

Acta Theriologica (suplement 3, 1995) pod redakcją G. B. HARTL'A i J. MARKOWSKIEGO. Wydawca: Zakład Biochemii Ssaków PAN, Białowieża, stron 206.

Wydanie specjalne *Acta Theriologica* zawiera materiały z II Międzynarodowej Konferencji Genetyka Ekologiczna u Ssaków, która odbyła się w dniach 19–22 września 1994 na Uniwersytecie Łódzkim. Celem konferencji była wymiana poglądów w dziedzinie biologii populacyjnej i genetyki ekologicznej oraz promowanie koncepcji interdyscyplinarnych badań nad populacjami ssaków. Konferencja obradowała w 3 sekcjach tematycznych: 1 — zmienność genetyczna, morfologiczna oraz homeostaza rozwojowa, 2 — genetyka konserwacyjna, 3 — zmienność genetyczna a systemy kojarzeń i organizacja socjalna.

W omawianym zeszycie *Acta Theriologica* zamieszczono jeden referat wprowadzający i 13 referatów tematycznych.

W referacie wprowadzającym E. Nevo (*Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenic interfaces*) przedstawił ekologiczne, genetyczne i fenologiczne aspekty ewolucji ssaków żyjących pod ziemią. Chodzi tutaj o 3 rzędy ssaków: gryzonie, owadożerne i torbacze reprezentowane przez 11 rodzin, 50 rodzajów i kilkaset gatunków. Globalne zmiany klimatyczne (ochłodzenie i spadek wilgotności) zapoczątkowane w środkowym Eocenie i początkowym Oligocenie doprowadziły do pojawienia się wielkiego naturalnego eksperymentu konwergencji ewolucyjnej, polegającego na przystosowaniu się kilku grup systematycznych ssaków do całkowitego lub częściowego bytowania pod ziemią. Głównymi wyznacznikami konwergencji ewolucyjnej i adaptacji do życia pod ziemią są specjalizacja, konkurencja i izolacja. Specjalizacja obejmuje aspekty genetyczne, morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne. Można tutaj wymienić takie cechy jak: stosunkowo niewielka zmienność genetyczna allozymów, cylindryczny kształt ciała, uwstecznienie kończyn zwłaszcza tylnych, uwstecznienie narządu wzroku, rozwój narządu węchu i komunikacji sejsmicznej, przystosowanie się do wąskiego zakresu temperatury, wielofazowa rytmika aktywności dobowej, przystosowanie się układu oddechowego do zmniejszonego dostępu do tlenu i do nadmiaru dwutlenku węgla. Konkurencja o ograniczone zasoby dostępne pod ziemią doprowadziła do wykształcenia się samotniczego trybu życia, zwiększonej agresywności między- i wewnątrzgatunkowej, ścisłej terytorialności, niskiej i stałej gęstości zasiedlenia zbliżonej do maksymalnej pojemności biotopu. Divergencja ewolucyjna dotyczy podziału ssaków żyjących pod ziemią na owadożerne i roślinożerne (gryzonie). Owadożerne występują w mniejszym zasięgu geograficznym i w mniej zróżnicowanych środowiskach, zamieszkują płytsze nory i mają znacznie większe terytoria indywidualne, szybszą przemianę materii oraz niskie przewodnictwo cieplne związane z wysokim kosztem energetycznym zdobywania pokarmu w postaci bezkręgowców. Masa ciała ssaków owadożernych jest na ogół mniejsza niż gryzoni. Z kolei podziemne gryzonie zamieszkują znacznie większy zasięg geograficzny i bardziej zróżnicowane środowiska, kopią głębsze nory, zaś ich terytoria indywidualne są mniejsze. Wykazują na ogół niski poziom podstawowej przemiany materii, wysokie przewodnictwo cieplne, szeroki zakres termoneutralności, stosunkowo niską temperaturą ciała (35–37°C) i słabą termoregulacją, co jest związane z minimalizowaniem wydatków energii.

J. B. Mitton w swoim referacie (*Enzyme heterozygosity and developmental stability*) zajął się relacjami pomiędzy polimorfizmem enzymatycznym a stabilnością rozwojową. Dyskusyjnym zagadnieniem jest to, czy polimorfizm enzymów wpływa bezpośrednio na metabolizm i bilans energii osobnika warunkując stabilność rozwojową i zdolność przystosowawczą, czy może jest jedynie neutralnym markerem względnego poziomu heterozygotyczności genomu osobnika lub jest sprzężony z innymi genami wpływającymi bezpośrednio na rozwój organizmu. Dyskusyjnym zagadnieniem jest również sposób określania stabilności rozwojowej. Określa się ją albo na podstawie zmienności morfologicznej, lub na podstawie tak zwanej asymetrii fluktuacyjnej (różnica w pomiarach dokonywanych na obu stronach ciała, np. długość kończyn, masa narządów parzystych). U niektórych gatunków, na przykład u zająca europejskiego, stopień heterozygotyczności enzymów jest skorelowany z fluktuacyjną asymetrią (zwłaszcza w porównaniach między populacjami), natomiast u innych gatunków (np. u myszy domowej) korelacje takie są nieistotne. Autor przytacza przykłady świadczące, że symetryczna budowa ciała może być faworyzowana w selekcji. Konie wyścigowe o bardziej symetrycznej budowie ciała (4 pomiarów kończyn, 6 pomiarów głowy) wykazują lepsze osiągnięcia na torze. Wśród samców owadów z rzędu wojsilków (gatunek *Panorpa japonica*), walczących ze sobą

o zdobycz, zwyciężają osobniki nie najcięższe lecz o bardziej symetrycznej budowie ciała. Samice jaskółek preferują kojarzenia z samcami o długich i symetrycznych ogonach, które prawdopodobnie zapewniają lepszą zdolność do manewrowania podczas łapania owadów. Zdaniem autora symetria budowy ciała sama w sobie nie jest czynnikiem istotnym dla zdolności przystosowawczej czy wydolności organizmu, lecz istotne są mechanizmy wzrostowe zapewniające równomierny rozwój obu stron ciała, co świadczy o ogólnej sprawności biologicznej organizmu. Ciekawym aspektem jest to, że zmienność genetyczna, na przykład w locus kodującym deaminazę adenozyryny u owiec, zmienność genotypów haptoglobiny u zająca czy allozymów u świstaków jest związana ze zróżnicowaną odpornością na pasożyty.

Rosyjscy badacze, S. G. Vasiljev i I. A. Vasiljeva w pracy *Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone* przedstawili wyniki badań nad zmiennością cech niemierzalnych (jakościowych) w populacjach nornic zamieszkujących strefy tak zwanego Wschodniouralskiego Szlaku Radioaktywnego (EURT), który powstał po katastrofie nuklearnej w 1957 roku na południowym Uralu koło miejscowości Kysztym. W populacjach nornic żyjących od około 100 pokoleń w rejonach skażonych radioaktywnie częstość występowania zmian i zniekształceń czaszki istotnie różnią się od częstości stwierdzonej w populacjach kontrolnych. Zdaniem autorów jest to skutkiem długotrwałego kontaktu z niskimi dawkami radioaktywności, co prowadziło do kumulowania się niewielkich mutacji i zakłóceń w prawidłowej ontogenezie.

Praca J. Markowskiego (*Non-metric traits: remarks on sex dependence, age dependence and on intercorrelations among characters*) dotyczy cech niemierzalnych i ich zależności od płci, wieku, liczebności badanej populacji oraz współzależności między tymi cechami. Autor zebrał dane odnośnie cech niemierzalnych czaszki u 2 gatunków norników, u zająca i sarny. Zastosowanie metod statystycznej analizy wieloczynnikowej w odniesieniu do cech niemierzalnych jest prostsze i różnice w cechach niemierzalnych lepiej niż cechy mierzalne odzwierciedlają genetyczne zróżnicowanie populacji. Przy liczebnościach badanych populacji, przekraczających 200 sztuk, częstość występowania powiązań między cechami była większa niż wynikałoby to z przypadkowości i nadal wzrastała wraz ze zwiększaniem się liczebności tej populacji. Udział badanych cech, które są zależne od płci waha się znacznie u różnych gatunków (0%–29% badanych cech) i wzrasta wraz ze zwiększaniem się dymorfizmu płciowego.

J. Zima i M. Macholan z Czech zaprezentowali pracę dotyczącą chromosomu typu B u dzikich myszy z rodzaju *Apodemus* (*B chromosomes in the wood mice [genus Apodemus]*). Liczba chromosomów B jest zmienna w zależności od gatunku, populacji, osobnika a nawet w poszczególnych komórkach. Dotychczasowe badania wykazały, że rozkład liczebności chromosomów B jest nielosowy. Liczba tych chromosomów może mieć znaczenie przystosowawcze. Duża częstość występowania chromosomów B była obserwowana u gatunków zamieszkujących lasy, natomiast nie wykazywały tych chromosomów gatunki żyjące na terenach stepowych i skalistych. Specyficzna dla danej populacji częstość chromosomów B była stabilna w kolejnych latach i, jak przypuszczają autorzy, jest rezultatem procesów stochastycznych.

M. Preleuthner i współautorzy (*Alpine marmots in Austria. The present population structure as a result of the postglacial distribution history*) badali strukturę populacji świstaków (*Marmota marmota*) w Austrii nawiązując do rozprzestrzenienia w okresie polodowcowym i obecnych zabiegów reintrodukcji. Autochtoniczne populacje świstaków zamieszkują przylegające do siebie rejony w zachodniej części Alp Austriackich, zaś populacje reintrodukowane, pochodzące od zaledwie 5 przodków, zamieszkują rozproszone rejony we wschodniej części kraju. Wpływ przodków-założycieli i barier zapobiegających migracji został potwierdzony przez genetyczną analizę allozymów i loci ze zmienną liczbą tandemowych powtórzeń (VNTR). Populacje autochtoniczne charakteryzują się dużym podobieństwem genetycznym i zbliżonym polimorfizmem allozymów, zaś populacje nie-autochtoniczne wykazują bardziej rozproszony wzorec zmienności, który ukształtował się pod wpływem przodków-założycieli i dryftu genetycznego. Świstaki alpejskie charakteryzują się bardzo małym zróżnicowaniem polimorficznych form allozymów. Fakt ten oraz brak rzadkich alleli wskazuje na to, że pula genetyczna u tego gatunku uległa zawężeniu (tzw. efekt bottleneck). Loci VNTR dzięki stosunkowo większej zmienności są bardzo przydatnym markerem w badaniach struktury populacji mało zróżnicowanych genetycznie.

Badania nad genetycznym polimorfizmem u wilków i psów oraz wskaźniki genetyczne dla zachowania populacji wilków w Italii były tematem wystąpienia R. Lorenzini i R. Fico (*A genetic investigation of enzyme polymorphisms shared by wolf and dog: suggestions for conservation of the wolf in Italy*). U wilków stwierdzono polimorfizm w 6 spośród 41 badanych loci, zaś u psów jedynie w 3 loci, a ponadto mniejszy stopień heterozygotyczności, co przypisuje się procesowi domestyfikacji. Ostatnie obserwacje (1991 r.) wskazują, że populacja wilków liczy 300–400 sztuk bytujących na

obszarze 17 000 km². W latach 70-tych zdarzały się krzyżowania wilków z psami (najczęściej samców psów z samicami wilków), co być może pomogło uniknąć zawięzania puli genetycznej, lecz z drugiej strony mogło spowodować genetyczną dezintegrację gatunku.

Dwie kolejne prace (autorzy: R. Tiedemann i F. Kurt) dotyczą badań nad dziedziczeniem występowania lub braku ciosów (siekaczy) w populacjach słoni indyjskich (*A stochastic simulation model for Asian elephant *Elephas maximus* populations and the inheritance of tusks*). Autorzy opracowali stochastyczny model symulacyjny dla populacji słoni, uwzględniający geno- i fenotypy indywidualnych osobników przy założeniu, że występowanie ciosów jest uwarunkowane pojedynczą parą genów autosomalnych lub genem głównym w systemie poligenicznym. Autorzy doszli do wniosku, że występowanie ciosów jest uwarunkowane obecnością genu dominującego, zaś osobniki posiadające ciosy wykazują niewielką przewagę reprodukcyjną. Śmiertelność samców ma stosunkowo niewielki wpływ na ogólną liczebność populacji, o ile stosunek płci na korzyść samic nie przekroczy pewnej wartości krytycznej. Dynamika populacji jest determinowana głównie przez specyficzną kombinację wieku, w którym samice osiągną dojrzałość płciową, odstepu między wycieleniami i śmiertelnością samic.

W drugiej pracy (*Tuskless bulls in Asian elephant *Elephas maximus*. History and population genetics of a man-made phenomenon*) ci sami autorzy zajęli się historią i genetyką populacji słoni indyjskich, w których samce wykazują genetycznie uwarunkowany brak ciosów. Samce nie posiadające ciosów występują dość rzadko z wyjątkiem populacji żyjącej w Sri Lance, gdzie 93% samców nie posiada ciosów. Czynnikiem, który doprowadził do zaniku samców z ciosami w tej izolowanej populacji był ich selektywny odstrzał i wyłapywanie. Dominacyjny model dziedziczenia dobrze wyjaśnia mechanizm zanikania ciosów w niektórych populacjach. Jednak nawet w tych populacjach, gdzie samce z ciosami są bardzo rzadkie, allele warunkujące ciosy są wystarczająco częste u samic dla odtworzenia tej cechy. Z drugiej strony dzięki zredukowaniu liczebności samców z ciosami niektóre populacje uchroniły się od dalszego kłusownictwa.

S. Hammer, K. Nadlinger i B. Hartl wykorzystali zróżnicowanie mitochondrialnego DNA dla celów taksonomicznych i badań nad ochroną gatunkową u kozic (*Mitochondrial DNA differentiation in chamois [*genus Rupricapra*]: implications for taxonomy, conservation and management*). Systematyka i taksonomia rodzaju *Rupricapra* jest przedmiotem kontrowersji zarówno jeśli chodzi o spokrewnienie z innymi rodzajami, jak i podział na gatunki i podgatunki. Trawienie mitochondrialnego DNA zestawem 16 endonukleaz restrykcyjnych, tnących sekwencje sześciobazowe, wykazało obecność ogółem 67 miejsc restrykcyjnych. W oparciu o obecność lub brak tych miejsc było możliwe wyróżnienie 8 haplotypów. Sześć z tych haplotypów posłużyło do określenia genetycznego zróżnicowania wewnątrz i między 4 lokalnymi populacjami kozic. Zróżnicowanie mtDNA u kozic wykazuje zgodność z geograficznym rozkładem populacji zarówno co do podobieństwa haplotypów, jak i częstości ich występowania.

R. Bigalke i współautorzy (*Further studies on the population genetics of the blesbok [*Damaliscus dorcas phillipsi*]*) przeprowadzili badania nad biochemiczno-genetyczną zmiennością w 5 izolowanych populacjach blesboków za pomocą elektroforetycznej analizy enzymów. Celem badań było potwierdzenie hipotezy, że blesboki z Rezerwatu Brakkekuił w południowej Prowincji Kapsztadt (RPA) są w porównaniu z innymi populacjami genetycznie osłabione z powodu małej liczebności efektywnej tej populacji. Stwierdzono trzy loci polimorficzne: *Pgm-1*, *Acy-1* i *Gpi-1* przy czym tylko ostatnie z nich było polimorficzne w wszystkich badanych populacji. Niewielka zmienność genetyczna u blesboków może być przypisywana poligamicznemu systemowi kojarzeń u tego gatunku. U blesboków efekt zawięzania genetycznego wystąpił prawdopodobnie dość dawno temu i zimbredowanie jest u nich zjawiskiem typowym. Depresja inbredowa nie wydaje się być głównym zagrożeniem dla tego gatunku. Różnice w masie ciała między populacjami nie były skorelowane ze stopniem heterozygotyczności lecz okazały się związane z poziomem substancji mineralnych w wątrobie.

Podmiotem pracy M. van Staaden (*Breeding tactics, social structure and genetic variation in mammals: problems and prospects*) były problemy związane z wpływem taktyki behawioralnej podczas kojarzeń i struktury socjalnej na zmienność genetyczną u ssaków. Interpretacja genetycznych interakcji między tymi czynnikami jest utrudniona przez brak odpowiednich modeli teoretycznych i skromne dane empiryczne. Autorka podsumowuje wyniki różnych modeli teoretycznych i 2 typów podejść badawczych, to znaczy opartego na genetycznym porównywaniu zidentyfikowanych grup socjalnych lub na badaniu dowolnie wybranych osobników. Modele teoretyczne wskazują, że taktyka behawioralna samców podczas kojarzeń (np. poligamia) ma większe znaczenie dla zróżnicowania genetycznego linii niż migracja zwierząt. Populacje, w których wszystkie samce uczestniczą w rozrodzie mogą mieć mniejszą tak zwaną efektywną wielkość populacji niż populacje poligeniczne. Badania nad genetyczną strukturą populacji będą musiały integrować dane behawio-

ralne i demograficzne, przy czym duże znaczenie będzie miało wykorzystanie polimorficznych markerów genetycznych.

F. Kurt i B. Hartl w pracy *Socio-ethogram of adult males versus biochemical-genetic variation in assessing phylogenetic relationships of the Caprinae* porównywali dane pochodzące z obserwacji socio-etologicznych i zmienność biochemiczno-genetyczną służącą ustalaniu pokrewieństwa filogenetycznego u 9 rodzajów *Caprinae*. Podkreślają oni, że pierwszym badaczem, który zaproponował wykorzystanie cech behawioralnych do celów taksonomii był Heinroth (1910). Autorzy poddali analizie filogenetycznej przejawy behawioru dorosłych samców związane z zalotami, kopulacją, grożeniem, agresją, dominowaniem i znakowaniem terenu. Wyróżnili 32 poszczególne cechy behawioralne i 96 stopni (stanów) tych cech. Analiza filogenetyczna w formie tak zwanego drzewa Fitch-Margoliash skonstruowanego za pomocą specjalnego programu komputerowego na podstawie cech behawioralnych dała wyniki zbliżone do tych, które otrzymano na podstawie polimorfizmu allozymów. Dla celów taksonomii najbardziej miarodajnymi okazały się przejawy behawioru samców podczas zalotów i kopulacji, które mogą pełnić rolę bariery etologicznej zapobiegającej hybrydyzacji spokrewnionych gatunków.

Ostatnia z zamieszczonych prac, której autorami są B. Hartl, M. Apollonio i L. Mattioli (*Genetic determination of cervid antlers in relation to their significance in social interactions*) dotyczy genetycznego uwarunkowania cech poroża jeleniowatych w odniesieniu do znaczenia poroża w interakcjach socjalnych. Biorąc pod uwagę potencjalną przewagę reprodukcyjną samców posiadających większe poroże, zaś z drugiej strony zwiększone koszty metaboliczne wykształcania większego poroża, autorzy spodziewają się znaleźć mechanizm genetyczny prowadzący do bilansowania korzyści i strat wynikających z posiadania większego poroża w warunkach zmiennych czynników środowiskowych. W badaniach oparto się na powiązaniach między polimorfizmem allozymów w 12 loci a rozwojem poroża u kozłów sarny oraz porównano z wcześniejszymi wynikami dotyczącymi jelenia europejskiego. Ponieważ sarny i jelenie wykazują znaczące różnice w organizacji socjalnej, spodziewano się znaleźć różne wzorce współzależności między allozymami a cechami poroża. W badanej populacji saren z Toskanii stwierdzono istotne powiązania między typem allozymów a cechami poroża jedynie u roczniaków. U dorosłych kozłów saren wielkość poroża nie jest skorelowana z sukcesem reprodukcyjnym. Większe znaczenie ma tutaj wielkość terytorium zajmowanego przez samca. U rocznych kozłów wielkość poroża jest skorelowana z rozwojem jąder, a zatem z szybkością osiągania dojrzałości płciowej. Roczniaki o większym porożu są częściej atakowane przez dorosłe kozły i wcześniej rozpraszają się w terenie. Nieco inny typ powiązań stwierdzono u jeleni. Sukces reprodukcyjny u byków może być tutaj skorelowany z rangą socjalną osiągniętą w poprzedniej zimie, zaś cechami poroża, które mogą mieć znaczenie dla dominacji jest jego masa i liczba punktów poroża.

Podsumowując należy stwierdzić, że materiały zamieszczone w omawianym zeszycie *Acta Theriologica* stanowią źródło interesujących wiadomości dla badaczy zajmujących się genetyką ekologiczną, zastosowaniem markerów genetycznych i polimorfizmu biochemicznego w badaniach podobieństwa i różnic między populacjami, a także etologicznymi aspektami kształtowania się zmienności genetycznej w populacjach. Obszerne spisy literatury źródłowej przy każdym z artykułów mogą być bardzo przydatne dla osób zainteresowanych szczegółowym studium poszczególnych problemów.

Tadeusz Jezierski

Instytut Genetyki i Hodowli Zwierząt PAN,
Jastrzębiec, 05-551 Mroków