

# NATURA POLIPLLOIDÓW

## Nature of polyploids

Marta MIZIANTY

**Summary.** Modern methods of botanical studies allowed to know better nature of polyploids and their significance in plant evolution. The main difference in old and new understanding of polyploidy lies in the interpretation of this phenomenon. At present we ought to treat poliploidy as a process and not as a singular fact of multiplication of chromosomes number. The phenomenon which in connection with the hybridization, reproduction and with the habitat, is the main cause of speciation. In the present paper there are presented some problems dealing with a classification of polyploids on the basis of chromosomes number, as well as with connection of their creation. There is also given a short summarizing information about polyploid complexes, paleopolyploids, neopolyploids, distribution of polyploids and polyploids in *Gramineae*.

**Key words:** polyploidy, polyploids, polyploid complexes, classification, terminology, origin and distribution of polyploids, evolution, grasses

*Dr hab. Marta Miziany, Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, ul. Lubicz 46, 31–512 Kraków*

### WSTĘP

Zastosowanie nowych metod badawczych w botanice takich jak: szczegółowa analiza kariotypu, analiza wzorów prążkowych chromosomów, badanie DNA jądrowego i pozajądrowego (np. w chloroplastach), analiza sekwencji nukleotydów, elektroforeza białek, krzyżowanie somatyczne, hodowle tkankowe, oraz nowe dane palinologiczne i chorologiczne, dostarczyły licznych informacji, dotyczących natury poliploidów, tj. ich ekologii, fizjologii, rozmieszczenia, ich wieku oraz, przede wszystkim, mechanizmów ich powstawania. Poznanie zaś mechanizmów powstania poliploidów pozwoliło na określenie ich roli w ewolucji roślin.

Intensywne przybywanie tych informacji rozpoczęło się od lat 60 naszego wieku. Dowodem na to, że tych danych zgromadziło się bardzo wiele była zwołana już w 1979 r., w Waszyngtonie, Międzynarodowa Konferencja poświęcona poliploidom. Udział w niej brały takie sławy jak: J. Casey, F. Ehrendorfer, P. Goldblat,

R. C. Jackson, W. H. Lewis, A. Müntzing, G. L. Stebbins i inni.

W niniejszym artykule omówię kilka wybranych zagadnień związanych z poliploidami i procesem poliploidyzacji. Podkreślam, że celowo użyłam rozdzielnie tych dwóch terminów: poliploidy i proces poliploidyzacji.

Poliploidy możemy rozpatrywać pod względem:

– liczby chromosomów jaką zawierają (poliploidia to zwiększenie: liczby pojedynczych chromosomów – aneuploidia oraz liczby całych genomów – właściwa poliploidia);

– sposobu w jaki powstały (tu mamy do czynienia z procesem poliploidyzacji, w zależności od tego jak on przebiega, mamy różny jego efekt, czyli różne typy poliploidów);

– czasu w jakim powstały.

### KLASYFIKACJA POLIPLLOIDÓW

Według definicji Jacksona & Casey'a [20] w klasyfikacji poliploidów, w zależności od liczby

chromosomów jaką zawierają, terminem nadrzędnym jest heteropoliploidia.

Heteropoliploidia, wg wyżej wymienionych autorów [20], jest to jakiegokolwiek odstępstwo od „normalnej” liczby chromosomów, bądź to w komórce, bądź to w tkance, bądź to w całym organizmie. Jeżeli dotyczy to komórki lub tkanki to mamy do czynienia z endopoliploidią (np. wielkie jądra ze zwielokrotnioną liczbą chromosomów w dużych komórkach epidermy u *Gramineae* lub *Araceae*, w tkance wodnej sukulentów, w komórkach antypodalnych w woreczku zalążkowym, w komórkach tapetum pylników, np. u *Saponaria*). Niezbyt liczne poliploidalne komórki są często niezauważane wśród diploidalnych komórek tworzących wegetatywną część rośliny.

Znamy też termin kryptopoliploidia. Jest to zwiększenie zawartości DNA w chromosomach, przy niezmienniej liczbie chromosomów.

Przy omawianiu heteropoliploidii, czyli jakiegokolwiek odstępstwa od „normalnej” liczby chromosomów, napotykamy od razu na problem: „co to jest normalna liczba chromosomów?”

Stebbins [36] za poliploidy uważa wszystkie te gatunki, których gamety mają wyższą liczbę od podstawowej. Czyli, wg niego, nie jest poliploidem tylko taka roślina, której  $n = x$  ( $x =$  licz-

ba podstawowa chromosomów, czyli najmniejsza monoploidalna liczba chromosomów danego gatunku;  $n =$  haploidalna liczba chromosomów, czyli liczba chromosomów, jaką zawiera gametofit danego gatunku. U gatunków diploidalnych  $x = n$ , ale u gatunków poliploidalnych  $n$  jest wielokrotnością  $x$ ).

Goldblat [11] za poliploida uważa każdy gatunek, którego  $n$  jest wyższe od 9 lub 10, Grant [13] natomiast, gatunek którego  $n$  jest wyższe od 13.

Mianem heteropoliploidów wg Jacksona i Casey'a [20] mogą być nazwane następujące kategorie: monoploidy, diploidy, poliploidy, polihaploidy, aneuploidy, holaneuploidy i meroaneuploidy. Definicje tych kategorii są zawarte w Tabeli 1.

Wśród *Angiospermeae* najniższą znaną liczbę chromosomów ma *Haplopappus gracilis*:  $2n = 4$ , a jedną z najwyższych *Poa litorosa*, której  $2n = \text{ca. } 266$ , *Voanioala gerardii* o  $2n = \text{ca. } 596$ , czy *Sedum suaveolens* z  $2n = \text{ca. } 640$  [21]. We florach pewnych obszarów poliploidy są rzadsze, a w innych częstsze. W pewnych grupach roślin (rodzinach, rodzajach) poliploidy są rzadkie, w innych częste. Löve [24] podaje, że u *Pteridophyta* jest 90% poliploidów, u *Monocotyledoneae* 50%, u *Dicotyledonae* 30%.

Tabela 1. Podział heteropoliploidów.

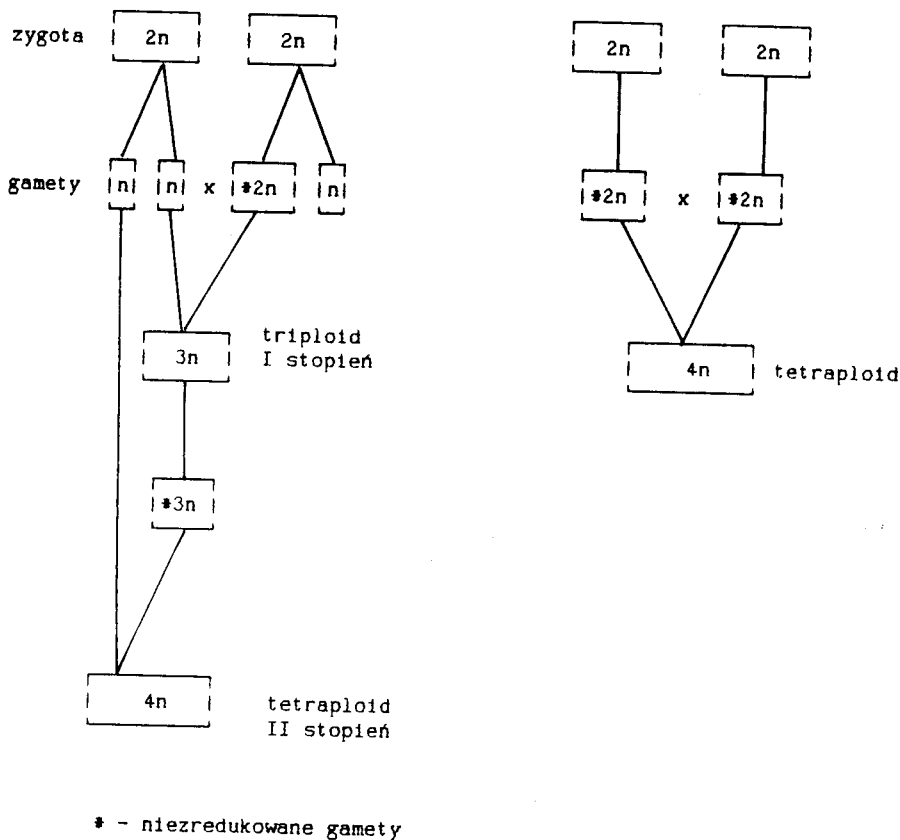
Table 1. Classification of heteropolyploids.

|              |   |   |
|--------------|---|---|
| monoploidy   | - | zawierają 1 genom   |
| diploidy     | - | zawierają 2 genomy  |
| poliploidy   | - | zawierają 3 lub więcej genomów, odpowiadają euploidom, takiego terminu jednak Jackson i Casey (1980) nie wymieniają.  |
| polihaploidy | - | zawierają zmniejszoną liczbę całych genomów na skutek partenogenezy (komórka jajowa po podziale redukcyjnym daje potomstwo bez zapłodnienia, czyli o zredukowanej liczbie chromosomów). np. <i>Bromus inermis</i> . Polyhaploidia jest na ogół zjawiskiem b. rzadkim  |
| aneuploidy*  | - | zawierają zwiększoną lub zmniejszoną liczbę chromosomów o mniej niż jeden genom. Aneuploidy powstają w wyniku mejotycznych nieregularności. A te nieregularności powstają na skutek tego, że chromosomy nie są homologiczne i nie rozchodzą się regularnie do komórek potomnych. Przyczyną tego są mutacje chromosomowe (inwersje, translokacje). Takie przypadki znane są u <i>Clarkia</i> |

\* Jackson (1971) uważa, że termin aneuploidy jest nieprecyzyjny i proponuje zmodyfikowane terminy:

holaneuploidy – zwiększenie lub zmniejszenie liczby całych chromosomów

meroaneuploidy – zwiększenie lub zmniejszenie części chromosomów.



Ryc. 1. Powstawanie tetraploidów: a. dwustopniowe przez niezredukowane gamety żeńskie, b. jednostopniowe przez niezredukowane gamety żeńskie i męskie.

Fig. 1. Origin of tetraploids: a. two-level, through non-reduced female gametes, b. one-level through non-reduced female and male gametes.

**POWSTAWANIE POLIPLIROIDÓW**

Według wcześniej panującej koncepcji podwojenie liczby genomów, czy też chromosomów, odbywało się na drodze spontanicznej mutacji, która zachodzi w zycie na skutek zadziałania jakiegoś czynnika (obniżona temperatura lub jej znaczne wahania, pewne związki chemiczne).

Zostało jednak udowodnione, że podwojenie liczb chromosomów zygoty, czy też w apikalnym merystemie, który dalej produkowałby poliploidalną chimerę zdarza się rzadko. Czyli tetraploidy nie powstają przez spontaniczne podwojenie chromosomów diploida.

Poliploidy wg obecnie panującego poglądu powstają przez połączenie się niezredukowanej

gamety żeńskiej ze zredukowaną gametą męską. Proces ten jest dwustopniowy i jest ściśle powiązany z krzyżowaniem (Ryc. 1a).

I stopień – po połączeniu się gamety o haploidalnej liczbie chromosomów z gametą o niezredukowanej (diploidalnej) liczbie chromosomów tworzy się triploid.

II stopień – przez krzyżówkę wsteczną niezredukowanej (triploidalnej) gamety triploida z typową haploidalną gametą diploida powstaje tetraploid.

Niezredukowane gamety powstają w populacjach spontanicznie. Najczęściej powstają niezredukowane gamety żeńskie. Ale sporadycznie może powstać również niezredukowana gameta męska. Wówczas tetraploid powstanie w wy-

ku połączenia dwóch niezredukowanych gamet: męskiej i żeńskiej (Ryc.1b). Ale to zachodzi bardzo rzadko.

Jeszcze rzadszy przypadek powstania poliploida to zapłodnienie komórki jajowej przez dwa plemniki, co może być skutkiem polispermii.

Jeśli już wiemy jak powstają poliploidy to możemy przytoczyć ich definicje, uwzględniając ten aspekt.

Pierwotnie [22] poliploidy zostały podzielone na: autopoliploidy (mają zwielokrotniony ten sam genom) i allopoliploidy (mają zwielokrotniony genom mieszańca pomiędzy dwoma gatunkami). Wg tej definicji w autopoliploidach wszystkie chromosomy są zawsze homologiczne, natomiast allopoliploidy posiadają dwa lub więcej różnych genomów, które w stosunku do siebie nie są homologiczne.

Wg definicji Stebbinsa [33] można wyróżnić 4 typy poliploidów: autopoliploidy (mają zwielokrotniony ten sam genom np. AAAA), allopoliploidy genomowe (posiadające dwa lub więcej różnych genomów np. AABB), allopoliploidy segmentalne (pośrednie pomiędzy auto- i allopoliploidami- część chromosomów jest homologiczna, a część niehomologiczna; powstają najczęściej na skutek skrzyżowania się ras lub odmian tego samego gatunku) oraz autoallopoliploidy (istniejące tylko na poziomie heksaploidalnym lub wyższym, posiadają cechy zarówno auto- i allopoliploidów, zawierają genomy różnych gatunków np. AAAABB).

Lewis [23] w zależności od tego z jakich roślin pochodzą gamety biorące udział w powstaniu poliploidów, podał następujące ich kategorie:

- allopoliploidy tworzą się wtedy, gdy gamety biorące udział w ich powstaniu pochodzą od osobników należących do dwóch różnych gatunków. Jest to zaakceptowana definicja Kihary i Ono [22], którą podali w badaniach nad *Rumex*;
- autopoliploidy homozygotyczne (*Anthoxanthum odoratum*, *Zea mays*), powstają wtedy, gdy gamety biorące udział w ich powstaniu pochodzą od jednego osobnika, np. zapylenie w obrębie tego samego kwiatu, albo zapylenie sąsiedzkie pomiędzy różnymi kwiatami tej samej rośliny;

- autopoliploidy heterozygotyczne (*Thalictrum alpinum*), tworzące się wtedy, gdy gamety biorące udział w powstaniu poliploida pochodzą od różnych osobników, ale należących do tego samego gatunku; mogą to być przedstawiciele dwóch różnych ras, albo dwóch podgatunków.

Czy jest to więc allopoliploid, czy autopoliploid heterozygotyczny zależy to od ujęcia systematycznego osobników rodzicielskich. Czy będą one potraktowane jako oddzielne gatunki, ekotypy, czy populacje. Powstałe w wyniku ich skrzyżowania poliploidy mają wspólną cechę: pochodzą mianowicie od dwóch różnych osobników, a więc są heterozygotyczne. Wiadomo, że bardziej heterozygotyczne będą te poliploidy, w których powstaniu brały udział gamety pochodzące od okazów bardziej różniących się genetycznie. Na przykład poliploid powstały ze skrzyżowania się osobników należących do dwóch różnych ekotypów, będzie bardziej heterozygotyczny od poliploida powstałego ze skrzyżowania się osobników, należących do tego samego ekotypu.

W przyrodzie poliploidy są rozpowszechnione i są to w większości poliploidy heterozygotyczne. Znamy jednak przykłady autopoliploidów homozygotycznych: *Oryza sativa*, *Secale cereale*, *Lycopersicon esculentum*, *Asparagus officinalis*, *Galax aphylla*, *Biscutella laevigata*.

#### OD CZEGO ZALEŻY SUKCES POLIPLOIDA?

Na sukces poliploida wpływają różne czynniki, które ogólnie możemy podzielić na zewnętrzne (środowisko) i wewnętrzne (płodność, sposób rozmnażania itp.).

Nowo powstały tetraploid tylko wtedy odniesie sukces, jeśli w danym środowisku będzie „lepszy” od swoich diploidalnych rodziców.

W środowisku, gdzie jest ustabilizowana równowaga pomiędzy istniejącymi diploidami a tym środowiskiem, nowopowstałe poliploidy przegrywają w konkurencji z diploidami, które są dobrze przystosowane do istniejących warunków. Choć należy wspomnieć, że istnieją takie przypadki, gdzie diploidy i tetraploidy rosną razem (*Galax aphylla*  $2n = 12$  i  $2n = 28$ ).

Poliploidy mogą stać się konkurencyjnymi wtedy, gdy zostanie zaburzona równowaga środowiska lub jeśli środowisko to zostanie zmienione. Ale musi to być poliploid heterozygotyczny, czyli zawierający bardziej różnorodny materiał genetyczny niż każdy indywidualny diploid. Właśnie dzięki tej heterozygotyczności poliploidy mają większe szanse przeżycia niż diploidy. Heteropoliploidy często w takich zmienionych warunkach są bardziej ekspansywne od diploidów i mogą znaleźć dla siebie odpowiednią niszę ekologiczną. Jak już wcześniej wspominałam, znaczenie ewolucyjne mają tylko poliploidy heterozygotyczne, ponieważ autopoliploidy homozygotyczne to tylko zwielokrotniony ten sam genom. Jeśli więc środowisko się zmieni, to autopoliploidy homozygotyczne nie mają większych szans niż diploidy, gdyż zawierają ten sam materiał genetyczny. Ponadto u autopoliploidów zmienia się natura genetycznej segregacji. Przebiega ona w taki sposób, że w pokoleniu F<sub>2</sub> jest proporcjonalnie więcej form pośrednich niż rodzicielskich. Tak więc zakres zmienności autopoloida jest mniejszy niż diploida z którego powstał.

Ponieważ autopoliploidy homozygotyczne tworzą liczne multiwalenty, mogą na skutek tego mieć obniżoną płodność. Dlatego najczęściej autotetraploidy przechodzą w stan heterozygotyczny na drodze diploidyzacji. Do diploidyzacji prowadzi perycentryczna inwersja (podczas której chromosom metacentryczny staje się akrocentryczny), czy też fuzja Robertsona (wówczas dwa chromosomy akrocentryczne zlewają się i powstaje jeden chromosom metacentryczny). W wyniku takiej diploidyzacji autotetraploidy zachowują się jak heterozygotyczne diploidy.

Sukces poliploida zależy od jego płodności. Jak wiadomo w procesie powstawania poliploidów, ważną rolę odgrywa krzyżowanie. Powstały w jego wyniku mieszańce może być bardziej lub mniej płodny. Jego płodność zależy od tego jak bliskie było pokrewieństwo osobników rodzicielskich. Jeżeli były blisko spokrewnione to mieszańce jest płodny, natomiast jeśli były odległe genetycznie to mieszańce jest niepłodny. Dopiero podwojenie liczby chromosomów mie-

szkańca prowadzi do jego płodności. Chromosomy są wtedy homologiczne i mejoza przebiega prawidłowo, a zapłodniona roślina może wytwarzać nasiona.

Poliploidy mogą również wytwarzać nasiona bez zapłodnienia w procesie agamospermii (szczególny rodzaj apomiksji). Natomiast przeżycie poliploida nie wytwarzającego nasion umożliwia rozmnażanie wegetatywne.

To czy roślina jest jednoroczna czy wieloletnia jest następnym czynnikiem wewnętrznym, od którego zależy przetrwanie poliploida w danym siedlisku. W przypadku zakłóceń w produkcji nasion, poliploid rośliny wieloletniej ma większą szansę na przeżycie niż rośliny jednorocznej, która nie wytwarzając nasion, uległaby natychmiast wyeliminowaniu. Dlatego poliploidy częściej są reprezentowane przez rośliny wieloletnie. Fakt, że poliploidy są najczęściej roślinami wieloletnimi można również tłumaczyć inaczej. Zaobserwowano bowiem następującą relację: jeśli diploid był jednoroczny to powstający z niego poliploid staje się rośliną wieloletnią. Może to wynikać z tego, że poliploidy mają powolniejszy rozwój. W przypadku gdy poliploid jest rośliną jednoroczną, to jest to najczęściej roślina samopylna (*Galeopsis*, *Escholtzia*), w odróżnieniu od najczęściej obcopolnych poliploidów wieloletnich.

Jeżeli nowopowstały poliploid jest płodny, to koniecznym warunkiem do jego stabilizacji jest zahamowanie przepływu genów od i do niego, przez wytworzenie barier izolacyjnych. Przepływ genów mogą hamować zarówno czynniki wewnętrzne jak i zewnętrzne. Efektywność tych barier jest różnaita, dlatego też stopień izolacji poliploidów może być różny.

Reasumując: główna różnica w starym i nowym podejściu do poliploidalności polega na samym sposobie interpretowania tego zjawiska. Obecnie poliploidalność należy traktować jako proces, a nie jako pojedynczy fakt zwielokrotnienia liczby chromosomów. Proces, który w powiązaniu z krzyżowaniem i rozmnażaniem oraz, oczywiście, w powiązaniu z siedliskiem jest głównym motorem specjacji, czyli powstawania gatunków [14].

### KOMPLEKSY POLIPLOIDALNE

Diploidy i poliploidy należące do jednego rodzaju, tworzą kompleks poliploidalny. Kompleks poliploidalny przechodzi kolejne fazy rozwojowe, od najmłodszej do najstarszej.

1. Najmłodsza: poliploidy występują razem z diploidami. Diploidy znajdują się w centrum rozmieszczenia poliploidów, np. *Aegilops* [36].
2. Poliploidy występują razem z diploidami ale diploidy mają niewielki zasięg i znajdują się w peryferycznym obszarze rozmieszczenia poliploidów i mogą niekiedy stawać się endemitami, np. *Dactylis* [28].
3. Prawie wszystkie diploidy są wymarłe. Poliploidy zachowują się jak diploidy w młodszych kompleksach poliploidalnych. Powstają nowe cykle poliploidalności, bazujące na krzyżowaniu się i podwajaniu liczby chromosomów poliploidów, np. *Bromus*, sekcje: *Bromus*, *Ceratochloa* i *Neobromus* [35].
4. Najstarsza: ostatecznie powstaje jeden gatunek z bardzo wysoką liczbą chromosomów. Jest to końcowe stadium kompleksu poliploidalnego. Takim reliktowym poliploidem jest *Sequoia sempervirens* (*Taxodiaceae*) o  $2n = 66$ , jedno z najwyższych drzew świata, rosnące w Kalifornii, czy *Brasenia schreberi* (*Nymphaeaceae*) o  $2n = 80$ , rozpowszechniona na półkuli północnej.

Poliploidy mogą ulegać wtórnej modyfikacji przez hybrydyzację, wtórną poliploidyzację, mutację chromosomową, genetyczną rekombinację, chromosomową segregację i introgresję, czyli w ten sam sposób w jaki ulegają modyfikacji diploidy.

### NEOPOLIPLOIDY – POLIPLOIDY POWSTAJĄCE WSPÓLCZEŚNIE

Obecnie obserwujemy powstawanie nowych allopoliploidalnych gatunków.

1. Klasyczny przykład to *Spartina anglica*, trawa zasiedlająca obecnie brzegi morskie w zachodniej Europie. Rodzima dla tych terenów była *S. maritima* (*S. stricta*) o  $2n = 60$ . Z początkiem XIX w. została zawleczona do Anglii północnoamerykańska *S. alterniflora*

o  $2n = 62$ . W 1892 r. została zaobserwowana po raz pierwszy w Anglii *S. anglica* ( $2n = 120, 124$ ), jako poliploidalny mieszaniec *S. maritima* x *S. alterniflora*. *S. anglica* powstała przez podwojenie chromosomów *S. x townsendii* (sterylnego mieszańca F<sub>1</sub> pomiędzy *S. maritima* i *S. alterniflora*). W 1900 r. *S. anglica* stała się stałym składnikiem flory południowej Anglii, a w 1906 r. przekracza Kanał la Manche i jest stałym składnikiem flory Francji. Obecnie w Anglii ukazują się dużo prac z okazji (jak to Anglicy nazywają) „100-lecia urodzin *Spartina anglica*” [30]. *S. anglica* jest trawą bardzo żywotną i w odróżnieniu od form rodzicielskich zasiedla nie tylko słone łąki, ale też nagi szlam od strony morza. Obecnie *S. anglica* rośnie w Ameryce Północnej, Australii i Nowej Zelandii.

2. W Ameryce Północnej rosną obecnie dwa tetraploidalne gatunki *Tragopogon*. Powstały one ze skrzyżowania się trzech diploidalnych, euroazjatyckich gatunków tego rodzaju, które w Ameryce występują od roku 1910 r. W Eurazji pomiędzy tymi diploidalnymi gatunkami powstają jedynie sterylne mieszańce. Natomiast w Ameryce Północnej te diploidy stały się gatunkami rodzicielskimi dla zaobserwowanych w 1949 r. *T. mirus* (*T. dubius* x *T. porrifolius*) i dla *T. miscellus* (*T. dubius* x *T. pratensis*).
3. W poliploidalnym kompleksie kserofitycznej *Cruciata taurica* ( $2x, 4x, 6x, 8x$ ) z Bliższego Wschodu, wszystkie poliploidy są neopoliploidami. Są one bardzo dobrze przystosowane do kolonizowania nowych terenów [3].
4. Inny przykład neopoliploida to tetra- i heksaploidalna *Knautia dipsacifolia* z gór europejskich [3]. Powstała ona ze skrzyżowania się dwóch diploidalnych gatunków: *K. drymeia* i *K. longifolia*. W powstaniu *K. dipsacifolia* można wyróżnić dwie fazy: najpierw powstanie tetraploida a następnie heksaploida. Heksaploidy zajęły miejsca po ustąpieniu ostatniego lodowca i są położone wewnątrz obszaru rozmieszczenia tetraploidów.
5. Szereg prac: Favarger [5–9], Favarger i Scherbatoff [10] oraz Contandriopoulos [1]

przedstawia wyniki badań liczb chromosomów, a szczególnie występowania poliploidów w takich rodzajach jak: *Cerastium*, *Arenaria*, *Sempervivum* z gór europejskich oraz z obszaru śródziemnomorskiego. Otrzymane wyniki badań są pomocne w ustaleniu historii tych rodzajów oraz w ustaleniu związków filogenetycznych i ewolucyjnych w nich zachodzących.

Wszystkie omawiane powyżej przykłady ilustrują rolę poliploidów (neopoliploidów) w powstawaniu nowych gatunków, czyli w ewolucji.

Cechy charakterystyczne dla neopoliploidów:

- ich gatunki rodzicielskie żyją,
- tworzą dużo ekotypów, niektóre z nich mogą być roślinami pionierskimi,
- rosną zwykle w strefie umiarkowanej,
- ich liczba podstawowa  $x$  jest niska.

#### PALEOPOLIPLIDY

Paleopoliploidy to wynik ewolucji kompleksu poliploidalnego, który swoje przemiany rozpoczął bardzo dawno.

Obecnie jest dużo dowodów na to, że wszystkie rodzaje i rodziny, które mają liczbę podstawową  $x = 12$  lub wyższą, są pochodzenia poliploidalnego i pochodzą od grup o niższej liczbie chromosomów. Często nawet rośliny o  $x = 10$  lub 11, również są uznawane za poliploidy.

Ale są też koncepcje odwrotne, np. Raven [29] uważa, że wśród *Gramineae* wyższe liczby podstawowe ( $x = 10$  i 12) są bardziej pierwotne, a niższe ( $x = 5, 6$  i 7) powstały z nich przez aneuploidalną redukcję. Wydaje się to jednak mało prawdopodobne, ponieważ nie ma u traw stopni przejściowych o  $x = 8$ , a  $x = 9$  występuje sporadycznie, np. w rodzaju *Melica*.

Paleopoliploidami jest większość współczesnych gatunków należących do *Magnoliaceae*, *Winteraceae*, *Lauraceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Ericaceae*, *Oleaceae*, *Salicaceae*, a szczególnie przedstawiciele takich rodzajów jak: *Platanus*, *Alnus*, *Populus*, *Juglans*, *Fraxinus*, z zielnych zaś takie rodzaje jak: *Helianthus*, *Rudbeckia*, *Adenocaulon*. Według badań Man-

ton [27] wszystkie *Pteridophyta* to paleopoliploidy.

Cechy charakterystyczne paleopoliploidów:

- ich gatunki rodzicielskie wymarły,
- są one ustabilizowane, nie zmieniły się od milionów lat,
- rosną w zbiorowiskach klimaksowych,
- mają konserwatywne cechy morfologiczne; nie należy mówić, że ich cechy są prymitywne, bo powstały z innych zapewne bardziej prymitywnych, ale już nie żyjących przodków; te ich cechy należałoby raczej nazwać archaicznymi,
- mają wysoką liczbę podstawową.

#### FAZY POWSTAWANIA POLIPLIDÓW

1. Powstawanie poliploidów na skutek skrzyżowania się diploidalnych gatunków, lub różnych ras tego samego diploidalnego gatunku.
  2. Ustabilizowane się poliploida w pionierskim siedlisku.
  3. Geograficzna i ekologiczna ekspansja poliploida poprzez mutacje, rekombinacje, hybrydyzacje i introgresję, oraz włączanie innych diploidów do poliploidów.
  4. Wyparcie diploidów.
  5. Wymarcie starych diploidów i poliploidów na skutek zmian klimatycznych, jak też i z powodu konkurencji nowych diploidów i poliploidów.
- Rozpoczęcie się procesu powstawania neopoliploidów, czyli:
6. Specjacja na poziomie poliploidalnym.

#### WYSTĘPOWANIE POLIPLIDÓW

Ponieważ jest tak dużo danych odnośnie występowania poliploidów, starano się znaleźć jakieś zależności w ich rozmieszczeniu.

1. Pierwotnie zakładano, że klimat jest czynnikiem decydującym o ich rozmieszczeniu. Zakładano, że poliploidy mają większą odporność na niekorzystne warunki.

- przyjęto, że poliploidy są bardziej odporne na zimno. W związku z tym zakładano wzrost ilości poliploidów w terenach arkty-

cznych i alpejskich [25, 40]. Klasycznym przykładem są poliploidalne spektra od Sahary, poprzez Europę do Grenlandii, które wykazują wzrost liczby poliploidów od 37.8% do 85.9% [12, 31].

- Hagerup [15, 16] zakładał, że więcej poliploidów jest na terenach suchych.

Tą hipotezę o większej odporności poliploidów obalono jednak całkowicie. Jednymi z jej głównych krytyków byli Stebbins [34] oraz Favarger [4], którzy twierdzili, że porównywanie całych flor pod względem udziału poliploidów jest metodycznie złe. Należy porównywać blisko ze sobą spokrewnione grupy roślin, aby ujawnić jakieś zależności w występowaniu i rozmieszczeniu poliploidów. Obok przykładów zgodnych z tą hipotezą (*Galium verum*: na północy tetraploidy, na południu diploidy) są także sytuacje całkiem odwrotne. To znaczy, że diploidy zajmują mniej sprzyjające siedliska niż tetraploidy. *Anthoxanthum alpinum*,  $2n = 10$ , rośnie w warunkach mniej sprzyjających, (Arktika, góry Europy), niż tetraploid *A. odoratum*,  $2n = 20$ , powstały ze skrzyżowania *A. alpinum* i *A. ovatum* (niż europejski), czy *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*  $2n = 24$ , (góry, Arktika) i *V. uliginosum* subsp. *uliginosum*  $2n = 48$ , (niż europejski, azjatycki).

Stebbins [38] zauważa, że więcej poliploidów w Arktyce i w terenach alpejskich jest na tych obszarach, gdzie w plejstocenie zalegał lodowiec. Po ustąpieniu lodowca były to więc tereny otwarte, na które wkraczały poliploidy.

2. Manton [26], badaczka brytyjska, w badaniach nad rozmieszczeniem *Biscutella* (*Cruciferae*) pierwsza wskazała na duże zdolności kolonizacyjne poliploidów. Badała aktualne rozmieszczenie *Biscutella laevigata* w Alpach. Stwierdziła występowanie diploidów na terenach nie zajętych przez lodowiec i tetraploidów na obszarach objętych zlodowaceniem.

Zwolennikami hipotezy, że poliploidy mają większe zdolności kolonizacyjne są Stebbins [37], Darlington [2] i Ehrendorfer [3].

Odnosnie występowania poliploidów Stebbins [38] lansuje tzw. hipotezę „wtórnego kontaktu”, tzn. hybrydyzacji diploidów pierwotnie odizolowanych. W czasie pliocenu i na począt-

ku plejstocenu, czyli 5 – 7 mln lat temu, wtedy kiedy klimat się oziębiał, diploidy z północy przesuwały się na południe, a na południu z wyższych położeń górskich do niższych. Zaczęła wtedy zachodzić hybrydyzacja pomiędzy wcześniej izolowanymi taksonami, czyli doszło do wtórnego ich kontaktu.

Całkiem odmienne stanowisko odnośnie powstania arktycznych poliploidów prezentuje Sokolovskaya [32]. Zakłada ona, że poliploidalne rasy powstały w górach (Alpy, Kaukaz, Centralna Azja, Altaj) i po wycofaniu się lodowca migrowały one na północ, zajmując nowe obszary.

Jeszcze inną hipotezę przedstawia Hultén [17, 18]. Według niego gatunki rodzicielskie dla współczesnej flory okres zlodowacenia przetrwały w refugiach, znajdujących się na obszarach wschodniej Syberii i północnej Alaski. W epoce polodowcowej odbywały się ich migracje na wschód i na zachód od tych ostoi.

Badania nad rozmieszczeniem poliploidów stale wymagają uzupełnień.

3. Grupą roślin, gdzie występuje szczególnie dużo poliploidów są *Gramineae*. Mają one najwyższy udział poliploidów spośród wszystkich *Angiospermae* (80–90%). We wszystkich rodzajach *Gramineae* występują poliploidy. Najmniej poliploidów wśród *Gramineae* występuje w rodzaju *Melica*. Tam większość gatunków to diploidy.

#### POLIPLOIDY WŚRÓD GRAMINEAE

Stebbins [39] starał się wytłumaczyć dlaczego poliploidy są tak liczne w *Gramineae*. Geograficzne rozmieszczenie poliploidów traw jest bardzo różne. Rosną one w różnych strefach klimatycznych i w różnych siedliskach. Takie występowanie poliploidów zmusza do odrzucenia hipotezy, że poliploidy są bardziej odporne na zimno czy na suszę.

W przypadku traw pozostaje więc aktualna tylko hipoteza o dużej zdolności poliploidów do kolonizowania nowych siedlisk.

Stebbins na przykładzie traw starał się wytłumaczyć, że tylko poliploidy heterozygotyczne odnoszą sukces. W tym celu przytacza swój eksperyment, rozpoczęty w 1949 r. i trwający 39



lat. Jest to eksperyment ze sztucznie indukowanym autotetraploidem *Erharta erecta* (wieloletnia, samopylna trawa południowoafrykańska), przeniesionym do Kalifornii. W długoletnim doświadczeniu Stebbinsa autotetraploidy tej trawy zginęły, ponieważ nie miały korzystniejszej (innej) kombinacji genów niż diploidy, z których powstały. Były one tylko zwielokrotnieniem kombinacji diploidalnego genomu.

W rodzaju *Erharta* nie doszło do krzyżowania, ponieważ jest to roślina samopylna (czyli nie doszło do heterozygotyczności). Braku sukcesu tetraploidów tej trawy nie można również tłumaczyć niską płodnością nasion. Płodność ich była wyższa niż 80% i w ciągu pierwszych lat doświadczenia wiele nasion znajdowano obok roślin macierzystych.

Stąd wniosek, że do ewolucyjnego sukcesu traw musiały przyczynić się poliploidy heterozygotyczne. Z wcześniej przedstawionych danych wiemy, że warunkiem powstania poliploidów heterozygotycznych jest hybrydyzacja, a hybrydyzacji sprzyja z kolei zmiana siedliska. Trawy na przestrzeni dziejów wielokrotnie zmieniały swoje siedlisko, co sprzyjało hybrydyzacji, w której wyniku powstawały poliploidy heterozygotyczne.

Jak wiemy z danych paleobotanicznych pierwsze trawy powstały pod koniec kredy lub na początku trzeciorzędu, na skraju tropikalnych lasów, następnie zajęły sawanny, a dopiero w środku lub przy końcu trzeciorzędu w strefie umiarkowanej powstały łąki, których dominującym składnikiem są trawy. W czasie epoki lodowcowej trawy również wielokrotnie zmieniały swoje środowisko. Po zakończeniu epoki lodowcowej trawy występują w zbiorowiskach wytworzonych przez człowieka. Tak częsta zmiana środowisk na przestrzeni dziejów, stworzyła dobrą okazję do krzyżowania się diploidów i do wygrania przez nowopowstałe poliploidy konkurencji z diploidami, które nie były dobrze przystosowane do nowych warunków, w których się znalazły. Dlatego też trawy są doskonałym materiałem do badań ewolucyjnych oraz do badań przeprowadzanych w celu poznania natury poliploidów.

## LITERATURA

- [1] CONTANDRIOPOULOS J., FAVARGER C. 1983. Sur quelques espèces de Turquie du genre *Arenaria* L. (étude cytotaxonomique). *Candollea* **38**: 733–743.
- [2] DARLINGTON C. D. 1973. Chromosome botany and origins of cultivated plants. 3rd edition. Allen and Unwin, London.
- [3] EHRENDORFER F. 1980. Polyploidy and distribution. W: W. H. LEWIS (red.), *Polyploidy, Biological Relevance*. Plenum Press, New York and London, ss. 45–60.
- [4] FAVARGER C. 1957. Sur le pourcentage des polyplodes dans la flore de l'étage nival des Alpes Suisses. *Compt. Rend. 8th Congr. Int. Bot.* (Paris) **9–10**: 51–58.
- [5] FAVARGER C. 1972. Sur quelques *Arenaria* d'Europe et d'Asie occidentale. *Bot. Not.* **125**: 465–476.
- [6] FAVARGER C. 1972. Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. II. Le groupe du *Cerastium tomentosum* L. *Saussurea* **3**: 65–71.
- [7] FAVARGER C. 1974. Données caryosystématiques concernant la flore des pays Méditerranéens. Conclusions et suggestions pour l'avenir. *Colloques Internationaux du C. N. R. S.* **235**: 239–244.
- [8] FAVARGER C. 1975. Cytotaxonomie et histoire de la flore orophile des Alpes et de quelques autres massifs montagneux d'Europe. *Lejunia, Nouv. ser.* **77**: 1–45.
- [9] FAVARGER C. 1976. Nouveau nombre chromosomique „de base” pour le genre *Cerastium* L. et phénomènes endomitotiques chez *Cerastium Dominici* Favarger. *Bull. Soc. neuchateloise Sc. nat.* **99**: 87–92.
- [10] FAVARGER C., SCHERBATOFF M. 1973. Sur une espèce intéressante des Alpes austro-occidentales: *Sempervivum calcareum* Jordan. *Candollea* **28**: 219–235.
- [11] GOLDBLAT P. 1980. Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. W: W. H. LEWIS (red.), *Polyploidy, Biological Relevance*. Plenum Press, New York and London, ss. 219–239.
- [12] GOTTSCHALK W. 1976. Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. Stuttgart, G. Fischer.
- [13] GRANT V. 1963. The origin of adaptations. Columbia Univ. Press, New York.
- [14] GRANT V. 1985. The evolutionary process. A critical review of evolutionary theory. Columbia Univ. Press, New York.
- [15] HAGERUP O. 1928. Morphological and cytological studies of *Bicornes*. *Dansk. Bot. Ark.* **6**: 1–26.
- [16] HAGERUP O. 1932. Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas* **16**: 19–40.
- [17] HULTÉN E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. Bokförlägs Aktiebolaget Thule, Stockholm.
- [18] HULTÉN E. 1968. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford Univ. Press, Stanford.
- [19] JACKSON R. C. 1971. The karyotype in systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2**: 327–368.
- [20] JACKSON R. C., CASEY J. 1980. Cytogenetics of polyploids. W: W. LEWIS (red.), *Polyploidy, Biological Re-*

- levance, Plenum Press, New York and London, ss. 17–44.
- [21] JOHNSON M. A., KENTON A. Y., BENNETT M. D., BRENDHAM P. E. 1989. *Voanioala gerardii* has the highest known chromosome number in the monocotyledons. *Genome* **32**: 328–333.
- [22] KIHARA H., ONO T. 1926. Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-arten. *Zeitschr. Zellf. Mikrosk. Anat.* **4**: 475–481
- [23] LEWIS W. 1980. Polyploidy in species populations. W: W. LEWIS (red.), *Polyploidy, Biological Relevance*. Plenum Press, New York and London, ss. 103–144.
- [24] LÖVE A. 1964. The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon* **13**(2): 33–45.
- [25] LÖVE A., LÖVE D. 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta Biol., Sér. A. Special Vol. R. B. Goldschmidt*, ss. 273–352.
- [26] MANTON I. 1934. The problem of *Biscutella laevigata* L. *Z. Abstammung Vererbung* **67**: 41–57.
- [27] MANTON I. 1950. Problems of cytology and evolution in *Pteridophyta*. Cambridge Univ. Press, London.
- [28] MIZIANTY M. 1990. Biosystematic studies on *Dactylis* L. 1. Review of the previous studies. 1.2. Cytology, genetics, experimental studies, and evolution. *Acta Soc. Bot. Pol.* **59**(1–4): 105–118.
- [29] RAVEN P. H. 1975 [1976]. The bases of angiosperm phylogeny: cytology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **62**: 724–764.
- [30] RAYBOULD A. F. 1991. The evolution of *Spartina anglica* C. E. Hubbard (*Gramineae*): genetic variation and status of the parental species in Great Britain. *Biol. J. Linn. Soc.* **44**: 369–380.
- [31] REESE G. 1966. Apropos: Alter einer Flora. *Ber. Deutsche Bot. Ges.* **79**: 177–181.
- [32] SOKOLOVSKAYA A. P. 1963. Geographic distribution of polyploid species of plants (Investigations on the flora of the Kamchatka Peninsula). *Vest. Leningr. Univ.* **15**: 38–62.
- [33] STEBBINS G. L. 1947. Types of polyploids: their classification and significance. *Advanc. Genet.* **1**: 403–429.
- [34] STEBBINS G. L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York.
- [35] STEBBINS G. L. 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family. *Amer. J. Bot.* **43**: 890–905.
- [36] STEBBINS G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. E. Arnold, London.
- [37] STEBBINS G. L. 1972. The evolution of the grass family W: V. B. YOUNGER, C. B. MCKELL (red.), *The biology and utilization of grasses*. Academic Press Inc., New York, London, ss. 1–17.
- [38] STEBBINS G. L. 1984. Polyploidy and the distribution of the arctic–alpine flora: new evidence and a new approach. *Bot. Helvet.* **94**(1): 1–13.
- [39] STEBBINS G. L. 1985. Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **72**(4): 824–832.
- [40] TISCHLER G. 1934. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig–Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb. Syst.* **67**: 1–36.