

ROLA POLIPLOIDALNOŚCI W EWOLUCJI ROŚLIN

W. GAJEWSKI

Zakład Genetyki PAN

Po dwóch dniach słuchania referatów o zjawisku poliploidalności i o jej roli w powstawaniu nowych gatunków w naturze czy też form i odmian w hodowli warto się zastanowić, jaką rolę odgrywa to zjawisko w ogólnych procesach ewolucji świata organicznego. Można by z takiej sesji wynieść wrażenie, że poliploidalność, przynajmniej w świecie roślin kwiatowych, stanowi jeden z głównych podstawowych czynników ewolucji. Nic nie byłoby bardziej fałszywego jak tego rodzaju konkluzja. Spróbujmy więc, że tak powiem, właściwie umiejscowić znaczenie procesu poliploidalności w ogólnym obrazie czynników i mechanizmów warunkujących procesy ewolucyjne w świecie organicznym.

Genetyka dwudziestego wieku, a zwłaszcza ostatnich 30 lat, z nauki badającej wyłącznie prawa przekazywania cech dziedzicznych, nauki laboratoryjnej, przekształciła się w naukę badającą całość procesów ewolucyjnych, stwarzając obszerne działy zajmujące się mechanizmem ewolucji, jak genetyka populacyjna czy taksonomia eksperymentalna. Ważne jest więc zorientować się, jak w świetle współczesnych badań genetycznych wyglądają procesy ewolucyjne, a wśród nich rola poliploidalności.

Na wstępie chcę podkreślić, iż pogląd, jaki przedstawię, jest oparty na podstawie założeń teoretycznych i wyników eksperymentalnych genetyki niesłusznie zwanej formalną. (Genetyką formalną genetycy zachodnio-europejscy nazywali jedynie jeden dział genetyki zajmujący się analizą stosunków segregacji mieszańców, co oczywiście nie wyczerpuje całości genetyki).

Referat mój ograniczę do omówienia roli poliploidalności jedynie w świecie roślinnym i to przede wszystkim do roślin wyższych, głównie okrytozalążkowych, pomijając całkowicie świat zwierzęcy i większość grup roślin niższych. Jeśli chodzi o świat zwierzęcy, to już z referatu prof. Kaufman dowiedzieliśmy się, iż poliploidalność odgrywa tu znikomą rolę jako czynnik ewolucyjny. Jak widzieliśmy, są po temu różne przyczyny, jak znacznie większe zaburzenia fizjologiczno-rozwojowe w wyniku podwojenia liczby chromosomów, rozdzielności i związane z tym zróżnicowanie aparatu chromosomalnego. System ten, polegający na precyzyjnym zbalansowaniu stosunku jakościowego i ilościowego chromosomów płci i autosomów, jest szczególnie wrażliwy na wszelkie zmiany w aparacie chromosomalnym, które zwykle prowadzą do interseksualności, sterylności i innych zaburzeń eliminujących osobniki poliploidalne.

Jeśli chodzi o świat roślin, to omówię rolę poliploidalności przede wszystkim dla roślin kwiatowych z tej prostej przyczyny, że są one najlepiej zbadane. Nie znaczy to wcale, aby poliploidalność nie zachodziła i u niższych roślin.

Wśród glonów np. znamy szeregi poliploidalne w różnych rodzajach, jak np. u *Spirogyra* $n=8, 12, 24$ i 36 , czy *Cladophora* $n=12, 24, 36$ i 72 .

Może najistotniejszym w sensie ewolucyjnym podwojeniem liczby chromosomów w ewolucji świata roślinnego było podwojenie liczby chromosomów, jakie zaszło przy przejściu z typu organizmów haploidalnych na organizmy posiadające pokolenie diploidalne zwane sporofitem. Jak wiemy, cały szereg najpierwotniejszych organizmów czy to glonów, czy grzybów odbywa całe stadium wegetatywnego rozwoju w stadium haplofazy, a diploidalna jest tu tylko zygota.

Niewątpliwie w świecie roślinnym przejście rozwoju wegetatywnego z haplo- do diplofazy odbyło się w ewolucji niezależnie i kilkakrotnie w różnych grupach filogenetycznie daleko od siebie stojących, jak u glonów, grzybów i roślin naczyniowych. W każdym z tych wypadków silny rozwój sporofitu diploidalnego związany był z dużym postępowaniem ewolucyjnym i ze znacznym wzrostem złożoności strukturalnej.

Widzimy to wśród glonów, gdzie np. u brunatnic diploidalne *Laminariales* i *Fucales* osiągnęły najwyższy poziom organizacji morfologicznej i anatomicznej, wytwarzając nawet rodzaj tkanki przewodzącej wśród glonów.

Widzimy to także wśród grzybów, gdzie dikarion, będący odpowiednikiem diplofazy, umożliwia wśród *Basidiomycetes* osiągnięcie najwyższego wśród grzybów stopnia zróżnicowania budowy owocników.

I wreszcie przewaga sporofitu nad gametofitem u roślin naczyniowych jest powszechnie znaną tendencją ewolucyjną w tej grupie roślin, która osiągnęła najwyższy poziom rozwoju wśród roślin.

Wydaje się więc nie ulegać wątpliwości, iż w szeregu typów państwa roślinnego rozwój diploidalnego sporofitu był cechą ewolucyjnie dodatnią, umożliwiającą osiągnięcie wyższego stopnia zróżnicowania.

Jednak przyczyną tego nie było same podwojenie liczby chromosomów, ale przede wszystkim konsekwencje genetyczne stanu diploidalnego. U brunatnic szereg rodzajów ma identycznie wykształcony gametofit i sporofit mimo różnicy w liczbie chromosomów. U mszaków czy paproci można z regeneracji sporofitu otrzymać diploidalny gametofit, który poza ewentualnymi zmianami związanymi ze zwiększeniem wymiarów komórek zasadniczo nie różni się od haploidalnego gametofitu. Wśród mchów i paproci tego rodzaju poliploidalne formy spotyka się i w naturze. Wyższość w ewolucji diploidalnych tkanek roślin kwiatowych czy dikarionu grzybów nie polegała na samej diploidalności, a raczej była wynikiem genetycznych konsekwencji stanu diploidalnego. Pierwszą konsekwencją stanu diploidalnego jest powstanie tak ważnego z punktu widzenia ewolucji zjawiska, jakim jest dominowanie czy recesywność genów.

W haploidalnym organizmie każda mutacja musi się natychmiast fenotypowo objawić, podczas gdy w organizmie diploidalnym, o ile występuje w stanie heterozygotycznym, może istnieć najpierw w stanie recesywnym nie ujawniając się fenotypowo. W organizmie haploidalnym, o ile zajdzie mutacja w jakimkolwiek stopniu selektywnie ujemna, będzie ona natychmiast przez dobór naturalny eliminowana, gdyż musi się od razu ujawnić fenotypowo.

Inaczej wygląda sytuacja w organizmie diploidalnym. Ponieważ zwykle mutacje powstają w stanie heterozygotycznym, to o ile są, jak zwykle bywa, recesywne, mogą się nie ujawnić fenotypowo. Dzięki temu nawet mutacje w danych warunkach selektywnie ujemne nie będą natychmiast przez dobór naturalny eliminowane, gdyż selekcja odbywa się w stosunku do fenotypów, a nie genoty-

pów. Dzięki temu w organizmie diploidalnym istnieje możliwość nagromadzenia się licznych mutacji w stanie ukrytym.

Mutacje te i różne ich kombinacje będą od czasu do czasu wypróbowywane co do ich wartości selektywnych wtedy, kiedy w potomstwie heterozygot powstają kombinacje homozygotyczne. Stwarza to organizmowi diploidalnemu możliwość gromadzenia zmienności mutacyjnej. Należy przy tym pamiętać, iż mutacje w jednych warunkach selektywnie ujemne mogą przy zmienionych warunkach okazać się selektywnie dodatnie. Stwarza to znacznie większe możliwości przystosowawcze organizmów diploidalnych w stosunku do haploidalnych, które nie posiadają żadnej możliwości gromadzenia zmienności mutacyjnej nie objawiającej się fenotypowo. Zilustruję to na następującym przykładzie.

Wyobraźmy sobie, że geny AB decydują o zdolności przystosowawczej jakiegoś gatunku czy rasy w warunkach X i że ich allelomorfy ab powodują zdolność przystosowania się tego gatunku do warunków Y, w kierunku których przebiega ewolucja. W wypadku organizmu haploidalnego przejście ze stanu AB do ab jest możliwe tylko w tym wypadku, o ile Aa i aB są przynajmniej równe lub wyższe w wartości selektywnej od wyjściowego genotypu AB. Gdy organizm jest diploidalny sytuacja jest bardziej prosta, gdyż mutanty AaBB i AABb mogą się ustalić w populacji bez względu na wartość selektywną genów a i b. Krzyżówka między takimi mutantami da mieszańca AaBb, w potomstwie którego powstaną podwójne homozygoty aabb adaptywnie dodatnie w nowych warunkach. Tak więc wyższość stanu diploidalnego nad haploidalnym polega przede wszystkim na zdolności wytwarzania nowych kombinacji genowych umożliwiających przystosowanie się konieczne dla ewolucji.

Druga konsekwencja istnienia diploidalnego sporofitu jest następująca. O ile podziały redukcyjne zachodzą bezpośrednio po wytworzeniu zygoty (jak u haplontów), to w wyniku każdego aktu zapłodnienia mogą powstać tylko cztery różne kombinacje genów w potomstwie. Jeśli jednak między aktem zapłodnienia a podziałami redukcyjnymi powstaje diploidalne pokolenie, to wtedy w wyniku jednego aktu zapłodnienia mogą zajść tysiące podziałów redukcyjnych, z których każdy da gamety o trochę innym składzie genetycznym. Ewolucyjna korzyść tego zjawiska jest oczywista.

Niewątpliwie więc najistotniejsza w ewolucji roślin była „poliploidyzacja“ haplofazy na diplofazę. Zagadnienie to omówiłem dokładniej w tym celu, aby wykazać iż samo podwojenie liczby chromosomów nie jest czynnikiem ewolucyjnie twórczym, lecz przede wszystkim jego konsekwencje genetyczne.

Dalszym zagadnieniem jest sprawa roli ewolucyjnej podwojenia liczby chromosomów w diploidalnym już sporoficie, jak to mamy np. u roślin kwiatowych. Jest rzeczą oczywistą, iż tu podwojenie liczby chromosomów nie wprowadza tak zasadniczych zmian w mechanizmie dziedziczenia, jak zmiana ze stanu haploidalnego na diploidalny.

Niewątpliwie autotetraploidy wykazujące tetrasomiczną segregację genów posiadają większą możność tworzenia nowych kombinacji niż wyjściowe formy diploidalne. Daje to większą plastyczność przystosowawczą tym organizmom. Istnieją jednak z drugiej strony nie mniej istotne ujemne strony poliploidalności. Tworzenie poliwalentów w mejozie obniża płodność. Poza tym w autopoliploidach o 4 allelomorfach możność ujawnienia się mutacji recesywnych zachodzących w jednym allelomorfie bardzo istotnie się obniża. W stanie homozygotycznym musi się ona znaleźć w ilości poczwórnej, a nie podwójnej, jak w diploidach. To znowu zmniejsza szanse szybkiego, plastycznego przystosowywania się do zmie-

niających się warunków otoczenia i może powodować zmniejszenie zdolności adaptacyjnych poliploidów do szybko zmieniających się warunków bytowania.

Jak dokładniejsza analiza naturalnych poliploidów wykazuje, w naturze typowe autopoliploidy występują rzadko. Większość poliploidów dawniej opisywanych jako autopoliploidy to prawdopodobnie poliploidy segmentalne, a czasem nawet amfiploidy.

Amfiploidy tworzące serie poliploidalnych gatunków w różnych rodzajach roślin kwiatowych mało właściwie mają wspólnego pod względem swych właściwości ze sztucznie otrzymanymi autopoliploidami. Mają znacznie więcej wspólnego z diploidami. W każdym razie na podstawie ich właściwości nic nie możemy wnioskować o wpływie podwojenia liczby chromosomów na morfologię i fizjologię komórki organizmu.

Jak wykazały badania nad sztucznie otrzymanymi autopoliploidami, w obrębie różnych roślin nie ma właściwie ani jednej cechy, która by zawsze związana była z podwojeniem liczby chromosomów. W każdym wypadku skutki podwojenia liczby chromosomów w jakimś organizmie zależą przede wszystkim od jego genotypu. Nawet tak pospolity efekt poliploidalności, jak zwiększenie wymiarów komórek, może przy różnych genotypach form wyjściowych tego samego gatunku nie wystąpić wcale u jednych, a bardzo silnie u drugich, jak to wykazał dla mchów Tobler.

Z innych efektów poliploidalności bardziej ogólnie występujących można wymienić jedynie zmniejszenie tempa podziałów komórkowych, co powoduje, iż diploidy są zwykle wcześniejsze niż poliploidy oraz prawie zawsze występujące obniżenie płodności niekoniecznie tylko na skutek powstawania poliwalentów w mejozie. Wtórny efekt zwiększenia wymiarów komórek mogą być zmiany w stanie ich uwodnienia i zawartości różnych składników komórkowych, jak chlorofilu, witamin itp. oraz zmiany w wymiarach i kształtach organów, jak np. większe wymiary kwiatów czy nasion, grubsze liście itp. Ogólnie można powiedzieć, iż zmiany w wymiarach oraz kształcie komórek i organów, czy też ich właściwości fizjologicznych powstałe na skutek podwojenia liczby chromosomów, są znacznie mniejsze niż istniejące w gatunkach zróżnicowanie genetyczne w postaci ras, ekotypów czy podgatunków.

Z genetycznych konsekwencji autopoliploidalności — to przede wszystkim wzrost w populacji osobników heterozygotycznych (ze względu na mniejsze szanse spotkania się w zygocie 4 tych samych allelomorfów), no i najważniejsze może — stworzenie za jednym krokiem prawie kompletnej bariery izolacyjnej w stosunku do wyjściowego gatunku diploidalnego.

Samo podwojenie liczby chromosomów nie stanowi w naturze istotnego czynnika ewolucji. Występujące w naturze autopoliploidy często przez systematyków w ogóle nie były wyróżniane lub najwyżej przypisywano im rangę form czy odmian w obrębie gatunku. Powyższe rozważania wskazują, iż aczkolwiek podwojenie liczby chromosomów pociąga za sobą dość często zmiany właściwości fizjologicznych i morfologicznych, to jednak zmiany te są rzadko selektywnie dodatnie i jeśli autopoliploidy odgrywają znikomą rolę w ewolucji. O ile autopoliploidy utrzymują się w naturze i dają początek odrębnym gatunkom, to podstawowym dla tego warunkiem jest ich izolacja od pokrewnych gatunków diploidalnych. Stwarza to im możliwość samodzielnego procesu ewolucji na drodze mutacji i selekcji, które są podstawowym procesem przy powstawaniu jakiegokolwiek nowej jednostki taksonomicznej.

Niewątpliwie podstawowymi czynnikami ewolucji są: zmienność dziedziczna genowa typu mutacyjnego, następnie wszelkie typy i mechanizmy izolacji populacji w naturze i wreszcie wpływ warunków środowiska prowadzący do doboru naturalnego w różnych kierunkach w zależności od lokalnych warunków środowiskowych. Procesy te, podstawowe dla wszelkiej istotnej ewolucji, prowadzą do różnicowania się lokalnych populacji, ekotypów, podgatunków i gatunków. Prowadzą one do powstawania wszelkich nowych typów organizacyjnych stanowiących o istotnej, postępowej ewolucji. Procesy te odbywały się głównie wśród roślin diploidalnych. Na poziomie diploidalnym (lub wtórnie diploidalnym) powstały zapewne wszystkie główne typy strukturalne świata roślinnego, a na pewno świata zwierzęcego.

Proces różnicowania się morfologicznego i fizjologicznego odbywa się w naturze w lokalnych populacjach, które stanowią podstawowe jednostki genetyki populacyjnej. Nowe jednostki systematyczne zwykle nie powstają przez rozmnożenie jednego zmienionego osobnika, ale przez stopniowe i kierunkowe zmiany częstości występowania różnych genów w populacjach. Proces różnicowania się populacji, zrazu oparty tylko na izolacji przestrzennej, prowadzi prędzej czy później obok zróżnicowania fizjologiczno-morfologicznego do wytwarzania barier intersterylności genetycznej w postaci czy to obniżonej płodności, czy też żywotności mieszańców między dwiema populacjami. W ten sposób wreszcie powstają gatunki nie mające możliwości swobodnej wymiany genów, co umożliwia im współistnienie nawet w jednej niszy ekologicznej.

Niezależnie przebiegające procesy zmienności mutacyjnej oraz dobór naturalny są więc podstawowym czynnikiem ewolucji.

Drugim czynnikiem, o mniejszym znaczeniu twórczym w ewolucji, zwiększającym zmienność organizmów jest zapłodnienie krzyżowe i wynikająca stąd zmienność rekombinacyjna. Dzięki krzyżowaniu i zmienności rekombinacyjnej w populacjach naturalnych utrzymuje się stan równowagi genowej między osobnikami populacji. Jest to oczywiście równowaga chwiejna, zależna od licznych czynników, jak mutacja, migracja i selekcja, które mogą ten stan równowagi w populacji stale przesuwają w różnych kierunkach. Dzięki krzyżowaniu mutacje zachodzące w poszczególnych osobnikach, a właściwie w poszczególnych ich komórkach, mogą po pewnym czasie rozszerzyć swe występowanie na liczne osobniki populacji. Zwiększa to znacznie możliwość plastycznego przystosowania się populacji do zmiennych warunków otoczenia. Z drugiej strony niczym nie ograniczona zdolność wymiany genów na drodze krzyżowania prowadziaby do niemożliwości różnicowania i hamowałaby proces ewolucji.

W naturze występują więc mechanizmy izolacyjne uniemożliwiające częściowo lub wreszcie całkowicie wymianę genów między populacjami i stanowią one konieczny warunek w procesach ewolucyjnego różnicowania się jednostek taksonomicznych. Obserwując ekotypy, podgatunki, gatunki czy rodzaje stwierdzamy istnienie coraz bardziej efektywnych barier istniejących między nimi, które wreszcie uniemożliwiają w ogóle wszelkie krzyżowanie. Wiadomo, iż natura tych barier może być bardzo różna, nie mamy jednak tu czasu na szczegółowe ich omawianie. Wiadomo także, iż procesy wytwarzania barier intersterylności nie zawsze idą w parze z procesami różnicowania morfologicznego, tak iż czasem dwa podgatunki są niezdolne do wytwarzania mieszańców, a w innej grupie mieszańce można jeszcze otrzymać między rodzajami.

Niewątpliwie proces powstawania barier intersterylności jest jednym z podstawowych procesów różnicowania się ewolucyjnego, utrwalając istotne zdo-

bycze i postępy ewolucyjne organizmów. Ogranicza on lub znosi całkowicie niwelujące działanie procesów wymiany genów na drodze krzyżowania między zróżnicowanymi populacjami.

Wytwarzanie izolacji ma jednak i swoją odwrotną stronę medalu uniemożliwiającą raz na zawsze możliwość łączenia i kombinowania różnych mutacji powstałych w dwóch płciowo izolowanych populacjach. Zdobycze i postępy organizacyjne, strukturalne czy biochemiczne, powstające w dwóch izolowanych grupach, nie mogą już być ze sobą połączone i wypróbowane w różnych możliwych kombinacjach, jak to widzimy w obrębie jednej populacji. Otóż wydaje mi się, że proces amfiploidalności jest jakby pewnym kompromisem między tymi dwiema przeciwstawnymi sobie właściwościami izolacji płciowej w procesach ewolucji. Kompromis ten na wielką skalę został wykorzystany przez rośliny okrytozalążkowe.

Na pewnym etapie izolacji, gdy już swobodna wymiana genów na skutek braku homologiczności chromosomów form rodzicielskich i wynikającej stąd sterylności mieszańców jest niemożliwa, wtedy podwojenie liczby chromosomów u mieszańców i wynikające stąd odzyskanie płodności jest jakby furtką umożliwiającą obejście konsekwencji izolacji płciowej i stworzenie nowych kombinacji genowych zdolnych do istnienia w naturze.

Sama poliploidalność nie jest tu celem w sobie, a jedynie drogą do odzyskania płodności mieszańców. Wszelkie formy sterylne są z natury selektywnie ujemne, a odzyskanie płodności ma decydujące znaczenie dla przyszłości ewolucyjnej tych mieszańców. Łączenie zaś w amfiploidach właściwości dziedzicznych dwóch dalekich form, od dłuższego czasu odbywających niezależnie swe drogi ewolucyjnego różnicowania, może często stanowić punkt wyjścia dla ewolucji nowych jednostek o kombinacji cech korzystnej z punktu widzenia doboru. Połączenie dwóch różnych genomów w amfiploidzie powoduje często zjawisko stymulacji wzrostowej jak przy heterozji. Poza tym posiadanie dwóch całkowicie homologicznych genomów powoduje, że amfiploidy mogą być płodne i zachowują się jak diploidalne gatunki.

Można zaryzykować twierdzenie, że przy powstawaniu amfiploidów zwykle fizjologiczne i morfologiczne konsekwencje podwajania liczby chromosomów są raczej niekorzystne i stanowią właściwie zło konieczne na drodze do odzyskania płodności mieszańca. Płodność jako cecha selektywnie dodatnia jest w amfiploidach przez dobór rozwijana, zaś inne efekty poliploidalności, jak np. zwiększone wymiary komórek ze wszystkimi ich konsekwencjami fizjologicznymi, są często przez dobór przynajmniej częściowo eliminowane. Stąd też u amfiploidów naturalnych obserwujemy często powrót do wymiarów komórek, jak u form diploidalnych.

O powodzeniu amfiploidów w naturze decyduje przede wszystkim nie ich sama natura poliploidalna, ale właściwości genotypu mieszańcowego. Im formy rodzicielskie amfiploida są dalsze, tym jest on zwykle bardziej płodny, genetycznie ustalony i kompletnie izolowany od form rodzicielskich i posiada wszystkie cechy nowego gatunku. Z drugiej jednak strony, amfiploidy powstałe między formami rodzicielskimi o częściowo homologicznych chromosomach, choć zwykle mniej płodne, posiadają niecałkowitą stałość i w dalszych pokoleniach mogą rozszczepiać w stosunku do niektórych cech rodzicielskich, co zwiększa znowu ich zdolności przystosowawcze do warunków otoczenia. Tego rodzaju częściowo płodne i stałe allopoliploidy segmentalne po pewnej ilości pokoleń mogą odzy-

ską normalną płodność i stałość, jednak pierwotny okres segregacji cech sprzyja znacznie ich ustaleniu się w przyrodzie.

Wydaje mi się, że zjawisko poliploidalności wśród roślin kwiatowych jest ściśle związane przede wszystkim z utrwalaniem kombinacji mieszańcowych między mniej lub więcej odległymi jednostkami taksonomicznymi. Niewątpliwie proces ten odegrał znaczną rolę w ewolucji roślin kwiatowych. Jeśli weźmiemy florę Europy środkowej, a zwłaszcza północnej, to udział w niej poliploidów jest bardzo znaczny i wynosi według Lövego około 56% dla Skandynawii, a nawet 77% dla Spitzbergen. Dane z terenów Europy południowej, niezlodowaczonej, są znacznie skąpsze, ale wskazują na znacznie niższy udział poliploidów — około 15 — 30%. Przypuszczalnie kariologicznie prawie nie zbadane flory tropikalne będą wykazywać jeszcze mniejszy udział poliploidów. Trzeba zaś pamiętać, iż nasze flory polodowcowe są wyjątkowo zubożałe.

Wysoki procent poliploidów we florach północnych niekoniecznie świadczy o większej odporności poliploidów na klimat borealny czy arktyczny, ale jest uwarunkowany specjalnym składem ekologicznym tych flor, składających się głównie z roślin trwałych zielnych i drobnych krzewinek posiadających różne sposoby wegetatywnego rozmnażania, co w tych warunkach krótkiego okresu wegetacyjnego umożliwia im przeżycie, w wypadku kiedy warunki nie sprzyjają rozmnażaniu płciowemu. Z drugiej strony tak się składa, iż właśnie wśród tego typu roślin najczęściej występuje poliploidalność. Rozmnażanie wegetatywne umożliwia przetrwanie zarówno sterylnych mieszańców, jak i początkowego okresu obniżonej płodności u poliploidów typu segmentalnych, allopoliploidów. Toteż wśród roślin rocznych i tych trwałych, które nie posiadają żadnych organów rozmnażania wegetatywnego, amfiploidy występują znacznie rzadziej.

Poza tym jednak amfiploidy niewątpliwie, jak wszelkie mieszańce, mogą posiadać szerszą amplitudę przystosowawczą i wraz z właściwością rozmnażania wegetatywnego stanowić mogą typy o większych zdolnościach kolonizacyjnych w porównaniu z wyjściowymi formami diploidalnymi, zwłaszcza na takich terenach, jak Europa północna, która na skutek ruchów lodowców ma zniszczoną florę pierwotną i w pleistocenie była wielokrotnie na nowo kolonizowana roślinnością posuwającą się za cofającymi się lodowcami. We florach tropikalnych, głównie drzewiastych i rozwijających się ciągle od trzeciorzędu, poliploidy niewątpliwie odgrywają mniejszą rolę.

Przeglądając statystykę udziału poliploidów w różnych rodzinach czy rodzajach roślin kwiatowych stwierdzamy, że udział poliploidów jest w różnych tych grupach bardzo niejednorodny. Na przykład w rodzinach różowatych i w trawach poliploidy stanowią większość dziś żyjących gatunków, a np. w rodzinie baldaszkowatych czy motylkowych są one znacznie rzadsze. Czasem w pokrewnych nawet rodzajach występują skrajnie różne stosunki, jak np. w rodzajach *Aquilegia* i *Nigella* z rodziny Jaskrowatych nie znamy wcale naturalnych poliploidów, a w pokrewnym im rodzaju *Thalictrum* stanowią one większość gatunków. Występowanie większej ilości poliploidów w pewnych grupach roślin uwarunkowane musi być specyficznymi właściwościami procesów gatunkotwórczych w tych grupach.

Poliploidy powstają zwykle w tych grupach roślin, w których istnieje lub istniała duża ilość gatunków diploidalnych dostatecznie zbliżonych, aby mogły wytwarzać żywotne mieszańce F_1 , ale na tyle odległych, aby ich chromosomy były całkowicie lub co najmniej częściowo niehomologiczne. Ponieważ procesy różnicowania gatunkowego i wytwarzania barier sterylności przebiegają

w różnych rodzajach bardzo rozmaicie, tłumaczy to różnice w występowaniu poliploidów. Na przykład w rodzaju *Aquilegia* wszystkie gatunki stosunkowo łatwo się krzyżują, ale chromosomy ich są homologiczne, w rodzaju *Nigella* nawet bliskie gatunki diploidalne nie dają się krzyżować i w rodzajach tych poliploidy nie występują. W rodzaju *Crepis* mieszańce międzygatunkowe, a nawet między podgatunkami, często wykazują znaczne obniżenie żywotności, tak że poliploidalność w ewolucji tego wielkiego rodzaju nie odegrała żadnej roli (nie licząc zespołu gatunków agamicznych z Ameryki Północnej). Z drugiej strony w takich np. rodzajach, jak *Nicotiana* czy badanym przeze mnie *Geum* mieszańce nawet między odległymi gatunkami wykazują dużą żywotność i przeważają tu dziś prawie wyłącznie gatunki poliploidalne.

Bliższe dyskusowanie tego zagadnienia zaprowadziło by nas za daleko. Faktem jest, że poliploidalność w naturze polega prawie wyłącznie na kombinowaniu już istniejącego zróżnicowania powstającego na poziomie diploidalnym, jest ograniczona do pewnych grup roślin, a poliploidy powstają zwykle tylko w specjalnych warunkach zewnętrznych, kiedy otwierają się nowe możliwości kolonizacyjne, jak np. na terenach polodowcowych.

Dalsze pytanie, jakie należy sobie postawić, to jaka jest rola poliploidalności w powstawaniu różnych jednostek taksonomicznych?

Niewątpliwie jest ona bardzo ograniczona. Autopoliploidy, o ile powstają w naturze, dają zwykle początek zaledwie nowym odmianom, podgatunkom, rzadko nowym gatunkom. Amfiploidy prawie z reguły dają w naturze początek nowym gatunkom. Gatunki te zwykle łączą w ten czy inny sposób cechy gatunków wyjściowych. Często wyjściowe gatunki diploidalne wraz z pochodnymi gatunkami poliploidalnymi dają skomplikowane kompleksy poliploidalne o pewnej ilości cech występujących w najrozmaitszych kombinacjach.

Większość jednak cech wyższych jednostek systematycznych, jak rodzajów, rodzin, rzędów itp. powstała zapewne na skutek różnicowania się jeszcze na poziomie diploidalnym. Czy w ogóle istnieją wyższe jednostki od gatunku, jak rodzaje czy rodziny zawdzięczające swe pochodzenie poliploidalności? Na pytanie to trudno odpowiedzieć, gdyż wyższe jednostki taksonomiczne powstały zwykle bardzo dawno i zwykle są już wtórnie zdiploidyzowane. Jednak czasem na podstawie analizy morfologicznej, kariologicznej i geograficznej można z większym lub mniejszym prawdopodobieństwem twierdzić, że niektóre wyższe jednostki systematyczne o wyższej liczbie podstawowej chromosomów mogły powstać na drodze amfiploidalności.

W rodzinie różowatych, której morfologią i kariologią ze względu na swą pracę nad rodzajem *Geum* specjalnie się interesowałem, istnieje 5 podrodzin o następujących podstawowych liczbach chromosomów: *Prunoideae* $x = 8$, *Spircoideae* $x = 9$, *Rosoideae* $x = 9$ i 7 , *Dryadoideae* $x = 9$ i 7 oraz *Pomoideae* o $x = 17$. Wydaje się niewątpliwie, że podrodziny *Prunoideae* i *Spireoideae* są ze względu na swą morfologię, embriologię, rozmieszczenie geograficzne i przewagę form drzewiastych dwiema najpierwotniejszymi podrodzinaми w całej rodzinie i wobec tego liczby $x = 8$ i 9 możemy również uznać za pierwotne w rodzinie. Podrodziny *Rosoideae* i *Dryadoideae* posiadają pierwotne gatunki drzewiaste o $x = 9$, a wtórne gatunki głównie zielne o $x = 7$. Rozwinęły się one prawdopodobnie jako boczne linie rozwojowe ze *Spireoideae*. Podrodzina *Pomoideae* ma cechy łączące ją z *Prunoideae* i *Spireoideae* i prawdopodobnie po-

wstała na drodze amfiploidalności między tymi dwiema podrodzinami i stąd jej liczba $x = 17$, czyli $9 + 8$.

W rodzaju *Geum* o $x = 7$ najliczniejszy podrodzaj *Eugum* ma wtórną liczbę podstawową $x = 21$. W tym wypadku prawie na pewno podrodzaj ten, posiadający gatunki o najszerszym zasięgu i występujące na wszystkich kontynentach, co zawdzięcza swemu epizoochorycznemu sposobowi rozsiewania nasion, powstał na drodze amfiploidalności między gatunkami tetraploidalnymi o anemochorycznych owocach z długą piórkowatą szyjką słupkową i diploidalnymi gatunkami o odpadającej szyjce słupkowej, zbliżonych do dziś żyjących gatunków rodzaju *Waldsteinia*. W tym wypadku połączenie w amfiploidzie dwóch różnych typów wykształcenia szyjki słupkowej na niełupkach stworzyło nowy typ niełupek o dużej wartości selektywnej, co spowodowało znaczne rozszerzenie nowego typu amfiploidalnego i zróżnicowanie go na liczne gatunki.

Podobne przypuszczenia, jak dla podrodziny *Pomoideae*, można zakładać w stosunku do niektórych innych pierwotnych grup roślin, jak np. dla *Magnoliales* czy *Salicales* o $x = 19$. Choć niewątpliwie amfiploidy w pewnych przypadkach mogły dać początek całym nowym rodzajom czy nawet rodzinom, nie znaczy to wcale, że proces ten przyspieszył ewolucję świata roślinnego. Raczej łączył on tylko w zawiłą sieć istniejące zróżnicowanie morfologiczne, stwarzając liczne nowe kombinacje cech, nie tworząc istotnych nowych dróg w postępie ewolucyjnym. Jeśli porównamy ewolucję świata zwierzęcego z ewolucją roślin okrytozalążkowych, to możemy stwierdzić, że w świecie zwierzęcym, gdzie brak jest poliploidalności, powstały wyraźne, odrębne linie rozwojowe prowadzące do powstania szeregu odrębnych grup przystosowanych do różnych środowisk życia, podczas gdy u roślin poliploidalność stworzyła wielką ilość kombinacji różnych zróżnicowań morfologicznych i w ostatecznym rezultacie chyba raczej opóźniła niż przyspieszyła ewolucję postępową okrytonasiennych.

W pewnych grupach roślin od wieków powtarzający się proces amfiploidalności na drodze sumowania liczb chromosomów form rodzicielskich może w ostateczności doprowadzić do ślepego zaułka i zahamowania dalszych możliwości ewolucyjnych, skazując daną grupę na powolne wymieranie. Przykładem tego są np. dziś jeszcze żyjący przedstawiciele *Psilotales*, *Psilotum* i *Tmesipteris* o $2n = 104$ i około 200, czy też rodzaj *Equisetum* o $2n = 216$. Również stare typy paproci, jak *Ophioglossales* posiadają $2n = 250 - 260$. Wskazywałoby to, że te wymierające typy roślin przedstawiają ostatnie człony poliploidalnych szeregów, których wyjściowe formy diploidalne wymarły być może już miliony lat temu.

Na tle tego bardzo pobieżnego przeglądu roli poliploidalności w ewolucji roślin, czego możemy spodziewać się po poliploidalności w zastosowaniu do hodowli roślin? Sądzę, że przede wszystkim również formy amfiploidalne będą tu najbardziej obiecujące. Cały szereg roślin uprawnych stanowi formy amfiploidalne, jak ziemniak, tytoń, bawełna, pszenica, owies, trzcina cukrowa, drzewa owocowe itp. Najdalszy program hodowli poliploidalnych roślin powinien być polegać na zebraniu wyjściowych form diploidalnych i syntetyzowaniu nowych amfiploidów. Dla tytoniu, pszenicy, rzepaku otrzymano już sztucznie zsyntetyzowane gatunki uprawne.

Na większą skalę hodowla autopoliploidów może, jak widzieliśmy, dać bardzo istotne rezultaty. Jednak mam wrażenie, że podobnie jak w ewolucji roślin, tak i w hodowli poliploidalność nie zastąpi nigdy podstawowego czynnika zmienności, jakim jest zmienność genowa i dobór naturalny w populacjach w ich konkretnych warunkach bytowania.