

Dwupokoleniowość a dziedziczność¹⁾

Bivoltinismus and Genetics

napisali

J. HELLER, A. MOKŁOWSKA-HELLER i W. SWIECHOWSKA.

I.

W roku 1925 stwierdziłem²⁾, że występowanie rozwoju doraźnego u wilczomlecza, hodowanego w temperaturze ponad 20° jest znacznie częstsze niż to wynika z piśmiennictwa. Wykazałem przy tym, że wyższa temperatura ujawnia tylko istniejące już wrodzone tendencje do przeobrażenia z latencją lub bez niej. Osobniki predestynowane do zimowania przechodziły bowiem rozwój przewlekły z zimowaniem nawet przy zastosowaniu temperatury 31°. Stwierdziwszy w hodowlach prowadzonych w jednolitych warunkach rozszczepienie, dające w każdym miocie poczwarki doraźne oprócz przewlekłych, oraz że wiosną większość stanowią osobniki doraźne, a w lecie przewlekłe, wysunąłem tezę, iż mamy tu do czynienia z procesem wykształcania się dwupokoleniowości u wilczomlecza. Widziałem w tym możliwość uchwycenia związku między prawami dziedziczności a dwupokoleniowością, która w formie wykształconej zdaje się być już z samej natury zaprzeczeniem praw dziedziczenia. Wskazałem na dwa zasadnicze warunki takiego powiązania: a) charakter letalny, lub conajmniej niepłodność kombinacji homozygotycznych, b) naprzemienna dominacja cech, warunkujących oba sposoby rozwoju.

W roku 1931 podałem³⁾ pierwsze wyniki badań chemicznych, biologicznych i genetycznych, charakteryzujących poszczególne typy rozwoju i ich przenoszenie na potomstwo. Oprócz omówionych zasadniczych dwóch typów, obejmujących ponad 90 % wszystkich obserwowanych osobników, opisałem dalsze pośrednie typy, które ze względu na rzadkość występowania nie mają większego znaczenia dla rozpatrywanego tu zagadnienia. Dla każdego z typów podałem krzywe

1) Badania nad przeobrażeniem owadów. Część XV.

2) Biochem. Z. 169. 208. 1925.

3) Biol. Zbl. 51. 259. 1931.

zużycia tlenu oraz straty wagi, charakterystyczne krzywe zawartości nieorganicznych fosforanów w krwi, oraz poziom substancji redukujących w krwi. Był to pierwszy w piśmiennictwie światowym przykład chemicznej charakterystyki typów dziedzicznych w świecie zwierzęcym, oraz pierwsza próba powiązania wielkości przemiany energetycznej z jonem fosforanowym.

Materiał genetyczny obejmował w tej publikacji 649 motyli, rozbitych na 14 miotów. Poza potwierdzeniem faktu, że u potomstwa motyli o rozwoju przewlekłym przeważa rozwój doraźny i vice versa, nie można było w tym stadium wyciągnąć żadnych wniosków.

Badania kontynuowaliśmy do roku bieżącego włącznie, poza przerwą wojenną. Główną trudność w hodowli stanowił fakt, że w masowych hodowlach z reguły występują choroby zakaźne, niszczące zwykle doszczętnie całą hodowlę. Dalszą trudność stanowi okoliczność, że po kilku pokoleniach w warunkach termostatowych hodowle degenerują się, dają mało potomstwa i w obu wypadkach trzeba hodowlę zaczynać na nowo. Interpretacja wyników utrudniona jest przez fakt, że ze 150 do 200 jaj złożonych przez jedną samicę, udaje się otrzymać przeciętnie 30—40 poczwarek. Dopiero po zebraniu większej ilości materiału i ściągnięciu analogicznych miotów w większe grupy doszliśmy do obecnych rezultatów.

Całkowita ilość motyli, wyhodowanych od rodziców o znanym trybie przeobrażenia, w ściśle określonych warunkach temperatury, wynosi 2340 sztuk. Hodowle prowadzono w różnych lalach w temperaturach: 20°, 23°, 25°, 27° i 30°. Wysokość temperatury wpływa na trwanie okresu gąsieniczego i doraźnego rozwoju poczwarek, nie ma natomiast wpływu na rozwój przewlekły oraz na stosunek ilościowy obu rodzajów rozwoju. Poniżej 20° rozwój doraźny prowadzi tylko do stadium wytworzenia rysunku na skrzydełkach poczwarki, po czym poczwarki giną. Zimowanie poczwarek o rozwoju przewlekłym musi się odbywać w temperaturze znacznie niższej niż rozwój gąsienic i zapoczwarczenie, w przeciwnym razie poczwarki giną skutkiem przedwczesnego wyczerpania rezerw. Fakty te wyzna-

czają granice metodyce badań doświadczalnych nad wpływem temperatury na rozwój poczwarki.

Podział całej populacji hodowlanej między poszczególne fenotypy przedstawia się następująco :

Tabela I
N = 2340

Fenotypy	N	%	Razem
1. Doraźny	1010	43,0	43,0
2. Przewlekły	1212	52,0	95,0
3. Opóźniony I	63	2,7	97,7
4. Opóźniony II	48	2,0	99,7
5. Dwuletni	7	0,3	100,0
	2340	100,0	

Rozwój doraźny trwa 10 dni w 30°. Przedłuża się on ze spadkiem temperatury i w 20° trwa od 19 do 24 dni. Rozwój przewlekły rozciąga się na przeciętnie 300 dni, przy czym najdłuższy okres, zimowania, musi przebiegać w temperaturze poniżej 10°. Rozwój opóźniony trwa w 30° — 26 dni, w 25° — 36 do 42 dni, 12° — 100 do 110 dni.

Jako odrębny typ trzeba było wyosobnić rozwój, trwający około 180 dni, który określimy jako opóźniony II. Wreszcie występują poczwarki dwuletnie, naszym zdaniem częstsze niż to wynika z tabeli I. Wiele z nich bowiem ginie w pierwszym zimowaniu, zanim ich charakter dwuletni daje się stwierdzić.

Jak widzimy z tablicy I-szej, 95 % całej populacji składa się z typu doraźnego i przewlekłego. Jakkolwiek więc pozostałe typy mogą mieć dla ustalenia genotypów decydujące znaczenie, ograniczymy się na razie w dyskutowanej obecnie sprawie do dwu pierwszych fenotypów.

II.

Przechodzimy do przedstawienia wyników hodowli poszczególnych miotów, przy czym dla przejrzystości połączyliśmy

małe mioty w większe grupy, uzyskując z ponad 60 miotów 23 pozycje.

1. Tabela II przedstawia wyniki, otrzymane dla potomstwa motyli o rozwoju przewlekłym.

Tabela II

Rodzice o rozwoju przewlekłym

A. Typ 3:1

Mioty	Doraż.	Opóź. I	Przewl.	Dwulet.	Razem
1. C D. Z.	126	4	40	4	174
2. II pok. 27	33		10		43
3. 8 małych miotów	107		27		134
Razem	266	4	77	4	351

B. Typ. 1:1

1. A 26	10		18		28
2. B 29	38	2	30	3	73
3. H-S	119	5	112		236
4. CI 39	38	4	38		80
5. 3 małe mioty	13	4	13		30
6. 11947	49		53		102
Razem	267	15	264	3	549

Razem A+B	533	19	341	7	900
--------------	-----	----	-----	---	-----

Tablica obejmuje 900 motyli, z których 533 przeszły rozwój dorażny. We wszystkich miotach występuje albo trzykrotna przewaga dorażnych, albo stosunek równości. Podzieliliśmy więc mioty na 2 grupy dla uwydatnienia tych stosunków. Cecha latencji, dająca rozwój przewlekły, jest w tym pokoleniu cechą recesywną. Brak miotu w całości zimującego wskazuje na niepłodność czystych recesywów między sobą. Stosunek 3:1 odpowiada oczekiwaniu przy kombinacji hete-

rozygot między sobą, przy dominacji cechy doraźności. Stosunek 1:1 odpowiada skrzyżowaniu heterozygoty z czystym recesywem. Homozygoty dominujące są w tym pokoleniu niemożliwe, ponieważ wylęgły się przed zimowaniem. Tak więc wynik doświadczeń odpowiada oczekiwaniu, przy założeniu nieplodności homozygot recesywnych między sobą.

2. Również u potomstwa motyli o rozwoju doraźnym występuje dwojaki typ dziedziczenia. Największa ilość miotów, obejmująca 903 osobniki z ogólnej liczby 1368, wykazuje cechę latencji jako dominującą i dziedziczenie wedle schematu: 25% doraźnych na 75% przewlekłych. W istocie jednak grupa czystych recesywów jest tu znacznie zredukowana, do około 16%, skutkiem występowania osobników patologicznych, ginących zaraz po przeobrażeniu. Charakterystyczne formy patologiczne opisałem dokładniej w wspomnianej publikacji z 1931 r. Podobne zmniejszenie wykazuje i grupa czystych recesywów po rodzicach przewlekłych, lecz nie w tak dużym stopniu.

Stosunki te w obydwu typach przedstawia tabela III, str. 86.

Drugi typ stanowią mioty, w których mimo pochodzenia od rodziców doraźnych utrzymuje się doraźność jako cecha dominująca. Ogółem mamy cztery tego rodzaju mioty, z łączną ilością 465 motyli. Dominacja nie jest tu jednak zupełna, gdyż doraźne stanowią tylko 62% zamiast 75%. O tym, że grupa przewlekłych zawiera również heterozygoty, świadczy wyhodowanie z niektórych z pośród nich potomstwa z typowym rozszczepieniem na doraźne i przewlekłe.

3. Próbowaliśmy wreszcie krzyżować motyle doraźne z przewlekłymi i otrzymaliśmy z samicy doraźnej i samca przewlekłego 42 motyle doraźne, 14 przewlekłych, zaś z krzyżówki przeciwnej — 9 doraźnych, 11 przewlekłych.

4. Porównanie powyższych wyników z stosunkami panującymi w przyrodzie przeprowadziliśmy na materiale, zebranym w stadium gąsienicy, najczęściej po ostatniej lince sześciennej, a obserwowanym w okresie poczwarkowym w s temperaturze — ponad 20°. Zauważyliśmy już w roku 1923,

Tabela III

Rodzice o rozwoju doraźnym

A. Typ. 3:1

Miot	Doraż.	Opóź. I	Przew.	Razem
1. A/II 37	10	2	2	14
2. AI 57	10	40	17	67
3. B 38	113	—	36	149
4. II/47	157	2	76	235
	290	44	131	465

B. Typ 1:3

Miot	Doraż.	Opóź. I	Opóź. II	Przew.	Razem
1. EFGQ	62	—	—	340	402
2. B 34	18	—	36	89	143
3. C 38	27	—	—	147	174
4. 5 małych	9	—	12	25	46
5. A 46	7	—	—	32	39
6. III/47	17	—	—	82	99
	140	—	48	715	903
A+B	430	44	48	846	1368

że i w przyrodzie znajdujemy gasienice predestynowane do obu rodzajów rozwoju, przy czym wśród wcześniej zebranych zauważyliśmy przewagę osobników doraźnych, u późniejszych przyniatająca przewagę przewlekłych.

Na tej podstawie wyobrażamy sobie, że motyle latające w maju i czerwcu dają początek pierwszej generacji o przewadze poczwerek o rozwoju doraźnym. Pokolenie to jest nie-liczne, bo większość poczwerek zimujących ginie, uchodzi więc zwykle uwagi badacza. Szukając starannie, znajdowaliśmy poszczególne gasienice już od połowy czerwca. Motyle wylęte z poczwerek pierwszej generacji wydają generację

drugą o przewadze poczwerek przewlekłych, występującą masowo w pierwszej połowie sierpnia. Przewaga ilościowa drugiej generacji nad pierwszą powoduje, że w sumie osobniki doraźne stanowią w przyrodzie znacznie niższy odsetek niż w hodowli. Motyle doraźne drugiej generacji mają możliwość wylęgnięcia się tylko w razie długiej i ciepłej jesieni i są opisane w piśmiennictwie jako drugie pokolenie, kiedy w istocie stanowią już trzecie pokolenie motyli w danym roku.

Przedyskutujemy obecnie, o ile wyniki powyższe potwierdzają nasze założenia z roku 1925 i czy tłumaczą mechanizm dwupokoleniowości. Postulowaliśmy czynniki letalne, a co najmniej powodujące niepłodność u homozygot, oraz kolejną zmianę dominacji obu sposobów rozwoju. Analiza wyników hodowli wykazuje wystarczającą zgodność z powyższymi założeniami. Poza tym szukaliśmy dowodów bardziej bezpośrednich: w roku 1938 poddaliśmy obserwacji 52 osobniki o rozwoju doraźnym pokolenia wiosennego. W świetle dotychczasowych wyników możemy przyjąć, że trzecią część wśród nich stanowiły homozygoty, zaś $2/3$ heterozygoty. Kojarząc te motyle w parki, obserwowaliśmy składanie jaj, które u wilczomlecza występuje najpóźniej w trzecim dniu od połączenia. W razie nie złożenia jajek w tym dniu kojarzono inne związki. Ponieważ wilczomleczek żyje 10-14 dni, można było próbę taką powtórzyć raz jeszcze. Motyle, które w trzech kolejnych kombinacjach nie dały jajek, uznawaliśmy za niepłodne. Otóż w populacji naszej na 52 osobniki — 18 okazało się niepłodnymi. Doświadczenie to powtórzono w roku 1939 na jeszcze większym materiale, z podobnym wynikiem. Widzimy przy tym, że homozygotyzm nie dał tu działania letalnego, bo ilość homozygot odpowiada teoretycznie oczekiwanej. Natomiast w miotach, gdzie doraźność jest cechą recesywną, homozygoty doraźne wykazują silną letalność w okresie poczwarki. Dalszym dowodem niepłodności homozygot między sobą jest fakt, uderzający na szkicach tablic genealogicznych: Płodnymi są zawsze dominujące, a więc grupa zawierająca heterozygoty. Recesywne nie dają potomstwa. Pozorny wyjątek stanowi miot A38, w którym potomstwo otrzymano za-

równy od doraźnych jak i od przewlekłych, oraz analogiczny miot N32. W obu tych wypadkach idzie o mioty o niepełnej dominacji, tak, że wśród recesywów były niewątpliwie heterozygoty.

Wreszcie postulat nasz znajduje pośrednie potwierdzenie w pracy Ivesa¹⁾, który u *Drosophila melanogaster* stwierdza istnienie licznych czynników letalnych i wylicza, że homozygoty mają o tyle mniejsze szanse życiowe, iż utrzymanie gatunku musi zależeć głównie od heterozygot.

Więcej kłopotu sprawiła nam zmiana dominacji w kolejnych pokoleniach. Był to najslabszy punkt w konstrukcji, bo zdawało się, że w najlepszym razie dojdziemy do tego, by Weissmanowski „rytm wewnętrzny“ zastąpić równie mało znaczącym „rytmem dominacji“. Nasunęło się jednak tłumaczenie, nadające tej zmienności określone znaczenie, dostępne doświadczalnemu sprawdzeniu. Przyjęliśmy mianowicie, że gen warunkujący latencję rozwija się w niższej temperaturze jako ustępujący, w wyższej jako dominujący. Doświadczenie w tym kierunku przeprowadziliśmy wiosną 1931, kiedyśmy z 306 zimujących poczwarek wydzielili wszystkie nieparzyste numery i w dniu 10 kwietnia poddali ogrzewaniu w termostacie, dochodząc w ciągu kilku dni do 28°, w której to temperaturze poczwarki pozostawały do wylęgu (w maju). Poczwarki o numerach parzystych przetrzymano w lodówce do końca maja, po czym w temperaturze pokojowej pozwolono im dokończyć rozwoju w ciągu czerwca. Mieliśmy w obu grupach materiał idealnie jednorodny, bo numery dawane były kolejno w miarę zapoczwarczania. Potomstwo pierwszej grupy składało się z 43 doraźnych i 110 przewlekłych, wykazując zupełną prawie dominację cechy latencji. Potomstwo grupy drugiej składało się ze 109 doraźnych i 7 przewlekłych, wykazując nie tylko zupełną recesywność cechy latencji, ale i silniejsze niż zwykle nasilenie wśród jej homozygot cech letalnych. I w tym wypadku współczesne piśmiennictwo dostarcza nam

¹⁾ Genetics 30. 1945. Cyt. wedle An. Rev. Physiol. VIII. 1946, str. 31—32.

analogii: C. Stern¹⁾ wykazał u *Drosophila melanogaster*, że gen „Ci“ (*cubitus interruptus*) jest recesywny w 25°, lecz częściowo dominujący w 14°. Tak więc zarówno doświadczenia jak i analogie przemawiają za słusnością obu naszych założeń.

W jakim kierunku powinny iść zmiany, żeby doprowadzić dwupokoleniowość niezupełną u wilczomlecza do zupełnej, jaką widzimy np. u bielinków lub *Araschnia*? Nasuwają się tu trzy warunki: Po pierwsze: czynniki letalne powinny objąć praktycznie wszystkie homozygoty recesywne — po drugie: dominacja naprzemienna musi być całkowita. Te dwa warunki wystarczają, by zapewnić regularną zmianę pokoleń. Zresztą nawet u *Araschnia*, u której zmiana pokoleń obejmuje nie tylko długość rozwoju, ale również wielkość i ubarwienie motyla, mechanizm ten nie działa z absolutną pewnością. Weissman bowiem stwierdza, że w pokoleniu jesiennym, które powinno dać bez wyjątku formę *levana* o rozwoju przewlekłym, prawie zawsze zjawiają się poszczególne egzemplarze *prorsa* o rozwoju doraźnym.

Trzecim wreszcie istotnym warunkiem, który by dopiero zmienił dwupokoleniowość warunkową na bezwzględną jest przyspieszenie rozwoju, wyrażające się zmniejszeniem wartości „constans“ we wzorze Bluncka²⁾. W ten sposób wartość graniczna temperatury, powyżej której rozwój doraźny jest dopiero możliwy, a która obecnie wynosi 20°, uległby obniżeniu. Tego rodzaju tendencję stwierdziliśmy³⁾ w naszych hodowlach pod działaniem stosowania wyższej temperatury, począwszy już od wyklucia z jajka.

Widzimy więc, że badania nasze wykazały u wilczomlecza działanie wszystkich postulowanych mechanizmów, prowadzących do regularnej dwupokoleniowości. Dowodzą

¹⁾ Genetics 28. 1943. Cytuje wedle Annual Rev. of Physiol. VIII 1946, str. 17.

²⁾ Blunck, H., Die Entwicklung von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. 121, 173—391. 1923.

³⁾ Heller J.; Z. vergl. Physiol. 11. 1930, str. 451.

zatem, że zjawisko to da się zupełnie pogodzić z prawami dziedziczności, których pozornie stanowi zaprzeczenie.

Instytut Zoologiczny Uniwersytetu Wrocławskiego

Zakład Fizjologii Zwierząt — Kierownik Prof. Dr Józef Heller

Summary

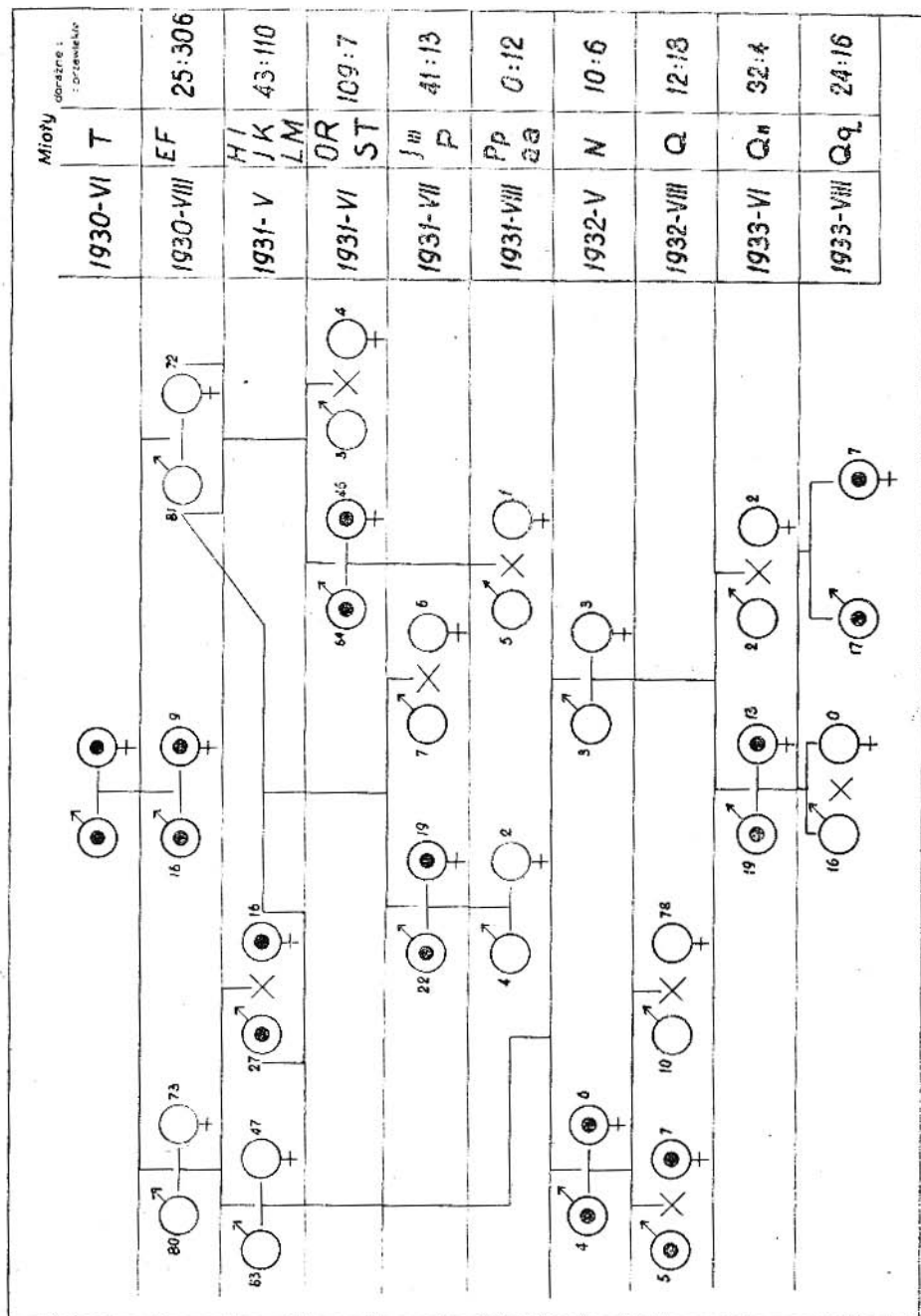
In the hawk-moth the pupal stage lasts about 300 days including winter-diapausis. Some individuals however perform the metamorphosis in 2-3 weeks. The development modus (rapid or with diapausis) proved to be a Mendelian character.

The present report covers the breeding experiments during 1926—1936 and 1946—1947, including over 60 ponds with 2340 individuals. The percentage of moths with rapid and overwintering development is presented in the table I together with 3 other types forming only 5% of the whole population. In the table II and III are collected the results of inheritance of the development modus from parents with resp. rapid and overwintering pupal stage. In the descendance of the first — diapausis is a dominant character, in the other a recessive one. This rhythmic change in dominance is conditioned by the temperature during the pupal development.

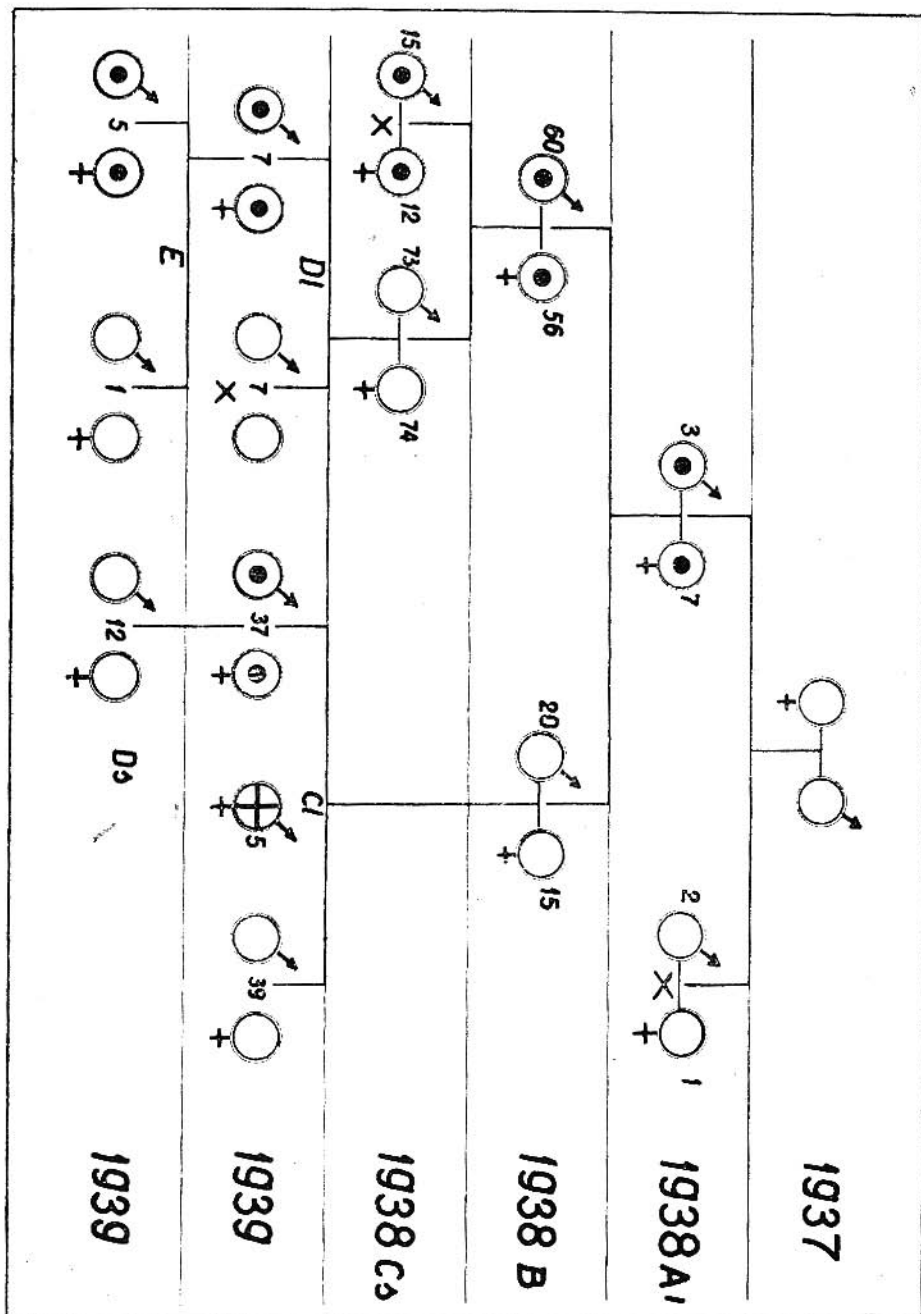
The separation of „pure lines“ proved to be impossible owing to infertility of homozygotes.

The authors interpret these findings as a „facultative bivoltinism“ in the hawk-moth, giving a second generation in temperatures over 20°, which is the lower limit for the rapid development in this species. **The regular bivoltinism is thought to be conditioned through the same mechanism in accordance with the rules of Genetics**, supposing the homozygosity being a lethal character and assuming a lower temperature as the threshold for the rapid development.

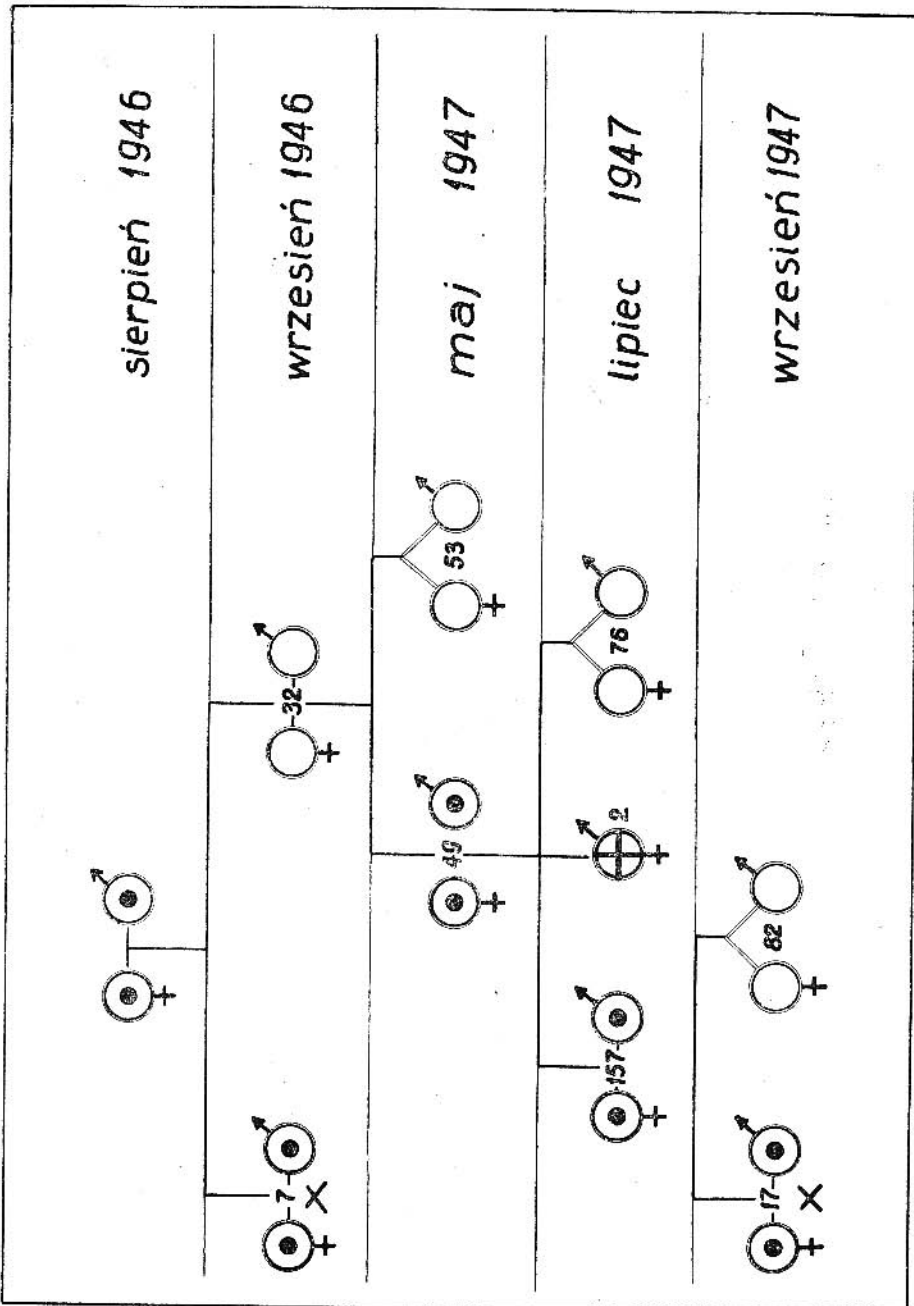
Tab. V.



Tab. VI



Tab. VII.



J. Heller et cons. Dwupokoleniowość a dziedziczność.

Znaki : Signatures :

Kółka z punktem: Motyle o rozwoju doraźnym.

Kółka puste: Motyle o rozwoju przewlekłym.

Kółka z krzyżem: Motyle o rozwoju opóźnionym.

Liczby przy kółkach podają ilość indywiduów.

Circles with black centre: Moth with rapid development.

Circles without black centre: Moth from overwintering pupae.

Circles with cross: Moth with delayed development (without diapause).

Numbers attached to the circles: Number of individuals.