

WITOLD CHMIELEWSKI

Poznanie mechanizmu dziedziczenia warunkuje postęp w hodowli

Изучение механизма наследственности обуславливает прогресс в лесоводстве

Knowledge of heredity conditions the progress in silviculture

Stały i coraz szybszy przyrost liczby ludzi na naszym globie wymaga ciągłego zwiększania produkcji dóbr materialnych, a m. in. produkcji roślinnej, bez której egzystencja człowieka byłaby niemożliwa. Zwiększenie plonów uprawianych roślin może być osiągnięte przez intensyfikację gospodarstwa, stosowanie odpowiednich środków agrotechnicznych i zabiegów melioracyjnych, pielęgnowanie dostosowane do natury roślin jak i ich fazy rozwojowej. Efekty uzyskane ze stosowania powyższych środków są jednak uzależnione w znacznym stopniu od cech dziedzicznych roślin. Tak np. w Stanach Zjednoczonych w ciągu 45 lat (1861—1905), kiedy to doskonalono jedynie metody i sposoby uprawy gleby, wzrost plonu pszenicy wynosił 3,4 buszla na akr¹.

W następnym 40-leciu (1906—1945) wzrost plonu wyniósł 6,3 buszla/akr, z czego na ostatnie 10 lat, kiedy to wprowadzono do uprawy nowo wyselekcjonowane odmiany, przypada 4,5 buszla/akr.

Chcąc ulepszać rośliny trzeba przede wszystkim dokładnie poznać ich wewnętrzny mechanizm dziedziczenia. Wszystkie cechy organizmu uwarunkowane są przez odpowiednie geny, od których zależą określone reakcje biochemiczne. Ponieważ reakcje biochemiczne w żywych ustrojach są kontrolowane przez enzymy, przeto powstała hipoteza, że każdy gen warunkuje syntezę lub czynność określonego enzymu.

Jednocześnie trzeba pamiętać, że środowisko chemiczne genu działającego w organizmie zależy nie tylko od danego genu, ale także od innych genów jak i od czynników środowiska zewnętrznego. Obecność określonego genu warunkuje jakąś cechę, lecz do jej przejawienia się konieczne są odpowiednie warunki środowiska. Jeżeli np. część siewek od momentu skielkowania będziemy trzymać w całkowitej ciemności, to nie wytworzą one chlorofilu, podczas gdy pozostałe, znajdujące się na świetle będą normalnie wytwarzały chlorofil. Zarówno jedne jak i drugie są predysponowane genetycznie do wytwarzania chlorofilu,

¹ 1 buszel = 35,238 l; 1 akr = 0,405 ha.

ale brak światła u siewek uprawianych w ciemności nie wyzwolił dziedzicznie uwarunkowanej możliwości organizmu wytwarzania chlorofilu.

Z tego widać, że czynniki środowiska wpływają również na cechy genetyczne, zmieniając typowe dla organizmu procesy biochemiczne. Ogólny obraz tych zależności jest jasny, lecz trzeba jeszcze zbadać związki zachodzące między czynnikami środowiska a reakcjami biochemicznymi uwarunkowanymi przez geny. Gdyby tego rodzaju związki zostały szczegółowo zbadane, to udałooby się prawdopodobnie odkryć subtelne powiązania istniejące między czynnikami dziedzicznymi i niedziedzicznymi. Stwierdzono np., że barwa kwiatów zależy od kwasowości soku komórkowego. Kwasowość ta może zmieniać się w zależności od genotypu organizmu, podlega jednak również wpływom warunków zewnętrznych takich jak pH gleby. Można przypuszczać, że w przyszłości dzięki coraz to głębszej znajomości podstaw dziedziczenia, będzie możliwe wywoływanie na drodze chemicznej określonych zmian dziedzicznych.

Dla ścisłości, należy podkreślić, że cechy organizmu jako takie nie są dziedziczne, lecz są przekazywane za pośrednictwem genów, które decydują o możliwościach realizowania się cech w rozwijającym się organizmie. Ten sam genotyp w różnych warunkach środowiska może wytworzyć różne fenotypy. Pod wpływem określonego czynnika środowiska powstają w roślinie różne reakcje w zależności od jej genotypu. W zwykłym współdziałaniu genotypu ze środowiskiem same geny nie ulegają zmianom trwałym. Czasami jednak gen może ulec nagłej, trwałej pozornie samorzutnej zmianie, przybierając odrębną formę zawiązków cech dziedzicznych (allelomorficzną).

Takie trwałe dziedziczne zmiany genów nazwane są mutacjami.

Dotychczas nie zostały jeszcze poznane przyczyny powodujące powstawanie samorzutnych mutacji. Wiadomo, że działaniem pewnych środków, np. promieni Rentgena, światła ultrafioletowego, iperytu, formaldehydu lub innych substancji chemicznych, można zwiększyć częstość mutacji genów. Środki te nie działają jednak selektywnie na określone geny, lecz zwiększają tylko częstość mutacji.

Przypuszcza się, że nieliczne geny mają zdolność wywoływania lub co najmniej ułatwiania mutacji innych genów. Ekstremalne temperatury (wysokie lub niskie) zwiększają również częstość mutacji choć w bardzo niewielkim stopniu. Przypuszcza się, że działanie czynników indukujących mutacje nie jest bezpośrednie, lecz pośrednie. Pod ich wpływem mogą następować zmiany w cytoplazmie lub substancjach jądrowych, powodując z kolei w procesach przemiany materii dalsze zmiany, które dopiero oddziałują na geny. Proces mutacyjny, wywołany czynnikiem działającym z zewnątrz, zależy ostatecznie od zmian w metabolizmie komórki. Samorzutne mutacje są też prawdopodobnie wywołane zaburzeniami metabolizmu w komórkach, przy czym przyczyny zaburzeń nie są nam jeszcze znane. Tego rodzaju zmiany są na ogół bardzo rzadkie.

Mutacje stanowią główne źródło dziedzicznej zmienności, która warunkuje ewolucję. Wiele tych zmian wystąpiło w przeszłości i gromadziło się, tworząc potencjalny zasób zmienności w istniejących obecnie populacjach. Większość mutacji obserwowanych obecnie jest raczej niepożądana jako proces przypadkowy nie dający się kontro-

lować, powtarzać ani kierować. Większość zmian, które wystąpiły w przeszłości zostało już ewolucyjnie utrwalone jako dziki typ gatunku. Jest bardzo prawdopodobne, że dalsze przypadkowe zmiany raczej pogorszą niż polepszą istniejący obecnie złożony i zrównoważony układ. Tym niemniej na przykładzie roślin uprawianych jak i zwierząt udomowionych widać, że populacje można kształtować w pożądanym kierunku na drodze selekcji, pojawiających się dzięki mutacjom, dziedziczących się wariantów.

Mutacje mogą być odwracalne, to znaczy, że allel¹, który powstał w wyniku mutacji genu, może mutować wstecznie do formy wyjściowej. Opracowano nawet proste metody analizowania i wykrywania częstości mutacji wstecznych. Polegają one głównie na wykorzystaniu mutacji biochemicznych. Znalaziono zmutowany szczep grzybka *Neurospora*, który nie może rosnąć na pożywce pozbawionej adeniny, podczas gdy dziki szczep na takiej pożywce rośnie dobrze ponieważ sam wytwarza adeninę. Forma zmutowana hodowana w takich warunkach musi zginąć, a przetrwają tylko te osobniki, u których nastąpi mutacja wsteczna. Przy pomocy tego testu stwierdzono, że u *Neurospora* takie mutacje są dosyć częste.

Duże znaczenie praktyczne ma zjawisko poliploidalności zachodzące czasami samoczynnie w przyrodzie, a polegające na zwielokrotnieniu chromosomów. Poliploidalność może być wywoływana sztucznie przez zakłócenie normalnej synchronizacji procesów podziału jądra. Można uzyskać to różnymi sposobami, jak np. przez ścięcie pędu rośliny, ogrzewanie stożków wzrostu lub przez działanie czynnikami chemicznymi takimi, jak acenaften, sulfanilamid, sześćchlorocykloheksan, kolchicina itp.

Poliploidy są czasami silniejsze i bardziej żywotne niż diploidy. Fenotypowa odrębność poliploidów często powodowała, że zwracano na nie uwagę i poddawano je badaniom. Tak np. dzięki wyjątkowo dużym liściom wykryto triploidalne osiki. Stwierdzono, że gigantyzm liści jest spowodowany większymi wymiarami komórek. Również inne organy u triploidów, jak np. pyłek, komórki szparkowe, komórki drewna, są większe jak u diploidów.

Ogólnie można stwierdzić, że fenotypowe przejawy poliploidalności mogą się uzewnętrznić w różny sposób w zależności od gatunku, genotypu jak również i od warunków, w których organizmy bytują. Stwierdzono także, że częstość występowania poliploidalności wiąże się ze zdolnością wegetatywnego rozmnażania. Dzięki temu poliploidalność może łatwiej być utrwalona u tych roślin, które mogą rozmnażać się bezpłciowo.

Częstym następstwem poliploidalności jest spadek płodności przy rozmnażaniu generatywnym. Ponieważ poliploidy różnią się od diploidów pod względem fizjologicznym i morfologicznym, można by przypuszczać, że są one dostosowane do różnych warunków środowiska. Istotnie stwierdzono, że poliploidy mają często inne niż diploidy rozmieszczenie geograficzne. Jednocześnie poliploidy dzięki łączeniu różnych genomów mogą uzyskiwać szerszy zakres tolerancji w stosunku

¹ Allel — jeden z dwóch lub większej liczby genów, które zajmują te same miejsca w homologicznych chromosomach i które w gametach wzajemnie się wykluczają; allele wywołują cechy zwane przeciwstawnymi.

do środowiska. Ta właściwość uczyniła z nich rośliny pionierskie, pojawiające się zwłaszcza wtedy, gdy zmiana środowiska stwarza nowe przestrzenie dla inwazji.

Ustalono, że w północnych szerokościach geograficznych udział poliploidów jest szczególnie duży. W hodowli roślin można otrzymywać osobniki triploidalne krzyżując diploidy z tetraploidami. Eksperymentalnie uzyskano takie osobniki m. in. i u osiki.

Równie ważną cechą, z punktu widzenia hodowli roślin, jest heterozja zwana też wigorem mieszańców. Uzyskuje się ją najczęściej przy krzyżowaniu dwu osobników heterozygotycznych, różniących się znacznie między sobą. Potomstwo ich jest często odporniejsze na niekorzystne warunki środowiska, odznacza się dużą płodnością, szybkim tempem wzrostu i rozwoju, większą zdrowotnością. Dotychczas biochemiczna strona zjawiska heterozji nie została poznana. Wyniki ostatnich doświadczeń przeprowadzonych na izolowanych wierzchołkach pomidorów linii wsobnych jak i mieszańcowych, ujawniły różnice w zdolności syntezy witamin (niacyny — wit. PP).

Na tej podstawie można sądzić, że heterozja jest wyrazem aktywności korzystnych stężeń i kombinacji chemicznych czynników wzrostu, powstających w wyniku uzupełniającej działalności genów w organizmie mieszańca.

Doceniając te wszystkie zjawiska można z pomyślnymi wynikami prowadzić selekcję roślin, która jest obecnie podstawową metodą ich uszlachetniania. O skuteczności selekcji można się łatwo przekonać porównując obecnie uprawiane rośliny z ich przodkami w stanie dzikim. Należy poznać źródła zmienności cech, z którymi mamy do czynienia i które chcemy zmienić. Nie wolno zapominać, że zmienność organizmów jest wywoływana zarówno przez czynniki dziedziczne jak i przez środowisko.

Jednym z głównych zadań hodowcy jest wyróżnienie czynników zmienności dziedzicznej. Jedynie cechy utrwalone w genotypie mogą być przedmiotem selekcji. Niektóre cechy ważne dla hodowcy mogą być przekazywane dziedzicznie w sposób prosty. Często jednak cechy, które chcemy zmienić lub spotęgować mają charakter ilościowy jak np. przyrost, kształt. W tym przypadku osobników nie można podzielić na odrębne klasy pod względem danej cechy lecz można je jedynie sklasyfikować przy pomocy pomiarów.

W typowych przypadkach dziedziczenie ilościowe jest uzależnione od złożonego działania genów wielokrotnych, których nie można pojedynczo identyfikować, gdyż oddzielnie wpływ ich na fenotyp jest stosunkowo nieznaczny. Dany gen może wpływać na jedną cechę, a jednocześnie działać jako człon układu genów wielokrotnych oddziałujących na inny element organizmu. Istota działania genu w układach genów wielokrotnych jest dotąd właściwie nie wyjaśniona, chociaż jest oczywiste, że geny wielokrotne nie oddziałują jedynie przez proste sumowanie się wpływów.

Doświadczalnie stwierdzono, że poszczególne bloki genów wielokrotnych wywierają różny (dodatni lub ujemny) wpływ na przejawianie się cech ilościowych. Cechy ilościowe mogą się przy tym zmieniać według postępu geometrycznego lub arytmetycznego.

H. H. Smith badał wpływ genów wielokrotnych na długość korony kwiatowej tytoniu. Długość korony ze względu na łatwość dokładnego pomiaru oraz małą wrażliwość na wpływ środowiska jest cechą dogodną dla takich badań. Smith wprowadzając do międzygatunkowych mieszańców oraz do osobników rodzicielskich (jeden o dużych kwiatach, drugi o małych) 1 dodatkowy chromozom ustalił, że zawsze następowało zmniejszenie długości korony kwiatowej o 0,8 początkowej długości.

Poznanie działania genów wielokrotnych jest dla hodowli, a szczególnie hodowli drzew leśnych, gdzie chodzi głównie o cechy ilościowe, bardzo ważne.

Pracując nad uszlachetnieniem jakiejkolwiek rośliny trzeba ją przede wszystkim dokładnie poznać, tj. prześledzić jej cykl życiowy, szczegóły budowy kwiatów i procesu rozmnażania, aby odpowiednio dostosować technikę krzyżowania. Trzeba się orientować, czy dana roślina jest samo- czy obcopolna, diploidalna czy poliploidalna oraz jakie są możliwości wegetatywnego rozmnażania. Należy poznać normalne warunki wzrostu oraz reakcję na różne warunki środowiska. Trzeba przestudiować geograficzne rozmieszczenie, zakres i źródła zmienności w obrębie danej grupy.

Źródłem zmienności mogą być zdarzające się sporadycznie mutacje lub też krzyżowe zapłodnienie. W przyrodzie krzyżowanie dało początek licznym i różnorodnym segregantom, w których tylko pojedyncze mogą być wartościowe dla hodowcy.

W selekcji roślin często wykorzystuje się wynajdywane w przyrodzie korzystne osobniki. Bardziej interesujące jest jednak krzyżowanie różnych typów roślin w celu uzyskania potomstwa łączącego w sobie pewne określone cechy rodziców. Często samo proste krzyżowanie nie wystarcza, gdyż w mieszańcowym potomstwie (F_1) nie ma osobników odpowiadających stawianym wymaganiom. Wówczas można stosować krzyżowanie wsteczne, tj. mieszańca F_1 krzyżować ponownie z tym rodzicem, który odznacza się takimi cechami, jakie chcemy uzyskać u mieszańców. Krzyżowanie wsteczne może być wielokrotnie powtarzane, przy czym z każdym powtórzeniem w następnym pokoleniu wzrasta udział cech osobnika rodzicielskiego.

Trzeba jednak pamiętać, że w pewnych przypadkach nie można przenieść poszczególnych cech do jakiejś odmiany bez zmienienia tych cech lub pewnych właściwości odmiany. Możliwości krzyżowania i rekombinacji są bardzo rozległe i obiecujące, nie zawsze jednak łatwe do zrealizowania, gdyż często trudno jest uzyskać mieszańce międzygatunkowe, a jeszcze trudniej międzyrodzajowe lub form zupełnie sobie obcych. Na przeszkodzie staje tu nie tylko niezgodność chromosomów, lecz także warunki równowagi genowej i fizjologicznej. Czasem trudności te można przezwyciężyć stosując hodowlę zarodków na sztucznych pożywkach lub stosując, przy zapyłaniu, specjalne zabiegi (mieszanie pyłków, pyłek o osłabionej żywotności).

W wielu pracach hodowlanych stosuje się krzyżowanie roślin różniących się możliwie małą liczbą cech, gdyż wtedy łatwiej jest uzyskać w mieszańcowym potomstwie znaczną liczbę osobników o pożądanym właściwościach. Krzyżowanie jest zabiegiem, który daje dobre wyniki tylko wtedy, gdy stosując go, ma się jasno sprecyzowany i wyraźny cel hodowli.

Selekcja masowa, często stosowana w praktyce, polega na odrzucaniu niepożądanych i zachowaniu form pozostałych, lub na wyborze szczególnie cennych osobników i dalszym ich rozmnażaniu. W pewnych przypadkach selekcja masowa może dać szybko dobre wyniki, chociaż hodowca pracuje tu właściwie na „ślepo”. Przy tej metodzie selekcji, rośliny są zmieniane powoli, a hodowca nie ma możliwości dokładnego sprawdzenia materiału hodowlanego pod względem genetycznym. Szczególnie ma to miejsce przy roślinach obcopylnych, gdzie mamy do czynienia z nieznanym komponentem męskim, który może być gorszy pod względem genetycznym od selekcjonowanych roślin matecznych. Przy braku kontroli genetycznej nie jesteśmy w stanie określić różnic wywoływanych przez środowisko od różnic genetycznych.

Selekcja indywidualna w dużym stopniu eliminuje wady selekcji masowej. Przy tej metodzie, potomstwo każdej rośliny jest traktowane i obserwowane osobno. Wybór jest tu dokonywany przy zbadaniu uzyskanych mieszańców na powierzchniach porównawczych. Łatwiejsze jest tu kontrolowanie i określanie możliwości genetycznych materiału, a więc jest też bardziej prawdopodobne uwzględnienie wpływów środowiska. Szczególnie jest to ułatwione przy selekcji roślin samopylnych.

Zarówno selekcja indywidualna jak i masowa wymagają od wykonawcy specjalnego daru wychwytywania nawet nieznacznych różnic fenotypowych. Selekcja indywidualna jest bardziej kosztowna od masowej, ale uzyskiwane wyniki są znacznie lepsze. Jest to obecnie jedna z podstawowych metod hodowlanych w rolnictwie.

W hodowli lasu musimy natomiast bazować przede wszystkim na populacji¹. Każdy drzewostan jednogatunkowy, jako złożony z drzew o podobnym, lecz nie identycznym podłożu dziedzicznym, jest właśnie populacją. Suma wszystkich zawiązków cech występujących u osobników populacji stanowi charakterystyczną dla niej pulę genów.

Stosunki genetyczne w populacji są zawiłe i niełatwe do zbadania. Zostało jednak stwierdzone i udowodnione, że w populacji, złożonej z osobników zdolnych do wydawania potomstwa i przystosowanych do życia w danych warunkach, ogólny jej charakter nie ulega zmianom przez wiele pokoleń, a częstość występowania określonych genów pozostaje jednakowa, jeżeli krzyżowaniem rządzi przypadek.

Prawo to zostało sformułowane równocześnie i niezależnie od siebie przez dwóch badaczy G. H. H a r d e g o i W. W e i n b e r g a.

Dopiero zasadnicza zmiana warunków bytowania, krzyżowanie się z osobnikami innej populacji lub zastosowanie sztucznego doboru może zachwiać tę równowagę.

Z gospodarczego punktu widzenia nie można uznać naturalnych populacji za twór doskonały, ale nie należy zaprzepaszczać wartości, jakie reprezentują rodzime drzewostany, dzięki nagromadzeniu bogatej puli zawiązków cech gwarantujących im duże możliwości przystosowawcze. Utrzymanie tych drzewostanów daje pewność dobrego ich przetrwania i uzyskania dobrych efektów produkcyjnych.

Z tego względu przy selekcji typowych gatunków leśnych nie należy bazować jedynie na niewielkiej liczbie drzew doborowych gdyż

¹ Populacja — zbiór osobników jednego gatunku, zasiedlających ograniczony obszar i krzyżujących się między sobą bez ograniczeń.

mogłoby to doprowadzić do zubożenia puli genowej, a w konsekwencji, przy wystąpieniu dłuższego okresu niekorzystnych warunków, do zagłady takiej zubożonej populacji. Idąc tą drogą musielibyśmy podobnie jak rolnicy czy sadownicy, zapewnić wyselekcjonowanym genotypom specjalne warunki bytowania, co przy obecnym poziomie techniki i istniejących środkach działania w gospodarstwie leśnym jest na razie niemożliwe. Dlatego też w hodowli lasu właściwym obiektem dla badań jak i gospodarowania powinien być drzewostan — populacja.

Dokonując wyboru i uznania drzewostanów nasiennych ważniejszych gatunków drzew leśnych, wkroczyliśmy w hodowli lasu na drogę selekcji populacyjnej.

W związku z tym byłoby pożądane, aby przyszli gospodarze lasu mieli możliwość poznania zasad genetyki już na wykładach hodowli lasu. W przyszłości należałoby natomiast wyodrębnić genetykę jako osobny przedmiot w programie studiów leśnych.

LITERATURA

1. Bonner D. M. — Dziedziczność. PWN Warszawa, 1964.
2. Crick F. H. C. — Struktura substancji dziedzicznej. Fizyka i chemia życia. PWN Warszawa, 1963.
3. Gajewski W. — Genetyka. PWRiL Warszawa, 1963.
4. Mirsky A. E. — Chemia dziedziczenia. Fizyka i chemia życia. PWN Warszawa, 1963.
5. Rohmeder E., Schönbach H. — Genetik und Züchtung der Waldbäume. Hamburg, 1959.
6. Skowron S. — Dziedziczność. Wiedza Powszechna. Warszawa 1960.
7. Srb A. M., Owen R. D. — Genetyka ogólna. PWRiL Warszawa 1959.
8. Stebbins G. L. — Zmienność i ewolucja roślin PWN Warszawa 1958.
9. Tyszkiewicz S., Obmiński Z. — Hodowla i uprawa lasu, PWRiL Warszawa 1963.
10. Tyszkiewicz S. — Genetyczne podstawy wyboru drzewostanów nasiennych, maszynopis, 1963.
11. Wright S. — Evolution in Mendelian Populations, Genetics, 16: 97—159. 1931.

Praca wpłynęła do Komitetu Redakcyjnego 22 marca 1965 r.