

POLIPLOIDALNOŚĆ U ZWIERZĄT

L. KAUFMAN

Dział Biologii Eksperymentalnej I. Z. w Puławach

U zwierząt poliploidalność jest zjawiskiem mniej znanym niż u roślin. Według Dobzhansky'ego wielka ilość poliploidów u roślin a względna ich rzadkość u zwierząt jest najbardziej uderzającą różnicą między procesami ewolucyjnymi w obu państwach istot żywych. Zdaniem Mullera za przyczynę tej różnicy można uważać przewagę form hermafrodyicznych u wyższych roślin, a rozdział płci u zwierząt, zwłaszcza wyższych. Wy tłumaczenie tego zjawiska możemy znaleźć, biorąc pod uwagę determinację płci połączoną z mechanizmem heterochromosomów, poliploidalność może tu bowiem powodować tworzenie się typów nienormalnych albo jałowych.

Badania Bridges'a i in. wykazały, że u muchy owocówki płęć determinuje stosunek między chromosomami X, które niosą w sobie żeńskość, a autosomami, które mają tendencję męskości. Zygota o dwóch chromosomach X i o parzystym garniturze autosomów rozwija się na normalną samicę. Jednak oprócz samic diploidalnych ($2X$ i $2A$) znane są samice triploidalne ($3X$ i $3A$) i prawdopodobnie także haploidalne (X i A). Stosunek $X:A$ we wszystkich tych przypadkach wynosi 1. Płęć męska natomiast określona jest jednym chromosomem X i podwójnym garniturem autosomów (X i $2A$); stosunek $X:A$ wynosi tu zatem 0,5. Normalny diploidalny samiec ma garnitur chromosomów: X i $2A$, tetraploidalny: $2X$ i $4A$. Stosunki pośrednie między 1 a 0,5 charakteryzuje występowanie interseksów ($2X$ i $3A$ albo $3X$ i $4A$), a zygoty o budowie $3X$ i $2A$ oraz X i $3A$ to nadsamica lub nadsamiec.

Podwojenie liczby chromosomów u drozofili może powodować występowanie tetraploidalnych samic: $4X$ i $4A$ i tetraploidalnych samców $2X$ i $4A$. Podział redukcyjny u takich samców dałby plemniki typu X i $2A$. W połączeniu z jajami normalnej samicy — X i A — takie plemniki dałby początek interseksom $2X$ i $3A$, a po połączeniu jaj samicy tetraploidalnej ($2X$ i $2A$) z plemnikami normalnych samców (X i A) powstaną triploidalne samice ($3X$ i $3A$) oraz interseksy ($2X$ i $3A$). Nawet gdyby jednocześnie pojawiły się zarówno samce, jak i samice tetraploidalne, rasa tetraploidalna nie ustali się, gdyż w potomstwie występowałyby interseksy.

Z powyższego wynika jasno, że determinacja płci przez heterochromosomy stanowi poważną przeszkodę dla występowania poliploidalności u zwierząt rozdzielnopłciowych. Można się było zatem a priori spodziewać, że u zwierząt poliploidalność ograniczy się do grup obojnaczych i partenogenetycznych. Poliploidalność grup partenogenetycznych wykazali u ryjkowców Suomalainen, a z polskich autorów Mikulska, u motyli — Astau-

row i Seiler, u skorupiaków Vandel. Bardzo ciekawe jest występowanie gatunków, u których znane są zarówno formy diploidalne — biseksualne — i formy poliploidalne — partenogenetyczne. Co do skorupiaka *Trichoniscus elisabethae* wiadomo, że kraje śródziemnomorskie zamieszkują rasy, u których stosunek liczbowy płci wynosi 1 : 1 i rozwijają się tylko zapłodnione jaja. Natomiast w Europie północnej występują z reguły rasy partenogenetyczne, składające się prawie wyłącznie z samic. W strefie pośredniej znajdują się obie rasy. Rasa biseksualna jest diploidalna, o $2n = 16$ chromosomach, a rasa partenogenetyczna jest triploidalna, o $3n = 24$ chromosomach. Kojarzenie samic partenogenetycznych tylko rzadko dochodzi do skutku, a nawet gdy nastąpi, jaja nie są zapłodnione i rozwijają się partenogenetycznie. Czasami rasa poliploidalna daje także samce o 24 chromosomach, stosunek liczbowy płci wynosi tu 100 : 1,6. Triploidalne samce wytwarzają wprawdzie spermę, ale zapłodnienie nie dochodzi do skutku.

Stwierdzono (Milkulka, Seiler, Suomalainen), że jeżeli w tym samym gatunku występują rasy biseksualne i rasy partenogenetyczne, to mają one różne rozmieszczenie geograficzne. Przyczyną tego jest, że formy partenogenetyczne są poliploidalne, a według Suomalainena uwielokrotnienie liczby chromosomów zmienia normę reakcji i optimum życiowe rasy, mianowicie czyni ją bardziej odporną na niekorzystne warunki środowiska. Ze względu na różny zasięg rasy partenogenetyczne zwie się też rasami geograficznymi. To zjawisko znane jest także wśród roślin (poliploidalne trawy na Szpicbergen, poliploidalne rośliny w klimacie bardzo niekorzystnych okolicach Afryki zachodniej).

Przeważa wprawdzie twierdzenie, że formy diploidalne występują u organizmów rozdzielnopłciowych o normalnym typie rozmnażania, a formy poliploidalne u obojnaków lub u organizmów o rozmnażaniu partenogenetycznym, okazało się jednak, że nie jest to ogólnym prawem. Elżbieta Goldschmidt znalazła wiele gatunków poliploidalnych u rozdzielnopłciowych skorupiaków z Izraela, Fankhauser stwierdził poliploidalne formy u salamander i u traszek, Humphrey i Fankhauser otrzymali cztery pokolenia tetraploidalnych salamander przez krzyżowanie tetraploidalnych samic z diploidalnymi samcami. Determinacja płci nie stanowi też przeszkody dla powstawania poliploidalności u ssaków. Zwłaszcza badania lat ostatnich wniosły tu dużo ciekawych wiadomości: Fischberg i Beatty znaleźli wśród embrionów mysich zarówno triploidy, jak tetraploidy. Stwierdzili przy tym, że częściej występują po skrzyżowaniu różnych linii wsobnych niż w obrębie poszczególnych linii. Ci sami wywołali też sztucznie triploidalność wśród embrionów myszy za pomocą stosowania gwałtownych zmian termicznych.

Przeszkody w powstawaniu nowych ras poliploidalnych, zarówno u roślin jak u zwierząt, polegają na trudnościach w okresach mejozy. Tetraploid, który powstał z diploidu, ma 4 homologiczne garnitury chromosomów, które podczas mejozy tworzą grupy kwadriwalentów. Te rozdzielają się nieregularnie w czasie podziału na przeciwległe bieguny: trzy i jeden, dwa i dwa, a po zapłodnieniu powstają formy aneuploidalne, nieżywotne. Wyjątek stanowią niepłodne diploidy powstałe ze skrzyżowania, a więc mieszańce o dwu różnych garniturach chromosomów: AA', BB' itd. W razie wystąpienia poliploidalności u tych form, powstaje tetraploid, w któ-

rym jednakowe chromosomy łączą się parami, a więc powstanie AAA'A' i BBB'B' itd. W ten sposób zostaje u takich mieszańców przywrócona płodność. Powstaje mieszaniec tetraploidalny, przekazujący wiernie swe cechy na potomstwo. Znane są nowe gatunki roślin powstałe w ten sposób (*Raphanobrassica*, *Galeopsis*). U zwierząt analogiczne formy opisał Leon Sachs w swych badaniach nad chomikami. U *Cricetus griseus*, podobnie jak u *Cricetus cricetus*, występuje $2n = 22$ chromosomy. Natomiast u złotego chomika — *Mesocricetus auratus* $2n = 44$ chromosomy. Dwie pierwsze formy mają po 8 sutek, forma poliploidalna — 14 do 22. Nie ma przejścia między formami o 8 sutkach, a formą wielosutkową. *Mesocricetus* jest formą późniejszą; świadczą o tym dane paleontologiczne: *Cricetus* występował już w pleistocenie, *Mesocricetus* pojawia się dopiero w erze współczesnej. Rozmieszczenie geograficzne obu form przedstawia się w sposób następujący: *Cricetus cricetus* — Europa wschodnia, *Cricetus griseus* — Chiny zachodnie, a *Mesocricetus auratus* — Kaukaz.

W jaki sposób mogły powstać poliploidalne chomiki? Zastanawiając się nad tą kwestią Darlington dochodzi do wniosku, że mogło to nastąpić, podobnie jak to się zwykle zdarza u roślin, przez częste tworzenie się niepłodnych mieszańców, u których żywotne komórki rozrodcze mogły powstać tylko skutkiem niewystępowania pierwszego lub drugiego podziału mejozy. Wszystkie jaja miałyby w takim razie chromosomy XX, plemniki — XX, XY lub YY. Te ostatnie dawałyby wprawdzie mniej żywotne zygoty, ale zygoty o typie XXXX i XXXY byłyby dostatecznie żywotne dla zapoczątkowania poliploidalnej rasy o równych liczbach samców i samic.

Panuje przekonanie, że u zwierząt poliploidalność jest zjawiskiem bardzo rzadkim; tymczasem z przeglądu literatury podanej przez Fankhausera już w roku 1945 wynika, że sztucznie udało się wywołać uwielokrotnienie liczby chromosomów u bardzo wielu zwierząt zarówno bezkręgowych, jak kręgowych. Jako bodźców dla wywołania poliploidalności u salamander i u traszek używał Fankhauser nadmiernie niskiej lub nadmiernie wysokiej temperatury. W ostatnich latach udało się sztucznie za pomocą wstrząsu temperatury lub za pomocą kolchicyny wywołać poliploidalność także u zwierząt ssących (Fischberg i Beatty oraz Haggqvist i Bane).

Rzecz ciekawa, że poliploidalność niekoniecznie łączy się z powiększeniem ciała zwierzęcia. Fankhauser stwierdził, że u triploidalnych salamander powiększanie się wielkości komórek kompensuje zmniejszanie się ich liczby. Zwłaszcza wyższe liczby chromosomów działają niekorzystnie na ukształtowanie się zwierzęcia.

Możliwości praktycznej hodowli związane z sztucznym wytwarzaniem poliploidalności u zwierząt nasuwają się w związku z badaniami Haggqvista i Bane'a. W roku 1950 autorzy zastosowali kolchicynę do zapłodnionych jaj królicy. Z miotu złożonego z 7 sztuk wychowano tylko 3 sztuki — 2 samce i jedną samicę. Stopień poliploidalności badano, mierząc wielkość erytrocytów, gdyż uważa się, że te komórki nie ulegają rytmicznym wahanom wielkości zależnie od funkcji. Jeden samiec miał erytrocyty normalnej wielkości i na tej podstawie autorowie sądzą, że był diploidalny. U drugiego samca i u samicy objętość erytrocytów była 1,5 razy większa niż u normalnych okazów. Oba osobniki wykazywały bardzo szybki wzrost.

Haggqvist i Bane uważają je za triploidalne. Samica przekroczyła ciężar matki (2600 g) w wieku 3,5 miesiąca, a ciężar ojca (4100 g) w wieku 5 miesięcy. Samiec dojrzał płciowo w wieku 5 miesięcy. Stosunek objętości jąder plemników zwierząt poliploidalnych i jąder plemników królika diploidnego wynosił 1,45 : 1. W dalszych badaniach przeprowadzonych przez tych samych autorów na świni, opisują oni tetraploidalnego knura, urodzonego po sztucznej inseminacji maciory spermą z dodatkiem kolchicyny. Po urodzeniu tetraploid był mniejszy niż każdy z dwu diploidów z tego samego miotu, ale przerósł je w wieku 3 tygodni. W doświadczeniu żywieniowym, trwającym od jedenastego tygodnia aż do osiągnięcia ciężaru 98 kg, tetraploid osiągnął ten ciężar w czasie o 14% krótszym i zużył znacznie mniej paszy w stosunku do kontroli w tym samym wieku. Rzecz prosta, że dla zootechnika wyniki badań Haggqvista i Bane'a są niezmiernie obiecujące, trzeba jednak zaznaczyć, że opierają się na niedostatecznie licznych materiale i nie tylko nie zostały potwierdzone, ale przeciwnie — Sachs, stwierdziwszy na podstawie badań własnych i badań innych autorów, że diploidalna liczba chromosomów świni wynosi 40, poddaje w wątpliwość wyniki badań nad sztucznym wywoływaniem poliploidalności u tego zwierzęcia.

Jakie światło rzucają dotychczasowe badania nad poliploidalnością u zwierząt na zagadnienie filogenezy i czy wyniki doświadczeń rokują nadzieję, że znajdą zastosowanie w praktyce zootechnicznej?

Z badań licznych autorów wiemy, że formy poliploidalne zwierząt partenogenetycznych mają szerszy zasięg niż pokrewne formy o biseksualnym typie rozmnażania, przy czym rasy diploidalne są pierwotne, rasy poliploidalne późniejsze (Milkulska, Seiler, Suomalainen i in.). Mamy tu prawdopodobnie do czynienia z autopoliploidami, które powstały pod wpływem niekorzystnych warunków środowiska. Badania Sachsa dowiodły natomiast, że zarówno morfologia, jak rozmieszczenie geograficzne i historia tetraploidalnego złotego chomika wskazują na to, że jest on amfiploidem, który powstał niedawno jako produkt krzyżówki dwu innych diploidalnych gatunków chomików na Kaukazie, gdzie schodzą się ich zasięgi. Świadczy to wyraźnie o roli, jaką poliploidalność mogła odgrywać jako jeden z czynników ewolucji.

Poliploidalność u złotego chomika wystąpiła jako czynnik przeciwdziałający skutecznie jałowości mieszańców międzygatunkowych. Doprowadziło to do powstania nowego płodnego gatunku. Nasuwa się pytanie, czy nie udałoby się zastosować sztucznego wywoływania uwielokrotnienia liczby chromosomów, celem zniesienia jałowości międzygatunkowych mieszańców zwierząt domowych. Wprawdzie zdaniem niektórych autorów zwierzęta domowe są już poliploidami i dalsze powiększanie liczby chromosomów nie rokuje większych nadziei, należy jednak pamiętać o tym, że nasze wiadomości o chromosomach zwierząt domowych są bardzo szczupłe, a stan naszych badań nad poliploidami u zwierząt jest, zdaniem Darlingtona, taki, jaki był stan badań nad poliploidalnością u roślin trzydzieści lat temu. Dalsze badania zarówno porównawcze, jak doświadczalne przynieść tu zatem mogą niespodziewane wyniki.

LITERATURA

1. Bridges C. B.: Cytological and genetical basis of sex. Sex and Int. Secretion. Williams and Wilkins, 1939.
2. Darlington C. D.: Polyploidy in animals. Nature 171, 1953, s. 191 — 194.
3. Dobzhansky Th.: Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, 1940, s. 223 — 253.
4. Fankhauser G.: The effects of changes in chromosome numbers on amphibian development. Quart. Review of Biol., t. 20, 1945, s. 20 — 78.
5. Fischberg M., Beatty M. A.: Heteroploidy in mammals. II Induction of triploidy in preimplantation of mouse eggs. J. Genet. 50, 1952, s. 455 — 470.
6. Fischberg M., Beatty M. A.: Heteroploidy in mouse embryos due to crossing of inbred strains. Evolution, 6, 1952, s. 316 — 324.
7. Goldschmidt E.: Multiple sex-chromosome mechanism and polyploidy in animals. J. Genet. 51, 1953, s. 434 — 440.
8. Goldschmidt E.: Chromosome number and sex mechanism in *Euphyllipoda*. Experientia, 9,, 1953, s. 65 — 66.
9. Haggqvist G., Bane A.: Polyploidy in rabbits induced by colchicine. Nature, 165, 1950, s. 841 — 843.
10. Haggqvist G., Bane A.: Kolchizininduzierte Heteroploidie beim Schwein. K. svenska Vetensk. Akad. Handl, 3 (2), 195.
11. Muller H. J.: Why polyploidy is rarer in animals than in plants. Am. Nat., 1925, s. 346 — 353.
12. Sachs L.: Polyploid evolution and mammalian chromosomes. Heredity, 6, 1952, s. 357 — 364.
13. Sachs L.: Chromosome number and experimental polyploidy in the pig. Jour. of Heredity, 45, 1954, s. 21 — 24.