

BIOLOGJA LEKARSKA

WYDAWANA POD KIERUNKIEM DR. S. OTOLSKIEGO

Rok IX. — Nr. 7

Wrzesień 1930

ZAGADNIENIE PRZENOSZENIA CECH DZIEDZICZNYCH I ICH PODSTAWY MORFOLOGICZNE.

podał

Prof. Dr. MAKS ARON

Profesor Uniwersytetu w Strassburgu.

Przed niewielu jeszcze laty pojęcie dziedziczności było otoczone nimbem tajemniczości. Szybki postęp w dziedzinie nauk biologicznych, wydzielił naukę o dziedziczności w jednostkę autonomiczną, genetyczną, posiadającą obecnie dużą liczbę specjalistów, a która w rozwoju swoim doszła do tego stopnia, że musiała być podzielona na poszczególne wtórne rozgałęzienia. Nauka ta posiada swe odrębne pisma, swe towarzystwa naukowe, swe kongresy. Korzenie tej nauki sięgają do źródeł opoki biologicznej, podczas gdy gałęzie rozrastają się we wszystkich kierunkach i u szczytu mieszają się z odgałęzieniami filozofji i socjologii. Botanicy oraz hodowcy stale czerpią, lub też wzbogacają ją swemi doświadczeniami. Wreszcie medycyna znajduje w tej nauce źródło wiadomości, nie mogąc, niestety, odwzajemnić się uzupełnieniem jej. Przypuszczamy, że krótki przegląd obecnego stanu wiadomości o przenoszeniu cech dziedzicznych, będzie ciekawil czytelnika, którego interesują nauki biologiczne, a zwłaszcza lekarza-praktyka.

Zanim przystąpimy do właściwego przedmiotu, wyszczególnimy kilku uczonych, którzy przyczynili się do rozwoju i ustalenia tej pięknej, ciekawej i pożytecznej nauki. We Francji pracowali w tym kierunku Cuénot, Guyénot, Rabaud, Blaringhem; w Belgji—Brachet; w Niemczech—Correns, Goldschmidt, Hoecker, Baur, Lang;

w Ameryce — *Morgan* i jego szkoła: *Bateson*, *Castle*, *Blakeslee*.

W pracy niniejszej rozpatrzmy kolejno podstawy, które kierują badaniami przenoszenia cech dziedzicznych, prawa stąd wpływające, teorie Mendel'a i wreszcie spostrzeżenia nowoczesnych cytologów, które służą za poważną podstawę do poprzedniej teorii. Wreszcie podkreślimy wartość tych wiadomości dla lekarza praktyka¹⁾.

ZASADY PRZENOSZENIA CECH DZIEDZICZNYCH.

MUTACJE I ODMIANY.

MUTACJONIZM I EWOLUCJA.

Przed kilkudziesięciu laty o dziedziczności wiedziano zaledwie tyle, że jest ona „siłą tajemniczą“, dzięki której cechy rodziców są dziedziczone przez ich dzieci. Zarówno uczeni, jak i laicy zdawna wiedzieli, że pewna odmiana istot żyjących może dać początek istotom tylko tego samego gatunku; długi czas zagadnienie to nie wywoływało zapytania: czemu i jak. Nie dlatego, żeby nie interesowało ono świata uczonych, żeby nie wyczuwano możliwości rozwiązania go, lub też nie umiano zagadnieniu temu nadać właściwego kierunku, bowiem ciekawość tych spraw przenikała nawet do poetów, czego dowodem zdanie *Montaigne'a*, który pisał „co za dziwny potwór jest ta kropla nasienia, z której my powstajemy, a która nosi w sobie wpływy nie tylko kształtów cielesnych, lecz również myśli i skłonności naszych ojców? Gdzież w tej kropelce mieszczą się te tysiące kształtów? Jak przenoszą one te podobieństwa, z których wynika, że prawnuk jest podobny do swego pradziada, siostrzeniec do swojego wuja? Temu kto mnie to wyjaśni, uwierzę i w inne cuda: zastrze-

¹⁾ W ciągu niniejszej pracy będziemy korzystali w dużej mierze z pracy nad dziedzicznością, podanej w wydaniu oddzielnem, zatytułowanej: *Vie et Reproduction* (Masson et Cie, 1929). Praca ta opiera się na ciekawym materiale i wywodach, zamieszczonych w pracy *Guyénot'a*: *L'Hérédité*. O. Doin.

gam się jednak, że nie chcę, aby wytłumaczenie to było trudniejsze i bardziej zawiłe niż samo zagadnienie" ¹⁾.

Montaigne nie otrzymał żądanego wyjaśnienia i trzeba było wielu wieków na to, aby umysł ludzki doszedł do możliwości stworzenia doktryny, „trudniejszej i bardziej zawiłej niż samo zagadnienie“, lecz zrozumiałej i opartej na spostrzeżeniach i doświadczeniach.

Zdawna wiadomo, że zwierzęta hodowlane, w ciągu swego kolejnego rozwoju mogą nagle wykazywać cechy dotychczas nieznanne, np. nawroty do cech związanych ze stanem dzikości. Wyjątki te mogą być punktem wyjścia dla twierdzeń podstawowych. Lecz do tej pory uważano je za „atawizm“ i nie przypuszczano, że przedstawiają one przypadki odrębne całości zagadnień, które rzuciły światło na sprawę przenoszenia cech dziedzicznych.

Główną zasługę w tej mierze należy przypisać odkryciom, dokonanyom przez botaników. W drugiej połowie ubiegłego stulecia niektórzy botanicy zauważyli, że pojawienie się cechy do tej pory niespostrzegalnej lub też wystąpienie albo zmiana nagła dawnej cechy, mogą nadać oznakę specjalną jednemu z potomków. Zmianom tym nadano nazwę *mutacji*.

Pierwsze te wiadomości były podstawą dla badań, prowadzących do dalszego rozwoju pojęć. Pozostawało zagadnienie czy mutacja podlega pewnemu określönemu mechanizmowi oraz wyjaśnienie tego mechanizmu. Botanik francuski Naudin pierwszy przewidział sposób doświadczalny rozwiązania tego zagadnienia. Krzyżując między sobą różne gatunki roślin (jak *Datura loevis* i *Datura stramonium*) zauważył, że pierwsze potomstwo, powstałe z tego połączenia, posiada cechy pośrednie obu rodziców: składa się z jednostek mieszanych (*hybrydy*). Uczony ten poszedł w swych doświadczeniach dalej: krzyżował on między sobą mieszańców pierwszych pokoleń. Uczony ten zauważył rzecz niezmiernie ciekawą: mianowicie, że między jednostkami drugiego pokolenia znajdują się osobniki, które posiadają cechy swych przodków, dla jasności powiedzmy — swych dziadków. Odkrycie to wskazało na sposób doświadczalnego odtwarzania

¹⁾ Essais 11,37, str. 197 (wyd. E. Garnier, 1925, t. III).

mutacji, a równocześnie dało możność zbadania i wyjaśnienia spostrzeganych zjawisk.

W badaniach i doświadczeniach N a u d i n'a wyjaśnienie zasługuje na pewne zastrzeżenia, gdyż botanicy krzyżują rośliny różnych gatunków, w których cechy je rozróżniające są liczne, w następstwie czego stany pośrednie są niezmiernie trudne do stwierdzenia i utożsamienia.

Zasługę uporządkowania pojęć poprzedników należy przypisać mnichowi austrijackiemu M e n d e l'owi, który w roku 1865 uzupełnił dotychczasowe wiadomości nowymi doświadczeniami i opierając się na wynikach własnych doświadczeń, stworzył teorię, wyjaśniającą mechanizm mutacji.

Od tego czasu powstało nowe pojęcie i nowe zapatrywanie na zagadnienie dziedziczności. Stwierdzono, że jeżeli badać przez czas dłuższy i dłuższymi okresami czasu, potomstwo pewnego gatunku, to poszczególni potomkowie będą się różnili jeden od drugiego cechami wyraźnymi, które nie zamazując linii wytycznej i cech ogólnych danego gatunku, nadają mu pewne znamiona określone, przyczem cechy te nie zlewają się. W ciągu jednego potomstwa można spostrzegać zlanie się tych cech w stanach mieszanych (état hybride); jednak zlanie to jest tylko przejściowe. Cechy zlane zachowują swoją pierwotną czystość i mogą ją wykazać w następным potomstwie. Kolejnych przejść z jednego stanu do drugiego nie spostrzega się, jedynie tylko stany przeciwne, których zasada pozostaje niewzruszoną.

W świetle tych nowych pojęć i pod nowym kątem widzenia, poczęto rozpatrywać pojęcia i fakty dawne. Wiadomo powszechnie, że w jakimkolwiek „środowisku”, składającym się z jednostek danego gatunku, niezależnie do tego, czy będą to zwierzęta czy też rośliny, pojedyncze „jednostki” nie zawsze są podobne do siebie. Jedna jednostka może różnić się od drugiej ilościowo, np. większym wzrostem lub też jakościowo, np. barwą. Jeżeli uda się wybrać z pośród tej społeczności dwie jednostki stojące, wskutek swoistych cech, na dwóch przeciwnych sobie krańcach, to bez dużych trudności można między temi jednostkami znaleźć ciągłą serję stanów pośrednich. Jeżeli na przykład będziemy śledzili, aby zachować ciągłość pojęcia, wielkość swoistą w „środowisku” roślinnym, jak np. wielkość ziaren grochu, to

bez trudności przekonamy się, że w tem „środowisku“ ziarnka grochu są różnej wielkości i że pomiędzy ziarnkiem największym i ziarnkiem najmniejszym znajduje się szereg wielkości pośrednich. Dane te naprowadzają na pojęcie, że pomiędzy wszystkimi jednostkami tej samej społeczności jest stosunek stałej z m i e n n o ś c i, czyli innymi słowy, że określona cecha (w naszym przypadku wielkość) może ulegać, w ciągu następujących po sobie pokoleń, odchyleniom więcej lub mniej zasadniczym.

Doświadczenie przeczy jednak powyższym wywodom. Albo dane środowisko tworzy gatunek jednolity i w tym przypadku niezależnie od tego, czy skrzyżuje się rośliny o dużem ziarnie, czy też rośliny o małym ziarnie, potomstwo wykaże tę samą zmienność, jaką spostrzegano u ich przodków i zmienność ta jest cechą charakterystyczną tej rasy. Albo też, badana społeczność składa się z kilku odmian, z których jedne wytwarzają małe ziarna, inne — ziarna duże; w tym przypadku, jeżeli dla wyprodukowania dużych ziaren lub też ziaren małych będziemy selekcjonować potomstwo, to wykaże ono gamę zmienności, swoistą dla danego gatunku, co w wyniku doprowadzi do obalenia pojęcia o ciągłej zmienności.

Zmienność, jaką daje się stwierdzić w jakiegokolwiek społeczności nie odpowiada zmienności ciągłej o przejściach stopniowych i kolejnych. Zależy ona od zmieszania ras pierwotnych, z których każda posiada w swej dziedziczności pewną drabinę i stopniowanie zmienności: jeżeli będziemy brali pod uwagę, na przykład, wielkość organizmu, to przekonamy się, że wielkość jednostek największych z rasy małych jest zbliżona do wielkości jednostek najmniejszych z rasy dużej. Cechy podstawowe każdej rasy ulegają również odchyleniom i przemianom w potomstwach kolejnych.

Jedynie tylko badania doświadczalne potrafią wykazać skład danego gatunku oraz ustalić wchodzące w ten skład podgatunki. Na tej tylko drodze można dojść do rozróżniania wewnątrz całości jednolitej, uznawanej dawniej za taką, a nieraz bardzo dużą liczbę autentycznych gatunków lub też gatunków pojedynczych, które ze swej strony pozostawiają w spadku formy stałe. *C u e n o t* podaje, że lineuszowy gatunek *Dabra verna* był rozłożony przez

A. J o r d a n'a na przeszło dwieście form, posiadających każda „drobne gatunki” lub „gatunki pojedyncze”, które zostały wydzielone i nazwane *jordanonami*. Społeczność składająca się z wielu jordanonów, skrzyżowanych między sobą, jest gatunkiem kolektywnym lub *linneonem*. W samym linneonie, jordanony odpowiadają różnym postaciom mutacji.

Tutaj należy zaznaczyć, że pojęcia te są bardzo oddalone od podstawowych pojęć o zmienności ciągłej i że nowe pojęcia w sposób stanowczy przeciwstawiają się dawnym teorjom rozwoju. Większość biologów zna treść tych teorii i dlatego rozpatrzmy je pobieżnie. Doktryna Darwina opierała się na pojęciu doboru „naturalnego”, występującego między różnymi typami, słabo różniącemi się tak, że jednostki lepiej uposażone i silniejsze zwyciężały, a cechy, które przyczyniły się do tego zwycięstwa z czasem stopniowo utrwały się. Wiadomo, że ewolucjonizm L a m a r k'a opierał się na retuszu pewnych cech pod wpływem czynników zewnętrznych, który był przenoszony do następnych potomstw i w ten sposób różnice te zostały utrwalane. W każdym bądź razie, aby przyjąć podobne przypuszczenie, należy zgodzić się uprzednio na uznanie za pewnik zmienności, która stwarza możliwość przenoszenia jednej formy do drugiej, przystosowania się pewnych cech, dziedziczności zmian, jakim uległ protoplasta. Nowe pojęcia mutacjonizmu, który przypuszcza jednolitość i ciągłość gatunków podstawowych, nie mogą pogodzić się z dawnymi pojęciami.

Tego samego rodzaju przeciwności i także konflikty występują w dziedzinie embriologii porównawczej. Powszechne jest przypuszczenie, że rozwój embriologiczny różnych gatunków zwierzęcych posiada rażące podobieństwa, pomimo, że późniejszy rozwój podobieństwa te osłabia lub znosi zupełnie. Pewnik, że: „ontogeneza odtwarza w streszczeniu poszczególne okresy filogenezy” jest usprawiedliwiony przez liczne spostrzeżenia z tej dziedziny. Dla ewolucjonistów poszczególne okresy są objawami zmienności, która potrosze wycisnęła typom anatomicznym stałe zmiany i odsunęła je od form źródłowych. Mutacjonizm jednak wprowadził do pojęć tych pewne zamieszanie, głosząc, że podobieństwa we wczesnych okresach rozwoju wykazują wpływ poprzez liczne rasy procedur, o jednakowych środkach ewolucyj-

nych przystosowań i postępów, które się dokonały w ciągu wieków.

Świat uczony oddawna przyjął za pewnik pojęcie, że natura nie czyni skoków. Mutacjonizm natomiast stwierdza, że w przyrodzie zmiany odbywają się skokami; dalej przekonamy się, że doktryna ta ma na swe poparcie niezmiernie ważne odkrycia. Konieczność zachowania ścisłego obiektywizmu każe nam przypuszczać, że w tej sprawie nie zostało wygłoszone już ostatnie słowo. Historia mutacjonizmu potwierdza to. Jednak udowodnienie, które jest podstawą, ograniczone jest w czasie. Według C u é n o t'a zagadnieniem, które czeka na rozstrzygnięcie jest zagadnienie powstania i utrwalenia się różnic rasowych. Przeniesienie potomnym zmian, jakie się dokonały u ich przodków, wydaje się nam nieprawdopodobne, a nawet niemożliwe... Do tej pory nie posiadamy niezbitych dowodów, że cechy nabyte nie mogą być dziedzicznie przeniesione. Lecz jak możemy sądzić o czemś, co ma działać w okresie nieskończonych wieków, t. j. w okresie całego rozwoju naszego życia? Mutacje w początkach zapewne „wybuchały” nakształt „krystalizacji”, po długim i utajonym okresie przygotowawczym. Jeżeli sprawy te rzeczywiście tak postępowały, to mutacjonizm i ewolucjonizm nie mogą być uważane za antytezy.

Po zakreśleniu podstaw przenoszenia cech dziedzicznych, po umiejscowieniu mutacjonizmu w ramach pojęć ogólnych o ewolucji, nadszedł czas, abyśmy pojęcia te udowodnili oraz uzasadnili wagę tych pojęć dla nauki o dziedziczności.

TEORJA MENDEL'A

O PRZENOSZENIU CECH DZIEDZICZNYCH.

HYBRYDYZM, JEGO MECHANIZM I WYTLUMACZENIE.

Wyżej powiedzieliśmy, że botanik francuski N a u d i n pierwszy przewidział sposób rozwiązania zagadnienia mutacji. Krzyżując między sobą rośliny różnych gatunków, jak *Datura loevis* i *Datura stramonium*, N a u d i n zauważył, że poszczególne jednostki pierwszego pokolenia, „synowie”, wykazują stan pośredni między rodzicami, czyli tworzą typ *mieszańca* (hybry-

dy), połączenie między mieszańcami daje początek roślinom z których wiele powraca do typu pierwotnego dziadków. N a u d i n przeczuwał wytłumaczenie tego spostrzeżenia i przeczuwał or. hipotezę, która doprowadzi, po długich badaniach, do hipotezy M e n d e l ' a . N a u d i n stwierdził, że gamety męskie lub żeńskie mogą należeć do dwóch kategorii, w równych stosunkach: jedne otrzymały w podziale cechy tylko ojca, inne — tylko matki. W tych warunkach zależnie od przypadku czy zapłodnienie łączy dwa gamety typu ojca albo typu matki, lub wreszcie jeden z gametów typu ojca, a drugi matki, potomstwo będzie wykazywało typ „czysty” dziadka, lub też „czysty” babki, albo wreszcie będą one mieszańcem (hybrydą) (niech nam czytelnik wybaczy, że terminy dziadek i babka, dla większego zrozumienia stosujemy do roślin).

Wyżej wspominaliśmy już, że N a u d i n dokonywał krzyżowań między roślinami różnych gatunków i że rozbiór cech mieszańców (hybrydów) jest tak złożony, że prawa przenoszenia tych cech i ich przechodzenie na potomstwo otoczone jest nieprzenikliwą ciemnością. M e n d e l dokonał podobnych doświadczeń z progenitorami ras różniących się „jordanonami”, według przyjętego przez nas terminu, które różniły się między sobą niewielką ilością cech bardzo wyraźnych. W ten sposób cała uwaga mogła być skierowana na określone szczegóły, łatwe do śledzenia przez potomstwa, co ułatwiłoby niezmiernie pracę statystyczną. Opierając się na tego rodzaju doświadczeniach, M e n d e l ' o w i udało się stworzyć prawa, rządzące hybrydyzmem. Przypadek najprostszy i najwygodniejszy do uskutecznienia, a jednocześnie najłatwiejszy do zrozumienia, jest skrzyżowanie między sobą dwóch jednostek, należących do ras, do jordanonów, różniących się między sobą tylko jedną cechą. Z połączeń takich powstają nowe jednostki, zasługujące na nazwę *monohybrydyzmu*. Rozbiór monohybrydyzmu daje dostateczną ilość dowodów, służących do wyjaśnienia połączeń między rasami, różniącymi się dwiema cechami, w wyniku czego powstaje *dihibrydyzm*, a jeżeli ilość różnych cech jest wielka, to występuje *polihybrydyzm* (wielopokurctwo). Każdy z poszczególnych tych przypadków rozpatrzymy oddzielnie.

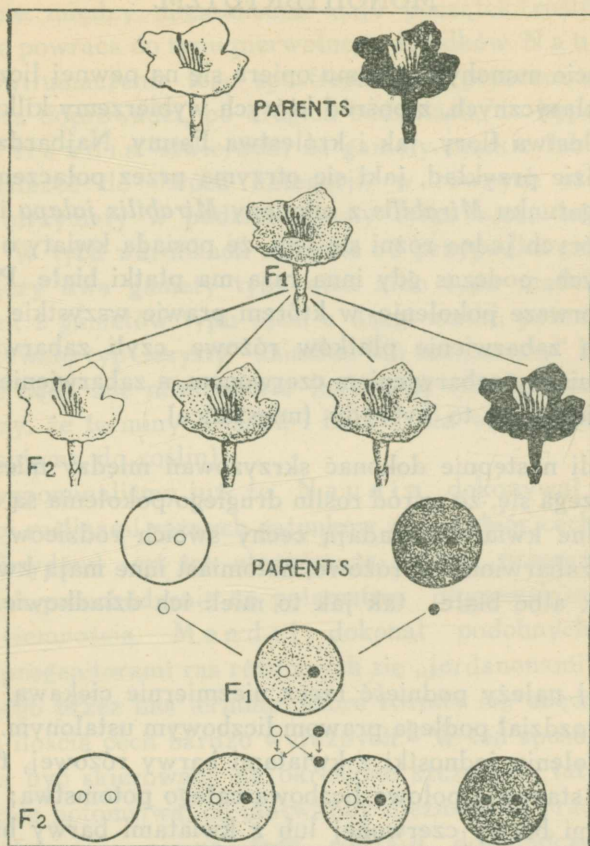
MONOHYBRYDYZM.

Pojęcie monohybrydyzmu opiera się na pewnej liczbie przykładów klasycznych, z pośród których wybierzemy kilka, zarówno z królestwa flory, jak i królestwa Fauny. Najbardziej typowym będzie przykład, jaki się otrzyma przez połączenie dwóch roślin z gatunku *Mirabilis* z odmiany *Mirabilis jalapa* i z dwóch ras, z których jedna różni się tem, że posiada kwiaty o płatkach czerwonych, podczas gdy inna rasa ma płatki białe. Połączenie to da pierwsze pokolenie, w którym prawie wszystkie jednostki posiadają zabarwienie płatków różowe, czyli zabarwienie pośrednie między zabarwieniem czerwonym, a zabarwieniem białym ich rodziców: są to hybrydy (mieszańce).

Jeżeli następnie dokonać skrzyżowań między mieszańcami, to spostrzega się, że wśród roślin drugiego pokolenia są duże różnice. Jedne kwiaty posiadają cechy swoich rodziców mieszańców i są zabarwione na różowo, natomiast inne mają kwiaty albo czerwone, albo białe, tak jak to mieli ich dziadkowie. (patrz ryc. 1).

Tutaj należy podnieść rzecz niezmiernie ciekawą, że tego rodzaju rozdział podlega prawom liczbowym ustalonym. W drugim pokoleniu jednostki z kwiatami barwy różowej, typu mieszańców, stanowią połowę liczbową całego potomstwa; jednostki z kwiatami barwy czerwonej lub z kwiatami barwy białej stanowią każdy z nich, zaledwie czwartą część potomstwa.

Dla wyprowadzenia lub sprawdzenia tych prawideł, spostrzeżenia muszą opierać się na bardzo dużej ilości przypadków, dochodzących do setki a nawet i więcej, a to dla tego, aby ewentualnemu przypadkowi dać możność rozwinięcia się i ustalenia. Dla udowodnienia konieczności takiego postępowania przytoczymy przykład, że jeżeli w worku zmieszamy sto kulek różowych, pięćdziesiąt kulek czerwonych i pięćdziesiąt kulek białych, to aby ustalić jednakowy i początkowy stosunek barw tych kulek, należy ciągnąć bez patrzenia, wydobyć niemal połowę zawartości worka. To samo odnosi się do zagadnienia ustalenia potencjonalności, zamkniętej w pokoleniach kolejnych.



Ryc. 1.

Skrzyżowanie między *Mirabilis*, o kwiatach białych i *Mirabilis*, o kwiatach czerwonych (na rysunku barwy czarnej). Według T. H. Morgana.

Pierwsze pokolenie (F. I. składa się wyłącznie z roślin o kwiatach różowych (na rysunku szarych). Drugie pokolenie składa się z $\frac{1}{4}$ roślin o kwiatach białych, $\frac{2}{4}$ roślin o kwiatach różowych i $\frac{1}{4}$ roślin o kwiatach czerwonych. W dole rysunku znajduje się schemat, wyjaśniający: potencjalność „białych kwiatach” jest wyrażoną przez kółka białe, potencjalność „kwiatach czerwonych” przez kółka czarne.

Jeżeli chcemy wyjaśnić stałą liczbową rozdziału jednostek drugiego pokolenia, pochodzących z rasy *Mirabilis*, to przekona-

my się, że zgodnie z N a u d i n'em, liczby końcowe okażą się ściśle. Zgodnie z tym autorem, postawimy przypuszczenie, że w pierwszym pokoleniu gamety męskie, t. j., że ziarnka pyłku kwiatowego, ulegną równomiernemu rozdzieleniu na obie kategorie, z których jedna będzie nosiła cechy dziedziczności wyłącznie ojca (np. „kwiaty białe“, jeżeli protoplasta, mający kwiaty tej barwy, był rodzaju męskiego) i druga, nosząca cechy matki (w naszym przykładzie — „kwiaty czerwone“). To samo odnosi się do gametów żeńskich, zawierających: jedne cechy „kwiatów białych“, inne cechy „kwiatów różowych“. Wychodząc z tego założenia i opierając się na prawie przypadku, można przewidzieć co nastąpi, jeżeli połączyć rodzaj męski z rodzajem żeńskim. Aby ułatwić zrozumienie logicznego wyniku tego skrzyżowania, oznaczymy literami cechy „kwiatów czerwonych“ i „kwiatów białych“. Pierwsze oznaczymy literą *R*, drugie literą *b*. Wzajemne zapłodnienie mieszańców, zgodnie z wyżej przytoczoną hipotezą, może być wyrażone następującym wzorem:

$$(R + b) \times (R + b).$$

Końcowy produkt tego zestawienia doprowadzi nas do następujących wyników:

$$RR + bR + Rb + bb$$

czyli

$$RR + 2 Rb + bb.$$

Z powyższego wynika, że chociaż gamety *R* i *b* znajdują się u obydwóch płci w liczbie jednakowej, to jednak czwarta część wnuków odpowie wzorowi *RR* i w wyniku powstaną kwiaty czerwone; inna czwarta część odpowie wzorowi *bb*, w wyniku czego wystąpią kwiaty białe, natomiast pozostała połowa, oznaczona wzorem *Rb*, będzie odpowiadała mieszańcom pierwszego pokolenia. (patrz Ryc. 1). Doświadczenie w całej rozciągłości potwierdza powyższe wywody.

Z tego wynika, że hipoteza, stworzona przez N a u d i n'a, a przez M e n d e l'a podniesiona do wysokości teorii, opiera

się na fakcie rozłączenia się cech ojcowskich i matczynych w drugim pokoleniu. Tym sposobem wyraża się pojęcie, że potencjalność „kwiatów czerwonych” i „kwiatów białych”, po połączeniu się tworzy kwiaty mieszańców o barwie płatków pośredniej, przy czym pierwotne cechy pozostają nietknięte, nie zlewają się, gdyż rozdzielają się i następnie łączą w gametach.

Zwolennicy teorii genetycznej, nadają specjalną nazwę takim warunkom, gdzie są połączone ze sobą po dwa mieszańce i które nadają cechę: takie typy otrzymały nazwę *allelomorfów*. Złanie się potencjalności R i b , z poprzedniego naszego przykładu, może służyć za przykład: złanie takie tworzy parę *allelomorfów*.

Wpływy allelomorfów mogą występować pod inną postacią niż ta, o jakiej mówiliśmy. Widzieliśmy jedną cechę — w naszym przypadku barwa płatków kwiatu — która przyjmowała u mieszańców stan pośredni między przodkiem rodzaju męskiego i przodkiem rodzaju żeńskiego. Inne przypadki monohybrydyzmu (jednopakurctwa) przekonają nas, że nie jest tak zawsze i że złanie się dwóch allelomorfów różnych, zamiast stworzyć mieszańca, może doprowadzić do przewagi jednego z allelomorfów nad drugim i, idąc dalej w tym kierunku, do stworzenia cechy identycznej z cechą jednego z rodziców. Tym sposobem hybrydyzm (pokurctwo) jest siłą potencjalną, niezmienną.

Potwierdzają to spostrzeżenia nad krzyżowaniem białych myszek t. zw. albinosów z myszkami szarymi. Tak jak w przypadku ze zjawiskiem hybrydyzmu (pokurctwa) u kwiatów, możemy sobie uprościć zagadnienie, oznaczając cechy myszek o „owłosieniu szarem” przez literę G , a przez literę b cechy „owłosienia białego”. Wszystkie myszki urodzone z rodzica szarego i rodzica białego w pierwszym pokoleniu mogą być oznaczone literami Gb , lecz zamiast, jak to miało miejsce w przypadku *Mirabilis*, aby taka para allelomorfów wytworzyła mieszańca o cechach odpowiednich, w tym przypadku dzieci nie przyjmują barwy pośredniej między barwą szarą i białą. W naszych warunkach, barwa szara dominuje nad barwą białą i zasłania ją zupełnie. Z tego wynika, że w parze allelomorfów Gb (albo $\frac{G}{b}$

jak niektórzy piszą) cecha „szarego owłosienia” jest dominującą (*dominanta*), podczas gdy cecha „białego owłosienia” jest *recesywną*, (uchylającą się). Objaw rozdzielenia się cech ojcowskich i matczynych po przejściu do drugiego pokolenia jest stwierdzony i, jak to wyżej udowodniliśmy, posiada swoją wartość zasadniczą. Opierając się na tej zasadzie skrzyżowanie między mieszańcami można wyrazić wzorem (o ile *G* i *b* są sobie różne)

$$(G + b) \times (G + b)$$

co w ostatecznym wyniku sprowadza się do:

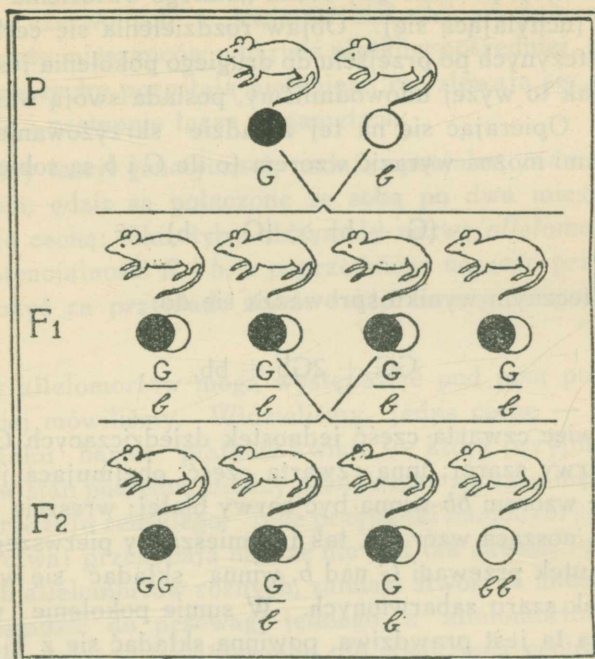
$$GG + 2Gb + bb.$$

Tak więc czwarta część jednostek dziedziczących *GG*, winna być barwy szarej; inna czwarta część, obejmująca jednostki oznaczone wzorem *bb* winna być barwy białej; wreszcie pozostała połowa, nosząca wzór *Gb*, tak jak mieszańcy pierwszego pokolenia, wskutek przewagi *G* nad *b*, winna składać się wyłącznie z jednostek szaro zabarwionych. W sumie pokolenie wnucząt, o ile teoria ta jest prawdziwa, powinna składać się z $\frac{3}{4}$ myszek szarych i $\frac{1}{4}$ myszek białych. Doświadczenia stwierdzają w całości powyższe twierdzenia (patrz ryc. 2).

Wywody powyższe odnoszą się nie tylko do roślin, lecz w równej mierze i do zwierząt kręgowych lub bezkręgowych. Wymownym potwierdzeniem tego jest mała muszka winorośli (*Drosophila*), którą w ciągu ostatnich lat posługiwali się zwolennicy pojęć genetycznych przy badaniach nad dziedzicznością, zwłaszcza Morgan i jego szkoła.

Muchy te są łatwe do wychowywania w warunkach pracownianych. Rozmnażają się one szybko i często, a ponieważ ich żywot jest krótki, przeto można w przeciągu stosunkowo niedużego czasu, obserwować dużą liczbę pokoleń. Pozatem gatunek *Drosophila melanogaster*, używany zwykle do doświadczeń, obejmuje liczne odmiany, z których każda odpowiada zmiennościom mutantów lub też, według używanego już przez nas terminu, jordanonów. Dokładność i rozległość spostrzeżeń nad *Drosophila* służy za przykład klasyczny gdy chodzi o powołanie się

lub rozbiór teorji Mendel'a. W dalszym ciągu naszej pracy będziemy mieli jeszcze okazję zająć się tą muszką.



Ryc. 2.

Skrzyżowanie między szaremi i białymi myszkami. Wedł. L. Cuénot'a.

U góry, rodzice (P): czarny krążek oznacza szare zabarwienie futerka (G), biały krążek — zabarwienie białe lub albinosa (b). Pośrodku pierwsze pokolenie (F₁), składające się wyłącznie z osobników o szarem futerku. U dołu, drugie pokolenie (F₂), składające się z $\frac{3}{4}$ osobników o szarem futerku i $\frac{1}{4}$ osobników o białym futerku.

Narazie zajmiemy się poszczególnym przypadkiem skrzyżowania dwóch ras *Drosophila*, z których jedna posiada skrzydełka zwykłej długości, co oznaczmy literą *L*, a inna odmiana posiada skrzydełka w stanie zaniku, co oznaczmy literą *v*. W pierwszym pokoleniu będziemy widzieli parę allelomorfów *Lv*, gdzie *L* jest dominujące, a *v* recesywne. Dlatego też wszystkie jednostki tej kategorii posiadają skrzydełka długie. Skrzyżowanie między temi mieszańcami można wyrazić przy pomocy następującego wzoru:

$$L + v) \times (L + v),$$

co daje w wyniku:

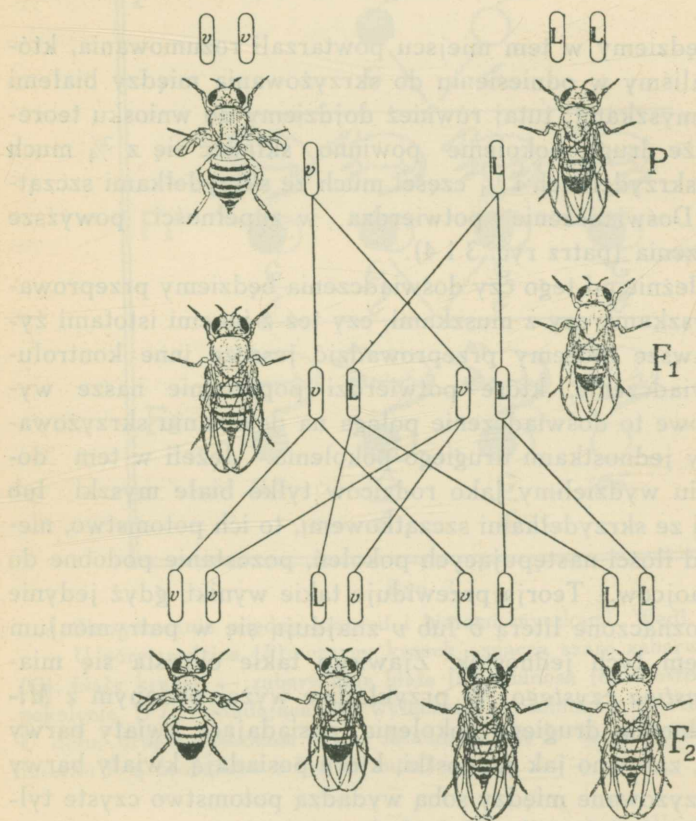
$$LL + 2Lv + vv$$

Nie będziemy w tym miejscu powtarzali rozumowania, które stosowaliśmy w odniesieniu do skrzyżowania między białymi i szarymi myszkami; tutaj również dojdziemy do wniosku teoretycznego, że drugie pokolenie powinno składać się z $\frac{3}{4}$ much o długich skrzydełkach i $\frac{1}{4}$ części much ze skrzydełkami szczątkowymi. Doświadczenie potwierdza w zupełności powyższe przypuszczenia (patrz ryc. 3 i 4).

Niezależnie od tego czy doświadczenia będziemy przeprowadzali z myszkami, czy z muszkami, czy też z innymi istotami żyjącymi, zawsze możemy przeprowadzić jeszcze inne kontrolujące doświadczenie, które potwierdzi poprzednie nasze выводы. Nowe to doświadczenie polega na dokonaniu skrzyżowania między jednostkami drugiego pokolenia. Jeżeli w tym doświadczeniu wydzielimy jako rodziców tylko białe myszki lub też muszki ze skrzydełkami szczątkowymi, to ich potomstwo, niezależnie od ilości następujących pokoleń, pozostanie podobne do swoich praociców. Teoria przewiduje takie wyniki, gdyż jedynie jednostki oznaczone literą *b* lub *v* znajdują się w patrymonjum dziedzicznym tych jednostek. Zjawisko takie określa się mianem *potomstwa czystego*. W przykładzie wyżej podanym z *Mirabilis*, jednostki drugiego pokolenia, posiadające kwiaty barwy czerwonej, zarówno jak jednostki, które posiadają kwiaty barwy białej, skrzyżowane między sobą wydadzą potomstwo czyste tylko czerwonych lub tylko białych kwiatów.

To samo odnosi się do szarych myszek lub też do much z długimi skrzydełkami, posiadających w drugim pokoleniu przedstawicieli w odpowiednim stosunku, które skrzyżowane między sobą, dadzą potomstwo *czyste* myszek z szarem owłosieniem lub też much z długimi skrzydełkami: przypadki te odpowiadają wyżej przytoczonym wzorom *GG* lub *LL*. Pozostała ilość szarych myszek lub też much z długimi skrzydełkami, po skrzyżowaniu, stworzy tę samą różnorodność typów, jak to się

spostrzeża u mieszańców pierwszego pokolenia: są to jednostki, które oznaczyliśmy literami *Gb* lub też *Lv*. Jednostki te odpowiadają, w odniesieniu do *Mirabilis*, roślinom z kwiatami barwy różowej drugiego pokolenia.

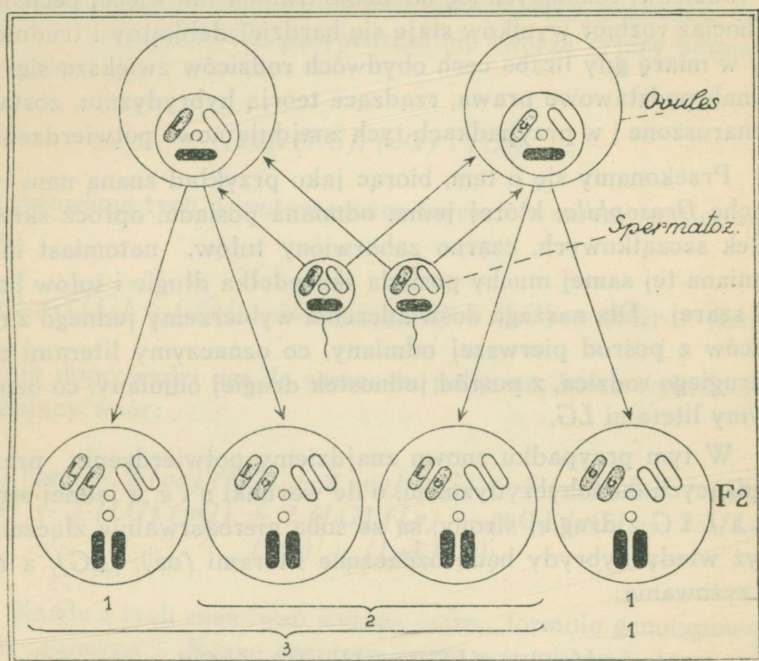


Ryc. 3.

Rycina przedstawia skrzyżowanie między *Drosophila* o długich skrzydełkach (*L*) i *Drosophila* o skrzydełkach szczątkowych (*v*). Według T. H. Morgana.

U góry, rodzice (*P*). Pośrodku, pierwsze pokolenie (*F* 1), składające się wyłącznie z osobników o skrzydełkach długich. Na dole, drugie pokolenie (*F* 2), składające się z $\frac{3}{4}$ osobników o skrzydełkach długich i z $\frac{1}{4}$ osobników o skrzydełkach szczątkowych.

Wszystkie powyższe fakty wzajemnie zgadzają się, a stałe ich powtarzanie się nadaje wartość teorii hybrydyzmu Mendel'a.



Ryc. 4.

Schemat krzyżowania mieszańców „pochodzących od rodziców, z których jedno z rodziców posiadało skrzydełka długie, a drugie (*L*) skrzydełka szczytkowe (*v*). Zarówno jajka jak i plemniki są dwu gatunków: połowa z nich zawiera wartości *L*, druga połowa wartości *v*. Skrzyżowanie tych gametów daje cztery połączenia: *LL*, *Lv*, *Lv*, i *vv*, widoczne u dołu rysunku (*F2*) z zachowaniem odnośnych stosunków. Zapożyczone w części z pracy T. H. Morgan'a.

DIHYBRYDYZM I POLIHYBRYDYZM.

Teorię monohybrydyzmu udowodniliśmy, posługując się przypadkami najbardziej prostymi, gdzie rodzice różnią się między sobą tylko jedną cechą: barwa kwiatów *Mirabilis*, zabarwienie futerka myszy, długość skrzydełek u *Drosophila*. Czerpiąc

z bogatego źródła kręgowców moglibyśmy przytoczyć długi szereg przykładów, któreby potwierdziły nasze wywody.

Sprawa się wikła, jeżeli rozpatrywać potomstwo pochodzące od rodziców, różniących się od siebie dwoma lub więcej cechami. I chociaż rozbiór wyników staje się bardziej delikatny i trudniejszy w miarę gdy liczba cech obydwóch rodziców zwiększa się, to jednak podstawowe prawa, rządzące teorią hybrydyzmu, zostają nienaruszone i w przypadkach tych znajdują nowe potwierdzenie.

Przekonamy się o tem, biorąc jako przykład znaną nam już muchę *Drosophila*, której jedna odmiana posiada, oprócz skrzydełek szczątkowych, czarno zabarwiony tułów, natomiast inna odmiana tej samej muchy posiada skrzydełka długie i tułów barwy szarej. Dla naszego doświadczenia wybierzemy jednego z rodziców z pośród pierwszej odmiany, co oznaczmy literami *ve*, a drugiego rodzica, z pośród jednostek drugiej odmiany, co oznaczmy literami *LG*.

W tym przypadku znowu znajdziemy potwierdzenie praw, rządzących monohybrydyzmem, o ile warunki *v* i *e* z jednej strony, a *L* i *G* z drugiej strony, są ze sobą nierozzerwalnie związane, gdyż wtedy hybrydy będą oznaczone literami (*ve*), (*LG*), a ich skrzyżowanie:

$$[(ve) + (LG)] \times [(ve) + (LG)]$$

co sprowadza się do wzoru:

$$(ve)(ve) + 2(ve)(LG) + (LG)(LG),$$

z czego wynika, że osobniki drugiego pokolenia będą składały się z $\frac{1}{4}$ much „czarnych szczątkowoskrzydłych“, z $\frac{1}{4}$ much „szarych długoskrzydłych“, wreszcie z połowy osobników podobnych do hybrydów pierwszego pokolenia, posiadających długie skrzydełka i tułów szary, gdyż są to cechy przeważające.

Otóż powyższe rozumowanie nie zgadza się z rzeczywistością, gdyż w drugim pokoleniu, oprócz much „czarnych szczątkowoskrzydłych“ i much „szarych długoskrzydłych“ stwierdza się obecność osobników, posiadających szczątkowe skrzydeł-

ka na szarem tułowi lub też długie skrzydełka na czarnym tułowi; a to dlatego, że u hybrydów pierwszego pokolenia L i G , v i e niekoniecznie muszą być ze sobą związane i zamiast tworzyć gamety, które, jak to fałszywie przypuszczaliśmy, przenoszą jedne (ve) , a drugie (LG) , przypuszczalnie tworzą cztery odmiany gametów:

$$(ve), (LG), (vG) \text{ i } (Le).$$

Skrzyżowanie tych gametów można wyrazić wzorem następującym:

$$[(ve) + (LG) + (vG) + (Le)] \times [(ve) + (LG) + (vG) + (Le)].$$

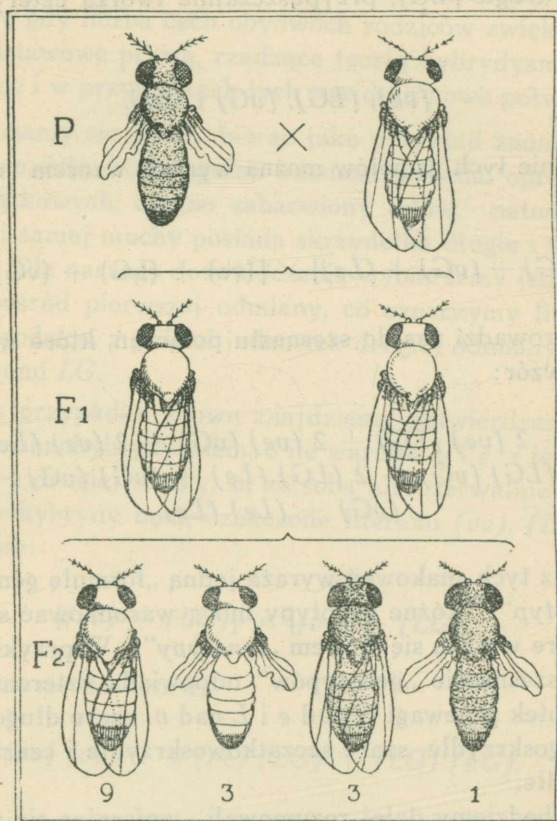
Wynik doprowadzi nas do szesnastu połączeń, które wyraża następujący wzór:

$$\begin{aligned} (ve) (ve) + 2 (ve) (LG) + 2 (ve) (vG) + 2 (ve) (Le) + (LG) \\ (LG) + 2 (LG) (vG) + 2 (LG) (Le) + (vG) (vG) + 2 (Le) \\ (vG) + (Le) (Le). \end{aligned}$$

Każde z tych znakowań wyraża jedną „formułę genotypową” czyli „genotyp”. Różne genotypy mogą warunkować stany lub obrazy, które wyraża się słowem „fenotypy”. W przykładzie poprzednim, szesnaście „genotypów” odpowiada czterem „fenotypom” naskutek przewagi G nad e i L nad v : szare długoskrzydłe, czarne długoskrzydłe, szare szczątkowoskrzydłe i czarne szczątkowoskrzydłe.

Jeżeli będziemy dalej rozumowali, opierając się na prawie przypadku, to dojdziemy do wniosku, że każde zestawienie genotypowe, powinno wynosić $1/16$ całości; w rezultacie dochodzi się do wniosku, że pokolenie wnucząt będzie składało się z $9/16$ much „szarych długoskrzydłych”, $3/16$ much „czarnych długoskrzydłych”, $3/16$ much „szarych szczątkowoskrzydłych” i tylko $1/16$ much czarnych szczątkowoskrzydłych $[(ve) (ve)]$. Doświadczenia wielokrotnie powtarzane zgadzają się w zupełności z przewidywaniami, z czego wynika, że nasze rozumowanie jest uzasadnione. Hybrydy wytworzyły cztery odmiany gametów,

gdzie G zarówno jak e łączą się raz z L , a raz z v . Stan taki określamy powiedzeniem, że w pokoleniu dzieci może nastąpić *rozłączenie*, które doprowadzi do nowego zgrupowania allelomorfów (patrz ryc. 5).



Ryc. 5.

Rycina przedstawia krzyżowanie między *Drosophila*, o tułowie „czarnym” i skrzydełkach szczątkowych z *Drosophila*, o tułowie „szarym” i długich skrzydełkach. Według E. Guyénot’a.

U góry, rodzice (P). Pośrodku, pierwsze pokolenie (F_1), składające się wyłącznie z osobników o tułowie szarym i skrzydełkach długich. Na dole, drugie pokolenie (F_2), z czterema odmianami much.

Zjawisko powyższe posiada duże znaczenie dydaktyczne przy badaniach praw, rządzących dziedzicznością, w zrozumieniu

Mendel'a. Zjawisko to, wskazujące na nagłe występowanie w potomstwie, wychodzącym z różnych ras, mutacji, które objawiają się nie przez powstawanie nowych cech, lecz przez nowe łączenie się i ukształtowanie dawnych cech, które różnią się od cech ich dziadków. Podobne zestawienie cech może doprowadzić do stworzenia postaci dotychczas zupełnie nieznanych, o ile wśród par allelomorfów, zamiast przewagi jednej cechy nad drugą, będzie miała miejsce złożona czynność, prowadząca do stanu pośredniego. Jeżeli następnie z tych mutantów, oznaczonych jednakowymi literami i posiadających jednakowy wzór „genotypowy”, wybrać poszczególne jednostki i skrzyżować je między sobą, to powstanie pień nowej rasy, której kształty zostaną zachowane. W ten sposób powstanie i uwieczni się mutacja.

Z szesnastu zestawień genotypowych, jakie powstały z zespolenia się między sobą hybrydów, pochodzących z ras różnych, jedna tylko [(*ve*) (*ve*)], warunkuje typ „czarny szczątkowoskrzydły” jednego z dziadków. W myśl prawidła o przypadku, przy małej ilości potomków, jest mało szans, aby ten właśnie typ był reprodukowany. Lecz może on wystąpić daleko później, np. w potomstwie much noszących wzór (*LG*) (*ve*) lub (*Gv*) (*ve*); w ten sposób można wyjaśnić występowanie typów w późniejszych potomstwach, typów o wyglądzie odziedziczonym przez swych przodków bardzo dawnych, przyczem odrodzenie to obejmuje również fakty atawizmu, który do tej pory nie znalazł zadowalającego wyjaśnienia.

Przykład dihybrydyzmu oraz wnioski z tego wyprowadzone są równie ważne w odniesieniu do trihybrydyzmu, tetrahybrydyzmu i t. p. Rozbiór przypadków polihybrydyzmu wikła się tembardziej im liczba cech wyróżniających u praojców jest większa. Teoretyczne pojęcie o tem można sobie wyrobić przy krzyżowaniu jednostek dwóch ras odmiennych, z których każda posiada trzy swoiste cechy: *a*, *b*, *c*, i *a'*, *b'*, *c'*. Hybrydy wytworzą pary allelomorfów *aa'*, *bb'*, *cc'*. Wobec zasady niezależnego rozłączania cech podczas tworzenia się gametów przez hybrydy, gamety mogą być ośmiu odmian:

(*abc*), (*abc'*), (*ab'c*), (*ab'c'*), (*a'bc*), (*a'bc'*), (*a'b'c*), (*a'b'c'*)

skrzyżowanie między temi hybrydami wyrazimy w sposób następujący:

$$[(abc) + (abc') + (ab'c') + (ab'c) + (a'bc) + (a'b'c) + \\ + (a'bc') + (a'b'c')]^2$$

W drugim pokoleniu z konieczności wystąpi 64 połączeń genotypowych, z czego wynika, według zasad możliwych dominant, ilość fenotypów równa 8, o ile a, b i c „dominują” odpowiednio a' b' c'.

Stosując ten sam sposób myślenia i te same prawidła do tetrahybrydyzmu, pentahybrydyzmu i t. d., dojdziemy do ustalenia dla każdego przypadku swoistych fenotypów potomstwa, a fakty doświadczalne potwierdzają wartość teorji, która może je przewidzieć.

W tym miejscu należy podkreślić, że zjawisko niezależnego rozłączenia cech, z którym wyżej zaznajomiliśmy się, nie występuje we wszystkich przypadkach, i że w niektórych przypadkach wszystko przebiega zgodnie z pierwszą hipotezą, którą wyżej podaliśmy, przy wyjaśnieniach wyników hybrydyzmu. Jeżeli użyć jako protoplastów przyszłego pokolenia *Drosophila*, z dwóch odmian, z których jedna posiada tułów szary z długimi skrzydełkami (*GL*) a inna tułów czarny (cecha rozróżniająca barwy „hebanowej”) i skrzydełka szczytkowe (*nv*), to przypuszczalne możliwości nie sprawdzają się: osobników drugiego pokolenia nie można podzielić na cztery typy, lecz tylko na dwa: jedno z nich posiadają tułów szary i skrzydełka długie i stanowią $\frac{3}{4}$ potomstwa; reszta, czyli $\frac{1}{4}$, składa się z osobników, posiadających tułów czarny i skrzydełka krótkie. Robi to wrażenie, że hybrydy wytworzyły tylko dwa gatunki gametów: (*GL*) i (*nv*), a nie 4, jak to przewidywaliśmy: (*GL*), (*nv*), (*Gv*), (*nL*), jak to ma miejsce w przypadku rozdzielenia niezależnego. Tutaj cechy są złączone i rzecz się sprowadza do przypadku monohybrydyzmu, którego prawidła dostosowują się bardzo dobrze do wyjaśnienia i przewidywania wyników.

Oto główne fakty, które mendelizm nie tylko odkrył, lecz połączył z teorją, przy pomocy której można wytłumaczyć i przewidzieć wyniki.

W dalszym ciągu przekonamy się, że spostrzeżenia nowoczesnych cytologów, idąc inną drogą, uzupełniły pojęcie mendelizmu dowodami niezmiernie ważnymi i dającymi pole do szerokich domysłów.

PODSTAWY MORFOLOGICZNE DZIEDZICZNOŚCI WEDŁUG POJĘĆ MENDEL'A. TEORJA CHROMOZOMOWA PRZENOSZENIA CECH DZIEDZICZNYCH.

Genetycy, stosując wzory i prawa mendelizmu do badań nad mechanizmem dziedziczności, wychodzą z założenia, że dana cecha zależna jest od obecności w organizmie pewnego „czynnika”, dającego wyrazić się przy pomocy wzoru, który posiada wartość przyczyny rzeczywistej. Przypuszczalne determinanty cech dziedzicznych zostały nazwane „genetami”. Połączenie „genetów” tworzy „genotyp”, o którym wspominaliśmy uprzednio; kształt i wygląd jednostki, czyli fenotypu, uzależniony jest od wzoru genotypowego.

Kształtowanie się cech zależy od obecności nie tylko jednego genu. Niezmiernie dokładne i żmudne badania biologów wykazały, że niekiedy jeden i ten sam gen powoduje występowanie różnych cech, podczas, gdy w innych przypadkach, jedna cecha rozwija się jedynie dzięki obecności kilku różnych genów, np. jednego genu stałego i innych genów dodatkowych. Ponieważ jednocześnie mechanizm rozłączenia oddziela się często, stąd możemy sobie wyobrazić trudności, jakie napotyka rozbiór podobnych wyjątków.

Stała obecność genów w pokoleniu, łatwość ich przenoszenia się, łączenia się i oddzielania się, nadaje im cechy indywidualności, oraz każe uważać je za materialne cząsteczki lub też, co najmniej, za swoistości, przenoszone przez te cząsteczki. Nic więc dziwnego, że liczna rzesza uczonych zastanawiała się nad tem, czy geny znajdują się wewnątrz komórek i czy nie można ich bliżej zbadać.

Wiadomo, że każda komórka żywa składa się z cytoplazmy i jądra, i że chromatyna, ciało swoiste jądra, podczas podziału

komórki, rozpada się na drobne łańcuszki, zwane chromozomami (pentle nitki chromatynowej). Wiemy również, że liczba chromozomów jest zmienna w zależności od gatunku, lecz stała dla danego gatunku. Te właśnie chromozomy niektórzy uczeni uważają za ośrodki genotów, czyli czynników dziedzicznych jakości.

Teoria chromozomowa dziedziczności opiera się na całości kształcie wiadomości cytologicznych, które sprowadziły mendelizm na drogę cennych zdobyczy. Nowa ta gałąź wiedzy otrzymała miano *neomendelizmu*.

Rozwój komórek rozrodczych kierujący się do stanu końcowego gametów — jajek i spermatozoidów, a zwłaszcza dalsze przemiany ich chromozomów, doprowadziły do bardzo delikatnych zestawień, w których fakty hybrydyzmu, wyżej wyłuszczone, znajdują zupełne wytłumaczenie i potwierdzenie. Należy podkreślić, że genety, według ostatnich badań, są przenoszone przez gamety i że w tych właśnie tworach należy doszukiwać się obecności genotów. Dla lepszego zrozumienia interesującego nas zagadnienia, musimy zwrócić się do źródeł i przypomnieć podstawowe zjawiska, występujące podczas rozwoju komórek rozrodczych.

Zarówno u samca, jak i u samiczki, tworzenie się gametów, służących później do zapłodnienia, przechodzi serję przemian kolejnych i złożonych, które nazywamy spermatogenezą względnie owogenezą. Komórki spermatogenetyczne mają swe źródło w spermatogoniach; komórki owogenetyczne — w owogonjach.

Zarówno jedne jak i drugie zawierają liczbę chromozomów swoistą dla każdego gatunku. Pojęcie, które należy przede wszystkim wyjaśnić i na którym opierać się będą dalsze wyjaśnienia, jest pojęciem tej właśnie swoistości chromozomów, wyróżnienia tych, które pochodzą od ojca lub matki. Pojęcie to jest tylko hipotezą; lecz opiera się ono na stwierdzeniu pewnych faktów, posiadających niezmierną wartość; nie będziemy ich roztrząsali w ramach naszej szczupłej pracy. Opierając się na tych faktach możemy stwierdzić, że chromozomy pochodzące od ojca i pochodzące od matki, znajdujące się w zapłodnionym jajku, początku każdej żywej istoty, pozostają różne i zachowują swoją niezależność przez ciąg poszczególnych

faz dalszego rozwoju jaja. Tak więc połowa chromozomów będzie nasiła cechy ojca, druga połowa — cechy matki.

W pewnym okresie ich rozwoju, spermatogonje i owogonje obejmują komórki, spermatocyty pierwszego stopnia i owocyty, w końcowym okresie swego rozrostu, w których w przyszłości wystąpi zjawisko niezmiernie ciekawe: „redukcji chromatynowej”, odkrytej przez słynnego biologa belgijskiego Van Beneden'a. Objaw ten polega na tem, że komórki powstałe z tego podziału, spermatocyty drugiego stopnia i owocyty, zawierają zaledwie połowę chromozomów swoistą dla danego gatunku. Ta połowa w przyszłości przechodzi do zupełnie dojrzałych gametów.

Całokształt tych przemian stanowi „dojrzewanie” komórek płciowych.

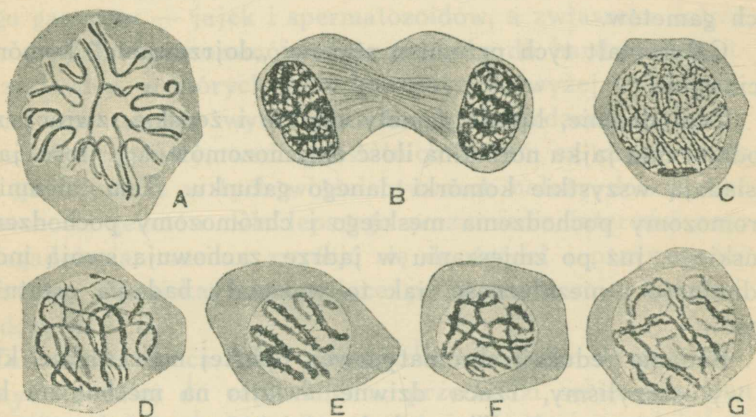
Zapłodnienie, łącząc gamety męskie i żeńskie, zwraca zapłodnionemu jajku normalną ilość chromozomów, t. j. ilość, jaką posiadają wszystkie komórki danego gatunku. Tem niemniej, chromozomy pochodzenia męskiego i chromozomy pochodzenia żeńskiego, już po zmieszaniu w jądrze, zachowują swoją indywidualność i niezależność, jak to wykazały badania ostatnich czasów.

Badanie redukcji chromatynowej, opartej na zasadzie, którą wyłuszczyliśmy, rzuca dziwne światło na mechanizm hybrydizmu i mutacji. W artykule niniejszym ograniczymy się jedynie do przypomnienia procesów zasadniczych, nie wchodząc w szczegóły i za wzór weźmiemy sobie przykład zjawisk, jakie występują u jednostki rodzaju męskiego podczas spermatogenezy, zaznaczając, że redukcja chromatynowa u jednostek rodzaju żeńskiego przebiega według tych samych zasad.¹⁾

Podczas podziału spermatocyty pierwszego stopnia (komórki, pochodzącej z rozrostu spermatogonji, która znów powstaje z podziału kolejnego pierwiastków tego samego rodzaju) daje się zauważyć tworzenie się n chromozomów swoistych dla danego gatunku, lecz podczas mitozy zwykłej, czyli mitozy *homeotypowej*, albo jeszcze mitozy *równanej*, każdy z n chromozo-

¹⁾ Blіszsze szczegóły Czytelnik znajdzie w pracy p. t. „Vie et Reproduction” (Masson et Cie 1929).

mów dzieli się na dwa, tak, że na równiku komórki tworzy się n par chromozomów i wreszcie poszczególne pary odsuwają się wzajemnie od siebie i n chromozomów przemieszcza się do każdego z biegunów, aby w przyszłości znaleźć się w komórce — córce. W naszym przypadku, proces ten idzie nieco inną drogą. Ilość chromozomów n nie dzieli się, a pary chromozomów, rozłożonych na równiku, są wynikiem łączenia się po dwie n ilości pierwotnych chromozomów. Tak więc powstaje $\frac{n}{2}$ par chromozomów (patrz ryc. 6).



Ryc. 6.

Podział spermatogonji i profaza pierwszego podziału dojrzwania u *Annelide Tomopteris*. Według Schreiner'a.

A. Metafaza podziału spermatogonji (podział równikowy lub homeotypowy): rozróżniamy dwanaście pentli chromosomowych (na osiemnaście właściwych) rozdwojonych podłużnie. B. Telofaza, lub faza końcowa tegoż podziału. C. Profaza pierwszej mitozy dojrzwania spermatocyty: okres ten nosi nazwę „leptotenu”, z 18 delikatnymi chromosomami zlepionymi po dwa. D. Stan zwany „synapsis”: wrzekome zlanie się zlepionych chromosomów. E. Stan noszący miano „pachytenu”: zgrubiałe chromosomy nabierają swych cech swoistych (na rycinie widoczne tylko cztery chromosomy). F. G. Stany noszące miano „diplotenu”: chromosomy tworzą 9 podwójnych pentli.

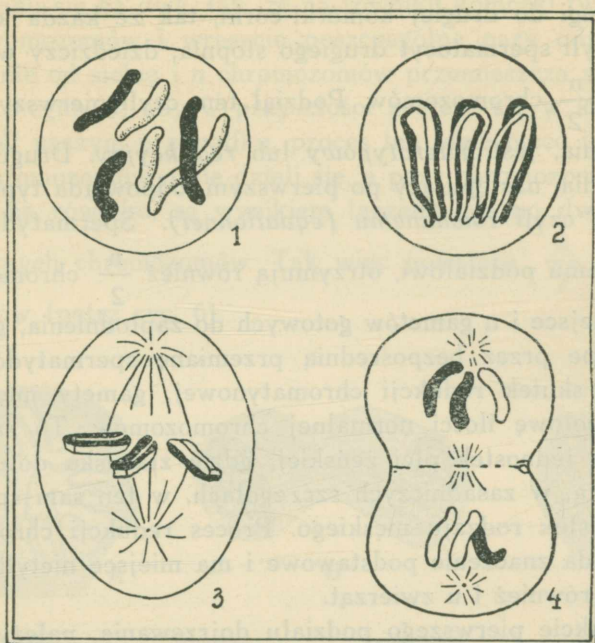
Następnie, tak jak w zwykłym podziale, zlepione chromosomy rozłączają się i są rozdzielone: jeden do jednej komórki-

córki, drugi do drugiej komórki-córki, tak że każda komórka-córka, czyli spermatocyt drugiego stopnia, dziedziczy w rzeczywistości $\frac{n}{2}$ chromozomów. Podział ten, czyli pierwszy podział dojrzwania, jest *heterotypowy* lub *redukcyjny*. Drugi podział dojrzwania, następujący po pierwszym, odpowiada typowi normalnemu, czyli *równanemu* (*equationnel*). Spermatydy, które ulegają temu podziałowi, otrzymują również $\frac{n}{2}$ chromozomów, co ma miejsce i u gametów gotowych do zapłodnienia, gdyż powstają one przez bezpośrednią przemianę spermatydów. Tak więc, na skutek redukcji chromatynowej, gamety męskie zawierają połowę ilości normalnej chromozomów. To samo ma miejsce u jednostek płci żeńskiej, gdzie zjawiska dojrzwania przebiegają, w zasadniczych szczegółach, w ten sam sposób co i u jednostek rodzaju męskiego. Proces redukcji chromatynowej posiada znaczenie podstawowe i ma miejsce nie tylko u roślin, lecz również i u zwierząt.

W fakcie pierwszego podziału dojrzwania, należy szukać podstaw do morfologicznego wyjaśniania hybrydyzmu. Można przypuszczać, że każda z $\frac{n}{2}$ par chromozomów, zawiera jeden chromozom ojcowski i jeden chromozom matczyiny (patrz ryc. 7).

Jeżeli chromozomy są w rzeczywistości przenośnikami genów, to wypływa z tego, że w każdej parze chromozomów, zarówno jeden jak i drugi składnik, zawiera w sobie odnośne jakości dziedziczne, czyli, że czynniki określonej pary allelomorfów. Aby pojęcie to lepiej zrozumieć i oprzeć na przykładzie, ucieknijmy się do znanego nam przykładu hybrydyzmu *Mirabilis* o kwiatach czerwonych i białych. U jednego z hybrydów z kwiatem barwy różowej, jeden z chromozomów określonej pary, podczas pierwszego podziału dojrzwania, zawiera gen *R*, a inny — gen *b*. Chromozomy te, jeden ojca, drugi matki, w myśl naszej teorii, pozostały niezmiennione.

W następstwie chromozomy te ulegają rozszczepieniu; jedna z komórek-córek otrzymuje chromozomy-przenośniki jakości *R*, inna komórka chromozomy-przenośniki jakości *b*; z tego wynika, że połowa gametów będzie zawierała *R*, a druga połowa *b*.



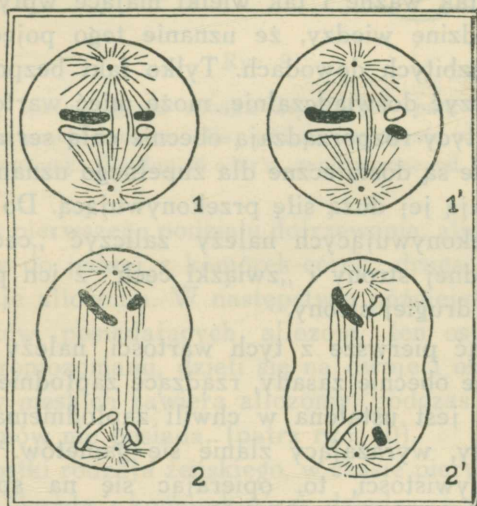
Ryc. 7.

Schematyczny obraz zjawisk pierwszego podziału dojrzwania. Zapożyczone od L. Cuénot'a.

1. Jądro, zawierające, według hipotezy, 6 chromozomów w tem 3 ojca (jednej barwy) i 3 matki (innej barwy). 2. Zbliżenie się chromozomów ojca i matki. 3. Trzy pary chromozomów, ułożonych na równiku komórki. 4. Koniec pierwszego podziału dojrzwania: każda komórka — córka posiada 3 chromozomy, po jednym z każdej pary.

Ta sama hipoteza wyjaśnia w sposób dostateczny wyjątki hybrydyzmu. Przy pomocy tej hipotezy można wyjaśnić przypadek krzyżowania między *Drosophila* z długimi skrzydełkami i tułowiem szarym i *Drosophila* ze skrzydełkami szczątkowymi i tułowiem czarnym. Należy przypuszczać, że u hybrydów noszących genety *G*, *e* oraz *L*, *v*, przy pierwszym podziale dojrzwania gametów, jeden z pary chromozomów będzie zawierał *G*, podczas gdy inny *e*, natomiast w innej parze, jeden z chromozomów będzie zawierał *L*, a drugi *v*. Przypadek rozdziału chromozomów, kiedy pary je tworzące rozszczepiają się, może spowo-

dować, że niekiedy komórki-córki dziedziczą jedne chromozomy-przenośniki *G* i *L*, inne — chromozomy-przenośniki *e* i *v*, podczas kiedy równie często mogą one dziedziczyć, jedna chromozomy-przenośniki *G* i *v*, a inne chromozomy-przenośniki *L* i *e*. Z tego wynika, że w każdej płci mogą powstać cztery rodzaje gametów, zawierających genety *LG*, *Le*, *vG* i *ve*. (patrz ryc. 8).



Ryc. 8.

Schematyczne przedstawienie rozdziału chromosomów podczas pierwszej mitozy dojrzewania. Według E. Guyénot'a.

Jeżeli przypuszczać, że z dwóch dużych chromosomów jeden (czarny) zawiera czynnik *G* a inny (biały) czynnik *e* i jeżeli jednocześnie z dwóch małych chromosomów jeden (czarny) zawiera *L* a drugi (biały — *v*, to w wyniku okaże się, że pod 1 i 2 komórki — córki odziedziczą odpowiednio *GL* i *ve*, a pod 1' i 2', odpowiednio *Gv* i *Le*.

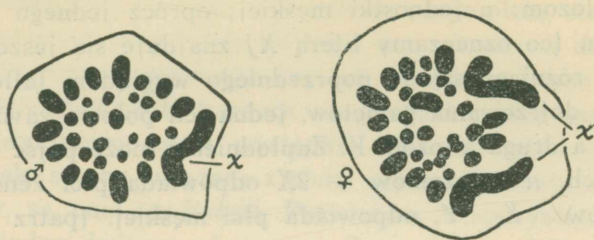
Spostrzeżenia cytologiczne wyrażają do pewnego stopnia odbłysek spostrzeżeń nad hybrydyzmem i służą w części do wytłumaczenia jego mechanizmu. Jednak nie trzeba zapominać, że interpretacja ta jest czysto teoretyczna. Jej wartość wytłumaczenia nie stanowi jeszcze dowodu dostatecznego jej wartości i wymaga jeszcze zebrania nowych potwierdzających dowodów. Tem zagadnieniem zajmiemy się w następnym rozdziale.

UZASADNIENIE TEORJI CHROMOZOMOWEJ DZIEDZICTWA.

Pojęcie, że chromozomy noszą w sobie jakieś przypuszczalne drobiny, od których zależy swoisty wygląd przyszłej jednostki, czyli, że czynniki dziedzictwa są związane z widomemi przenośnikami, jest tak ważne i tak wielki mające wpływ na bardzo rozległą dziedzinę wiedzy, że uznanie tego pojęcia musi być oparte na niezbitych dowodach. Tylko fakt bezpośredni, dający się powtórzyć doświadczalnie, może mieć wartość przekonywującą. Genetycy rozporządzają obecnie całą serią spostrzeżeń, które, o ile nie są dostateczne dla zupełnego uznania teorii, tem niemniej nadają jej dużą siłę przekonywującą. Do tego rodzaju wartości przekonywujących należy zaliczyć „cechy związane z płcią” z jednej strony i „związki cech” z ich prawidłowymi wyjątkami, z drugiej strony.

Aby pojąć pierwsze z tych wartości, należy przypomnieć sobie panujące obecnie zasady, rządzące zapłodnieniem, według których płeć jest ustalona w chwili zapłodnienia przez wzór chromozomowy, wyrażający zlanie się gametów.¹⁾ Jeżeli tak jest w rzeczywistości, to, opierając się na spostrzeżeniach licznych gatunków, mamy do czynienia z różnicą ilości zawartych chromozomów w gametach rodzaju męskiego, albo gametach rodzaju żeńskiego w odniesieniu do ilości zawartych chromozomów. Dla ustalenia zagadnienia, zajmiemy się rozpatrzeniem jednego z tych dwóch przypadków: tego, w którym gamety rodzaju męskiego różnią się od siebie wzorem chromozomowym, a gamety rodzaju żeńskiego są do siebie podobne. Wyjątek będzie polegał na tem, że jądro komórek rozrodczych, oprócz n chromozomów zwykłych, czyli *autozomów*, zawiera u osobnika rodzaju męskiego jeszcze jeden nadliczbowy chromozom, zwany chromozomem X lub *heterochromozomem*, albo jeszcze *alozomem*; osobniki rodzaju żeńskiego posiadają dwa chromozomy X. (patrz ryc. 9).

¹⁾ Tutaj również odsyłam ciekawych do rozdziału, poświęconego określeniu płci w mej ostatniej pracy, zatytułowanej „*Vie et Reproduction*” (Masson et Cie).



Ryc. 9.

Na lewo, spermatogonia robaka *Leptophyes punctatissima* w stanie podziału; X: heterochromozom. Na prawo, owogonia w stanie podziału; X: heterochromozomy. Według Mohr'a, zapożyczone od Brachet'a.

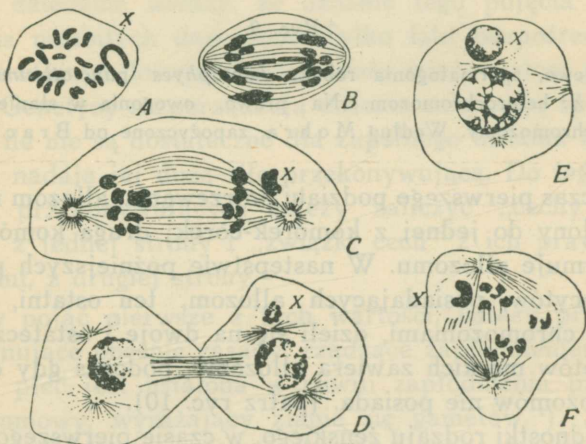
Podczas pierwszego podziału dojrzewania, allozom męski jest przydzielony do jednej z komórek-córek; druga komórka-córka nie otrzymuje allozomu. W następstwie późniejszych podziałów spermatocytów, posiadających allozom, ten ostatni, na równi z innymi chromozomami, dzieli się na dwoje i ostatecznie połowa gametów męskich zawiera allozomy, podczas gdy druga połowa allozomów nie posiada. (patrz ryc. 10).

U jednostki rodzaju żeńskiego, w czasie pierwszego podziału dojrzewania, każda z komórek-córek dziedziczy po jednym allozomie, który w następstwie jest przenoszony i znajduje się we wszystkich dojrzałych jajkach.

W zależności od tego, czy gamet żeński, zawierający $\frac{n}{2}$ autozomów i jeden allozom jest zapłodniony przez gamet męski z $n/2$ autozomów z jednym lub bez allozomu, jajko zapłodnione będzie zawierać n autozomów i jeden allozom, względnie n autozomów i dwa allozomy. W pierwszym przypadku powstanie jednostka męska, w drugim — żeńska.

Zdarza się, że u pewnych gatunków owocyty różnią się między sobą pod względem ilości chromozomów, podczas gdy wszystkie gamety męskie posiadają jeden allozom. Rozumie się samo przez się, że z punktu widzenia określenia płci, wyniki końcowe są te same. Niekiedy łączenie się allozomów występuje pod inną postacią. Tak np. w jednej płci, żeńskiej, znajdują się dwa allozomy i każdy dojrzały owocyt zawiera w następstwie

jeden allozom; u jednostki męskiej; oprócz jednego allozomu tego typu (co oznaczamy literą X) znajduje się jeszcze jeden allozom, różniący się od poprzedniego wyglądem (allozom Y). Z chwilą dojrzewania gametów, jedna ich połowa zawiera allozomy X , a druga allozom Y . Zapłodnienie może pójść w dwóch kierunkach: n autozomów + $2X$ odpowiada płci żeńskiej i n autozomów + $X + Y$, odpowiada płci męskiej. (patrz ryc. 11).



Ryc. 10.

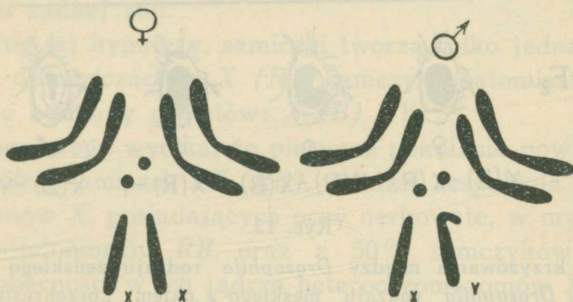
Zachowywanie się heterochromozomu, czyli chromozomu X , w komórkach rozrodczych *Gryllus*. Według Brunelli'ego, zapożyczone od Wilson'a.

A. Metafaza mitozy spermatogonji; X heterochromozom. B. Anafaza mitozy spermatogonji: heterochromozom jest podzielony i znajduje się w każdej z komórek-córek. C. Anafaza podziału spermatocyta pierwszego stopnia (pierwszy podział dojrzewania): heterochromozom umiejscowił się tylko w jednej z przyszłych komórek-córek. D. Koniec pierwszego podziału dojrzewania. E. Spermatocyt drugiego stopnia, zawierający heterochromozom, który tworzy pęcherzyk, niezależny od jąderka. F. Profaza drugiego podziału dojrzewania spermatocyta, zawierającego heterochromozom, który rozdzielony na dwoje, będzie w przyszłości umieszczony w każdej z dwóch komórek-córek, czyli spermatydach.

Opierając się na tych danych, łatwo zrozumieć zasady, które łączą dziedziczność z płcią.

W przypadkach, dotychczas rozpatrywanych przez nas krzyżowań, nie braliśmy pod uwagę stosunku, jaki zachodził

między cechą rasy każdego z przodków i jego płcią, stąd wyniki były identyczne, niezależnie od tego, czy przodkiem danej rasy była istota rodzaju męskiego, czy też żeńskiego. Znane są przypadki gdzie różnica ta narzuca się podczas badań nad potomstwem, gdyż pewne cechy występują tylko u samców, lub tylko u samiczek: są one związane z płcią, czyli, jak mówią autorowie angielscy, są one *sex-linked*. Potwierdza to przykład krzyżowania między dwiema odmianami *Drosophila*, z których jedną odmianę cechuje czerwone zabarwienie oka (*R*), a inną odmianę cechuje swoistość organu wzrokowego, noszącego miano „oka przekreślonego” (*B*) (patrz ryc. 12). Zamiast wybierania i dobierania osobników bez zwracania uwagi na ich cechy, t. j. łączenie samczyków z okiem czerwonym z samiczkami z okiem przekreślonym lub też odwrotnie: samczyków z okiem przekreślonym, z samiczkami z okiem czerwonym, wybierzemy rodziców w ten sposób, że będą oni odpowiadali tym ostatnim warunkom.



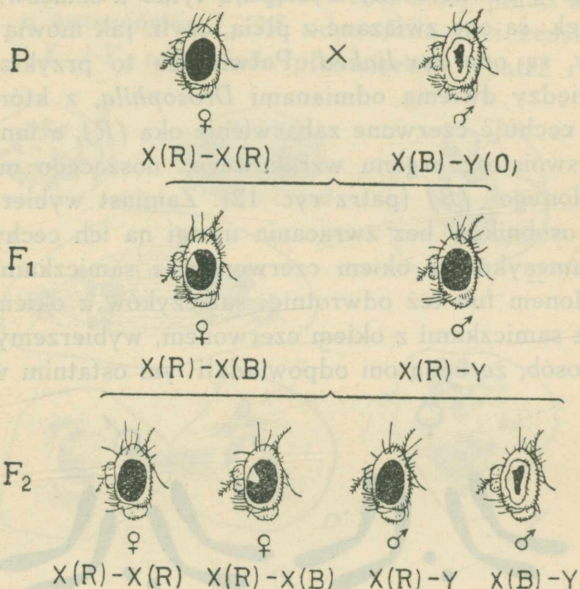
Ryc. 11.

Chromozomy *Drosophila* rodzaju żeńskiego (na lewo) i rodzaju męskiego (na prawo). Na dole chromozomy płciowe lub heterochromozomy, XX żeńskie i XY męskie. Według T. H. Morgan'a.

Jeżeli w wyniku tego skrzyżowania otrzymamy wyniki podobne do tych, jakie otrzymaliśmy przy połączeniu *Drosophila* z długimi skrzydełkami z *Drosophila* ze skrzydełkami szcztąkowemi, to hybrydy można będzie oznaczyć wzorem *RB*. Otóż w tej parze allelomorfów nie występuje przewaga i muchy z tego powstałe, wszystkie posiadają oko „nerkowe” (patrz ryc. 12). Hybrydy z okiem nerkowem tworzą dwie odmiany gametów *R* lub *B*, a ich skrzyżowanie da się wyrazić w sposób następujący:

$$(R + B) \times (R + B) = RR + 2 RB + BB.$$

W drugim pokoleniu powinniśmy znaleźć $\frac{1}{4}$ osobników z okiem czerwonym, $\frac{1}{4}$ osobników z okiem przekreślonym i $\frac{1}{2}$ osobników z okiem nerkowym.



Ryc. 12.

Obraz krzyżowania między *Drosophila* rodzaju żeńskiego z czerwonym okiem i *Drosophila* rodzaju męskiego z okiem „przekreślonym”. Na rysunku są przedstawione tylko same oczy. Według E. Guyénot’a.

U góry, oczy rodziców (*P*): na lewo oko czerwone; na prawo oko „przekreślone”. Pośrodku, obraz oczów osobników pierwszego pokolenia (*F*₁); na lewo oko „nerkowe”; na prawo, oko czerwone. Na dole obraz oczów osobników drugiego pokolenia (*F*₂);

W rzeczywistości przewidywania nie sprawdzają się, a spostrzegane fakty wskazują na to, że mamy do czynienia ze specjalnym przypadkiem. W pierwszym pokoleniu, tylko samczyki posiadają oko nerkowe, wszystkie samiczki — oko czerwone. W drugim pokoleniu, samczyki i samiczki również różnią się co do układu oka. Połowę z nich ma oko czerwone, druga połowa — oko nerkowe; w grupie tych ostatnich, połowa posiada oko czerwone, druga połowa — oko przekreślone.

W danym przypadku zachodzi ciekawy stosunek między przenoszeniem cech dziedzicznych i płcią. Wobec tego, że, jak to wyżej wskazaliśmy, obecne poglądy łączą określenie powstawanie płci z wpływem pewnych chromozomów, heterochromozomów lub allozomów, możemy postawić zagadnienie, czy rozdział genotów nie jest zależny od allozomów, względnie, czy allozomy nie wywierają wpływu na rozdział genotów.

Samiczki *Drosophila* posiadają dwa chromozomy, oznaczone literą X ; natomiast samczyki posiadają jeden chromozom X i jeden chromozom Y (patrz ryc. 11).

Rozwiązanie tego zagadnienia może nastąpić pod warunkiem, że zgodzimy się na ideę uprzednio wygłoszoną, że allozomy samiczek z okiem różowym, uważanych za progenitorów, noszą w sobie czynnik R , podczas gdy u samczyków z okiem przekreślonym, czynnik wywołujący tę swoistość mieści się w heterochromozomie X , a heterochromozom Y nie odgrywa w tym przypadku żadnej roli.

Według tej hipotezy, samiczki tworzą tylko jedną odmianę gametów, dziedziczących $X (R)$; samczyki natomiast, wytwarzają dwie odmiany gametów: $X (B)$ i Y .

Z powyższego wynika, że pierwsze pokolenie powinno składać się z 50% samiczek $XX (RB)$, wskutek zespolenia się dwóch chromozomów X , posiadających oczy nerkowate, w myśl zasady wpływu allelomorfów RB , oraz z 50% samczyków $XY (R)$, wskutek obecności w ich jądrze heterochromozomów X i Y , posiadających oczy czerwone, przez obecność czynnika R .

Samiczki drugiego pokolenia tworzą dwie odmiany gametów $X (R)$ i $X (B)$, podczas gdy samczyki tworzą gamety $X (R)$ i Y .

Skrzyżowanie można wyrazić w sposób następujący:

$$[X (R) + X (B)] \times [X (R) + Y]$$

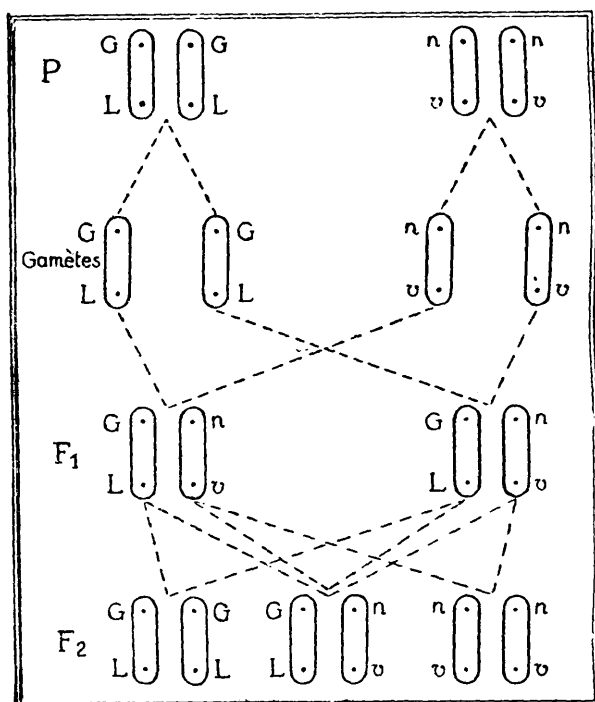
co w wyniku ostatecznym, może doprowadzić do następującego wzoru:

$$XX (RR) + XX (RB) + XY (R) + XY (B)$$

czyli: $\frac{1}{4}$ samiczek z oczami czerwonymi, $\frac{1}{4}$ samiczek z oczami nerkowymi, $\frac{1}{4}$ samczyków z oczami czerwonymi i wreszcie $\frac{1}{4}$

samczyków z oczami przekreślonymi. Hipoteza ta została w zupełności potwierdzona przez liczne doświadczenia.

Tak więc wynik doświadczenia potwierdza przypuszczenie, że genety, od których zależy stan oczów, były związane z chromozomami płciowymi. Wzajemne połączenie się zjawisk, służy za podstawę do teorii chromosomowej dziedzictwa. Nie jest to tylko jeden argument, jakim się posługują neo-mendeliści. Innym, poważnym argumentem jest łączenie się pewnych cech oraz wyjątki w tych połączeniach.



Ryc. 13.

Rysunek wyjaśniający skrzyżowanie między *Drosophila* o tułowie szarym i skrzydełkach długich (GL) z *Drosophila* o tułowie czarnym i skrzydełkach szczątkowych (nv). G i L z jednej strony, oraz n i v z drugiej strony posiadają te same chromozomy. Dwie górne linie przedstawiają rozdział chromosomów u gametów rodziców. Pod F1 geneza osobników (GL) (nv). Pod F2, geneza osobników (GL) (GL), (GL) (nv) i (nv) (nv). Według E. Guyénot'a.

Zjawisko to już spostrzegaliśmy badając skrzyżowania między *Drosophila* o tułowiu szarym z długimi skrzydełkami z *Drosophila* czarnymi i skrzydełkami szczątkowymi. W tym przypadku cecha „szarej barwy“, łączy się w następnych pokoleniach ze „skrzydełkami długimi“, a cecha „czarnego“ zabarwienia tułowia ze „skrzydełkami szczątkowymi“. To wyjątkowe zjawisko, znajduje dostateczne wytłumaczenie przez pojęcie umiejscowienia genotów w tych samych chromozomach (patrz ryc. 13).

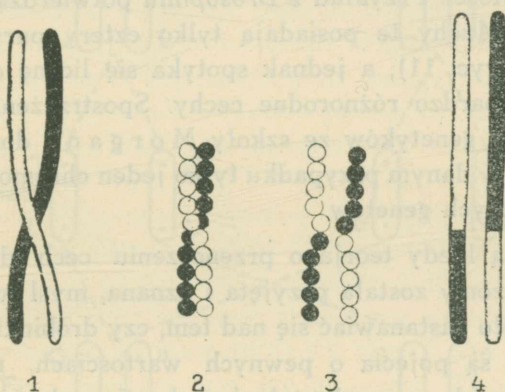
Jeżeli dwie cechy mogą być w ten sposób złączone, to niema żadnej racji do przypuszczenia, że *sex-linked*“, nie występuje w większej ilości. Przykład z *Drosophila* potwierdzałby to przypuszczenie. Muchy te posiadają tylko cztery pary chromosomów (patrz ryc. 11), a jednak spotyka się liczne odmiany ich, posiadające bardzo różnorodne cechy. Spostrzeżenia codzienne doprowadziły genetyków ze szkoły M o r g a n'a do postawienia hipotezy, że, w danym przypadku tylko jeden chromozom zawiera około 20 różnych genotów.

Z chwilą kiedy teoria o przenoszeniu cech dziedzicznych przez chromozomy została przyjęta i uznana, myśl ludzka poszła dalej i poczęto zastanawiać się nad tem, czy drobinki, do których przywiązane są pojęcia o pewnych wartościach, nie zajmują w chromozomach pewnych stałych i określonych miejsc. Zagadnienie to zdawałoby się niemożliwe do rozwiązania, gdyby nie spostrzeżenia nad pewnymi szczególnymi przypadkami polihybridyzmu oraz pewnymi zjawiskami wewnątrzjądrowymi, które posłużyły za punkt wyjścia dla szeregu przypuszczeń.

Wyjątki, o których wspominamy, dotyczą składu potomstwa, w następstwie różnych sposobów krzyżowania między dihybrydami. Tak np. drugie pokolenie, pochodzące od skrzyżowania *Drosophila* barwy szarej ze skrzydełkami długimi z *Drosophila* czarnymi, ze skrzydełkami szczątkowymi, nie daje wyłącznie, jak to dla łatwiejszego zrozumienia wyżej podaliśmy, tylko much szarych ze skrzydełkami długimi i much czarnych ze skrzydełkami szczątkowymi. W rzeczywistości wśród pewnej liczby osobników spotyka się wyjątki, stanowiące 8,5% much szarych ze skrzydełkami szczątkowymi i również 8,5% much „czarnych“

ze skrzydełkami długimi". Tak więc połączenie cech, w małej wprowadzie ilości, odbiega od przewidzianej normy.

Wyjątek ten znajduje potwierdzenie i wyjaśnienie w innym spostrzeżeniu, tym razem z dziedziny cytologicznej. Wyżej pokrótce omówiliśmy sposób, w jaki chromozom, podczas pierwszego podziału dojrzewania w komórkach rozrodczych, łączy się parami (chromozom pochodzący od ojca z chromozomem homologicznym, pochodzącym od matki) zanim się oddzieli, aby umiejscowić się na biegunie komórki, będącej w stanie mitozy. Wielokrotnie spostrzegano, że chromozomy te nie leżą obok siebie, lecz krzyżują się w sposób przedstawiony na ryc. 14.



Ryc. 14.

Rysunek wyjaśniający sposób skrzyżowania się dwóch chromozomów. Według T. H. Morgana.

1. Ułożenie skrzyżowanych chromozomów. 2. i 3. Teoretyczne przedstawienie skrzyżowania (każdy chromozom przypuszczalnie składa się z łańcuskowo ułożonych drobinek). 4. Wynik skrzyżowania: chromozomy wymieniły między sobą pewną część substancji.

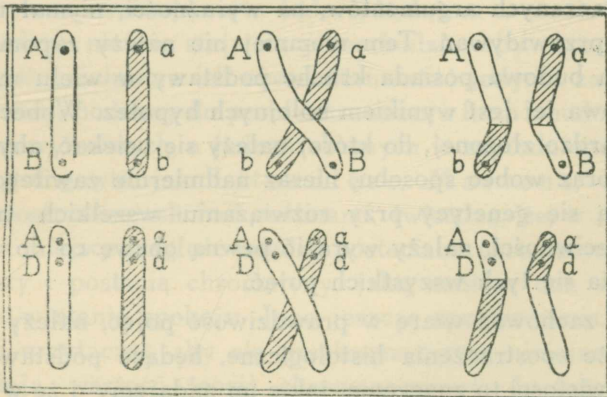
Skrzyżowanie to autorzy anglo-sascy zwą „crossing-over”. Janssens, odkrywca tego zjawiska, opisał je pod nazwą „chiasmotypie” (*kiazmotypja*); według tego autora, skrzyżowanie ma na celu wymianę między chromozomami w ten sposób, że część jednego chromozomu jest przedłużeniem uzupełniającej części drugiego chromozomu. Z tego wynika, że dwa czynniki: *G*, *L* lub *n*, *v*, złączone w jednym i tym samym chromozomie, mogą się rozdzielić pod wpływem „Crossing-over” (patrz ryc. 15).



Ryc. 15.

Rysunek, wyjaśniający skrzyżowanie, w przypadku kiedy cechy *G* i *L* z jednej strony oraz *n* i *v* z drugiej strony, zawarte są każdy z grup w jednym tylko chromozomie. Według E. Guyénot'a.

Często powtarzające się skrzyżowanie może mieć miejsce na różnych „wysokościach”. Z tego wynikałoby, że dwie cechy, zawarte lub przenoszone przez jeden jakiś określony chromozom, posiadają daleko więcej szans do uchylenia się od rozszczepienia, im bardziej są zbliżone ich osie chromozomowe i na odwrót, więcej szans rozszczepienia — im bardziej osie te są oddalone (patrz ryc. 16).



Ryc. 16.

Rysunek, wyjaśniający spostrzeżenie, że dwie cechy *A* i *B* oraz *a* i *b*, posiadają szanse rozszczepienia w następstwie wzajemnego skrzyżowania, o ile cechy te zajmują części końcowe chromozomów (rysunek górny), podczas gdy dwie cechy, leżące blisko siebie jak np. *A* i *D*, oraz *a* i *d*, posiadają daleko więcej szans uchylenia się od rozłączenia. Według E. Guyénot'a.

Odsetek „rekombinacji”, t. j. wyjątków od reguły łączenia się faktorów, wskazuje na przypuszczalne umiejscowienie genotów w chromozomach, zawierających je w dużej ilości (jak to ma miejsce u *Drosophila*). Tak więc hipoteza powyższa została potwierdzona dzięki ścisłości przewidywań.

Fakty przemawiają za tem, że nietylko genety dziedziczności znajdują się w chromozomach, lecz również, że genety te zajmują w chromozomach miejsca określone i stałe.

KRYTYKA CHROMOZOMOWEJ TEORJI DZIEDZICZNOŚCI.

Wyżej powiedzieliśmy, że fakty „przemawiają za tem, że genety dziedziczności znajdują się w chromozomach”. Nie należy jednak tego brać w ścisłym tego słowa znaczeniu i uważać za ostateczną zdobycz tego, co jest tylko przypuszczeniem.

Pojęcia, któreśmy wyżej rozwinęli, opierają się na spostrzeżeniach wzajemnie pokrywających się i zasługujących na duże uznanie i hołd za cierpliwość i wytrwałość uczonych, którzy się do tego przyczynili. Wartość tych pojęć opiera się na ścisłości przytaczanych argumentów, na wyraźności, niemal matematycznej, przewidywań. Tem niemniej nie należy zapominać, że piękna ta budowa posiada kruche podstawy w wielu miejscach i że budowa jej jest wynikiem kolejnych hipotez. Wobec symbolistyki bardzo złożonej, do której należy się uciekać, aby ją zrozumieć, oraz wobec sposobu, nieraz nadmiernie zawilego, jakim posługują się genetycy przy rozwiązaniu wszelkich trudności oraz przeciwności, należy wyrazić pewną obawę co do wartości i ustalenia się tych wszystkich pojęć.

Aby zachować wiarę w prawdziwość pojęć, należy przyjąć z góry, że spostrzeżenia histologiczne, będące podstawą, mają w rzeczywistości to znaczenie, jakie im nadajemy i że w naszym przypadku chromozomy komórek rozrodczych noszą w sobie: jedno dziedzictwo ojca, inne dziedzictwo matki. Tego właśnie wybitniejsi biologowie doby obecnej nie chcą uznać. Dla uczonych tych chromozomy nie są wyrazicielami indywidualności, mogącej być przenoszona z jednej komórki na drugą, z jednej istoty żyjącej na drugą. Wątpliwości tych autorów opierają się

na pewnych spostrzeżeniach, z których wynika, że, przeciwnie do bardziej rozpowszechnionej opinii, — liczba chromozomów nie jest stała w różnych komórkach, a zwłaszcza w komórkach somatycznych tego samego gatunku. (Della Valle, Hovasse). Należy odrazu zaznaczyć, że argument powyższy jest tylko wynikiem spostrzeżeń wyjątkowych, albo co najmniej, pełnych błędów, oraz — że przeciwko temu argumentowi mamy cały szereg dowodów oraz faktów, przemawiających za liczbową stałością chromozomów (Parmenter, Agar i inni). Inni przeciwnicy teorii chromozomowej przytaczają przeciwko niej fakt, że w międzyczasie podziału komórki, podczas „interkinezy”, chromozomy są niewidoczne. Ma się wrażenie, że w tym okresie zawartość jąderka jest jednolita i że chromozomy tracą swą niezależność. Indywidualizacja chromozomów w okresie mitozy jest raczej zjawiskiem czysto fizycznym, wystąpieniem „oddzielnego okresu” wśród koloidów jąderka. „Jak więc można pojmować ciągłość ich wpływu od jednego do drugiego podziału, stałość i umiejscowienie własności, jakie im przypisują?” — zapytują krytycy neo-mendelizmu. Opozycja nie jest zbyt poważna, gdyż nawet gdyby uznano jako zupełny pewnik, że chromozomy giną, jak gdyby rozpuszczają się w jądrze, będącem w stanie spoczynku, to jednak nic nie staje na przeszkodzie, aby uznać je jako obecne potencjalnie, a ich obecność uważać jedynie za problem morfogenezy, podobny do problemu rozwoju form i budowy organizmu, niewidocznych, a jednak obecnych w zapłodnionym jajku. Znani cytologowie, jak Litardière, Martens, opierając się na spostrzeżeniach nad roślinami, twierdzą, że w rzeczywistości ma miejsce ciągłość między postaciami chromatyny w czasie mitozy i postacią chromatyny, jaką nabiera ona w jądrze, będącem w stanie spokoju. Inne jeszcze spostrzeżenia, których nie będę przytaczał, aby nie przekroczyć ram niniejszej pracy, wzmacniają wartość teorii chromozomowej: do tego rodzaju spostrzeżeń należy zaliczyć mutacje, będące następstwem przypadkowych zmian liczby chromozomów np. podwójne zwiększenie się ich liczby (*tétraploïdie*) spostrzegane u pewnych roślin.

Tak więc do tej pory niema przekonywującego argumentu, któryby obalał teorię chromozomową w tej formie, jaką znamy dzisiaj. Lecz z chwilą uznania zasady, że chromozomy mogą być

przenośnikami genotów dziedziczności, powstają nowe przeszkody do całkowitego uznania teorii chromosomowej. Powstaje zagadnienie, czy nie mamy do czynienia ze zwykłym podobieństwem, ze swoistymi zbieżnościami i czy chromatyna nie ulega pewnym wpływom, jakie panują na cytoplazmie, jednym słowem, czy zjawiska, na których opiera się teoria chromosomowa nie są, do pewnego stopnia, odbiciem rzeczywistych, lecz niewidocznych przyczyn, kryjących się w cytoplazmie. Stanowisko najbardziej obiektywne w zagadnieniu tem, będzie uznanie wartości równoważności między przeznaczeniem chromosomów i mechanizmem hybrydyzmu, który, posługując się temi warunkami, nie uważa je za wyłączone. Nie trzeba zapominać o niezmiernie ciekawej, a podstawowo ważnej zgodzie, jaka panuje pomiędzy poszczególnymi składnikami żyjącej komórki, jak również nie należy zapominać, że każde zjawisko cytoplazmatyczne znajduje swe odbicie w jądrze i odwrotnie. Komórka jest całością i byłoby błędem rozumowanie, że wpływ chromosomów, jeżeli ten wpływ w rzeczywistości ma miejsce, jest bezpośredni i natychmiastowy. Zbyt mało mamy dostatecznych dowodów, aby wpływ ten negować lub odrzucać.

Doszliśmy więc do tego, że po rozpatrzeniu najbardziej ostrych krytyk, teoria chromosomowa dziedziczności przeszła wszystkie ognie krytyki, jednak jeszcze z jednego nowego punktu widzenia nie daje nam ona wyjaśnień natury ogólnej. Wszystkie cechy, które służyły za podstawę do opisów i rozważań, są swoistościami rozpatrywanej rasy, wystarczającej i dostatecznej dla rozróżnienia przodków i jednostek pokoleń następnych, lecz niedostatecznych, aby wpłynąć w sposób wyraźny na swoistą budowę organizmu. Jeżeli chodzi o barwę płatków kwiatów, zabarwienie futerka myszek, swoistość obrazu oczów lub też długość skrzydełek, to własności te ulegają zmianom, przewidzianym w ogólnym rozkładzie gatunku. B r a c h e t twierdzi, że mechanizm mutacji dotyczy jedynie „dziedziczności specjalnej” lecz, że cechy podstawowe gatunku, które odnoszą się do „dziedziczności ogólnej” są zawarte prawdopodobnie w cytoplazmie jajka i nie wchodzi w grę przy przemianach, jakim ulegają chromosomy. Wiemy, że odmiany rozwoju budowy zasadniczych organów, jeżeli nie wszystkich, to większości gatunków, mieszczą się

w protoplaźmie zapłodnionego jaja i że warunki, od których one zależą, rozmieszczone są w pewnych terytorjach jaja, tworząc „punkty zarodkowe”, przyczem w ich genezie jądro nie odgrywa żadnej roli. Zastosowanie prawideł mendelizmu do dziedziczności płci, wyjaśnienie równej proporcjonalności samców i samic u zwierząt wyższych, biorąc za podstawę pojęcie, że heterochromozomy zawierają genety płciowości, natrafia na pewne niemożliwości teoretyczne i zmusza do uznania, — jak to stwierdził Goldschmidt, — pewnej roli cytoplazmy w tym determinizmie.

Należy uważać za przedwczesne, uznanie chromozomów jako jedynych przenośników zjawisk przejawów dziedziczności. Chromozomy wywierają swój wpływ na ogólny zarys organizmu, zachowany w sile cytoplazmy jaja, powodując zmiany i retusze poszczególnych cech, mniej lub bardziej zasadniczych. Dzięki chromozomom, spermatozoid, będący prawie tylko jądrem, wnosi do zapłodnionego jaja cechy swoiste dziedziczności ojcowskiej.

DZIEDZICZNOŚĆ ZWYKŁA I CHOROBY U CZŁOWIEKA.

G u y é n o t słusznie zaznacza, że spostrzeżenia nad przenoszeniem cech dziedziczności u człowieka są niedostateczne, a to naskutek łatwych do zrozumienia przyczyn: trudności śledzenia dużej liczby pokoleń; brak sprawdzianów w przypadkach małżeństw między jednostkami nie pochodzącymi z jednych rodziców lub rzadkość małżeństw spokrewnionych; niewielka płodność gatunku ludzkiego, zawilość cech rasowych i t. p. Stąd wpływa trudność uzyskania wywodów ostatecznych, a konieczność ograniczenia się do pewnych uogólnień. Wielki postęp w nauce genetyki, jaki zaznaczył się w ciągu ostatnich lat, umożliwia wyjaśnienie niektórych przejawów dziedziczności zwykłej i chorobowej u człowieka, ku większej korzyści dla psychologów, socjologów i lekarzy.

Co się tyczy dziedziczności zwykłej, to ściśle wiadomości o niej nie są zbyt rozległe. Odnoszą się one np. do barwy i kształtu włosów, związanych z pewnymi czynnikami, podlegającymi

prawom M e n d e l'a. Naprzykład znany jest sposób przenoszenia się białego pasma włosów na głowie, spostrzeganego w pewnej rodzinie przez przeciąg sześciu pokoleń. Barwa oczów zależna jest od pewnych połączeń genotów, z których jedne są przeważające, a inne ustępujące. Mamy również podstawy do przypuszczenia, że długowieczność¹⁾ i bliźniactwo podlegają tym samym zasadom dziedzictwa. Wszystko to są spostrzeżenia powierzchowne i fragmentaryczne, które w przyszłości zapewne znajdą uzasadnienia w spostrzeżeniach bardziej metodycznych. To samo odnosi się do dziedziczności w dziedzinie moralnej, zdolności intelektualnych, w odniesieniu do których byłoby przedwczesne wysuwanie czegoś więcej ponad nieśmiałe przypuszczenie.

Lekarza najbardziej zaciekawia mechanizm przenoszenia cech chorobowych, obejmujących niezmiernie rozległy rozdział, zasługujący na bliższe zainteresowanie się nim, pomimo, że dotychczasowe wiadomości z tej dziedziny są niezmiernie ograniczone.

Przypuśćmy, że chcemy zastosować prawo M e n d e l'a do dziedziczności jakiejś choroby, którą oznaczmy literą *M*, przypuśćmy, że cierpienie to jest przeważającym w odniesieniu do stanu normalnego, który oznaczmy literą *s*. Wyobraźmy sobie, że „czysta” choroba *MM* umiejscowiła się w osobniku „czysto” zdrowym *ss*. W wyniku wzoru (*MM*) (*ss*), przy przeważającej *M*, wszystkie dzieci, zrodzone z tych rodziców powinny być dotknięte tą chorobą. Jeżeli jedno z tych dzieci połączy się węzłem małżeńskim z osobnikiem, który również może być zaliczony do *ss*, to następne pokolenie będzie odpowiadało wzorowi:

$$(M + s) \times (s + s) = 2Ms + 2ss.$$

Opierając się na rachunku prawdopodobieństwa, wypadnie, że z pośród licznych osobników następnych pokoleń, połowa

¹⁾ U *Drosophila*, spostrzega się obecność czynników zwanych „lethals”, których wpływ powoduje śmierć z chwilą, gdy następuje pewien układ między genotami.

będzie się cieszyła zdrowiem, podczas gdy druga połowa potomków będzie stale chora.

Jeżeli teraz jedno z dzieci M_s , poślubi jednostkę posiadającą te same genety, to wynik skrzyżowania będzie odpowiadał wzorowi matematycznemu:

$$(M + s) \times (M + s) = MM + 2Ms + ss.$$

Z tego wynika, że czwarta część potomstwa będzie składała się z osobników „czysto” chorych, czyli, że osobniki łączące się z jednostkami posiadającymi te same pary allelomorfów, dadzą początek innym „czystym” chorym. Połowa potomstwa składa się z jednostek również chorych M_s , lecz zdolnych, jak to wyżej udowodniliśmy, do wydania na świat dzieci zdrowych, o ile poślubią jednostki czysto zdrowe ss . Wreszcie ostatnia część czwarta, składa się z jednostek „czysto” zdrowych.

Zastosowanie prawideł mendelizmu, wykazuje w sposób jasny niebezpieczeństwa małżeństw między osobnikami najbliższej rodziny. Pewne cechy ujemne, zamiast być cechami przeważającymi, mogą się zachowywać jako cechy recesyjne, odpowiadając wzorowi m i tym sposobem wchodzić do pary allelomorfów Sm , gdzie objaw zdrowotności S jest w tym wypadku przeważającym. Połączenie się dwóch osobników, noszących taką parę allelomorfów, wyraża następujący wzór:

$$(S + m) \times (S + m) = SS + 2Sm + mm.$$

$\frac{3}{4}$ potomstwa będzie cieszyło się dobrem zdrowiem, natomiast $\frac{1}{4}$ potomstwa, w naszym wzorze oznaczona mm , będzie „czysto” chora. Zrozumiałem się stąd, że w każdej rodzinie spotykają się czynniki tej samej wady recesyjnej, liczne możliwości, wskutek ciągłości dziedzicznej genetyków poprzez pokolenia tego samego gatunku, albo rasy, zarówno w połączeniach między różnymi rodzinami. Z powyższego łatwo sobie utworzyć mnogość przypadków i ewentualności, jakie wytwarza zastosowanie do tych skrzyżowań — praw przypadku. W naszym poprzednim przykładzie zestawienie mm posiada zaledwie $\frac{1}{4}$ część szans i może zdarzyć się, że wystąpi ono dopiero po przejściu

wielu pokoleń, wśród potomków osobników zdrowych, oznaczonych przez nas *Sm*. Tak więc możemy być świadkami występowania u dzieci wad dziedzicznych, których przodkowie, w wielu poprzednich generacjach, cieszyli się dobrem zdrowiem.

Tyle mówi teoria. W praktyce okazuje się, że do wad przeważających, w głównej mierze należy zaliczyć anomalje układu kostnego kończyn: brachydactylia, polidactylia; wrodzone potworności, jak: zajęcza wargą, spodziectwo. Zaburzenia skórne, neurofibromatosis, ichtyosis, niektóre odmiany psoriasis, xanthoma, przedwczesna łysina i t. p. należą również do tej kategorii na równi z takimi chorobami, jak: *myopathia* typu *Landouzy-Déjérine*, *chorea* *Huntington'a*, cierpienie *Thomson'a*, *cholemia* i, być może, *cukrówka*. Wreszcie do tej grupy należy zaliczyć cały szereg cierpień oczów: wrodzona zaćma, barwikowe zapalenie siatkówki (*retinitis pigmentosa*), kurza ślepotą (*hemeralopia*), drżenie gałek ocznych (*nystagmus*) i t. p.

Do wad recesyjnych należy zaliczyć: wrodzone zwichnięcie uda, prawdziwe karłowactwo, pewne postacie padaczki, głuchoniemota i idjotyzm. Należy zastrzec się, że lista ta, przy sumie obecnych naszych wiadomości, nie jest ostatecznie zakończona, a jest raczej tylko szkicem. Niezależnie od wad, wyżej przytoczonych, znane są jeszcze inne wady, które są przenoszone na drodze dziedziczności, a które są „związane” z płcią: do tych wad należy zaliczyć hemophylia, daltonismus, oraz niektóre zaburzenia oczne, jak pewne odmiany kurzej ślepoty, krótkowzroczność, zanik nerwu wzrokowego. W tych przypadkach należy zastosować czynnik recesyjny, związany z chromozomem *X*, o ile sobie przypominamy, że mężczyzna posiada tylko jeden heterochromozom *X*, natomiast kobieta posiada ich dwa. Jeżeli to rozumowanie zastosujemy do przypadku krwawliwości (hemophilia) tak jakieśmy to stosowali uprzednio przy rachunku prawdopodobieństwa w odniesieniu do dziedziczności „sex-linked” u *Drosophila*.

Wreszcie zajmiemy się ostatniem zagadnieniem z dziedziny patologii, zagadnieniem bezwzględnie najważniejszym, do którego zdobycze genetyki wnoszą, jeżeli niezupełne rozwiązanie, to, conajmniej, nowe pierwiastki rozbioru albo krytyki: mamy tu

na myśli dziedziczność raka. Wielu badaczy, zagadnienie to oddawna starało się rozwiązać na drodze doświadczalnej, lecz wyniki dotychczasowe są tylko częściowe, a często wzajemnie sobie przeczą. Gdy *Borrel* wychowywał przez wiele lat liczne pokolenia myszy, pochodzących od matek rakowatych, nie otrzymując potomstwa rakowatego, ani spontanicznych przypadków raka, *Miss Slye* otrzymała przy doświadczeniach z myszami, wyniki, przemawiające za dziedzicznym przenoszeniem pewnych odmian raka, zwłaszcza raka wątroby. Zanim jednak przystąpimy do tego podstawowego zagadnienia, należy sobie uzmysłować, że, nie biorąc pod uwagę czy rak, jako cierpienie określone, może być przenoszony według prawideł mendelizmu i ulegać wpływom jednego lub wielu genotów, można brać pod uwagę jedynie pewną predyspozycję dziedziczną od tej, lub innej odmiany raka, albo tego lub innego umiejscowienia guza. Pojęcie to bierze pod uwagę przyczyny wywołujące te cierpienia, które mogą być uzależnione od jednego z czynników, któremu słusznie, czy niesłusznie przypisują własności wywoływania nowotworu: zadrażnienia mechaniczne lub chemiczne, urazy, wpływ czynników mikrobowych lub parazytów i t. p. Jedynie możliwym do przyjęcia byłoby doświadczalne spostrzeganie zwierząt, które dziedzicznie przyjmują szczepienia raka lub też są odporne na te szczepienia. (*Cuénot*, *Tyzzar*, *Roffo*). Badania *L. Loeb'a* przemawiają za tem, że niektóre pokolenia myszy, wykazują różny odsetek raka sutka.

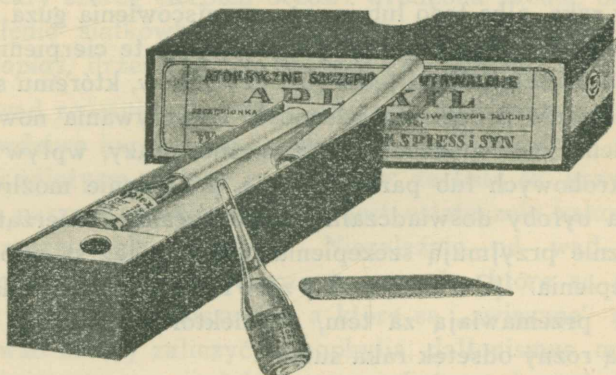
Dotychczasowe nasze dowodzenia są fragmentaryczne i niewystarczające dla stworzenia ostatecznego pojęcia. Jeżeli usposobienie do raka jest w rzeczywistości dziedziczne, to odgrywa tutaj rolę zespół czynników, z których jedne są przeważające, a inne recesyjne. Rozbiór tych zjawisk natrafia na tak duże trudności, że rozwiązanie ich staje się prawie niemożliwe, lub co najmniej, prowadzące do dużych powikłań.

Na tem zakończymy zadanie nasze, zamknięcia w niewielkim artykule, zarysu pojęć obecnych na mechanizm przenoszenia cech dziedzicznych, opisanie ich i przedyskutowanie faktów doświadczalnych, podkreślenie zasad oraz ich zastosowanie. Zagadnienie to staje się jeszcze bardziej zawiłem i pociągającym

dla tych, którzy nad niem bliżej pracują i mają sposobność stwierdzenia dużych braków, niejasności i niedomówień. Zagadnienie to posiada tak duże znaczenie, zarówno dla czystej, spekulatywnej nauki, jak i dla celów z różnych dziedzin życia, zwłaszcza medycyny, że zasługuje na szersze poznanie i większe rozpowszechnienie. W tem należy szukać wytłumaczenia celu naszej pracy.

A P L E X I L

SZCZEPIONKA ZAPOBIEGAWCZA PRZECIWKO POWIKŁANIOM PŁUCNYM GRYPY.



SZCZEPIENIE OSÓB ZDROWYCH W ŚRODOWISKU ZAKAŻONEM. LECZENIE CHORYCH PRZED WYSTĄPIENIEM POWIKŁAŃ PŁUCNYCH NA TŁE GRYPY.

Pudełko zawiera 2 ampułki po 1 cm.³.

**PRZEMYSŁOWO-HANDLOWE ZAKŁADY CHEMICZNE
LUDW K SPIESS I SYN
P. AKC. — WARSZAWA.**

REDAKTOR Dr. S. OTOLSKI

Wydawca: Przemysłowo-Handlowe Zakłady Chemiczne Ludwik Spiess i Syn, Sp. Akc. — Warszawa

Zakł. Druk. F. Wyszynski i S-ka, Warecka 15