

1. W. BAEHR (Warszawa). — Cytologiczne podstawy zjawisk dziedziczności.

We wstępie referent daje ogólną charakterystykę dziedziczności. Przez dziedziczenie pojmuje się przeniesienie cech rodzicielskich na potomstwo. Jedynym łącznikiem między rodzicami a dziećmi są komórki płciowe; wszystko, co przechodzi z jednego pokolenia do następnego, może być przeniesione tylko za pośrednictwem tych elementów. Mechanizmu dziedziczności należy więc szukać w strukturze, w rozwoju i w funkcjach komórek płciowych, metoda zaś studjowania tego mechanizmu powinna polegać na zestawianiu i porównywaniu właściwości morfologicznych konstytucji tych komórek z odpowiednimi specjalnymi przejawami dziedziczenia — innymi słowy, powinna się opierać na współpracy cytologii z genetyką. W trzy lata

po powtórnem odkryciu praw Mendla, t. j. w 1903 r., Sutton i Boveri, niezależnie jeden od drugiego, dali nam ściśle sprecyzowane wytlómaczenie cytologiczne zjawisk mendelizmu. Autorzy ci wykazali, że w rozłączaniu się konjugantów chromosomalnych w mitozie redukcyjnej należy widzieć mechanizm segregacji cech podczas gametogenezy, czyli pierwsze główne prawo Mendla. Natomiast zupełnie przypadkowa repartycja chromosomów ojcowskich i matczynych na jądra potomne podczas tej mitozy przedstawia materialny wyraz drugiego prawa Mendla, mianowicie niezależność kombinacji cech, o ile geny tych cech są zlokalizowane nie w tych samych chromosomach. Mendlowanie jest naturalną konsekwencją specyficznych właściwości mechanizmu chromosomalnego. Cechy mendlują, ponieważ chromosomy, które zawierają geny tych cech, mendlują.

Przez to ważne odkrycie został nawiązany ścisły kontakt pomiędzy genetyką a cytologią i od tej chwili datuje się wspaniały rozkwit obu tych nauk. Powstały one niezależnie jedna od drugiej, ale na drodze do swego postępu coraz bardziej się zbliżały i dziś wzajemna ich łączność, wzajemna kontrola i wzajemna pomoc stały się wprost niezbędnymi do rozstrzygnięcia wszystkich najbardziej aktualnych problemów biologji. Badania komórki ustaliły pewne fakty podstawowe, ściśle związane z zagadnieniami dziedziczności. Najnowsze zaś poszukiwania genetyczne wykazały, że pod pewnym względem mogą one być nawet uważane za bardziej subtelne i bardziej dokładne narzędzie do analizy materialnych składników komórki płciowej, niż bezpośrednie obserwacje cytologiczne nad tym obiektem.

Najbardziej owocne i doniosłe w swych skutkach wyniki dała współpraca cytologii z genetyką w dziedzinie, tyczącej się problemu determinacji płci i dziedziczenia związanych z płcią cech.

Referent przypomina w krótkich słowach rolę chromosomów płciowych w determinacji płci, wykazaną przez Wilsona i Miss Stevens dla owadów z dwupłciowym sposobem rozmnażania się (pluskwiki, chrząszcze) i przez referenta i Morgana dla form z partenogenetycznymi pokoleniami (*Aphidae*, *Phylloxera*). Poza tem referent podkreśla, że w dziedzinie chromosomów płciowych znajduje się dalszy, bardzo ważny materiał dowodowy na korzyść chromosomalnej teorii dziedziczności, mianowicie zjawiska dziedziczenia cech z płcią złączonych („*sex linked heredity*“). Liczba chromosomów jest mniejsza, niż liczba cech mendlujących. Z czego wynika, że, o ile rzeczywiście geny, uzależniające występowanie tych cech, są zlokalizowane w chromosomach, każdy chromosom musi być

nosicielem wielu takich genów. Badania Morgana nad muchą *Drosophila*, które strzeszcza referent, wykazały, że tak jest w rzeczywistości, przyczem chromosomy płciowe, tak zw. X-chromosomy, zawierają w sobie nietylko geny, wyznaczające płeć, ale są też nosicielami czynników, warunkujących cechy, które, chociaż nie mają nic wspólnego z płciowością, oddziedziczają się jednak zależnie od płci („*criss-cross*“ dziedziczenie).

Fakty przytoczone, wykazujące przyczynową łączność pomiędzy mendlowskim rozszczepieniem cech a redukcyjnym podziałem chromosomów i ustalające decydującą rolę specjalnych chromosomów płciowych w determinacji płci i w zjawiskach dziedziczenia cech, z płcią sprzężonych, są to główne podstawy, na których przed 20-u laty została ugruntowana teoria chromosomalna dziedziczności.

W dobie obecnej współpraca cytologii z genetyką jeszcze się bardziej zacieśniła i dała cały szereg nowych, wspaniałych dowodów, uzupełniających i pogłębiających teorię chromosomalną.

Referent ubolewa, że brak czasu nie pozwala mu na obszernie zobrazowanie całego bogatego dorobku tych lat ostatnich i że musi ograniczyć się tylko do kilku ciekawszych przykładów, przyczem dla łatwiejszej orjentacji dzieli dowody, stwierdzające słuszność teorii chromosomalnej dziedziczenia, na dwie grupy.

Do pierwszej grupy należą te dowody, z których na podstawie danych cytologicznych przepowiedziano wyniki i rodzaj dziedziczenia, a następnie słuszność tych przewidywań została genetycznie stwierdzona. Referent zatrzymuje się tu dłużej nad zjawiskami „haploidalnego rozszczepienia“ wogóle i w szczególności analizuje to zjawisko u wyższych zwierząt, u których, mianowicie u pewnych ich form (*Rotatoria*, *Hymenoptera*), samice są diploidalne i produkują jaja haploidalne, dające po zapłodnieniu znowu samice diploidalne, natomiast samce powstają z jaj niezapłodnionych i wykazują w komórkach swego ciała zespół haploidalny chromosomów. Takie samce-haplonty nie są niczem innym, jak tylko dalej posuniętymi w rozwoju gametami czyli, jak trafnie wyraża się Hartmann, „personifikowanymi gametami“. O ile matka jest heterozygotą, możemy na tych właśnie męskich osobnikach obserwować bezpośrednio repartycję i kombinacje czynników dziedzicznych, o ile zaś matka jest homozygotą, potomstwo męskie musi reprezentować czysty typ matroklinalny, niezależnie od tego z jakim samcem została matka skrzyżowana.

Prace genetyczne Newella nad krzyżówkami *Apis ligustica* z *A. carnica* i P. W. i A. R. Whitingów nad *Habrobracon brevicornis* i *H. juglandis* w zupełności potwierdzają te przewidywania teoretyczne.

Z innych przykładów haploidalnego rozszczepienia u owadów, zdaniem referenta, zasługują na specjalne wyróżnienie stosunki u *Phasmidae*. Już przed dwudziestu kilku laty, badając oogenezę partenogenetycznych jaj *Bacillus rossii*, udało się referentowi stwierdzić, że u tej formy, pomimo telitoksji, jaja wydzielają dwa ciała kierunkowe, przyczem podczas I profazy dojrzewania występują typowe stadja mitozy redukcyjnej (leptonema, pachynema) i chromosomy w postaci tetrad układają się w płycie ekwatorjalnej I wrzeciona kierunkowego. Liczba chromosomów (ale nie ich walencja) w płycie mitoz dojrzewania jest taka sama, jak w jądrach pierwszych blastomerów, późniejszy zaś rozwój odbywa się z diploidalną ilością chromosomów, widocznie, wskutek odpowiedniej autoregulacji.

Cytologiczne dane o oogenezie u *Bacillus rossii* doczekały się stosunkowo niedawno świetnego potwierdzenia genetycznego, które zawdzięczamy Fryerowi. Przeprowadził on hodowlane doświadczenia nad pokrewną formą *Clitumnus*. Forma ta, jak też niektóre inne, posiada właściwość rozmnażania się nietylko obupłciowo, ale też, w braku samców, dzieworodnie. Fryera zainteresowała kwestja, jak wygląda potomstwo, zrodzone dzieworodnie przez matkę-hybrida. W tym celu Fryer skrzyżował dwie odmiany *Clitumnus* i, otrzymawszy pokolenie hybridów F_1 , odseparował młodą samicę, która po osiągnięciu dojrzałości płciowej dała dzieworodnie potomstwo samic, wykazujących mendlowskie rozszczepienie cech. Ponieważ owady te zwykle rozmnażają się sposobem dwupłciowym, należy więc przyjąć, że jaja niepokrytej samicy przeszły podział redukcyjny i temu właśnie podziałowi należy przypisać rozłączenie partnerów pary allelomorficznej, co odpowiada też w zupełności stosunkom cytologicznym partenogenetycznej oogenezy u *Bacillus rossii*. Wytworzenie stanu diploidalnego, w jakim muszą być komórki dzieworodnie powstałych samic, osiąga się tu widocznie drogą autonomicznego zdwojenia haploidalnego garnituru chromosomów. Podobne stosunki, jak u *Phasmidae* były też obserwowane w najnowszych czasach przez Naboursa u konika polnego *Apotettix eurycephala* i mogą być cytologicznie interpretowane w ten sam sposób, na co też wskazuje notatka Robertsona.

Z drugiej jednak strony, jak wiemy, istnieją formy, które również rozmnażają się jak drogą dwupłciową, tak też i partenogenetyczną, ale w których podczas oogenezy jaj dzieworodnych do chromosomalnej redukcji nie dochodzi (partenogeneza diploidalna). Zawdzięczając dwupłciowemu i partenogenetycznemu sposobowi rozmnażania się, możemy u tych form drogą krzyżowania otrzymać hybrydy i następnie badać zachowanie się ich potomstwa w dziewo-

rodnych pokoleniach, przyczem równolegle z niedochodzeniem do skutku redukcyjnej mitozy należy oczekiwać i braku rozszczepienia cech.

Doświadczenia A g a r a nad plesznicami (*Daphnia obtusa* i *D. pulex*) były wykonane właśnie w celu sprawdzenia tej dedukcji. Otrzymane bastardy rozmnażały się u A g a r a partenogenetycznie w przeciągu 10 pokoleń i nie wykazywały zupełnie segregacji cech.

W dziedzinie świata roślinnego podobne wyniki otrzymał już przedtem O s t e n f e l d, badając apogamię u bastardów pewnych gatunków *Hieracium*. Rośliny pokolenia F_1 , powstałe przez skrzyżowanie dwóch odmiennych gatunków, dają apogamiczne jednolite potomstwo, wykazujące te same cechy, co ich matka-bastard.

Na tym przykładzie kończy referent pierwszą grupę dowodów, stwierdzających słusność teorii chromosomalnej i podkreśla, że wyniki krzyżowań form, u których można było przeprowadzić analizę cech w fazie haploidalnej, wykazały znakomicie, że wszelkie przewidywania teoretyczne, jakie tylko można było zrobić na gruncie chromosomalnej teorii dziedziczności, rzeczywiście sprawdzały się. Teza czystości gamet, teza swobodnej rekombinacji genów—te dwa główne walory mendelizmu — znalazły tu nowe trwałe oparcie, zyskały nową moc trwałą.

Następnie referent przechodzi do drugiej grupy argumentów, udowadniających teorię chromosomalną dziedziczności. Tutaj, naodwrot, nienormalne wyniki genetyczne pozwoliły wnioskować o pewnych określonych zaburzeniach w chromosomalnym mechanizmie, następnie ściśle badania cytologiczne rzeczywiście wykazały przewidziane anomalje w aparacie jądrowym. W szeregu dowodów referent wysuwa tu na pierwszy plan prace B r i d g e s a nad zjawiskiem „non-disjunction“ u *Drosophila* i analizuje szczegółowo te dane genetyczne i te rozważania teoretyczne, które naprowadziły B r i d g e s a na myśl, że nieoczekiwane pojawienie się w hodowli t. zw. wyjątkowych pierwotnych extra-samców i extra-samic jest wywołane brakiem rozłączenia („non-disjunction“) płciowych X-chromosomów podczas mitozy redukcyjnej i że te bezpłodne extra-samce muszą posiadać konstytucję XO, a płodne extra-samice XXY. Słusność hipotetycznych wniosków B r i d g e s a została potwierdzona w dwojaki sposób. Po pierwsze badania cytologiczne wykazały, że rzeczywiście extra-samice i extra-samce posiadają taką konstytucję chromosomalną, jaką im przepowiedział B r i d g e s. Powtórnie, krzyżowanie extra-samicy z normalnym dzikim samcem dało takie wyniki genetyczne, jakie można było oczekiwać tylko przyjmując dla danej samicy konstytucję XXY,

W związku z temi wynikami *Bridgesa* referent rozpatruje również bardzo ciekawą modyfikację „*criss-cross*“ dziedziczenia u *Drosophila*, zanalizowaną przez panią *L. Morgan* i polegającą na stałym sprzężeniu obu X-chromosomów i wytworzeniu w ten sposób elementu bivalentnego, który przenosi się od jednej samicy do drugiej z pokolenia na pokolenie.

Zkolei prelegent omawia również wysoce doniosłe wyniki prac *Sterna* nad właściwościami i zachowaniem się chromosomów płciowych X i Y u *Drosophila*. W tym wypadku poraz pierwszy zostało stwierdzone, że ustalone teoretycznie, na podstawie danych genetycznych, miejsce („*locus*“) dla danego genu, nie jest bynajmniej tylko wyrazem pewnego stosunku tego genu do innych genów, ale przedstawia sobą prawdziwą stereometryczną rzeczywistość. Innemi słowy, *Sterna* dowiódł, że określone czynniki dziedziczne są zlokalizowane w ściśle określonych częściach ściśle określonego chromosomu płciowego.

Co się zaś tyczy autosomów u *Drosophila*, to badania *Bridgesa* nad formami haplo—IV (osobniki, posiadające w swym diploidalnym aparacie chromosomalnym tylko jeden mały autosom) i triplo—IV (osobniki z 3 małymi autosomami) przyniosły nowy dowód cytologiczny, że przypisywane małemu autosomowi, na podstawie poprzedniej analizy, genetycznej czynniki dziedziczne rzeczywiście są w nim zlokalizowane.

W związku z tym przykładem triploidalności w stosunku do jednego chromosomu referent porusza fakt istnienia u *Drosophila* osobników triploidalnych, posiadających każdy chromosom w liczbie potrójnej. W tych warunkach oczywiście cechy, których dziedziczność się bada muszą się inaczej zachowywać niż zwykle. Wnioski apriorystyczne co do zmian w dziedziczeniu cech, postawione przez badacza tych zjawisk *Bridgesa*, zostały też rzeczywiście udowodnione i to nie tylko co do chromosomów płciowych — IV pary, ale też i dla chromosomów II i III pary, tak że obecnie w stosunku do wszystkich chromosomów u *Drosophila* jest już ustalone, że odpowiednie geny są *de facto* umieszczone właśnie w tych chromosomach, w których przypuszczano na podstawie danych genetycznych, że się tam znajdują.

W końcu swego przemówienia referent zwraca uwagę, że pomimo wielkiego paralelizmu, jaki istnieje pomiędzy wynikami badań cytologicznych, a rezultatami doświadczeń genetycznych podczas opracowywania pewnych zagadnień dziedziczności okazuje się, że genetyka nieraz wyprzedza cytologję. Należy to rozumieć w ten sposób, że interpretacja wyników doświadczalnych w wielu wypadkach dała już pojęcie konkretne o podstawie cytologicznej obserwowanych zjawisk, natomiast brak tu jeszcze bezpośredniego potwierdzenia cytologicznego. Uwaga ta stosuje się przedewszystkiem do zjawisk wymiany czynników dziedzicznych („*crossing-over*“) i wypadania genów („*deficiency*“).

Co do pierwszego zjawiska, to jak obrazy chiasmotypji w pracach Janssensa, Chodata i in. tak i opisy Seilera i Haniela rozpadania się chromosomów na oddzielne odcinki, które podczas podziału redukcyjnego zachowują się jako samodzielne chromosomy, nie zadawalniają referenta. Co do drugiego zjawiska, wypadania genów, to usiłowania cytologów wyszukania odpowiedniego dowodu morfologicznego w postaci skróconych chromosomów pozostają wciąż bez wyników. Wykrycie w ostatnich czasach przez Paintera w aparacie jądrowym myszy braku pewnej części jednego z chromosomów i łączenie tego braku z wypadnięciem określonych genów jest faktem nieco odosobnionym i wymaga potwierdzenia.

Zjawisk poliploidalności u roślin i zagadnienia genów cytoplazmatycznych referent prawie zupełnie nie porusza, ponieważ stosownie do wzajemnego porozumienia się omówienie tych kwestyj przypadło w udziale koreferentce prof. p. Marji Skalińskiej.