

TERESA HULEWICZ
Akademia Rolnicza w Lublinie

WPŁYW MATECZNY NA KSZTAŁTOWANIE SIĘ CECH POTOMSTWA U ROŚLIN WYŻSZYCH

Badania nad mechanizmem dziedziczenia się cech uwarunkowanych przez geny i mających swe siedlisko w cytologicznie łatwych do zidentyfikowania chromosomach pozwoliło na bardzo dokładne poznanie tych zjawisk. W wielu roślinach, zwłaszcza uprawnych, określono nie tylko liczbę genów i sposób przekazywania się przez nie szeregu cech, ale ustalono tzw. mapy chromosomów, na których poszczególne geny zostały dokładnie zlokalizowane (np. u jęczmienia, kukurydzy, pszenicy, pomidorów itp.). Rozwijające się coraz intensywniej badania biochemiczne umożliwiły ponadto rozszyfrowanie bezpośredniej roli genów w powstawaniu szeregu substancji chemicznych występujących w roślinach, takich jak alkaloidy, barwniki, niektóre związki trujące (np. HCN) lub ich prekursorzy i enzymy. W przypadku uwarunkowania cech (głównie użytkowych) przez większą liczbę genów (geny polimeryczne) opracowano pewne parametry statystyczne umożliwiające ocenę stopnia odziedziczalności, czyli przekazywania się jakiejś cechy na potomstwo.

W przeciwieństwie do niezwykle szybko postępującego rozwoju badań nad dziedziczeniem cech mających swe siedlisko w jądrze, mechanizm przekazywania się właściwości organizmu poprzez czynniki cytoplazmatyczne nie został, jak dotychczas, tak dokładnie poznany. Klasyczne prace Rennera (26), a następnie Michaelisa (21, 22) dotyczące roślin wyższych zwróciły uwagę na to ważne zjawisko, najlepiej jednak problem ten rozpracowano na organizmach niższych, głównie jednokomórkowych i grzybach.

W cytoplazmie znajduje się szereg organelli, które wg niektórych autorów nie powstają w komórce *de novo*, lecz przez podział i w związku z tym mają one charakter ciągły, mogą więc być przekaźnikami różnych cech dziedzicznych. Należą do nich przede wszystkim mitochondria i plastydy, zawierające podobnie jak i chromosomy kwasy dezoksyrybonukleinowe (DNA) oraz rybonukleinowe (RNA), a ponadto lizosomy, episomy (u bakterii) i centriole.

Badania Jinksa (13, 14) wskazują jednak na możliwość odnawiania się struktur cytoplazmatycznych podczas rozmnażania płciowego, co stwierdzone zostało na *Aspergillus nidulans*. Opisano też proces rozpadu mito-

chondriów podczas dojrzewania komórki jajowej i powstawania ich następnie z pęcherzyków błony jądrowej. Zanikanie utworów cytoplazmatycznych w trakcie formowania się komórki jajowej lub po jej zapłodnieniu jest więc swoistym procesem redukcji liczby tych utworów, podobnie jak to ma miejsce z redukcją liczby chromosomów.

Obecność w mitochondriach i plastydach kwasów nukleinowych wskazuje niewątpliwie na ich istotną rolę w przekazywaniu się cech dziedzicznych. Granick (10) stwierdził, że w chloroplastach ilość RNA wynosi 2—3% suchej masy. Kwasy nukleinowe zlokalizowane są w pierwotnym granum chloroplastu, natomiast w stromie nie udało się ich wykazać. DNA w chloroplastach odtwarza się przez replikację, podobnie jak w chromosomach, ma on jednak odrębną budowę niż DNA-chromosomowy. Stwierdzono ponadto, że w plastydach znajdują się rybosomy, odgrywające dużą rolę w syntezie enzymów, warunkujących wytwarzanie skrobi i chlorofilu. Kwasy nukleinowe stanowią więc integralną część plastydów.

U roślin wyższych znanych jest szereg mutacji chlorofilowych powodujących zmianę zabarwienia liści, od form zupełnie pozbawionych barwnika (albinotycznych), poprzez różne odcienie żółte i formy plamiste, aż do normalnego zabarwienia. Stwierdzono, że poszczególne mutanty są uwarunkowane nienormalnym rozwojem chloroplastów. I tak u mutantów *albina* rozwój chloroplastów zostaje zahamowany w najwcześniejszym stadium, u mutantów *xantha* blokada syntezy chlorofilu może następować w różnych etapach powstawania chloroplastów na skutek zaburzeń przyłączeniu się lamelli w grana, a u mutantów *lutescens* chloroplasty rozpadają się w późniejszym etapie rozwoju (33). Wszystkie te zmiany mutacyjne w chloroplastach uwarunkowane są przez geny, a rozszczepienia zmutowanych cech wykazują ściśle mendlowskie stosunki, przy czym dziedziczenie ma charakter monomeryczny.

Niezależnie jednak od uwarunkowania rozwoju chloroplastów przez geny, zjawisko niemendlowskiego dziedziczenia barwy liści występuje przy tzw. mozaikowości roślin, tzn. u osobników posiadających białe i zielone sektory. Zostało ono już dawno zbadane na *Mirabilis jalapa* przez Corrensa i Wettsteina (7) i wykazało fakt przekazywania się chloroplastów przez roślinę mateczną, a więc fenotyp roślin potomnych podobny był zawsze do matki, niezależnie od tego z jakiej rośliny pochodził pyłek użyty do krzyżówki. Bauer (2) uważał zmienność plastydów za efekt mutacji, Correns natomiast dopatrywał się przyczyny powstawania pstrolistności w labilności cytoplazmy. W stanie normalnym rozwój plastydów przebiegałby prawidłowo, natomiast stan anormalny powodowałby zahamowanie rozwoju chloroplastów.

Barwa i rozwój chloroplastów są uwarunkowane zarówno poprzez czynniki jądrowe, jak i plazmatyczne. Istnienie obok siebie w tej samej komór-

ce chloroplastów normalnych i bezbarwnych wskazuje natomiast na dodatkowe uwarunkowanie ich cech od zawartej w nich samej informacji genetycznej.

Ostatnie badania Tilney-Bassett (30) sprecyzowały dokładniej dotychczasowe poglądy na przekazywanie się cech mozaikowości liści. Autor stwierdził, że cecha ta uwarunkowana jest zarówno przez same plastydy, jak i przez geny (Pr_1 i Pr_2). Główna kontrola nad dziedziczeniem zabarwienia plastydów spowodowana jest jednak przez formę mateczną. Nieoczekiwane odchylenia od rozszczepienia jednoczynnikowego mogą być spowodowane tym, że gen Pr_2 jest letalny lub semiletalny w obecności zmutowanych plastydów.

Analiza dziedziczenia cytoplazmatycznego polega na stosowaniu tzw. krzyżówek zwrotnych ($A \times B$ i $B \times A$), gdyż cytoplazma przekazywana jest przede wszystkim przez matkę. Wprawdzie zdarzają się również przypadki, że obok komórki jajowej również i gameta męska wnosi do zygoty pewną ilość cytoplazmy, a z nią np. protoplastów, ale liczba ich jest bardzo nieznaczna. Dziedziczenie cytoplazmatyczne jest więc głównie dziedziczeniem matecznym i stąd krzyżówki zwrotne dają w potomstwie inne efekty niż przy dziedziczeniu cech uwarunkowanych jądrowo, gdzie genotyp potomstwa jest niezależny od kierunku krzyżówki.

Różnice w fenotypie potomstwa przy krzyżówkach zwrotnych nie mogą być jednak wystarczającym dowodem na dziedziczenie warunkowane przez plazmon. Na przykład przy preferencyjnym podziale chromosomów w trakcie makrosporogenezy, przy wspomnianym już przekazywaniu pewnych utworów cytoplazmatycznych przez gamety męskie (np. plastydów u *Pelargonium zonale*), przy krzyżówkach odległych, w których obcy gatunkowo genom może niejednakowo reagować na różną cytoplazmę formy matecznej i wreszcie przy filozoficznym wpływie matki na potomstwo. Jak widać z tego, badanie zagadnień związanych z dziedziczeniem cytoplazmatycznym nie jest łatwe, gdyż musi uwzględniać szereg różnorodnych zjawisk.

Ważnym dowodem pozajądrowego przekazywania się cech są nieregularne (niemendrowskie) rozszczepienia. Jako przykład przytoczyć można mutant „petite” u drożdży i typ „conidial” i „red” u *Aspergillus*. Również rozszczepienia w tkankach somatycznych u roślin często nie są uwarunkowane czynnikami jądroowymi, a są spowodowane losowym „rozsortowywaniem” się plastydów.

Rozszczepienia o charakterze cytoplazmatycznym wykazują tzw. heteroplazmony, czyli organizmy lub komórki o zróżnicowanej dziedzicznie cytoplazmie. Powstawanie nowych rekombinantów może mieć miejsce, podobnie jak przy dziedziczeniu jądrowym. Zjawisko to uwarunkowane jest rozchodzeniem się utworów cytoplazmatycznych do komórek potom-

nych. Oczywiście, że stosunek rozszczepień poszczególnych fenotypów jest wówczas zmienny i nie podlega prawom Mendla.

Podobnie jak i w substancji jądrowej, mogą również i plazmonie zachodzić zmiany dziedziczne. Mutantem takim jest wspomniana forma „petite” drożdży nieposiadająca zdolności oddychania i rozwijająca się bardzo wolno na pożywce. Można ją indukować sztucznie przy pomocy barwinków akrydynowych, przy czym częstotliwość tej kierunkowej mutacji może wynosić przy odpowiednim stężeniu długości okresu traktowania, aż do 100% komórek. Przy mniej intensywnym działaniu część komórek zmutowanych może powrócić do stanu pierwotnego. Wynikałby stąd wniosek, że plazmon jest mniej stabilny jak genom i łatwiej ulega zmianom pod wpływem środowiska. Powstałe u niego zmiany są również mniej trwałe.

Nie mniej system przekazywania się cech dziedzicznych przez plazmon jest bardzo precyzyjny. Podobnie jak proces mejozy redukuje liczbę chromosomów do połowy, przy połączeniu się gamet następuje wg Jinksa (13) niszczenie plastydów pochodzących z jednej z gamet. W ten sposób następuje wyrównanie liczby utworów cytoplazmatycznych do normalnej, właściwej danemu organizmowi ilości. Jinks rozważając istotę dziedziczenia pozachromosomowego dochodzi do ciekawego wniosku, że charakter i rola pewnych utworów cytoplazmatycznych zbliżona jest właściwościami do wirusów. Cząsteczki Kappa u *Paramecium*, czynniki SR, powodujące letalność osobników męskich u *Drosophila willistoni*, a nawet chloroplasty u *Euglena* mogą być porównywane do symbiontów. Nowsze badania natomiast przyrównują mitochondria do endobiotycznych bakterii, a chloroplasty do endosymbiotycznych glonów. Gajewski (9) podkreśla jednak, że „bez względu na ich ewolucyjne pochodzenie, mitochondria mogą stanowić odrębny, cytoplazmatyczny system genetyczny w obrębie komórki, częściowo niezależny od genetycznego systemu jądrowego komórki”.

Badania nad mikroorganizmami dostarczyły wystarczających dowodów na to, że jądro nie jest jedynym ośrodkiem i dysponentem informacji genetycznej organizmów, ale cytoplazma i zawarte w niej utwory odgrywają również w tym przypadku dużą rolę. U roślin wyższych dokładna analiza tego zjawiska natrafia na znacznie większe trudności. Przeszczepianie jąder do obcej cytoplazmy (co udało się przeprowadzić u żaby), względnie badanie samej cytoplazmy pozbawionej jądra na procesy życiowe i cechy organizmu (jak np. u *Acetabularia*) nie jest proste do zrealizowania u roślin wyższych, tym bardziej, że posiadają one komórki otoczone błoną jądrową. Zniszczenie jej często równałoby się śmierci samej komórki.

Istnieją jednak pośrednie sposoby pozwalające na wykazanie wpływu cytoplazmy na przekazywanie się cech u roślin nasiennych. Jednymi z pierwszych, którzy zwrócili uwagę na to zjawisko byli Renner (26), Correns (7), a następnie Bauer (2). Renner na podstawie wyników krzyżówek

zwrotnych *Oenothera hookeri* i *O. muricata* stwierdził, że plastydy *O. hookeri* nie funkcjonują w obecności genomów formy mieszańcowej *hookeri-curvans*, w przeciwieństwie do plastydów *O. muricata*. Pierwsze mieszańce są chlorotyczne i nieżywotne, podczas gdy drugie zachowują się normalnie. Posiadają one jednak pewne sektory żółte, co spowodowane jest nieznaczną liczbą plastydów *O. hookeri*, wniesionych przez gamety męskie.

Bardzo obszerne i znane powszechnie prace nad dziedziczeniem cytoplazmatycznym zostały wykonane przez Michaelisa (22) nad różnymi rasami *Epilobium*, na których autor przeprowadzał krzyżówki zwrotne. Używając jako matki rasy pochodzącej z okolic Jeny uzyskał formy karłowate i drobnolistne, gdy zaś jako matka w tej samej kombinacji posłużyła rasa pochodząca z okolic Monachium, rośliny były bardzo bujne i o dużych liściach. Efekt cytoplazmatyczny był w tym przypadku bardzo widoczny. Jakie czynniki cytoplazmatyczne wpływały na tak wybitne różnice u mieszańców zwrotnych nie zostało dokładnie określone. Autor nazywa je plazmogenami twierdząc, że są one niewątpliwie bardzo liczne, czego wynikiem jest duża zmienność form wywołanych różnicami w cytoplazmie. Rozdzielanie się plazmogenów nie jest jednak tak precyzyjne jak segregacja genów jądrowych i dlatego komórki somatyczne mogą zawierać różnorodną cytoplazmę. Ma to prawdopodobnie duże znaczenie przy różnicowaniu się komórek, a następnie tkanek, gdzie komórki bazalne zawierają inny plazmon niż komórki apikalne. Rozwój ontogenetyczny może więc być wg Michaelisa uwarunkowany różnicami w plazmonie.

Dowodem nierównomiernego, a często przypadkowego rozdziału plazmonu na komórki potomne jest plamistość liści. W tym przypadku, gdy w komórkach macierzystych znajdują się różnego rodzaju chloroplasty (zielone i pozbawione chlorofilu) mogą one dać początek sektorom białym, w których znajdują się tylko zmutowane plastydy.

Precyzyjną, lecz długotrwałą metodą badania wpływu cytoplazmy i współdziałania tejże z obcym odmianowo lub gatunkowo genomem jest przeprowadzanie tzw. krzyżówek wypierających. Polegają one na wielokrotnym pokrzyżowaniu mieszańca $A \times B$ z jedną i tą samą formą rodzicielską, aż do zupełnego zaniku czynników jądrowych przeciwnego partnera. Wówczas niezmienną cytoplazmą pochodzącą od pierwotnej matki (np. A) będzie zawierać po 6—7 krzyżówkach wstecznych jądro formy B. W takim przypadku istnieje możliwość oceny efektu plazmonu formy A posiadającej jądro partnera B. Przy badaniach jednak cytoplazmy nie należy zapominać, że bardzo istotnym czynnikiem przy krzyżówkach zwrotnych jest fizjologiczny, niedziedziczny wpływ matki na potomstwo. Może być on spowodowany różnorodnym nagromadzeniem substancji zapasowych w nasionach (bielmie i liścieniach), różną wielkością nasion, zawartością

różnorodnych substancji chemicznych, takich jak alkaloidy, barwniki i substancje wzrostowe. Te ostatnie np. mogą gromadzić się w zarodku na skutek obfitego zapylenia i wrastania w słupek bardzo dużej ilości łągiewek pyłkowych zawierających stymulatory wzrostu. Niedziedziczne wpływy mateczne najsilniej uwidocznione są w pierwszych fazach rozwoju siewek i potem często zanikają. Niemniej mogą być one widoczne, aż do końca wegetacji pierwszego pokolenia.

Na efekt mateczny składa się ponadto cały szereg czynników środowiskowych panujących w trakcie formowania się i dojrzewania nasion, a które mają zasadnicze znaczenie dla rozwoju powstałych z nich roślin, decydują więc o jakości i wartości materiału nasiennego (11).

Badania nad wieloma roślinami uprawnymi między innymi nad rzodkiewką (17) dowiodły jednak, że np. wielkość nasion jest cechą o b. wysokim współczynniku odziedziczalności (0,922) a więc nie jest jedynie wynikiem niedziedzicznego efektu matecznego. Ma ona duży wpływ na rozwój roślin i to zarówno w momencie formowania się zgrubień, jak i na cechy struktury plonu nasion. Niemniej cecha ta jest również uwarunkowana wpływem matecznym, co między innymi wynika chociażby ze zróżnicowanej wielkości nasion w zależności od ich położenia na roślinie. Podobnie u innych roślin, a więc u pszenicy (16), soi (5), espercety, komonicy i lucerny (6) oraz stokłosa bezostnej (31) i wielu innych roślin stwierdzono istotny wpływ wielkości nasion na siłę kiełkowania, siłę wzrostową, współczynnik asymilacji, bujność roślin, zdrowotność, a nawet i plon. Również i w wyżej cytowanych przypadkach wielkość nasion miała charakter dziedziczny i wykazywała duży współczynnik odziedziczalności.

Na przykładach tych widać wyraźnie, że precyzyjne oddzielenie modyfikacyjnego wpływu matki na wykształcenie nasion od warunkujących je dodatkowo czynników dziedzicznych nie jest proste. Oczywiście badanie stopnia odziedziczalności, jak i wykonywanie krzyżówek zwrotnych może pozwolić na częściowe wydzielenie efektu dziedzicznego i bezpośredniego wpływu rośliny matecznej.

Ponieważ niedziedziczny wpływ matki ulega z czasem zanikowi należy badać go przez śledzenie nie tylko pierwszego pokolenia mieszańcowego (F_1), ale i następnego (F_2). Również i u roślin rozmnażanych wegetatywnie efekt mateczny ulega stopniowemu zacieraniu się i nie występuje już, względnie tylko b. słabo w dalszych rozmnożeniach klonów. Jednym z ciekawych przykładów ilustrujących to zjawisko może być efekt heterozyjny występujący u truskawki. W potomstwie mieszańcowym siewek F_1 jest on często b. duży, a pojedyncze rośliny dają plon owoców sięgający nieraz prawie jednego kilograma. Przy dalszym rozmnażaniu wegetatywnym tych wysokoplennych siewek plon często spada gwałtownie, a efekt heterozyji zanika. Zjawisko to być może polega na silnym efekcie matecznym,

wynikłym między innymi z nagromadzenia w „nasionach” dużej ilości substancji wzrostowych, które to substancje znikają w miarę rozmnażania wegetatywnego.

Jak twierdzi Michaelis (22) plazmon jest bardziej labilny niż genom i może on łatwo ulegać trwałym modyfikacjom. Jako przykład przytoczyć można modyfikacje kształtu liści u fasoli wywołane wodzianem chloralu. Zmienny kształt liści utrzymuje się w tym przypadku tylko przez kilka pokoleń a następnie zanika, co wskazuje, że zmianie uległy czynniki cytoplazmatyczne, a nie genomowe. Z drugiej strony Michaelis podkreśla pewną stabilność cytoplazmy ujawniającą się w dużych możliwościach przystosowawczych do różnorodnego środowiska, jak i jej heterogeniczność, na co wskazują badania serologiczne. Dziedziczne zmiany w cytoplazmie prowadzą na ogół do bardzo silnych zaburzeń i najczęściej mają letalny lub semiletalny charakter, w przeciwieństwie do mutacji genowych, które mogą również powodować korzystne zmiany dziedziczne (zwłaszcza mikro-mutacje). Są to wg Michaelisa dostateczne dowody na to, że plazmon odgrywa ważną rolę jako nosiciel cech dziedzicznych warunkujących podstawowe procesy życiowe.

Dotychczas udało się już ustalić szereg cech uwarunkowanych przez plazmon, względnie przez współdziałanie czynników cytoplazmatycznych i jądrowych. Różne rasy *Epilobium* są wynikiem zróżnicowania plazmonu, tak jak ich żywotność i intensywność wzrostu (Michaelis). Efekt heterozji u *Petunia* (20), różnice w owłosieniu liści, ich kształcie i unerwieniu (22), zdolność do regeneracji tkanek (24) długość okresu spoczynku nasion (18, 22), wielkość kwiatów (27), zmienność w budowie kwiatów (28), barwie kwiatów, żywotność gamet i męska sterylność są to niektóre tylko z cech, które mogą być uwarunkowane przez plazmon.

Również cały szereg właściwości fizjologicznych, jak lepkość cytoplazmy, jej przepuszczalność, odporność na substancje trujące i niekorzystne czynniki zewnętrzne, różnice w procesach przemiany materii, procesach enzymatycznych i zawartości wody oraz ciśnienie osmotyczne mogą być również regulowane przez czynniki cytoplazmatyczne.

Z tego krótkiego przeglądu widać jak ważną rolę odgrywa w kształtowaniu się cech cytoplazma. Oczywiście nie można oddzielić jej efektu od działania czynników jądrowych. Cytoplazma wpływa bezpośrednio przez zawarte w niej substraty na system regulujący genów, a czynniki jądrowe odgrywają decydującą rolę we wszystkich procesach metabolicznych zachodzących w cytoplazmie. Współdziałanie to ujawnia się bezpośrednio w wielu cechach u roślin, z których być może najlepiej poznana jest męska sterylność. Może być ona uwarunkowana tylko cytoplazmatycznie (cytoplazmę taką oznacza się S) i wówczas niezależnie od partnera ojcowskiego, całe potomstwo jest męsko nieplodne, gdy sterują nią wyłącznie geny, roś-

liny męskoniepłodne mają budowę genetyczną *ms ms*, czyli są homozygotami recesywnymi i wreszcie męska niepłodność może być uwarunkowana przez współdziałanie genów i cytoplazmy, a więc rośliny odznaczające się brakiem męskiej płodności będą miały wzór *S ms ms*. Tego rodzaju genotypy są najkorzystniejsze z punktu widzenia hodowlanego, gdyż przez znalezienie odpowiednich partnerów (tzw. linii Owena) dają się one rozmnażać generatywnie, a równocześnie można u nich łatwo przywrócić płodność. Cecha męskiej sterylności, zwłaszcza tego typu ma ogromne znaczenie przy hodowli heterozyznej, gdyż pozwala na produkcję nasion mieszańcowych bez uciekania się do pracochłonnego mechanicznego lub chemicznego kastrowania roślin matecznych. Znaleziono już w obrębie najróżnorodniejszych gatunków bardzo wiele roślin uprawnych odznaczających się męską sterylnością, które pozwalają realizować na szerszą skalę program hodowli heterozyznej. Są to przede wszystkim kukurydza, pszenica, cebula, pomidory, buraki cukrowe, marchew, lucerna i szereg innych.

W ostatnich latach zainteresowanie dziedziczeniem cytoplazmatycznym oraz interakcją czynników cytoplazmatycznych i jądrowych poważnie wzrosło. Okazało się bowiem, że zjawisko to ma pierwszorzędne znaczenie w hodowli heterozyznej przy ustalaniu nie tylko partnerów rodzicielskich, ale i kierunku krzyżówki. Do niedawna to ostatnie zagadnienie nie było w ogóle brane pod uwagę w hodowli mieszańcowej kukurydzy, u której wykonywano w celu zbadania zdolności kombinacyjnej posiadanych linii jedynie krzyżówki jednokierunkowe. Ostatnio jednak przekonano się, że efekt krzyżówek zwrotnych może być u tego gatunku bardzo duży. I tak Baynes i Brown (3) stwierdzili w potomstwie krzyżówek diallelowych, u linii wsobnych kukurydzy, istotny wpływ cytoplazmatyczny na takie cechy, jak liczbę dni do momentu kwitnienia, wysokość roślin i zawartość wody w roślinach w trakcie zbioru. Kalsy i Sharma (15) przeprowadzili badania nad odmianami kukurydzy bardzo różnorodnego pochodzenia (odmiany meksykańskie, karaibskie i indiańskie), z których wyprowadzono linie wsobne, a następnie krzyżowano we wszystkich możliwych kierunkach. Zaobserwowano w potomstwie, że takie cechy jak plon, data wysuwania się znamion, wysokość roślin, długość kolby, wysokość umieszczenia pierwszej kolby, średnica kolby i ciężar 100 ziarn wykazywały wyraźne różnice przy krzyżowaniu zwrotnym. Podobnie Mishra i Drolson (23), stwierdzili u *Bromus inermis*, że kierunek krzyżówki odgrywa ważną rolę w wykształceniu cech potomstwa. W 67 przypadkach na 100 różnice te były bardzo znaczne i dotyczyły wielkości i kształtu wiechy, liczby kwiatków w kłosku, ościstości, omszenia roślin i ogólnego pokroju.

Badania własne z Hortyńskim i Machi (12) nad truskawkami pozwoliły stwierdzić, że wpływ mateczny był wysoce istotny u prawie wszystkich badanych cech siewek, począwszy od kiełkowania nasion (która to cecha była

prawie wyłącznie uzależniona od odmiany matecznej), poprzez średnicę rozety, długość środkowego listka i liczbę liści. Bujność siewek była więc uwarunkowana odmianą mateczną. Wpływ ten ujawnił się także w późniejszym rozwoju roślin, a mianowicie w ciężarze pojedynczych owoców, liczbie kwiatostanów, liczbie wąsów, w wielkości liści i wysokości roślin. Wykrycie tak dużego wpływu odmiany matecznej na prawie wszystkie badane cechy u potomstwa daje się jedynie wytłumaczyć współdziałaniem czynników cytoplazmatycznych z czynnikami jądrowymi mieszańcowego zarodka. Niezależnie od tego nie można przy tym wykluczyć bezpośrednio, fizjologicznego wpływu matki na rozwój potomstwa, przede wszystkim w pierwszych fazach kiełkowania i wzrostu siewek.

Nie tylko jednak cechy plonu i jego struktury wykazują wyraźny efekt mateczny, również, a może przede wszystkim cechy dotyczące zawartości różnych składników chemicznych, a więc jakościowe stoją pod silnym wpływem matki. Thomas i Kondra (29) wykazali np., że u rzepaku istnieje w potomstwie mieszańcowym silny efekt mateczny na zawartość kwasu linolowego i olejowego. U soi Laxman i Hadley (19) stwierdzili, że zawartość białka w nasionach soi uwarunkowana jest przez cytoplazmę matki, a nie przez czynniki jądrowe, w związku z czym wszystkie nasiona pochodzące od tej samej matki wykazują podobną zawartość białka. W tym przypadku zjawisko to może polegać na tzw. predeterminacji.

Badania Browna i Aryeeteyego (4) nad dziedziczeniem zawartości tłuszczu w ziarniakach owsa (analizy potomstw powstałych z samozapylenia mieszańców F_2) wykazały, że cecha ta stoi pod wpływem matecznym, ale nie jest uwarunkowana przez plazmon.

Inne prace Petersona i wsp. (25) pozwoliły stwierdzić, że u kukurydzy męskosterylna cytoplazma pochodząca z Teksasu wykazuje niższą aktywność alfa-amylazy niż cytoplazma normalna. Różnice te wskazują, że obecność alfamylazy jest również uwarunkowana efektem cytoplazmatycznym, a ilość jej jest negatywnie skolerowana z cechą męskiej sterylności.

Cytoplazma w większym stopniu niż czynniki jądrowe stoi pod wpływem otaczającego ją środowiska, dlatego drastyczne zmiany w otoczeniu mogą jak się okazuje wywoływać pewne trwałe modyfikacje w cytoplazmie. Osobniki wykazujące takie różnicowanie cytoplazmatyczne wywołane czynnikami zewnętrznymi nazwano genotrofami. Badania dotyczące tego zagadnienia prowadzone były przez Durranta i Tymisa (8) nad lnem. Autorzy wyróżnili odmiany plastyczne, które zmieniały swe właściwości dziedziczne na skutek czynników zewnętrznych oraz nieplastyczne, które były bardziej ustabilizowane i nie wykazywały tych zmian. U odmian plastycznych można zwiększyć ciężar roślin, a nawet jak twierdzą autorzy, zawartość DNA w jądrze. Nieplastyczne odmiany, na skutek innej budowy genetycznej lub długotrwałego działania czynników stabilizujących w po-

przednich pokoleniach, nie ulegają tym zmianom. Między oboma grupami odmian zachodzi różnica w zawartości DNA, wynosząca 2,8%. Tyson (32) chcąc wywołać zmiany genotrofowe wpływał na dwie odmiany lnu różnicowanym nawożeniem (NPK i NK). Stwierdzono zmiany nie tylko na bezpośrednio traktowanych roślinach, ale również w potomstwie krzyżówek zwrotnych, wykazujących wyraźny efekt cytoplazmatyczny, który był również częściowo przekazywany przez pyłek. Autor stwierdził ponadto, że czynniki zewnętrzne mogą wywoływać zmiany w samym jądrze.

Prace te jako pierwsze dotyczące tego rodzaju badań wymagają jeszcze dokładniejszego sprawdzenia wyników i rozszerzenia analiz na inne gatunki.

Z szeregu zacytowanych prac, których wyniki zostały statystycznie udowodnione wynika niezbicie, że wiele cech ilościowych o decydującym znaczeniu użytkowym uwarunkowanych jest zarówno przez czynniki jądrowe jak i cytoplazmatyczne, a ich wzajemne współdziałanie wpływa decydująco na fenotyp rośliny.

Według Michaelisa geny jądra komórkowego i różne organelle cytoplazmy przenoszące informację genetyczną są połączone w jeden zharmonizowany system genetyczny, który decyduje o bardzo istotnych procesach życiowych organizmu. Ten system genetyczny jest nie tylko sumą poszczególnych czynników, ale tworzy skomplikowany układ wzajemnych reakcji (współdziałań), który warunkuje przebieg kolejnych procesów ontogenezy.

Aczkolwiek teoria Michaelisa nie uwzględnia najnowszych osiągnięć z genetyki molekularnej, to jednak podkreślenie wzajemnej ścisłej współzależności genomu i plazmonu jest na tle nowszych badań w pełni uzasadnione.

Prowadzenie coraz to szerszych prac nad dziedziczeniem cytoplazmatycznym, współdziałaniem cytoplazmy i jądra oraz fizjologicznym efektem matki pozwoli na bliższe poznanie uwarunkowania dziedzicznego ważnych cech użytkowych i ustalenia właściwego programu hodowli heterozyjnej, w obrębie której zagadnienia te nie były dotychczas dostatecznie uwzględniane. Sam efekt heterozyjny uzależniony jest bowiem nie tylko od współdziałania alleli i genów polimerycznych, ale również i od ich reakcji na otaczające je środowisko cytoplazmatyczne.

LITERATURA

1. Baroncelli S., Maggiotto A., Soldatini G., Buiatti M.: Genetic analysis of a tomato diallel cross. *Z. Pflanzenzüchtung* 68. 149—154, 1972.
2. Bauer L.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmosen. *Flora* 36. 30—84, 1942.

3. Baynes R. A., Brawn R. I.: Influence of cytoplasmic effects on some agronomic characters in corn. *Can. J. Plant. Sci.* 53, 101—104, 1973.
4. Brown C. M., Aryeetey S.: Maternal control of oil content in oats (*Avena sativa*) *Crop. Sci.* 13, 120—121, 1973.
5. Burriss J. S., Wahab A. H., Edje O. T.: Effects of seed size on seedling performance in soybeans. I. Seedling growth and respiration in dark. *Crop Sci.* 11, 492—496, 1971.
6. Carleton A. E., Cooper C. S.: Seed size effects upon seedling vigor of three forage legumes. *Crop Sci.* 12, 183—186, 1972.
7. Correns C., v. Wettstein F. Nichtmendelnde Vererbung. *Handbuch der Vererbungswissenschaft II.* Borntraeger, Berlin 1937.
8. Durrant A., Tymis J. N.: Genetic control of environmentally induced changes in *Linum*. *Heredity* 30, 369—379, 1973.
9. Gajewski W. *Genetyka ogólna i molekularna* PWN, Warszawa 1972.
10. Granick G.: Plastid structure, development and inheritance. *Encyclopedia of Plant Physiology I.* 507—521, 1955.
11. Grzesiuk S. *Fizjologia nasion*, PWN. Warszawa. 1967.
12. Hortyński J., Machi I., Hulewicz T.: Einfluss der Mutter und Vatersorte auf die Fruchtentwicklung und die Eigenschaften der Sämlinge bei der Gartenbeere (*Fragaria ananassa* Duch) *Z. Pflanzenzüchtung* 68, 28—50, 1972.
13. Jinks J. L.: Cytoplasmic inheritance in Fungi. *Methodology in Basic Genetics.* W. J. Burdette ed. San Francisco Holden-Day Inc, 1963.
14. Jinks J. L.: Dziedziczenie pozachromosomowe. *PWRL Warszawa*, 1970.
15. Kalsy H. S., Sharma D.: Study of cytoplasmic effects in reciprocal crosses of divergent varieties of maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 21 527—533, 1972.
16. Knott D. R., Talukdar B.: Increasing seed weight in wheat and its effect on yield, yield components and quality. *Crop Sci.* 11, 280—282, 1971.
17. Kubka T., Hortyński J., Hulewicz T.: Influence of seed size on some characters of radish (*Raphanus sativus* L.) correlations and heritability. *Z. Pflanzenzüchtung Z. Pflanzenzüchtung* 71, 208—221, 1974.
18. Langner W.: Reziprok unterschiedliches Verhalten von Lärchenbastarden gegen eine Nadelkrankung. *Z. Fortsgenet. und Fortpflanzzüchtung* 1, 78—81, 1952.
19. Laxman S., Hadley H. H.: Maternal and cytoplasmic effects on seed protein content in soybeans *Glycine max.* L. Merrill. *Crop Sci.* 12, 583—588, 1972.
20. Malinowski E.: The problem of heterosis. *Extr. Bull. Acad. Pol.* 143—149, 1949.
21. Michaelis P.: Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. *Adv. in Genet.* 6, 287—401, 1954.
22. Michaelis P.: Plasma — Vererbung. *Handbuch der Pflanzenzüchtung.* 2 Aufl. Bd. 1. Paul Parey, Berlin, 1958.
23. Mishra S. N., Drolson P. N., Performance of diallel cross progenies for certain morphological traits in *Bromus inermis* Leyss. *Crop Sci.* 12, 497, 1972.
24. Oehlkers F.: Genetisch-physiologische Untersuchungen zum Vitalitätsproblem. *Z. Bot.* 35, 271—297, 1940.
25. Peterson P. A., Reddy M. N., Topton C. L.: Differences in alfa-amylase activity between cytoplasm and among inbreds in maize *Zea mays* L. *Can. J. Genet. Cytol.* 15, 185—196, 1973.
26. Renner O.: Zur Kenntniss nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. *Flora* 30, 218—290, 1936.

27. Rudloff K. F. Zur Kenntniss der *Oenothera purpurata* Kleb. und der *Oenothera rubricaulis* Kleb. Z. Verebungslehre 52, 191—225, 1929.
28. Skalińska M. Sur les causes d'une disjunction non typique du genre *Aquilegia*. Acta Soc. Bot. Pol. 5, 141—173, 1928.
29. Thomas P. M., Kondra Z. P. Maternal effects on the oleic, linoleic and linolenic acid content of rapeseed oil. Canad. J. Plant Sci. 53, 221—225, 1973.
30. Tilney-Bassett R. A. F. The control of plastids inheritance in *Pelargonium* II. Heredity 30, 1—13, 1973.
31. Trupp C. R., Carlson I. T. Improvement of seedling vigor of smooth bromegrass (*Bromus inermis* Leyss). by recurrent selection for high seed weight. Crop Sci. 11, 225—228, 1971.
32. Tyson H. Cytoplasmic effects on plant weight in crosses between flax genotypes and genotrophes. Heredity 30, 327—340, 1973.
33. Wettstein v. D. Nuclear and cytoplasmic factors in development of chloroplasts structure and function. Can J. Botany 39, 1537—55, 1961.