

Alicja Sokołowska-Kulczycka

NATURALNE I SYNTETYCZNE POLIPLOIDY W ŚWIECIE ROŚLIN

/Materiały pomocnicze do realizacji
programu nauczania biologii w kl. IV Liceum Ogólnokształcącego/

Program nauczania biologii w klasie IV liceum ogólnokształcącego przewiduje zapoznanie uczniów z nową dla nich dyscypliną - genetyką. Spośród licznych zagadnień wchodzących w powyższy dział, zagadnienia mutacji wysuwają się na jedną z czołowych pozycji. Są one bowiem z jednej strony pierwszorzędnym czynnikiem ewolucyjnym, z drugiej zaś strony, wykorzystane umiejętnie przez człowieka, a nawet przez niego wywoływane, stały się jedną z ważniejszych metod nowoczesnej hodowli. Założenia programu kładą szczególny nacisk na wyeksponowanie mutacji mających dodatnie znaczenie gospodarcze. Z tego względu warto zatrzymać się dłużej nad mutacjami poliploidalnymi, ich różnorodnością oraz sposobami indukowania. W poniższym artykule ograniczyłam się do omówienia mutacji poliploidalnych w obrębie świata roślin wyższych, jest to bowiem materiał bardzo dobrze opracowany i pozwalający stosunkowo łatwo zapoznać się z omawianym zagadnieniem.

Podstawowe liczby chromosomów

Przystępując do omawiania zjawisk poliploidalności w świecie roślin należy na wstępie przypomnieć pewne szczegóły budowy jądra komórkowego, ponieważ wiąże się to ściśle z istotą poliploidalności. Typowe jądro ma kształt kulisty lub owalny, jest ciałem gęstszym od cytoplazmy i odgraniczone tzw. błoną jądrową. Objętościowo najwięcej miejsca w jądrze zajmuje jaśniejsza od cytoplazmy substancja zwana kariolimfą, w której zawarte są pozostałe części składowe jądra. Najważniejszą z nich jest sub-

stancja chromatynowa, która w jądrze będąca w stadium interfazy występuje w postaci bardzo cienkich nici. Liczba tych nici chromatynowych jest stała. W czasie podziału jądra nici chromatynowe przekształcają się w chromosomy. Wielka prawidłowość mechanizmu podziałowego jądra zwanego mitozą zapewnia przekazywanie jądrum potomnym tej samej liczby chromosomów.

Liczba chromosomów jest stała nie tylko dla jednej rośliny, lecz jest charakterystyczną dla poszczególnych jednostek systematycznych. Jako przykład można rozpatrzyć szereg gatunków z rodzaju *Prunus*:

<i>P. avium</i> /czereśnia/	-	somatyczna	liczba chromosomów	$2n = 16$
<i>P. cerasus</i> /wiśnia/	-	"	"	$2n = 32$
<i>P. domestica</i> /śliwa/	-	"	"	$2n = 48$

Łatwo zauważyć, że somatyczne liczby chromosomów trzech powyższych gatunków stanowią wielokrotności liczby 8. Liczbę tę nazywamy liczbą podstawową i określamy symbolem x . Organizmy posiadające liczbę chromosomów będące podwojeniem liczby podstawowej $/2x/$ nazywamy diploidami, organizmy o uwielokrotnionej liczbie podstawowej - poliploidami:

$3x$ - triploid, $4x$ - tetraploid, $5x$ - pentaploid, $6x$ - heksaploid, $7x$ - heptaploid, $8x$ - oktoploid itd. Szereg wzrastających liczb chromosomów w obrębie jednego rodzaju nazywamy szeregiem poliploidalnym. Szeregi poliploidalne możemy również obserwować w obrębie jednego gatunku. Dla *Ornithogalum umbellatum* /śniedek baldaszkowaty/ News /1952/ cyt. wg Czapiak 1965 i Czapiak /1965/ ustalili sześć typów poliploidalnych: diploidalny $/2n = 18/$, triploidalny $/2n = 27/$, tetraploidalny $/2n = 36/$, pentaploidalny $/2n = 45/$, heksaploidalny $/2n = 54/$ i oktoploidalny $/2n = 72/$.

Wspomniany wyżej rodzaj *Prunus* stanowi przykład rodzaju posiadającego jedną liczbę podstawową. W obrębie pewnych starszych filogenetycznie rodzajów występuje niekiedy nie jedna liczba podstawowa lecz dwie, lub więcej. W rodzaju *Ranunculus* /jaskier/ występują dwie liczby podstawowe $x = 7$ i $x = 8$ /Gregory 1941/, a gatunki należące do tego rodzaju posiadają somatyczne liczby chromosomów będące wielokrotnościami 7 lub 8. Można tu zatem wyodrębnić dwa szeregi poliploidalne:

$x = 7$		$x = 8$	
<i>R. acer</i>	- $2n = 14$	<i>R. abortivus</i>	- $2n = 16$
<i>R. aconitifolius</i>	- $2n = 14$	<i>R. alpestris</i>	- $2n = 16$
<i>R. bulbosus</i>	- $2n = 14$	<i>R. asiaticus</i>	- $2n = 16$
<i>R. parviflorus</i>	- $2n = 28$	<i>R. arvensis</i>	- $2n = 32$
<i>R. pedatus</i>	- $2n = 28$	<i>R. auricomus</i>	- $2n = 32$
<i>R. rupestris</i>	- $2n = 28$	<i>R. flamula</i>	- $2n = 32$
<i>R. constantinopolitanus</i>	- $2n = 42$	<i>R. muricatus</i>	- $2n = 48$
<i>R. trilobus</i>	- $2n = 42$	<i>R. nivalis</i>	- $2n = 48$

Według L ö v e and L ö v e /1961/ rodzaj *Thymus* /macierzanka/ posiada aż pięć liczb podstawowych $x = 6, 7, 9, 10$ i 15 . W materiale polskim T r e l a - S a w i c k a /1968/ ustaliła liczby chromosomów, będące wielokrotnościami $x = 6, 7$ i 10 .

$x = 6$	$x = 7$	$x = 10$
<i>Th. serpyllum</i> $2n = 24$	<i>Th. alpestris</i> $2n = 28$	<i>Th. pulcherrimus</i> $2n = 60$
	<i>Th. austriacus</i> $2n = 56$	
	<i>Th. carpaticus</i> $2n = 56$	

Różne liczby podstawowe w obrębie rodzaju rzucają światło na pokrewieństwo pomiędzy gatunkami: gatunki posiadające te same liczby podstawowe stoją systematycznie bliżej siebie niżeli gatunki o różnych liczbach podstawowych. Zróżnicowanie poliploidalne jest też jednym z wskaźników filogenetycznego wieku gatunków w obrębie rodzaju; gatunki diploidalne są mianowicie filogenetycznie starsze od gatunków poliploidalnych. Świadczy o tym między innymi fakt, że na obszarach określanych jako centra powstawania danego rodzaju występują gatunki diploidalne, natomiast na terenach zajętych przez rodzaj w drodze ekspansji spotkać można formy poliploidalne. Rodzaj *Leontopodium* /szarotka/ wywodzi się ze wschodniej Azji i tam występują gatunki diploidalne $2n = 26$ /S a k a i K a n i c h i 1936/, natomiast w górach Europy spotykamy formy tetraploidalne $/2n = 52/$ /S o k o ł o w s k a - K u l c z y c k a 1959, U r b a n s k a - W o r y t k i e w i c z /1968/.

Podobnie pewne stare endemiczne gatunki okazują się diploidami. Badania M a ł e c k i e j /1961/ wykazały, iż pieniński endemit *Taraxacum pieninicum* jest gatunkiem diploidalnym - jedynym diploidem wśród występujących w Polsce przedstawicieli tego rodzaju.

Niekiedy same liczby chromosomów nie są miarodajne dla ustalenia liczb podstawowych i dla oceny istotnej wartości kariologicznej badanego gatunku. Różnica liczb chromosomów niektórych pokrewnych gatunków może niekiedy być tylko pozorna, wynikała ze zmian strukturalnych chromosomów. Na przykład w obrębie rodzaju *Fritillaria* /szachownica/ u większości zbadyanych dotąd gatunków diploidalnych stwierdzono 12 par, a więc 24 chromosomy, znane są jednak gatunki z innymi liczbami chromosomów: *F. ruthenica* 9 par /18 chromosomów/ oraz *F. pudica* - 13 par /26 chromosomów/. Angielski cytolog D a r l i n g t o n /1956/ opisał morfologię chromosomów tych gatunków. Okazuje się, że w obrębie każdego z kompleksów występują chromosomy dwóch typów: pierwszy mający kształt litery V, a więc o dwóch

mniej więcej jednakowych ramionach i centromerze umieszczonym medialnie, względnie submedialnie oraz drugi typ kształtu pałeczkowatego z centromerem subterminalnym. Gatunki 24 chromosomowe posiadają 4 chromosomy w kształcie litery V i 20 chromosomów pałeczkowatych. W kompleksie *F.pudica* $/2n = 26/$ występują dwa chromosomy typu V i 25 chromosomów typu pałeczkowatego, natomiast w kompleksie *F.ruthenica* $/2n = 18/$ występuje 10 chromosomów typu V i 8 pałeczkowatych. Podwyższenie liczby chromosomów u *F.pudica* nastąpiło zatem na drodze fragmentacji dwóch chromosomów typu V, natomiast obniżenie liczby chromosomów u *F.ruthenica* nastąpiło na drodze fuzji 12 chromosomów pałeczkowatych.

Na uwagę zasługuje również zróżnicowanie kariologiczne w obrębie rodzaju *Luzula* /kosmatka/ *N o r d e n s k i Ǫ l d* /1951/. Podstawowa liczba chromosomów u *Luzula* wynosi 6, a poszczególne gatunki różnią się nie tylko liczbami chromosomów, lecz również ich wielkością. Około 1/3 przebadanych gatunków z omawianego rodzaju posiada 12 stosunkowo dużych chromosomów - taki kompleks określamy jako standartowy. U innych gatunków długość chromosomów jest w przybliżeniu o połowę mniejsza, przy czym występują one w liczbie dwukrotnie większej. Np. *Luzula parviflora* ma 24 mniejsze chromosomy. Dalsza grupa to gatunki, u których długość chromosomów jest jeszcze mniejsza, gdyż odpowiada zaledwie połowie długości grupy poprzedniej, lecz liczba ich uległa znowu podwojeniu osiągając wartość 48, np. *L.sudetica*. Zachodzące tu podwyższanie liczb chromosomów nie przedstawia w istocie zjawiska poliploidalności, lecz jest konsekwencją fragmentacji i zostało określone przez *N o r d e n s k i Ǫ l d* jako poliploidalność śródjądrowa. Osobliwością cytologiczną rodzaju *Luzula* jest istnienie w chromosomach centromeru rozproszonego /niezlokalizowanego/. Warunkuje to, iż powstające fragmenty nigdy nie są acentryczne, lecz mają zdolność kierowania się ku biegunom wrzeciona. Wyniki powyższych badań dowodzą, że sama liczba chromosomów nie zawsze przedstawia istotyczne kryterium dla zaopiniowania czy dany gatunek jest poliploidem, pod uwagę powinna być brana również morfologia chromosomów.

A u t o p o l i p l o i d y i a l l o p o l i p l o i d y

Wśród spotykanych w przyrodzie organizmów poliploidalnych możemy wyróżnić tzw. a u t o p o l i p l o i d y oraz a l l o p o l i p l o i d y. Pierwsze z nich to organizmy zawierające uwielokrotnienie jednego podstawowego genomu. Obok nich występują typy pochodzenia mieszańcowego, a zatem zawierające kompleksy chromosomów wykazujące pewien sto-

pień zróżnicowania genetycznego. Takie poliploidalne gatunki zwane alloploidami lub amfidiploidami zawdzięczają swe powstanie krzyżowaniu, a następnie podwojeniu liczb chromosomów w potomstwie mieszańca. Mechanizm powstawania gatunków allopoliploidalnych został wyjaśniony na drodze eksperymentalnej. Po skrzyżowaniu dwóch odrębnych form /gatunków lub rodzajów/ otrzymano w potomstwie nieliczne osobniki z podwyższoną w stosunku do rodziców liczbą chromosomów. Do znanych przykładów należą: *Nicotiana digluta* /tytoń/: *N. glutinosa* x *N. tabacum* /Goospead cyt. wg Skalińskiej 1957/, *Raphanobrassica*: *Raphanus sativus* /rzodkiewka/ x *Brassica oleracea* /kapusta/ /Karpaczeko 1926/, *Aquilegia* Janczewski /orlik Janczewskiego/: *A. chrysantha* x *A. flabellata* /Skalińska 1935/. Takie nowopowstałe poliploidy uzyskują od razu pewien stopień odrębności w stosunku do typów, z których powstały i dzięki temu mogą być uważane za nowe gatunki otrzymane drogą krzyżowania i podwajania liczb chromosomów. Na szczególne podkreślenie zasługuje eksperymentalne zrekonstruowanie niektórych naturalnych gatunków z ich domniemyanych form rodzicielskich. Jednymi z pierwszych były prace Mützinga /1930/ nad rekonstrukcją naturalnego, tetraploidalnego gatunku *Galeopsis tetrahit* /poziwienik szorstki/ z dwóch diploidalnych gatunków; *G. pubescens* i *G. speciosa*. W pierwszym pokoleniu mieszańców tylko jedna roślina okazała się płodną. Była ona triploidem z somatyczną liczbą $2n = 24$. Roślina ta z kolei dała w potomstwie roślinę tetraploidalną, odpowiadającą wszystkim cechami morfologicznymi naturalnemu *G. tetrahit*. W dalszej części doświadczenia przeprowadzono krzyżowania eksperymentalnego *G. tetrahit* z jego naturalnym bratem. Otrzymane potomstwo okazało się płodne i jednolite genetycznie.

<i>Galeopsis pubescens</i>	I	<i>Galeopsis speciosa</i>
$2n = 16$		$2n = 16$
	$2n = 16$ /bezpłodne/	
	F_1 $2n = 24$ /płodne/	
	F_2 $2n = 32$ - <i>Galeopsis tetrahit</i>	

Innym przykładem jest *Rubus maximus*, powstałe wg badań Rozanowa przez skrzyżowanie *R. idaeus* /malina właściwa/ i *R. caesius* /jeżyna popielica/

<i>R. idaeus</i> /2x/	I	<i>R. caesius</i> /4x/
$2n = 14$		$2n = 28$
	F_1 $2n = 21$	
po podwojeniu	$2n = 42$ /6x/ = <i>R. maximus</i>	

R. maximus jest allohexaploidem, bowiem na jego 42 chromosomy składa się 14 chromosomów *R. idaeus* i 28 chromosomów *R. caesius*. Chromosomy pochodzące od różnych gatunków rodzicielskich nie są genetycznie identyczne, wykazują słabą zdolność koniugowania w bivalenty w czasie podziału mejotycznego i stąd dla ustabilizowania i osiągnięcia płodności koniecznym jest podwojenie liczby chromosomów.

Badania nad rekonstruowaniem naturalnych gatunków z ich domniemych form rodzicielskich są prowadzone nadal w wielu ośrodkach naukowych: *Towne* /1961/ zrekonstruował tetraploidalny, amerykański gatunek *Tagetes patula* z dwóch gatunków diploidalnych *T. erecta* i *T. tenuifolia*, a *Urbanska-Worytkiewicz* /1967/ wykazała eksperymentalnie, że hexaploidalna forma *Antennaria* /ukwap/ $2n = 42$ występująca w Alpach jest mieszańcem pomiędzy *A. carpatica* $2n = 28$ i *A. dioica* $2n = 56$.

Euploidy i aneuploidy

Zarówno autopoliploidy jak i allopoliploidy niezależnie od różnic genetycznych posiadają liczby chromosomów będące zawsze pełnymi wielokrotnościami liczby podstawowej, dlatego określamy je wspólnym mianem *euploidów*. Organizmom tym można przeciwstawić *aneuploidy*. Charakteryzują się one liczbami chromosomów, nie będącymi pełnymi wielokrotnościami liczby podstawowej. Jednym z pierwszych poznanych przykładów zróżnicowania aneuploidalnego jest *Erophila verna* /wiosówka pospolita/ opisana przez duńskiego badacza *Wingego* /1940/ cyt. wg *Skalińskiej* /1957/. Liczba podstawowa wynosi tu $x = 7$. Oprócz diploidów $2n = 14$ występują w obrębie omawianego gatunku biotypy o aneuploidalnych liczbach chromosomów: $2n = 24, 30, 36, 40, 52, 64$.

Znane są liczne przykłady gatunków i rodzajów, silnie zróżnicowanych cytologicznie, u których szereg poliploidalny tworzą zarówno formy euploidalne jak i aneuploidalne. W obrębie rodzaju *Grocus* /szafran/ $x = 4$ znane były dotychczas formy diploidalne *C. albiflorus* $2n = 8$ i tetraploidalne *C. neapolitanus* $2n = 16$ /*Linder* 1959 cyt. wg *Skalińskiej* 1966/. Ostatnio w materiale polskim *M. Skalińska* /1966/ ustaliła aneuploidalną liczbę chromosomów $2n = 18$ dla *C. Heuffelianus* i *C. scepusiensis*.

Jeszcze większe zróżnicowanie wykazują gatunki z rodzajów *Verbascum* /dziewanna/. Dla 18 różnych gatunków z rodzaju *Verbascum* *Arts-Damler* /1960/ podaje 6 somatycznych liczb chromosomów. Najliczniejszą

grupę stanowią tetraploidy $2n = 32$, z innych form euploidalnych są podawane heksaploidy $2n = 48$ i oktoploidy $2n = 64$. Obok nich występują formy aneuploidalne o następujących liczbach chromosomów: 30, 34, 36.

Zróżnicowanie geograficzne i ekologiczne poliploidów

Zarówno gatunki euploidalne jak i formy aneuploidalne wykazują zróżnicowanie związane z różnym stopniem ploidalności. Zróżnicowanie to odnosi się do morfologii poszczególnych cytotypów, ich wymagań środowiskowych oraz rozmieszczenia geograficznego. *Potentilla Grantzii* /pięciornik Grantsa/ oraz *Phleum commutatum* /tymotka alpejska/ są dobrymi przykładami dla zilustrowania zróżnicowania kariologicznego związanego z rozmieszczeniem geograficznym. *Potentilla Grantzii* jest reprezentowana na północy przez formy o wyższym stopniu ploidalności niż na obszarach bardziej południowych: $2n = 42$ Szwecja, Norwegia, wyspa Kolgufew /ZSRR/ oraz $2n = 28$ Kaukaz, Tatry /Skalińska, Czapiak 1958/. Według badań Waltersa /1967/ w Tatrach występuje sporadycznie również typ tetraploidalny i hypotetraploidalny $2n = 42, 41$. Górską trawą *Phleum commutatum* jest reprezentowana w górach Skandynawii oraz w Alpach przez typ tetraploidalny, natomiast w Polsce w Tatrach według badań Michalskiego /1955/ rozprzestrzeniona jest rasa diploidalna tego gatunku.

Najlepszym przykładem związku pomiędzy stopniem poliploidalności, a wymaganiami ekologicznymi są trzy gatunki afrykańskich traw w rodzaju *Eragrostis*. Rodzaj ten opracowany przez duńskiego badacza Hagerupa /1932/ należy do często cytowanych w literaturze. Diploidalny gatunek *E. cambessediana* / $2n = 20$ / wymaga znacznej wilgotności gleby i temperatury powietrza nie przekraczającej 40°C . Występuje on zatem na bagnistych wybrzeżach jezior otoczonych suchymi wydmi. Odporniejszym na suszę jest tetraploidalny gatunek *E. albida* / $2n = 40$ /. Rośnie on u podnóża wdm, w środowisku znacznie uboższym w wilgoć. Natomiast forma oktoploidalna *E. pallelescens* / $2n = 80$ / zajmuje stanowiska niedostępne dla obu wymienionych poprzednio form. Występuje ona mianowicie w warunkach skrajnej suszy, przy temperaturze podłoża dochodzącej do 80°C . Trzy typy poliploidalne z rodzaju *Eragrostis* mają przypuszczalnie wspólne pochodzenie. Podwyższenie stopnia ploidalności umożliwiło rozprzestrzenienie się nowo powstałych typów na tereny zupełnie niedostępne dla formy diploidalnej. Przytoczone wyżej przykłady potwierdzają tzw. "teorię Hagerupa", która zakłada, iż stanowiska o skrajnych warunkach ekologicznych są zaj-

owane przez wyższe poliploidy. Tak więc zarówno na dalekiej północy jak i na stanowiskach wysokogórskich oraz pustynnych procent poliploidów jest wyższy niż na obszarach klimatu umiarkowanego.

Dużą zmienność wymagań siedliskowych i związane z tym zróżnicowanie kariologiczne wykazuje *Cardamine pratensis* /rzeżucha łąkowa/. Według badań B a n a c h - P o g a n /1950/ w Polsce występuje aż 11 typów poliploidalnych tego gatunku. Biotypy z niższymi liczbami chromosomów występują na stanowiskach suchych, na miejscach umiarkowanie wilgotnych pojawiają się rośliny z wyższymi liczbami chromosomów, zaś osobniki o najwyższym stopniu poliploidalności występują na błotach, zarośniętych częściach stawów i w mokrych rowach. W południowej Szwecji według badań L ö v k v i s t a /1956/ występuje 7 typów chromosomowych *C. pratensis*, które wykazują podobną jak materiał polski współzależność stopnia poliploidalności od wilgotności podłoża.

Przedstawiciele zbiorowego gatunku *Valeriana officinalis*/kozłek lekarski/ wykazują zarówno zróżnicowanie geograficzne jak i ekologiczne związane ze stopniem poliploidalności. *V. officinalis* jest reprezentowana przez dwa typy chromosomowe: bardziej rozpowszechniony typ oktoploidalny i rzadszy typ tetraploidalny. Badania M. S k a l i ń s k i e j przeprowadzone na materiale pochodzącym z Wielkiej Brytanii wykazały, że oktoploidy można spotkać na całym badanym obszarze, zajmują one stanowiska zarówno bardziej wilgotne jak i suche. Natomiast tetraploidy występują wyłącznie w południowej i środkowej Anglii na stanowiskach suchych; tereny pagórkowate, stoki zboczy, suche doliny /S k a l i ń s k a 1946/.

R o z m n a ż a n i e p o l i p l o i d ó w

Omawiając zagadnienie poliploidalności w świecie roślin warto poświęcić nieco uwagi sposobom rozmnażania poliploidów. Organizmy diploidalne rozmnażają się z reguły seksualnie, w mejozie wytwarzają się regularne bivalenty. Stosunki te komplikują się u form, które osiągnęły wyższy stopień poliploidalności. W mejozie autopoliploidów pojawiają się nie rzadko zamiast bivalentów asocjacje wyższego rzędu tzw. poliwalenty będą to triwalenty u triploidów, kwadriwalenty u tetraploidów itd. Poliwalenty przyjmują rozmaite kształty. W czasie metafazy I podziału meiotycznego poliwalenty nie układają się tak regularnie w płytce równikowej jak bivalenty i rozchodzenie chromosomów na bieguny nie zawsze odbywa się prawidłowo. W wyniku tego część komórek rozrodczych degeneruje, a inne otrzymują często ilość chromosomów nie będącą dokładną połową liczby somaty-

cznej. Tym należy też tłumaczyć fakt pojawiania się w potomstwie pewnych osobników o aneuploidalnych liczbach chromosomów.

Meurman /1929/ badała mejozę u wysokiego autopoliploida jakim jest *Prunus laurocerasus* /laurowiśnia wschodnia/ mający somatyczną liczbę chromosomów c. 180. W metafazie I podziału mejotycznego chromosomy koniugują w bivalenty, triwalenty, kwadriwalenty i wyższe asocjacje. W wyniku niezupełnie regularnego rozchodzenia się chromosomów w czasie anafazy komórki rozrodcze otrzymują nie jednakowe ilości chromosomów, a powstałe potomstwo wykazuje pewne zróżnicowanie kariologiczne.

U organizmów allopoliploidalnych na skutek różnic genetycznych w kompleksach chromosomów koniugacja w czasie I podziału mejotycznego odbywa się w obrębie każdego kompleksu, powstają tu zatem bivalenty rozchodzące się prawidłowo na bieguny.

Najciekawiej przedstawiają się stosunki u poliploidów z nieparzystą liczbą chromosomów, a więc triploidów i pentaploidów. Newton i Darlington badali mejozę u triploidalnych hiacyntów i tulipanów. W czasie metafazy obserwowali tam triwalenty, jednakże połączenie ich było często luźne, skutkiem czego w późniejszych stadiach triwalenty nierzadko rozpadały się na bivalent i uniwalent. W czasie anafazy część uniwalentów została eliminowana do cytoplazmy, część zaś grą przypadku rozchodziła się na bieguny. Powstałe w wyniku tak nieprawidłowej mejozy komórki rozrodcze degenerowały. Z poznanych dotychczas organizmów triploidalnych i pentaploidalnych większość jest bezpłodna. Płodnymi są tylko nieliczne, u których wykształciły się specjalne mechanizmy. U pewnych pentaploidalnych gatunków róż z grupy *Canine* / $2n = 35$ / mejoza przebiega następująco: wytwarza się tu 7 bivalentów i 21 uniwalentów. Rozchodzenie się chromosomów na bieguny odbywa się inaczej w komórkach macierzystych makrospor, a inaczej w komórkach macierzystych pyłku. W komórkach macierzystych makrospor 7 bivalentów ulega prawidłowemu rozdzieleniu na bieguny, a wszystkie uniwalenty gromadzą się na jednym biegunie. Z obu powstających jąder potomnych jedno zawiera tylko 7 chromosomów, drugie zaś 28. Do funkcjonowania okazują się zdolne tylko komórki rozrodcze zawierające 28 chromosomów, 7-chromosomowe ulegają degeneracji. W ten sposób powstająca komórka jajowa ma zawsze 28 chromosomów. Natomiast w mejozach zachodzących w komórkach macierzystych pyłku uniwalenty zostają rozmieszczone na biegunach grą przypadku, dzięki czemu w powstających jądrach liczby chromosomów są różne. Zdolnymi do funkcjonowania są jednak tylko te komórki rozrodcze, które otrzymały 7 chromosomów. Dzięki temu po zapłodnieniu 28-chromosomowej komórki jajowej 7-chromosomowym plemnikiem organizm potomny otrzyma z powrotem 35 chromosomów. Utrzymujące się w typie takie pentaploidalne organizmy są określane jako "zrównoważone pentaploidy".

Innym mechanizmem warunkującym stabilizację form o nieparzystych liczbach chromosomów jest uwstecznienie rozmnażania płciowego i zastąpienie go różnymi typami apomiksji. U roślin rozmnażających się apomiktycznie można często zaobserwować wysoce aneuploidalne liczby chromosomów, które dzięki ominięciu procesu mejozy są przekazywane z pokolenia w pokolenie. Zjawisko to występuje często u traw w rodzaju *Poa* /wiechlina/: *Poa alpina* var. *vivipara* /Skalińska 1951/, *P. nobilis* /Skalińska 1955/, *Poa granitica* /Skalińska 1959/.

W obrębie pewnych rodzajów daje się zaobserwować interesujący związek sposobu rozmnażania ze stopniem ploidalności: prawidłowe rozmnażanie seksualne występuje u gatunków diploidalnych, a różne typy apomiksji u większości poliploidalnych. Opisane związki zostały wykryte między innymi w rodzaju *Hieracium* /jastrzębiec/ i *Taraxacum* /mniszek/. Z drugiej jednak strony znane są rodzaje, w których również wysokie poliploidy wykształcają nasiona na drodze seksualnej, jak np. *Homogyne alpina* /podbiałek alpejski/ $2n = c.70$ /Urbanińska 1956/.

Naturalne mechanizmy poliploidyzacji

W świetle opisanych faktów nasuwa się pytanie, na jakiej drodze w warunkach naturalnych powstają organizmy poliploidalne. Mechanizmy prowadzące do poliploidalności określamy wspólnie jako mutacje genomów. Podwyższenie liczby chromosomów może nastąpić albo na drodze wytwarzania komórek rozrodczych o niezredukowanych liczbach chromosomów, lub też przez podwajanie kompleksów chromosomowych w komórkach somatycznych. W pierwszym przypadku gdy u organizmu diploidalnego wytworzy się komórka jajowa o niezredukowanej liczbie chromosomów i zostanie zapłodniona plemnikiem o również niezredukowanej liczbie chromosomów, w potomstwie powstanie organizm tetraploidalny, gdy zaś taka sama komórka jajowa zostanie zapłodniona plemnikiem o zredukowanej liczbie chromosomów powstanie organizm triploidalny. Czynnikiem sprzyjającymi powstawaniu niezredukowanych komórek rozrodczych są szoki termiczne, a więc gwałtowne obniżenie lub podwyższenie temperatury w czasie mejozy.

Podwajanie kompleksów chromosomowych w komórkach somatycznych zachodzi najczęściej we wczesnych stadiach rozwojowych zarodka. Na tej właśnie drodze powstała jedyna płodna roślina w pierwszym pokoleniu mieszańców *Nicotiana glutinosa* x *N. tabacum*.

Indukowanie poliploidalności jako metoda hodowlana

Po omówieniu istoty poliploidalności i typów poliploidów występujących w warunkach naturalnych, warto poświęcić nieco uwagi praktycznym aspektom tego zagadnienia. Znaczenie gospodarcze poliploidów jest bardzo duże. Gdy przeanalizujemy od strony cytologicznej uprawiane dziś gatunki, przekonamy się, iż większość z nich to organizmy poliploidalne. W wielu podręcznikach i opracowaniach monograficznych podawane są liczne przykłady uprawianych dziś na szeroką skalę poliploidów. Podam tylko niektóre z nich:

somatyczna liczba chromosomów

Ziemniaki / <i>Solanum tuberosum</i> /	48
Kawa / <i>Coffea arabica</i> /	22, 44, 66, 88
Banany / <i>Musa sapientum</i> /	22, 33
Lucerna / <i>Medicago sativa</i> /	32
Owies / <i>Avena sativa</i> /	42
Trzcina cukrowa / <i>Saccharum officinarum</i> /	80
Truskawka / <i>Fragaria grandiflora</i> /	56

Równoległe ze stwierdzeniem poliploidalności wielu roślin uprawnych zauważono, że formy te są często większe i bardziej żywotne niż występujące w przyrodzie ich diploidalne odpowiedniki. Hodowcy zaczęli się więc interesować indukowaniem poliploidalności jako metodą hodowli, lecz przez długi czas metody indukowania poliploidalności opracowane przez genetyków, nie dawały zadowalających wyników w pracach hodowlanych. Jedną z pierwszych metod otrzymywania poliploidów była metoda bliźniaczych zarodków: wśród kiełkujących nasion można niekiedy, choć bardzo rzadko znaleźć bliźniacze zarodki, które dają początek poliploidalnym organizmom.

R a n d o l p h otrzymał podwojenie liczby chromosomów kukurydzy przez działanie wysoką temperaturą na tkankę zarodkową. Ten szok termiczny powodował podwajanie liczb chromosomów w młodych komórkach zarodka.

Inną jeszcze metodę stanowiły bodźce traumatyczne czyli okaleczenia. Przez odcinanie wierzchołków wzrostu rosnących roślin i działanie na pozostałe odcinki łodyg kwasem indolylooctowym pobudzano zranione pędy do wytworzenia tkanki przyrannej tzw. kallusu, którego komórki częstokroć posiadają podwojoną liczbę chromosomów. Z kallusu wybijają pędy, których komórki mają również poliploidalne liczby chromosomów. Jeżeli na ta-

kim pędzie zawiąże się kwiat i zostanie zapylony pyłkiem pochodzącym z analogicznego kwiatu, to powstałe rośliny potomne będą posiadały podwyższoną w stosunku do formy wyjściowej liczbę chromosomów. Opisaną techniką otrzymano poliploidy u tytoniu i pomidorów.

Największe jednak znaczenie osiągnęła metoda kolchicynowania opracowana w latach trzydziestych przez Blake i Leego, Avery'ego oraz Nebel'a. Kolchicina jest alkaloidem znajdującym się w bulwiastych korzeniach i nasionach ziemowita jesiennego /Colchicum autumnale/. Stosuje się ją w postaci roztworów wodnych, glicerynowych, pasty lanolinowej, lub też rozpuszczoną w agarze. Roztworami o słabym stężeniu traktuje się wierzchołki wzrostu lub boczne pąki roślin. Działanie kolchicyny nazywamy antymitotycznym. Polega ono na tym, iż paraliżuje działalność wrzeciona podziałowego i utrudnia podłużny podział chromosomów. Chromosomy w stadium metafazy wykazują duże opóźnienie w dzieleniu się. Chromosomy potomne najdłużej pozostają nierozłączone w miejscach centromeru i wtedy obserwujemy tzw. pary C. Gdy wreszcie chromosomy potomne ulegną rozłączeniu i w centromerach, wówczas wędrówka ich na bieguny jest uniemożliwiona inaktywacją wrzeciona podziałowego. W konsekwencji wszystkie chromosomy zostają włączone do jednego jądra, które w ten sposób podwyższa swój stopień poliploidalności. Często jednakże zdarza się, iż na skutek dodatkowych nieregularności powstałe jądro zwane jądre m r e s t y t u c y j n y m nie ma liczby chromosomów dwukrotnie wyższej od liczby pierwotnej lecz posiada aneuploidalną liczbę chromosomów.

Dla hodowli istotne znaczenie mają organizmy euploidalne. Dla uzyskania takiego materiału musi zostać przeprowadzona selekcja oparta na kryteriach cytologicznych.

Metoda indukowania poliploidów nie zawsze okazuje się skuteczną dla praktyki hodowlanej. Badacze szwedzcy L ö v e /1952/ i L e v a n /1948/ podają szereg wskazówek odnośnie doboru materiału wyjściowego dla indukowania poliploidalności /wg E l l i o t a /1964/:

1. Prawdopodobieństwo wywołania korzystnych zmian przez podwajanie liczb chromosomów jest znacznie większe u roślin o małej, niż u roślin o dużej liczbie chromosomów. Należy bowiem podkreślić, że nie zawsze bujność idzie w parze ze wzrostem poliploidalności. U jednego z gatunków tymotki /Phleum sp./ stwierdzono następujący szereg poliploidalny: $2n = 21, 28, 35, 42, 49, 56, 63, 70, 77, 84, 91$ /od $3x$ do $13x$ /, przy czym optimum wzrostu roślin znajduje się między $2n = 42$, a $2n = 70$ / $6x$ do $10x$ /. Opisany przykład wskazuje na to, iż pewne gatunki osiągają na właściwym sobie szczeblu poliploidalności optymalną zdolność rozwoju, a dalsze podwyższanie liczb chromosomów prowadzi nie do zwiększenia, lecz do spadku bujności roślin.

2. Korzystnej reakcji na podwajanie częścię należy się spodziewać u roślin obcopylnych, niż u samopylnych.

3. Rośliny uprawiane dla ich częścię wegetatywnych dają większe szanse osiągnięcia sukcesów hodowlanych przez podwajanie liczby chromosomów, aniżeli rośliny uprawiane dla nasion. Wiąże się to z jednej strony ze wzrostem bujności częścię wegetatywnych poliploidów, oraz niejednokrotnym spadkiem ich płodności z drugiej strony. Z tych powodów rozwinęła się na szeroką skalę hodowla poliploidalnych roślin kwiatowych, oraz roślin pastewnych. Tetraploidalne cynie osiągają prawie dwukrotnie większe średnice koszyczków kwiatowych niż cynie diploidalne. Korzystną okazała się również hodowla tetraploidalnej koniczyny szwedzkiej, rzepy, szpinaku i rzodkwi.

I n d u k o w a n e t e t r a p l o i d y i t r i p l o i d y

Należy podkreślić, iż w pewnych przypadkach odpowiedni dobór materiału wyjściowego oraz umiejętna i długoletnia selekcja doprowadziły do uzyskania wysokopłodnych poliploidów. Przykład stanowi żyto tetraploidalne. Zostało ono wyhodowane w licznych ośrodkach naukowych zagranicznych, głównie w Stanach Zjednoczonych i Szwecji, jak również w trzech ośrodkach w Polsce: w Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Krakowie, Gorzowie Wielkopolskim i w Bydgoszczy. Żyto tetraploidalne jest wyższe niż diploidalne, oraz posiada większe i cięższe ziarna. Nastęrcza jednak w hodowli licznych trudności, między innymi musi być izolowane od żyta diploidalnego, gdyż w przeciwnym razie przekrzyżowuje się z nim dając niepłodne i bezwartościowe ziarna triploidalne.

Spośród opisanych przez Ł u c z y ń s k ą - H u l e w i c z /1957/ kilkunastu poliploidalnych roślin uprawnych, interesującą z gospodarczego punktu widzenia wydaje się tetraploidalna gryka. Otrzymana została w Związku Radzieckim przez S a c h a r o w a i P i s a r e w a. Przewyższa grykę diploidalną podwyższoną płodnością i większym ciężarem nasion, co w sumie podnosi znacznie plon z hektara: 15 q/ha u odmian diploidalnych, 24,8 q/ha u odmiany tetraploidalnej.

Triploidalność nie zawsze jest wadą wykluczającą triploidalne organizmy z hodowli. U pewnych roślin z rodziny dyniowatych, bananowców, roślin uprawianych dla korzeni /buraki/ lub liści /herbata/ triploidalność okazała się wręcz pożyteczną. Rośliny te są wprawdzie bezpłodne, lecz ich częścię wegetatywne, mające znaczenie gospodarcze, osiągają na szczeblu triploidalnym maximum cech korzystnych.

Od stosunkowo długiego już czasu prowadzi się hodowlę triploidalnych buraków cukrowych. Według pracy P e t o i B o y c e /cyt. wg E l l i o t a 1964/, korzenie triploidalnych buraków cukrowych okazały się lepsze od diploidalnych pod względem plonu cukru, ciężaru korzeni i zdolności zachowania wysokiego procentu cukru w miarę zwiększania masy korzenia. Te zalety są tak cenne gospodarczo, iż obecnie wprowadza się coraz częściej do hodowli triploidy na miejsce diploidów, pomimo, iż otrzymywanie roślin triploidalnych stwarza liczne trudności, głównie ze względu na ich bezpłodność. Z tego względu triploidalne nasiona otrzymuje się każdorazowo przez krzyżowanie form diploidalnych z tetraploidalnymi. Pierwszym etapem pracy nad uzyskaniem triploidów jest wytworzenie form tetraploidalnych jako materiału wyjściowego do krzyżówek z diploidami. Materiał ten otrzymuje się przez kolchicynowanie pędów kwiatowych. M. P i o t r o w i c z /1955/ wykazała, że wyniki krzyżowań były różne w zależności od kierunku krzyżowania. Czyste triploidalne potomstwo otrzymano tylko wówczas gdy jako roślin macierzystych użyto tetraploidów, a pyłek pochodził z roślin diploidalnych. Hodowla triploidalnych buraków cukrowych rozwinęła się na szeroką skalę w Japonii, Europie zachodniej, a także w Polsce, głównie w Górcie Narodowej pod Krakowem.

Allopoliploidy w hodowli

Dokładne badania cytogenetyczne pozwoliły na ustalenie charakteru i genezy licznych spośród uprawianych poliploidów. Okazało się, że wiele z nich stanowią allopoliploidy powstałe przez skrzyżowanie prymitywnych form diploidalnych i podwojenie kompleksów chromosomowych mieszańca.

Według angielskiego badacza P e r c i v a l a /cyt. wg E l l i o t a 1964/ dzisiejsze heksaploidalne pszenice tzw. "Pszenice chlebowe" powstały na drodze skrzyżowania prymitywnego orkisz /*Triticum spelta*/ $2n = 28$ / z którymś z diploidalnych gatunków *Aegilops* /koziniec/ $2n = 14$. W pierwszym pokoleniu mieszańców nastąpiło podwojenie liczby chromosomów, co w efekcie doprowadziło do powstania formy heksaploidalnej $2n = 42$.

H a r l a n d i B e a s l e y niezależnie od siebie zrekonstruowali bawełnę uprawianą tzw. "bawełnę Nowego Świata" przez skrzyżowanie azjatyckiego gatunku *Gossypium arboreum* z amerykańskim *G. thurberi* i przez podwojenie liczby chromosomów w pierwszym pokoleniu mieszańców. Uzyskane na tej drodze syntetyczne allopoliploidy krzyżowały się dobrze z "bawełną Nowego Świata", a potomstwo tych mieszańców było w większości płodne. Analiza cytologiczna wykazała, że w czasie mejozy chromosomy koniugowały w bivalenty.

Podobne pochodzenie ma również uprawiany dziś tytoń *Nicotiana tabacum*. Goodspeed i Clausen, a następnie Greenleaf opisali tytoń uprawny jako formę powstałą przez skrzyżowanie *Nicotiana glauca* z *Nicotiana glauca* z którymś z gatunków z grupy *Tomentosa*.

Otrzymywanie syntetycznych allopoliploidów jest procesem trudnym i długotrwałym niemniej jednak znane są przykłady indukowanych allopoliploidów. Do ciekawszych należy syntetyczny gatunek *Triticale* otrzymany drogą krzyżowania pszenicy (*Triticum*) z żytem (*Secale*). Pierwsze trwałe mieszańce pszenicy i żyta otrzymał niemiecki hodowca Rimpau w 1888 r. W latach późniejszych wielu hodowców otrzymywało różne formy *Triticale* przez krzyżowanie pszenicy z żytem i podwajanie liczby chromosomów w pierwszym pokoleniu mieszańców. Do wspomnianych krzyżówek były używane jako formy mateczne pszenice heksaploidalne ($2n = 42$), tetraploidalne ($2n = 28$), oraz diploidalne ($2n = 14$), a jako forma ojcowska żyto diploidalne ($2n = 14$). Po skrzyżowaniu heksaploidalnej pszenicy z diploidalnym żytem i podwojeniu liczby chromosomów otrzymano formy oktoploidalne zawierające 56 chromosomów jako liczbę somatyczną, natomiast po skrzyżowaniu pszenicy tetraploidalnej z żytem diploidalnym i podwojeniu kompleksów chromosomowych, otrzymano formy heksaploidalne ($2n = 42$). Ciekawym jest fakt, iż nie udało się uzyskać mieszańców po skrzyżowaniu pszenicy diploidalnej z diploidalnym żytem, mimo że w tej kombinacji liczby chromosomów obu komponentów są jednakowe ($2n = 14$).

<i>Triticum vulgare</i>	X	<i>Secale cereale</i>
$2n = 42$		$2n = 14$
	$2n = 28$	
po podwojeniu	F ₁ $2n = 56$	- <u>Triticale oktoploidalne</u>
<i>Triticum durum</i>	X	<i>Secale cereale</i>
$2n = 28$		$2n = 14$
	$2n = 21$	
po podwojeniu	F ₁ $2n = 42$	- <u>Triticale hexaploidalne</u>

Zarówno *Triticale* oktoploidalne jak i hexaploidalne okazuje się cytologicznie nie zupełnie ustabilizowane. Przejawia się to w zakłóceniach mejozy, które prowadzą do powstania aneuploidalnych ziarn pyłku, a tym samym do pojawienia się w potomstwie roślin zróżnicowanych pod względem liczb chromosomów. Rośliny aneuploidalne wykazują słabszą płodność i słabszy wigor niż rośliny euploidalne (Krolow 1962, 1963, Pieritz 1966, Tarkowski 1966). W rolnictwie prowadzi się obecnie wielokierunkowe prace badawcze mające na celu uzyskanie jednolitego

cytologicznie Triticale, które możnaby wprowadzić do produkcji rolnej.

W powyższym artykule przedstawiłam w skrócie najważniejsze zagadnienia związane ze zjawiskiem poliploidalności w świecie roślin: istotę poliploidalności, typy poliploidów, ich rozmieszczenie geograficzne i wymagania ekologiczne oraz sposoby rozmnażania, jak również starałam się wykazać praktyczne znaczenie poliploidalności dla hodowli i najważniejsze metody indukowania sztucznych poliploidów. Przedstawione dane przekraczają znacznie materiał objęty programem nauczania w klasie IV liceum ogólnokształcącego jednakże mogą stać się przydatne zarówno dla nauczycieli jak i uczniów interesujących się bardziej problemami nowoczesnej biologii. Mogą również stanowić lekturę dla kół naukowych i pomoc dla kandydatów przygotowujących się na wyższe studia biologiczne, rolnicze i medyczne.

T a b e l a

T y p y p o l i p l o i d ó w

E u p o l i p l o i d y

organizmy zawierające liczby chromosomów dokładnie wielokrotne w stosunku do liczby podstawowej, charakterystycznej dla danej jednostki systematycznej

A n e u p l o i d y

organizmy, których liczba chromosomów nie jest dokładną wielokrotnością liczby podstawowej

A u t o p o l i p l o i d y

Organizmy posiadające w liczbie wielokrotnej jeden genom.

A l l o p o l i p l o i d y

Organizmy pochodzenia mieszańcowego, zawierające genomy pochodzące od dwóch różnych gatunków

Objaśnienia ważniejszych terminów naukowych

- A p o m i k s j a** - Cykl rozmnażania, w którym zostają ominięte procesy mejozy i zapłodnienia.
- B i o t y p** - Grupa osobników danego gatunku o tym samym wyposażeniu genetycznym.
- C e n t r o m e r** - Punkt przyczepu chromosomu do nici wrzesciona. Odcinek chromosomu odpowiedzialny za jego ruch w kierunku bieguna.
- C e n t r o m e r m e d i a l n y** - Znajdujący się w środkowej części chromosomu, dzieli chromosom na dwa ramiona o równej długości.
- C e n t r o m e r t e r m i n a l n y** - Znajdujący się na końcu chromosomu. Chromosomy z centromerem terminalnym są jednoramienne.
- C y t o t y p** - Grupa osobników w obrębie danego gatunku posiadająca tę samą liczbę morfologicznie identycznych chromosomów.
- E k o l o g i c z n e z r ó ż n i c o w a n i e** - zróżnicowanie uzależnione od warunków siedliska.
- E n d e m i t** - Takson różnej rangi systematycznej /od rodziny do odmiany/ przywiązany ściśle do określonego, mniejszego lub większego terenu, ograniczonego fizjograficznymi granicami.
- F i l o g e n e t y c z n y w i e k g a t u n k u** - Okres od powstania pierwszej postaci danego gatunku, poprzez okres jego różnicowania się /na taksony od gatunku niższe/ aż do dnia dzisiejszego.
- G a t u n e k z b i o r o w y** - Gatunek rozumiany w szerokim znaczeniu. Gatunek zróżnicowany na niższe taksony, które przy wąskim pojmowaniu pojęcia gatunku spełniają wymogi pozwalające podnieść je do rangi osobnych gatunków.
- J ą d r o r e s t y t u c y j n e** - Jądro powstałe w wyniku zahamowanego podziału. W przypadku zahamowanej mitozy posiada podwojoną liczbę chromosomów, zaś w przypadku zahamowanego pierwszego podziału mejotycznego posiada niezredukowaną liczbę chromosomów - równą liczbie chromosomów jądra macierzystego.
- M u t a c j a** - Spontanicznie lub sztucznie wywołana zmiana dziedziczna, nie będąca wynikiem krzyżowania. Może dotyczyć pojedynczego genu /mutacja genu/, struktury chromosomu /mutacja chromosomowa/, lub liczby chromosomów /mutacja poliploidalna = mutacja genomu/.
- S o m a t y c z n a l i c z b a c h r o m o s o m ó w** - Liczba chromosomów występująca w komórkach ciała, rozpatrywanego w przeciwieństwie do komórek rozrodczych.
- T a k s o n** - Każda jednostka systematyczna od typu aż do formy.

LITERATURA

- Arts - Damlar T., 1960, Cytogenetical studies on six *Verbascum* species and their hybrids. *Genetica* 31, 241-328.
- Banach - Pogan E., 1950, Studies in karyological differentiation of *Cardamine pratensis* L. in connection with ecology. *Bull. de l'Acad. Pol. des Sc.* 197-211.
- Czapik R., 1965, Karyotype analysis of *Ornithogalum umbellatum* L. and *O. Gussonei* Ten. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 8, 21-34.
- Darlington G. D., 1956, *Chromosome Botany*. London 1956.
- Elliot F. C., 1961, Hodowla roślin i cytogenetyka, PWRiL Warszawa.
- Gregory W. C., 1941, Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae*. *Trans. Amer. Phil. Soc. New. Ser.* 31, 443-520.
- Hagerup O., 1932, *Über Polyploidie in Beziehung zu Klima Ökologie und Phylogenie*. *Hereditas* 16, 19-40.
- Karpaczko G. D., 1926, Poliploidnyje gibridy *Raphanus sativus* L. *Brassica oleracea* L. *Klassiki Sow. genet.* 1920-1940, s. 461-511, Leningrad 1968.
- Krolow K. D., 1962, Aneuploidie und Fertilität bei amphidiploiden Weizen - Roggen - Bastarden /Triticale/ I. Aneuploidie und Selektion auf Fertilität bei oktoploiden Triticale-Formen. *Zeit. Pfl. Zücht.* 48.
- Krolow K. D., 1963, Aneuploidie und Fertilität bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden /Triticale/ II. Aneuploidie und Fertilitätsuntersuchungen an einer oktoploiden Triticale-Form mit starker Abregulierungstendenz. *Zeit. Pfl. Zücht.* 49, 210-242.
- Löve and Löve 1961, *Chromosome numbers of Central and North-west European plant species*, *Opera Bot.* 5. Lund.
- Lövkvist B., 1956, The *Cardamine pratensis* complex, outlines of its cytogenetics and taxonomy, *Symb. Bot. Upsal.* 14, 1-131.
- Łączyńska - Hulewiczowa T., 1957, Osiągnięcia praktyczne i perspektywy w hodowli sztucznych poliploidów. *Zesz. Probl. Pos. Nauk Rol.* 1, 143-150.
- Małecką J., 1961, Studies in the mode of reproduction of the diploid endemic species *Taraxacum pieninicum* Pawł. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 4, 25-42.
- Meurman O., 1929, *Prunus laurocerasus* L. a species showing high poliploidy, *Journ. Gen.* 21, 85-94.
- Michałski A., 1955, *Studia cytologiczno-morfologiczne nad Phlenum commutatum z Tatr.* *Acta Soc. Bot. Pol.* 24, 181-188.

- M ü n t z i n g A., 1930, Über Chromosomenvermehrung in Galeopsis - Kreuzungen und ihre Phylogenetische Bedeutung Hereditas 14, 153-172.
- N o r d e n s k i Ø l d H., 1951, Cyto-taxonomical studies in the genus Luzula I. Hereditas 37, 325-355.
- P i e r i t z W. J., 1966, Untersuchungen über die Ursachen der Aneuploidie bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden und über die Funktionsfähigkeit ihrer männlichen und weiblichen Gameten. Zeit. Pfl.Zücht. 56, 27-69.
- P i o t r o w i c z M., 1955, Prace wstępne nad produkcją triploidalnych buraków cukrowych /Beta vulgaris L. var. saccharifera/. Acta Soc.Bot.Pol.24, 125-144.
- S a k a i K., 1936, Studies on the Chromosome Number in Alpine plants II Japanese Journ. of Gen. 11, 68-73.
- S k a l i Ń s k a M., 1935, Cytogenetic investigations in an allotetraploid Aquilegia. Bull.de l'Acad.Pol. des Sc. 33-63.
- S k a l i Ń s k a M., 1939, Genetyka. Wyd. Pol. Tow. Eugenicznego, Warszawa.
- S k a l i Ń s k a M., 1946, Poliploidalność w obrębie gatunku zbiorowego Valeriana officinalis L. w związku z ekologią i rozmieszczeniem geograficznym w Wielkiej Brytanii. Acta Soc.Bot.Pol.17 /Suppl./, 39-45.
- S k a l i Ń s k a M., 1951, Cyto-ecological studies in Poa alpina L. var. vivipara. Bull.Acad.Pol. d. Sc., 253-281.
- S k a l i Ń s k a M., 1955, Poa nobilis n. sp. a new viviparous species of the High Tatra. Acta Soc.Bot.Pol. 24, 749-761.
- S k a l i Ń s k a M., 1957, Poliploidalność w świecie roślin, Zesz. Probl.Post. Nauk Rol.1, 7-18.
- S k a l i Ń s k a M., 1958, Pochodzenie gatunków roślinnych w świetle cytogenetyki. Kosmos /Zeszyty problemowe/.
- S k a l i Ń s k a M., 1959, Embryological studies in Poa granitica Br.Bl., an endemic apomictic species of the Carpatian range. Acta Biol.Crac.Ser.Bot.2, 91-111.
- S k a l i Ń s k a M., 1966, Cyto-taxonomical studies in the genus Crocus L. Acta Biol.Crac. Ser.Bot.9, 137-152.
- S k a l i Ń s k a M., C z a p i k R., 1958, Studies in the cytology of the genus Potentilla. Acta Biol.Crac. Ser.Bot.1, 137-149.
- S o k o ł o w s k a - K u l c z y c k a A., 1959, Apomixis in Leontopodium alpinum Cass. Acta Biol.Crac. Ser.Bot.2, 51-63.
- T a r k o w s k i Cz., 1965/1966, Cytogenetyka heksaploidalnego i oktoploidalnego Triticale. Pol. Soc. Sc. Lubl. 5/6, 77-83.

- T a r k o w s k i Gz., 1966, Cytogenetyka, hodowla i wartość rolnicza pszenżyta /Triticale/. Post.Nauk.Rol. 4/100, 35-54.
- T o w n e r J. W., 1961, Cytogenetic studies on the origin of *Tagetes patula*. I.Meiosis and morphology of diploid and allotetraploid *T. erecta* x *T. tenuifolia*. Am.J.Bot.48, 743-751.
- T r e l a - S a w i c k a Z., 1968, Cytological investigation in the genus *Thymus* L. Acta Biol.Grac. Ser.Bot.11, 59-69.
- U r b a ń s k a K., 1956, Studies of reproduction and embryology of *Homogyne alpina* /L./Cass. Acta Bot.Soc.Pol.25, 733-751.
- U r b a ń s k a - W o r y t k i e w i c z K., 1968, A new hybrid of the Alpine flora: *Antennaria carpatica* x *A. dioica*. Ber.Geobot.Inst. ETH 38, 20-27.
- U r b a ń s k a - W o r y t k i e w i c z K., 1968 /in Löve A./, IOPB Chromosome number reports 18, Taxon 17, 422.
- W a l t e r s S. M., 1967, Chromosome numbers of European species of *Potentilla* L. *Grex Aureae* Wolf. Acta F.R.N. Univ.Comen-Botanica 14, 1968, 7-11.

Alicja Sokołowska-Kulczycka

NATURAL AND SYNTHETIC POLIPLIIDS IN THE VEGETABLE WORLD

The article deals with the cytological characteristics of the different types of natural polipliids and with their ecological and geographical differentiation, as well as with the typical mechanisms of their multiplication. The second part of the article has been devoted to synthetic polipliids, to the methods by which they are obtained and to the role performed in present-day breeding by organisms with increased chromosome numbers.

Алиця Соколовська - Кульчицка

ПРИРОДНЫЕ И СИНТЕТИЧЕСКИЕ ПОЛИПЛОИДЫ В МИРЕ РАСТЕНИЙ

В статье дается цитологическая характеристика отдельных типов природных полиплоидов, их экологическая и географическая дифференциация, а также специфические механизмы размножения. Вторая часть статьи посвящена синтетическим полиплоидам, методам их получения, а также роли организмов с повышенным числом хромосом в современном растениеводстве.