heteroze.

Po znovuobjevení Mendelových principů dědičnosti byla dána možnost studovat heterozí z nového pohledu. Od roku 1904 uskutečnil rozsáhlé pokusy s kukuřicí Shull, kterému se podařilo vytvořit velmi produktivní formy hybridní kukuřice, dvojitě meziliniové hybridy. Shull také poprvé v roce 1911 zavedl termín heteroze k označení hybridní síly. V jeho práci pak pokračoval Jones. Opakem heteroze je inbrední deprese (kap. 3), což je naopak snížení hybridní síly.

V současné době vycházejí definice heteroze ze srovnání znaků u rodičů, nebo s rodičem, který má vyšší hodnotu daného znaku. Srovnání s lepším z rodičů se považuje za přesnější. Heteroze je fenotypovým vyjádřením interakce genů u heterozygotů a je tedy vázána (alespoň ve svém maximálním projevu) na heterozygotní stav. Heterozygotní genotypy jsou lepší v porovnání s odpovídajícími homozygoty v jednom nebo více znacích.

Dobzhansky rozdělil heterozí z evolučního hlediska na tzv. euheterozí, která zvyšuje adaptivní hodnotu organismu a je tedy evolučně významná a na tzv. luxuriaci, která je charakterizována nadměrným zvětšením některých orgánů, což má za následek většinou snížení adaptivní hodnoty organismu. Luxuriace může být významná z hlediska potřeb člověka, nemá však význam evoluční.

Určitý pokrok byl zaznamenán při objasňování genetické podstaty heteroze, avšak stále málo informací je o biochemické, fyziologické a molekulární podstatě tohoto jevu.

1 Teoretický výklad podstaty heteroze

Označení heteroze se používá pro jev, při němž v F_1 generaci po křížení geneticky rozdílných genotypů lze pozorovat náhlé zvětšení a mohutnost růstu jednotlivých orgánů, zvýšení výnosu, životnosti, plodnosti, ranosti a odolnosti vůči nepříznivým činitelům ve srovnání s výkonnějším z rodičů.

Heterózní efekt se projevuje již v nejmladší fázi vývoje rostliny, někdy brzy zaniká, ale většinou se udržuje po celý život hybridu. Nejvyšší heterózní efekt je v F_1 generaci. V dalších generacích postupně klesá. V F_1 generaci se setkáváme s těmito případy:

- (1) F_1 předčí výkonnějšího rodiče – jedná se o heterozi,
- (2) F_1 se rovná výkonnějšímu rodiči – jedná se o dominanci výkonnějšího rodiče,
- (3) F_1 se rovná průměru obou rodičů – jedná se o intermediální dědičnost,
- (4) F_1 je pod průměrem obou rodičů – jedná se o dominanci méně výkonného rodiče.

Při heterózním šlechtění nevytváříme trvalé odrůdy, nýbrž heterózní – hybridní odrůdy, které musíme každý rok ze známých komponent (rodičů) znovu vytvářet. Ke zvýšení výkonnosti potomstva však nevedou všechna křížení geneticky rozdílných komponent, nýbrž pouze křížení rodičů s dobrou kombinační schopností. Aby mohla být heteroze prakticky využita, je třeba přezkoušet kombinační schopnost genotypů a na základě této znalosti pak provést správnou volbu rodičovských partnerů. Heteroze se projevuje zejména v řadě kvantitativních znaků a vlastností polygenně založených. Může být podmíněna i interakcí pouze dvou nebo malého počtu nealelních genů.

K vysvětlení podstaty heteroze bylo vysloveno více hypotéz. Každá z těchto teorií je podporována experimentálními důkazy, žádná z nich však nemůže být přijata jako obecná teorie heteroze, protože žádná tento jev nevysvětluje úplně. Tato situace zároveň naznačuje, že heteroze je neobyčejně složitým komplexním genetickým a biologickým jevem.

Dvě základní klasické hypotézy, tj. hypotéza heterozygotnosti a hypotéza dominance stály původně proti sobě. Obě však byly dále rozvíjeny, takže v některých směrech jsou si nyní velmi blízké nebo se alespoň nevylučují.

1.1 Hypotéza heterozygotnosti (superdominance)

Tuto hypotézu, která objasňuje genetickou podstatu heterózního efektu, navrhl Shull už v roce 1910, avšak o její detailní rozpracování se zasloužil East v roce 1936. Její nejjednodušší vysvětlení spočívá v tom, že lokus v heterozygotním stavu je nadřazený lokusu v dominantně homozygotním stavu. Hypotéza heterozygotnosti pojatá v užším slova smyslu předpokládá, že už heterozygotní stav sám o sobě podmiňuje heterózní efekt. Odtud plyne i často používaný termín - hypotéza superdominance. Hypotéza předpokládá spolupůsobení různých alel 1 genu. V širším slova smyslu je působení heterozygotního stavu chápáno jako stimulace vývoje příslušných znaků hybridního organismu. Přitom síla tohoto stimulačního působení závisí na struktuře zúčastněných alel. Předpokládáme-li mnohonásobný alelismus s alelami A_1 , A_2 , A_3 a A_4 , pak při spolupůsobení alely A_1 s alelou A_4 bude v organismu stimulace růstu větší než při spolupůsobení alely A_1 a A_3 nebo A_2 s A_4 . Nejmenší stimulace bude při spojení strukturálně příbuzných alel A_1 a A_2 , A_2 a A_3 nebo A_3 a A_4 . V mezním případě, kdy alela A se změní mutací na letální nebo subletální alelu a není vyloučen i podíl dominantních alel při heterozi.

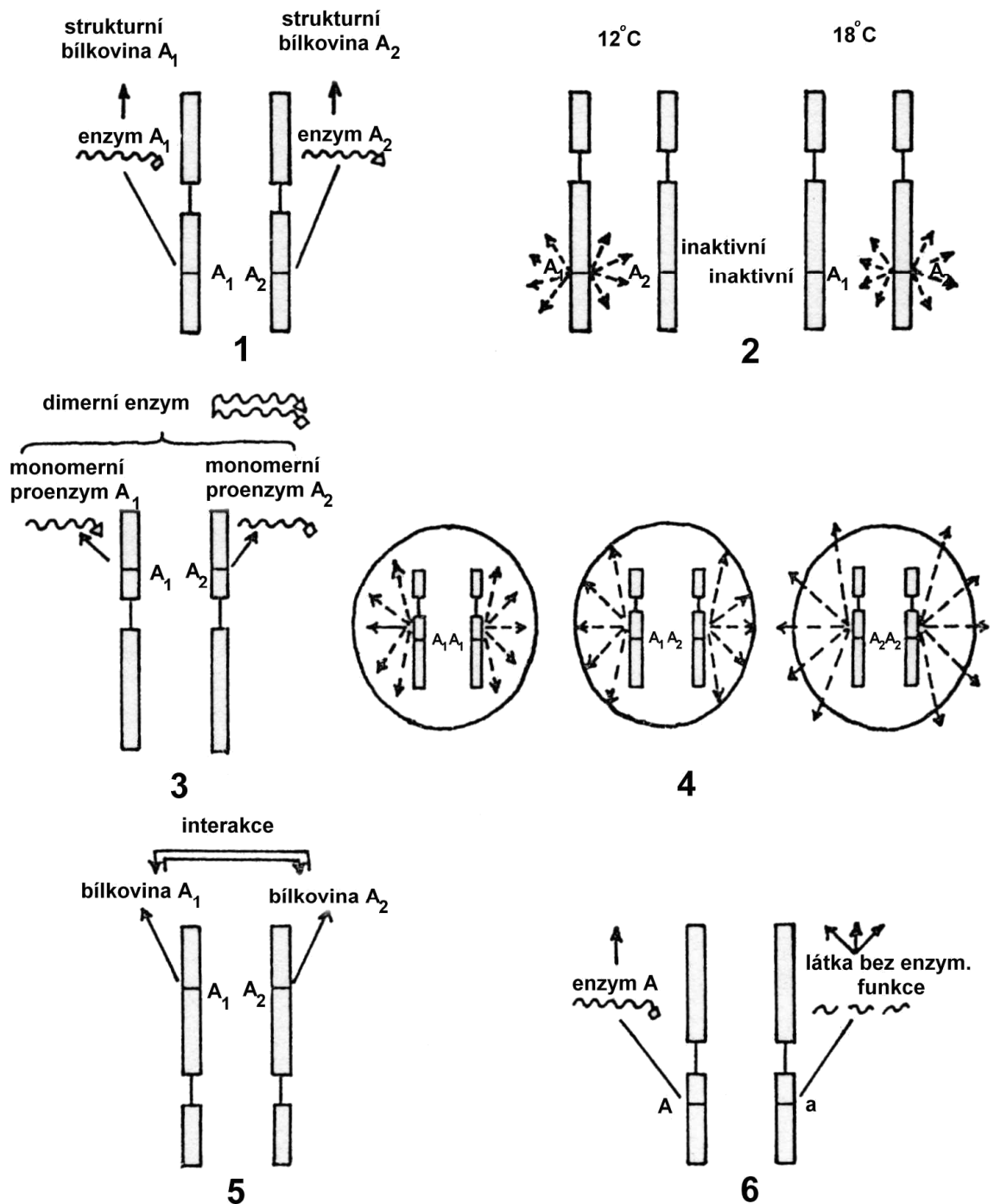
Klasické teorie heteroze byly později doplněny o výsledky biochemických studií zaměřených na tvorbu nových hybridních enzymů. V 60. a 70. letech 20. st. se začala objevovat řada důkazů existence vzájemného působení různých genetických faktorů, což u hybrida vede k tvorbě hybridních enzymů a proteinů nevyskytujících se u rodičovských forem. Řadu nových poznatků o tvorbě hybridních enzymů podal již roku 1960 Schwartz. Jednalo se o enzym esterázu u kukuřice, která se u hybridních jedinců vyznačovala odlišnými vlastnostmi, které hybridy zvýhodňovaly oproti genotypům homozygotním. Podle hypotézy tzv. genetické komplementace by tak homozygotní sestava alel byla zodpovědná za syntézu určitého enzymu, různé alely v heterozygotní konstituci u hybrida by řídily syntézu různých variant téhož enzymu (tzv. izoenzymy) a tato genetická komplementace by mohla představovat molekulární mechanismus heterózního efektu.

Existuje několik teoretických možností pro vysvětlení, proč heterozygotní stav vede k superdominanci (obr. 1):

- (1) Předpokládá se suplementární působení dvou alel; alely A_1 a A_2 determinují tvorbu různých enzymů, které nezávisle na sobě přispívají k realizaci různých znaků v určitém fenotypu. Na obě alely se tedy můžeme dívat jako na „dominantní“. V tomto smyslu se někdy hovoří i o „komplementární dominanci“ nebo „mozaikovitě dominanci“.
- (2) Optimum působení alely A_1 a alely A_2 je při různých podmínkách prostředí (alternativní syntéza). Proto při často se měnících podmínkách (např. při změnách teploty) má heterozygotní organizmus výhodu ve srovnání s oběma homozygoty.
- (3) Alely A_1 a A_2 determinují syntézu různých monomerních proenzymů, které se spojují v multimer (popř. dimer). Tyto tzv. „hybridní substance“ jsou pro organizmus výhodné.
- (4) Alely A_1 a A_2 v homozygotním stavu podmiňují tvorbu určitého esenciálního metabolitu buď v malém nebo velkém množství, což vede k hypofunkci nebo hyperfunkci. Pouze v heterozygotním stavu se tvoří optimální množství metabolitu (hypotéza rovnováhy).
- (5) Alely A_1 a A_2 jsou zodpovědné za určité primární funkce. Interakce produktů těchto primárních funkcí jsou pro organizmus výhodné (interakce v širším slova smyslu).
- (6) Alela A determinuje normální funkci genu. Alela a (subletální nebo letální) kóduje tvorbu škodlivé látky, která podobně jako stopy jedovatých látek vyvolává v heterozygotním stavu „nespecifickou“ stimulaci růstu.

O experimentální ověření hypotézy superdominance se pokoušelo mnoho autorů. Rozvoj citlivých laboratorních metod jako je elektroforéza, která umožňuje rozdělení izoenzymů, usnadnil další rozvoj poznatků. Takto byl sledován např. heterózní efekt na lokusu alkoholdehydrogenázy u kukuřice. Alela Adh_1^F kódovala tvorbu vysoce aktivního enzymu FF, který se v elektroforetickém gradientu rychle pohyboval a byl ireverzibilně inaktivovatelný vysokou teplotou. Druhá alela $Adh_1^{C^m}$ kódovala tvorbu teplotně stabilního enzymu C^mC^m s nízkou aktivitou. Heterozygot produkoval tři izoenzymy: FF a C^mC^m ve formě homodimerů a heterodimer FC^m , který byl jak vysoce aktivní tak teplotně stálý.

Obr. 1: Teoretické možnosti vysvětlení heterozyze založené na hypotéze superdominance. **1** – suplementární působení alel, **2** – alternativní syntéza, **3** – tvorba hybridních substancí, **4** – rovnováha enzymů, **5** – interakce produktů, **6** – nespecifická stimulace.



Výsledky studia izoenzymů s ohledem na projev heterozyze tedy nejsou zdaleka tak jednoznačné, jak se původně očekávalo. S rozvojem molekulární genetiky se naskytla možnost dalšího vysvětlení možných příčin heterozyze studiem regulátorových systémů nebo analýzou polymorfismu délky restrikčního fragmentů (RFLP). RFLP markery lze využít při měření rozsahu heterozygotnosti pro určení hybridní zdatnosti. Analýzou hybridů lze stanovit počet a lokalizaci chromozomových oblastí, které se účastní vytvoření pozorované heterozyze.

Primárním cílem v řadě šlechtitelských postupů je identifikovat inbrední linie s nejlepší kombinací schopností, a tím i optimální hladinou heteroze.

Přes velmi přesvědčivé výsledky o existenci superdominantních lokusů není možné vysvětlit všechny případy heteroze na tomto principu.

1.2 Hypotéza dominance

Prvními, kdo předložil hypotézu dominance byli v roce 1908 Davenport a v roce 1910 Keeble, Pellew a Bruce. Později ji podrobně rozpracoval Jones.

Hypotéza dominance předpokládá interakci většího počtu dominantních alel různých genů, jejichž účinky se mohou sčítat, kumulovat, násobit a potlačovat nepříznivé účinky recesivních alel, čímž vzniká heterózní efekt. Jestliže rodiče P_1 a P_2 obsahují každý jiné dominantní alely, pak přítomnost všech těchto dominantních alel u hybrida způsobí heterózní efekt:

P_1 AA BB CC DD ee ff gg hh x P_2 aa bb cc dd EE FF GG HH

F_1 Aa Bb Cc Dd Ee Ff Gg Hh

Principiálně by stejný heterózní efekt jako hybrid F_1 měly mít i genotypy dominantně homozygotní pro uvedených osm párů alel, tzn., že heterozygotní stav nemá žádný pozitivní vliv vzhledem k heteróznímu efektu.

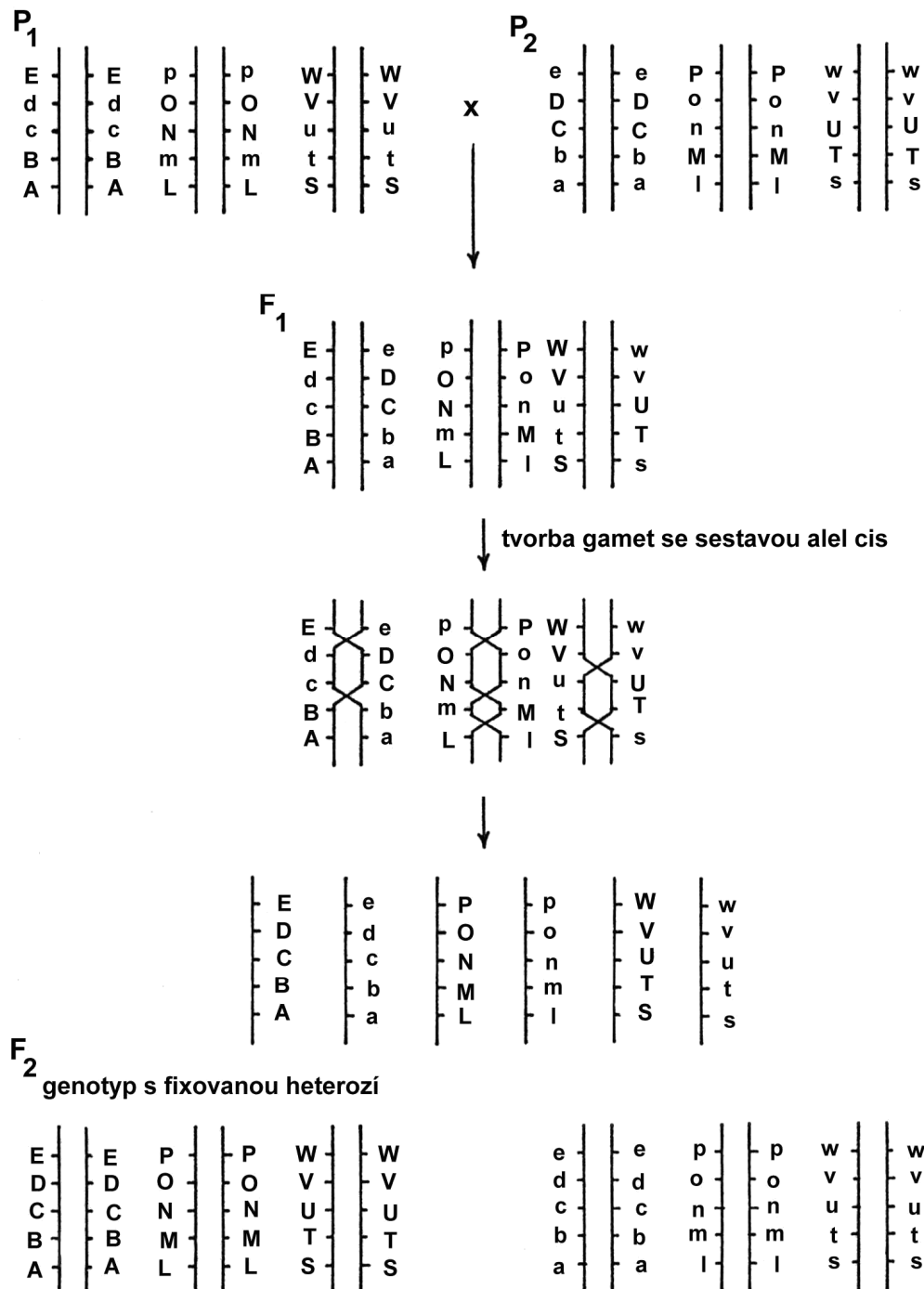
Teoreticky by tedy mělo být možné fixovat tuto formu heteroze. Víme, že četnost žádané homozygotní kombinace F_2 je při volné kombinovatelnosti všech zúčastněných genů $(1/4)^n$, kde n je počet uvažovaných genů. Při větších počtech genů dojdeme k tak velkému počtu genotypových kombinací, že by bylo prakticky nemožné žádaný genotyp vyhledat. Ve skutečnosti je situace zkomplikována ještě vazbou genů, přičemž příznivé dominantní alely jsou často vázány s méně výhodnými nebo nepříznivými alelami jiných genů (hypotéza dominance a vazby). Schéma k objasnění hypotézy dominance a vazby a teoretické možnosti fixace heteroze ukazuje obr. 2.

Z obr. 2 je zřejmé, že maximálně dosažitelný heterózní efekt se dá u určitých jedinců v F_2 fixovat za podmínky, že všechny příznivé dominantní alely se crossing-overem dostanou na stejnou chromatidu (sestava cis). Za této velmi zřídka realizovatelné podmínky by se mohly po samooplození nebo příbuzenském oplození vyskytnout v F_2 takové genotypy, u kterých by byl heterózní efekt pozorovaný v F_1 fixován. Podmínkou však je, že se setkají dvě gamety, jejichž všechny chromozomy v procesu výměny dostaly příznivé dominantní alely. Na druhé straně je také možný vznik genotypů, jejichž výkon je nižší než u rodičů.

Hypotéza dominance je kromě výše uvedené „adice“ příznivých dominantních alel spojována také s potlačením škodlivých recesivních alel v heterozygotním stavu alelami dominantními. U téměř každého více nebo méně prošlechtěného nebo homozygotního organismu existují podle mínění mnoha genetiků a šlechtitelů jak cenné alely, tak také méně příznivé či dokonce škodlivé alely (letální nebo subletální). U hybridů bude efekt těchto alel překrytý alelami standardními, neboť se stává velmi zřídka, aby oba rodiče měli nepříznivé či škodlivé alely lokalizované na stejných lokusech. Těsná vazba četných recesivních nepříznivých alel s mnoha dominantními příznivými alelami znamená, že je prakticky nemožné inbridingem

vyřadit nežádoucí alely bez současné ztráty alel příznivých. V podstatě je ale možné získat rekombinací uvnitř vazbových skupin lepší genotypové kombinace.

Obr. 2: Schéma k objasnění hypotézy dominance a vazby u organismu s počtem chromozomů $2x = 6$. Zároveň je znázorněna i teoretická možnost fixace heterozy v F_2 po výměně alel crossing-overem. Z celé populace F_2 jsou uvedeny jen 2 krajní genotypy.



Podle hypotézy dominance je heterozy spojuvána také s interakcemi dominantních alel různých genů typu epistáze nebo komplementarity, kdy příznivý účinek interakce na expresi znaku je větší než součet účinků dominantních alel jednotlivých genů. V poslední době byly

rozpracovány biometrické modely, jejichž pomocí byly genové interakce identifikovány jako hlavní faktor přispívající k heterózní reakci.

Přesto, že hypotéza dominance a vazby má mnoho zastánců a je velmi populární, nemůže, podobně jako předchozí hypotéza, objasnit všechny případy projevu heteroze a nemůže tedy sloužit jako obecná teorie daného jevu.

Kromě uvedených dvou základních hypotéz vysvětlujících příčiny heteroze (hypotézy heterozygotnosti a hypotézy dominance) existují ještě jiné teorie, z nichž je třeba zmínit se o teorii genové rovnováhy formulované Turbinem v roce 1961. Tato teorie je pokusem spojit obě klasické hypotézy a vytvořit tak obecnou teorii heteroze. Podle ní nemůže být heteroze objasněna činností jediné genetické příčiny, např. jedním typem vzájemného působení genů, ale je výsledkem navenek shodného působení různorodých genetických procesů. Příčina heteroze je podle této teorie částí širšího problému dědičné regulace procesů vývinu organismů. Bere také v úvahu interakce mezi genotypem a prostředím. Nezbytnou součástí genové rovnováhy, která zajišťuje optimální metabolismus a maximální expresi znaků u hybridů, je interakce jaderných a cytoplazmatických genů a dědičných faktorů mitochondriového genomu.

2 Využití heteroze

I když v oblasti teorií heteroze a jejich experimentálního ověření existují ještě četné nevyjasněné problémy, nebrání to v žádném případě širokému využití heterózního efektu v pěstitelské praxi.

Výrazný heterózní efekt byl zjištěn u kukuřice, čiroku, pšenice, ječmene, ovsa, rýže, cukrové řepy, vojtěšky, rajčete, špenátu, květáku, mrkve, okurky, slunečnice, petúnie, begonie, aksamitníku aj.

První případy heteroze byly zaznamenány u přirozeně cizosprašných rostlin, u nichž byly získány inbrední linie a tyto pak byly mezi sebou kříženy. U samosprašných druhů rostlin existuje bohatství již hotových inbredních linií bez zásahu šlechtitelů, což umožňuje jejich bezprostřední použití v heterózním šlechtění. U přirozeně samosprašných rostlin však většinou není heterózní efekt tak výrazný jako u cizosprašných druhů. Je to pravděpodobně proto, že u samosprašných druhů došlo dlouhou selekcí na nejproduktivnější genotypy k fixaci heteroze v homozygotním stavu.

Nicméně jak u samosprašných, tak u cizosprašných druhů existuje po určitých kříženích dostatečně velký heterózní efekt, aby ho bylo možno prakticky využít. O využití heterózního efektu u jednotlivých hospodářsky významných rostlin formou výroby hybridního osiva rozhodují dva základní faktory:

- (1) nalezení vysoce produktivních hybridních kombinací a
- (2) ekonomicky výhodná produkce hybridních semen.

Další faktor, který je v popředí zájmu již od samého objevení heteroze, je fixace heterózního efektu. Tato otázka však zůstává dosud víceméně v oblasti teoretických možností.

Nalezení vysoce produktivních hybridních kombinací předchází testování linií na jejich kombinační schopnost, což je schopnost linie použité jako rodičovské formy poskytnout při křížení potomstvo s větší nebo menší produktivností a vitalitou. Zdálo by se logické předpokládat, že největší heterózní efekt se projeví po křížení inbredních linií vykazujících největší inbrední depresi. Ve skutečnosti však kombinace linií s největším heterózním

efektem jsou zcela nahodilé. U pšenice se např. největší heteroze vyskytuje u hybridů vzniklých křížením vysoce produktivních čistých linií.

Kombinační schopnost jedné a téže linie se může projevovat dvěma způsoby:

- (1) obecná kombinační schopnost (OKS nebo také GCA z angl. general combining ability) a
- (2) specifická kombinační schopnost (SKS nebo také SCA z angl. specific combining ability).

Obecná kombinační schopnost je geneticky podmíněna především aditivními účinky, méně již dominancí, superdominancí a nealelními interakcemi. Představuje tak průměrnou hodnotu heteroze všech hybridních potomstev určité linie. Specifická kombinační schopnost na rozdíl od obecné využívá především účinků dominance, superdominance a nealelních interakcí. Představuje tak odchylku od průměrné hodnoty kombinační schopnosti určité kombinace dvou linií.

K vyhodnocení kombinační schopnosti, ať obecné či specifické, existuje několik metod založených na křížení. Většinou se nejdříve vyhodnotí OKS a na ni navazuje zjištění SKS již u redukovaného počtu linií. Většinou platí, že soubor, který má dobrou OKS, má také větší pravděpodobnost výskytu linií s dobrou SKS.

Obecnou kombinační schopnost můžeme zjistit na základě metody hromadného křížení (polycross) často používané u rostlin cizosprašných, které lze navíc rozmnožovat vegetativně (např. u vojtěšky a trav). Její princip spočívá v tom, že jedinci vybraní z výchozího materiálu se po vegetativním rozmnožení vysadí na společný záhon tak, aby mohlo dojít k úplnému vzájemnému prokřížení. V potomstvu rostlin z jednotlivých klonů se pak podle výkonu hodnotí OKS použitím analýzy rozptylu.

K odhadu obecné i specifické kombinační schopnosti se často používá křížení s testerem (zkušebním opylovačem), kterému se také říká vrcholové křížení nebo topcross. K vyhodnocení linií na OKS se používá jako tester syntetická odrůda nebo hybrid a k hodnocení SKS je testerem linie.

Všeobecně uznávanou metodou, která poskytuje největší množství informací o obecné i specifické kombinační schopnosti je metoda dialelního křížení, která má řadu k tomuto účelu vypracovaných modifikací. Nevýhodou kompletního dialelního křížení je skutečnost, že při použití většího množství testovaných linií je počet různých kombinací tak velký, že studium jejich potomstva je prakticky nemožné. Jeden z postupů, který umožní jednoduchou předpověď heteroze uvedeme na příkladu dvojnásobného křížení $(A \times B) \times (C \times D)$, kde písmena označují jednotlivé inbrední linie. Odhad heterozního efektu je založen na průměru výkonu ze čtyř jednoduchých křížení $(A \times C)$, $(A \times D)$, $(B \times C)$ a $(B \times D)$. Všimněte si, že kombinace $(A \times B)$ a $(C \times D)$, které slouží jako komponenty pro dvojnásobné křížení, nejsou do výpočtu průměru zahrnuty. Podobně u křížení $(A \times C)$ a $(B \times C)$, znovu opomíjející výkon specifického jednoduchého hybridu $(A \times B)$.

Tento postup dovoluje šlechtitelům odhadnout výkon uvedených hybridů bez pracného sestavování všech možných dialelních kombinací a bez časově náročného dvouletého křížení. Výhodnost tohoto postupu se projeví ještě zřetelněji, uvažujeme-li větší množství testovaných linií.

V poslední době jsou navrhovány další postupy k úspoře času a prostředků při testování kombinační schopnosti linií. Bylo např. navrženo měřit už na klíčcích rostlinách fyziologickou aktivitu mitochondrií, která je u hybridů mnohem vyšší než u obou rodičů. Univerzálnost této a podobných metod je však potřeba ověřovat, neboť speciálně u aktivity mitochondrií existuje u některých rostlin značná variabilita uvnitř genotypů.

K praktickému využití heteroze u různých rostlin nestačí pouhá selekce na dobrou obecnou a specifickou kombinační schopnost. O jejich využití rozhoduje také ekonomický efekt výroby hybridního osiva. Ten je u různých rostlin různý a závisí na biologických a agrotechnických zvláštěnostech dané kultury.

Ekonomická stránka výroby hybridního osiva k širokému praktickému použití vystupuje do popředí zejména proto, že při heterózním šlechtění se nevytvářejí trvalé odrůdy, nýbrž hybridní odrůdy, které je nutno každý rok ze známých rodičovských komponent znovu vytvářet.

Prvními masově vyráběnými heterózními odrůdami byli hybridi kukuřice. I když už na začátku 20. st. byl dobře znám heterózní efekt po křížení určitých linií, právě ekonomické důvody výroby hybridního osiva způsobily, že teprve ve 30. letech bylo možno přistoupit k rozsáhlejší produkci hybridů. Tento zlom nastal poté, co Jones navrhl používat místo jednoduchých hybridů dvojitá nebo čtyřčetná hybridní křížení, která zaručovala větší objem produkce hybridního osiva. V současné době genetické zlepšení životnosti inbredních linií dovolilo znovu se vrátit k jednoduchému nebo jednoduššímu systému křížení.

Po prvních úspěších u kukuřice bylo hybridní šlechtění aplikováno u mnoha plodin. Dnes jsou to kromě kukuřice rajčata, papriky, cibule, slunečnice, čirok, okurky, tabák, mák, cukrová řepa a mnoho okrasných rostlin. Intenzivně se zkoumá její širší využití u pšenice, žita, řepky, melounu, bramboru, špenátu apod.

Je zřejmé, že hybridní odrůdy se využívají u různých zemědělsky využívaných druhů. Díky heteróznímu efektu se zlepšuje řada kvantitativních znaků. U některých plodin, jako jsou např. píceňiny, je však využití heteroze velmi obtížné. Je to způsobeno silnou inbrední depresí, polyploidním charakterem většiny druhů a jen omezenou schopností vytvářet jednoduché a dvojitě hybridy. Zvyšování výnosů u těchto plodin s využitím heteroze je nepatrné nebo žádné. Např. u vojtěšky se výnosy zvyšovaly od 50. let asi o 0,15 až 0,30% za rok. Pro porovnání u kukuřice se výnosy zvyšovaly od roku 1960 průměrně asi o 2% za rok.

Při potvrzení hybridního charakteru a výběru rodičovských komponent je možné využít molekulární DNA markery. Různé typy těchto markerů umožňují identifikaci lokusů důležitých pro expresi heteroze a výběr rodičů pro nejlepší hybridní kombinace.

Nakonec je třeba se zmínit o ideálu, který je dlouhodobou snahou šlechtitelů vzhledem k heteróznímu šlechtění: o možné fixaci heteroze, která by odstranila nutnost každoroční produkce originálního heterózního osiva.

Existuje několik možností fixace heteroze, z nichž některé už byly zmíněny v předešlém výkladu.

- (1) U všech vegetativně se rozmnožujících rostlin je fixace heteroze snadná, pokud rozmnožíme hybridní genotyp vegetativní cestou.
- (2) U apomikticky se množících rostlin mají tímto způsobem vzniklá embrya v semenech stejný genotyp jako mateřská rostlina, což dává možnost fixace výhodných hybridních kombinací a jejich namnožení ve velkém množství.
- (3) Heteroze založená na dominantním nebo komplementárním působení genů se dá uchovat selekcí odpovídajících homozygotních genotypů v F_2 . Tuto selekci lze uskutečnit za podmínky, že mezi „pozitivními“ a „negativními“ alelami není silná vazba a že se na heterózním efektu nepodílí příliš mnoho genů.
- (4) Vytvořením aloploidních hybridů lze fixovat takovou heterozu, která je založena na interakci strukturálně odlišných genů nebo chromozomových částí. Pokud můžeme

homologické geny ležící na různých homologických chromozomech považovat za alely téhož genu, můžeme mluvit i o fixaci superdominance.

- (5) U druhů s komplexními heterozygoty (*Oenothera*, *Rhoeo*) bude heterozygotní, a tím i heterózní stav udržován genetickým přenosem celých těchto komplexů. Určitý význam na udržení heteroze mají v tomto směru i inverze.
- (6) Nepravidelným crossing-overem se mohou různé alely dostat na stejnou chromatidu a vystupovat tam jako pevně vázané geny (pseudoalelismus). K tomuto výsledku vedou také duplikace malých chromozomových částí.
- (7) Vnesením jaderného obsahu do určité plazmy prostřednictvím opakovaného křížení vznikají v některých případech organizmy vykazující heterózní efekt, který je zprostředkován právě interakcí genotypu s plazmotypem.

3 Inbriding

Vzájemným opylováním blízce příbuzných jedinců nebo při vynuceném samosprašení téže rostliny dochází k inbridingu. Vlivem tohoto inbridingu dochází v populaci:

- (1) k inbrední depresi, tj. snížení růstu, snížení vitality, defektu v chlorofylu,
- (2) zvýšení homozygotnosti,
- (3) izolaci odlišných genotypů v populaci,
- (4) objevování se genotypů s recesivními znaky a vlastnostmi.

Mateřské rostliny, které byly podrobeny vynucenému samoopylení (tzv. selfování, angl. selfing) označujeme jako I_0 , první potomstvo vzniklé z této generace I_1 , druhé potomstvo I_2 atd. Nejsilnější deprese nastane obvykle v I_1 a přestane se projevovat asi tak v generaci I_5 až I_6 . Vznikají homozygotní, tj. geneticky vyrovnané linie. Proces homozygotizace je závislý na počtu heterozygotních alelových párů a na celkovém počtu samosprašovaných generací.

Inbriding zvyšuje celkovou genetickou rozmanitost vznikem nových homozygotních linií. Intenzita reakce na inbriding je různá. Souvisí se stupněm jejich autosterility a autofertility. Citlivé jsou např. kukuřice, a zvláště pak žito, vojtěška, řepa. Méně citlivé jsou okurky, melouny, slunečnice.

Inbriding nelze považovat za samostatnou šlechtitelskou metodu, nýbrž za prostředek dosažení heteroze. V některých případech lze linie využít přímo v praxi jako odrůdy, pocházejí-li ovšem z plodin, které nereagují na inbriding citlivě, nebo je využíváme pro vytváření tzv. syntetických odrůd.

Při určení hybridní zdatnosti se využívají molekulární markery (kap. 15), které umožní zjistit rozsah heterozygotnosti. Analýzou hybridů může být stanoven počet a lokalizace chromozomových oblastí, které se účastní vytvoření pozorované heteroze. Primárním cílem v řadě šlechtitelských programů je identifikace inbredních linií, jejichž křížením lze získat optimální hladinu heteroze. Mohou být nalezeny takové kombinace inbredních linií, jejichž křížením se podstatně zvýší stupeň heteroze.