

ELŻBIETA KUTA, LESŁAW PRZYWARA

## BADANIA CYTOLOGICZNE NAD MSZAKAMI. II CYTOLOGICAL INVESTIGATION ON BRYOPHYTES. II

W poprzednim artykule omówione zostały techniki cytologiczne stosowane w badaniach nad mszakami oraz liczby chromosomów występujące w tej grupie roślin [21].

Niniejszy artykuł poświęcony jest zagadnieniom analizy kariotypu u *Bryophyta*.

### Analiza kariotypu

Analiza kariotypu ma dzisiaj ogromne znaczenie w badaniach nad mechanizmami ewolucji wszystkich organizmów żywych. Przy zastosowaniu najnowszych metod możliwe jest ustalenie przyczyn zmian strukturalnych chromosomów, co z kolei pozwala określić kierunki różnicowania się kompleksów chromosomowych w różnych grupach. Metoda ta niekiedy jest niezbędna w rozstrzygnięciu problemów taksonomicznych w wysoce skomplikowanych jednostkach systematycznych, przy ustalaniu pochodzenia form poliploidalnych i mieszańcowych. Obecnie w badaniach nad kariotypem stosowane są techniki różnicowego barwienia chromosomów [16] oparte na analizie wewnętrznej struktury chromosomów. Metody te pozwalają na precyzyjne ustalenie par chromosomów homologicznych, nawet w przypadkach wysoce symetrycznych kariotypów, gdzie nie było to możliwe przy użyciu metod klasycznych. Podczas gdy nowe techniki barwienia były już, począwszy od lat siedemdziesiątych, stosowane dla roślin wyższych, w przypadku mszaków posługiwano się jeszcze metodami klasycznymi. Z historycznego punktu widzenia duże zasługi w badaniach nad kariotypem mszaków ma szkoła japońska reprezentowana przez S. Inoue, Ono, Tatuno i Yano, działająca intensywnie w latach 1941—79 [36]. Przy opisywaniu morfologii chromosomów posługiwali się oni terminologią wspólną dla wszystkich organizmów, opartą na położeniu centromeru [17, 22], oznaczając chromosomy metacentryczne jako V, akrocentryczne J i telocentryczne I. Technika Giemsa C-banding po raz pierwszy została zastosowana do badań nad

mszakami przez Newton [26, 27, 28, 29] i są to do chwili obecnej jedyne doniesienia o stosowaniu metod różnicowego barwienia w tej grupie roślin.

Analiza kariotypu ma duże znaczenie w badaniach cytologicznych nad mszakami, gdyż pozwala na dokładną analizę lokalizacji heterochromatyny, chromosomów płci, m-chromosomów i dodatkowych chromosomów, struktur charakterystycznych dla kompleksów chromosomowych wielu gatunków. Ponadto coraz częściej podkreślana jest waga tych badań przy interpretacji i wyjaśnianiu związków na wszystkich poziomach taksonomicznych.

Istnieje potrzeba kompleksowych badań obejmujących obok metod taksonomicznych również analizę kariotypu i zachowanie się chromosomów w mejozie [19]. Dotyczy to szczególnie rodzin czy rodzajów, w obrębie których występują skomplikowane problemy cytologiczne związane z procesami poliploidalności i pojawienie się aneuploidalnych ras chromosomowych. Przykładem takiej grupy może być rodzina *Pottiaceae*, charakteryzująca się szerokim zasięgiem występowania i największym wśród mchów zróżnicowaniem kariologicznym. Dla *Tortula muralis* podawano około 15 liczb zarówno euploidalnych jak i aneuploidalnych, od  $n = 13 + m$  do  $n = 66$  [11]. Tak ogromna różnorodność w liczbach chromosomów u tego samego gatunku może być wynikiem błędnych ustaleń, zwłaszcza jeżeli większość z nich pochodzi z badań nad mejozą.

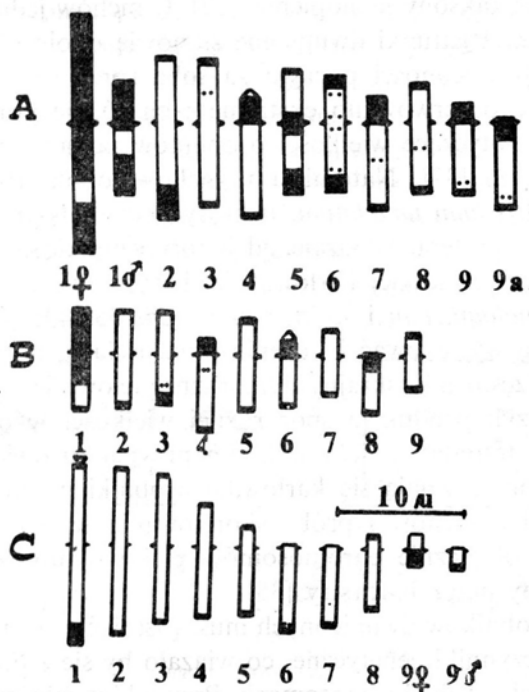
Nieliczni badacze podejmowali próby takich kompleksowych badań nad określonymi grupami mszaków. Pionierskie są prace Lowry'ego [24] nad *Mniaceae*; z późniejszych na uwagę zasługują opracowania: Wigh [50, 51] i Mc Adam [25] nad *Brachytheciaceae*, Inoue i Iwatsuki [15] nad *Rhizogonium* z Japonii czy Ono [31, 32, 33], Bowers [8] i Koponen [20] nad *Mniaceae*.

W badaniach nad wątrobowcami analiza kariotypu ma szczególne znaczenie ze względu na to, iż grupa ta wydaje się być jednolita pod względem cytologicznym i same tylko ustalenia liczb chromosomów nie dają obrazu wzajemnych powiązań. Dopiero zastosowanie analizy kariotypu, ale przy użyciu najnowszych technik, pozwoli rozwiązać szereg zagadnień związanych z ewolucją kariotypu. Badania takie są już prowadzone przez Newton [26, 29] nad *Pellia*. Metoda Giemsa C-banding okazała się na tyle precyzyjna, iż nie tylko wykazała wzajemne pokrewieństwa między kariotypami trzech gatunków: *P. epiphylla*, *P. neesiana* i *P. endiviifolia*, ale również przy jej użyciu wykryto po raz pierwszy u mszaków inwersję chromosomową u *P. neesiana*. Natomiast przeprowadzona przez autorkę [29] porównawcza analiza kariotypów *P. endiviifolia* z populacji brytyjskich, japońskich i kanadyjskich wykazała wyraźny cytologiczny polimorfizm u tego gatunku.

## Heterochromatyna

Po raz pierwszy heterochromatynę odkrył Heitz [14] u wątrobowca *Pellia endiviifolia*. Obserwował u tego gatunku w jądrach interfazowych intensywnie barwiące się ciała. Tatuno [47] twierdził, iż w haploidalnym kompleksie chromosomowym wątrobowców występują dwa chromosomy wyraźnie różniące się od

pozostałych wielkością i zawartością heterochromatyny. Najdłuższy chromosom został przez niego oznaczony jako H, najkrótszy zaś jako h. Chromosomy te w jądrach interfazowych widoczne są w formie dwóch różnej wielkości intensywnie barwiących się ciałek. Terminologia powyższa została później wprowadzona dla mchów przez Yano [52]. Morfologicznie, najdłuższy heterochromatynowy chromosom (H) jest u wszystkich gatunków V-kształtny z centromerem zlokalizowanym medialnie lub submedialnie, z przewężeniem wtórnym blisko końca jednego z ramion. Najkrótszy chromosom w kompleksie, oznaczony przez szkołę japońską jako h to wg terminologii Heitza [12] m-chromosom. Późniejsze prace potwierdzają występowanie heterochromatynowych chromosomów u licznych taksonów wątrobowców i mchów [3, 6, 31, 32, 33]. Jednak coraz więcej wątpliwości budzi słuszność wprowadzania określeń H i h chromosomów. Badania ostatnich lat, zwłaszcza z zastosowaniem techniki Giemsa C-banding, która umożliwia identyfikację heterochromatyny konstytutywnej w chromosomach metafazowych i w jądrach interfazowych, wyraźnie wskazują, iż terminologia przyjęta przez badaczy japońskich powinna być zweryfikowana, a wg opinii Newton [26, 27] nie powinna być stosowana. Z badań autorki [26] nad trzema gatunkami *Pellia*: *P. epiphylla*, *P. neesiana* i *P. endiviifolia* wynika, iż w kompleksie chromosomowym dwóch pierwszych gatunków występuje jeden długi chromosom, najdłuższy w kompleksie, który w 75% swojej długości jest heterochromatynowy i wobec tego można nazwać go H, ale najkrótszy chromosom *P. neesiana* jest tylko w ok. 26% heterochromatynowy i piąty chromosom tego



Ryc. 1. Idiogramy Giemsa C-banding. A — karyotyp gatunku dwupiennego *Pellia neesiana*  $n = 8 + X/Y$ , B — karyotyp gatunku jednopiennego *Pellia epiphylla*  $n = 9$ , C — karyotyp gatunku dwupiennego *Pellia endiviifolia*  $n = 8 + X/Y$ . Wg Newton: J. Bryol. 1977.

gatunku wykazuje wyższy procent heterochromatyny, bo około 35%. Natomiast w kariotypie *P. endiviifolia* najdłuższy i najkrótszy chromosom zawierały odpowiednio 13% i 18% heterochromatyny w stosunku do swojej długości i zawartością heterochromatyny nie różniły się właściwie od pozostałych chromosomów kompleksu (ryc. 1). Nie ma więc podstaw do oznaczania najdłuższego chromosomu jako H i najkrótszego jako h. Do podobnych konkluzji prowadzą badania nad *Dicranum tauricum* [27] i *Atrichum crispum* [28]. Coraz więcej danych świadczy o tym, iż heteropiknotyczne ciała obserwowane w jądrach interfazowych nie pochodzą wyłącznie od najdłuższego i najkrótszego chromosomu kompleksu, ale również inne chromosomy mogą zawierać mniejsze czy większe bloki heterochromatynowe i partycypować w ich powstaniu. W kilku przypadkach, aby wyjaśnić pochodzenie tych struktur, przyjęto istnienie heterochromatyny fakultatywnej [7, 27, 28].

## Chromosomy płci

Mszaki ze względu na rozmieszczenie organów rozmnażania seksualnego dzielą się na osobniki jednopienne i dwupienne.

Dwupienność jest częstym zjawiskiem obserwowanym u wątrobowców, gdzie około 42% rodzajów posiada gatunki wyłącznie dwupienne, 49% rodzajów zawiera gatunki dwupienne i jednopienne, natomiast tylko 9% stanowią rodzaje reprezentowane wyłącznie przez taksony jednopienne [37]. U mchów jednopienność występuje częściej i szacuje się, iż gatunki dwupienne stanowią około 60%.

Występowanie dwupienności pociąga za sobą sprawę dymorfizmu płciowego. U wątrobowców nie obserwowano ekstremalnych różnic pomiędzy obu płciami. Największe różnice dotyczące wielkości osobników podawane były dla gatunków *Sphaerocarpos* i *Riccia* [37]. Natomiast u mchów, obok przykładów takich jak *Mnium affine* czy *Atrichum undulatum*, u których osobniki płci żeńskiej i męskiej są prawie identyczne, występują rodzaje, gdzie formy męskie są wysoce zredukowane. Zjawisko to nosi nazwę męskiej karłowatości i występuje u niektórych gatunków *Macromitrium*, *Homalomitrium* i *Eurhynchium* [34, 35, 49]. U *Macromitrium* np. rośliny męskie mogą występować jako epifity na liściach, normalnych rozmiarów, okazów żeńskich. Często taki skrajny dymorfizm płciowy jest połączony ze zjawiskiem anizosporii, czyli produkcją spor różnej wielkości w obrębie tego samego sporangium. Każda tetradą zawiera w takim przypadku dwie duże spory i dwie małe. Z małych spor rozwijają się karłowate osobniki męskie, z dużych żeńskie. Problem anizosporii u mchów i próby skorelowania tego zjawiska z obecnością różniących się morfologicznie chromosomów płci i dymorfizmem płciowym był szeroko dyskutowany przez Ramsay [35].

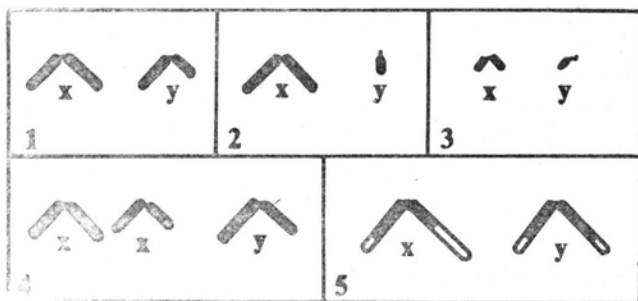
W przypadku osobników dwupiennych muszą istnieć mechanizmy determinujące płć. Mogą to być czynniki genetyczne, co wiązało by się z obecnością genów zlokalizowanych w specjalnych chromosomach. Przy takim założeniu płć jest determinowana w czasie mejozy przez segregację chromosomów płci. Tak więc każda spora powstała w wyniku mejozy zawierałaby geny determinujące określoną płć.

Natomiast przy założeniu istnienia czynników postmejotycznych działających w czasie rozwoju, wszystkie spory posiadałyby potencjalną zdolność rozwoju obu płci. Determinacja płci budzi ciągle zainteresowanie wśród bryologów. Istnieje szereg prac dotyczących mechanizmów kontrolujących płeć w tej grupie roślin. Z wcześniejszych na podkreślenie zasługują opracowania Lewisa [23], Vitta [49], Ono [31, 32, 33], Khanny [18], zaś z ostatnich lat Smitha [44], Andersona [4], Ramsay i Berrie [37], Chopry i Bhatly [10] oraz Newton [28, 30].

Chromosomy płci u mszaków zostały opisane po raz pierwszy przez Allena [1, 2] u wątrobowca *Sphaerocarpos donnellii*. Później wykryto ich obecność u około 60 gatunków wątrobowców [6, 7, 41, 42, 43]. Natomiast dane o chromosomach płci u mchów są mniej liczne i w wielu przypadkach kontrowersyjne, chociażby ze względu na to, iż informacje o ich wyróżnieniu oparte są głównie na obecności w metafazie I podziału mejotycznego heteromorficznego biwalentu. Znane są bowiem przykłady gatunków jednopiennych, u których w mejozie tworzy się taki heteromorficzny biwalent np. *Encalypta vulgaris*, *Weissia controversa* czy *Plagiothecium denticulatum* [45, 46].

Jak już wcześniej podkreślano, charakterystyczne dla kompleksu chromosomowego mszaków heterochromosomy oznaczone jako H i h są związane z determinacją płci. Zwykle duży heterochromatynowy chromosom H występuje jako X w gametoficie żeńskim i jako Y w męskim. Istnieją również gatunki, u których oba chromosomy płci występują jako h [13]. Determinacja płci na poziomie haploidalnym przebiega inaczej niż u organizmów diploidalnych. U mszaków haploidalny kompleks żeński można ogólnie przedstawić jako  $n = A + X$ , męski  $n = A + Y$ .

Badacze japońscy Tatuno, Segawa, Yano [37] wyróżnili u mszaków dwa typy chromosomów płci: 1) strukturalne chromosomy płci — chromosom X i Y są identyczne morfologicznie, natomiast różnią się zawartością i rozmieszczeniem heterochromatyny i 2) morfologiczne chromosomy płci — X i Y różnią się długością i położeniem centromeru. U wątrobowców obserwowano oba typy chromosomów (ryc. 2). Niewielkie różnice w morfologii między X i Y występują np. u *Pellia neesiana*, gdzie X jest najdłuższym chromosomem kompleksu, a Y tylko nieco krótszym od niego. Natomiast u *Sphaerocarpos donnellii* X stanowi najdłuższy chromosom, podczas gdy Y jest najkrótszym chromosomem kompleksu. U *Pellia endiviifolia*,



Ryc. 2. Typy chromosomów płci występujące u wątrobowców. 1 — *Pellia neesiana*, 2 — *Sphaerocarpos donnellii*, 3 — *Pellia fabbroniana*, 4 — *Frullania* (Galeiloba) ssp., 5 — *Plagiochila japonica* — strukturalne chromosomy płci w prometafazie, odcinki heterochromatynowe zamalowane na czarno. Wg Berrie: Bull. Soc. Bot. Fr. 1974.

*Plagiochila asplenioides* czy *Pellia fabbroniana* oba chromosomy płci X i Y są bardzo krótkie i określane często jako m-chromosomy.

U mchów również stwierdzono występowanie obu typów chromosomów płci [4, 18, 27, 31, 32, 33, 35, 37, 44]. W większości przypadków obecność w mejozie heteromorficznego bivalentu XY u gatunków dwupiennych jest potwierdzeniem zróżnicowania morfologicznego między chromosomem X i Y. Heteromorficzne bivalenty zachowujące się różnie w mejozie obserwowane były u wielu gatunków mchów (ryc. 3) [4, 38, 39]. Natomiast stwierdzenie występowania strukturalnych chromosomów płci wymaga już analizy kariotypu osobników męskich i żeńskich i to z zastosowaniem metod różnicowego barwienia. Niestety badania tego typu nad mchami są bardzo nieliczne. Z ważniejszych to prace Ono [31, 32, 33] nad *Mniaceae* i *Polytrichaceae*, ale przy użyciu technik standardowych. Z późniejszych to prace Newton [27, 28], która wprowadziła do badań chromosomów mitotycznych mchów metodę Giemsa C-banding.



Ryc. 3. Przykłady heteromorficznych bivalentów u mchów. 1—9 stadia metafazy I. 1. *Schlotheimia lancifolia*  $n = 8 + X/Y$ , chromosom Y bardzo mały; 2—5 *Anomodon rostratus*  $n = 10 + X/Y$ , różne stadia przedwczesnego rozdziału bivalentu XY; 6, 7 *Eurhynchium pulchellum*  $n = 8 + X/Y$ ; 8. *Dicranum spurium*  $n = 11 + X/Y$ , zupełny rozdział chromosomów heteromorficznego bivalentu; 9. *Fissidens osmundoides*  $n = 11 + X/Y$ , chromosomy X i Y są prawdopodobnie strukturalnymi chromosomami płci. Wg Andersona 1980.

Zastrzeżenia wielu autorów budzi stosowanie terminu chromosomy płci. Według ich opinii bezpiecznie jest używać dla tych specyficznych chromosomów określenia — chromosomy towarzyszące płci (sex associated chromosomes). Zbyt mało jeszcze jest danych na temat ich faktycznej roli w determinacji płci, wiele informacji wymaga potwierdzenia.

## m — chromosomy

W badaniach nad mszakami problem m-chromosomów jest szeroko dyskutowany od momentu wykrycia ich obecności w kariotypie wątrobowców przez Heitza [12] i dotyczy szeregu zagadnień:

1) kryteriów pozwalających odróżnić m-chromosomy od pozostałych chromosomów kompleksu,

2) związku m-chromosomów z heterochromatynowymi chromosomami h,

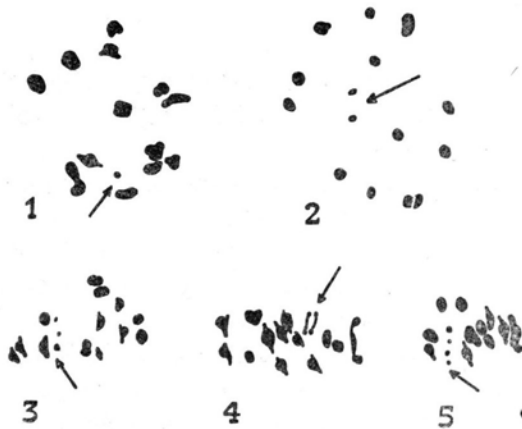
3) związku m-chromosomów z dodatkowymi chromosomami,

4) efektu genetycznego m-chromosomów.

Podano szereg cech, które pozwalają na odróżnienie m-chromosomów od A-chromosomów danego kompleksu [44]. M-chromosomy:

- są najmniejszym elementem w składzie chromosomowym i długość ich określa się w stosunku do długości następnego najmniejszego chromosomu kompleksu. Przyjmowano, iż stanowią one 1/10 lub nawet mniej długości najmniejszego chromosomu, jak również uznawano, że długość ich nie może przekraczać połowy długości następnego najmniejszego chromosomu w kompleksie,
- słabo barwią się i nie zawsze są dobrze widoczne w mitozie i w mejozie,
- w większości przypadków są heterochromatynowe czyli wg nomenklatury japońskiej są h chromosomami. W jądrach interfazowych występują w postaci silnie barwiących się ciałek,
- z reguły są stałym składnikiem kompleksu chromosomowego danego gatunku i liczba ich jest stała,
- w mejozie zachowują się specyficznie. Najczęściej m-biwalent ulega przedwczesnemu rozdziałowi, co jest prawdopodobnie związane z brakiem powiązań chiazmatycznych. Szczegółowe obserwacje mejozy prowadzone były przez Bryan [9] nad *Sphagnum*, rodzajem, którego wszystkie gatunki posiadają m-chromosomy. Wydawało się, iż opisany przez autorkę sposób zachowania się m-chromosomów jest specyficzny dla *Sphagnum*. Później Anderson i Lemmon [5] stwierdzili podobne zachowanie się m-chromosomów u *Weissia controversa*  $n = 13 + m$  (ryc. 4). W metafazie u tego gatunku m-biwalent mógł ulec przedwczesnemu podziałowi i wtedy widoczne były dwa barwiące się ciała. Taki obraz jest często źle interpretowany i podaje się dwa chromosomy m-biwalentu za 2 m-chromosomy. Ponadto w toku mejozy jeden z chromosomów m-biwalentu może przedwcześnie dzielić się na 2 chromatydy i wtedy w metafazie I widoczne są trzy barwiące się ciała, lub oba chromosomy m-biwalentu ulegają przedwczesnemu rozdziałowi na chromatydy. W tym ostatnim przypadku obok biwalentów chromosomów A leżą cztery ciała pochodzące od m-biwalentu. W efekcie jednak m-chromosomy nigdy nie ulegają eliminacji w czasie mejozy, podlegają zaś regularnej segregacji.

U wielu gatunków, a nawet całych rodzin m-chromosomy są stałym elementem kompleksu. Prawie wszystkie gatunki wątrobowców należą do tej grupy. Spośród mchów m-chromosomy występują u wszystkich przedstawicieli *Sphagnum*. Rodzaj *Orthotrichum* posiada generalnie liczbę chromosomów  $n = 10 + m$  i nie stwierdzono



Ryc. 4. *Weissia controversa*  $n = 13 + m$ , różne sposoby zachowania się  $m$  — chromosomów w mejozie w stadiach prometafazy i metafazy I. 1. stadium prometafazy, widoczny  $m$  — biwalent; 2. dwa  $m$  — chromosomy po przedwczesnym podziale  $m$  — biwalentu; 3. jeden chromosom  $m$  — biwalentu po podziale na dwie chromatydy, drugi chromosom niepodzielony; 4. połączone ze sobą cztery chromatydy pochodzące z rozdziału chromosomów  $m$  — biwalentu; 5. linearne ułożenie czterech chromatyd. Wg Andersona 1980.

występowania populacji bez  $m$ -chromosomów. Podobnie wszystkie dotychczas przebadane kariologiczne gatunki rodzaju *Entodon* mają niezmiennie  $n = 10 + m$  [11].

Wielokrotnie poruszany był problem występowania u mszaków dodatkowych chromosomów [4, 5, 44, 48, 50]. Nasuwa się pytanie czy u mchów występują dwa typy bardzo małych chromosomów, to znaczy  $m$ -chromosomy i dodatkowe chromosomy, czy wszystkie chromosomy tej kategorii uznać za dodatkowe chromosomy czy też za  $m$ -chromosomy.

Rieger i współp. [40] podają szereg cech, którymi różnią się dodatkowe (B, accessory) chromosomy występujące u wielu gatunków roślin i zwierząt od chromosomów A. Dodatkowe chromosomy:

- zwykle są mniejszych rozmiarów niż chromosomy A,
- często, lecz nie zawsze, są heterochromatynowe,
- nie są stałym elementem kompleksu chromosomowego, liczba ich może być zmienna nawet u danego osobnika, liczba ich może być różna u osobników danej populacji jak również różne populacje danego gatunku mogą zawierać osobniki o różnej liczbie dodatkowych chromosomów,
- w mejozie nigdy nie koniugują z chromosomami A, mogą koniugować ze sobą, często występują jako uniwalenty, mogą ulegać eliminacji,
- w mitozie mogą ulegać somatycznej nondysjunkcji.

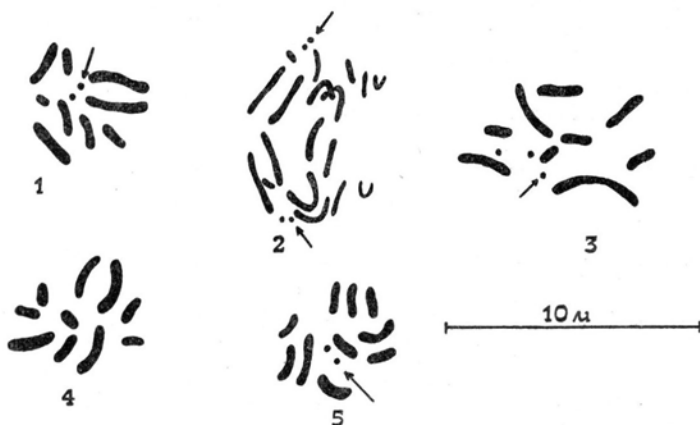
Jeżeli powyższe cechy da się odnieść do  $m$ -chromosomów to można zakładać, iż u mchów występują również dodatkowe chromosomy. Jednak na podstawie dotychczasowych doniesień wydaje się, iż w takim znaczeniu chromosomy dodatkowe są rzadkością u mszaków. Wobec tego nie należy chyba tutaj stosować tej nomenklatury, chyba że w określonych, dobrze przebadanych przypadkach.

Wigh [50] analizując wyniki badań Vaaramy [48] nad mejozą u *Orthotrichum*



*tenellum* twierdził, iż u tego gatunku występują zarówno m-chromosomy jak i dodatkowe chromosomy. Jeden typ sporangiów posiadał liczbę chromosomów  $n = 10 + m$ , natomiast drugi  $n = 10 + m + acc$ .

Dodatkowe chromosomy podawane były również dla przedstawicieli *Brachytheciaceae* [50]. Wigh [50] na podstawie analizy porównawczej kariotypu stwierdził wewnątrzgatunkową zmienność w liczbach chromosomów kilku gatunków. I tak na przykład dla *Brachythecium glareosum* podaje  $n = 9$ ,  $n = 9 + 2m$ ,  $n = 9 + 3m$ , zaś dla *Brachythecium velutinum*  $n = 10$  i  $n = 10 + 2m$  (ryc. 5), uznając te małe, zmienne w liczbie chromosomy za dodatkowe. Oczywiście dla poparcia powyższych rozważań konieczna jest analiza mejozy.



Ryc. 5. Podziały mitotyczne w komórkach gametofitu dwóch gatunków rodzaju *Brachythecium*. 1 — 3 *B. glareosum*, 1, 2 —  $n = 9 + 2$ ; 3 —  $n = 9 + 3$ ; 4 — 5 *B. velutinum*, 4 —  $n = 10$ ; 5 —  $n = 10 + 2$ . Wg Wigh: Hereditas 1973.

Anderson i Lemmon [5] w swoich bardzo rozległych badaniach nad *Weissia controversa* stwierdzili występowanie u tego gatunku dwóch cytotypów  $n = 13$  i  $n = 13 + m$ . Autorzy przebadali 460 populacji z 10 stanów Ameryki Północnej i okazało się, że około 16% populacji to populacje zawierające osobniki z m-chromosomem ( $n = 13 + m$ ), natomiast 84% stanowiły populacje bez m-chromosomu. Na uwagę zasługuje fakt, iż w obrębie danej populacji zawsze występowała ta sama liczba chromosomów. Obserwacja mejozy wykazała, iż te małe chromosomy zachowują się w toku jej przebiegu jak typowe m-chromosomy. Czyli jedynym kryterium zastosowanym przez autorów dla wyróżnienia u tego gatunku dodatkowych chromosomów był fakt, iż nie są one stałym elementem kompleksu chromosomowego.

Fragmentaryczne i bardzo nieliczne są dane dotyczące efektu genetycznego dodatkowych chromosomów ujawniającego się w specyficznym rozmieszczeniu populacji osobników z dodatkowymi chromosomami w stosunku do populacji roślin bez tych chromosomów [5, 50].

Z powyższego krótkiego podsumowania wynika, iż w przypadku m-chromosomów szereg zagadnień wymaga wyjaśnienia. Niezbędne są rozległe badania w oparciu o najnowsze metody obejmujące kompleksowe obserwacje nad mitozą i mejozą,

jak również analiza porównawcza populacji pochodzących z różnych siedlisk i odrębnych rejonów geograficznych z osobnikami rosnącymi w wyrównanych warunkach hodowli.

## LITERATURA

- [1] Allen C. E., 1917. A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpos*. Science N. S. 46, 466—467.
- [2] Allen C. E., 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpos*. Proc. Amer. Phil. Soc. 58, 289—316.
- [3] Anderson L. E., 1964. Biosystematic evaluations in the *Musci*. Phytomorph. 14, 27—51.
- [4] Anderson L. E., 1980. Cytology and reproductive biology of mosses. W: Taylor R. J., Leviton A. E. (wyd.): The mosses of North America — based on a symposium on the biology of mosses 36—76. AAAS Pacific division, San Francisco.
- [5] Anderson L. E., Lemmon B. E., 1972. Cytological studies on natural intergeneric hybrids and their parental species in the moss genera, *Astomum* and *Weissia*. Annals Missouri Bot. Gard. 59, 382—416.
- [6] Berrie G. K., 1960. The chromosome numbers of liverworts. Trans. Brit. Bryol. Soc. 3, 688—705.
- [7] Berrie G. K., 1974. Sex chromosomes of *Plagiochila praemorsa* Stephani and the status of structural sex chromosomes in liverworts. Bull. Soc. Bot. France 121, 129—135.
- [8] Bowers M. C., 1980. A cytotaxonomic classification of the *Mniaceae* (*Bryophyta*). Lindbergia 6, 22—31.
- [9] Bryan V. S., 1955. Chromosome studies in the genus *Sphagnum*. Bryologist 58, 16—39.
- [10] Chopra N., Bhatla S. C., 1983. Regulation of gametangial formation in *Bryophytes*. Bot. Rev. 49, 29—65.
- [11] Fritsch R., 1982. Index to plant chromosome numbers — *Bryophyta*. Regn. Veget. 108, 1—268.
- [12] Heitz E., 1927 a. Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen Abh. Naturwiss. Vereins Hamburg 21, 47—57.
- [13] Heitz E., 1927 b. Geschlechtschromosomen bei *Pellia fabbriniana* (diöcisch) und *P. epiphylla* (monöcisch). Ber. Deut. Bot. Ges. 45, 607—610.
- [14] Heitz E., 1928. Das Heterochromatin der Moose I. Jahrb. Wiss. Bot. 69, 762—818.
- [15] Inoue S., Iwatsuki Z., 1976. A cytotaxonomic study of the genus *Rhizogonium* Brid. (*Musci*). J. Hattori Bot. Lab. 41, 389—403.
- [16] Joachimiak A., 1983. Metody różnicowego barwienia chromosomów. Wiad. Bot. 27, 11—30.
- [17] Jones K. R., 1978. Aspects of chromosome evolution in higher plants. Advances in Bot. Res. 6, 120—193.
- [18] Khanna K. R., 1971. Sex chromosomes in *Bryophytes*. Nucleus 14, 14—23.
- [19] Koponen T., 1978. Modern taxonomical methods and the classification of mosses. Bryophytorum Bibliotheca 13, 443—481.
- [20] Koponen T., 1981. Miscellaneous notes on *Mniaceae* (*Bryophyta*) VIII. Verification of the vouchers of some chromosome number reports. Ann. Bot. Fennici 18, 73—82.
- [21] Kuta E., Przywara L., 1985. Badania cytologiczne nad mszakami I. Wiad. Bot., 29, 85—98.
- [22] Levan A., Fredga K., Sandberg A. A., 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52, 201—220.
- [23] Lewis K. R., 1961. The genetics of *Bryophytes*. Trans. Bryol. Soc. 4, 111—130.
- [24] Lowry R. J., 1948. A cytotaxonomic study of the genus *Mnium*. Mem. Torrey Bot. Club 20, 1—48.
- [25] Mc Adam V., 1982. Chromosome evolution in the *Brachytheciaceae*. J. Bryol. 12, 233—258.
- [26] Newton M. E., 1977 a. Heterochromatin as a cyto-taxonomic character in liverworts: *Pellia*, *Riccardia* and *Cryptothallus*. J. Bryol. 9, 327—342.
- [27] Newton M. E., 1977 b. Chromosomal relationships of heterochromatin bodies in a moss *Dicranum tauricum* Sapehin. J. Bryol. 9, 557—564.

- [28] Newton M. E., 1979 Chromosome morphology and bryophyte systematics. W: Clarke G. C. S., Duckett J. G. (Wyd.) Bryophyte Systematics. System. Assoc. Spec. Vol. No. 14, 207—229. Academic Press, London.
- [29] Newton M. E., 1981. Evolution and speciation in *Pellia*, with special reference to the *Pellia megaspora-endiviiifolia* complex (Metzgeriales) II. Cytology. J. Bryol. 11, 433—440.
- [30] Newton M. E., 1983. Notes on sex determination in Bryophytes. J. Hattori Bot. Lab. 54, 555—556.
- [31] Ono K., 1970 a. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae* with special reference to the structural sex chromosomes. I. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B., Div. 2, 13, 91—105.
- [32] Ono K., 1970 b. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae*, with special reference to the structural sex-chromosomes II. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2, 13, 107—166.
- [33] Ono K., 1970 c. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae*, with special reference to the structural sex-chromosomes III. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2, 13, 167—221.
- [34] Ramsay H. P., 1966. Sex chromosomes in *Macromitrium*. Bryologist 69, 293—311.
- [35] Ramsay H. P., 1979. Anisospory and sexual dimorphism in the *Musci*. W: Clarke G. C. S., Duckett J. G. (Wyd.) Bryophyte Systematics. System. Assoc. Spec. Vol. 14, 261—316. Academic Press, London.
- [36] Ramsay H. P., 1982. The value of karyotype analysis in the study of mosses. J. Hattori Bot. Lab. 53, 51—71.
- [37] Ramsay H. P., Berrie G. K., 1982. Sex determination in Bryophytes. J. Hattori Bot. Lab. 52, 255—274.
- [38] Ramsay H. P., Schofield W. B., 1981 a. Observations on the cytology of mosses endemic to western North America occur in British Columbia. J. Hattori Bot. Lab. 49, 279—304.
- [39] Ramsay H. P., Schofield W. B., 1981 b. Chromosome studies on some mosses from northwestern America. J. Hattori Bot., Lab. 49, 319—334.
- [40] Rieger R., Michaelis A., Green M. M., 1974. Słownik terminów genetycznych. PWRiL. Warszawa.
- [41] Segawa M., 1965 a. Karyological studies in liverworts, with special reference to structural sex chromosomes I. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, 10, 69—80.
- [42] Segawa M., 1965 b. Karyological studies in liverworts, with special reference to structural sex chromosomes II. J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B. Div. 2, 10, 81—148.
- [43] Segawa M., 1965 c. Karyological studies in liverworts, with special reference to structural sex chromosomes III. J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, 10, 149—178.
- [44] Smith A. J. E., 1978. Cytogenetics, biosystematics and evolution in the *Bryophyta*. Advances Bot. Res. 6, 195—276.
- [45] Smith A. J. E., Newton M. E., 1968. Chromosome studies on some British and Irish mosses III. Trans. Brit. Bryol. Soc. 5, 463—522.
- [46] Smith A. J. E., Ramsay H. P., 1982. Sex, cytology and frequency of Bryophytes in the British Isles. J. Hattori Bot. Lab. 52, 275—281.
- [47] Tatuno S., 1941. Zytologische Untersuchungen über die Lebermosse von Japan. J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B., Div. 2, 73—187.
- [48] Vaarama A., 1953. Chromosome fragmentation and accessory chromosomes in *Orthotrichum tenellum*. Hereditas 39, 305—316.
- [49] Vitt D. H., 1968. Sex determination in mosses. Michigan Bot. 7, 195—203.
- [50] Wigh K., 1973. Accessory chromosome in some mosses. Hereditas 74, 211—224.
- [51] Wigh K., 1975. Scandinavian species of the genus *Brychythecium* (*Bryophyta*) II. Morphology, taxonomy and cytology in the *B. rutabulum*-*B. rivulare* complex. Bot. Not. 128, 476—496.
- [52] Yano K., 1957. On the chromosomes in some mosses XII. The karyotype of *Plagiothecium* and other 19 genera (w j. japońskim z angielskim streszczeniem). Jap. J. Genet. 32, 67—72.