

ANEUPLOIDY I ICH ZNACZENIE W HODOWLI ROŚLIN

A. FILUTOWICZ

Zakład Cytologii i Genetyki IHAR — Bydgoszcz

Oprócz form poliploidalnych o pełnych genomach, które nazywamy euploidami, w hodowli roślin poliploidalnych mamy do czynienia z formami o niepełnych genomach ogólnie zwane aneuploidami.

Aneuploidy ogólnie biorąc dzielą się na formy monosomiczne i polisomiczne. Niektórzy autorzy zjawisku temu dają nazwę — monosomatyczność i polisomatyczność, co jest niesłuszne, ponieważ większość cytologów i genetyków wyraźnie odgranicza te dwa pojęcia określające dwa różne zjawiska. Pod polisomią rozumieją brak lub nadmiar pewnych chromosomów w genomie nadając w tym wypadku nazwę w języku niemieckim „Polisomie“, a w języku angielskim „Polysomy“. Nazwą polisomatyczność określają zjawisko występowania w tkankach różnych pod względem liczby chromosomów partii komórek obok siebie (miksoploidalność), powstałych nie jako rezultat endomitozy. Angielska i niemiecka nazwa tego zjawiska jest „Polysomaty“ i „Polisomatie“. W niniejszym referacie mówiąc o aneuploidach posługiwać się będę nazwą „polisomia“, ponieważ zjawisko polisomatyczności nie będzie przedmiotem moich rozważań.

Klasyfikacja aneuploidów obejmuje różne postacie kompleksów chromosomowych, mieszczące się zasadniczo w dwóch grupach: z mniejszą liczbą chromosomów od liczby euploidalnej i z większą liczbą chromosomów od liczby euploidalnej. Gdy to zjawisko będzie dotyczyło diploidów, w pierwszym wypadku mówimy o monosomatyczności, w drugim wypadku o polisomatyczności.

Typów monosomicznych może mieć określony gatunek tyle, ile wynosi podstawowa liczba chromosomów dla danego gatunku, inaczej mówiąc z kompleksu chromosomalnego może być wyłączony coraz to inny chromosom. Chromosom homologiczny wówczas występuje w pojedynczej postaci. Ogólny wzór monosomicznych typów będzie $2n - 1$. Mogą pojawić się osobniki podwójnie monosomiczne o wzorze $2n - 1 - 1$, co oznacza, że osobnik taki posiada w tkankach somatycznych dwa różne chromosomy w pojedynczej postaci.

Znamy takie wypadki (poza diploidami monosomicznymi) powstawania tetraploidów monosomicznych — trafiają się one jednak bez porównania rzadziej, ponieważ z genomu muszą wypaść aż trzy homologiczne chromosomy.

Wśród polisomicznych typów dla analizy genetycznej najciekawsze są formy trisomiczne o ogólnym wzorze $2n + 1$. Oznacza to, że u osobni-

ka o tym wzorze określony chromosom w genomie jest trzykrotnie reprezentowany. Typów trisomicznych w określonym gatunku może być tyle, ile wynosi jego podstawowa liczba chromosomów.

Trisomiczność została zaobserwowana najwcześniej u *Drosophili* przez Bridges'a i Morgan'a, a u roślin szczegółowo opisana przez Blakesle'e-go u *Datura Stramonium*. Poza formą 24-chromosomową otrzymano 12 różnych trisomicznych typów o 25 chromosomach, które w tym wypadku różniły się wybitnie między sobą, szczególnie kształtem owoców. Obecność w trisomicznych typach dodatkowego chromosomu pozwala na analizę genetyczną czynników związanych z określonym chromosomem. Jest rzeczą charakterystyczną, że u szeregu gatunków obecność określonego dodatkowego chromosomu objawia się fenotypowo zawsze w ten sam sposób. Na tej podstawie typy trisomiczne u niektórych gatunków w populacji aneuploidów są stosunkowo łatwe do odróżnienia. U innych gatunków typy trisomiczne mogą być fenotypowo identyczne z formami euploidalnymi albo różnice są tak małe, że trudne są do uchwycenia — stwierdzono to u *Lamium* (Bernstrom 1953).

Poza typami trisomicznymi u *Datury*, opisanymi szczegółowo w klasycznych podręcznikach genetyki, nowsza literatura przytacza fakty otrzymania trisomicznych typów u szeregu innych gatunków. Świadczy to, że zjawisko trisomiczności nie jest zjawiskiem wyjątkowym, lecz zdarzającym się stosunkowo często. W rodzaju *Beta* — Levan opisał 5 trisomicznych typów, bardzo charakterystycznych dla tego rodzaju. W naszych badaniach udało się nam, poza wyodrębnionymi przez Levana 5 typami trisomicznymi, otrzymać 4 pozostałe trisomiki. Otrzymaliśmy w ten sposób cały kompleks 9 trisomicznych form. Pięć z nich pod względem cech zewnętrznych oraz sposobu koniugacji chromosomów jest identyczna z opisanymi typami przez Levana, cztery pozostałe rzecz jasna są typami pierwszy raz opisanymi.

Kariotyp buraka do tego typu badań niezbyt się nadaje, ponieważ poszczególne chromosomy w mały tylko sposób różnią się między sobą; powiązanie poszczególnych trisomicznych typów z określonym chromosomem jest znacznie trudniejsze niż u *Datura*.

Zidentyfikować pod tym względem da się tylko trzy typy: chromosomy jąderkowe, chromosomy najdłuższe, i najkrótsze. Pozostałe chromosomy tak mało różnią się między sobą, że trudno je w kariogramie wyodrębnić.

Podaję krótki opis poszczególnych 9 typów trisomicznych u buraka cukrowego oraz najczęściej spotykany sposób koniugacji chromosomów w danym typie, co pośrednio pozwala zidentyfikować określone chromosomy.

1. Typ b z u. Nazwany tak ze względu na podobieństwo liści buraka cukrowego do liści lilaku. Blaszka liściowa gładka, ciemnozielona, bardzo mała, błyszcząca, twarda. Typ ten najczęściej jest formą jednoroczną dając w pierwszym roku pęd nasienny. Typ mało żywotny ale bardzo często występujący. Trisomik posiada w potrójnej formie jedne

z największych chromosomów. W mejozie chromosom dodatkowy występuje w około 57% jako uniwalent. Występując w postaci triwalentu tworzy charakterystyczny łańcuszek.

2. **Typ sałaty.** Nazwany tak ze względu na podobieństwo liści do sałaty ogrodowej. Liście na bardzo krótkich ogonkach, szerokie, miękkie, bezkształtne, jasnozielone, aż do koloru żółtego. Żywotność dobra, płodność średnia. Chromosom dodatkowy występuje w 50% jako uniwalent. Jako triwalent tworzy często wraz z parą homologicznych chromosomów charakterystyczny pierścień stwarzając wrażenie układu zamkniętego, byłby więc trisomikiem wtórnym.

3. **Typ chrzanu.** Nazwany tak ze względu na podobieństwo liści do liści chrzanu ogrodowego, tak pod względem barwy, kształtu jak i zabarwienia. Trisomiczność tego typu wywołana jest z całą pewnością chromosomem jąderkowym. Jako uniwalent występuje bardzo rzadko, najczęściej połączony jest krótkim ramieniem z jąderkiem. Obserwacje mikroskopowe dla odróżnienia trzeciego chromosomu najłatwiej przeprowadza się w diakinezie.

4. **Typ móżdka.** Liście wyraźnie mozaikowate, jednak nie na skutek porażenia wirusem. Typ mało żywotny, słabo płodny. Występuje w 45% jako uniwalent powodując poza tym zaburzenia w tworzeniu biwalentów u dwóch pozostałych homologicznych chromosomów, które najczęściej występują wówczas jako uniwalenty. Występując w postaci triwalentów chromosomy tworzą załamany łańcuszek, aż do pozornie zamkniętego pierścienia, robiąc wrażenie trisomiku wtórnego.

5. **Typ szklisty.** Nazwany tak z powodu charakterystycznych bardzo łamliwych liści pękających przy najlżejszym dotknięciu. Dodatkowy chromosom występuje jako uniwalent w 63%, nie powodując zaburzeń w tworzeniu biwalentów pozostałych chromosomów homologicznych. Tworząc triwalent tworzy zawsze pozorną figurę zamkniętą, co jest trudne do stwierdzenia z powodu małego wymiaru.

6. **Typ jarmużowaty.** Nazwany tak dla silnie pomarszczonych liści podobnych do jarmużu. Liście ciemnozielone. Żywotność i płodność dobra. Chromosom dodatkowy tworzy prawie zawsze łańcuch otwarty. Występując jako uniwalent nie powoduje zaburzeń w koniugacji w pozostałych chromosomach.

7. **Typ karłowaty.** Trisomik ten odznacza się wybitnym skarłowaceniem. Stanowi wyjątek pod tym względem i odstępstwo od reguły, gdyż formy pod względem liczby chromosomów bliskie formom euploidalnym są żywotne. Chromosom dodatkowy występuje zawsze jako uniwalent powodując równocześnie tworzenie się uniwalentów u pozostałych dwóch homologicznych chromosomów. Poza słabą żywotnością odznacza się bardzo słabą płodnością. Być może, że nie jest to typ trisomika, lecz osobnik znacznie głębiej zmieniony pod względem kariologicznym.

8. **Typ długiego ogonka liściowego.** Typ ten jest bardzo łatwy do odróżnienia w populacji aneuploidów ze względu na bardzo długie ogonki liściowe. Blaszki liściowe są normalne, ciemnozielone. Koniugacja 3 chromosomów występuje w postaci łańcuszka, względnie w postaci Y. Nigdy nie występuje w formie uniwalentów. Płodność i żywotność bardzo dobra.

9. Typ śrubowy. Nazwany tak ze względu na zmieniony skręcający się śrubowato korzeń. Równocześnie typ ten posiada silnie zmienione blaszki liściowe, które są kształtu równowąskiego. Chromosom dodatkowy występuje także jako uniwalent. Przymuszczalnie jest to zupełnie zmieniony strukturalnie chromosom, ponieważ nie znajduje partnera do koniugacji. Nie byłby więc typ ten klasycznym trisomikiem.

Ilustracje 1 do 9 przedstawiają poszczególne najcharakterystyczniejsze formy trisomiczne u buraka cukrowego. Należy podkreślić, że niezależnie na jakim materiale otrzymano owe typy trisomiczne, czy to w pierwszym wypadku w Szwecji, czy w drugim wypadku u nas w Polsce, opisane typy są identyczne. Przemawia to za tym, że określona grupa cech jest powodowana ściśle określonym chromosomem.

Wskutek nieparzystości chromosomów wszystkie trisomiczne typy w czasie mejozy tworzą jądra pochodne po pierwszym podziale nierówne pod względem liczby chromosomów, to znaczy jedno z nich będzie normalne, drugie z dodatkowym chromosomem. U niektórych typów zaburzenia są głębsze, obserwuje się wyrzucanie chromosomu poza wrzeciono i eliminację uniwalentów, co może prowadzić do anormalności obu jąder.

Utrzymanie typów trisomicznych przez rozmnażanie generatywne jest niemożliwe, bo tylko część osobników w potomstwie może być trisomiczna, pozostałe osobniki będą normalne na skutek utraty dodatkowego chromosomu.

Poza trisomikami pierwotnymi, w których każdy homologiczny chromosom jest identyczny, co powoduje w mejozie tworzenie figur otwartych, mogą powstać trisomiki wtórne, u których trzeci chromosom składa się z dwu identycznych połówek. Takie osobniki w mejozie mogą tworzyć figury zamknięte różnego rodzaju.

Organizmami podwójnie trisomicznymi będą osobniki o ogólnym wzorze $2n + 1 + 1$, w których występują dodatkowe dwa różne chromosomy. Są one także typami nietrwałymi przy rozmnażaniu generatywnym. Poza wyżej wymienionymi trisomikami mogą występować trisomiki wyższego rzędu.

Jeśli natomiast powstanie aneuploid o wzorze $2n \pm 2$, będziemy mieli do czynienia z diploidem tetrasomicznym, w którym jeden z chromosomów reprezentowany jest czterokrotnie. Osobniki takie tworzą w mejozie najczęściej kwadriwalent albo dodatkowy biwalent. Przy rozmnożeniu generatywnym mogą być formami trwałymi, ponieważ w anafazie pierwszej rozdział chromosomów może być prawidłowy, tak że oba jądra potomne mają dodatkowe chromosomy.

Aneuploidy tetrasomiczne u roślin obcopylnych nie utrzymują się jednak, ponieważ żywotność pyłku normalnego jest większa niż pyłku aneuploidalnego. U roślin samopylnych znamy wypadki utrzymywania się tego typu aneuploidalności z pokolenia na pokolenie, np. u pomidorów.

W populacji aneuploidów spotykamy różne kombinacje tetra- i trisomiczności otrzymując cały szereg form o liczbie pośredniej między $2x$, $3x$ i $4x$.

Jeśli chodzi o żywotność poszczególnych typów, to istnieje ogólne prawo, że formy o liczbie chromosomów zbliżonej do euploidalnej są podobne pod względem wartości do form euploidalnych. Największe odchy-

lenie od normy wyrażające się depresją i karłowatością mają osobniki o liczbie chromosomów pośredniej między liczbami euploidalnymi. Levan analizując to zagadnienie u buraków pod względem ciężaru korzenia utrzymał charakterystyczną krzywą trójwierzchołkową (rys. 1).

W naszych doświadczeniach przeprowadzonych na liczniejszym materiale otrzymaliśmy podobną krzywą, jednak ze szczytem dla 3 x wyższym od szczytu dla 2 x. Jak widzimy z rysunku charakter przebiegu krzywych jest podobny, ponieważ szczyty przypadają na liczby euploidalne, a depresje dla liczb pośrednich między liczbami euploidalnymi. Należy także zaznaczyć, że depresja między 2x i 3x jest większa niż depresja między 3x a 4x. Jest to zjawisko z punktu widzenia cytologicznego zupełnie zrozumiałe.

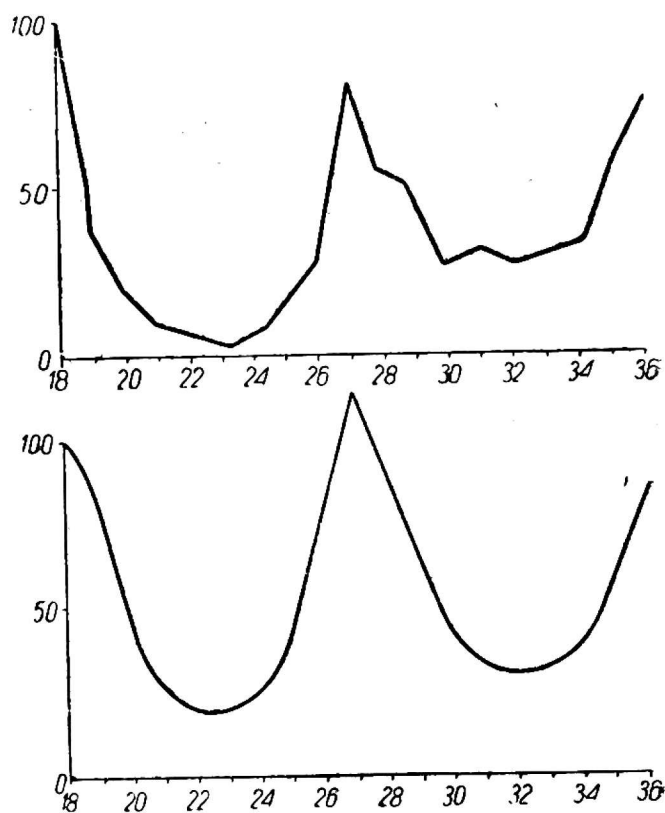
Jeśli chodzi o inne cechy użytkowe, konkretne w wypadku buraków cukrowych o procent cukru, w naszych doświadczeniach jego maksymalną absolutną zawartość znajdowano nie przy liczbach euploidalnych, lecz przy liczbie chromosomów aneuploidalnych. Buraki takie o bardzo wysokim procencie cukru z reguły były burakami karłowatymi (tab. 1)

Analizując populacje aneuploidów znajdziemy olbrzymią różnorodność typu ulistnienia oraz innych cech morfologicznych i fizjologicznych, co świadczy, że szereg cech fizjologicznych i morfologicznych związanych jest z określoną liczbą chromosomów.

Najpierwotniejszą przyczyną powstawania form aneuploidalnych są zaburzenia w podziale redukcyjnym doprowadzające do powstawania komórek rozrodczych o niepełnych dla danego gatunku liczbach chromosomów.

Takie zaburzenia trafiać się mogą sporadycznie u form di- i tetraploidalnych, z reguły występują przy podziale redukcyjnym form o nieparzystych genomach, a więc u triploidów, pentaploidów itd. Również zaburzenia takie występują naturalnie u samorzutnie pojawiających się aneuploidów.

W hodowli poliploidalnej najczęstszym źródłem pojawienia się aneuploidów są triploidy. Osobniki triploidalne w mejozie tworzą, jak wiemy, najczęściej triwalenty. W anafazie pierwszej do każdego z biegunów wędruje liczba podstawowa dla danego gatunku oraz pewna liczba chromosomów dodatkowego genomu. Rozdział chromosomów dodatkowego genomu odbywa się w sposób przypadkowy, przy czym z prostego rachunku prawdopodobieństwa wynika, że najczęstszy jest rozdział odpowiadający połowie liczby dodatkowych chromosomów. I tak u buraka 3 x



Rys. 1. Krzywa ciężaru korzeni dla rozmaitych liczb chromosomów w burakach cukrowych

LICZBA CHROM	SZPARKI ODD.		CIĘŻAR LIŚCI g	CIĘŻAR KORZENI			PROCENT CUKRU		
	DŁUG.	SZER.		MAKS.	ŚREDNI	MIN.	MAKS.	ŚREDNI	MIN.
18	25,6	22,0	515	1150	591	30	24,1	18,6	12,8
19	31,3	25,6	290	610	244	20	21,5	17,8	9,0
20	31,6	25,6	208	800	211	15	27,9	18,2	4,6
21	30,6	26,0	230	920	205	50	27,2	19,2	14,5
22	32,3	26,6	453	450	248	30	31,5	21,8	16,5
23	32,3	25,6	162	380	170	90	22,3	15,4	5,4
24	31,6	26,3	168	340	163	10	20,0	16,0	10,8
25	30,0	25,3	150	200	105	10	20,4	20,4	20,4
26	38,6	29,0	262	650	312	130	24,5	22,1	18,7
27	37,0	28,3	448	1210	432	30	26,7	19,6	13,4
28	34,6	27,3	244	260	130	30	22,2	18,2	9,8
29	38,3	27,3	300	500	305	110	16,6	16,0	15,5
30	35,2	28,3	206	300	162	20	20,8	17,2	11,4
32	43,6	31,3	160	120	85	50	14,5	14,5	14,5
33	32,6	27,0	147	180	112	30	26,7	22,4	20,7
36	38,6	28,3	310	850	410	200	21,7	18,4	13,8

o liczbie chromosomów 27 najczęściej zdarzają się w anafazie pierwszej liczby chromosomów 13 i 14. Poza tym znajdujemy wszystkie liczby pośrednie, aż do 9 i 18. (tabela 2). Ten ostatni wypadek zdarza się najrzadziej — triploid tworzy komórki rozrodcze o haplo- i diploidalnej liczbie chromosomów. Poza opisanym klasycznym podziałem triploidów bardzo

Tabela 2

Rozdział chromosomów
u triploidalnych buraków — $2n = 27$
w K. M. P. w anafazie I

STOSUNEK ROZDZIAŁU	9	10	11	12	13
	18	17	16	15	14
LICZEBNOŚĆ WYPADKÓW	32	137	321	547	726

często obserwuje się zaburzenie głębsze doprowadzające do wytworzenia wielojądrowych komórek macierzystych pyłku i do zupełnie anormalnego pyłku.

Należy jednak zaznaczyć, że wszystkie komórki rozrodcze o niepełnych genomach są silnie eliminowane w czasie kiełkowania pyłku. Dzieje się to na skutek szybszego kiełkowania pyłku normalnego od pyłku aneuploidalnego. Tym też należy tłumaczyć fakt, że liczebność osobników w poszczególnych klasach liczby chromosomów wśród aneuploidów

nie odpowiada liczebności gamet o określonych liczbach chromosomów. Następuje tak zwana selekcja gametyczna polegająca na zmniejszeniu udziału w zapłodnieniu komórek rozrodczych o najmniejszej zdolności życiowej. Taka selekcja gametyczna ma miejsce tylko wtedy, gdy istnieje swobodne zapylenie i gdy pyłek normalny znajduje się w dostatecznej

ilości. Dalszą selekcją form aneuploidalnych jest selekcja zygotyczna, polegająca na tym, że szereg kombinacji chromosomowych nie jest w stanie dać żywotne potomstwo. Zygoty takie po zapłodnieniu zamierają. Jeśli chcemy uzyskać dla pewnych celów formy aneuploidalne musimy stworzyć takie warunki zapylania, ażeby uniemożliwić zapylenie pyłkiem normalnym. Chcąc aby diploid u roślin obcopylnych zapyłany triploidem wydał duży procent aneuploidów, powinien on być izolowany od innych diploidów.

W praktyce otrzymujemy aneuploidy przez krzyżowanie triploidów z diploidami. Skład populacji takiej krzyżówki w zależności od tego czy rośliną macierzystą jest diploid, czy triploid przedstawia dla niektórych gatunków tabela 3. W tabeli tej aneuploidy zgrupowane są dla każdego gatunku w trzech grupach niezależnie od podstawowej liczby chromosomów. Poszczególne więc klasy aneuploidalne obejmują różne liczby chromosomów, przy czym zaszeregowanie odbywa się według wzoru:

$$\frac{X-1}{3} ; \frac{2(X-1)}{3} ; \frac{3(X-1)}{3} .$$

Jeśli jakaś grupa swą liczebnością przypada do dwóch klas, wówczas jej wartość dzieli się na dwie klasy.

Skład populacji, jaki widzimy z tabeli 3, przy tego typu krzyżówkach, jest bardzo różny u poszczególnych gatunków, w zależności od tego czy rośliną macierzystą była roślina diploidalna, czy triploidalna. Uderzający jest znany fakt małej liczebności lub zupełny brak osobników triploidalnych, w wypadku gdy rośliną macierzystą był triploid. Jest to zjawisko, które obserwujemy u niektórych gatunków przy krzyżowaniu form tetra- z diploidalnymi. Potomstwo triploidalne otrzymujemy na roślinach tetraploidalnych, nie otrzymując jego na roślinach diploidalnych. Tłumaczone to jest różnym stosunkiem liczby chromosomów znamienia do łagiewki (Müntzing, Skalińska, Watkins). Należy jednak zaznaczyć, że od tej reguły jest szereg odstępstw, mowa będzie o tym przy omawianiu poliploidalnych buraków.

Tabela 3

RODZAJ	X	ROSL MAC.	2X	SKŁAD POPULACJI			3X
				KLASA 1	KLASA 2	KLASA 3	
FRAGARIA	7	2X	81,3	9,1	0,0	9,1	0,0
		3X	37,5	54,1	4,2	4,2	0,0
DENOHERA	7	2X	87,9	12,1	0,0	0,0	0,0
		3X	14,0	56,6	19,5	8,3	1,3
PETUNIA	7	2X	87,0	13,0	0,0	0,0	0,0
		3X	19,4	63,4	10,8	5,4	1,0
ALLIUM	8	2X	74,6	0,0	0,0	21,0	4,2
		3X	27,6	36,7	13,8	15,0	6,0
BETA	9	2X	77,1	12,6	0,0	6,3	4,1
		3X	9,8	61,4	18,3	9,3	1,2
ZEA	10	2X	73,0	24,3	0,0	0,0	2,7
		3X	0,0	50,0	40,0	10,0	0,0
TULIPA	12	2X	20,0	72,0	1,3	6,7	0,0
		3X	0,0	38,7	49,3	12,0	0,0
SOLANUM	12	2X	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		3X	16,4	83,6	0,0	0,0	0,0
DATURA	12	2X	85,7	14,3	0,0	0,0	0,0
		3X	27,8	72,2	0,0	0,0	0,0
PYRUS	17	2X	0,0	46,3	33,3	20,0	0,0
		3X	0,0	37,5	50,6	10,0	1,4
POPULUS	19	2X	15,1	20,0	37,6	25,9	1,5
		3X	12,9	20,1	49,4	18,7	0,0

Tabela 4 wskazuje skład populacji aneuploidów przy krzyżowaniu form triploidalnych z triploidalnymi. W tym wypadku otrzymujemy także wyższe stopnie poliploidalności, aż do tetraploidów. Jest to zrozumiałe, ponieważ triploidy, jak już wspomniałem, tworzą w pewnym procencie diploidalne komórki rozrodcze.

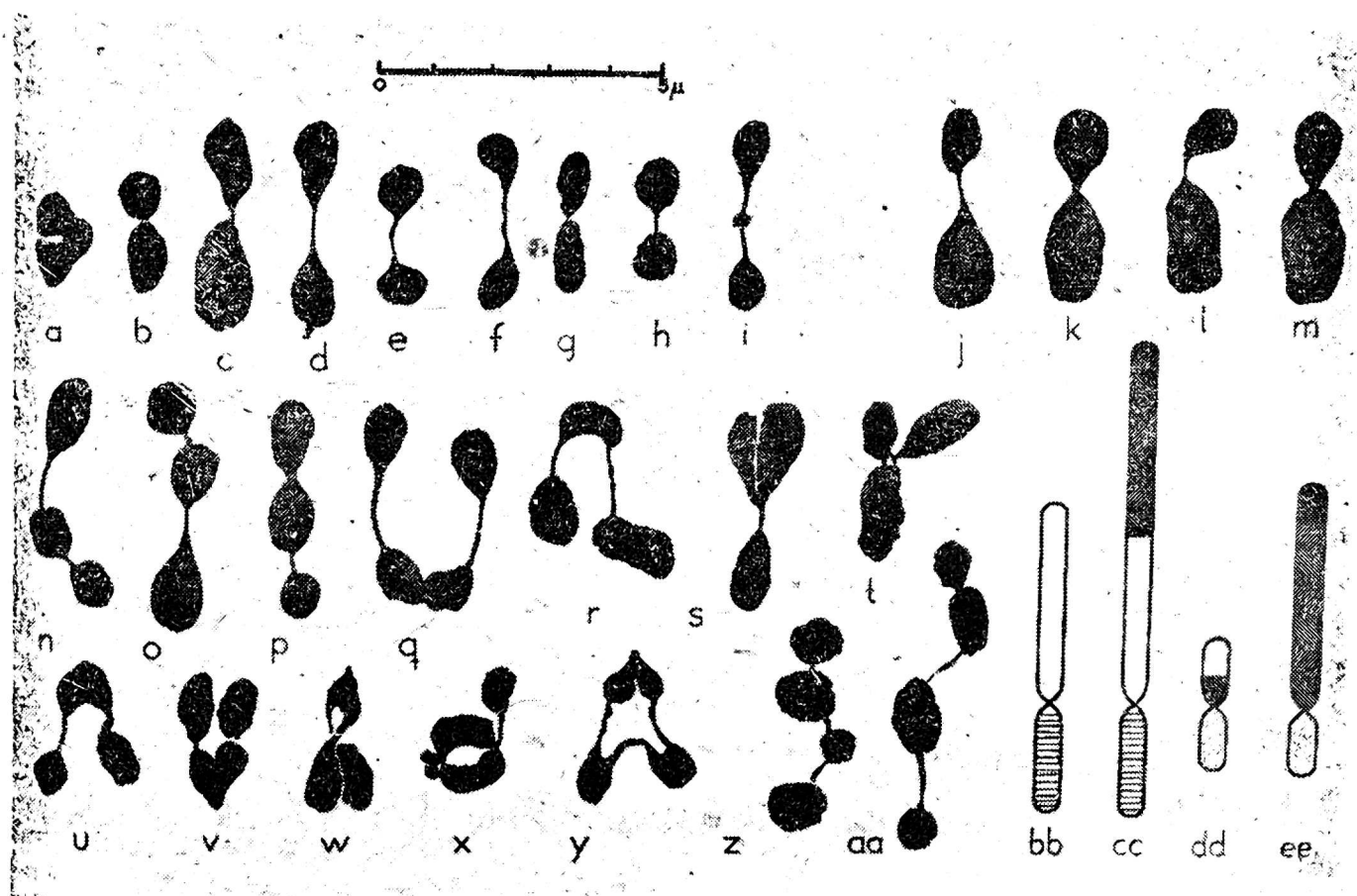
Istnienie i pojawienie się aneuploidów na pewnym etapie hodowli

RODZAJ	X	SKŁAD POKOLENIA									
		2X	ŚRODKOWA KL			3X	ŚRODKOWA KL			4X	4X
			1	2	3		4	5	6		
CREPIS	4	58,4	11,9	4,0	4,0	11,9	3,0	3,0	3,0	1,0	0,0
TRITICUM	7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	41,0	48,0
AVENA	7	8,0	4,0	0,5	3,0	0,5	0,0	9,0	53,0	9,0	0,0
OENOTHERA	7	3,0	24,0	3,0	0,0	3,0	17,0	31,0	3,0	10,0	3,0
PETUNIA	7	8,0	10,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	60,0	10,0	8,0
ALLIUM	8	1,0	2,0	0,0	2,0	3,0	4,0	25,0	52,0	6,0	1,0
BETA	9	5,0	34,0	6,0	9,0	7,0	13,0	13,0	7,0	0,0	1,0
POPULUS	19	5,0	6,0	8,0	27,0	18,0	16,0	5,0	1,0	0,0	0,0

poliploidalnej u gatunków, które tworzą płodne lub częściowo płodne triploidy, musi być przez hodowcę brane pod uwagę. Hodowca chcąc utrzymać czyste odmiany euploidalne musi prowadzić systematyczną selekcję cytologiczną i eliminować przede wszystkim egzemplarze triploidalne, które łatwiej można odróżnić od form di- i tetraploidalnych na podstawie liczby chromosomów niż aneuploidy. Dopuszczenie do wytworzenia triploidów, co musi doprowadzić w konsekwencji do form aneuploidalnych, może w dużej mierze zaważyć na powodzeniu hodowli poliploidalnej. Eliminacja aneuploidów np. u buraków cukrowych jest bardzo trudna, zwłaszcza że szereg form aneuploidalnych fenotypowo jest podobny do buraków normalnych. Dalsze rozszczepienia w wypadku umieszczenia takiego aneuploidu w szkółce matecznej mogą doprowadzić do wytworzenia szeregu form bezwartościowych.

W pewnych okolicznościach hodowca jednak korzysta z aneuploidu w hodowli mutacyjnej. Hodowla taka jest skomplikowana, jednak rezultaty hodowlane są obiecujące. Tą drogą wyhodowano w Szwecji nową odmianę pomidorów Potentat II. Powstała ona przez skrzyżowanie diploidu monosomicznego o wzorze $2n - 1$ z odmianą trisomiczną $2n + 1$. Otrzymana w ten sposób nowa odmiana, zachowując cechy odmiany wyjściowej, okazała się znacznie wcześniejsza. Populacja aneuploidów przy rozmnażaniu najczęściej bardzo szybko wraca do liczby diploidalnej. Jednak wskutek zachodzących zaburzeń u aneuploidów w podziale redukcyjnym powrotne diploidy mimo normalnej liczby chromosomów nie są pod względem genetycznym takie same. Zaburzenia w mejozie doprowadzają do zmian strukturalnych chromosomów, co zostało stwierdzone u buraków

przez Levana. Schemat takich zmian strukturalnych przedstawia rys. 2. Naturalnie zmianom strukturalnym chromosomów towarzyszą zmiany pokroju rośliny, które z punktu widzenia hodowlańczego mogą być użyteczne. Przytoczona zmiana strukturalna jest zmianą, którą łatwo wykryć badaniem cytologicznym. Mogą jednak zaistnieć takie zmiany, które pozornie nie zmieniają kształtu chromosomów, wywołują jednak szereg zmian pokroju rośliny. Stwierdzone zostało to w naszych doświadczeniach, gdzie z populacji aneuploidów wyodrębniono szereg ciekawych, dziedzicznie ustalonych form. Jedną z tych form o bardzo krótkim korzeniu dała początek nowej odmianie buraków cukrowych o korzeniu ułatwiającym wykopki. Odmiana ta w mejozie wykazuje pewną anormalność, świadcząca o zmianie strukturalnej chromosomów. W czasie anafazy mianowicie zaobserwowano między dwoma chromosomami mostek chromatynowy utrzymujący się aż do jąder potomnych, co świadczyłoby, że jedna para chromosomów posiada podwójny kinetochor, lub że istnieją skłonności do sklejaniania się chromosomów.



Rys. 2. Mejoza diploidalnej zmienionej heterozygoty, a — i: chromosomy metafazy I, b i c są heterobiwalentami, j — m: różne formy większego heterobiwalentu, n — aa: różne typy ugrupowań 3 i 4 chromosomów, bb — ee: schemat przypuszczalnej zmiany. Według Levana

Hodowla mutacyjna oparta na aneuploidach mimo skomplikowanej metodyki badań cytologicznych w gruncie rzeczy jest bardzo prosta, a przede wszystkim bardzo szybka. Wyodrębnione powrotne diploidy z charakterystycznymi zmianami są najczęściej typami ustalonymi nie wykazującymi w dalszych pokoleniach rozszczepień.

W hodowli roślin samopylnych aneuploidy o dodatkowych parzystych chromosomach mogą być typami dziedzicznymi: na tej drodze otrzymano nową odmianę pomidorów tetrasomicznych. U roślin obcopylnych utrzymanie takich aneuploidów praktycznie jest niemożliwe. Pojawienie się w populacji nawet kilku osobników diploidalnych, co zawsze może mieć miejsce, bardzo wczesnie doprowadzi do powstania dużej ilości diploidów w całej populacji z przyczyn, o których już była mowa.

Wśród aneuploidów powstają niekiedy osobniki o haploidalnej liczbie chromosomów w tkankach somatycznych. Osobniki takie są całkowicie bezpłodne, jednak mogą być wykorzystane u roślin obcopylnych dla otrzymania ściśle homozygotycznych linii. Wystarcza bowiem podwoić liczbę chromosomów, aby otrzymać efekt, jaki normalnie otrzymujemy w ciągu wielu generacji metodą ścisłego stosowania chowu wsobnego. W literaturze znamy szereg takich wypadków, gdzie opisano haploidalne formy i otrzymano z nich polihaploidy. Wprawdzie zagadnienie to nie wiąże się z treścią mego referatu, wspominam jednak o tym, ponieważ haploidy pojawiają się czasami w populacji aneuploidów.

Z rozważań nad aneuploidalnością u roślin trzeba wysunąć szereg wniosków mających znaczenie w hodowli roślin oraz wnioski teoretyczne mające znaczenie ogólnobiologiczne.

Wnioski praktyczne

1. Aneuploidy w hodowli poliploidalnej ogólnie biorąc są zjawiskiem niepożądanym, z którym hodowca musi walczyć, prowadząc selekcję cytologiczną.

2. W szczególnych wypadkach aneuploidy mogą być źródłem mutacji chromosomalnych, jako rezultat anormalności przebiegu podziału redukcyjnego. Najczęściej są to zmiany dotyczące struktury chromosomów.

3. Część powrotnych diploidów wyodrębnionych z populacji aneuploidów wykazuje szereg nowych cech, które mogą być w hodowli wykorzystane.

4. Te nowe formy są formami ustalonymi i mają charakter zmienności skokowej.

Wnioski teoretyczne

5. Powtarzająca się specyfika oddziaływania braku lub nadmiaru określonego chromosomu w genomie na fenotyp organizmu u niektórych roślin świadczy o roli chromosomów jako jednostki strukturalnej komórki, oddziałującej na określony typ przemiany materii i doprowadzającej do określonego fenotypu.

6. Brak lub nadmiar coraz to innych chromosomów z genomu wywołujących odpowiednio inny, a powtarzalny efekt fenotypowy świadczy, że zasadniczą rolę w przenoszeniu tych właściwości z pokolenia na pokolenie grają składniki jądra komórki.

7. Powtarzalność pojawienia się braku lub nadmiaru chromosomu w każdym następnym cyklu podziałowym komórki przemawia za ciągłością morfologiczną chromosomów w okresie spoczynkowym.

8. Eliminacja lub uzupełnienie nadliczbowych lub brakujących chromosomów odbywa się nie drogą przemiany materii, lecz w trakcie podziału komórki. Ta eliminacja jest cytologicznie uchwytana, co stwierdzić można przy wyrzucaniu pojedynczych chromosomów poza wrzeciono lub w opóźnieniu się chromosomów, przy rozchodzeniu się do biegunów w czasie anafazy.

9. Dalsza i najistotniejsza eliminacja odbywa się w czasie tworzenia komórek rozrodczych. Podział redukcyjny u organizmów anormalnych pod względem liczby chromosomów doprowadza do wytworzenia gamet z brakiem lub nadmiarem pewnych chromosomów oraz pewnej liczby gamet normalnych. W procesie zapłodnienia normalne gamety, jako żywotniejsze eliminują gamety anormalne — następuje tzw. selekcja gametyczna.

10. Populacja, w której znajdują się aneuploidy, pozostawiona sama sobie bardzo szybko oczyszcza się z aneuploidów wskutek walki o byt. Osobniki aneuploidalne są bowiem na ogół słabsze w porównaniu z euploidalnymi. Na eliminację tych typów wpływają zjawiska cytologiczne, doprowadzając do wytworzenia niezdolnych do życia gamet lub gamet aneuploidalnych.

1. Jeśli dojdzie do zapłodnienia gametami anormalnymi mogą zaistnieć następujące wypadki:

a) powstała zygota jest niezdolna do życia — ginie — mamy wtedy selekcję zygotyczną;

b) powstała zygota otrzymuje taki zespół chromosomów, dzięki którym powstaje żywotny zarodek, ale inny niż osobniki normalne pod względem liczby czy kształtu chromosomów — doprowadzić to może do powstania nowych form;

c) zlewając się w procesie zapłodnienia anormalne gamety wzajemnie uzupełniają się. Przykładem tego są połączenia trisomików z monosomikami;

d) aneuploidalne gamety tworzą zygoty innego układu polisomicznego.

Wniosek końcowy — badania nad aneuploidami otrzymanymi w wielu pracowniach w dobitny sposób przemawiają za chromosomową teorią dziedziczności.

LITERATURA

1. Belling J. and Blakelee A. F. 1922: The assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. — *Am. Nat.* 56, s. 339 — 346.
2. Blakelee A. F. 1927: Nubbin, a compound chromosomal type in *Datura*. *Ann. New York Acad. Sci.* 31, s. 1 — 29.
3. Berg K. H. v. 1935: Über Polyploidie in der Gattung *Beta* und bei den Kulturpflanzen überhaupt. *Der Züchter* 7, s. 16 — 19.
4. Bergström I. 1940: On the progeny of diploid \times triploid *Populus tremula*. With special reference to the occurrence of tetraploidy. *Hereditas* XXVI, s. 191 — 201.
5. Boedijn K. 1925: Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei *Oenothera Lamarckiana*. *Rec. trav. bot. Néerl.* 22, s. 173—261.
6. Capinpin J. M. 1933: Studies on the genetics and cytology of triploid *Oenotheras*. *Cytologia* 4, s. 355 — 426.

7. Darlington C. D. and M o f f e t A. A. 1930: Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. Journ. of Genet. 22, s. 129 — 151.
8. D e r m e n H. 1931: Polyploidy in *Petunia*. Am. Journ. of Bot. 18, s. 250 — 261.
9. D e r m e n H. 1936: Fertilization in the Baldwin apple, a triploid variety. Journ. of Arn. arb. 17, s. 106 — 108.
10. D u í f e r H. 1926: Die Erblichkeitserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana semigigas*. Rec. trav. bot. Néerl. 23, s. 1 — 71.
11. F i l u t o w i c z A. 1950: Znaczenie kolchicyny w otrzymywaniu poliploidalnych roślin. Postępy Wiedzy Roln. 1950, t. 1 — 2.
12. H o l l i n g s h e a d L. 1930: Cytological investigations of hybrids and hybrid derivatives of *Crepis capillaris* and *Crepis tectorum*. Un. Cal. Publ. Agr. Sc. 6, s. 55 — 94.
13. J o h a n s s o n E. 1937: Kromosomtäl hos plantor av äpple och päron ur korsningar mellan olika sorter. — Sv. pom. för. arsskr, 1937, s. 1 — 12.
14. J o h n s s o n H. 1940: Cytological studies of diploid and triploid *Populus tremula* and of crosses between them. Hereditas XXVI, s. 321 — 352.
15. J o h n s s o n H. 1942: Cytological studies of triploid progenies of *Populus tremula*. Hereditas XXVIII, s. 306 — 312.
16. L e s l e y J. W. 1928: The cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. Genetics 13, s. 1 — 43.
17. L e v a n A. 1936 a: Zytologische Studien an *Allium Schoenoprasum*. Hereditas XXII, s. 1 — 128.
18. L e v a n A. 1936 b: Different results in reciprocal crosses between diploid and triploid *Allium Schoenoprasum* L. Nature 138; s. 508.
19. L e v a n A. 1937: Chromosome numbers in *Petunia*. Hereditas XXIII, s. 99 — 112.
20. M a t s u d a H. 1935: Cytological studies of genus *Petunia*. Cytologia 6, s. 502 — 522.
21. M c C l i n t o c k B. 1929: A cytological and a genetical study of triploid maize. Genetics 14, s. 180 — 222.
22. M ü n t z i n g A. 1933: Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Hereditas XVIII; s. 33 — 55.
23. N e b e l B. R. 1933: Chromosome numbers in aneuploid apple seedlings. New York St. Agr. Exp. St. Bull. 109, s. 1 — 12.
24. N i s h i y a m a I. 1934: The genetics and cytology of certain cereals. VI. Chromosome behavior and its bearing on inheritance in triploid *Avena* hybrids. Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. UN. 32, 1. 1 — 157.
25. O v e r e e m C. v. 1921: Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beih. Bot. Zbl. 38, s. 73 — 113.
26. P e t o F. H. and B o y e s J. W. 1940: Comparison of diploid and triploid sugar beets. Canad. Journ. of Res. 18, s. 273 — 282.
27. S k a l i Ń s k a M. 1939: Genetyka. Warszawa.
28. R a s m u s s o n J. 1936: Betans mognad bedömd efter olika egenskaper. Förh. Sv. Sockerfabr. dirigent — för. arsmöte 1936, s. 1 — 12.
29. R a s m u s s o n J. and L e v a n A. 1939: Tetraploid sugar beets from colchicine treatments. Hereditas XXV, s. 97 — 102.
30. S a t i n a S. and B l a k e s l e e A. F. 1937: Chromosome behavior in triploids of *Datura stramonium*. I. The male gametophyte. Am. Journ. of Bot. 24, s. 518 — 527.

31. S a t i n a S., B l a k e s l e e A. F. and A v e r y A. G. 1938: Chromosome behavior in triploid *Datura*. III. The seed. *Am. Journ. of Bot.* 25, s. 595 — 602.
32. S c h l ö s s e r L. A. 1940: Physiologische Untersuchungen an polyploiden Pflanzen — Reihen. *Forschungsdienst* 10; s. 28 — 40.
33. T h o m p s o n W. C. 1931: Cytology and genetics of crosses between fourteen and seven — chromosome species of wheat. *Genetics* 16, s. 309 — 324.
34. U p c o t M. and P h i l p J. 1939: The genetic structure of *Tulipa* IV. Balance, selection and fertility. *Journ. of Genet.* 38, s. 91 — 123.
35. W a n s c h e r J. H. 1939: Contributions to the cytology and life history of apple and pear. *R. Vet. Agr. Coll. Copenh. Yearh.* 1939, s. 21 — 70.
36. V r i e s H. de and B o e d i j n K. 1924: Die Gruppierung der Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. *Ber. D. bot. Ges.* 42, s. 174 — 178.
37. Y a r n e l l S. H. 1931: A study of certain polyploid and aneuploid forms in *Fragaria*. *Genetics* 16, s. 455 — 489.