

Krótko o mejozie i jej roli w determinowaniu zmienności genetycznej

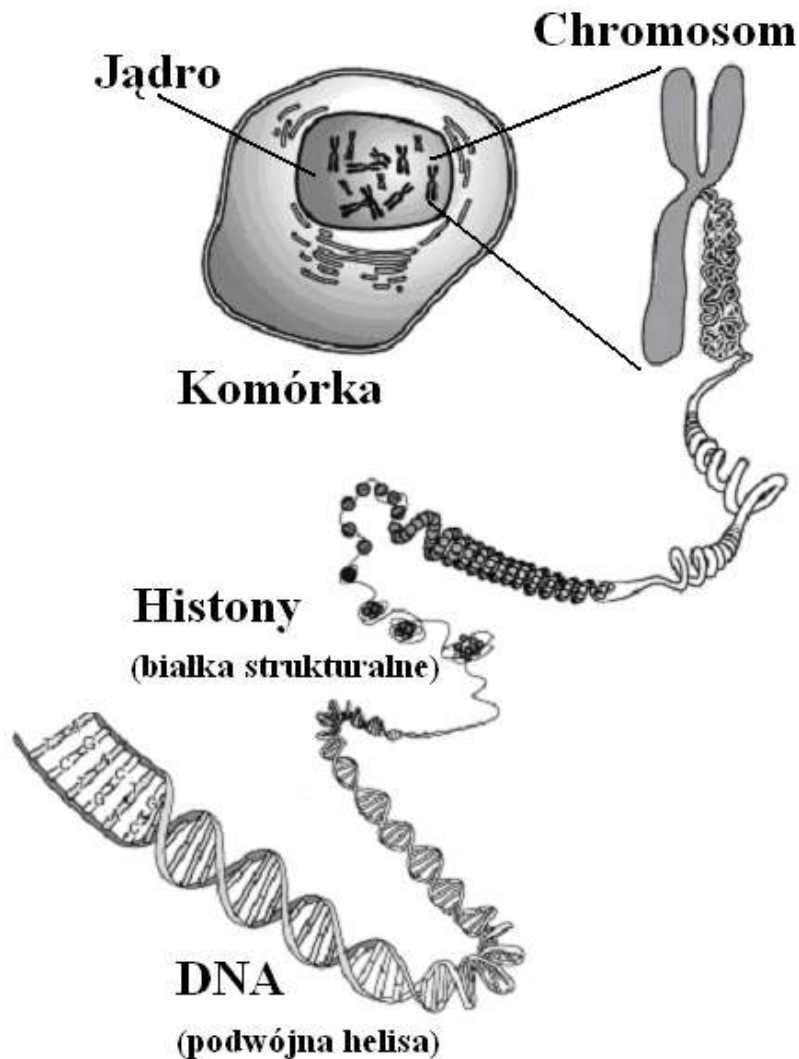
Piotr Łapa¹

¹Towarzystwo Naukowe Branży Zoologicznej „Animalian”

Ryby to organizmy rozmnażające się płciowo. W większości przypadków składają one jaja tzw. ikrę, która zapładniana jest poza organizmem samicy w momencie zetknięcia się z nasieniem samca tzw. mleczem wypuszczanym wprost do wody. Proces ten w nomenklaturze ichtiologicznej nazywa się tarłem. Znanych jest wiele strategii zachowań podejmowanych przez ryby w celu zwiększenia szansy powodzenia podczas rozrodu. Ikra może być składana wprost na twardych powierzchniach wśród kamieni (litofilność) bądź też na podłożu piaszczystym (psammofilność), przylepiana do roślinności (fitofilność), lub swobodnie pływać w toni wodnej (pelagofilność). Niektóre gatunki składają jaja do jamy oskrzelowej małży lub pod pancerzyk krabów (ostrakofilność). Istnieje jeszcze wiele innych różnorodnych strategii. Wiele gatunków przejawia także bardzo ciekawe techniki zapewniania sukcesu rozrodczego poprzez opiekę nad ikrą oraz narybkim w miejscu jej złożenia. Inny sposób to inkubacja jaj i ochrona narybku w jamie gębowej (np. pielęgnicowate Cichlidae). U sumy, *Aspredo laevis* skóra w okolicy brzucha samicy rozpulchnia się i ryba uciskając zapłodnioną ikrę wciska ją sobie w ten skórny gąbczasty twór. Najdoskonalszą formą takiej opieki jest żyworodność, która u ryb przybiera dwie postacie, czyli rzeczywistą żyworodność jak np. u rodziny Goodeidae oraz jajożyworodność np. u rodziny Poecillidae. Jednak niektóre gatunki dla skutecznego rozrodu nie potrzebują obecności dwóch płci gdyż można spotkać wśród nich przypadki hermafrodytyzmu. Ciekawym zjawiskiem obserwowanym u molinezji meksykańskiej (*Poecilia formosa* (Girard, 1859)) i niektórych populacji karasia srebrzystego (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) jest gynogeneza czyli forma rozmnażania płciowego (polegająca na zainicjowaniu rozwoju jaja przez plemniki innego blisko spokrewnionego gatunku), przy której nie dochodzi do zapłodnienia komórki jajowej, pomimo wnikięcia do niej plemnika. Jednak już samo tylko wnikięcie plemnika wystarcza do zainicjowania podziałów komórkowych prowadzących w konsekwencji do powstania normalnego zarodka. Przedstawione tu sposoby rozmnażania nie wyczerpują wszystkich możliwości spotykanych wśród ryb w naturze. Jednak wszystkie

one mają charakter płciowy, tzn. niezbędne jest wyprodukowanie przez organizm komórek rozrodczych o charakterze męskim (plemników w procesie spermatogenezy) lub żeńskim (komórek jajowych w procesie oogenezy).

Typowym podziałem, któremu podlegają komórki (tzw. somatyczne) budujące większość ciała w wyniku, którego powstają dwie komórki potomne wyposażone w komplet wszystkich chromosomów jest podział mitotyczny (tzw. mitoza). Specjalne organelle komórkowe zwane jądrem zawiera wiele cienkich i bardzo długich cząsteczek, w których to zawarty jest cały zapis informacji genetycznej w postaci sekwencji nukleotydowych DNA. Nieuporządkowane upakowanie tak długich cząsteczek stwarzałooby ryzyko ich zapętlenia, dlatego też molekuly DNA uorganizowane są poprzez nawinięcie ich na białka stanowiące swoiste rusztowanie. Białkowe rusztowanie wraz z cząsteczkami DNA tworzy struktury zwane chromosomami.



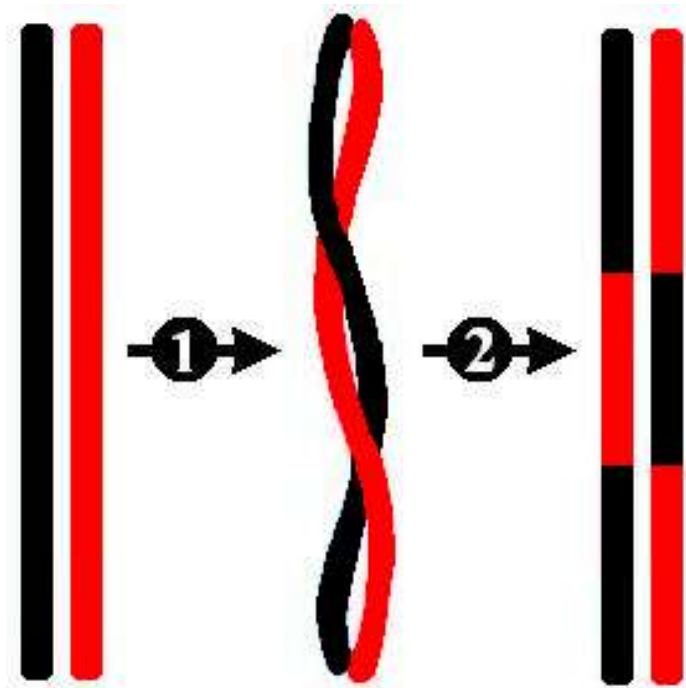
National Human Genome Research Institutes

Rycina 1. Uporządkowanie materiału genetycznego w jądrze komórkowym

Wszystkie posiadające jądro komórki somatyczne wyposażone są w charakterystyczną dla danego gatunku liczbę chromosomów tworzących zestaw zwany kariotypem. Znakomita większość zwierząt w tym również ryby to organizmy diploidalne, co oznacza, że mają one dwa komplety chromosomów a więc informacja genetyczna znajduje się w nich w podwójnej ilości. Jeden z tych zestawów pochodzi od ojca, podczas gdy drugi odziedziczony został po matce i dlatego wszystkie chromosomy występują parami. O chromosomach tworzących jedną parę mówimy, że są homologiczne a charakterystyczne jest dla nich że mają tą samą wielkość i kształt oraz są nośnikami informacji genetycznej odpowiedzialnej za te same cechy. Rzadko spotyka się z odstępstwami od opisanej tu reguły diploidalności oznaczanej w skrócie – $2n$. Jednak w przypadku gamet (plemniki i jaja) mamy unikatową sytuację gdyż zamiast pełnego garnituru chromosomów charakterystycznego dla każdego gatunku, zawierają one ich tylko połowę. Mówimy wtedy o haploidalności oznaczanej w skrócie jako – n lub $1n$. Proces podziału komórkowego w wyniku, którego tworzą się haploidalne gamety nazywany jest mejozą.

Podczas podziału mejotycznego zachodzą niezmiernie ważne procesy o fundamentalnym znaczeniu dla całej genetyki. Pierwszy z nich to crossing-over, czyli wymiana odcinków między chromosomami homologicznymi pochodzącymi od obojga rodziców. Dlaczego jest to możliwe? W początkowym etapie przebiegu mejozy chromosomy homologiczne (homologi) zbliżają się i jednocześnie każdy z nich podwaja się, co razem daje strukturę składającą się z czterech chromatyd zwaną tetradą lub biwalem. Chromatydy tworzące tetradę na znacznej długości bardzo ściśle przylegają okręcając się wokół siebie. Zjawisko to określono koniugacją chromosomów. W tym momencie często dochodzi do rozerwania dwóch lub więcej chromatyd, które po chwili znów wbudowywane są w strukturę tetrady. Może się jednak zdarzyć, że oderwane dwa homologiczne odcinki zostaną ponownie wbudowane na odwrót tzn. jeśli oderwie się część chromatyd pochodzenia ojcowskiego i homologiczna pochodzenia matczynego to ponowne wbudowanie może dać w efekcie sytuację, gdy do chromosomu ojcowskiego zostanie podłączony fragment matczynej a do matczynej fragment chromosomu ojcowskiego. W ten sposób część materiału genetycznego przenoszona jest z jednych chromosomów na inne. To zjawisko określane jest mianem crossing-over. Należy pamiętać, że dwie spośród czterech chromatyd dwie są pochodzenia ojcowskiego a dwie matczynego. Jeśli więc do wymiany dojdzie między chromatydami ojcowskimi lub pomiędzy matczynymi to nie zmieni się nic w strukturze chromatyd gdyż są one identyczne. Jedynie wymiana pomiędzy fragmentami ojcowskimi a matczynymi prowadzi do zmian w strukturze chromatyd a tym samym do zmian w zapisie

genetycznym. Crossing-over jest niezmiernie ważnym zjawiskiem mającym swe odbicie w całej genetyce gdyż to dzięki niemu wciąż powstają nowe kombinacje genów zawartych w poszczególnych chromosomach. To z kolei ogromnie zwiększa genetyczną i fenotypową zmienność w populacji.

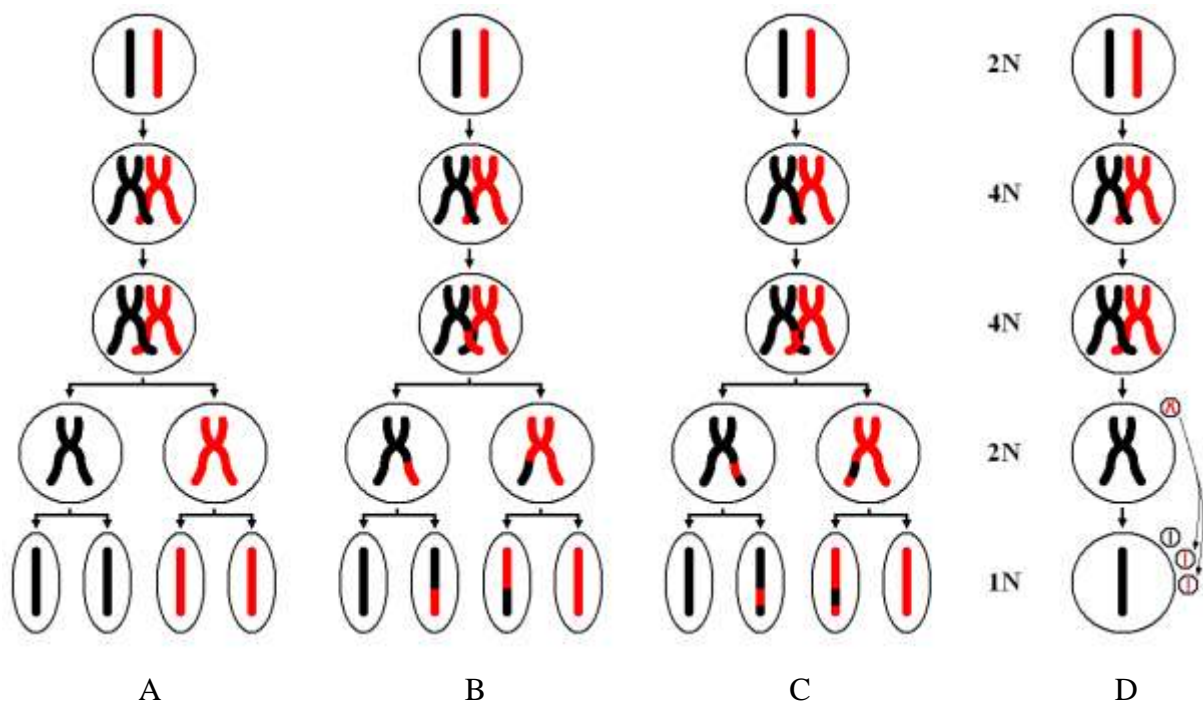


Rycina 2. Przebieg procesu crossing-over. Pierwszy etap to koniugacja a w drugim etapie nowo powstałe chromatydy wymieniły się swymi fragmentami

Drugim ważnym procesem jest niezależna segregacja chromosomów. W kolejnym etapie mejozy chromosomy homologiczne rozdzielają się tworząc dwa pojedyncze kompletne zestawy przeznaczone do jąder komórkowych haploidalnych gamet. Jednak rozdzielenie to nie ma charakteru uporządkowanego w wyniku którego do jednego bieguna w jądrze przesuują się chromosomy matczyne a do drugiego ojcowskie. Tak się nie dzieje, typowa jest natomiast całkowicie przypadkowa wędrówka zreplikowanych chromosomów podczas której każda z par rozdzielana jest zupełnie niezależnie od pozostałych par. Ten losowy charakter rozdziału chromosomów pochodzenia matczynego i ojcowskiego również jest ważnym zjawiskiem, zwiększającym zmienność genetyczną gamet, czego rezultatem jest ogromna zmienność genetyczna zygot a co za tym idzie zmienność następnego pokolenia ryb.

Opisaną zmienność wywołaną przez niezależną segregację chromosomów można zilustrować przy pomocy prostego przykładu. Popularny w akwariach mieczyk Hellera (*Xiphophorus helleri* Heckel, 1848) posiada zestaw 48 chromosomów (24 par) a więc

wytwarza gamety zawierające po 24 chromosomy. Ilość różnorodnych zestawów chromosomów, które mogą zostać wytworzone przez przedstawiciela tego gatunku obliczyć można podnosząc liczbę 2 potęgi takiej, jaka jest liczba chromosomów w gamecie. W tym przypadku będzie to $2^{24} = 16\,777\,216$. Otrzymany wynik to ponad 16,5 miliona różnych zestawów chromosomów w gametach, czyli tyleż różnych gamet. Zmienność ta w rzeczywistości będzie jeszcze większa dochodząc do astronomicznych wielkości, jeśli weźmie się pod uwagę wcześniejsze częste zjawisko crossing-over zachodzące jednocześnie na wielu tetradach lub też w kilku miejscach na tej samej tetradzie.



Rycina 3. Przebieg procesu mejozy. A – spermatogeneza bez crossing-over, B – spermatogeneza z pojedynczym crossing-over, C - spermatogeneza z podwójnym crossing-over, D – oogeneza bez crossing-over

Poznanie mejozy, podstawowego procesu mającego wpływ na całą genetykę jest niezbędne do pełnego zrozumienia innych zagadnień genetyki. Zapamiętanie nazw kolejnych etapów oraz dokładne opisy tego co się dzieje z chromosomami w poszczególnych fazach jest tu najmniej istotne i nie konieczne. Ważne jest natomiast, aby zrozumieć jak reorganizują się chromosomy podczas tego procesu i jakie ma to genetyczne implikacje dla tworzących się gamet oraz powstałego z ich połączenia zarodka. Szczegółowy opis poszczególnych etapów procesu mejozy znaleźć można w każdym podręczniku do genetyki obejmującym zagadnienia cytogenetyki.

Podział redukcyjny oraz rekombinacja chromosomów pod postacią crossing-over i losowej ich segregacji to dwa najważniejsze aspekty genetyki. To dzięki istnieniu tych zjawisk obserwujemy w populacjach zmienność genetyczną oraz wynikające z niej różnice fenotypowe. Zapobiegają one wiernemu przekazywaniu genotypów rodzicielskich i w ten sposób w każdym pokoleniu rodzą się niepowtarzalne genetycznie osobniki. Aby do tego doszło, wcześniej gameta męska (plemnik) musi odszukać komórkę jajową w wodzie lub jajowodzie i wniknąć do niej. Jeżeli główka plemnika zawierająca jądro zbliży się do jądra jaja i zespoli się z nim, następuje zapłodnienie. Połączone haploidalne jądra w procesie kariogamii odtwarzają w powstających zygotach typowy diploidalny stan.

Liczba powstających w ten sposób diploidalnych zestawów chromosomów, w które są wyposażone zygoty jest znacznie większa niż w przypadku gamet. Jeżeli ilość potencjalnych plemników u mieczyka Hellera wynosi 2 do potęgi możliwych (2^n) i jest to liczba równa ilości potencjalnych komórek jajowych wynoszącej również 2^n to liczba możliwych rodzajów zygot wynosi $2^n \times 2^n = 2^{2n} = 281\,474\,976\,710\,656$ tj. blisko 281,5 biliona. Oznacza to że nawet potomstwo tej samej pary rodziców może znacznie różnić się genetycznie między sobą.

Zjawisko to wpływa na praktykę pracy hodowlanej opartą na rozmyślnym kojarzeniu i krzyżowaniu wybranych osobników w celu osiągnięcia zamierzonego rezultatu. Efekt heterozji jest powszechnie wykorzystywany przez hodowców różnych gatunków zwierząt. Uzyskuje się go poprzez krzyżowanie ze sobą odmiennych ras czy linii celem otrzymania pokolenia mieszańców o szczególnym wigorze lub innych pożądanym cechach fenotypowych. Pokolenie to oznaczane jako F_1 (łac. *filiius*) charakteryzujące się wybitnymi cechami fenotypowymi nie konieczne będzie jednak przydatne w dalszej hodowli gdyż późniejsze ich kojarzenia powodują że kolejne pokolenia tj. F_2 , F_3 itd. nie powtarzają już ściśle cech swoich rodziców. Dzieje się tak właśnie dlatego, że zjawisko crossing-over oraz niezależna segregacja chromosomów w procesie mejozy dokonują gruntownego wymieszania materiału genetycznego.

Oto prosty przykład. Krzyżowanie dwóch linii genetycznych o wyrównanym powtarzalnym w kolejnych pokoleniach fenotypie, pozwala wnioskować o stosunkowo małej ich zmienności genetycznej w obrębie linii, przynajmniej pod względem rozpatrywanych cech. Homozygotyczny genotyp obu linii pod względem 4 loci oznaczone symbolicznie jako *AABBCCDD* w pierwszej linii oraz *aabbccdd* w linii drugiej. Pokolenie mieszańców czyli F_1 będzie miało genotyp *AaBbCcDd*. Osobniki te to bez wyjątku heterozygoty o identycznym genotypie i wyrównanym fenotypie. W następnych generacjach sytuacja ta diametralnie się zmieni i całe kolejne pokolenie czyli F_2 będzie bardzo zróżnicowane, a tylko niewielką jego

część stanowiły będą osobniki takie jak w pokoleniu F₁. Dzieje się tak dlatego, że osobnik o heterozygotycznym genotypie *AaBbCcDd* produkuje 2⁴ różnych kombinacji genetycznych w gametach czyli będzie to 16 różnych gamet (*ABCD*, *ABCd*, *ABcD*, *AbCD*, *aBCD*, *ABcd*, *AbcD*, *abCD*, *AbCd*, *aBcD*, *aBCd*, *Abcd*, *aBcd*, *abCd*, *abcD* i *abcd*). Losowe połączenie gamet takiej pary rodzicielskiej to 16 × 16 = 256 zestawów. Nie oznacza to jednak że kombinacja genetyczna pokolenia F₁ czyli *AaBbCcDd* wystąpi się w pokoleniu F₂ tylko w jednym wypadku na 256 zapłodnień. Część z tych 256 możliwych układów genetycznych się powtarza. W celu stosunkowo łatwego ustalenia możliwej kombinacji cech spodziewanej u potomstwa danej pary używa się tzw. szachownicy Punnetta. Wszystkie możliwe kombinacje genetyczne w pokoleniu F₂ przedstawiono na rycinie 4. Genotyp ryb F₁ w pokoleniu F₂ powtórzy się 16 razy na 256 przypadków czyli 6,25% osobników pokolenia F₂ ma genotyp swoich rodziców z generacji F₁. Istnieje też jedna możliwość na 256 (0,39% przypadków) że w pokoleniu F₂ pojawią się osobniki o homozygotycznym genotypie występującym w jednej z linii dziadków czyli pokolenia P (łac. *parentes*). W przypadku pozostałych genotypów ich liczebność podano na rycinie 5.

Wyniki te ilustrują jak dużą zmienność genetyczną wywołuje zjawisko crossing-over i niezależna segregacja chromosomów podczas mejozy nawet dla bardzo uproszczonego genotypu składającego się tylko z 4 loci.

Literatura:

1. Bieniarz K., Epler P.: 1991. Rozród ryb. Akademia Rolnicza Kraków.
2. Carvalho M.L., Oliveira C., Foresti F.: 1998. Nuclear DNA content of thirty species of Neotropical fishes. *Genet. Mol. Biol.* v. 21 n. 1 São Paulo Mar. 1998
3. Grodziński Z.: 1971. Anatomia i embriologia ryb. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
4. Łuszczynski M., Brzuzan P., Jankun M.: 2003. Genetyka ryb. Zeszyt 1. Wydawnictwo IRS.
5. Purdom C.E.: 1993. Genetics and fish breeding. Chapman & Hall.

	ABCD	ABcD	ABcD	AbCD	aBCD	ABcd	AbcD	AbCd	aBcD	aBCd	abCD	Abcd	aBcd	abCd	abcD	abcd
ABCD	AABBCcDd	AABBCcDd	AABBCcDd	AABbCCDD	AaBBCCDD	AABBCcDd	AABbCcDD	AABbCCDd	AaBBCCDD	AaBBCCDd	AaBBCCDD	AABbCCDD	AABbCcDd	AaBBCCDd	AaBBCCDD	AaBbCcDd
ABcD	AABBCcDd	AABBCcDd	AABBCcDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AABBCcDd	AABbCcDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AABbCCDd	AABbCcDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCcDd
ABcD	AABBCcDd	AABBCcDd	AABBCcDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AABBCcDd	AABbCcDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AABbCCDd	AABbCcDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCcDd
AbCD	AABbCCDD	AABbCCDD	AABbCCDD	AABbCCDD	AaBBCCDD	AABbCCDD	AABbCCDD	AABbCCDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AABbCCDD	AABbCCDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBbCCDD
aBCD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBbCCDD	aaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBbCCDD
ABcd	AABBCcDd	AABBCcDd	AABBCcDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AABBCcDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCCDd
AbcD	AABbCcDD	AABbCcDD	AABbCcDD	AABbCcDD	AaBBCCDD	AABbCcDD	AABbCcDD	AABbCcDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AABbCcDD	AABbCcDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBbCcDD
AbCd	AABbCCDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AABbCCDd	AABbCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCCDd
aBcD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBbCCDD	aaBBCCDD	AaBBCCDD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBbCCDD
aBCd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCCDd	aaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBbCCDd
abCD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	AabbCCDD	aaBBCCDD	AaBbCCDD	AabbCCDD	AabbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	AabbCCDD	AabbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBbCCDD
Abcd	AABbCcDd	AABbCcDd	AABbCcDd	AABbCcDd	AaBBCCDd	AABbCcDd	AABbCcDd	AABbCcDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AABbCcDd	AABbCcDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCcDd
aBcd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCCDd	aaBBCCDd	AaBBCCDd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBbCCDd
abCd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	AabbCCDd	aaBBCCDd	AaBbCCDd	AabbCCDd	AabbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	AabbCCDd	AabbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBbCCDd
abcD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	AaBbCCDD	AabbCCDD	aaBBCCDD	AaBbCCDD	AabbCCDD	AabbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	AabbCCDD	AabbCCDD	aaBBCCDD	aaBBCCDD	aaBbCCDD
abcd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	AaBbCCDd	AabbCCDd	aaBBCCDd	AaBbCCDd	AabbCCDd	AabbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	AabbCCDd	AabbCCDd	aaBBCCDd	aaBBCCDd	aaBbCCDd

Rycina 4. Szachownica Punnetta przedstawiająca genotypy pokolenia F₂ powstającego z kojarzeń osobników pokolenia F₁ o genotypie *AaBbCcDd*

Liczba	Genotyp	Liczba	Genotyp	Liczba	Genotyp
1	AABBCCDD	2	AaBBCCDD	1	aaBBCCDD
2	AABBCCDd	4	AaBBCCDd	2	aaBBCCDd
1	AABBCCdd	2	AaBBCCdd	1	aaBBCCdd
2	AABBcCDD	4	AaBBcCDD	2	aaBBcCDD
4	AABBcCdD	8	AaBBcCdD	4	aaBBcCdD
2	AABBccDD	4	AaBBccDD	2	aaBBccDD
1	AABBccDd	2	AaBBccDd	1	aaBBccDd
2	AABBccdd	4	AaBBccdd	2	aaBBccdd
1	AABbCCDD	2	AaBbCCDD	1	aaBbCCDD
2	AABbCCDd	4	AaBbCCDd	2	aaBbCCDd
1	AABbCCdd	2	AaBbCCdd	1	aaBbCCdd
2	AABbCcDD	4	AaBbCcDD	2	aaBbCcDD
4	AABbCcDd	8	AaBbCcDd	4	aaBbCcDd
2	AABbCcdd	4	AaBbCcdd	2	aaBbCcdd
4	AABbCcDD	8	AaBbCcDD	4	aaBbCcDD
8	AABbCcDd	16	AaBbCcDd	8	aaBbCcDd
4	AABbCcdd	8	AaBbCcdd	4	aaBbCcdd
2	AABbccDD	4	AaBbccDD	2	aaBbccDD
4	AABbccDd	8	AaBbccDd	4	aaBbccDd
2	AABbccdd	4	AaBbccdd	2	aaBbccdd
1	AAbbCCDD	2	AabbCCDD	1	aabbCCDD
2	AAbbCCDd	4	AabbCCDd	2	aabbCCDd
1	AAbbCCdd	2	AabbCCdd	1	aabbCCdd
2	AAbbCcDD	4	AabbCcDD	2	aabbCcDD
4	AAbbCcDd	8	AabbCcDd	4	aabbCcDd
2	AAbbCcdd	4	AabbCcdd	2	aabbCcdd
1	AAbbccDD	2	AabbcDD	1	aabbcDD
2	AAbbccDd	4	AabbcDd	2	aabbcDd
1	AAbbccdd	2	Aabbcdd	1	aabbcdd

Rycina 5. Podsumowanie zmienności genetycznej genotypy pokolenia F₂ powstającego z kojarzeń osobników pokolenia F₁ o genotypie *AaBbCcDd*

