

POLYPLOIDIAN MERKITYKSESTÄ.

Eeva Therman-Suomalainen.

Maatalouskoelaitoksen puutarhaosasto, Piikkiö.

Saapunut 1. 9. 1948

Polyplloidilla tarkoitetaan, kuten tunnettua, eliötä, jonka somaattinen kromosomisto sisältää useampia kuin kaksi perusannosta kromosomeja. Jo v. 1917 kuuluisa tansk. perinnöllisyystieteilijä ja sytologi WINGE kiinnitti huomiota polyplloidian yleisyyteen kasvikunnassa ja lausui samalla ennustuksen, että polyplloidiaa tultaisiin tapaamaan varsinkin risteytymillä, koska niiden parittomilla kromosomeilla samanlaisen parin tarve saisi aikaan kromosomiston kaksinkertaistumisen. Vaikka tämä teleologinen väite ei sellaisenaan pidäkään paikkaansa, on huomattu, että risteytymillä todellakin usein esiintyy polyplloidiaa, mikä kuitenkin luonnollisesti johtuu siitä, että kromosomiston kaksinkertaistumisella useinkin on edullinen vaikutus niiden elinkykyyn ja erityisesti fertiilisyyteen.

Kuta enemmän kromosomilukuja on määritetty, sitä ilmeisemmäksi polyplloidian osuus kasvien evoluutiossa on käynyt. Eläinkunnassa polyplloidiaa sen sijaan esiintyy vain eräissä harvoissa poikkeustapauksissa. Eri tekijöiden laatimista kromosomilukulistoista voidaan nähdä, että noin puolella kukkakasveista on kromosomiluku, joka on jonkin lähisukuisen muodon luvun kerrannainen, ja esim. *Graminaceae*-heimon lajeista kaksi kolmannesta on polyplloideja. Lisäksi vielä erittäin monet kromosomiluvut, jotka eivät ole tasalukuisia kerrannaisia, ovat ilmeisesti syntyneet kahden eri kromosomiluvun sisältäneen lajin risteytymisen jälkeen tapahtuneesta kromosomiston kaksinkertaistumisesta. Onpa esitetty ajatus, että polyplloidialla olisi osuutensa kaikkien kymmentä korkeampien haploidisten kromosomilukujen synnyssä. Viimeaikaiset tutkimukset, jotka ovat kohdistuneet sekä luonnossa syntyneisiin että keinollisesti aikaansaatuihin polyplloideihin, ovat avanneet aivan uusia näköaloja polyplloidien synnyn ja sytogeneettisen rakenteen ymmärtämiselle sekä johtaneet erilaisten polyplloidisten muotojen merkityksen uudelleenarviointiin.

Useimmissa näitä kysymyksiä käsittelevissä tutkimuksissa polyplloidit on jaoteltu autopolyplloideihin ja allopolyplloideihin eli amfidiploideihin, jotka termit CLAUSEN, KECK ja HIESEY (1) ovat lyhentäneet muotoon autoplloidit ja alloplloidit

eli amfiploidit. Yksinkertaisin autoploidin syntymistapa on diploidisen eliön kromosomiston kaksinkertaistuminen. Jos yhtä kromosomiannosta merkitään A:lla, on tällaisen autotetraploidin kaava siis AAAA. Lähisukuisten autoploidien muotojen kromosomiluvut muodostavat aritmeettisia sarjoja. Niinpä esim. *Potentilla argentea* esiintyy muodot, joiden kromosomiluvut ovat 14, 28, 35 ja 42, ja *Allium schoenoprasum*illa tavataan luvut 16, 24 ja 32. Autotetraploidia vastaava amfiploidi taas syntyy jonkin diploidisen risteytymän kromosomiston kaksinkertaistuksessa. Jos tällaisen risteytymän kromosomiannoksia merkitään A:lla ja B:llä, on siitä syntyneen amfiploidin kromosomikaava AABB. Tällainen kromosomisto sisältää siis kummankin kantalajin kromosomistot täydellisinä. Jos kantavanhemmillä on yhtä monta kromosomia, muodostavat niistä syntyneiden eriasteisten amfiploidien kromosomiluvut aritmeettisiä sarjoja, muussa tapauksessa eivät. Hyvänä esimerkkinä jälkimmäisestä tapauksesta mainittakoon *Brassica-Sinapis-Raphanus* ryhmän eriasteiset amfiploidit. Kantalajien haploidiset kromosomiluvut ovat *Raphanus sativus* $n = 9$, *Brassica nigra* $n = 8$, *B. oleracea* $n = 9$ ja *B. campestris* $n = 10$. Näiden väliset amfiploidit ovat *Brassica carinata* $n = 17$, *B. juncea* $n = 18$, *B. napus* $n = 19$ ja *Raphanobrassica* $n = 18$. Heksaploidista astetta edustaa kaksi keinollisesti aikaansaattua amfiploidia, joiden haploidiset luvut ovat 27 ja 29.

Usein on kuitenkin hyvin vaikea ratkaista, onko jokin eliö autoploidi vai amfiploidi. Jo teoriassa on mahdotonta esittää täysin päteviä kriteerioita näiden ryhmien erottamiseksi, ja käytännössä asia vielä vaikeutuu syystä, että molempia tyyppiä yhdistävät kaikki mahdolliset välimuodot. Varsinkaan autoploidian tyydyttävä määrittäminen ei ole helppoa. Jos otamme esimerkiksi autotetraploidin, jolla siis pitäisi olla neljä samanlaista kromosomiannosta (AAAA), on ilmeistä, etteivät nämä annokset voi olla täysin identtisiä muuta kuin sellaisessa eliössä, joka on syntynyt homotsygoottisesta diploidista somaattisen kromosomiston kaksinkertaistumisesta. On kuitenkin aivan ilmeistä, ettei autoploidiaa voida rajoittaa näin jyrkästi.

Useat tutkijat ovat koettaneet vetää rajaviivaa autoploidian ja alloplloidian välille sen perusteella, missä määrin eri kromosomiannosten kromosomit ovat homologisia, mikä ilmenee niiden konjugaatiossa kypsymisjakautumisissa. Tätäkin kriteeriota on kuitenkin hyvin vaikeata soveltaa käytäntöön, koska erot kahden kromosomiannoksen välillä voivat olla erittäin monenlaatuisia. Niinpä kaksi kromosomia voi erota toisistaan joko sisältämiensä geenien laatuun tai järjestykseen nähden, joissa tapahtuneet muutokset ovat toisistaan riippumattomia, niin että kaksi kromosomia, jotka ovat geenisisällöltään hyvin erilaisia, voivat rakenteeltaan olla samanlaisia ja päinvastoin. Lisäksi on huomattava, että yksi suuri muutos kromosomin rakenteessa vaikuttaa enemmän kromosomien konjugaatioon kuin useat pienet. Kromosomien konjugaatio on riippuvainen useista muistakin tekijöistä, erityisesti kiasmojen lukumäärästä ja kromosomien koosta, joten sekin on eri tapauksissa hyvin eriarvoinen indikaatio kromosomien homologiasuhteista.

Oman vaikeutensa muodostaa tetraploidiaa suurempi polyploidisuus, jolloin osa kromosomiannoksista, voi olla keskenään homologisia, osa taas toisistaan eroavia. Voimme ajatella heksaploidiset muodot, joiden kromosomistot sisältäisivät

esim. annokset AAABBB, AAAABB tai AABBBCC, ja mitä polyploidisempiin muotoihin tullaan, sitä monimutkaisemmat yhdistelmät ovat mahdollisia. Tällaisten polyploidien kromosomistot ovatkin yleensä toisilta osiltaan autoploidisia, toisilta taas alloplloidisia.

Koska kromosomien konjugaatioon perustuvat polyploidien muotojen jaoittelut ovat näin epävarmoja, CLAUSEN, KECK ja HIESEY (1), ovat biosystemaattisten tutkimustensa pohjalta lähtien (7) esittäneet jaoittelun, jonka ydin lyhyesti esitetynä on seuraava. Autoploideihin kuuluvat kromosomiston moninkertaistuessa saman lajin piirissä syntyneet muodot. Tällaiset lajia pienemmät yksiköt risteytyvät vapaasti keskenään, ja geenien vaihtoa voi tapahtua niiden ja niistä syntyneiden polyploidien kromosomiannosten välillä, ilman että siitä olisi mitään haitallisia seurauksia. Toisen äärimmäisyyden muodostavat tyypilliset amfiploidit, joissa kahden eri lajin koko kromosomistot ovat yhtyneet. Nämä eri lajeilta peräisin olevat kromosomit eivät ole keskenään homologisia eikä niiden välillä voi tapahtua geenien vaihtoa muuta kuin aivan satunnaisesti ja silloinkin jälkeläispolvelle tuhoisin seurauksin. Näitä kahta ryhmää yhdistävät kaikki mahdolliset välimuodot riippuen siitä, missä määrin geenien vaihtoa voi tapahtua eri kantavanhemmilta peräisin olevien kromosomistojen välillä. On kuitenkin huomattava, että toisaalta tyypilliset autoploidit ja toisaalta tyypilliset amfiploidit ovat polyploideista menestyvimpiä sekä fertiilisyyteensä että jälkeläispolvien vakiolaatuisuuteen nähden.

STEBBINS (6) yhtyy suurin piirtein tähän jakoon, autopolyploidien ja allopolyploidien hänen järjestelmässään vastatessa edelläesitettyjä autoploideja ja amfiploideja. Välittävänä ryhmänä STEBBINSillä ovat osittaiset allopolyploidit, joilla eri kantavanhemmilta peräisin olevat kromosomistot ovat osittain homologisia. Siksi tämän ryhmän polyploideilla osa kromosomeista muodostaa multivalentteja ryhmiä kypsymsjakautumisissa, eri kromosomistojen välillä tapahtuu geenien vaihtoa, ja tästä seurauksena ominaisuudet hajaantuvat jälkeläispolvissa. STEBBINS on kuitenkin sitä mieltä, että juuri tämä hajaantuminen, jonka tuloksena syntyy suuri joukko uusia muotoja, luo arvokasta aineistoa, jonka pohjalla luonnollinen ja myöskin ihmisen harjoittama keinollinen valinta voi toimia.

CLAUSEN, KECK ja HIESEY (1) ovat esittäneet erinomaisen, kriittillisen yleiskatsauksen niistä polyploidia-tapauksista, jotka ovat tarkemmin tutkittuja. Eriytyisen mielenkiintoisia ovat ne tapaukset, joissa oletetuista kantavanhemmista keinollisesti on onnistuttu syntetisoimaan jokin luonnossa tavattava amfiploidi. Tällaisista mainittakoon esimerkkinä vain *Galeopsis tetrahit*, *Phleum pratense*, *Brassica napus* ja *Madia citrigracilis*.

Näiden tutkimusten tuloksena ovat käsitykset eri polyploidien suhteellisesta merkityksestä kasvien evoluutiossa muuttuneet siten, että autoploidian osuus aste asteelta on käynyt yhä vähäisemmäksi alloplloidian tärkeyden käydessä vastaavasti yhä ilmeisemmäksi. Tämä ei merkitse sitä, etteikö autoploidia olisi yleinen ilmiö, sillä onhan aivan ilmeistä, että lukemattomista kasvilajeista on luonnossa olemassa autoploidisia muotoja. Niiden merkitys evoluutiolle ei kuitenkaan ole erityisen suuri kahdestakaan syystä. Erittäin monet niistä ovat martoja ja lisääntyvät apomiktisesti tai muuten kasvullisesti, usein erittäin tehokkaastikin. Ne ovat kuitenkin

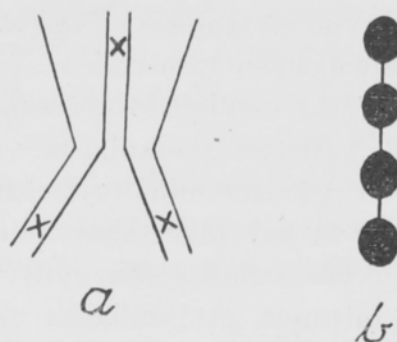
poissuljettuja jatkuvasta kehityksestä, koska suvullisessa lisääntymisessä tapahtuva ominaisuuksien uudelleen ryhmittymisen sekä näin syntyviin uusiin muotoihin kohdistuva valinta puuttuvat. Tällaiset kasvit ovat tavallaan kiteytyneitä muotoja, joista kehitys ei kulje enää eteenpäin (4). Vaikka niiden edustama genotyyppi nykyoloissa voi olla hyvinkin edullinen ja menestyvä, eivät ne olosuhteiden muuttuessa pysty mitenkään mukautumaan, ja häviävät tällöin elämäntaistelussa kehityskykyisempien muotojen tieltä.

Toinen seikka, joka vähentää autoploidian merkitystä, on se, että kokeellisesti on huomattu autoploidien ominaisuuksiltaan hyvin vähän eroavan diploidisista vanhemmistaan. Usein ne ovat suurikokoisempia ja rehevämpiä tai ainakin niiden solut sekä monet elimet ovat suurempia kuin diploidisten kasvien vastaavat osat. Ei kuitenkaan puutu esimerkkejä siitäkään, että autoploidit voivat olla pienempiä ja vähemmän elinkykyisiä kuin diploidiset kantamuodot.

Autoploidisten kasvien martouteen on olemassa useita eri syitä. »Parittomat» polyploidit, kuten triploidit ja pentaploidit, ovat yleensä martoja, koska kypsymisjakautumisissa syntyvät gameetit saavat eri määrät kromosomeja. Myöskin »parilliset» polyploidit ovat usein martoja samasta syystä. Niiden homologiset kromosomit muodostavat multivalentteja ryhmiä, jotka jakautuvat epätasaisesti. DARLINGTONIN (2) mukaan tämä olisikin tärkein syy polypluideissa ilmenevään martouteen. On kuitenkin käynyt yhä ilmeisemmäksi, että tähän ilmiöön vaikuttavat muutkin, jopa edellistä tärkeämmät tekijät. Niinpä STEBBINS (6) useiden esimerkkien perusteella esittää seuraavat syyt autoploidien martouteen. Kromosomit voivat kypsymisjakautumisten anafaaseissa jakautua epätasaisesti myös fysiologisista tekijöistä riippuen. Lisäksi erilaiset lähemmin tuntemattomat geneettis-fysiologiset tekijät voivat aiheuttaa martoutta, vaikka kypsymisjakautumiset olisivat jokseenkin säännöllisiä.

Vaikka polyploidisessa muodossa olisi useitakin täysin homologisia kromosomeja, riippuu kuitenkin monesta tekijästä, muodostavatko ne kypsymisjakautumisessa multivalentteja vai ei. Ottakaamme esimerkiksi autotetraploidi, jolla kutaakin kromosomia on neljä kappaletta. Kypsymisjakautumisen tsygoteeni-asteessa kussakin pisteessä vain kaksi homologista kromosomia konjugoit keskenään, eri kohdissa kuitenkin kaksi eri kromosomia. Kromosomi ei siis konjugaatiossa toimi yhtenä yksikkönä, vaan sen eri osat konjugoivat toisistaan riippumatta. Konjugaatio neljän kromosomin kesken voi alkaa useammasta kohdasta ja jatkua, kunnes ne ovat mahdollisimman täydelleen yhtyneet kaksittain. Tämän ns. pairing block-teorian valossa (3) on ilmeistä, että neljän kromosomin täytyy, muodostaakseen tetravalentin, lähteä yhtymään ainakin kolmesta kohdin sekä vaihtaa paria vähintään kahdesti (kuva 1). Muussa tapauksessa syntyy vain pienempiä kromosomiryhmiä. Jotta tsygoteeni-asteessa konjugoituneissa kromosomit eivät myöhemmin irtoaisi toisistaan, täytyy konjugoituneissa kromosominosissa tapahtua tekijäinvaihto, ts. täytyy muodostua kiasma. Jotta tuloksena olisi tetravalentti, täytyy siis ilmeisesti muodostua vähintään kolme kiasmaa. Samalla tavoin voidaan päätellä, minkä edellytysten vallitessa tetravalenttia suuremmat multivalentit voivat muodostua. Yleisenä sääntönä voidaan pitää, että suurikromosomisilla

Kuva 1. Yksinkertaisin mahdollinen tetravalentti kaavamaisesti.
 a. Tsygoteeni-asteessa neljä kromosomia on alkanut konjugoida kolmesta kohdin. Paikat, joihin kiasmat muodostuvat on merkitty ristillä. b. Sama tetravalentti metafasi-asteessa. Kromosomit ovat spiraloituneet, ja kiasmat siirtyneet kromosomien päihin.



eliöillä kromosomit alkavat konjugoida useammasta kohdin, ts. pairing block'eja on enemmän, ja myös kiasmoja syntyy useampia. Suurikokoiset kromosomit muodostavat näinollen yleensä helpommin multivalentteja kuin pienikokoiset.

Edelläesitetyt tekijät ovat vaikuttamassa myös niissä polyploideissa, joiden kromosomiannokset eivät ole täysin homologisia. Jos meillä on diploidinen risteytymä, jonka eri vanhemmilta peräisin olevat kromosomiannokset A_1 ja A_2 ovat sängen suuressa määrin mutta ei kuitenkaan täysin homologisia, niin osittain homologiset kromosomit muodostavat kypsymisjakautumisissa bivalentteja, ja jakautumiset ovat muutenkin suhteellisen säännölliset. Kypsymisjakautumisten säännöllisyydestä huolimatta tällaisilla diploidisilla risteytymillä usein esiintyvä martous johtuu suurimmalta osaltaan siitä, että vanhempien vastaavat kromosomit eroavat toisistaan useiden pienien rakennemuutosten puolesta, jotka eivät kuitenkaan estä niitä konjugoimasta keskenään. Tekijäinvaihdon seurauksena syntyy kromosomeja, joissa toiset osat ovat kaksinkertaistuneet, toiset taas puuttuvat kokonaan, minkä johdosta niitä sisältävät gameetit eivät ole elinkykyisiä (5). Kun tällaisessa diploidisessa risteytymässä tapahtuu kromosomiston kaksinkertaistuminen, on syntyvän amfiploidin kromosomisto $A_1A_1A_2A_2$, jossa jokaisella kromosomilla on täysin samankaltainen pari. Vaikka A_1 - ja A_2 -kromosomiannoksiin kuuluvat kromosomit konjugoivat diploidisessa risteytymässä, eivät ne tee sitä enää tetraploidisessa, vaan kukin kromosomi muodostaa bivalentin samanlaisen parinsa kanssa. Tämä ilmiö on hyvin ymmärrettävä edelläesitetyn pairing block-teorian valossa. Kahdella rakenteellisesti täysin samankaltaisella kromosomilla on paljon suurempi mahdollisuus alkaa konjugoida useammasta kohdin tsygoteeni-asteessa ja yhtyä pitkin pituuttaan kuin vain osittain samanlaisilla kromosomeilla. Luonnollisesti jälkimmäisessä tapauksessa joskus voi syntyä multivalentti, mikä kuitenkin on sitä harvinaisempaa, kun enemmän A_1 - ja A_2 -kromosomiannoksiin kuuluvat vastaavat kromosomit eroavat toisistaan.

Kahden kromosomiston yhtyminen, jonka tuloksena amfiploidi syntyy, voi tapahtua useammalla tavalla. Kaksi autoploidista muotoa voi risteytyä, jolloin syntyvä risteytymä on suorastaan amfiploidi. Toinen mahdollisuus on, että kahden lajin diploidisessa F_1 -polven risteytymässä tapahtuu somaattisen kromosomiston kaksinkertaistuminen, ja kaksinkertaisen kromosomiston sisältävä solu on alkuna amfiploidisen verson syntymiselle. Yleisin amfiploidin muodostumistapa näyttää kuitenkin olevan se, että F_1 -polven diploidisessa risteytymässä epäsäännöllisten kypsymisjakautumisten tuloksena esiintyy redusoitumattomia gameetteja, joiden

yhtymisen tuloksena on amfiploidi. On huomattava, että jos viimeksimainitussa tapauksessa gameettien syntyessä on tapahtunut tekijäinvaihtoa eri kantalajeista peräisin olevien kromosomien välillä, amfiploidin neljä kromosomiannosta eivät ole parittain samanlaisia, vaan kaikki neljä eroavat jossain määrin toisistaan.

Aikaisemmin kuviteltiin, että minkä tahansa marron risteytymän kromosomiston kaksinkertaistuminen kuin ihmeen kautta saisi aikaan lisääntymis- ja elinkykyisen amfiploidin syntymisen. Keinollisten amfiploidien luominen on kuitenkin osoittanut, että tällaiset muodot yhtä usein ovat heikkoja ja elinkyvyttömiä kuin voimakkaita ja fertiilejä. Jos koetamme määritellä, mitkä edellytykset vaaditaan menestyvän amfiploidin syntymiselle, on ensiksi huomattava, että diploidisen F_1 -risteytymän, josta amfiploidi syntyy, täytyy olla voimakas ja elinkykyinen. Jolleivät kantalajien kromosomistot toimi sopusointuisena fysiologisena kokonaisuutena diploidissa, ei ole paljon toivoa, että ne tekisivät sen tetraploidissakaan. Toisena ryhmänä ovat ne tekijät, jotka määräävät amfiploidin fertiilisuuden. Eri eliöissä on voitu osoittaa olevan genejä, jotka suorastaan säätelevät kromosomien konjugaatiota ja täten kypsymisjakautumisten kulkua. Yleisesti ottaen voidaan kuitenkin sanoa, että nämä ilmiöt riippuvat kromosomien homologiasuhteista. Kuten edellä esitettiin, on ilmeistä, että kypsymisjakautumiset ovat säännöllisimpiä muodoissa, joissa eri kantavanhemmista peräisin olevat kromosomistot ovat siksi vieraita toisilleen, ettei niiden välillä tapahdu mitään konjugaatiota, vaan tämä rajoittuu samalta vanhemmalta peräisiin oleviin kromosomeihin, jotka muodostavat bivalentteja. Tällaisissa tapauksissa erilaatuiset kromosomistot säilyttävät identtiteettinsä, eikä myöskään jälkeläistössä tapahdu ominaisuuksien hajaantumista, mikä tietenkin estäisi pysyvän uuden kasvimuodon syntymisen. Uudet amfiploidit eivät useinkaan alussa täytä näitä vaatimuksia, mutta kun valinta—luonnollinen tai keinollinen—on usean sukupolven aikana tehnyt tehtävänsä, vakioituvat amfiploidit vähitellen diploidien kaltaisiksi. Lyhyesti esitettynä ovat siis tärkeimmät edellytykset menestyvän amfiploidin muodostumiselle seuraavat. Kantalajien täytyy olla siksi läheisiä sukulaisia, että niiden kromosomistot voivat toimia fysiologisena kokonaisuutena. Toiselta puolen taas niiden täytyy olla siksi vieraita toisilleen, etteivät eri vanhemmilta peräisin olevat kromosomit konjugoit amfiploidin kypsymisjakautumisissa. Nämä ehdot täyttävistä amfiploideista mainittakoon vain jo suorastaan klassillisiksi käyneet esimerkit *Triticale*, *Raphanobrassica*, *Nicotiana tabacum* ja *Primula kewensis*. Viimeksimainituilla kuitenkin tapahtuu jälkeläispolvissa jonkin verran ominaisuuksien hajaantumista.

Kuta perusteellisemmin eri polyploidien sytogeneettiset ominaisuudet on saatu selvitettyksi, sitä ilmeisemmäksi risteytymisen osuus niiden syntymiselle on käynyt. Monet aikaisemmin selvinä autopolyploideina pidetyt lajit ovatkin näin osoittautuneet eriasteisiksi amfiploideiksi. Täten STEBBINSIN (6) mukaan seuraavat kasvilajit, joiden aikaisemmin katsottiin edustavan tyypillistä autoploidiaa, ovat alkuperältään amfiploideja: *Zea perennis*, *Dactylis glomerata*, *Biscutella laevigata*, *Vaccinium uliginosum* ja *Empetrum hermaphroditum*. Ainoaksi varmaksi suvullisesti lisääntyväksi autoploidiksi jäisi hänen mukaansa näin ollen *Galax aphylla*, joka on sukunsa ainoa laji.

On todettu, että monivuotisten kasvien joukossa on suhteellisesti paljon enemmän polyploidisia muotoja kuin yksivuotisissa. Tämä onkin helposti ymmärrettävää, koska monivuotinen kasvi, varsinkin jos se vielä pystyy lisääntymään jollain tehokkaalla kasvullisella tavalla, voi paljon helpommin läpäistä ne martousvaiheiden »pullonkaulat», jotka aina liittyvät amfiploidin syntyyn. Sekä diploidisten lajien risteytymistä että aluksi usein kromosomiston kaksinkertaistumistakin seuraa yleensä huomattavasti pienentynyt fertiilisyys, joka kuitenkin useimmiten vähitellen paranee amfiploidin jälkeläispolvissa.

Jo kauan on ollut vallitsevana käsitys, että polyploidiset kasvit ovat sekä ilmastollisesti että muissakin suhteissa kestävämpiä kuin diploidiset. Tätä on pidetty jopa niin itsestään selvänä, ettei asian ole katsottu tarvitsevan mitään tarkistusta. Pohjan tälle ajatukselle ovat luoneet varsinkin saks. TISCHLERIN koulukunnan tutkimukset, jotka on suoritettu siten, että erilaisten alueiden kasvistoa on verrattu toisiinsa määrittämällä kustakin mahdollisimman monen kasvilajin kromosomiluvut. Onkin osoittautunut, että kasveille epäedullisilla, kuten pohjoisilla ja kylmillä seuduilla, esim. Islannissa ja Fär-saarilla, kasvistosta on suurempi prosenttimäärä polyploideja kuin Schlesvig-Holsteinissa. Tällaiset tilastolliset tutkimukset eivät kuitenkaan anna kuvaa polyploidien ja niiden diploidisten sukulaisten todellisista suhteista, mikä parhaiten saadaan vertaamalla jotain yksityistä polyploidia ja sen kantalajeja toisiinsa. Tällä tavoin suoritettut vertailut ovat osoittaneet, ettei voida lausua mitään yleistä sääntöä polyploidien luonteesta, vaan suhteet ovat kussakin yksityistapauksessa erilaisia. Autoploidit eivät useimmiten levinneisyydeltään enempää kuin muiltakaan ominaisuuksiltaan eroa diploidisista kantalajeistaan. Mitä amfiploideihin tulee, on kahden lajin kromosomiston yhtyminen eräissä tapauksissa tehnyt niille mahdolliseksi levitä paljon laajemmalle kuin kumpikaan vanhemmista. Esimerkkeinä tällaisista erittäin menestyksellisistä amfiploideista voidaan mainita *Galeopsis tetrahit*, *Phleum pratense*, *Spartina townshendii*, *Poa annua* ja *Rumex acetosella*. Toisaalta taas on olemassa esimerkkejä siitä, että amfiploidi on levinnyt vain sellaisille alueille, joiden olosuhteet ovat vanhempien levinneisyysalueiden keskiväliltä. Tällainen levinneisyys on amer. amfiploideilla *Artemisia douglasi* ja *Iris versicolor*. Kolmannen ryhmän muodostavat amfiploidit, joiden on onnistunut vallata vain aivan pieni alue vanhempien alueiden keskivaiheilta. Näistä mainittakoon amer. muodot *Pentstemon neotericus* ja *Madia citrigracilis*. Mitä polyploidisten muotojen suurempaan arktisuuteen tulee, on todettu, että esim. diploidinen *Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum* on arktisten ja alpiinisten seutujen asukas, kun sen sijaan sen oletettu tetraploidinen muoto on lämpimämpien seutujen kasvi. Samoin *Campanula rotundifolia*sta tavataan Grönlannissa pieni diploidinen muoto, eur. kissankellojen ollessa tetraploideja.

Risteytymisestä riippumattomia kehitystapahtumia, joihin kasvien evoluutio pohjautuu, ovat geenimutaatiot, kromosomien rakenteessa tapahtuvat muutokset, autoploidian muodossa tapahtuva kromosomiston moninkertaistuminen ja lisäksi yksityisten kromosomien suhteellisessa lukumäärässä tapahtuneet muutokset. Kuten aikaisemmin on esitetty, on autoploidian merkitys kehitystapahtumalle sangen

rajoittunut. Autoploidian kauttahan ei synny mitään varsinaisesti uutta, ja sen tärkein merkitys näyttää olevan saman lajin alayksiköiden välisten usein hyvin elinvoimaisten risteytymäyhdistelmien säilyttämisessä. Lisäksi sellaisten lajien autoploidiset muodot voivat risteytyä keskenään, jotka eivät diploideina pysty sitä tekemään. Tällaisissa tapauksissa syntyy usein vaikeasti selvitettäviä muoto-ryhmiä, kuten on asianlaita *Galium*-lajeihin ja amer. *Tradescantia*-lajeihin nähden, joissa diploidien ohella on runsaasti erilaisia autoploideja ja amfiploideja.

Kehitystapahtumia, jotka esiintyvät vain eriasteisilla risteytymillä, ovat geenien ja kromosomien vaihto erilaisten kromosomiannosten välillä sekä kokonaisten kromosomistojen yhteenliittyminen amfiploideissa. Viimeksimainittu on erityisen huomattava, koska silloin usein yhdellä iskulla syntyy uusi, fertiili, tasalaatuaisia jälkeläisiä synnyttävä laji, joka lisäksi on geneettisesti eristetty sekä vanhemmistaan että muista lähisukuisista lajeista. Mitään varsinaisesti uutta luova tekijä ei amfiploidiakaan kuitenkaan ole. Sen avulla vain jo olemassaoleva geneettinen aines ryhmittyy uusilla tavoilla ja ikäänkuin valautuu uusiin muotteihin avaten täten evoluutiolle uusia uria.

Amfiploidian yleisyys kasvikunnassa antaa kasvien evoluutiolle oman erikoisleimansa. Eri eliöryhmien kehitystä on tapana esittää fylogeneettisten sukupuiden avulla, joiden haarautuminen esim. eläimillä on kaksijakoista. Amfiploidian esiintyminen tekee kuitenkin tällaisen sukupuun rakenteen verkkomaiseksi, koska toisistaan eronneet sukupuun haarat yhtyvät jälleen amfiploidin muodostuessa. Suvuttomasti lisääntyvät polyploidit sen sijaan ovat sukupuussa päätyviä haaroja, joista kehitys ei jatku eteenpäin. Useiden kasviryhmien systemaattinen kriittisyys johtuu juuri niiden verkkomaisesta kehityksestä. On ilmeistä, että esim. suvuille *Rumex*, *Thalictrum*, *Mentha*, *Salix* ja *Rubus*, joissa suurin osa lajeista on polyploidisia, ovat ominaisia juuri tällaiset verkkomaiset suhteet. Samoista syistä johtuvat ne vaikeudet, joita on kukkakasvien yleisessä systemaattisessa jaoittelussa. Koska useilla suvuilla, jopa heimoilla, jotka muuten ovat huomattavan erilaisia, voi olla yhteisiä geenejä, riippuu usein jaoittelijan mielivallasta, mikä ominaisuus otetaan jakoperusteeksi. Erinomainen esimerkki tällaisesta sukukompleksista ovat suvut *Triticum*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Haynaldia*, *Secale*, *Elymus*, *Hordeum* ja *Sitation*, joista *Triticumilla* ja *Aegilopsilla* on kokonaisia yhteisiä kromosomiannoksia, ja muilla taas eri suhteissa yhteisiä kromosomeja ja geenejä.

On ilmeistä, että näillä tuloksilla on mitä tärkein merkitys myöskin käytännölliselle kasvinjalostukselle. Se optimistinen käsitys, että kromosomiston monikertaisuus sinänsä saisi aikaan ihmeellisten uusien kasvimuotojen syntymisen, käsitys, joka pääsi valtaan, kun kolkisiin avulla melkein vapaasti voitiin ruveta kehittämään polyploideja, on myöhempien kokemusten valossa osoittautunut vääräksi. Parhaat tulokset tällä menetelmällä on saavutettu kasvilajeilla, joita on mahdollista lisätä suvuttomasti. Tällaisia ovat varsinkin monet puutarhakasvit, kuten hedelmäpuut, marjapensaat, mansikka- ja perunalajikkaet sekä huomattava osa koristekasveista. Näihin nähden kasvinjalostuksen tehtävät ovat sikäli yksinkertaisia, että useimmiten tarvitsee vain luoda uusi kasvullisesti menestyksellinen kasvimuoto, esim. polyploidi tai risteytymä, ilman että tarvitsee kiinnittää huomiota kypsymis-

jakautumisten säännöllisyyteen tai ominaisuuksien hajaantumiseen jälkeläispolvissa. Suvullisesti lisääntyviä kasvilajeja jalostettaessa ei autoploidien ja amfiploidien ominaisuuksiin ja merkitykseen kohdistettuja tutkimuksia sen sijaan voi jättää huomioonottamatta. Samoin kuin luonnollisen evoluution kannalta amfiploidit ilmeisesti ovat tärkeimpiä kasvinjalostuksellekin. Nekin ovat kuitenkin harvoin käyttökelpoisia syntyvaiheessaan, ja useimmiten vasta jatkuvalla valinnalla ja määrätietoisella jalostuksella saadaan niistä kehittymään uusia viljelyskasveja.

KIRJALLISUUS.

- (1) CLAUSEN, J., KECK, D. D. ja HIESEY, W. M. 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy, with examples from the *Madinae*. Carnegie Inst. Washington Publ., 564, p. 1—174.
- (2) DARLINGTON, C. D., 1937. Recent advances in cytology. London, 2. pain.
- (3) KLINGSTEDT, H., 1937. On some tetraploid spermatocytes in *Chrysochraon dispar.* (Orth.). Mem. Soc. F. Fl. Fenn., 12, p. 194—209.
- (4) OKSALA, T., 1947. Apomiksi, sen synty ja merkitys. Luonnon Tutkija, 51, p. 38—44.
- (5) STEBBINS, JR., G. L. 1945. The cytological analysis of species hybrids. II. Bot. Rev., 11, p. 463—486.
- (6) ——— 1947. Types of polyploids: their classification and significance. Adv. Genetics, 1, p. 403—429.
- (7) VAARAMA, A., Systematiikka ja biosystematiikka. Arc. Soc. Vanamo (painossa).

SUMMARY.

THE ROLE OF POLYPLOIDY.

By

EEVA THERMAN-SUOMALAINEN

State Horticultural Institute, Piikkiö.

The paper is a survey on the role played by polyploidy in the evolution of plants. The different classifications of polyploids are discussed, and the greater importance of allopolyploidy as an evolutionary factor as compared with autopolyploidy is stressed.