

POLIPLOIDALNOŚĆ W ŚWIECIE ROŚLIN

M. SKALIŃSKA

Katedra Botaniki Ogólnej Uniwersytetu Jagiellońskiego

Pojęcie poliploidalności wiąże się ściśle z pojęciem podstawowych liczb chromosomów. Najogólniej można powiedzieć, że typy poliploidalne charakteryzują się liczbami chromosomów uwielokrotnionymi w stosunku do liczb podstawowych, występujących w komórkach rozrodczych tych przedstawicieli danego gatunku, względnie rodzaju roślin, które posiadają liczby najniższe. U pewnych rodzajów roślin okrytonasiennych występuje tylko jedna liczba podstawowa; u innych natomiast daje się stwierdzić zróżnicowanie, wyrażające się istnieniem dwóch lub kilku liczb podstawowych u różnych gatunków.

Jak wiadomo, w pokoleniu określanym jako sporofit występują u organizmów diploidalnych dwa kompleksy chromosomów, pochodzące od gamety żeńskiej i męskiej, dla ich komórek rozrodczych zaś, oraz pokolenia określonego jako gametofit, charakterystyczna jest pojedyncza (haploidalna) liczba chromosomów. W przeciwieństwie do diploidów, poliploidy występujące w przyrodzie posiadają w tkankach ciała więcej niż dwa kompleksy chromosomów: trzy — u triploidów, cztery u tetraploidów, pięć u pentaploidów itd. Takie zróżnicowanie zostało stwierdzone w obrębie pewnych rodzajów roślin, np. u gatunków należących do rodzaju *Rosa* (Taeckholm, 1922).

Zróżnicowanie kariologiczne w obrębie danej jednostki systematycznej może zatem przedstawiać tzw. szereg poliploidalny. W takich przypadkach jest łatwo ustalić podstawową liczbę chromosomów dla danego rodzaju. U wzmiankowanego rodzaju *Rosa* liczba podstawowa wynosi 7; gatunki diploidalne mają 14 chromosomów, triploidalne — 21, tetraploidalne — 28, a pentaploidalne — 35 chromosomów; istnieją też w obrębie tego rodzaju gatunki o jeszcze wyższym stopniu poliploidalności.

Należy jednak zaznaczyć, że niekiedy obserwowane w merystemach stożków wzrostu liczby chromosomów nie są miarodajne dla ustalenia liczb podstawowych i dla oceny istotnej wartości kariologicznej badanego kompleksu. Różnica liczb chromosomów niektórych pokrewnych gatunków może być niekiedy tylko pozorna, wynikła ze zmian strukturalnych. Na przykład w obrębie rodzaju *Fritillaria* u większości zbadanych dotąd gatunków diploidalnych stwierdzono 12 par chromosomów; znane są jednak pewne gatunki z innymi liczbami, mianowicie *F. ruthenica* z 9 parami, oraz *F. pudica* z 13 parami.

Darlington opisał morfologię chromosomów tych gatunków; w obrębie każdego z kompleksów występują chromosomy dwóch różnych typów:

pierwszy, mający kształt litery V, a więc o dwóch mniej więcej jednakowych ramionach i centromerze, umieszczonym medialnie, względnie submedialnie; oraz drugi kształtu pałeczkowatego z centromerem umieszczonym subterminalnie. Gatunki o 12 parach posiadają dwie pary chromosomów pierwszego typu i 10 par drugiego typu; w kompleksie *F. pudica* zamiast jednej z dwóch par dwuramiennych chromosomów występują dwie pary chromosomów pałeczkowatych, przypuszczalnie powstałych na drodze fragmentacji chromosomów typu pierwszego; w ten sposób ogólna liczba uległa zwiększeniu z 12 na 13 par. U *F. ruthenica* przeciwnie, obniżenie ogólnej liczby chromosomów jest przypuszczalnie konsekwencją zlania się, czyli fuzji, sześciu par chromosomów pałeczkowatych w trzy pary chromosomów dwuramiennych.

Podobne zjawisko zaobserwował japoński badacz Inariyama (1932, 1937) w obrębie rodzaju *Lycoris*; u poszczególnych gatunków diploidalnych tego rodzaju somatyczne liczby chromosomów wynoszą 12, 13, 17 i 22. Kompleks 22-chromosomowy *Lycoris sanguinea* składa się wyłącznie z chromosomów pałeczkowatych, podczas gdy w 17-chromosomowym kompleksie *L. albiflora* znajdujemy tylko 12 pałeczkowatych chromosomów, 5 pozostałych zaś — to dwuramienne chromosomy, powstałe przypuszczalnie przez fuzję chromosomów pałeczkowatych. W podobny sposób następuje dalsze obniżanie liczby chromosomów na 13, względnie 12 przez zmniejszanie liczby chromosomów pałeczkowatych i proporcjonalne zwiększanie dwuramiennych. Specjalnie interesujący jest sposób koniugacji w mejozie u gatunków posiadających nieparzyste liczby chromosomów; jak stwierdził Inariyama, w komórkach macierzystych pyłku podczas mejozy każdy z pięciu chromosomów dwuramiennych koniuguje z dwoma pałeczkowatymi, podczas gdy pozostałe dwa chromosomy pałeczkowate 17-chromosomowego kompleksu tworzą jeden typowy biwalent. Ten sposób koniugacji dowodzi, że każde ramię dwuramiennych chromosomów jest homologiczne z jednym spośród pałeczkowatych chromosomów. Obserwacje te przemawiają na korzyść poglądu autora, że liczbą podstawową dla rodzaju *Lycoris* jest 11, i chromosomy pałeczkowate przedstawiają typ pierwotny; natomiast chromosomy dwuramienne są wynikiem ich fuzji.

W związku z powyższymi obserwacjami zasługuje na omówienie zróżnicowanie kariologiczne w obrębie rodzaju *Luzula*, badanego przez portugalskich uczonych Camara, Malheiros i de Castro, oraz przez szwedzką badaczkę H. Nordenskiöld (1951). Podstawowa liczba chromosomów u *Luzula* wynosi 6; w obrębie rodzaju poszczególne gatunki różnią się nie tylko liczbami chromosomów, lecz również ich wielkością. Pewne gatunki posiadają 12 stosunkowo dużych chromosomów w tkankach ciała; taki kompleks chromosomów, określany przez autorkę jako standardowy dla rodzaju, jest stosunkowo pospolity. U innych gatunków długość chromosomów jest w przybliżeniu o połowę mniejsza, przy czym występują one w liczbie dwukrotnie większej; np. *Luzula parviflora* ma 24 takie mniejsze chromosomy.

Dalsza grupa — to gatunki, u których długość chromosomów jest jeszcze mniejsza, gdyż odpowiada zaledwie połowie długości chromosomów grupy poprzedniej, lecz liczba ich uległa znowu podwojeniu, osiągając liczbę 48 (np. *Luzula sudetica*). Również dalsza redukcja długości chromosomów wiąże się także ze wzrostem ich liczby. Zachodzące tu podwyższenie

liczb chromosomów nie przedstawia w istocie zjawiska poliploidalności, lecz jest ono konsekwencją fragmentacji. Zostało ono określone przez Nordenskiöld jako poliploidalność śródjądrową („endonuclear polyploidy“). Osobliwością cytologiczną rodzaju *Luzula* jest istnienie w chromosomach centromeru rozproszonego (nie zlokalizowanego); nawet fragmenty chromosomów powstałe pod działaniem promieni Roentgena nie są acentryczne i nie ulegają eliminacji, lecz mają zdolność kierowania się ku biegunom wrzeciona (Camara, Malheiros, de Castro, 1949).

Wyniki powyższych badań dowodzą, że sama liczba chromosomów nie zawsze przedstawia wystarczające kryterium dla zaopiniowania, czy dany gatunek jest poliploidem; pod uwagę powinna być brana również morfologia chromosomów. Należy też dodać, że w obrębie rodzaju *Luzula* znane jest również zjawisko właściwej poliploidalności; występowanie poliploidów (tetraploidów, heksaploidów i oktoploidów) jest ograniczone do gatunków, posiadających duże chromosomy typu standardowego.

W obrębie niektórych rodzajów znane są gatunki posiadające liczby chromosomów dające się określić jako wtórne liczby podstawowe. W rodzaju *Poa* liczbą podstawową jest 7; występuje ona u licznych gatunków diploidalnych (np. *P. trivialis*) oraz poliploidalnych (np. *P. laxa*). Pierwszy z wymienionych gatunków ma 14, drugi zaś — 28 chromosomów, jako liczbę somatyczną. U pewnych gatunków jednak stosunki kariologiczne ulegają komplikacji: u pewnej formy nieżyworodnej *Poa alpina* szwedzki badacz Müntzing (1940) stwierdził liczbę somatyczną 22; w mejozie u tego biotypu chromosomy koniugowały, tworząc 11 prawidłowych par; na tej podstawie Müntzing wypowiedział pogląd, że powstała tu nowa wtórna liczba podstawowa 11. W wyniku badań nad żyworodnymi biotypami tatrzańskimi Skalińska (1950, 1952) stwierdziła częste występowanie liczb somatycznych 22 oraz 33 i zdefiniowała je jako wtórne diploidy i triploidy; natomiast występujące na północy typy 44-chromosomowe przedstawiają wtórne tetraploidy (Skalińska 1952, Müntzing, 1954).

Typy, których liczby chromosomów przedstawiają produkt podwojenia liczby podstawowej, lub w przypadku poliploidalności — jej uwielokrotnienia, określamy jako euploidalne, a przeciwstawić im możemy występujące u niektórych gatunków znacznie rzadsze typy aneuploidalne; charakteryzują się one obecnością pewnych chromosomów dodatkowych, występujących w różnej liczbie w ich kompleksach. Jeden z pierwszych poznanych przykładów zróżnicowania aneuploidalnego został opisany przez duńskiego badacza Winge'go (1940) u *Erophila verna*. Liczba podstawowa tego gatunku jest 7. Oprócz diploidów występują też biotypy o 24, 30, 34, 36, 40, 52 i 64 chromosomach. W obrębie gatunku występuje zróżnicowanie ekologiczne, związane z typem chromosomowym. Również u innego przedstawiciela rodziny *Cruciferae*, mianowicie u *Cardamine pratensis* zostało stwierdzone skomplikowane zróżnicowanie aneuploidalne: w materiale pochodzącym ze Szwecji Lövkvist (1947) znalazł 9 typów z liczbami chromosomów od 30 do 84; dla biotypów z Polski południowej ustaliła Banach-Pogan (1951) aż 11 różnych liczb chromosomów od 30 do 78. Również u tego gatunku stwierdzono zróżnicowanie ekologiczne, wyrażające się uzależnieniem występowania poszczególnych typów kariologicznych od stopnia wilgotności podłoża.

Jak wykazały dotychczasowe badania, liczne gatunki są jednolite pod względem kariologicznym, tzn. ich przedstawiciele na całym obszarze zasięgu mają jednakową liczbę chromosomów. Istnieją jednak gatunki wykazujące zróżnicowanie liczb chromosomów, przy czym znacznie częstszym zjawiskiem jest występowanie obok diploidów również i poliploidów, o wiele rzadszym zaś — zróżnicowanie aneuploidalne, którego przykłady omówiliśmy powyżej.

Typy poliploidalne w obrębie gatunku określamy jako autopoliploidy; powstały one z typów diploidalnych na drodze tego rodzaju mutacji genomowych, które doprowadziły do uwielokrotnienia kompleksów chromosomowych. W tkankach ciała autopoliploidów współistnieją zatem ściśle homologiczne kompleksy chromosomów w liczbie większej niż dwa. Jednym z pierwszych dokładniej poznanych gatunków, wykazujących zróżnicowanie poliploidalne, jest *Silene ciliata* opisane przez K. B. Blackburn (1928, 1933). Autorka ta zbadała rasy pochodzące z Pirenejów oraz z górskich stanowisk we Włoszech; w obrębie gatunku, którego liczba podstawowa jest 12, stwierdziła ona występowanie typów diploidalnych i tetraploidalnych z 24 i 48 chromosomami. W materiałach pochodzących z Pirenejów znalazła ona nadto znacznie wyższy typ poliploidalny z 192 chromosomami; jest to typ 16-ploidalny. Godny uwagi jest tu szczególnie, że ów wysoki poliploid nie wykazuje zwiększonej bujności w stosunku do diploidalnych i tetraploidalnych okazów.

Innym przykładem zróżnicowania poliploidalnego w obrębie gatunku jest *Dianthus monspessulanus*, występujący w górskich okolicach północnych Włoch (Janaki-Ammal i Seligman, 1952). Gatunek ten, którego różne biotypy rozproszone są w izolowanych stanowiskach, posiada zróżnicowanie na trzy rasy chromosomowe: diploidalną o 30 chromosomach, tetraploidalną o 60 chromosomach i heksaploidalną o 90 chromosomach. Z tych ras tetraploidalna wyróżnia się bujnością i znacznym zwiększeniem średnicy korony, natomiast rasa heksaploidalna wielkością kwiatów zbliżona jest do diploidalnej. Oznacza to, że gatunek *Dianthus monspessulanus* osiągnął na szczeblu tetraploidalnym optymalną zdolność rozwoju; dalsze podwyższenie liczby chromosomów pociąga za sobą obniżenie bujności oraz wielkości kwiatów.

Wspomnieliśmy poprzednio, że w strukturze cytologicznej autopoliploidów występują w podwyższonej liczbie kompleksy chromosomów, które są ściśle homologiczne. Podwyższenie liczby kompleksów chromosomowych pociąga za sobą podwyższenie również liczby genów, występujących w obu kompleksach odnośnego organizmu diploidalnego. Pod względem genetycznym zatem autopoliploidy przedstawiają organizmy, które posiadają nie po dwa kompleksy genów, lecz po cztery u tetraploidów, sześć u heksaploidów itd. Te identyczne początkowo kompleksy mogą z biegiem czasu ulegać różnicowaniu na drodze mutacji genów. Wszelako zachodzące w przyrodzie mutacje genów nie mają możliwości szybkiego ujawniania się u poliploidów, gdyż u tych organizmów stosunki rozszczepienia mendelowskiego są znacznie bardziej złożone niż u odnośnych diploidów.

Stosunki liczbowe, zachodzące w rozszczepieniu drugiego pokolenia mieszańców roślin poliploidalnych, ustalił Haldane (1930). Wykazał on, że u tetraploidów typ recesywny pojawia się w rozszczepieniu mieszańców w stosunku liczbowym 1 : 35, nie zaś 1 : 3, jak u diploidów. U wyższych

poliploidów kombinacja genów dająca typ recesywny ma jeszcze mniejsze szanse powstania. Ogromną przewagę posiadają tu kombinacje heterozygotyczne, w których odnośnie geny recesywne pozostają utajone. Mogą one ujawniać się w określonych stosunkach liczbowych w poszczególnych liniach potomnych, otrzymanych na drodze izolacji i samozapyłania. Wyniki badań H. Nordenskiöld (1953) nad *Phleum pratense* ilustrują to zjawisko. Według poglądu autorki *Phleum pratense* jest gatunkiem autoheksaploidalnym. W liniach, otrzymanych z szeregu izolowanych osobników, wystąpiły niezdolne do dalszego rozwoju siewki albinotyczne, wykazujące defektywne wykształcenie chloroplastów. Takie niezdolne do życia organizmy przedstawiają niezmiernie rzadkie kombinacje homozygotyczne pewnego genu letalnego (śmiercionośnego). Gen taki mógł powstać na drodze mutacji już po osiągnięciu poliploidalnej liczby chromosomów; w naturalnych populacjach pozostaje on w utajeniu, dzięki ogromnej przewadze liczbowej heterozygotycznych kombinacji; pojawia się natomiast w potomstwie izolowanych osobników w stosunkach liczbowych, odpowiadających rozszczepieniu u autoheksaploidów.

Na podstawie licznych badań zostało stwierdzone, że uwielokrotnienie kompleksów chromosomowych, prowadzące do powstawania typów poliploidalnych może dokonywać się samorzutnie na drodze wytwarzania komórek rozrodczych o niezredukowanych liczbach chromosomów, lub też komórek somatycznych o podwojonych liczbach. Należy jeszcze w związku z tym omówić pokrótce przypuszczalne mechanizmy i warunki sprzyjające podwajaniu liczb chromosomów w naturalnych populacjach. Do wpływu czynników zewnętrznych należą takie zjawiska, jak gwałtowne obniżenie lub podwyższenie temperatury w okresie mejozy; mogą one doprowadzić do powstania diploidalnych komórek rozrodczych, które po połączeniu między sobą dadzą tetraploidalne organizmy, a po połączeniu ich z normalnymi komórkami rozrodczymi powstaną osobniki triploidalne.

W spontanicznym powstawaniu poliploidów w przyrodzie mogą też odgrywać rolę czynniki innego typu. Szeroki zasięg jakiegoś gatunku obcopolnego może ulec niekiedy rozfragmentowaniu; prowadzi to do odizolowania pewnych drobnych populacji, pomiędzy którymi krzyżowanie staje się niemożliwe; samozapyłanie, będące konsekwencją działających mechanizmów izolacyjnych, wpływa w znacznym stopniu na osłabienie populacji, pociągając za sobą zakłócenia w podziałach mejotycznych. W związku z tym mogą tu przytoczyć wyniki własnych doświadczeń nad obcopolnym gatunkiem *Aquilegia chrysantha*, rozmnażanym drogą samozapyłania przez pięć pokoleń (Skalińska, 1937, 1941). Bujność roślin potomnych uległa tu znacznemu obniżeniu; pyłek był częściowo zdegenerowany i posiadał znaczny procent ziarn olbrzymich (diploidalnych); w mejozach przebiegających w zalążkach również zachodziły niekiedy zakłócenia, czego dowodem było powstanie w potomstwie nielicznych triploidów i tetraploidów. Przypuszczalnie podobny mechanizm może działać również w populacjach naturalnych.

Gdy od stosunków kariologicznych w obrębie gatunku zwrócimy się do wyższej jednostki systematycznej, jaką przedstawia rodzaj, znajdziemy tam bardziej złożone zjawiska. Względnie rzadko występują takie rodzaje, w których wszystkie gatunki charakteryzują się jednakową liczbą chromosomów. Jako przykład można tu podać rodzaj *Aquilegia*, posia-

dający jedną tylko liczbę podstawową — 7 i obejmujący wyłącznie diploidalne gatunki naturalne. Natomiast częściej w obrębie rodzaju stwierdzić się daje zróżnicowanie poliploidalne. Przykładem takiego zróżnicowania jest rodzaj *Prunus*, u którego znajdujemy gatunki diploidalne, np. czereśnia (*P. avium*) z 16 chromosomami, tetraploidalne, np. wiśnia (*P. cerasus*) z 32 chromosomami; heksaploidalne, np. śliwa (*P. domestica*) z 48 chromosomami. Najwyższym znanym poliploidem w obrębie tego rodzaju jest *Prunus laurocerasus*, który według Meurmana (1929) posiada około 180 chromosomów. Rodzaj *Rosa* wykazuje również złożone zróżnicowanie poliploidalne, którego osobliwością jest występowanie gatunków o nieparzystych liczbach kompleksów: triploidów i pentaploidów.

W obrębie pewnych rodzajów zostało stwierdzone występowanie nie jednej liczby podstawowej, lecz dwóch, a niekiedy trzech, lub więcej. Na przykład w rodzaju *Ranunculus* istnieją gatunki diploidalne z liczbą podstawową 7, inne zaś z liczbą 8; nadto występują tu poliploidy, stanowiące dwa szeregi, odpowiadające obu liczbom podstawowym.

Występujące w przyrodzie gatunki poliploidalne stosunkowo rzadko przedstawiają typy autopoliploidalne; w przewadze są to typy pochodzenia mieszańcowego, a więc zbudowane z kompleksów chromosomowych, wykazujących pewien stopień zróżnicowania genetycznego. Takie poliploidalne gatunki (allopoliploidy, amfidiploidy) zawdzięczają swe powstanie krzyżowaniu, a następnie podwajaniu liczb chromosomów w potomstwie mieszańców. Mechanizm powstania takich gatunków został wyjaśniony dzięki wynikom doświadczeń nad sztucznie otrzymanymi mieszańcami, w których potomstwie pojawiły się organizmy poliploidalne. Do znanych przykładów takich doświadczalnych poliploidów należą: *Nicotiana digluta* (*N. glutinosa-tabacum*, Goodspeed i Clausen, 1925), *Raphanobrassica* (*Raphanus sativus-Brassica oleracea*, Karpechenko, 1927), *Aquilegia Janzewska* (*A. chrysantha-flabellata*, Skalińska, 1932). Takie nowopowstałe poliploidy uzyskują od razu pewien stopień odrębności w stosunku do typów, z których powstały; dzięki temu mogą one być uważane za nowe gatunki, powstałe drogą krzyżowania i podwajania liczb chromosomów.

Na szczególne podkreślenie zasługuje fakt, że na drodze eksperymentu udało się pewnym badaczom zrekonstruować niektóre naturalne gatunki poliploidalne z ich domniemanych form rodzicielskich. Jednym z pierwszych przykładów było zsyntetyzowanie przez Müntzinga (1931) tetraploidalnego gatunku *Galeopsis tetrahit* z dwóch gatunków diploidalnych *Galeopsis pubescens* i *G. speciosa*. Innym znanym przykładem jest powstanie *Rubus maximus* w doświadczeniach radzieckiej badaczki Rozanowej (1934, 1938) z krzyżówek *Rubus idaeus* (14 chromosomów) z *R. caesius* (28 chromosomów). Otrzymany amfidiploid, który morfologicznymi cechami odpowiada naturalnemu gatunkowi *R. maximus*, posiada 42 chromosomy.

Przykładów takich można by przytoczyć więcej. Należy też dodać, że geneza pewnych gatunków poliploidalnych, występujących w przyrodzie, została zinterpretowana na podstawie badań cytologicznych oraz studiów morfologiczno-porównawczych.

Spośród licznych znanych przykładów badań cytologicznych, które zdołały rzucić światło na pochodzenie gatunków poliploidalnych, omówimy genezę trawy *Spartina Townsendii*; zgodnie z przypuszczeniem Hus-

kinsa (1931) gatunek ten jest amfidiploidem dwóch gatunków o niższych liczbach chromosomów: *Spartina stricta*, która ma 56 chromosomów somatycznych, oraz *S. alterniflora* o 70 chromosomach. Liczba somatyczna *S. Townsendii* wynosi 126, czyli jest sumą liczb obu domniemanych gatunków rodzicielskich. Interesujący jest szczegół, że *S. Townsendii* przedstawia gatunek, który powstał w czasach historycznych: został on odkryty w r. 1870 na jednym tylko stanowisku na wybrzeżu południowym Anglii. W ciągu 30 lat zasięg tego gatunku rozszerzył się bardzo znacznie wzdłuż wybrzeża, a w r. 1906 pojawił się on na wybrzeżach Francji. Z obu domniemanych typów rodzicielskich *S. stricta* jest znanym od dawna gatunkiem europejskim; natomiast *S. alterniflora* pochodzi z Ameryki, skąd została zawleczona na Wyspy Brytyjskie; umożliwiło to krzyżowanie obu gatunków i powstanie amfidiploidalnego typu, który wyróżnia się zdolnością ekspansji; zdołał on wyprzeć z zajętych przez siebie obszarów obie domniemane formy rodzicielskie.

W związku z mieszańcową naturą allopoliploidów należy nieco uwagi poświęcić zagadnieniu ich stałości w potomstwie. Pod tym względem allopoliploidy, otrzymane eksperymentalnie, nie stanowią jednolitej grupy, lecz mogą wykazywać różnice. Na ogół najbardziej ustalony typ wykazują allopoliploidy powstałe z mieszańców pomiędzy formami oddalonymi pod względem systematycznym. Przyczyną tego zjawiska jest wysoki stopień zróżnicowania genetycznego kompleksów chromosomów, wprowadzonych do organizmu poliploida przez typy wyjściowe. Dzięki temu chromosomy nie koniugują w mejozie na szczeblu diploidalnym, lub koniugacja jest niekompletna, natomiast po podwojeniu kompleksów każdy chromosom posiada jednego ściśle homologicznego partnera, z którym tworzy parę.

Inaczej jest u poliploidów, których gatunki rodzicielskie są ze sobą bliżej spokrewnione (u tzw. allopoliploidów „segmentalnych“ według terminologii Stebbinsa, 1947); w związku z wyższym stopniem homologii kompleksów chromosomowych u diploidalnych mieszańców koniugacja chromosomów w mejozie może być prawidłowa; po podwojeniu kompleksów zachodzi możliwość koniugacji nie wyłącznie pomiędzy identycznymi chromosomami, lecz i pomiędzy chromosomami obcogatunkowymi; mogą też powstawać poliwalenty. W wyniku tej koniugacji daje się obserwować w potomstwie rozszczepienie pewnych cech, podczas gdy inne uległy ustabilizowaniu. Przebieg rozszczepienia jest zatem odmienny w potomstwie diploidalnych mieszańców i odpowiadających im tetraploidów. Jednakże z uwagi na całkowitą bezpłodność ogromnej większości diploidalnych mieszańców, z których powstały doświadczone tetraploidy segmentalne, tylko w rzadkich przypadkach porównanie rozszczepienia okazuje się możliwe. Jeden z nielicznych wyjątków przedstawia mieszaniec diploidalny *Aquilegia chrysantha* × *A. flabellata* oraz jego tetraploid segmentalny *A. Janczewskii* (Skalińska, 1932, 1935); oba typy chromosomowe posiadają tu znaczny stopień płodności. Porównanie rozszczepienia barw kwiatów w potomstwie mieszańców di- i tetraploidów pozwala na uchwycenie różnic: u diploidów w rozszczepieniu pojawiają się aż cztery typy barwne, u tetraploidów natomiast — tylko dwa, gdyż pewne geny uległy u nich stabilizacji.

Zaznaczyliśmy poprzednio, że allopoliploidy, powstałe z mieszańców pomiędzy odległymi gatunkami, przedstawiają najbardziej ustalone typy.

Pomimo to może i u nich — w rzadkich przypadkach — ujawnić się pewien stopień niejednorodności. Obserwowane już dawno spontaniczne pojawianie się typów tzw. fatuoidalnych u *Avena sativa* oraz speltoidalnych u *Triticum vulgare* było poprzednio interpretowane jako mutacje. Wszelako według Huskinsa (1946) przyczyną tych zjawisk jest mogąca się zdarzać wyjątkowo koniugacja pomiędzy chromosomami, należącymi do obcych kompleksów, zawartych w tych heksaploidalnych gatunkach.

Należy podkreślić, że zdolność koniugowania chromosomów na szczeblu diploidalnym w mejozie mieszańców nie zawsze przedstawia właściwe kryterium dla oceny homologii kompleksów. Znane są przykłady prawidłowej koniugacji chromosomów nawet u mieszańców między odrębnymi rodzajami, jak *Festuca pratensis* i *Lolium perenne* (Peto, 1934); mieszańce te tworzą w mejozie 7 biwalentów, koniugacja zatem jest kompletna, ale pomimo to mieszańce są całkowicie bezpłodne. U mieszańców międzyrodzajowych *Heuchera sanguinea* × *Tiarella cordifolia* koniugacja chromosomów w mejozie jest zmienna, różniąc się w poszczególnych komórkach macierzystych pyłku liczbą wytworzonych biwalentów; występują tu wszelkie możliwe kombinacje, od prawidłowych 7 biwalentów aż do 14 uniwalentów (Skalińska, 1954). U mieszańców *Gilia millefoliata* × *G. achilleaefolia* koniugacja chromosomów była znacznie wyższa u roślin hodowanych w żyznej glebie niż rosnących na piasku (Grant, 1952).

Ostatnim typem poliploidów są tzw. auto-allopoliploidy; w ich strukturze cytologicznej występują co najmniej dwa odmienne typy kompleksów chromosomowych, z których jeden może znajdować się w liczbie podwójnej, a drugi — poczwórnej, lub też oba mogą być uwielokrotnione. Takie poliploidy mogą istnieć na szczeblu heksaploidalnym, lub wyższym. Pewne naturalne gatunki oraz eksperymentalne wyższe poliploidy należą prawdopodobnie do tego typu.

W związku ze spontanicznym powstawaniem typów poliploidalnych zachodzącym niekiedy w przyrodzie, należy poświęcić nieco uwagi zdolności krzyżowania się takich typów z ich formami wyjściowymi i z innymi gatunkami w obrębie danego rodzaju. W licznych przypadkach w konsekwencji podwojenia liczb chromosomów nowo powstałe poliploidy zostają od razu oddzielone od typów wyjściowych tzw. barierą seksualną; są niezdolne do krzyżowania się z nimi, uzyskują więc pewną odrębność, jako rasy chromosomowe. W przypadku gdy rasy takie będą rozszerzały swoje zasięgi i rozprzestrzeniały się na terenach, na których występują inne gatunki poliploidalne danego rodzaju, mogą one krzyżować się z nimi, zwłaszcza jeśli osiągnęły ten sam stopień poliploidalności. Taką drogą mogą powstawać na pewnych obszarach kompleksy poliploidalne, które przedstawiają produkt zlania się przez wielokrotne krzyżowanie dwóch, lub też większej ilości jednostek systematycznych, istniejących na innych terenach, jako odrębne gatunki. Przykładem takiego kompleksu poliploidalnego jest na Wyspach Brytyjskich wielopostaciowy gatunek zbiorowy *Valeriana officinalis* L. (Skalińska, 1947, 1951). Liczne jego formy, dające ciągły szereg pomiędzy typami krańcowymi, powstały przypuszczalnie na drodze wielokrotnych krzyżowań eurazjatyckiego gatunku *V. exaltata* z gatunkiem pochodzenia północnego *V. sambucifolia*, występującym w Europie środkowej. Na terenie Wysp Brytyjskich występują w ogrom-

nej przewodzie biotypy oktoploidalne, które cechuje silnie wyrażona zdolność wegetatywnego rozmnażania.

Pozostaje jeszcze do omówienia sposób rozmnażania się różnych poliploidów. W literaturze cytologiczno-embriologicznej znajdujemy często dane, wskazujące na związek pomiędzy poliploidalnością a zjawiskami apomiksji, czyli uwstecznienia płciowości. Związek taki wszelako nie zawsze daje się stwierdzić. Liczne gatunki, przedstawiające wysokie poliploidy, posiadają zdolność prawidłowego rozmnażania płciowego; ich komórki rozrodcze wykształcają się w konsekwencji regularnie przebiegających podziałów mejotycznych, niekiedy z drobnymi zakłóceniami, wynikającymi z powstawania nielicznych poliwalentów. Zagadnienie typu rozmnażania wysokich poliploidów było studiowane w naszym zakładzie na tatrzańskich gatunkach: *Doronicum austriacum* i *D. Clusii* (Wcisło, 1952), oraz *Homogyne alpina* (Urbańska, niepubl.). Gatunki te rozmnażają się seksualnie; dla gatunków *Doronicum* zostały w toku badań ustalone liczby somatyczne 60 i 120; dla *Homogyne alpina* podaje Langlet przybliżoną liczbę 140; liczba ta występuje też w materiale z Tatr.

W przeciwieństwie do przytoczonych przykładów daje się obserwować w obrębie pewnych rodzajów interesujące zjawisko powiązania sposobu rozmnażania ze stopniem ploidalności: prawidłowe rozmnażanie seksualne istnieje u gatunków diploidalnych, a różne typy apomiksji występują u gatunków poliploidalnych. Związek taki został stwierdzony u szeregu rodzajów, dzięki badaniom Rosenberga, Juela, Gustafssona, Stebbinsa i in., nad *Hieracium*, *Taraxacum*, *Antennaria*. Podobne zjawisko występuje też u rodzaju *Parthenium* (Esau, 1946). Apomiksja warunkuje u tych gatunków stabilizację typu, co ma ważne znaczenie zwłaszcza u typów o nieparzystych liczbach kompleksów chromosomowych, np. triploidalnych gatunków z rodzaju *Hieracium* i *Taraxacum*.

Również w obrębie pewnych traw zostało stwierdzone u szeregu gatunków zjawisko apomiksji. Na szczególną uwagę zasługuje pod tym względem sekcja *Stoloniferae* z rodzaju *Poa*. Według szwedzkiego badacza Nannfeldta, cała ta sekcja posiada pochodzenie mieszańcowe; należące do niej gatunki charakteryzują się wysokimi aneuploidalnymi liczbami chromosomów: *Poa pratensis* ssp. *eu-pratensis* ma od 50 do 124 (Akerberg, 1942), *P. arctica* R. Br. 39 do 88 (Nannfeldt, 1940. Nygren, 1950); *P. granitica* Br. Bl. z Tatr ma od 64 do 94 (Skalińska, 1954) chromosomów; żyworodny gatunek tatrzański *P. nobilis* Skal. ma od 61 do 82 chromosomów (Skalińska, 1955). Przedstawiciele tej sekcji są niekiedy formami żyworodnymi, częściej jednak rozmnażają się przez nasiona, rozwijające się na drodze apomiksji. U tych gatunków komórka jajowa posiada z reguły niezredukowaną liczbę chromosomów i ma zdolność partenogenetycznego rozwoju. Niekiedy jednak następuje zapłodnienie takiej komórki jajowej, i wówczas liczba chromosomów rośliny potomnej ulega podwyższeniu. W ten sposób, w wyniku sumowania liczb chromosomów na drodze fakultatywnej apomiksji i skomplikowanych krzyżowań, powstają gatunki o wysokim zróżnicowaniu aneuploidalnym.

Jak wynika z omówionych pokrótce zagadnień, związanych ze zjawiskami poliploidalności u roślin, wiele światła rzuciły na nie wyniki badań cytologiczno-taksonomicznych, genetycznych i embriologicznych. Nale-

ży oczekiwać, że przyszłe prace w tych dziedzinach przyniosą dalsze pogłębienie naszych wiadomości, dotyczących zagadnień tak ściśle związanych z pewnymi podstawowymi problemami ogólnobiologicznymi.

LITERATURA

1. Akerberg E.: Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *P. alpina*. Hereditas, 28, 1942, s. 1 — 126.
2. Banach-Pogon E.: Studies in karyological differentiation of *Cardamine pratensis* L. in connection with ecology. Bull. de l'Acad. Pol. des Sc. Ser. B. 1951, s. 197 — 211.
3. Blackburn K. B.: Chromosome number in *Silene* and related genera. Verh. V. Int. Kongr. f. Vererbung. 1928, s. 439 — 446.
4. Blackburn K. B.: On the relation between geographic races and polyploidy in *Silene ciliata* Pourr. Genetica 15, 1933, 49 — 66.
5. de Castro D., Camara A. and Malheiros N.: X-rays in the centromere problem of *Luzula purpurea* Link. Hereditas Suppl. 1949, s. 548 — 550.
6. Clausen R. E. and Goodspeed T. H.: Interspecific hybridization in *Nicotiana* II. Genetics, 10, 1925, s. 279 — 284.
7. Darlington C. D.: Recent advances in cytology. London 1937.
8. Esau K.: Morphology of reproduction in *Guayule* and certain other species of *Parthenium*. Hilgardia, 17, 1946, s. 61 — 101.
9. Grant V.: Cytogenetics of the hybrid *Gilia millefoliata* × *achilleaefoliata*. I. Variation in meiosis and polyploidy rate as affected by nutritional and genetic conditions. Chromosoma, 5, 1952, s. 372 — 390.
10. Gustafsson A.: Apomixis in higher plants. Part I, II, III. Lunds Universitets Arsskrift, N. F. Avd. 2, 42, 1946 — 47.
11. Haldane J. B. S.: Theoretical genetics of autopolyploids. Journ. of Gen. 22, 1930, s. 359 — 372.
12. Huskins C. L.: The origin of *Spartina Townsendii*. Genetica, 12, 1931, s. 531 — 538.
13. Huskins C. L.: Fatuoid, speltoid and related mutations in oats and wheat. Bot. Rev. 12, 1946, s. 457 — 514.
14. Inariyama S.: Cytological studies in the genus *Lycoris*. I. Bot. Mag. 46, 1932, s. 426 — 434.
15. Inariyama S.: Cytological studies in *Lycoris*. II. Sc. Rep. Tokyo Univ. 3, 1937, s. 95.
16. Janaki Ammal E. K. and Seligman R.: Notes on the occurrence of chromosome races in *Dianthus monspessulanus* in Northern Italy. Journ. of the Royal Hort. Soc. 77, 1952, s. 221 — 223.
17. Karpechenko G. D.: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Bull. Appl. Bot., Gen., Plant Breeding, 17, 1927, s. 305 — 410.
18. Lövkvist B.: Chromosome studies in *Cardamine*. Hereditas, 33, 1947, s. 421 — 422.
19. Meurman O.: *Prunus laurocerasus* L., a species showing high polyploidy. Journ. of Gen. 21, 1929, s. 85 — 94.
20. Müntzing A.: Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis* - Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas, 14, 1930, s. 153 — 172.

21. M ü n t z i n g A.: Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. *Hereditas*, 25, 1940, s. 115 — 190.
22. M ü n t z i n g A.: The cytological basis of polymorphism in *Poa alpina*. *Hereditas*, 40, 1954, s. 459 — 516.
23. N a n n f e l d t J. A.: On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br. *Symb. Botan. Uppsalienses*, 4, 1940, s. 4.
24. N o r d e n s k i ö l d H.: Synthesis of *Phleum pratense* from *Phleum nodosum*. *Hereditas*, 35, 1949, s. 190 — 202.
25. N o r d e n s k i ö l d H.: Cyto-taxonomical studies in the genus *Luzula* I. *Hereditas*, 37, 1951, s. 325 — 355.
26. N o r d e n s k i ö l d H.: A genetical study in the mode of segregation in hexaploid *Phleum pratense*. *Hereditas*, 39, 1953, s. 469 — 488.
27. N y g r e n A.: Cytological and embryological studies in arctic *Poae*. *Symb. Botan. Uppsalienses*, 10, 1950, s. 4.
28. P e t o F. H.: Cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. *Journ. of Gen.* 28, 1934, s. 113 — 156.
29. R o z a n o v a M.: Puti formoobrazowania w rodzie *Rubus*. *Botan. żurn.* 19, 1934, s. 376 — 384.
30. R o z a n o v a M.: On polymorphic type of species' origin. *Dokłady Akad. Nauk SSSR*, 1938, s. 677 — 680.
31. S k a l i Ń s k a M.: Cytological mechanism of segregation in the progeny of an allotetraploid *Aquilegia*. *Proc. VI th Int. Congr. Genet.* 2, 1932, s. 185 — 186.
32. S k a l i Ń s k a M.: Cytogenetic Investigations of an allotetraploid *Aquilegia*. *Bull. Acad. Polon. des Sciences, Ser. B.*, 1935, s. 33 — 63.
33. S k a l i Ń s k a M.: The taxonomical value of two tetraploid groups of *Aquilegia*. *Bibl. Univ. Lib. Polon. Ser. B.* 4 (27), 1937, s. 1 — 34.
34. S k a l i Ń s k a M.: The origin of polyploidy in *Aquilegia*. *Proc. VIIth Int. Genet. Congr. Edinburgh*, 1941, s. 265 — 266.
35. S k a l i Ń s k a M.: Polyploidy in *Valeriana officinalis* L. in relation to its ecology and distribution. *Journ. Linn Soc.* 83, London 1947, s. 159 — 186.
36. S k a l i Ń s k a M.: Studies in cyto-ecology, geographic distribution and evolution of *Valeriana* L. *Bull. Acad. Polon. des Sciences, Ser. B.*, 1951, s. 149—175.
37. S k a l i Ń s k a M.: Cyto-ecological studies in *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. *Bull. de l'Acad. Polon. d. Sciences, Ser. B.* 1952, s. 253 — 283.
38. S k a l i Ń s k a M.: Studies of meiosis in the intergeneric hybrid *Heuchera x Tiarella*. *Acta Soc. Botan. Poloniae*, 23, 1954, s. 677 — 698.
39. S k a l i Ń s k a M.: The origin of *Poa granitica* Braun-Bl. and related viviparous forms occurring endemically in the Tatra Mts. *Rapports et Communications. VIIIe Congrès Intern. de Botanique, Sect. 9 et 10, Paris 1954*, s. 85-87.
40. S k a l i Ń s k a M.: *Poa nobilis* n. sp., a new viviparous species of the High Tatra. *Acta Soc. Botan. Poloniae*, 24, 1955, s. 749 — 761.
41. S t e b b i n s G. L.: Cytology of *Antennaria* I. Normal species. *Bot. Gazette*, 94, 1932, s. 133 — 151.
42. S t e b b i n s G. L.: Cytology of *Antennaria*. II. Parthenogenetic species. *Botanical Gazette*, 94, 1932, s. 322 — 344.
43. S t e b b i n s G. L.: Types of polyploids: their classification and significance. *Advances in Genetics I*, 1947, s. 403 — 429.
44. S t e b b i n s G. L.: Variation and evolution in plants. *Columbia Univ. Press, New York 1951*.

-
45. T a e c k h o l m G.: Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani, 7, 1922, s. 97 — 381.
 46. U r b a ń s k a K.: Badania nad biologią rozmnażania i embriologią *Homogyne alpina* (L) Cass. (w druku).
 47. W c i s ł o H.: Cytological and embryological studies in *Doronicum* L. Bull. Acad. Polon. d. Sciences, Ser. B., 1952, s. 147 — 166.
 48. W i n g e O.: Taxonomic and evolutionary studies in *Erophila* based on cytogenetic investigations. C. R. des Travaux du Laboratoire Carlsberg. Serie physiologique. Vol. 23, No 3, 1940, s. 41 — 73.