

Växtförädling då och nu

JAMES MAC KEY

Professor emeritus, Uppsala

Upplysningsandan under 1700-talet hade bäddat för en tro på värdet av ett objektivt sökande och experimenterande. Vetenskap skulle kunna tillföra samhället stora värden. Jordbruket, som vid denna tid sysselsatte 85% av befolkningen, kom logiskt i blickpunkten för dessa förändringar. Runt det nya sekelskiftet hade dessutom krav hopats på modenärningen, vilka pockade på en rationell lösning. Europa började bli överbefolkat. Det krävde ökad produktivitet inom jordbruket. Emigration till nya kontinenter innebar en annan lösning men åter med krav på agrar anpassning men nu till nya klimat och jordförhållanden.

MEDVETEN VÄXTFÖRÄDLING BÖRJAR TA FORM

När Kongl. Svenska Landtbruks-Academien grundades i denna anda för 175 år sedan, hade tankar på växtförädling redan börjat spira utomlands. England som största kolonialmakt kom att bli ledande. Den trevande början kom dock ej från tidens etablerade vetenskapsmän utan togs av godsägare, trädgårdsmästare och skollärare. De var lekmän, som förvärvat en praktisk, biologisk klarsyn och mer som hobby börjat göra urval och ibland även korsa.

Redan på mycket tidigt 1800-tal förstod t. ex. skotten P. Shirreff vikten av föräldraval, när klyvning sker samt att enskilda egenskaper inte bara kan rekombineras utan även förstärkas. En viktig förutsättning för en djupare förståelse av sambanden, såsom G. Mendel senare skulle avslöja dem, initierades av en överste Le Couteur, godsägare på kanalön Jersey. På förslag av en besökande, spansk professor La Gasca började Le Couteur utföra individurval i stället för det gängse massurvalet.

Innebörden av de två sätten för urval framstod dock ingalunda klart. Följden blev att individurvalet som metod snart hamnade i en omöjlig återvändsgränd genom påverkan av lamarckismen. 1815 hade fransmannen J. B. Lamarck med sin »Histoire naturelle des animaux sans vertèbres» lagt grunden till läran om förvärvade egenskapers ärftlighet. Dessa tankegångars inverkan på urvalsförädlingen kan illustreras med engelsmannen F. F. Hallets version applicerad på vete. Hans tillvägagångssätt kan beskrivas som ett år efter år upprepat urval av den bästa kärnan i det bästa axet på den bästa plantan i ett bestånd odlat på väl gödslad mark.

Idén om det genetiska arvet som något formbart visade sig seglivad. Så sent som 1889 möter vi denna uppfattning i den tyske professorn K. Rümkers »Anleitung zur Getreidezüchtung», där han formulerar sin uppfattning så här (p. 52): »Es sind also alle unsere Kulturpflanzen ein plastisch bildsames Material, das nur der formenden Hand des Künstlers bedarf, um zu tausend neuen Rassegestalten gemodelt zu werden. Der Künstler aber ist der Züchter, und wie nicht jeder ein Künstler werden kann, wenn ihm die Gaben und die Begeisterung dazu fehlen, so ist auch nicht jeder zum Züchter geboren».

Med främst sina skrifter »On the origin of species» (1859) och »The variation of animals and plants under domestication» (1868) skulle C. D. Darwin föra uppfattningar om den biologiska evolutionen in på mer hållbara banor. Bland de mer praktiskt inriktade män, som vid denna tid bedrev växtförädling, visade det sig emellertid svårt att hålla darwinism och lamarckism isär.

Båda lärorerna hade dock det gemensamt, att de ersatte en religiöst förankrad tro på livet

som en statisk företeelse med en tro på utveckling. Därmed var det också uttalat, att människan själv borde kunna styra denna utveckling till sin egen fördel. Stimulerade av bevis härför från den allra första, medvetna växtförädlingen började därför allt fler söka sig denna väg mot jordbrukets förkovran och egna förtjänster.

Initiativ tas under senare delen av 1800-talet i allt fler länder. Tyskland, Frankrike och Holland börjar spela en allt viktigare roll. Bröderna Dippe (köksväxter), W. Rimpau (rågvete), F. von Lochow (Petkusråg) i Tyskland, L. L. de Vilmorin (sockerbeta), sonen H. L. de Vilmorin (vete) i Frankrike liksom firmorna Mansholt och Broekema i Holland är ännu i dag kända namn. Även i de nya delarna av världen börjar växtförädling såsom genom W. Farrer i Australien, W. Saunders i Kanada och L. Burbank i Kalifornien.

Samma tidens förväntningar på växtförädling drar även in över Sverige. 1870 börjar sjökaptenen och sedermera jordbrukaren W. Weibull en på massurvalets principer genomförd rotfruktsförädling. Ett mer definitivt initiativ främst taget av godsägare B. Welinder, Svalöf innebär bildandet 1886 av Sydsvenska föreningen för odling och förädling av utsäde, i Mellansverige 1889 uppföljd av en liknande förening. Båda föreningarna blir 1894 sammanslagna till Sveriges Utsädesförening, ett namn som snart skulle bli världsbekant för sina metodologiska insatser.

En avgörande orsak till framgång torde ha berott på att de stiftande godsägarna inte som överallt annars gav sig själva hanteringen i kast. Man anställde i stället akademiker från Lund, mer vana att experimentellt lotsa sig fram till sanningen. Samma metodskapande betydelse karakteriserar liknande initiativ i andra länder såsom inrättandet av Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung i Tyskland eller växtförädlingsenheterna vid de olika s. k. Land Grant Colleges i USA. Växtförädling är inte längre enbart en hobbyverksamhet eller ett slags hantverk. Den blir en tillämpad vetenskap.

SVENSK VÄXTFÖRÄDLING FÅR EN DRÖMSTART

Det skulle bli den unga, svenska växtförädlingen förunnat att klara upp de genetiska konsekvenserna av mass- kontra individurval. Därmed skapades den grund, på vilken urvalsförädling med självbefruktande, eller som facktermen lyder autogama, växtslag ännu idag bygger.

När docenten i systematisk botanik vid Lunds universitet N. Hjalmar Nilsson år 1888 anställdes som chef vid Svalöf, hade han inga skäl att förkasta den gängse uppfattningen om arvsmassans formbarhet under en upprepad urvalsprocess. Med självbefruktare som vete, korn, havre, ärter, bönor och vicker som framträdande växtslag på sitt program började han utföra metodiska individurval. Med sitt systematiska arbetssätt kunde han emellertid snart (1891) bevisa, att detta upprepade planturval inte leder till förändringar i intagen riktning. I stället går det mot en genetisk fixering, som låter sig säkrast värderas genom en efterföljande avkommebedömning. Med sin »individuella avkommebedömningens metod» plockade Hjalmar Nilsson och hans medarbetare Per Bohlin och Hans Tedin fram den ena plusvarianten efter den andra i gamla lantsorter. Framgångarna lände till metodologisk efterföljd och snart var hans system allmänt accepterat.

Uptäckten att distinkta typer kan fixeras, kan säkert ha varit en viktig förutsättning för att komma själva klyvningslagarna på spåren. P. Bolin var mycket nära i ett föredrag inför Kungl. Lantbruksakademien 1898 men hade inte fullt den klarsyn, som behövdes. Det blev tysken C. Correns, holländaren H. de Vries och österrikaren E. von Tschermak förunnat att år 1900 återupptäcka G. Mendels lagar från 1865.

De tre återupptäckterna hade samtliga mycket begränsat experimentellt underlag för sin tes. I Svalöf fanns bevismaterial, som blott pockat på att bli förklarad. Alla tre besökte också snart Svalöf. Professor De Vries lärde sig t. o. m. svenska för att kunna läsa Sveriges

kärnskör, ton/ha

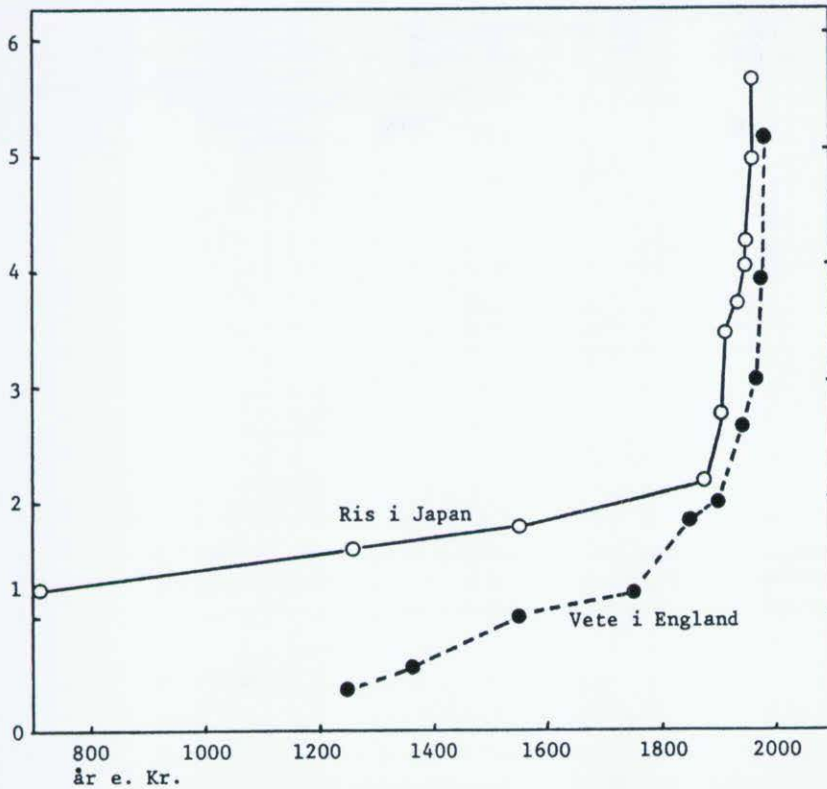


Fig. 1. När lantbruksvetenskap i egentlig mening blir en realitet under 1800-talet börjar hektarskörda-
na stiga kraftigt. – Historisk avkastningstrend för vete i England (Gavin 1951) samt för ris i Japan
(Matsuo 1959).

Utsädesförenings tidskrift och sedan på basis av erfarenheterna i Sverige skriva sin
»Pflanzenzüchtung» av år 1908. Även dansken W. Johannsens år 1903 utgivna verk »Über
Erblichkeit in Populationen und reinen Linien» bygger på praktiska erfarenheter samlade
under flera sommarvistelser vid Svalöf. Det är ganska säkert, att hans fackterm »ren linje»
präglats där.

BEGREPPET KVANTITATIV NEDÄRVNING FÖDS

Framgångarna torde ha stimulerat de vetenskapliga ambitionerna inom Sveriges Utsädes-
förening. År 1900 sker en viktig personalförstärkning genom att anställa fil. mag. N.
Herman Nilsson. På grund av identiska initialer och efternamn med sin chef anmodades
han av denne att ta det mer särskiljande familjenamnet Nilsson-Ehle.

I viss polemik med sin chef hävdade Nilsson-Ehle, att ren urvalförädling endast förde
fram vad som redan fanns. Framgångarna skulle försvinna så fort som inventeringen var
avslutad. Först genom medvetna korsningar skulle olika egenskaper kunna ansamlas till en
alltmer fullkomnad kulturväxt. I sin doktorsavhandling i två delar baserad på studier av
vete och havre (1909, 1911) lade Nilsson-Ehle fram den vetenskapliga grunden för kombi-
nations- och transgressionsförädling samt begreppet kvantitativ eller polygen nedärvning.

Ovetande om vetets och havrens hexaploida uppbyggnad, som skulle avslöjas först

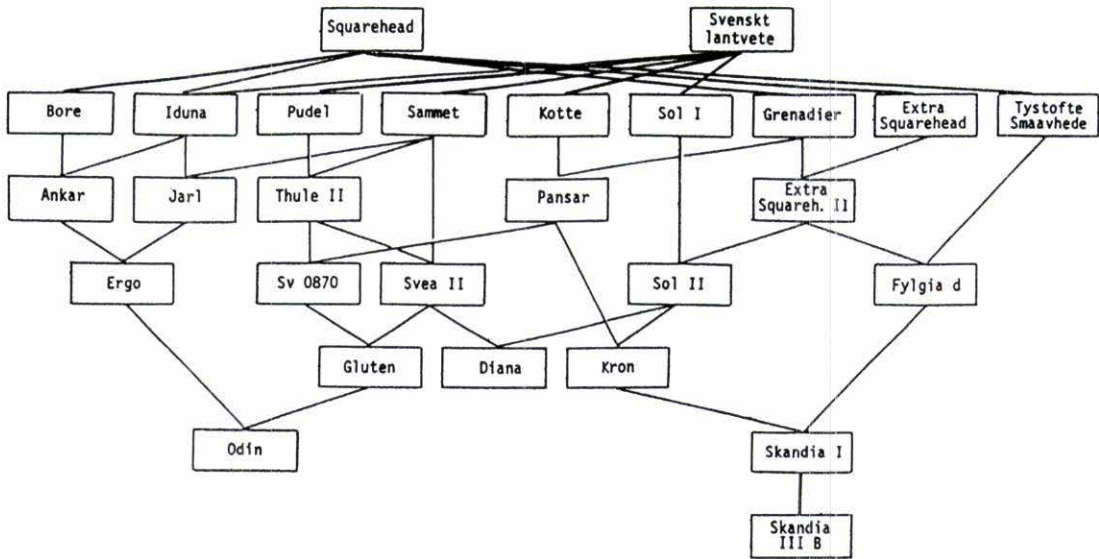


Fig. 2. Härstamning för samtliga Svalöfs höstveten marknadsförda fram till 1955. Schemat ger exempel på det successiva framstegets princip inom ett komplext men strikt begränsat växtförädlingsprogram över mer än 60 år och endast till synes utan sidosprång (Mac Key 1963).

1918, hade Nilsson-Ehle råkat studera just trefaldigt duplicerade genpar. Kvantitativ nedärvning uppfattades därför initialt inte som ett särskilt komplext system. Framför allt vid förädlingsuppgiften att inom höstvete förena den engelska Squareheadtypens högre avkastning och stråstyrka med det svenska lantvetets vinterhärdighet och bakningsförmåga blev komplexiteten uppenbar. Det successiva framstegets princip, dvs. nödvändigheten att inför ett polygent växtförädlingsprogram acceptera, att målet endast kan närmas steg för steg, fick här sin klassiska belysning. Eftersom E. Åke Åkerman redan 1916 skulle överta vete- och havreavdelningen vid Svalöf, blev det dock snarare han, som skulle bidra till den fulla förståelsen av denna princip. Fram till sin död 1954 arbetade han inom den uppsatta ramen först med stora framsteg sedan med allt mindre framgång. Den genetiska variationen tömdes successivt.

OLIKA KOMBINATIONSSYSTEM UTVECKLAS

Det är lärorikt att konstatera, att Nilsson-Ehles och Åkermans alla höstvetesorter samtliga faller inom ramen Squarehead×lantvete (Fig. 2). Detta betyder ingalunda, att de inte prövade andra genkällor för att på detta sätt vidga tillgänglig variation. Så fort de korsade utanför sitt viktigaste program, lyckades avkomman dock aldrig överträffa sin bättre anpassade, Squarehead-lantvete-baserade förälder.

Det blev vete- och havreavdelningens chef, Sven O. Berg vid Weibullsholm, som skulle komma med lösningen, hur man ytterligare berikar redan högförädlad material. Som framgår av Tabell 1 blir rekombinationspotentialen redan vid måttliga genskillnader enorm. Hanterbara populationsparceller kan därför endast ge ett ynkligt litet stickprov på de mest förekommande, dvs. de intermediära utklyvningsprodukterna.

Berg hade insett detta praktiska faktum. Såsom framgår av hans första lyckade uppläggning återgiven i Fig. 3 för han successivt in mer och mer av den bättre föräldern Ankar II:s

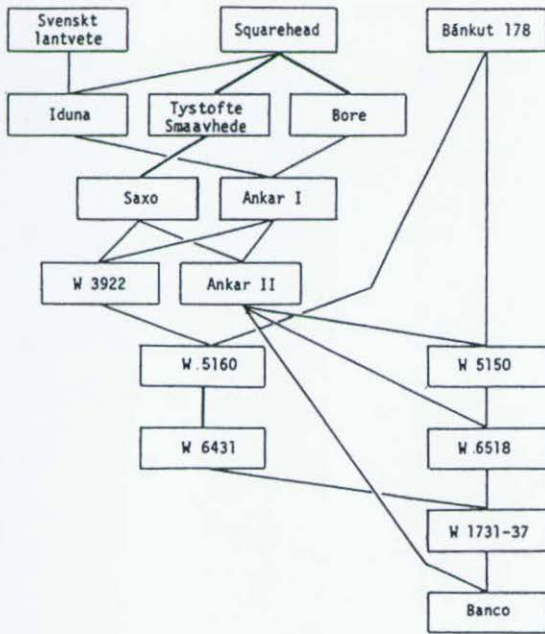


Fig. 3. Härstamning för Weibulls höstvete Banco. Schemat ger exempel på införlivandet av en begränsad mängd främmande arvs massa i ett höganpassat, inhemskt material åstadkommet genom en diskontinuerlig form av återkorsning över mer än 25 år (Mac Key 1962).

arvs massa utan att förlora alltför mycket av det önskvärda från den ungerska sorten Bánkut 178.

Den grundläggande principen hade redan 1922 lanserats av amerikanerna H. V. Harlan och M. N. Pope men inte använts på samma sätt och med samma målsättning. De kallade sin metod återkorsning och syftade mot att via upprepade, omedelbara tillbakakorsningar till ena föräldern föra över blott en enstaka, värdefull gen från den andra parten. Berg hade haft ett mycket mer komplext mål framför sig. Av kommersiella skäl avslöjade han inte sin insikt att redan vunna framsteg förutsätter, att korsningspopulationens variation på något sätt måste skjutas mot den kvantitativt värdefulla föräldern.

Det stod klart för nästa generation veteförädlare vid Svalöf, att amerikanernas och

Tabell 1. Klyvningens omfattning i F_2 vid en differens om n genpar mellan de i korsningen ingående föräldrakomponenterna samt under förutsättning av fri nedärvning

Gen-diff. n	Homozygota genotyper, 2^n	Hom. & het., genotyper, 3^n	Min. plantant. för att få varje geno- typ representerad, 4^n	Behövlig areal vid 2 mill. pl. per hektar
1	2	3	4	0,000003
5	32	243	1 024	0,0005
10	1 024	59 049	$1 049 \cdot 10^3$	0,53
15	32 576	$1 435 \cdot 10^4$	$1 074 \cdot 10^6$	537
20	1 048 576	$3 487 \cdot 10^6$	$1 100 \cdot 10^9$	$55 \cdot 10^4$
25	$3 355 \cdot 10^4$	$8 473 \cdot 10^7$	$1 126 \cdot 10^{12}$	$56 \cdot 10^7$
30	$1 074 \cdot 10^9$	$2 056 \cdot 10^{11}$	$1 153 \cdot 10^{15}$	$58 \cdot 10^{10}$

Jämförelsearealer: Gotlands totala landareal = $30 \cdot 10^4$ ha, Sveriges totala åkerareal = $35 \cdot 10^5$ ha, Sveriges totala landareal = $41 \cdot 10^6$ ha, Världens totala landareal = $15 \cdot 10^9$ ha.

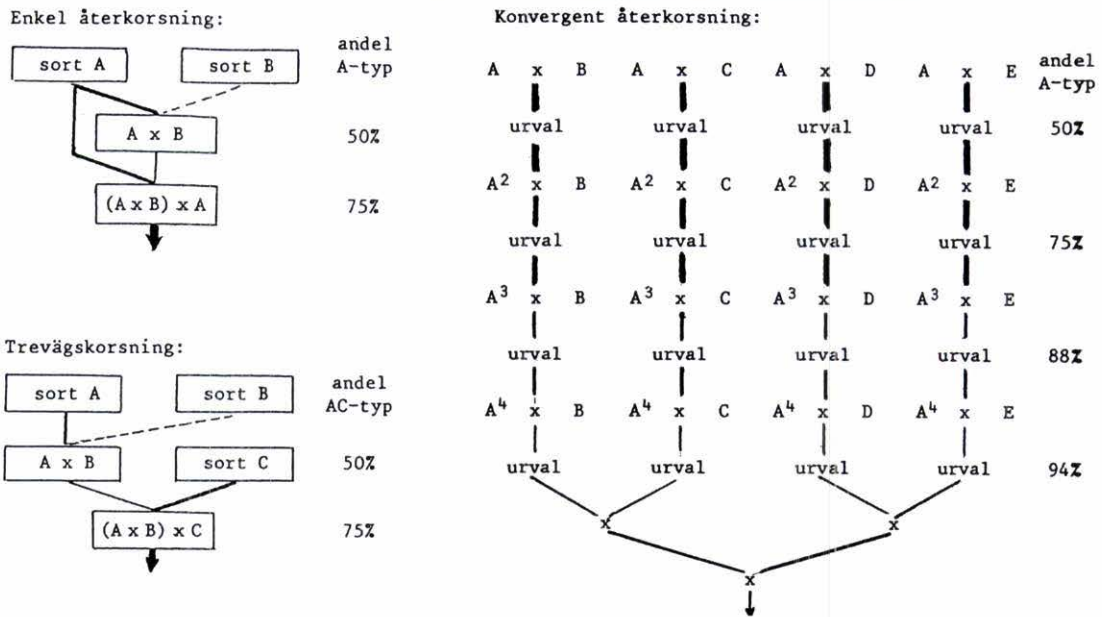


Fig. 4. Tre korsningsversioner syftande till att överbetona arvs massa från visst håll till avkomman. I övrigt se text (Mac Key 1963).

Bergs idéer borde kunna förenas, om det såsom i polygen växtförädling gäller att skjuta variationen mot ena föräldern. Fig. 4 visar några av de delvis mycket enkla förfaranden, som framkom. Redan en enda, direkt återkorsning till i detta fall sorten A skjuter snabbt variationen i dennas riktning. Tar man begreppet höganpassad arvs massa något vitt, kan återkorsningen göras med en annan sort C även den höganpassad men något annorlunda. En dylik trevägskorsning ökar variationen utan att minska andelen välanpassad arvs massa i den erhållna korsningspopulationen. Fig. 4 återger även en konvergent återkorsning, enligt vilken gener för en komplext nedärvd egenskap kan hämtas från olika källor (sorterna B, C, D och E), bli överförda i sorten A:s arvs massa samt här till slut ansamlas.

Särskilt i början skulle de svenska växtförädlarna göra vissa metodframsteg också med korsbefruktade (allogama) växtslag. Dessa visade sig emellertid mera svårhanterliga, och de avgörande initiativen måste nog sägas mer ha kommit utifrån. Franska, tyska och walesiska växtförädlare bör här särskilt nämnas, innan amerikanerna började ta en klar ledning.

Det låg nära till hands att söka applicera de metodologiska framgångarna med autogamer även på allogamerna. Centreringen kring individurvalet följt av avkommeprövning ledde till försök med inavel och familjeförädling, dvs. strävanden att även hos allogamerna medvetet söka styra variationen åt ett bestämt och relativt snävt håll. Liksom i andra länder erfor man svårigheterna att behålla full vitalitet vid för radikal frammarsch, och än mer än för autogamerna visade det sig svårt att direkt nå ett uppsatt mål. För korsbefruktarna fanns emellertid en möjlighet att blanda olika lovande familjer till s. k. syntetiska sorter. Denna inriktning ledde Johan Rasmusson, först rotfruktsförädlare vid Svalöf och sedan chef för Hilleshög, in på att i bruksutsädet söka utnyttja heterosiseffekter, dvs. den korsningsstimulans, som kan uppstå i själva hybridgenerationen (F_1). Tillsammans med sina tyska kollegor torde han ha exploaterat denna förädlingsväg före de amerikanska hybridmajsförädlarna.

Européerna uppvisade emellertid mer kommersialimens ytlighet och förtegenhet än de statsanställda, mer forskningsinriktade amerikanerna. Dessa kan därför sägas ha varit helt tongivande vid utveckling av hybridutsäde inklusive den arbetsmässiga vinsten att utnyttja hansterilitet. Viktiga bidrag har dock även kommit från Japan, ett land som liksom de svenska sockerbetsförädlarna Olle Bosemark och Peter Bernström varit snara att till fullo utnyttja de serverade kunskaperna.

Även de viktiga metoderna för utvärdering av kombinationsvärdet hos material av korsbefruktare är något som de svenska växtförädlarna fått ta efter från i främsta rummet amerikanska och engelska initiativ. En förklaring till en relativt blek metodologisk insats på detta mer komplicerade område torde vara den svenska genetikens och växtförädlingens evolutionsbetonade inriktning. Först dagens generation av växtförädlare i Sverige har skaffat sig de biometriska, dvs. speciella, statistiska kunskaper, som fordras för en kreativ insats.

POPULATIONSBEHANDLING OCH URVAL

Då det gäller att hantera utgångsmaterial för urval, hade Hjalmar Nilsson gjort lätt för sig. Lantsorter av självbefruktande växtslag som objekt innebär blandningar av redan fixerade typer (homozygoter). Det var bara att i enlighet med den individuella avkommebedömningens princip finna plusvarianterna och föröka dem till förbättrade sorter. Korsningsförädling med samma växtslag innebär emellertid, att man först efter flera generationer av homozygotiserande självbefruktning når fram till i princip samma situation. Från det att maximal klyvning uppstår i andra generationen (F_2), måste förädlaren alltså på något sätt lotsa fram materialet till den nya typfixering, som måste ligga till grund för en godtagbar sortenhetlighet.

Det bör kanske i sammanhanget poängteras, att dagens växtförädlare funnit en väg att helt gå förbi denna över generationer löpande homozygotiseringsprocess. Könsceller har som bekant endast en enkel uppsättning kromosomer. Genom speciella behandlingar har man lyckats framställa plantor direkt ur pollen. Man kan även såsom Arne Hagberg vid Svalöv gjort i korn utnyttja en genetisk predisposition för utveckling av obefruktade äggceller. Dessa s. k. haploida plantors enkla kromosomuppsättning har därefter fördubbats antingen spontant eller på artificiell väg. Därmed har en fullständig parvis likhet åstadkommit och därmed en fullständig homozygotii. Metoden är i teorin attraktiv men är åtminstone ännu för dyrbar för ett mer allmänt bruk.

Före sekelskiftet togs inga sådana genvägar. Man upprepade helt enkelt sitt individuella planturval generation efter generation, tills man råkade på en enhetlig, dvs. tillräckligt homozygot plantavkomma. Fackmässigt går detta tillvägagångssätt under namnet kontinuerlig pedigreemetod (Fig. 5).

Man förlitade sig således helt på de enskilda plantornas utseende (fenotyp), vilket på grund av miljöns olika påverkan ingalunda säkert vittnar om deras genetiska konstitution (genotyp). Dessutom är det mer än vanskligt att på den enskilda plantans utseende kunna bedöma, hur dess avkomma skall te sig i ett tätt bestånd med avseende på avkastning etc.

Den vägvisande avkommebedömningen måste på något sätt in i bilden. Vid Svalöv började man därför komplettera det kontinuerliga planturvalet med en sådan prövning. Man sparade resterna av varje pedigreeparcell, där plantor på nytt valts ut. Detta överblivna utsäde fick användas till en utvärdering av denna parcells värde i förhållande till andras på likadant sätt tillvaratagna.

Materialet hade en tendens att svälla ut och bli synnerligen svårhanterligt, innan Nilsson-Ehle insåg, att homozygotiseringen förlöper lika fort utan upprepat urval. Han utförde därför ett första planturval i F_2 , avstod några generationer från urvalet och

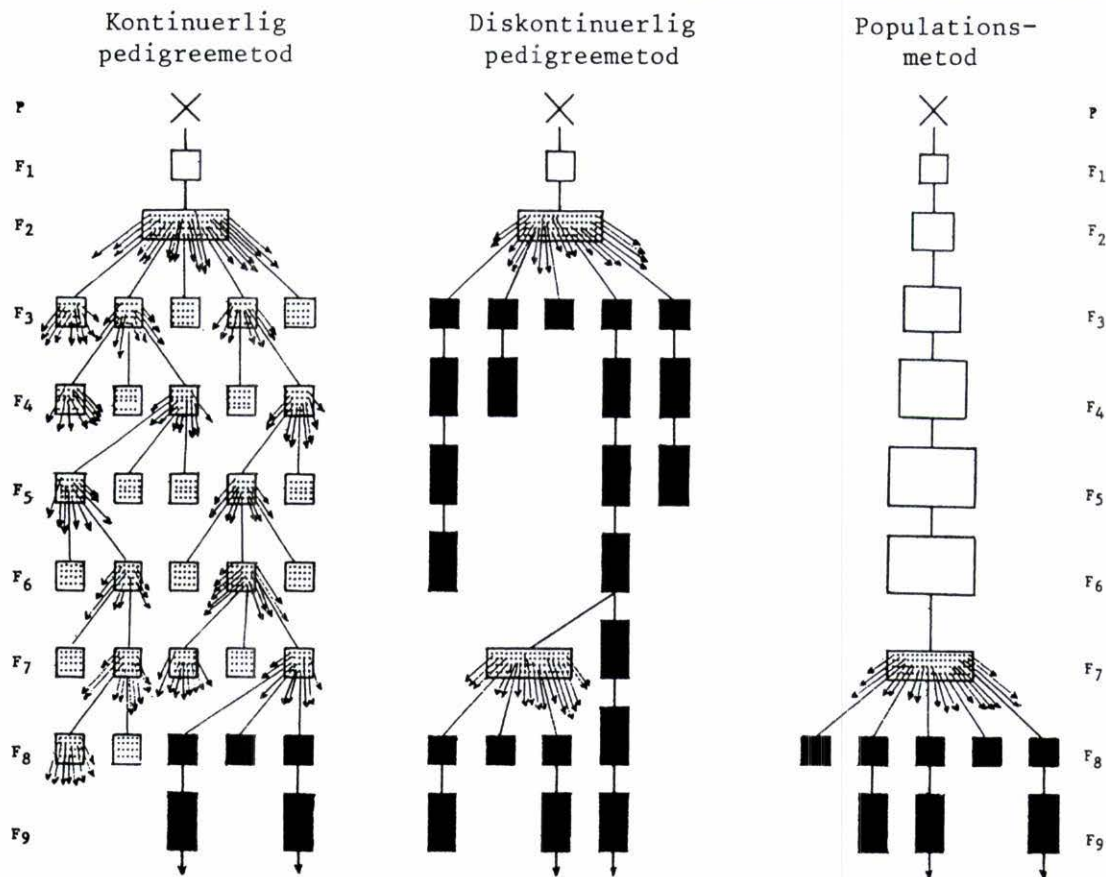


Fig. 5. Diagrammatisk återgivning av tre urvalsmetoder inom korsningsförädling med självbefruktande växtslag. Vita fyrkanter = förökningsparcell för population; prickade fyrkanter = glessådda urvalsparceller; svarta fyrkanter = observations- och avkastningsparceller. Pilar anger att flera plantor valts ut men att dessas fortsatta öde i förädlingsgången för överskådlighetens skull ej återgivits (Mac Key 1971).

koncentrerade sig i stället på utvärderingen. Med ökad säkerhet kunde han sedan gå in i de verkligen bra, fåtaligare linjerna och på så sätt begränsa omfånget i nästa urvalsrunda (Fig. 5).

Arbetsbesparingen blev avsevärd och föranledde honom att även löpa linan fullt ut. Utan att sätta in något planturval odlade han sina korsningspopulationer i oupplöst skick under de 8–10 generationer, det som regel tar för en tillräcklig homozygotisering. Väl framme stod han inför den förenklade situation, som Hjalmar Nilsson haft med sina lantsorter. Ett planturval och typen var fixerad (Fig. 5).

Det finns en hel del komplikationer med denna s. k. populationsmetod, därför att det är svårt att styra olika, ofta oönskade utgallringsprocesser. Vegetativt kraftiga typer slår lätt ut generativt bättre former i det naturliga urval, som alltid sker i en variationsrik population. Särskilt amerikanska växtförädlare har noga studerat olika komplikationer men också föreslagit hopslagning av flera korsningspopulationer, i de fall det naturliga urvalet går i rätt riktning.

Här finns påtagliga analogier med de ekologiskt-genetiska arbeten, som svenskarna Göte Turesson, Nils Sylvén, Gunnar Nilsson-Leissner m. fl. utförde kring naturligt urval i

korsbefruktande växtslag. De poängterade ståndortens betydelse för särskilt vallväxternas värdeegenskaper och använde det naturliga urvalet i en systematisk hårdighets- och resistensförädling. Olof Langlets pionjärinsatser inom skoglig proveniensforskning hör också till detta kapitel.

En genomgående erfarenhet inom växtförädling baserad på rekombination har varit svårigheten att med ett enda korsningssteg förverkliga en möjlig, polygent baserad idealrekombination mellan utvalda föräldrar. Den tidiga växtförädlingen hade gjort det successiva framstegets princip till en säker men alltför tidsödande process. Under inavelsarbetena hade man dessutom erfarit, att en för snabb och radikal urvalsprocess lätt leder till en genutarmning och därmed stopp att komma vidare. Amerikanerna H. K. Hayes och R. J. Garber började därför år 1919 pröva en form av kontinuerlig växling mellan korsning/rekombination och urval. Detta s.k. upprepade urval (recurrent selection) har främst för allogamer men även för autogamer med införd hansterilitet visat sig vara en mycket ändamålsenlig lösning på strävan att nå ett komplicerat mål utan att hamna i återvändsgränder eller utsätta sig för onödiga tidsförluster.

MUTATIONSFÖRÄDLINGEN ÖKAR SVERIGES RENOMMÉ

Redan 1901 hade H. de Vries, må vara på delvis felaktiga premisser, upptäckt mutation som ett genetiskt förändringsfenomen utanför vanlig rekombination. Han själv liksom många kolleger inklusive Nilsson-Ehle drömde nu om att även lära sig behärska denna innersta orsak till variation. År 1927 kom amerikanen H. J. Müller med åtminstone en lösning. Mutationer kunde framkallas med röntgenstrålar. Atomfysikens utveckling bjöd snart på andra joniserande strålformer som neutroner och gammastrålar samt möjligheter att via isotoper föra in små strålningskällor i växten. Forskning kring kemisk krigsföring skulle snart anvisa mutagena ämnen med senapsgas som först bland de mer effektiva, s. k. alkylterande substanserna.

Nilsson-Ehle bad sin lärjunge Åke Gustafsson ta hand om den svenska mutationsförädlingen. I början gick det trögt, men när man efter världskrigets slut ville se en fredlig användning av de farliga processer man utvecklat, kom mutationsförädlingen i medvind. Under sent 1940-tal och 1950-talet byggdes ett imponerande forskarteam upp med teoretiker som Lars Ehrenberg och Gunnar Ahnström vid Stockholms högskola och samtliga skånska växtförädlingsstationer inblandade. Svensk växtförädling kom åter i blickpunkten.

Gruppen utvecklade ett brett intresseregister. Man studerade mutationsfenomenet som sådant, olika mutagensers egenskaper samt möjligheten att rikta mutationsprocessen. Vid sidan om genmutationer användes kromosommutationer för att ändra på kromosomernas individuella och inbördes uppbyggnad (chromosome engineering). Mutationer användes för att studera arvsmechanismer, som identifikationsmarkörer och förklarare av taxonomiska sammanhang. Defektmutationer utnyttjades för att spåra biologiska processkedjor.

En central frågeställning gällde naturligtvis de inducerade mutationernas värde för praktisk sortframställning. Genom studier i olika växtkammarmiljöer samt införlivning av mutanter i korsningsförädlingen strävade man efter att förstå en mutations värde i relation till sin yttre såväl som till sin inre miljö. Det blev dessutom en växtslagsmässigt bred uppläggning, även om vete (Fig. 6), ärt och framför allt korn kom att dominera bilden.

Även om flera sorter uppkommit direkt eller via korsning indirekt ur inducerade mutationer, kan den företagsekonomiska lönsamheten av mutationsförädling knappast sägas ha motsvarat ursprungliga förväntningar och gjorda insatser. Metoden har sina speciella förtjänster, är definitivt en viktig väg för växtförädlingen men har kommit att bli nedtonad till mer rätta dimensioner.

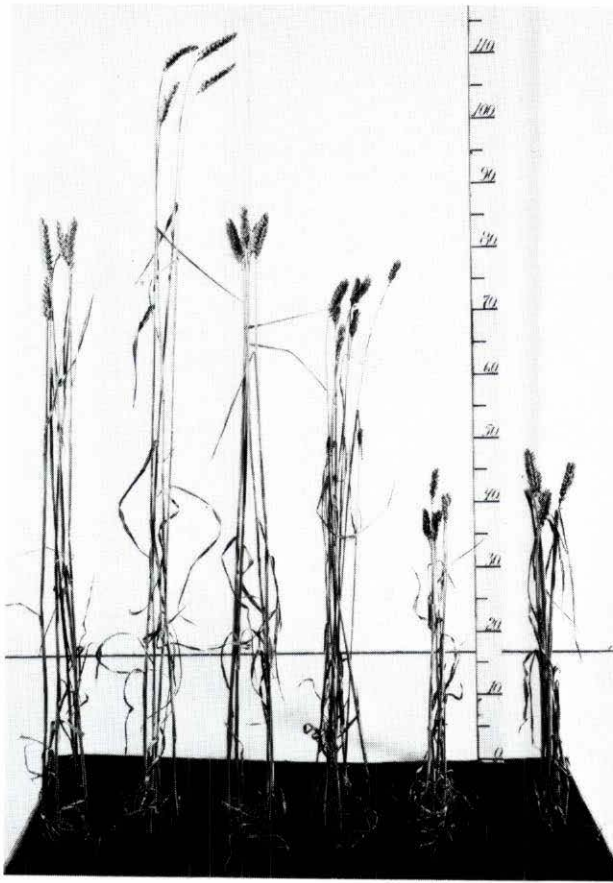


Fig. 6. Planta nr 2 från vänster representant för modersorten Skandia IIIA höstvet. Till vänster om denna kortstråig, stråstyv, röntgeninducerad mutant med oförändrad axtyp, till höger fyra med associerad axthet (Mac Key 1954).

SVENSK POLYPLOIDIFÖRÄDLING

Samma hausse med efterföljande avmattning har också gällt för arbeten att skapa nya arvmönster genom fördubbling av kromosomantalet. Detta kan göras på i princip två olika sätt. I ena fallet fördubblas en arts kromosomuppsättning till s. k. autopolyploidi. I andra fallet sammanförs två relativt närbesläktade arters samtliga kromosomer till en syntetisk produkt, en allopolyploid. Gränsdragningen är ingalunda skarp, men välbalanserade representanter karakteriseras av olika nedärvningssystem. Den avgörande skillnaden ligger i att typiska allopolyploider vid könsdelaingen (meiosen) har en kromosomparning och därför ett nedärvningsmönster analogt med de diploida ursprungstypernas. Hos autopolyploiderna är de adderade kromosomparen lika, varför de kan fritt rekombinera sig. Hos en tetraploid kan alltså fyra kromosomer rekombineras med varandra slumpvis, hos en hexaploid sex kromosomer osv. Man talar om en disomisk kontra polysomisk nedärvning. I naturen, där man beräknat att 70–80% av alla högre växter någon gång i sin utveckling genomgått någon form av polyploidi, har autopolyploidi haft svårare att nå generativ balans än allopolyploidi.

När man på slutet av 1910-talet började få klart för sig att kromosomfördubbling inneburit en viktig huvudväg i växtriketens evolutionsmönster, hägrade möjligheten att även kunna bemästra denna teknik. Detta så mycket angelägnare som polyploidi i måttlig grad oftast medför dimensionsökningar (Fig. 7).

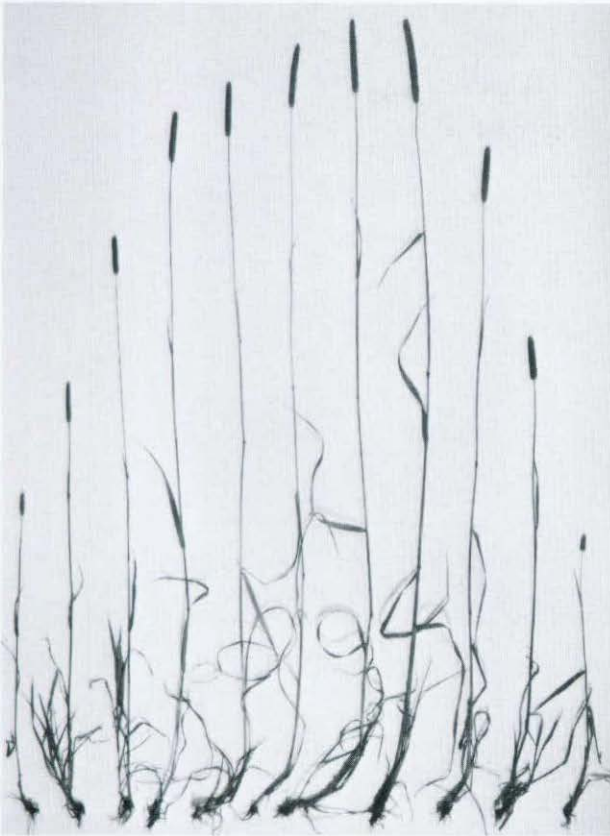


Fig. 7. En polyploid serie av timotejplantor med kromosomantal från 21 till 91 i olika multiplar av 7, illustrerande en successiv dimensionsökning, en optimumnivå och därefter en nedgång i storlek (Levan 1948).

Först visste man inte riktigt, hur man skulle göra. Man prövade med liten lycka temperaturchocker, man fann att tvillingfrön kunde ha oregelbunden kromosomfördelning osv. Nilsson-Ehle var dock optimist och fick till stånd ett kromosomlaboratorium vid Svalöf 1931 med Arne Müntzing som föreståndare, efter 1939 ersatt av Albert Levan.

Först 1937 blev det fart genom att A. F. Blakeslee och O. J. Eigsti i USA upptäcker den fortfarande vanligaste metoden för kromosomförökningsmetoden. Alkaloiden colchicin extraherad från tidlösa befinner förhindra cell- men inte kromosomdelning och utlöser därigenom i enskilda celler polyploidi. Den nye systematik- och genetikprofessorn Göte Turesson vid Lantbrukshögskolan i Uppsala och hans medarbetare docent, sedermera professor Hedda Nordenskiöld blir nu lika intresserade och svenska polyploidiseringar kommer nästan som på löpande band. Åter blir Sverige om ej direkt tongivande så dock bland de främsta nationerna.

Det visade sig snart, att det var betydligt lättare att framställa polyploider än att få dem helt funktionsdugliga. Steg för steg fick man lära sig, hur efterarbetena måste läggas upp och att det absolut största bekymret var att uppnå en tillfredsställande frösaättning.

Autopolyploidi på självbefruktare blev det definitiva nederlaget, främst med korn, ärtor och vicker som försöksobjekt. Allopolyploidi kopplad till självbefruktning har visat sig väsentligt mer löftesrik, men framstegen är svårköpta. I hundra år har man kämpat med rågvetet med svensk insats främst av A. Müntzing. Växtsätt och fertilitet har blivit tillfredsställande (Fig. 8), men fortfarande innebär alltför skrupna kärnor ett problem särskilt i vårt kyliga klimat. Medan vi fortfarande står utan storskalig odling, odlas rågvete



Fig. 8. Rågvetet har genom sina stora ax förutsättningar att bli en allt intressantare gröda.

på ca 1 miljon hektar i varmare länder. Särskilt framgångsrika rågveteödlare finner man i Ungern, Spanien, Polen, Kanada och Mexiko.

Korsbefruktande växtslag har varit väsentligt lätthanterligare. Till stor del har detta berott på att dessa växtslag själv ombesörjer »recurrent selection» sedan man insett, att varje polyploidisering måste ges bredd för att skapa variation. Ett system med ett ökat och ofta dubblat genantal kräver ett nytt mönster för samspel. Eftersom autopolyploid i samband med korsbefruktning ökar tendens till heterozygoti och därmed heterosis, är det kanske inte så underligt, att man mycket snabbt lyckats producera vegetativt högavkastande typer av denna kategori. Svenska insatser gäller främst klöver (Fig. 9), rova och triploid sockerbeta. Generativ balans har åter visat sig svårt att uppnå, varför fröproduktionen har förblivit ett problem i t. ex. klöver. Samma komplikation möter man vid framställning av tetraploid råg.

Framställning av allopolyploida korsbefruktare innebär inte heller en helt bekymmerslös väg. På trädgårdssidan har vinkrusbäret, smulgubben, päpplet etc. inte velat slå igenom, medan Gösta Olssons upprepning i Svalöf av den naturliga allopolyploiden raps/kålrot ur ryps/rova \times kål lyckats mycket bra. Syften med denna resyntes har varit att föra över intressant arvs massa från de båda diploida föräldrarterna till den genetiskt snävrare rapsen.

BEVARANDE AV GENETISK VARIATION

Allopolyploid i rapsen som exempel visar, hur isolering från genetisk variation kan ske, i detta fall på grund av en uppkommen korsningsbarriär, när en ny kromosomfiguration uppstår. Typfixering genom ett enkelt individurval ger i princip samma effekt, därför att det betyder ett avskärmade från den allmänna variationen och därmed från en förnyelse. Massurvalet har alltid den fördelen, att viss variation bevaras och därmed även

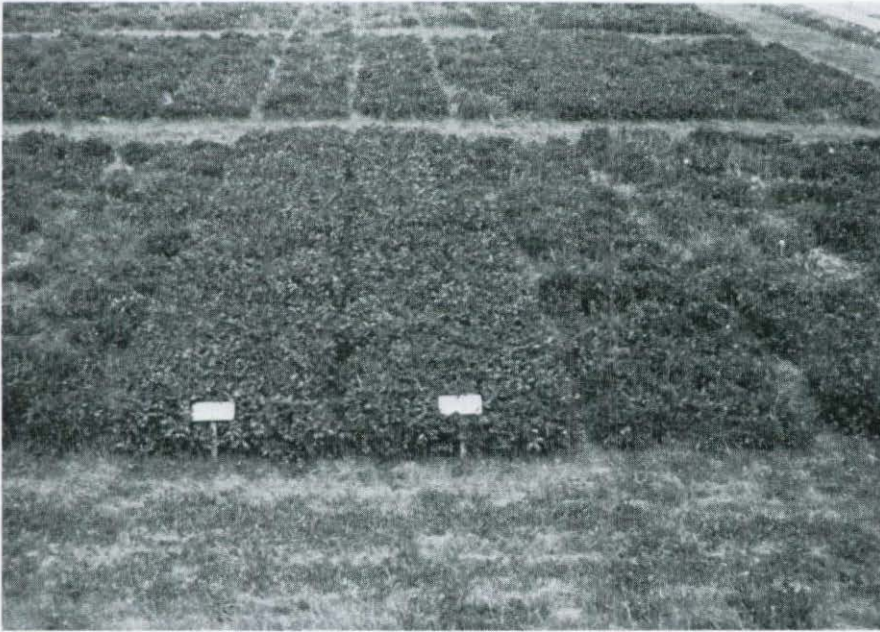


Fig. 9. Parceller av två tetraploida rödklöverlinjer omgivna av diploider. Polyploidiförädlingen innebär ofta ökad vegetativ produktion men har svårt att lösa fertilitet och därmed tillfredsställande fröskörd.

chans för rekombination och vidareutveckling. Under hela den mer aningslösa domestiseringsprocessen samt i tidig växtförädling, då man ännu inte förstod korsningarnas innebörd, var massurval således en korrekt åtgärd. Att applicera individuellt urval skulle ha betytt mer eller mindre tvärstopp i utvecklingen.

Modern växtförädling vill emellertid ha det just så. Variation innebär nämligen också selektiv konkurrens. Enhetlighet betyder däremot konkurrens på lika premisser, vilket tillåter överbetoning av ekonomiskt viktiga delar av plantan till förfång för allmän konkurrensförmåga. Dvärgformer av stråsäd innebär t. ex. mer satsning på kärna än på halm och är därför i gynnsamma miljöer högre kärnavkastande. I blandbestånd trängs de tidigt ut just på grund av sin påvra vegetativa utveckling.

Framsteg med hjälp av enhetliga sorter betyder emellertid, att odlarna överger de gamla lantsorterna och därmed uppstår automatiskt en allmän variationsförlust. Växtförädlaren slår alltså i princip undan förutsättningarna för vidare framsteg, som just måste bygga på att genetiska resurser finns att tillgå.

Redan på 1920-talet hade ryssen N. I. Vavilov klarlagt, att variationen hos de flesta kulturväxter uppvisade ett karakteristiskt mönster. Han urskiljde åtta mångformighetscentra belägna i de varmtempererade och tropiska klimatzonerna, från vilka variationen periferiskt avtog i alla riktningar. När växtförädling via individurval vann allmänt erkännande i det marginellt belägna Nordeuropa, blev generosionen därför ingen allvarlig begränsningsfaktor. Det var först, när lantsorterna i de mer variationsrika områdena ersattes av enhetliga sorter som hot om en förlamande generosion framstod tillräckligt klart. Takten med vilken omsättningen av sorter skedde kan illustreras av att nya dvärgsorter av vete och ris bara i Asien erövrade 13,5 miljoner hektar inom loppet av fem år.

I den gröna revolutionens spår följde därför en intensiv uppbyggnad av genbanker, i vilka den naturliga variationen bland kulturväxterna skulle bevaras. En internationell

topporganisation, International Board for Plant Genetic Resources (IBPGR), har framgångsrikt stimulerat insamlingsexpeditioner, upprättandet av regionala genbanker, utarbetat standardiserade klassifikationssystem för olika växtslag samt börjat via datornät skapa den tillgänglighet, som växtförädlarna behöver. Så finns t. ex. i 20 europeiska länder plus Etiopien över 50.000 prover av korn inlagrade och katalogiserade i ett koordinerat datorsystem.

Samarbete och planerad insats- och ansvarsfördelning är absolut nödvändiga med hänsyn till storleken av en bevarandeuppgift av detta slag. Även om de verkligt viktiga kulturväxterna är relativt få, finns det dock inemot två tusen olika arter, som människan på något sätt eller på något håll funnit odlingsvärda. Är de inte utsatta för växtförädlares uniformitetssträvanden, är de hotade för sin existens just genom förkärleken för de mer framgångsrika. I en situation, där nya användningsområden för överproducerande åkrar är aktuell, skulle en sådan utarmning leda till ökade svårigheter att finna en lösning.

Det svenska bidraget går via ett nordiskt samarbete. Alltsedan 1979 finns i Nordiska ministerrådets regi en Nordisk genbank förlagd till Alnarp. Förutom ansvaret att bevara material anpassat för vårt nordliga läge, har denna genbank påtagit sig rollen som central genbevarare för ärt- och kornmutanter.

DEN GENTEKNOLOGISKA ERAN

Mutationsförädling i gammal tappning och genkonservering är båda vägar att säkra den variation, på vilken fortsatta framsteg inom växtförädling måste bygga. Sedan J. D. Watson och F. H. C. Crick år 1953 kom med en hållbar modell över hur geners byggnadsstenar är hopfogade och hur gener kan reproducera sig själva, har nya möjligheter uppdragats. Med rasande fart har konsten att på olika sätt manipulera med DNA utvecklats. Här råder idag de stora förväntningarna.

Nästan rutinmässiga applikationer och praktiska resultat finns redan för mikroorganismernas del, även om flera hemligheter återstår att lösa. På växtområdet är man inte lika långt framme. Man kan dock sägas ha fått ett fast grepp men saknar erfarenhet för att kunna avgöra den praktiska realiteten, det företagsekonomiskt försvarsbara.

Jämfört med djur och människor har växterna vissa intressanta fördelar. För ett stort och ständigt ökande antal växter behärskas idag konsten att från en frilagd, ensam cell (en protoplast) kunna utveckla en fullvuxen planta. Viktiga, svenska insatser inom detta specifika område har utträttats genom professor Tage Eriksson och hans skola. Denna konst har fört ner hanterligheten vad gäller hela DNA-tekniken till samma fördelaktiga nivå, som gäller för mikroorganismerna. För dessa utarbetade metoder kan därför i hög grad överföras. De högre växternas mer komplicerade genfunktioner och genspel ställer dock forskaren inför ökade problem.

Hantering av protoplaster tillåter vegetativ förökning (kloning) men är samtidigt en källa till variation (soma-klonal variation) liknande den från traditionell mutationsinduktion. Genom att få protoplaster från samma art eller olika arter att smälta samman har man även fått en ny väg för framställning av auto- och allopolyploider. I det senare fallet kan den s. k. somatiska hybridiseringen göras avsevärt vidare än den sexuella hybridiseringen, eftersom man kringgår de artbarriärer, som utvecklats innanför hela den sedvanliga reproduktionsapparaten. Då endast moderplantans cytoplasma med vissa genetiska egenskaper överförs vid sexuell korsning, medan båda fusionsparterna bidrar i lika mån vid en somatisk hybridisering, blir konsekvenserna ej identiska. Det är även fullt möjligt att åstadkomma hybrider bestående av cellkärna från ena parten och cytoplasma från den andra. Dessa s. k. cybrider kan bl. a. leda till hansterilitet av värde för den tidigare omnämnda hybridförädlingen.



Fig. 10. Två uppklonade plantor från en somatisk primärhybrid mellan potatis och tomat. Genom att kromosomförluster omedelbart sätter in, har de två pomatplantorna fått olika utseende (foto G. Melchers).

För själva fusionsprocessen finns det inga gränser. Man har t. o. m. fått celler från växt och människa att smälta samman. En sådan fusion kollapsar omedelbart, andra som mellan korn och sojaböna efter några få celledelningar, mellan vete och majs litet senare, medan protoplastfusion mellan potatis och tomat kunnat föras fram till fullvuxen hybrid, redan döpt till pomat. I senare fallet har harmonien mellan de ingående kromosomuppsättningarna inte varit så mycket bättre. Kromosomutstötningar sker snabbt. Fig. 10 visar två direkt från primärhybriden uppklonade plantor av pomat, vars olika utseende just beror på dessa kromosomförluster.

Det sätts alltså gränser för djärvheten i artsynteser med hjälp av somatisk hybridisering via protoplaster. Det är ännu oklart, om man med allopolyploidi som mål verkligen kan gå mycket längre än med sexuell korsning. Särskilt sedan man lärt sig att odla ofullkomna hybridembryo på artificiellt medium och därmed kringgått ett viktigt korsningshinder, ter sig detta tillvägagångssätt lika användbart. Våra sädeslag har visat sig hittills inte vilja hanteras via protoplasttekniken, men på sexuell väg har man redan lyckats korsa vete \times korn, korn \times råg, vete \times kvickrot osv.

Ju mer släktskapsmässigt avlägsna arter som sammanförs, ju större blir som regel problemen med att nå kromosomal balans. Redan med rågvetet har svårigheterna varit

avsevärda. Man ser därför ofta den sexuella såväl som den somatiska hybridiseringen enbart som en väg att sammanföra två arters arvs massa samt att under sönderfallet söka rädda över någon viss värdefull gen från den ena arten till den andra.

När dylika främmande artöverföringar gjordes tidigare, var detta tillvägagångssätt en nödvändighet. Med modern DNA-teknik kan man förenkla det för sig genom att redan från början endast söka inkorporera den del av arvs massan, som intresserar. Detta kan ske genom att mer eller mindre lita till slumpen eller genom att helt söka styra överföringsprocessen. I senare fallet använder man sig av någon bärare (vektor) av den för överföring utvalda genen. För ändamålet kan vissa virus användas, men för närvarande är några bakterier inom släktet *Agrobacterium* de mest populära. De har för sin del redan löst problemet, och det går därför att åka snålskjuts.

Bakterierna besitter ett litet ringformat DNA-element, en s. k. plasmid, som bakterien vid närkontakt kan sända in i kärnan hos den angripna värdväxtcellen. Väl inne, avsnörs en del av plasmidens DNA, den s. k. T-regionen. Denna innehåller instruktioner för två för parasiten viktiga funktioner. Den ena ger DNA-segmentet förmåga att öppna någon punkt i växtcellens kromosomer och kila in sig där. Den svarar således för att en inkorporering sker. Det är denna förmåga, som intresserar oss. Den andra funktionen innebär förmåga att påverka värdcellens celldelningsmekanism och på så sätt initiera en tumörbildning med bl. a. klara fördelar för parasitens eget näringsupptag. Denna funktion passar däremot inte oss, och man har också lyckats eliminera den. Med sedvanlig hybrid-DNA-teknik sätter man i stället in en för överföring önskad gen i denna manipulerade Ti-plasmid. Successivt har olika varianter av Ti-plasmiden konstruerats, vilka ensamma eller i samarbete kan garantera en ökande effektivitet.

Med denna metodik har man redan hunnit att föra över gener från växt till växt, från bakterie till växt och t. o. m. från människa till växt. Det är inte alltid effekten blir den avsedda. Genen kan inte fås att fungera, kan hämmas i sin funktion i den nya genmiljön eller dess produkt bryts ner av något redan befintligt enzym hos mottagaren. Successivt lär man sig av dessa komplikationer och förstår allt bättre, hur man skall komma förbi olika hinder i vägen.

De projekt, som nu bearbetas vid olika institutioner, ger en uppfattning om vad som kan väntas. Flera av dessa program går ut på att stärka växternas självförsvar mot olika skadegörare. Så vill man söka skydda växter genom att överföra vissa antibakteriella proteiner, som utvecklats hos olika insekter. I den andra riktningen har man hittat toxinproducerande gener hos bakterier, som dödar insekter. En sådan gen är redan överförd till tobak från *Bacillus thuringiensis* och är effektiv mot insekter tillhörande *Lepidoptera*, inom vilken grupp flera skadeinsekter finns representerade. Man arbetar även med att föra över vissa virusrelaterade DNA-sekvenser till växtens arvs massa, då man funnit att detta väsentligt mildrar angreppsbilden. Det är alltså uppenbart, att överföring av resistensgener från en växt till en annan inte är de enda möjligheterna.

Ett annat omhuldat tema rör överföring av resistens mot nya typer av herbicider med bred verkan. Systemen som sådana hämtas från bakteriernas värld. Här bekriagar man varandra genom produktion av toxiner (antibiotika) och reagerar genom att utveckla förmåga att enzymatiskt bryta ner dessa. Vissa av dessa relationer är inställda på metaboliska processer, som även är kritiska för växter. Överförda hit bildar de således system, där endast en växt med ifrågavarande detoxifieringsgen slipper undan. Ett par system av denna typ är redan utnyttjade inom växtförädlingen.

Karakteristiskt för dessa nya former för gentillskott är att de åtminstone hittills begränsats till enkel nedärvda gener, vars effekt varit tydlig att följa. Det är svårt att sia, om detta blir den nya DNA-teknikens begränsning eller om även polygena system skall kunna påverkas denna väg.

Vägen till ett brett utnyttjande av DNA-tekniken är dock lång. Än saknar vi i stor utsträckning upplysning om det exakta genreglaget bakom en viss egenskap. När vi vet det, måste generna nog lokaliserats till sina positioner i kromosomerna. Genernas uppbyggnad måste vara så i detalj kända, att de exakt kan biokemiskt identifieras. Det gäller här att leta bland 50 till 100 tusen olika gener i ett DNA, som till största delen består av upprepade sekvenser och därför svårt att hitta i.

Har vi bara alla dessa kunskaper, står även andra vägar öppna. Så förfogar molekylärgenetiker över genmaskiner, som kan användas för att bygga helt nya gener eller bygga om gamla. Det gäller bara att veta hur.

Allt detta gör, att DNA-tekniken knappast kan ta över från mer konventionell växtförädling. Varken här eller gentemot genbankernas formmångfald är det fråga om alternativ utan om komplement. Endast genom en stark integrering kan de vetenskapliga bragderna mynna ut i praktiska resultat.

