

Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS

Seria A
BIOLOGIA



ROK XVIII

WARSZAWA 1969

ZESZYT 5 (100)

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE

POLSKIE TOWARZYSTWO PRZYRODNIKÓW im. KOPERNIKA

ROK XVIII

Seria A BIOLOGIA

ZESZYT 5 (100)

K O S M O S

DWUMIESIĘCZNIK



WARSZAWA 1969

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE

KOMITET REDAKCYJNY

Tadeusz Gorczyński, Kazimierz Petruszewicz, Zdzisław Raabe

Redaktor: *Włodzimierz Michajłow*

Sekretarz: *Lucyna Kuchcińska*

Adres redakcji: Warszawa, Pałac Kultury i Nauki
(tel. 200211, wewn. 2074)

Państwowe Wydawnictwo Naukowe — Warszawa, Miodowa 10

Nakład 1098+122 egz. Ark. wyd. 10,— ark. druk. 7,125+0,625
wkl. kred. Papier ilustr. kl. V, g. 70, 70×100

Oddano do składania 10.VII.69. Podpisano do druku 7.X.69.

Druk ukończono w październiku 1969

Zam. 615

P-95

Cena zł 15.—

Warszawska Drukarnia Naukowa, Warszawa, Śniadeckich 8

Oddając do rąk Czytelników setny numer „Kosmosu” A pragniemy złożyć przy tej okazji serdeczne podziękowanie wszystkim Autorom, którzy publikowali swoje prace na łamach naszego czasopisma, jego stałym Czytelnikom i Przyjaciółom.

Okres, jaki minął od czasu wydania pierwszego powojennego numeru „Kosmosu”, wypełniony był bardzo ważnymi wydarzeniami z dziedziny nauk biologicznych. Dokonano podstawowych odkryć w biochemii i genetyce. Powstały nowe nauki biologiczne, rozwinęły się nowoczesne metody badań, nieraz wypracowane na zupełnie innych obszarach nauki. Zapowiada się dalszy nieprzerwany postęp w naukach biologicznych, które wysuwają się obecnie pod każdym względem na czoło nauk przyrodniczych. Sądźmy, że w tych warunkach przed czasopismem stoją nowe, i to bardzo trudne zadania. Chodzi m.in. o to, by pozostając czasopismem ogólnobiologicznym, zarazem nadążało za postępem oraz nowymi potrzebami biologów i mogło — w sposób zrozumiały dla ogółu biologów — skutecznie informować o ważniejszych osiągnięciach nowoczesnych, nieraz bardzo wyspecjalizowanych działów biologii. Chodzi o to, by spełniało postulat pomocy specjalistom w orientowaniu się w całokształcie współczesnej problematyki biologicznej, bez znajomości której trudno ustalić miejsce i zadania własnej specjalności, a nieraz wręcz niesposób uprawiać ją w sposób sensowny. Doceniając wagę tych zadań, Redakcja często staje wobec problemów trudnych, jakim np. jest dopuszczalność i celowość stosowania specjalnego pojęciowego aparatu matematycznego, bądź fizycznego w pracach o tematyce biologicznej, przeznaczonych dla odbiorców o bardzo nieraz różnym stopniu przygotowania w tych właśnie dziedzinach. Problemów takich jest wiele. Nie zawsze są one prawidłowo przez nas rozwiązywane, co Czytelnicy z pewnością nieraz mogli dostrzec. Wielką pomocą dla Redakcji mogłyby się stać krytyczne uwagi Czytelników na temat profilu, poziomu i — ogólnie biorąc — zawartości pisma. O nadsyłanie takich uwag apelujemy, podobnie jak o dalsze popieranie pisma przez nadsyłanie własnych prac, głosów dyskusyjnych, omówień oraz informacji. Ostatnio w „Kosmosie” wyraźnie przeważają prace „niezamówione”, nadsyłane przez Autorów z własnej inicjatywy. Można mieć nadzieję, że proces kształtowania treści pisma przez samych jego Czytelników będzie postępował naprzód i obejmie także działy, w których odczuwamy jeszcze niekiedy braki nadsyłanych materiałów (Kronika, Recenzje, Dyskusja, Prace instytutów i zakładów naukowych).

Nie inicjujemy z okazji skromnego jubileuszu — opublikowania 100 numeru pisma — formalnej ankiety wśród Czytelników na temat jego obecnego i postulowanego profilu, pragniemy jednak zaapelować do Czytelników i Przyjaciół pisma o bliższe zainteresowanie się tą sprawą.

Redakcja

MECHANIZMY REAKCJI RUCHOWYCH *PARAMECIUM*

PARAMECIUM JAKO MODELOWY OBIEKT BADAWCZY DO ANALIZY ZJAWISK POBUDZENIA, RUCHU I BEHAVIORU NA POZIOMIE KOMÓRKOWYM

Zmiany charakteru ruchu są podstawową, a w wielu wypadkach jedyną dającą się analizować jakościowo i ilościowo reakcją pierwotniaków na bodźce (Mitchison, 1961, Jahn i Bovee, 1967). Od czasów klasycznych prac Jenningsa (1897, 1899) orzęski gatunków *Paramecium* z grupy „Aurelia” należą do obiektów z tego punktu widzenia szczególnie intensywnie badanych. Tę preferencję uzasadniają obiektywne przyczyny. Paramecia są organizmami dogodnymi dla badania szeregu problemów o znaczeniu ogólnobiologicznym. Strukturalnie i funkcjonalnie orzęski są pojedynczymi komórkami, dającymi wszelkie podstawy do analiz porównawczych z komórkami tkankowców (Pitelka, 1963; Jahn i Bovee, 1967). Przy pracy z materiałem pierwotniaczym odpada jednak zarzut, stawiany wielokrotnie badaniom prowadzonym na komórkach metazoa, że mamy do czynienia z częścią organizmu wyizolowaną z całości przez sam zabieg eksperymentalny. *Paramecium*, zachowując strukturę i funkcję pojedynczej komórki, pozostaje jednocześnie samodzielnym organizmem.

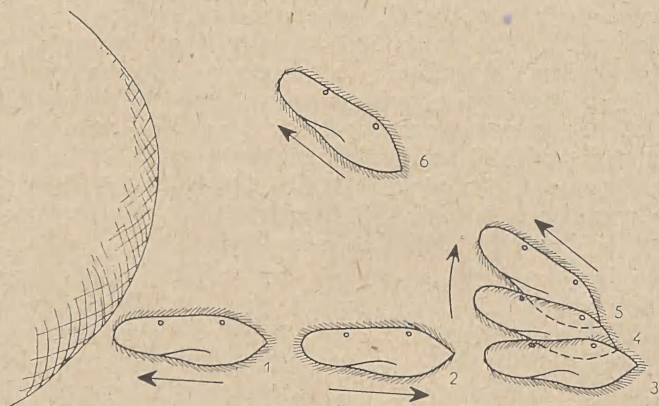
W hodowli i w wielu środowiskach eksperymentalnych paramecia z grupy „Aurelia” pływają do przodu, spiralizując w lewo, tzn. odwrotnie do ruchu wskazówek zegara (Bullington, 1925, 1930; Kuźnicki 1966a; Grębecki, Kuźnicki i Mikołajczyk, 1967a). Ten typ ruchu (rys. 1A), zwyczajowo nazwany „normalnym”, zaproponowano (Dryl i Grębecki, 1966) oznaczyć symbolem FLS (forward left spiralling), w odróżnieniu od FRS (forward right spiralling). Ruch do przodu ze spiralizacją prawoskrętną (rys. 1B) pojawia się jako zjawisko masowe przede wszystkim w warunkach utrudnionej pracy aparatu rząskowego, wywołanej przez różne czynniki: wzrost lepkości środowiska (Alverdes, 1922; Ludwig i Schlick-suppl., 1951; Grębecki, Kuźnicki i Mikołajczyk 1967a), homologiczną surowicę odpornościową (Kuźnicki i Sikora, 1966), jony niklowe (Párducz, 1962; Grębecki, Kuźnicki i Mikołajczyk, 1967b).

Kiedy *Paramecium*, płynąc do przodu, natrafia na przeszkodę mechaniczną, bodźce chemiczne, termiczne i inne, najczęściej reaguje reakcją unikania (avoiding reaction) (rys. 2). Zjawisko szczegółowo opisane przez Jenningsa (1897, 1899, 1906) polega na: 1) gwałtownym cofnięciu się, przechodzącym w krótkotrwałe pływanie tylnym końcem ciała naprzód; 2) zatrzymaniu się, podczas którego przednią część ciała wykonuje ruch rotacyjny; 3) powrocie do ruchu przednią częścią ciała naprzód, który



Rys. 1. Główne typy reakcji ruchowych *Paramecium*

FLS — ruch przednią częścią ciała naprzód, ze spiralizacją lewoskrętną. FRS — ruch do przodu połączony ze spiralizacją prawoskrętną. CCR — ciągła rewersja rzęskowa. PCR — periodyczna rewersja rzęskowa. PaCR — częściowa rewersja rzęskowa



Rys. 2. Reakcja unikania

1 — *Paramecium* przed zetknięciem się z ciałem stałym lub innym źródłem stymulacji.
2, 3, 4, 5, 6 — kolejne pozycje zajmowane przez pierwotniaka w czasie reakcji unikania (wg Jenningsa)

jest pod mniejszym lub większym kątem w stosunku do przebytej drogi.

Cofanie się orzęska jest wywołane synchroniczną (Kinosita, Murakami i Yasuda, 1965; Párducz, 1967; Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1969c) zmianą położenia rzęsek na całej powierzchni ciała, z wyjątkiem cytofarynksu. Jeśli rzęski podejmują prace w nowym położeniu, *Paramecium* kontynuuje pływanie, spiralizując w tym samym kierunku co przy FLS. Taki ruch pierwotniaka tylnym końcem ciała naprzód jest w piśmiennictwie tradycyjnie określany jako rewersja rzęskowa. Przy współczesnym stanie wiedzy nie wydaje się to dostatecznie precyzyjne.

Szereg czynników zmniejszających poziom jonów wapnia zaadsorbowanych na błonie *Paramecium* w wyniku wypierania, chelacji czy wytrącania wywołuje ruch tylnym końcem ciała naprzód, mogący trwać kilkadziesiąt czy nawet kilkaset sekund (Kamada, 1940; Kamada i Kinosita, 1940; Jahn, 1962; Seravin, 1963; Grębecki, 1964, 1965; Kuźnicki 1966a, 1966b; Naitoh, 1968; Kuźnicki i Mikołajczyk, 1969). Rewersja rzęskowa może więc być tylko jednym z etapów reakcji ruchowej, jak w wypadku reakcji unikania, bądź zjawiskiem wyraźnie odrębnym. Wówczas dla wyróżnienia bardziej precyzyjnie jest ją nazwać ciągłą rewersją rzęskową (continuous ciliary reversal — CCR), (rys. 1C), termin „rewersja rzęskowa” zachować natomiast wyłącznie dla opisu samej zmiany położenia rzęsek, które to zjawisko może zachodzić tak u bijących jak i u niebijących undulipodiów (Naitoh, 1966; Grębecki i Mikołajczyk, 1968; Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1969c).

FLS, FRS, reakcja unikania oraz CCR nie wyczerpują różnorodności typów reakcji ruchowych *Paramecium*. Obok wymienionych wyróżniono: periodyczną rewersję rzęskową (periodic ciliary reversal — PCR) i częściową rewersję rzęskową (partial ciliary reversal — PaCR) (Párducz, 1959; Dryl, 1961; Grębecki, 1965; Kuźnicki, 1966a). Przy PCR ruch do przodu i do tyłu pojawia się przemiennie, średnio co 0,5—1 sek. W odróżnieniu od CCR reakcja może być wyjątkowo długotrwała. W odpowiednio dobranej mieszaninie jonów Ba^{2+} i Ca^{2+} PCR utrzymuje się przez kilkadziesiąt godzin. Podczas PaCR paramecia zakreślają ciasną spiralę. Ten typ ruchu wynika z asymetrii rozkładu położenia rzęsek, z których część pracuje w położeniu rewersyjnym, a część w normalnym.

Pojawieniu się rewersji rzęskowej towarzyszy depolaryzacja błony komórkowej (Yamagouchi, 1960; Kinosita, Dryl i Naitoh, 1964a; Kinosita, Murakami i Yasuda, 1965; Naitoh, 1966). Przy PCR wywołanej jonami Ba^{2+} start w kierunku odwrócenia potencjału membranowego poprzedza rewersję rzęskową o 22—36 msek. (Kinosita, Murakami i Yasuda, 1965). Zasadnicze znaczenie w pojawieniu się rewersji rzęskowej, niezależnie od czynnika wywołującego ją, mają zmiany w poziomie jonów wapnia zaadsorbowanego na błonie (Kamada i Kinosita, 1940; Grębecki, 1965; Kuźnicki, 1966a; Naitoh, 1968), podczas gdy zjawisko wydaje się być niezależne od metabolizmu komórkowego. Fakty te wskazują, iż zmiana położenia rzęsek od normalnego do rewersyjnego jest wskaźnikiem, że u *Paramecium* zaszły procesy analogiczne dla stanu pobudzenia komórek nerwowych i mięśniowych tkankowców.

Jeśli reakcja ruchowa pierwotniaków jest zorientowana w stosunku do bodźca, zjawisko jest opisywane w terminach taksji (Jennings, 1904, 1905, 1906; Mast, 1941; Wichterman, 1953; Jahn i Bovee, 1967). Mechanizm niektórych taksji *Paramecium*, np. geotaksji, pozostaje nadal pro-

blemem otwartym (Kuźnicki, 1967, 1968). W wypadku innych, choćby galwanotaksji, nasza wiedza jest znacznie zaawansowana, w dużym stopniu dzięki wykazaniu analogii między zachowaniem się komórki pierwotniacznej a neuronem (Kamada, 1931; Kinosita, 1936, 1938, 1939; Jahn, 1961; Grębecki, 1962, 1963).

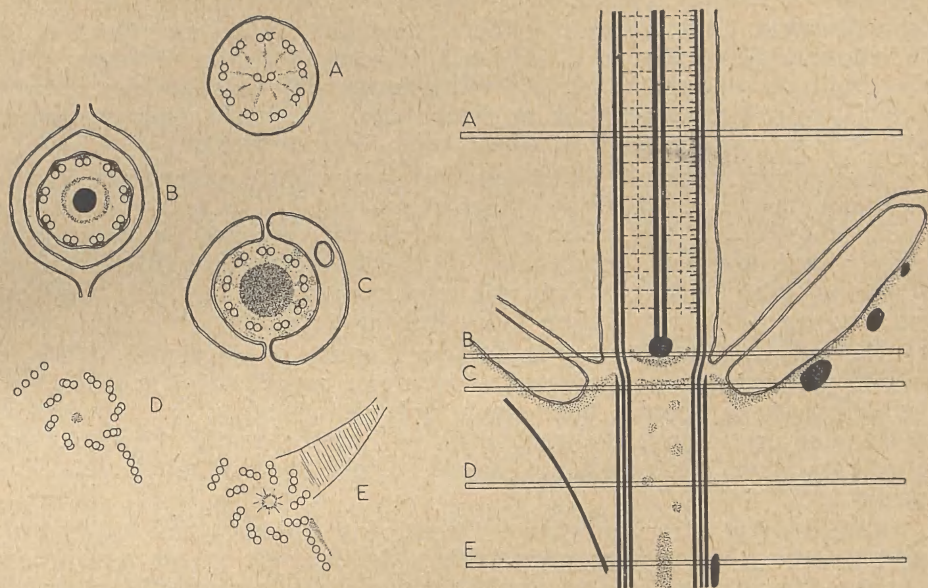
W polu prądu stałego przy określonym jego natężeniu *Paramecium* zwraca się przodem do katody i płynie w jej kierunku (galwanotaksja katodowa). Zwrot i ruch kierunkowy zachodzą w następstwie odwrócenia kierunku pracy rzęsek od strony katody, przy jednoczesnym wzmożeniu ich aktywności w położeniu normalnym od strony anody (efekt Ludloff'a). Wielkość pola rzęsek pracujących w położeniu rewersyjnym rośnie wraz z gęstością prądu, co powoduje zwolnienie szybkości pływania. W tym wypadku rewersja rzęskowa jest również skorelowana z depolaryzującym działaniem katody (katelektrotonus), a aktywacja rzęsek od strony anody z hyperpolaryzacją (anelektrotonus). Założenie, że komórka pierwotniaka ma właściwości przewodnika rdzeniowego (Jahn, 1961) wyjaśnia kształtowanie się pola rzęsek, pracujących w położeniu rewersyjnym zależnie od różnych gęstości prądu.

Podstawowe problemy dotyczące zjawisk pobudzenia i reakcji można analizować na materiale pierwotniaczym, jak i na komórkach pobudliwych tkankowców. W stosunku do tych ostatnich orzęski wykazują szereg dogodnych właściwości. Badanie procesów pobudzenia na komórkach tkankowców jest dość złożoną operacją techniczną, podczas gdy u *Paramecium* przejawia się w postaci łatwej do obserwacji, jako rewersja rzęskowa. U tkankowców pobudzenie na poziomie komórkowym i odruch czy jakiś przejaw zachowania się są zjawiskami trudno dającymi się badać jednocześnie. W przypadku *Paramecium* zmiana położenia rzęsek, totalna czy częściowa, przynosi bezpośrednio określone przejawy behawioralne, opisywane w terminach bądź typów reakcji ruchowych, bądź tak-sji. Dzięki temu zjawisko pobudzenia, reakcji ruchowych i zachowania się orzęska są dostępne do analizy w ich wzajemnym związku.

POSTĘP W BADANIACH NAD RUCHEM RZĘSKOWYM

Behawior pierwotniaków przejawia się w reakcjach ruchowych. Należącymi do ruchu *Paramecium* są liczne, pokrywające całą powierzchnię komórki undulipodia, zwane rzęskami. Problematyka budowy i funkcji rzęski oraz reakcji ruchowych jest ściśle z sobą związana, a w szeregu zagadnień trudna do rozdzielenia. W obu dziedzinach zaznaczył się w ostatnim 15-leciu wyraźny postęp, który znalazł wszechstronne naświetlenie w artykułach przeglądowych i monografiach (Kitching, 1961; Sleight, 1962, 1966, Pitelka, 1963; Pitelka i Child, 1964; Jahn i Bovee, 1964, 1967; Dryl i Grębecki, 1966; Kinosita i Murakami, 1967; Párducz, 1967; Seravin, 1967, Andrivon, 1969).

Rzęska *Paramecium* ma budowę konwencjonalną (Pitelka, 1965) (rys. 3) tzn. taką samą, jak znaczna większość undulipodiów spotykanych w przyrodzie (rzęsek innych pierwotniaków, wici, ogonków plemników, rzęsek komórek nabłonkowych tkankowców). Powierzchnia rzęski jest pokryta błoną plazmatyczną, stanowiącą kontynuację błony okrywającej całą komórkę. We wnętrzu rzęski, równolegle do jej osi podłużnej, biegnie 11 włókien (filamentów), rozmieszczonych również typowo: 2 filamenty

Rys. 3. Schemat budowy rzęski *Paramecium*

Z prawej — przekrój podłużny. A, B, C, D, E — przekroje poprzeczne na różnych poziomach (wg Pitelki)

centralne, 9 podwójnych filamentów obwodowych. Włókna centralne zanikają na wysokości powierzchni komórki, obwodowe wnikają do kinetosomu. Zachowanie się filamentów podczas bicia rzęski oraz procesy biochemiczne w niej zachodzące są intensywnie badane, ale na innych niż *Paramecium* obiektach. Z uwagi jednak na powszechnie stwierdzaną jedność budowy i funkcji wszelkich undulipodiów można przyjąć, że mechanizm wyginania się rzęski *Paramecium* leży w dziewięciu włóknach obwodowych, zbudowanych z białek aktomiozynopodobnych, czerpiących energię z ATP. Jest natomiast problemem otwartym, czy podczas ruchu ma miejsce kolejny skurcz i rozkurcz filamentów (Bradfield, 1955; Roth i Shigenaka 1964), czy też zachodzi ślizganie się filamentów, podobnie jak w modelu skurczu mięśniowego Hansona i Huxleya (1955). Ta ostatnia hipoteza zyskuje coraz więcej przekonujących argumentów (Horridge, 1965; Satir, 1965; Sleight, 1968).

Niezależnie od dalszych wyników badań nad zachowaniem się filamentów, automatyzm i względna autonomia funkcjonalna wszelkich undulipodiów jest bezsporna. Teza ta wysunięta przez Verworna (1889, 1891) i Graya (1928) współcześnie znalazła przekonujące potwierdzenie. Po izolowaniu od komórki undulipodia, w tym również rzęski *Paramecium* (Kuźnicki, 1963a; Seravin, 1967), zachowują przez pewien czas swoją aktywność. Zjawisko występuje i wówczas, kiedy rzęska pozbawiona jest kinetosomu. Zatrzymanie ruchu izolowanego undulipodium wywołane jest wyczerpaniem się zasobów energetycznych. Dodatek do środowiska $\text{ATP} + \text{Mg}^{2+}$ przywraca izolowanym rzęskom *Tetrahymena pyriformis* ich aktywność (Gibbons, 1965). Te same czynniki reaktywują ruch

rzęsek na modelach saponinowych *Spirostomum ambiguum*, *Euplotes patella* (Seravin, 1961; Seravin, Skoblo i Banjuck, 1965), *Paramecium* (doświadczenia Alexandrova i Arroneta, cytowane przez Seravina, 1961). W obrębie każdej rzęski istnieje samoregulacyjny mechanizm zapewniający jej rytmiczne wyginanie się, które może zachodzić, jeśli zapewniony jest dopływ energii bądź z komórki, bądź ze środowiska.

Rzęska jest zarówno efektem, jak i strukturą pobudliwą, reaguje na różne bodźce zewnętrzne, które mogą modyfikować jej ruch. Jeśli rzęska stanowi część organizmu, jej aktywność ruchowa pozostaje jednocześnie pod kontrolą komórkową. U *Paramecium* najbardziej oczywistym tego przejawem jest rewersja rzęskowa, szczególnie jeśli występuje jako zjawisko totalne w odpowiedzi na bodziec lokalny.

Na podstawie tych i innych faktów Kinoshita i Murakami (1967) wysunęli propozycję analizowania aktywności rzęskowej i mechanizmów jej kontroli na trzech poziomach organizacji struktur pobudliwych: 1) filamentów i innych ultrastruktur w obrębie rzęski, 2) rzęski wraz z kinetosomem, 3) orzęsionej komórki jako samodzielnej pobudliwej struktury.

Zróznicowania morfologiczne i względny automatyzm funkcjonalny dają podstawy do takiego wyróżnienia. Jest jednak rzeczą niewątpliwą, że aby *Paramecium* mogło funkcjonować jako samodzielna komórka, każdy z kolejnych poziomów struktur pobudliwych musi się znajdować w pewnych fizjologicznych reakcjach organizujących wobec poziomu następnego. Problem mechanizmów relacji ruchowych sprowadza się do ustalenia tych relacji. Przede wszystkim należy sprecyzować, jakie przejawy aktywności rzęskowej wynikają z właściwości samych undulipodiów, a jakie są pod kontrolą komórki.

Analiza funkcji rzęski nie jest możliwa bez opisu sposobu jej działania pod kątem formy jej ruchu. Do niedawna sądzono, że w tej dziedzinie, poza szczegółami, zasadnicze kwestie zostały już rozwiązane. Pogląd ten, szczególnie w zastosowaniu do ciliatury somatycznej orzęsków, opierał się na iluzorycznych podstawach.

Do roku 1968 panowało powszechne przekonanie o technicznej niemożliwości bezpośrednich obserwacji rzęsek na powierzchni pływającego *Paramecium*. Teza ta wyrażona jednoznacznie przez Párducz (1967) wynikała z następujących przesłanek:

- 1) małych wymiarów rzęski — długość 10—12 μ , średnica 0.27 μ (Sedar i Porter, 1955);
- 2) względnie szybkiej częstości uderzeń — 28/sek (Sleigh, 1962);
- 3) podobnych właściwości optycznych rzęski i podłoża w efekcie słabego kontrastu między nimi;
- 4) mikroskopowych trudności operacyjnych. Utrzymanie pod dużym powiększeniem w ostrości undulipodiów na powierzchni pływającego orzęska, z szybkością dochodzącą do 1300 μ /sek., okazywało się czynnością nie do wykonania.

W konsekwencji wszelkie badania mikroskopowe żywych pierwotniaków ograniczały się wyłącznie do obserwacji rzęsek z profilu na krawędzi komórki. Nikomu jednak w tych warunkach nie udało się wykonać zdjęć mikroskopowych undulipodiów u pływających osobników tak *Paramecium*, jak i wszystkich orzęsionych komórek pierwotniaczych (Pitel-

ka i Child, 1964). Przy całkowitym braku dokumentacji fotograficznej, podstawowym źródłem informacji o zachowaniu się aparatu rzęskowego *Paramecium* i innych gatunków *Ciliata* podczas ruchu były preparaty uzyskiwane metodą szybkiego utrwalania za pomocą OsO_4 (Gelei, 1926, 1926—1927; Párducz, 1952, 1967; Grębecki, 1964). Według Párducz (1954) obrazy (plansza I, 1, 4) uzyskiwane udoskonaloną przez niego metodą szybkiego utrwalania oddają w sposób obiektywny nie tylko charakter przebiegu fal metachronalnych, ale również kolejne fazy pracy pojedynczej rzęski. Teza Párducz nie została przez nikogo zakwestionowana, jedynie sporadycznie wyrażano nadzieję (Brokaw, 1966), że zagadnienie postaci ruchu rzęskowego uda się w pełni wyjaśnić dopiero z chwilą uzyskania dokumentacji fotograficznej.

Kuźnicki, Jahn i Fonseca (1968a, 1968b, 1969a, 1969b) wykonali czteroczęściowy film obrazujący zachowanie się aparatu rzęskowego *Paramecium multimicronucleatum* w warunkach hodowli, buforach fosforanowo-cytrynianowych, środowiskach o podwyższonej lepkości (roztwory metylocelulozy). Na taśmie udało się między innymi dokładnie zarejestrować ruch pojedynczych rzęsek, którego forma okazała się zasadniczo różna od powszechnie uznanego jej opisu.

DOTYCHCZASOWE TEORIE RUCHU RZĘSKOWEGO I JEGO KOORDYNACJI

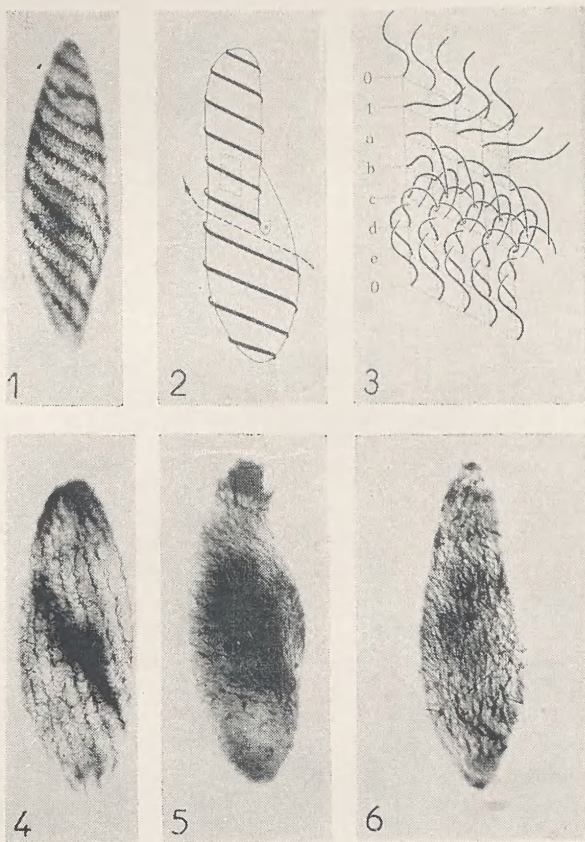
Dotychczas skoordynowany ruch rzęski na powierzchni *Paramecium*, jak i wszystkich orzęsionych komórek pierwotniaczych i tkanekowców był opisywany jako wahadłowy lub wiosłowy, tzn. składający się z fazy uderzenia efektywnego i fazy ruchu powrotnego. W wypadku *Paramecium* różnice w interpretacji dotyczyły jedynie szczegółów. Większość dawniejszych autorów, a współcześnie Sleigh (1962) byli zdania, że uderzenie efektywne i ruch powrotny zachodzą w tej samej płaszczyźnie. Rzęska przybiera kształt linii prostej przy uderzeniu efektywnym, wygina się natomiast w fazie ruchu powrotnego. Párducz (1954, 1958, 1967) wysunął odmienną interpretację, której pewne elementy zostały już podniesione przez Jenningsa (1904). Rzęska z *Paramecium* w żadnej fazie ruchu skoordynowanego nie przybiera postaci całkowicie wyprostowanej, a jej praca przebiega w płaszczyźnie trójwymiarowej (plansza I, 3). Przy ruchu do przodu ze spiralizacją lewoskrętną (FLS) uderzenie efektywne rzęski zachodzi z lewa w prawo do tyłu w stosunku do kierunku pływania. Po zakończeniu efektywnego uderzenia rzęska wygina się, rotując jednocześnie w prawo, tzn. przeciwnie do ruchu wskazówek zegara, aż do momentu osiągnięcia wyjściowego dla następnego uderzenia efektywnego. Według Párducz (1954, 1967) ruch powrotny jest nieczym innym, jak krótką fazą tzw. autonomicznej rotacji rzęski. Rotacja zostaje przerwana przez impuls metachronalny, który wywołuje efektywne uderzenie i tym samym przerywa autonomiczną rotację. Po pobudzeniu metachronalnym następuje okres refrakcji i rzęska ponownie wchodzi w fazę autonomicznej rotacji, aż do czasu, kiedy nie dotrze do niej nowy impuls metachronalny. Skoordynowany ruch rzęskowy był zatem efektem współdziałania dwóch spontanicznych procesów. Jednym z nich byłaby autonomiczna rotacja, z mechanizmem wzbudzającym w obrębie samej rzęski; drugim — fale pobudzeniowe endogenicznego charakteru, przebiegające w regularnych odstępach po kortykalnej ektoplazmie od jednego końca komórki do

drugiego (przy ruchu normalnym FLS od tyłu do przodu, a podczas CCR — odwrotnie). Impuls metachronalny byłby więc mechanizmem kontroli komórki, zapewniając skoordynowaną pracę całemu aparatowi rzęskowemu (Párducz, 1967).

Idea autonomicznego „nieskoordynowanego” ruchu rzęsek powstała, w odróżnieniu od interpretacji ruchu „skoordynowanego”, nie na podstawie analizy preparatów, lecz bezpośredniej obserwacji.

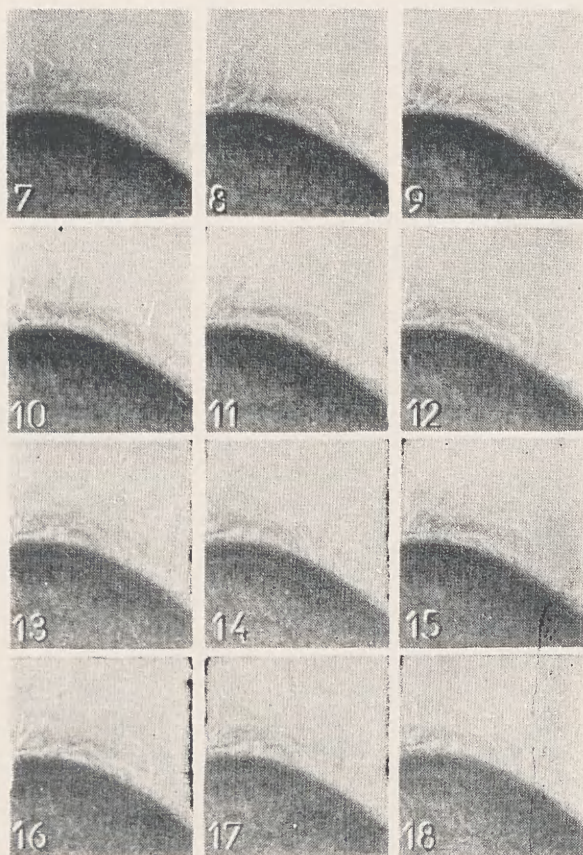
Od dawna znane było zjawisko, że pod wpływem różnych czynników uszkadzających można wywołać u orzęsków oddzielanie się fragmentów pellikuli od ektoplazmy i następnie — powstanie tzw. pęcherzy hyalinowych. Dzięki ich przezroczystości rzęski stają się widoczne na powierzchni pęcherzyka i można obserwować ich zachowanie się. Analizę dodatkowo ułatwił fakt, że wystąpienie pęcherzyka hyalinowego jest oznaką przedśmiertną, której towarzyszy zatrzymanie lub znaczne zwolnienie ruchu pierwotniaka. Párducz (1954), działając na wymoczki parami amoniaku, potwierdził poprzednie obserwacje, że rzęski na kropkach hyalinowych — widziane łatwiej z góry niż z profilu — wykazują regularny, stosunkowo wolny ruch rotacyjny w kierunku przeciwnym do ruchu wskazówek zegara. Następnie stwierdzono (Pitelka i Child, 1964; Párducz, 1967), że lejowaty (stożkowy) ruch rotacyjny rzęsek pojawia się nawet bez wystąpienia pęcherzy hyalinowych u *Paramecium*, *Colpidium*, *Didinium*, *Opalina* pod wpływem różnych czynników (narkotyki, sole nieorganiczne) paraliżujących ruch postępowy pierwotniaków. U unieruchomionych osobników wszystkie rzęski rotują z tą samą szybkością. Zjawisku towarzyszy całkowity zanik fal metachronalnych. W interpretacji Párducza (1967) jest to oczywiste jako następstwo wyłączenia rzęsek spod kontroli komórkowego mechanizmu koordynującego ich pracę. Podstawą párduczowskiej teorii ruchu rzęskowego, opartej na jego własnych badaniach, prowadzone głównie na *Paramecium*, była analiza kierunku przebiegu fal metachronalnych i relacji między nimi a efektywnym uderzeniem rzęski. W tej dziedzinie dokonał on ustaleń całkowicie przeciwnych uprzednio panującym poglądom. Do roku 1954 wszyscy badacze łącznie z Párduczem byli zgodni, że u *Paramecium* podczas ruchu FLS fale metachronalne są inicjowane na przodzie ciała i rozchodzą się ku jego tyłowi, a przy CCR odwrotnie. Efektywne uderzenie rzęski, niezależnie od kierunku pływania *Paramecium*, zachodzi prostopadle do czoła fali. W pracach (1954, 1955) Párducz odwołał swoje poprzednie poglądy, stwierdzając, że przy FLS fale rzęskowe inicjowane są na tylnym końcu ciała i przebiegają ku przodowi, a przy CCR od przodu ku tyłowi. Uderzenie efektywne rzęski zachodzi w każdym typie ruchu prawie równoległe do czoła fali. Tak zachowuje się ciliatura somatyczna *Paramecium*. Efektywne uderzenie rzęsek zagłębienia peristomalnego jest prostopadłe do czoła fali, której kierunek rozchodzenia się jest taki sam jak na pozostałych obszarach powierzchni komórki.

Knight-Jones (1954) wyróżnił cztery zasadnicze typy koordynacji metachronalnej: 1) metachronizm sympletyczny (symplectic metachronism), 2) metachronizm antyplektyczny (antiplectic metachronism), 3) metachronizm deksjoplektyczny (dexioplectic metachronism) i 4) metachronizm leoplektyczny (laeoplectic metachronism). W pierwszym wypadku kierunek efektywnego uderzenia jest zgodny z kierunkiem rozchodzenia się fali metachronalnej, w drugim przeciwny, w trzecim



Plansza I. Metoda szybkiego utrwalania rzęsek

1 — *Paramecium multimicronucleatum* utrwalone podczas ruchu normalnego (FLS). 2 — schemat rozkładu fal metachronalnych przy FLS. 3 — wzorec pojedynczego cyklu pracy rzęski: O—a — uderzenie efektywne. a—O — faza ruchu powrotnego (rotacja autonomiczna). 4 — wzorec fal metachronalnych, typowych dla CCR. 5 — rzęski wykonujące uderzenie rewersyjne. 6 — pierwotniak poddany uprzednio działaniu par chloroformu. Wszystkie preparaty uzyskane metodą szybkiego utrwalania (wg Párducza)



Plansza II. Stożkowata (rotacyjna) forma ruchu rzęsek peristomalnych
P. multimicronucleatum (7—18)

Osobnik stacjonarny, rzęski obserwowane z profilu na krawędzi ciała. Szybkość kamery
 720 klat./sek.

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca

skierowany na prawo, w czwartym na lewo. Według Párducz (1967), orzęsienie somatyczne *Paramecium* pracujących w sposób skoordynowany wykazuje metachronizm deksjoantyleptyczny (dextio-antiplectic), podczas gdy rzęski zagłębienia peristomalnego — czysto antyleptyczny.

Na preparatach uzyskiwanych metodą szybkiego utrwalania (plan-sza I, 1, 4) obszary zaciemnione nie odpowiadają grzbietom fal metachronalnych, a jasne — ich dolinom. Pasma ciemne powstają wskutek nakładania się rzęsek podczas ich ruchu powrotnego, tzn. kiedy są one najbliżej powierzchni ciała, natomiast strefy jasne, odpowiadają fazom efektywnego uderzenia rzęsek.

Idee Párducz, rozwijane przez niego w szeregu prac eksperymentalnych opublikowanych w latach 1954—1964 i zebrane w ogłoszonym pośmiertnie artykule sumującym (1967), zostały w większości powszechnie przyjęte. Dotyczyło to przede wszystkim formy ruchu rzęski, kierunku rozchodzenia się fal metachronalnych i ich relacji do efektywnego uderzenia oraz obiektywności obrazów uzyskiwanych metodą szybkiego utrwalania. Problemem dyskusyjnym pozostał jedynie mechanizm koordynacji przy ruchu metachronalnym.

Sam Párducz od 1954 r. aż do ostatniej pracy 1967 r. konsekwentnie wypowiadał się przeciw przypisywaniu funkcji przewodzących jakimkolwiek układom fibrylnym *Paramecium*. Jego zdaniem nawet kintodesma, która tworzy rzeczywiste połączenia między rzęskami, nie ma charakteru prymitywnego układu nerwowego, przewodzącego impulsy metachronalne na drodze neuroidalnej. W tym zakresie poglądy większości współczesnych autorów są zgodne z тезami Párducz, aczkolwiek Doroszewski (1958) nie wykluczał możliwości przewodzenia przez układ srebrochłonny *Paramecium* bodźców ruchu metachronalnego.

Párducz (1954, 1958, 1962, 1967), odrzucając zdecydowanie hipotezę wszelkich funkcjonalnych związków między metachronizmem a układami włókien subpellikularnych, zachował jednocześnie pojęcie endogenego impulsu metachronalnego, przewodzonego przez niewyspecjalizowaną kortikalną ektoplazmę. Dotychczas metodami elektrofizjologicznymi nie udało się wykazać żadnych zmian w potencjałach membranowych *Paramecium* w związku z przesuwaniami się po powierzchni rzęskowych fal metachronicznych. Według Párducz (1967) wynika to z niedostatecznie precyzyjnych technik, pozwalających na rejestrację względnie małych zmian cyklicznych we właściwościach elektrycznych błony.

Koncepcję endogennych metachronalnych impulsów podtrzymuje i rozwija przede wszystkim Seravin (1967). Inni autorzy bądź zajmują stanowisko ambiwalentne (Kuźnicki, 1963a; Dryl i Grębecki, 1966), bądź wypowiadają pogląd (Jahn i Bovee, 1964, 1967; Pitelka i Child, 1964; Sleigh, 1965, 1966), że interpretację ruchu metachronicznego można najlepiej wyjaśnić regulacją hydrodynamiczną, tzn. wzajemnym wpływem rzęsek za pośrednictwem środowiska. Rzęski posiadają szereg właściwości typowych dla oscylatorów. W takiej sytuacji doskonale można wyobrazić sobie współdziałanie między nimi w postaci fali metachronalnej, bez żadnych endogennych impulsów. Ruch płynu wzbudzony przez rzęskę pobudza do ruchu undulipodia sąsiednie, dając w konsekwencji skoordynowanie ich pracy. Zależnie od szybkości pracy rzęski (Sleight, 1966) fala metachroniczna na powierzchni *Paramecium* będzie się rozchodziła ku przodowi (duże szybkości) albo ku tyłowi (małe szybkości), jak u *Paramecium* w środowiskach o podwyższonej lepkości.

AKTYWNOŚĆ RZĘSKOWA *PARAMECIUM* W STANIE STACJONARNYM

Pod koniec 1967 r. Kuźnicki, Jahn i Fonseca podjęli próby wykonania zdjęć filmowych rzęsek *Paramecium multimicronucleatum* podczas normalnej ich aktywności. Początkowo założono, że częściowe przewyciężenie dotychczasowych trudności w obserwacji undulipodiów może przynieść zastosowanie kamer rapidalnych „Hycam” (Hycam Redlake Laboratories Camera). Wśród różnych technik mikroskopowych (jasne i ciemne pole, kontrast fazowy, system Namarskiego, mikroskopia interferencyjno-polaryzacyjna) przy wykonywaniu zdjęć rzęsek z szybkością 300—4000 klatek na sekundę jedynie użyteczne okazały się obiektywy fazowo-kontrastowe.

Paramecia pochodzące bezpośrednio z kultur, bądź uprzednio przepłukiwane buforem fosforanowo-cytrynianowym (Dryl, 1959) o pH 5,2—5,6 umieszczano w kamerkach, w których dystans między szkiełkiem przedmiotowym a przykrywkowym wynosił ok. 720 μ . W pierwszym etapie pracy — dzielając ogólną opinię, że bezpośrednia obserwacja rzęsek na powierzchni pływającego pierwotniaka jest niemożliwa — uwagę skupiono wyłącznie na undulipodiach na krawędzi ciała u osobników stacjonarnych (niepływających, w stanie spoczynku).

Zjawisko zatrzymywania się parameciów na ściankach naczynia czy detritusie występuje masowo w hodowlach bogatych w florę bakteryjną. Ma ono wszelkie symptomy reakcji żerowania, aczkolwiek nawet przy całkowitym braku pokarmu w środowisku pierwotniak, wchodząc w bezpośredni kontakt z powierzchnią jakiegoś ciała względnie stałego, może reagować dłuższym lub krótszym zatrzymaniem się.

Jennings (1906) podał ogólny opis zachowania się aparatu rzęskowego *Paramecium* przy przejściu od pływania do stanu stacjonarnego i podczas jego trwania. Natrafiając na skrawek bibuły filtracyjnej, detritus bakteryjny, włókno bawełny itp. pierwotniak reaguje słabo zaznaczoną reakcją unikania. Następnie grupa rzęsek, najczęściej na przedniej części ciała po stronie aboralnej, wchodząc w ponowny kontakt z przedmiotem, zaczepia się o jego powierzchnię, jednocześnie wwrastając się. U tak „zakotwiczonego” pierwotniaka rzęski zagłębienia peristomalnego pracują energicznie, podczas gdy ruchy pozostałych są znacznie zwolnione, a nawet na pewnych obszarach komórki mogą być całkowicie zahamowane.

W pierwszej fazie doświadczeń Kuźnicki, Jahn i Fonseca (1969b), stosując małe powiększenia (128—300x), utrwalili na taśmie filmowej moment „zakotwiczenia się” *Paramecium* oraz ogólny obraz funkcjonowania rzęsek u osobnika w stanie stacjonarnym.

Analiza materiałów filmowych potwierdziła prawidłowość jenningsowskiego opisu, który wymaga tylko pewnych uzupełnień. U osobnika stacjonarnego praca rzęsek zagłębienia peristomalnego odpowiada w pełni párduczowskiej definicji ruchu skoordynowanego. Fale metachronalne wybiegając z westybulu wyraźnie przesuwają się ku przodowi ciała. Na pozostałych obszarach powierzchni komórki fale metachronalne są nieregularne bądź zupełnie niewidoczne.

Zjawisko ruchu metachronalnego rzęsek zagłębienia peristomalnego, które od dawna skupiało uwagę wielu badaczy, było jak dotychczas wyjątkowo ubogie w informacje ilościowe. Na podstawie posiadanych filmów lukę tę można częściowo wypełnić. U badanych osobników długość fali metachronalnej była wielkością mało zmienną i utrzymującą

się w granicach $17,2\text{--}20,5\ \mu$ o przeciętnej $18,6\ \mu$. Szybkość natomiast rozchodzenia się fali metachronalnej wykazywała wahania w szerokich granicach od $455\ \mu/\text{sek.}$ do $1280\ \mu/\text{sek.}$ Nawet u tego samego osobnika w ciągu ok. 2 sek. szybkość ta mogła wzrosnąć z $482\ \mu/\text{sek.}$ do $788\ \mu/\text{sek.}$ W wypadku względnie stałej szybkości rozchodzenia się fali o wartości przeciętnej $932\ \mu/\text{sek.}$, ilość fal propagowanych w zagłębieniu peristomalnym wyniosła średnio $53,8$ fal/sek. Na podstawie filmów wykonanych pod małym powiększeniem można było analizować jedynie ruch falowy. Podjęto więc kolejne próby sfotografowania rząsek przy użyciu obiektów imersyjnych fazowo-kontrastowych. Filmy wykonane pod dużym powiększeniem (do $1000\times$) dały zaskakujące rezultaty. Stwierdzono (Kuźnicki, Jahn i Fonseca (1968a, 1969b), że u osobników stacjonarnych rząski nie wykonują ruchu wiosłowego — naprzód, wstecz, lecz rotują.

Dotychczas powszechnie sądzono, że forma ruchu rząski jest taka sama u pływających i niepływających osobników. Rotacja, którą najlepiej udało się sfotografować u rząsek peristomalnych, zachodzi w kierunku przeciwnym do ruchu wskazówek zegara. Obraz takiego ruchu, obserwowany po krawędzi ciała, ma kształt stożkowaty (plansza II) i z tej płaszczyzny widziany odpowiada całkowicie dotychczasowym opisom ruchu nieskoordynowanego.

Pod dużym powiększeniem w polu widzenia znajduje się tylko niewielki stosunkowo niewielki wycinek ciała pierwotniaka. Nie można więc nigdy jednocześnie uzyskać obrazu całego *Paramecium*. Niemniej jednak u wszystkich osobników stacjonarnych, niezależnie od tego jaki fragment komórki był fotografowany, rząski zawsze rotowały. Istnieją więc wszelkie podstawy do stwierdzenia, że jest to typowa postać ruchu dla tego stanu.

Ruch rotacyjny rząski bynajmniej nie musi być przejawem patologicznym, lecz jest zjawiskiem normalnym u osobników niepływających. Był to następny wśród szeregu wniosków, które zasadniczo różnią się od dotychczas przyjętych poglądów.

Párducz (1954, 1958, 1967), jak i inni autorzy z naciskiem podkreślali, że z chwilą pojawienia się ruchu rotacyjnego następuje całkowity zanik fal metachronalnych oraz że ruch ten jest nieefektywny. W istocie ruchowi rotacyjnemu rząsek peristomalnych towarzyszy zawsze doskonale widoczny i regularny metachronizm (plansza III), rząski somatyczne natomiast zachowują się, z tego punktu widzenia, różnie. Na jednych obszarach ciała metachronizm może być widoczny, na innych całkowicie zanikać. Strefa, na których pojawiają się fale metachronalne, może się rozszerzać bądź zmniejszać do tego stopnia, że metachronizm urzęsienia somatycznego, analizowanego pod małym powiększeniem na krawędzi całej komórki może być zupełnie niewidoczny. Ta wyraźna różnica w zachowaniu się rząsek zagłębienia peristomalnego i rząsek somatycznych znajduje proste wytłumaczenie w różnicach szybkości ich ruchu. Częstotliwość pracy rząski *Paramecium*, analizowana na podstawie filmów wykonanych z dużą szybkością, okazała się znacznie wyższa od podawanych dotychczas. Rząski zagłębienia peristomalnego rotowały z szybkością od $25,4$ cykli/sek. do $78,2$ cykli/sek. i w tych wypadkach zawsze towarzyszył im metachronizm. U pierwotniaków w stanie stacjonarnym szybkość działania rząsek somatycznych jest różna od 0 do $35,8$ cykli/sek. Istnieje bez wątpienia strefa określonych szybkości, w której następuje przejście od ruchu metachronalnego do ameta-

chronalnego. Ścisłe sprecyzowanie tej wielkości nie jest jednak aktualnie możliwe, gdyż samo zjawisko ma w strefie przejściowej charakter nieostry. Fale metachronalne wraz ze spadkiem szybkości rotacji rzęsek stopniowo zanikają, stając się coraz bardziej niewidoczne. Można natomiast w przybliżeniu stwierdzić, że rzęskom rotującym w jakiejś strefie komórki z szybkością ≤ 20 cykli/sek. będzie zawsze towarzyszyło pojawienie się fal metachronalnych. Tym też tłumaczy się różne zachowanie się rzęsek somatycznych u *Paramecium* w stanie stacjonarnym. Wszystkie dotychczasowe obserwacje nad ruchem rotacyjnym opisywanym dotychczas jako nieskoordynowany były prowadzone na osobnikach unieruchomionych wskutek działania różnych czynników uszkadzających, u których ruch rzęsek był silnie zwolniony. Jest więc zrozumiałą zgodny pogląd wszystkich autorów, że pojawieniu się ruchu rotacyjnego zawsze towarzyszy zanik fal rzęskowych.

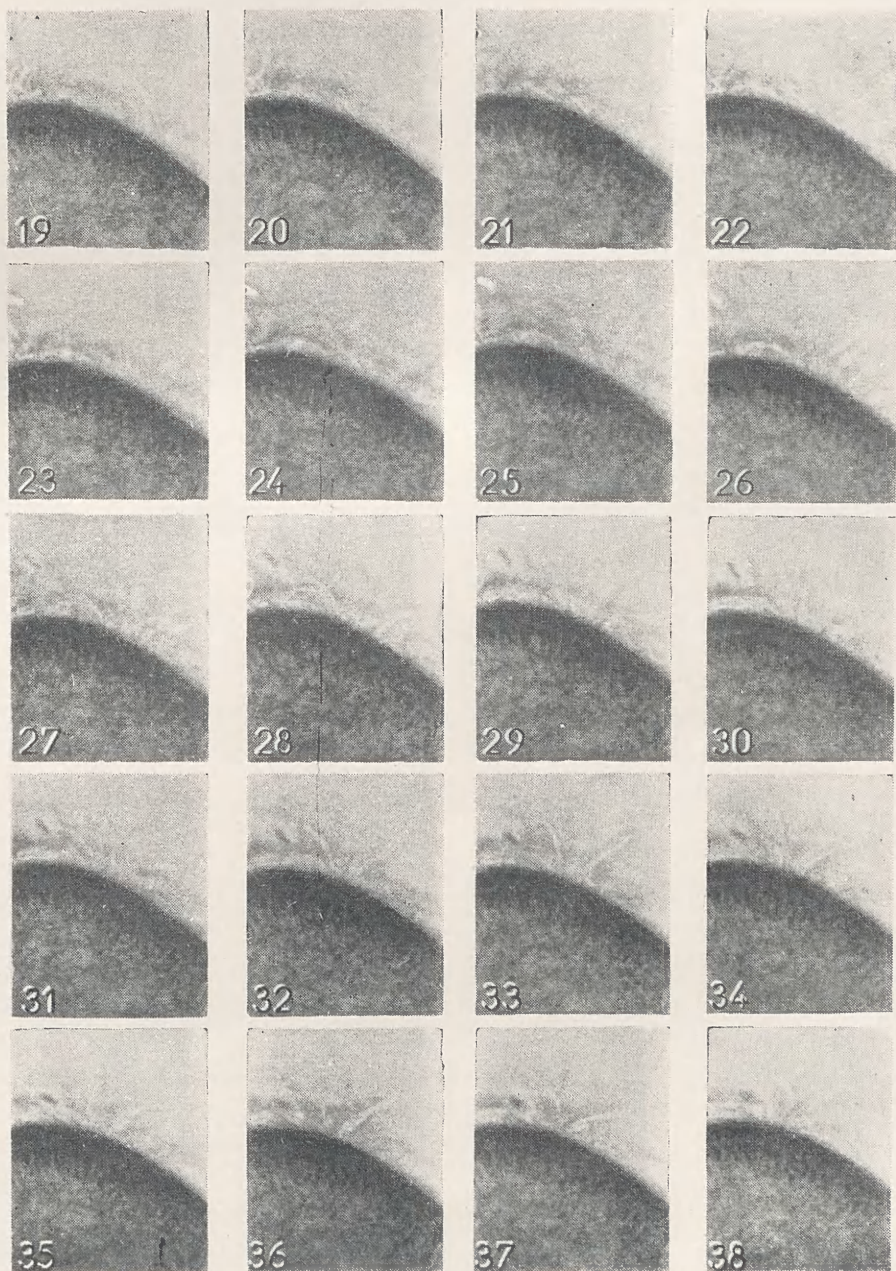
Idea nieefektywności ruchu rotacyjnego była nieprecyzyjna w samym sformułowaniu. W rzeczywistości każdy, niezależnie od formy, ruch rzęski wywołuje ruch cząstek w otaczającym je środowisku. Skuteczność funkcjonowania undulipodiów u *Paramecium* można natomiast rozpatrywać w dwóch aspektach: 1) jako organelli służących do pływania, 2) jako organelli napędzających pokarm do cytofarynksu.

W wypadku osobników znajdujących się w stanie stacjonarnym pierwszy aspekt nie wchodzi w rachubę. Na drugi uzyskano bezpośrednią odpowiedź pozytywną. Plansza III ilustruje zarejestrowany na kolejnych klatkach filmowych moment przesuwania przez rotujące rzęski peristomalnych komórek bakteryjnych w kierunku cytofarynksu. Jednocześnie na tej samej sekwencji widać ruch fali metachronalnej w kierunku przeciwnym, tzn. ku przodowi ciała.

Uzyskane wyniki skłoniły nas do podjęcia próby zasadniczo różnej od dotychczasowej praktyki obserwowania żywych pierwotniaków, to jest do sfotografowania rzęsek bezpośrednio na powierzchni *Paramecium*. Poczynania te uwieńczone zostały tylko częściowym powodzeniem. Filmy w większości były nieudane, a na tych, które nadawały się do analizy, kontrast między rzęską i podłożem był bardzo mały. W tych wszystkich jednak wypadkach, kiedy rzęski były widoczne, ich ruch rotacyjny nie podlegał dyskusji. Na tej drodze uzyskano też potwierdzenie faktu, że obrót rzęski zachodzi z różną szybkością. Rzęski peristomalne, rotujące od przodu ciała ku cytofarynksowi, wykonują ruch szybszy niż w kierunku przeciwnym. Forma pracy rzęski, która na podstawie obserwacji z profilu została określona jako stożkowata, w rzeczywistości przybiera kształt helisy. U stacjonarnego *Paramecium* rzęska bije więc w postaci fali spiralnej o wzrastającym przekroju od podstawy do wierzchołka undulipodium.

TECHNIKA BEZPOŚREDNIEJ OBSERWACJI UNDULIPODIÓW NA POWIERZCHNI KOMÓRKI PIERWOTNIACZEJ

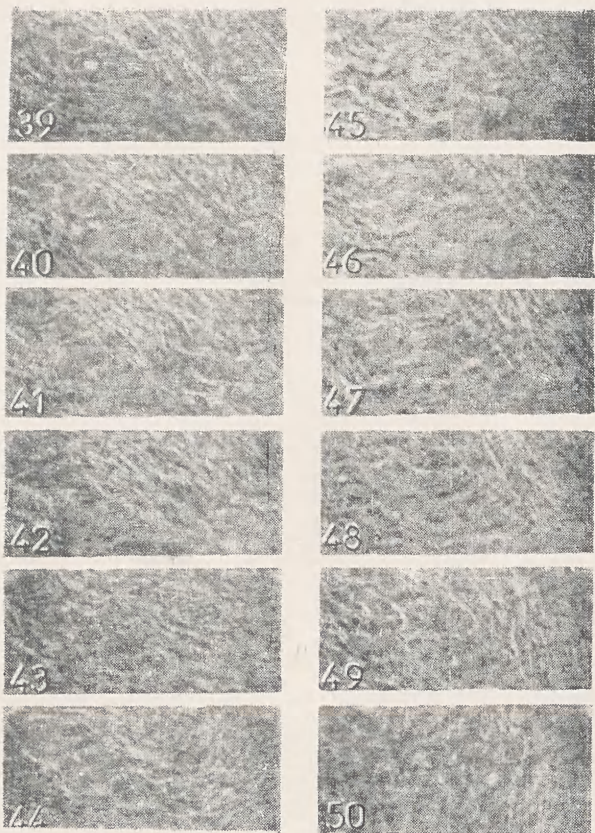
Z badań nad aktywnością rzęskową u *Paramecium* w stanie stacjonarnym wynikał istotny wniosek metodyczny. Rejestracja obserwowanych na taśmie filmowej rzęsek bezpośrednio na powierzchni komórki jest możliwa, aczkolwiek obrazy uzyskane na tej drodze odznaczają się małym kontrastem, który spowodowany jest zarówno podobnymi wła-



Plansza III. Efektywność rotacyjnej formy ruchu rzęsek (19—38)

Seria kolejnych zdjęć filmowych. Szybkość kamery 780 klat./sek. Fale metachronalne przesuwają się ku przodowi ciała, podczas gdy widoczna komórka bakteryjna jest napędzana w kierunku cytofaryngsu

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca



Plansza IV. Obraz rzęsek na powierzchni *P. multimicronucleatum* (39—50), pływającego w środowisku o normalnej lepkości

Co dziesiąta klatka z filmu, wykonanego z szybkością 960 klat./sek. 43, 44, 45 — przejście z położenia normalnego do rewersyjnego

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca

ściwościami optycznymi rzęski i podłoża, jak gruboziarnistością materiałów światłoczułych, jakie można stosować w kamerach rapidalnych. Były to poważne ograniczenia, sam jednak sposób fotografowania stanowił jedyną drogę uzyskania obiektywnych podstaw do oceny sposobu pracy rzęski u osobników pływających.

Elementem składowym ruchu postępowego *Paramecium* typu FLS, FRS, CCR czy PCR jest spiralizacja. W odróżnieniu więc od stanu stacjonarnego, zdjęcia undulipodiów z profilu na krawędzi ciała u pływającego osobnika są niewystarczające dla charakterystyki formy ruchu rzęski. Co więcej, mogą być one źródłem złudzeń optycznych wskutek stałego wychodzenia z płaszczyzny ostrości jednych rzęsek, a na ich miejsce pojawiania się obrazu innych. Uzyskanie zdjęć undulipodiów na powierzchni pływającego *Paramecium* okazało się zadaniem wyjątkowo żmudnym z powodów przytoczonych uprzednio, lecz wbrew opinii Párducz (1967) — możliwym do wykonania.

Plansza IV zawiera serie kinofotomikrografów, obrazujących zachowanie się rzęsek przed pojawieniem się rewersji rzęskowej, samą rewersję rzęskową oraz początek pływania tyłem naprzód. Mimo małego kontrastu film, z którego pochodzą przytoczone zdjęcia, jak i inne, które udało się wykonać, jednoznacznie wskazywały, że u pływającego *Paramecium* rzęski nie wykonują ruchu wiosłowego, lecz falowy, stwierdzany dotychczas wyłącznie u różnych wici. Jedynie zmiana położenia rzęsek od normalnego do rewersyjnego przypomina w swej formie fazę uderzenia efektywnego. Przy ruchu FLS czy CCR rzęski zawsze wykonywały ruch falujący, nie zmieniający w sposób widoczny kąta nachylenia w stosunku do powierzchni komórki.

Z uwagi na trudności techniczne materiał filmowy uzyskany za pomocą kamer rapidalnych był ilościowo niedostateczny, a jednocześnie zbyt mało kontrastowy, aby wyłącznie na jego podstawie formułować wnioski zasadniczo różne od dotychczas powszechnie uznawanych poglądów. Powstał więc problem znalezienia metody dającej znacznie lepsze jakościowo wyniki. Założono, że trudności w obserwacji rzęsek na powierzchni pływających pierwotniaków uda się przezwyciężyć, jeśli jednocześnie: 1) zwiększy się kontrast między rzęską a komórką, 2) zredukuje się szybkość pływania osobników bez powstawania upośledzających efektów na przebieg innych procesów życiowych. Oba warunki udało się uzyskać (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1968a) stosując następującą procedurę.

Po pobraniu z hodowli osobniki *P. multimicronucleatum* przepłukiwano jednym z serii buforów fosforanowo-cytrynianowych (Dryl, 1959) o pH 5,2—5,6, w którym przebywały przynajmniej 1 godz. Następnie przenoszono pierwotniaki do roztworów metylocelulozy przygotowanych na buforach o tym samym pH. Próbkę z pierwotniakami łączono z roztworami metylocelulozy tak, aby jej stężenia wynosiły od 0,8 do 1,5%. Po 3-godzinnym lub dłuższym przebywaniu *Paramecium* w takich warunkach rzęski na powierzchni komórki, obserwowane przez obiektywy imersyjne fazowo-kontrastowe, stają się dobrze widoczne, co umożliwia rejestrowanie ich obrazów na błonie filmowej (plansza V) lub też w postaci fotomikrografów (plansza VI).

Wysoka lepkość stosowanych roztworów metylocelulozy powoduje znaczne zmniejszenie szybkości pływania pierwotniaków. Szybkość spada zależnie od stężenia do kilkudziesięciu czy kilkunastu mikronów na

sekundę, ale nawet w roztworach 1,5% przez okres przynajmniej 24 godz. ruch parameciów ani na chwilę nie zostaje zatrzymany. Stosowane roztwory metylocelulozy stwarzają jednocześnie wyjątkowo korzystną sytuację eksperymentalną. W tych warunkach aktywność rzęskowa *Paramecium* przejawia się w postaci (FRS→CCR→FRS→CCR...n) (Grębecki, Kuźnicki i Mikołajczyk, 1967a). Przejścia od ruchu typu FRS do ciągłej rewersji rzęskowej (CCR) następują po sobie w odstępach kilku- kilkunastosekundowych. Dzięki temu w roztworach metylocelulozy można bez żadnej dodatkowej stymulacji analizować zarówno sposób pracy rzęski podczas różnych etapów reakcji ruchowych *Paramecium* (plansza V, plansza VI, 59), jak i samo zjawisko rewersji (plansza VI, 61—63), a także przejścia od ciągłej rewersji rzęskowej do pływania przednim końcem ciała naprzód.

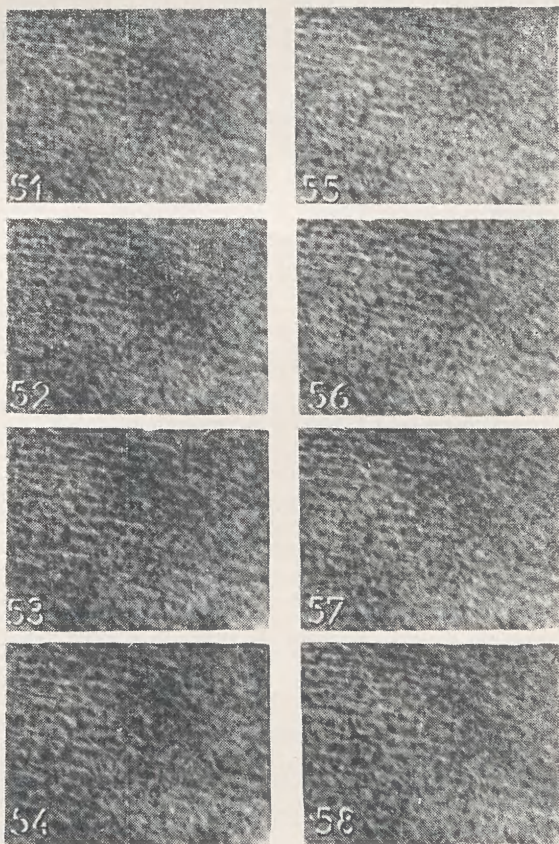
Roztwory metylocelulozy są, jak się wydaje, środowiskiem dla *P. multimicronucleatum* praktycznie obojętnym, jeśli chodzi o możliwość przebiegu podstawowych funkcji życiowych. Nawet po 5 dniach przebywania w najwyższych ze stosowanych stężeń przeżywało 100% osobników, zachowując przez cały czas zdolność do ruchu.

Optymalne warunki dla jednoznacznego badania wszystkich opisanych wyżej przejawów aktywności rzęskowej przypadają na okres między 3 a 24 godz. Przedłużenie czasu ekspozycji pozwala jednak na obserwacje niedostępne na innej drodze. Na przykład dłuższe niż dobowe przebywanie w 1,2% lub wyższych roztworach metylocelulozy może powodować w pewnych, wyjątkowo rzadkich przypadkach wyłamanie się niektórych rzęsek, podczas gdy pozostałe zachowują nadal normalną aktywność, zapewniając pierwotniakowi możliwość ruchu. Przerzedzenie aparatu rzęskowego umożliwia obserwację i rejestrację funkcji jednej i tej samej rzęski znacznie dokładniej niż wówczas, kiedy undulipodia gęsto pokrywają całą komórkę.

Metoda bezpośredniej obserwacji rzęsek na powierzchni komórki (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1968a) stwarza dodatkowo szereg istotnych udogodnień. Przede wszystkim całkowicie zbyteczne stają się kamery rapidalne. Zmniejszenie szybkości pływania i ruchu samych rzęsek pozwala na stosowanie kamer standardowych o szybkościach do 60 klatek/sek. To z kolei umożliwia wykorzystanie drobnoziarnistych i wysoce kontrastowych filmów. Najlepsze rezultaty uzyskano na kodakowskiej taśmie kolorowej (Kodak Ektachrome). Wreszcie metoda może być z powodzeniem stosowana do badania aktywności undulipodiów innych gatunków orzęsków i wiciowców, np. *Trichonymphida*.

FORMA RUCHU RZĘSKI U PŁYWAJĄCEGO *PARAMECIUM*

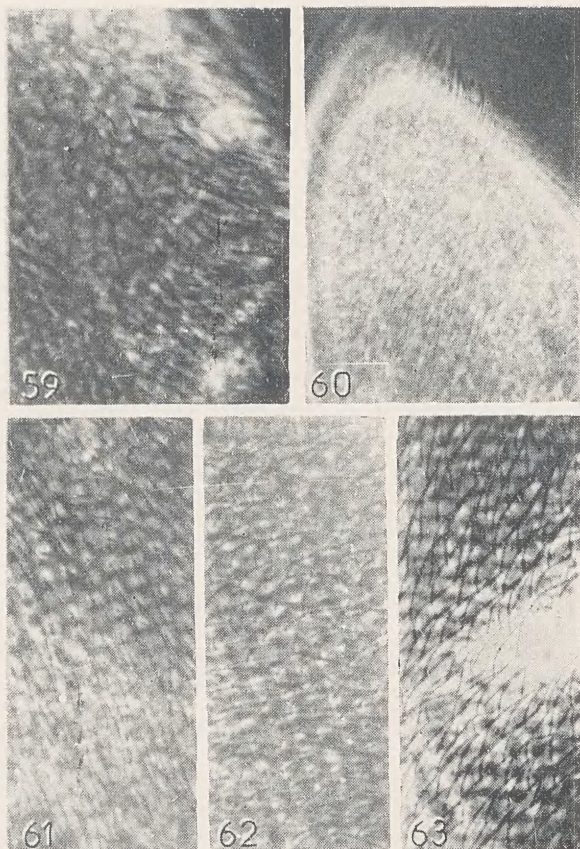
Technika bezpośredniej obserwacji rzęsek na powierzchni *Paramecium* umożliwiła zebranie obszerniejszej dokumentacji filmowej. Na tej podstawie oraz dzięki zdjęciom wykonanym kamerami rapidalnymi stwierdzono (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1968b, 1969a, 1969b), że dotychczasowe poglądy na formę ruchu rzęski nie znajdują żadnego potwierdzenia. U pływających *P. multimicronucleatum* rzęski nie wykonują ani jednopłaszczyznowego (Sleigh, 1962), ani trójwymiarowego ruchu wiosłowego (Párducz, 1954, 1958, 1967), złożonego z fazy uderzenia efektywnego i ruchu powrotnego, lecz uderzają w postaci fali spiral-



Plansa V. Ruch rzęsek somatycznych u osobnika pływającego w 1,2% roztworze metylocelulozy (51—58)

Seria kolejnych zdjęć wykonanych z szybkością 50 klat./sek.

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca



Plansza VI. Fotomikrografy (Polaroid) obrazujące różne przejawy aktywności
rzęskowej

59 — rzęski peristomalne pierwotniaka. 60 — przejście rzęsek somatycznych w położenie rewersyjne na przednim końcu ciała. 61 — normalne położenie rzęsek. 62 — środkowa faza zmiany położenia rzęsek od normalnego do rewersyjnego. 63 — rzęski w położeniu rewersyjnym

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca

nej wędrującej od podstawy rzęski do jej wierzchołka. Plansza VII przedstawia zarejestrowany na kolejnych 20 klatkach filmowych typowy obraz pracy tej samej rzęski somatycznej, obserwowany z góry na powierzchni komórki. Falowa natura tego ruchu nie może budzić żadnych wątpliwości. Ten sam charakter ruchu falowego widać na rzęskach obserwowanych z boku na krawędzi ciała (plansza VIII). Wskazuje to jednoznacznie, że mamy do czynienia z falą trójwymiarową o kształcie śrubowym (rys. 4). Fala taka skierowana dystalnie wytwarza siłę lokomotoryczną, skierowaną od podstawy rzęski do jej wierzchołka i w konsekwencji popycha pierwotniaka w kierunku przeciwnym. Rzęska w czasie wykonywania takiego ruchu nie rotuje wokół swej osi, aczkolwiek przy bezpośredniej obserwacji może powstawać złudzenie rotacji. Faktycznie jest to ruch falowy, zachodzący jednocześnie w dwóch prostopadłych płaszczyznach o wzajemnie przesuniętych fazach o 90° . Jeśli fale te mają kształt sinusoidy o tych samych amplitudach i długościach fali, to ich kombinacja daje w efekcie regularny ruch śrubowy. Charakter takiego ruchu został opisany przez Jahna i Bovee (1968) u trofozoitów *Plasmodium relictum*, przytwierdzonych do swoich rodzicielskich komórek.



Rys. 4. Schemat ilustrujący pracę rzęski somatycznej podczas ruchu *Paramecium*
Strzałka kropkowana — kierunek rozchodzenia się wędrującej fali śrubowej. Gruba strzałka — kierunek ruchu pierwotniaka

U pływającego *Paramecium* rzęska obserwowana zarówno na powierzchni, jak i na krawędzi komórki nie przybiera kształtu idealnej sinusoidy, ale ma charakter symetryczny. Wygięcia i obszary prostych odcinków, jakie pojawiają się podczas ruchu rzęski, są całkowicie porównywalne z ruchem falowym wici pierwotniaków i ruchem niektórych ogonków plemników. Ruch śrubowy skierowany od podstawy undulipodium do jego wierzchołka został opisany między innymi u plemników byka (Gray, 1958; Rikmenspoel 1965) oraz u poprzecznej wici *Ceratium* (Jahn, Harmon i Landman, 1963). W podobny sposób prawdopodobnie poruszają się swobodnie pływające plemniki człowieka (Zorgniotti, Hotchkiss i Wall, 1958).

U *Paramecium*, umieszczonego w roztworach metylocelulozy, wszystkie rzęski zarówno somatyczne, jak i peristomalne uderzają w postaci wędrującej fali śrubowej. Forma ruchu jest zupełnie niezależna od tego, czy pierwotniak płynie naprzód przednim końcem ciała, czy też jest w fazie ciągłej rewersji rzęskowej (CCR). Jedynie rzęski cytofaryngalne, które tworzą układy o charakterze membranel, wykonują ruch wiosłowy. Efektywne uderzenie tych rzęsek jest skierowane ku tyłowi cytofaryngsu, na którego końcu tworzy się wodniczka pokarmowa. Kierunek efektywnego uderzenia rzęsek cytofaryngalnych jest taki sam, niezależnie czy *Paramecium* porusza się ruchem typu FLS, FRS, CCR, czy znajduje się w stanie stacjonarnym.

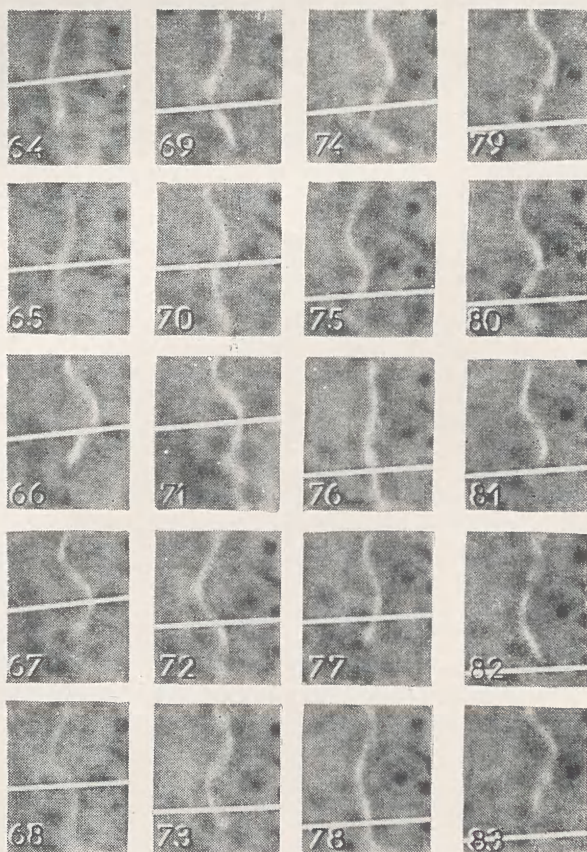
Bezpośrednie obserwacje, a przede wszystkim obszerna dokumentacja filmowa (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1969b) nie pozostawiają natomiast żadnych wątpliwości, że u pływającego w roztworach metylocelulozy *P. multimicronucleatum* rzęski somatyczne i peristomalne uderzają zawsze w postaci wędrującej fali śrubowej. Już sam ten fakt zmusza do rewizji dotychczasowych poglądów na temat ruchu rzęskowego i funkcjonalnej odrębności rzęsek w stosunku do innych undulipodiów (wici pierwotniaków, ogonków plemników, itp.).

Obrazy uzyskane dzięki metodzie bezpośredniej obserwacji rzęsek pozwoliły jednocześnie na wszechstronniejszą, niż to początkowo było możliwe, analizę filmów wykonanych kamerami rapidalnymi. Na tej podstawie można było stwierdzić, że rzęski pierwotniaków pływających w środowisku kultury czy w buforach uderzają w ten sam sposób jak w roztworach metylocelulozy. W każdej sytuacji jest to wędrująca od podstawy do wierzchołka rzęski fala spiralna. W porównaniu z roztworami metylocelulozy — w środowiskach o normalnej lepkości — wzrasta nieznacznie krzywizna wygięcia fali oraz kąt nachylenia między rzęską a powierzchnią komórki.

Materiał filmowy, jaki udało się uzyskać dzięki zastosowaniu kamer rapidalnych, był ilościowo znacznie skromniejszy oraz wykazywał mniejszy kontrast od dokumentacji obrazującej aktywność rzęskową *P. multimicronucleatum* w roztworach metylocelulozy. Na tej podstawie może powstać zarzut, że falowy charakter ruchu rzęski u pierwotniaków pływających w środowiskach o normalnej lepkości nie został udowodniony w sposób dostatecznie przekonujący. Konsekwencją takiego stanowiska byłaby teza, że wzrost lepkości środowiska wywołuje przejście od ruchu „naprzód - wstecz” (który był dotychczas uważany za jedyną formę, jaką mogą wykonywać rzęski) do wędrującej fali śrubowej. Waga tego zarzutu wymaga szerszego omówienia, tym bardziej, że odpowiedź nań będzie jednocześnie wskazaniem powodów, dla których uzyskane przez nas wyniki tak zasadniczo różnią się od wszystkich poprzednich opisów i teorii ruchu rzęskowego.

Podwyższanie lepkości środowiska jest jedną z podstawowych metod stosowanych od lat przy analizie ruchu różnych undulipodiów. Wśród używanych czynników największe uznanie zyskała ostatnio metyloceluloza, jako związek działający wyłącznie lub prawie wyłącznie na wzrost lepkości.

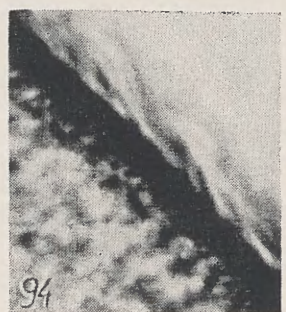
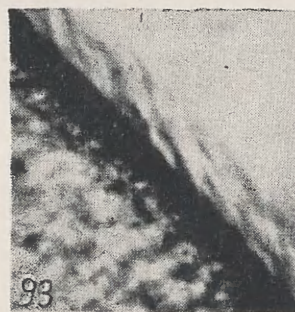
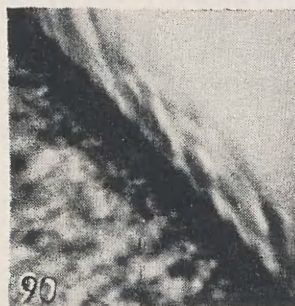
Zbadanie wpływu podwyższonej lepkości na formę ruchu rzęsek nie było dotychczas możliwe z uwagi na brak metod ich obserwacji i rejestracji. Wici wiciowców czy ogonki plemników, które stosunkowo łatwo dają się filmować czy fotografować przy użyciu kolejnych błysków fleszowych, były pod tym kątem widziane wielokrotnie i szczegółowo analizowane. Na tej podstawie Holwill (1966), dokonując przeglądu współczesnego stanu badań nad ruchem wiciowym, stwierdził jednoznacznie, że wzrost lepkości środowiska nie wpływa na formę ruchu undulipodiów, a jedynie zmienia takie parametry ich funkcji, jak częstość, amplituda i długość fali. Odstępstwa od tej zasady należą do rzadkości i polegają na zmianach o małej skali. Na przykład ogonki plemników byka, które normalnie uderzają w postaci fali śrubowej, w środowiskach o podwyższonej lepkości wykonują ruch sinusoidalny (Rothschild, 1961). Brak wpływu wzrostu lepkości środowiska na formy ruchu rzęski u *Paramecium* (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1968b, 1969a) jest więc zgodny z za-



Plansza VII. Forma ruchu rząśnika u pływającego osobnika (64—83)

20 kolejnych zdjęć jednej i tej samej rząśnika w roztworze metylocelulozy (1,2%). Biała linia poprzeczna — znacznik na obiektywie mikroskopu, pozwalający na ustalenie kierunku ruchu pierwotniaka. Szybkość filmu — 50 klat./sek., powiększenie — 1250 X, środowisko — 1,2% roztwór metylocelulozy

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca



Plansza VIII. Forma ruchu rząski u pływających osobników, widziana z profilu na krawędzi ciała (84—95)

Seria zdjęć, wykonanych z szybkością 50 klat./sek., środowisko — 1,2% roztwór metylocelulozy

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca

chowaniem się innych undulipodiów, podczas gdy ewentualna zmiana byłaby zjawiskiem wyjątkowym.

Undulipodia membranel cytofaryngalnych *Paramecium* pracują w taki sam sposób w roztworach metylocelulozy jak w środowiskach o normalnej lepkości. Niezależnie od warunków, ich ruch składa się z uderzenia efektywnego i fały ruchu powrotnego. Jest to argument pośredni przemawiający za falową formą ruchu rzęsek somatycznych i peristomalnych w środowisku o normalnej lepkości. Odrębność sposobu pracy membranel w stosunku do pozostałej ciliatury wydaje się być u orzęsków zjawiskiem dość powszechnym. Świadczą o tym między innymi badania Sleigh (1957) nad ruchem rzęsek membranel wieńca peristomalnego *Stentora*. Brak metod obserwacji rzęsek somatycznych na powierzchni komórki pierwotniacznej jest najprostszą odpowiedzią na pytanie, dlaczego przedstawione wyniki odbiegają od dotychczasowych opisów. Wyjaśnienie to nie jest jednak pełne.

U źródeł wszelkich dotychczasowych teorii ruchu rzęskowego *Paramecium* leżało niesprawdzone założenie, że undulipodia osobników stacjonarnych czy unieruchomionych uderzają w taki sam sposób jak u pierwotniaków pływających. Te ostatnie były jednak całkowicie poza zasięgiem bezpośrednich obserwacji. Tym samym wszelkie badania nad formą ruchu rzęski, czy próby określenia jej szybkości metodami stroboskopowymi prowadzono na osobnikach stacjonarnych lub też unieruchomionych. W tych warunkach rotujące rzęski, obserwowane z profilu na krawędzi ciała, stale znikają z pola ostrości, aby za chwilę ponownie się pojawić. W konsekwencji powstaje złudzenie, że rzęska wykonuje ruch „naprzód i do tyłu”.

Párducz, najwybitniejszy znawca ruchu rzęskowego u *Ciliata*, zadował sobie doskonale sprawę z wszystkich niedostatków i ograniczeń bezpośredniej obserwacji rzęsek u pierwotniaków. Z tych właśnie powodów przypisywał tak wielkie znaczenie udoskonalonej przez siebie metodzie szybkiego utrwalania. Według jego założeń, działając na pierwotniaki roztworami $\text{OsO}_4 + \text{HgCl}_2$ otrzymuje się wykonane w ciągu 1/200 sek. „zdjęcie” rzęsek u pływających pierwotniaków. Niestety, założenie to nie opierało się na sprawdzalnych przesłankach. Gdybyśmy jednak przyjęli założenia Párducz za pewnik, tak jak czynił to uprzednio autor (Kuźnicki, 1963a; Grębecki, Kuźnicki i Mikołajczyk, 1967b), to mimo wszystko obecnie istnieją dowody, że rzęska nawet w tym czasie jest zdolna do wykonania ruchu. Obrazy rzęsek ułożonych w regularne „fale” (plansza I, 1 i 4) odpowiadają w rzeczywistości pierwszej fazie ruchu rzęsek wchodzących w rewersję rzęskową (plansza VIII, 97, 98, 99) bądź też wracających z położenia rewersyjnego do normalnego. Pełen cykl tego zjawiska może trwać tylko 15 msek. (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1969c), a ujawnienie się początkowych faz procesu — już po paru msek. „Typowe” obrazy, jakie otrzymuje się przy użyciu metody szybkiego utrwalania, byłyby więc raczej odzwierciedleniem reakcji pierwotniaka na pierwszy kontakt z utrwalcaczem, a nie rzeczywistymi odzworowaniami zachowania się rzęsek podczas ruchu. Interpretacja taka nie tłumaczy jednak przyczyn pojawiania się i regularności „fal” na preparatach. Problem ten jest zagadnieniem nadal otwartym, lecz nie tak istotnym, jakby to mogło się wydawać.

Párducz (1967) twierdził, że jeśli osobniki w próbce wykazują tę samą skoordynowaną reakcję ruchową, to po wprowadzeniu utrwalcacza prawie w 100% mają one ten sam wzorec falowego ruchu rzęskowego.

Autor, który wielokrotnie stosował metodę szybkiego utrwalania, nigdy takiej prawidłowości nie stwierdził. W każdym masowym preparacie rozkład fal rząskowych u poszczególnych osobników był zmienny i daleki od regularności. Szereg egzemplarzy w ogóle nie posiadało fal rząskowych, dając obrazy charakterystyczne dla jednoczesnego uderzenia przy wchodzeniu w rewersję (plansza I, 5) czy przy zaburzeniach wywołanych działaniem par chloroformu (plansze I, 6).

Podobne obserwacje poczynił wcześniej Doroszewski (1958), aczkolwiek nie kwestionował on obiektywności samej metody.

Ostatnią sprawą, którą należy podnieść, jest brak zgodności między nawet najbardziej regularnymi układami rząsek na preparatach (plansza I, 1, 4) a párduczowskim schematem formy ruchu rząski (plansza I, 3). Porównując rysunek z fotografiami można bez trudu znaleźć odpowiedniki dla położeń a, b, c i d, podczas gdy dla położeń 0, 1, e nie widać żadnych przykładów. Na preparatach uzyskiwanych metodą szybkiego utrwalania nie można stwierdzić fazy efektywnego uderzenia rząsek.

Dotychczas jedynym sposobem umożliwiającym dokładną analizę ruchu pojedynczej rząski somatycznej u *Ciliata* było oddzielenie jej od komórki. Obserwacje takie przeprowadzili ostatnio Gibbons (1965) na *Tetrahymena* i Seravín (1967) na *Paramecium*. Wyniki były zgodne z poprzednimi ustaleniami. Rząski *Paramecium* po odizolowaniu od komórki wykonują wyłącznie ruch falowy. Podobnie zachowują się reaktywowane do działania swobodnie pływające rząski *Tetrahymena*. Forma ich ruchu ma charakter fali śrubowej (Gibbons, 1965).

Według Seravína (1967) fakty te wskazują, że rząska po wyłączeniu jej spod komórkowych mechanizmów koordynujących (impulsów metachronalnych) powraca do prymitywnej postaci ruchu wiciowego. W ten sam sposób Párducz (1967) interpretował pojawianie się ruchu rotacyjnego. Uzyskane przez nas (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1968b, 1969a, 1969b) wyniki są więc jedynie różne od dotychczasowych teorii ruchu rząskowego u *Ciliata*, ale jednocześnie całkowicie zgodne z obserwacjami prowadzonymi na undulipodiach, których ruch można było dokładnie analizować.

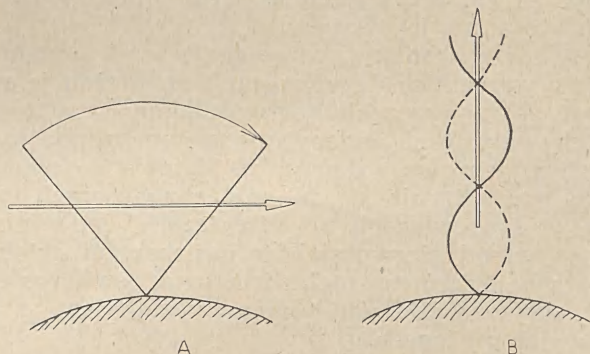
JEDNOŚĆ RZĄSEK I WICI

Pionierami współczesnych badań nad ruchem rząskowym byli Verworm (1890, 1894) i Gray (1922, 1928, 1930) a klasycznym obiektem — rząski (właściwie cirri) przedczołowe i czołowe ze skrzel *Mytilus*. Na tej podstawie opracowano model formy ruchu rząski, złożony z fazy uderzenia efektywnego i fazy ruchu powrotnego. Z punktu widzenia możliwości obserwacyjnych obiekt ten był doskonale wybrany, ale sposób ruchu rząsek abfrontalnych *Mytilus*, w porównaniu z innymi rząskami, zupełnie unikalny (Kinosita i Kamada, 1939; Yoneda, 1960; Sleigh, 1962). Badacze współcześni (Rivera, 1962; Sleigh, 1962, 1968) wykazują, że istnieje wiele różnych form ruchu rząskowego, niemniej jednak ruch ten jest nieciągły i w każdym wypadku składa się nań uderzenie efektywne i faza ruchu powrotnego.

Podstawowym osiągnięciem ostatniego dwudziestolecia w zakresie badań nad biologią rząsek i wici było wykazanie wspólnoty ich ultrastruktury oraz procesów biochemicznych, zapewniających ich działanie. Jedynym sposobem wyróżnienia rząsek i wici pozostała forma ruchu. Kryterium tego podziału ilustruje rys. 5, przytaczany za Sleigh (1962).

Pomijając konieczną symplifikację przy próbie tak jednoznacznego ujęcia problemu, przedstawiony na nim sposób formy ruchu wici był tylko jednym z wielu możliwych.

Ulehla (1911) zaproponował wyróżnienie trzech podstawowych form ruchu wiciowego: 1) fali trójwymiarowej (śrubowej), 2) fali płaskiej (dwuwymiarowej) oraz 3) ruchu typu wiosłowego. Zasadnicze kryteria tego podziału są w pełni aktualne (Holwill, 1966), z tym że liczba poznanych przykładów uległa znacznemu powiększeniu. Między innymi wy-



Rys. 5. Diagram ilustrujący „typową” formę ruchu: A — rząski, B — wici

Strzałki wskazują na kierunek ruchu wody (wg Sleight)

kazano, że undulipodia u szeregu *Flagellata* uderzają w sposób typowy dla ruchu rząskowego. Ten rodzaj ruchu występuje u *Mastigamoeba setosa*, *Entosiphon sulcatum*, u trzeciej przedniej wici *Paranema trichophorum* i *Petalomonas*, podczas ślizgania się po powierzchni oraz u przedniej wici *Tritrichomonas* w czasie pływania (Jahn i Bovee, 1967). Wiosłowa forma ruchu wici, złożona z fazy uderzenia efektywnego i ruchu powrotnego, okazała się więc również „typowa” dla undulipodiów *Flagellata* jak ruch ciągły o kształcie śrubowym czy sinusoidalnym. Zasada odróżniania rząsek od wici pozostawała jednak nadal w mocy, gdyż powszechnie sądzono, że postać ruchu falowego nigdy nie występuje u rząsek.

Ta ostatnia granica została zniesiona z chwilą, kiedy wykazano (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1968b, 1969a, 1969b), że rząski somatyczne i peristomalne u *P. multimicronucleatum*, a prawdopodobnie u wielu innych *Ciliata* (wniosek ten sprawdzono w zastosowaniu do innych gatunków *Paramecium* z grupy „Aurelia” i u *Spirostomum ambiguum*) pracują w identyczny sposób, jak szereg wici *Flagellata* i plemników.

Sleight (1962), Pitelka (1963), Pitelka i Child (1964), Jahn i Bovee (1967), Seravin (1967) określili rząski i ich funkcje jako jedną z modyfikacji wici. Obecnie można sformułować tezę znacznie dalej idącą. Rząski i wici są w każdym aspekcie strukturami nie różniącymi się od siebie.

Problemy terminologiczne mają tu znaczenie drugorzędne. Można, zgodnie już tylko z tradycją, nazywać „rząskami” undulipodia występujące u *Ciliata* i komórek somatycznych tkankowców, a wiciami — u *Flagellata* i plemników. Bardziej jednak zgodne z rzeczywistością sta-

nem byłoby zaniechanie ich wyróżniania. Wówczas najbardziej ogólną nazwą, obejmującą wszystkie wymienione struktury pozostałoby undulipodium. Wydaje się jednak, że rygorystyczne odrzucenie nazwy „rzęska” i „wić” przyniosłoby więcej chaosu niż korzyści. Jest rzeczą od dawna wiadomą, że zjawisko metachronizmu może towarzyszyć ruchowi wszelkich undulipodiów, jeśli występują one obok siebie w dostatecznie dużej liczbie. Gatunki wiciowców, będące symbiontami owadów ksylofagicznych, podobnie jak przedstawiciele gromady *Opalinata*, do niedawna zaliczane do *Ciliata*, posiadają liczne undulipodia, pokrywające całą komórkę lub znaczne jej obszary.

Wyraźne fale metachronalne, przebiegające od przodu ciała ku tyłowi, występują u wszystkich *Trychonymphida*. Można je szczególnie dobrze obserwować po umieszczeniu pierwotniaków w roztworach metylocelulozy. W tych warunkach zachowanie się undulipodiów *Trychonymphida* pobranych z termitów wskazuje na dalekie podobieństwo charakteru i kierunku rozchodzenia się fal metachronicznych, występujących u *Paramecium*, w środowiskach o podwyższonej lepkości. Z kolei, gatunki *Opalina* są wśród pierwotniaków najlepszymi obiektami do bezpośrednich obserwacji zarówno metachronizmu, jak i rewersji. Wszelkie więc przejawy aktywności undulipodiów występujące u *Ciliata*, mogą występować również u *Flagellata*.

PRZEJAWY AKTYWNOŚCI RZĘSKOWEJ I ICH ROLA W REAKCJACH RUCHOWYCH *PARAMECIUM*

Współcześnie najbardziej rozbudowaną i udokumentowaną eksperymentalnie teorię ruchu rzęskowego *Paramecium* przedstawił Párducz (1967) i inne prace z lat 1954—64. Jej podstawowe tezy można streścić następująco:

1. Autonomiczna rotacja jest jedynym przejawem funkcji ruchowej, której mechanizm wzbudzający znajduje się w obrębie rzęski. Rzęski rotują w sposób nieskoordynowany i w konsekwencji komórka pozostaje nieruchoma.

2. Po kortykalnej ektoplazmie normalnie funkcjonującego *Paramecium* stale przebiegają impulsy pobudzeniowe pochodzenia endogennego. Docierając do poszczególnych rzęsek wywołują one efektywne uderzenie. Impulsy endogenne umożliwiają więc pierwotniakowi wszelki ruch postępowy oraz zdobywanie pokarmu. Podczas pływania przednim końcem ciała naprzód impulsy metachronalne są wytwarzane w części kaudalnej pierwotniaka i przesuwają się ku przodowi; w czasie ciągłej rewersji rzęskowej kierunek ich przebiegu ulega odwróceniu.

3. Każdemu skoordynowanemu typowi reakcji ruchowej *Paramecium*, np. FLS, CCR odpowiada określony wzorec ułożenia fal metachronalnych na powierzchni komórki (plansza I, 1, 4). Struktura fal rzęskowych, ich profil oraz kierunek przebiegu jest podstawowym źródłem informacji dla analizy reakcji ruchowych pierwotniaków.

Każdej z wymienionych wyżej tez można przeciwstawić szereg ważkich argumentów, które jednocześnie pozwalają na sformułowanie odmiennej od párduczowskiej interpretacji przejawów aktywności rzęskowej *Paramecium*.

1. Uprzednio wykazano, że taka sama falowa forma ruchu występuje zarówno wówczas, kiedy rzęska jest częścią organizmu pływają-

cego, jak i po oddzieleniu jej od komórki. Rotacyjny ruch stożkowaty, który pojawia się u wszystkich osobników w stanie stacjonarnym, jest efektywny i może mu towarzyszyć metachronizm. Fakty te wskazują, że mechanizm wzbudzający, który warunkuje wyginanie się undulipodium, znajduje się w obrębie samej rzęski. Klasyczne założenia Varworna i Graya pozostają w odniesieniu do *Paramecium* w pełni aktualne. Autonomia rzęski w zakresie funkcji napędowych nie jest oczywiście całkowita. Komórka jako dostarczyciel energii wpływa za pośrednictwem tempa przemiany na częstość przesuwu fali wzdłuż rzęski i — być może — na jej amplitudę i długość. W zakresie funkcji ruchowych przynosi to jedynie zmiany w szybkości pływania pierwotniaka czy efektywności pobierania pokarmu. Do tego sprowadzają się komórkowe mechanizmy kontroli nad napędowymi funkcjami rzęski.

2. Milicer (1935) stwierdziła, że u *Paramecium* przebywających w tym samym środowisku, struktura fal metachronalnych podlega stałym zmianom bez żadnego wpływu na ich reakcje ruchowe. Wśród pierwotniaków pozostających w płynie hodowli procent osobników wykazujących metachronizm waha się od 4 do 90%. Na podstawie tych obserwacji Milicer wysunęła wniosek: „Fale rzęskowe są prawdopodobnie jedynie wyrazem prawidłowości w układzie i kolejności ruchu rzęsek, wątpliwe jednak, aby odgrywały one jakąś rolę w ruchu postępowym wymocзка”.

Praca Milicer (1935) została przeoczona przez większość protozoologów, ale współczesne badania potwierdziły jej poglądy. Zgodnie z obserwacjami Párdueza (1954) dla ruchu typu FLS czy FRS charakterystyczny jest posterialno-anterialny kierunek rozchodzenia się fal rzęskowych. W rzeczywistości jednak w środowiskach o podwyższonej lepkości kierunek rozchodzenia się fal metachronicznych ulega inwersji (Sleigh, 1966). Kierunek spiralizacji podczas CCR jest taki sam, niezależnie od lepkości środowiska (Grębecki, Kuźnicki i Mikołajczyk, 1967b).

W roztworach metylocelulozy ciągłej rewersji rzęskowej towarzyszą fale metachronalne, biegnące od części kaudalnej komórki ku przodowi ciała, w roztworach soli natomiast — np. KCl — kierunek ich ruchu jest odwrotny. Określonym typom reakcji ruchowych odpowiadają więc różne kierunki rozchodzenia się fal metachronalnych.

Na podstawie materiałów filmowych (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1969b) stwierdzono, że podobnie jak w wypadku osobników w stanie stacjonarnym, tak u *Paramecium* pływającego pojawienie się lub znikanie fal metachronalnych zależy wyłącznie od szybkości ruchu undulipodiów i warunków środowiska. W 1,2‰ i wyższych roztworach metylocelulozy fale metachronalne mogą zanikać całkowicie, bez żadnego wpływu na ruch komórki.

Wszystkie te fakty przemawiają na korzyść hydrodynamicznej (mechanicznej) teorii metachronizmu (Jahn i Bovee, 1964, 1967; Pitelka i Child, 1964; Sleigh, 1965, 1966). Rzęski można więc rozpatrywać jako względnie automatyczne oscylatory, których działanie motoryczne jest modyfikowane przez ruch cieczy, wzbudzony przez inne undulipodia. Regulacja rytmu rzęsek u *Paramecium*, synchroniczna wzdłuż „grzbietów i dolin” fal, a asynchroniczna w kierunkach ich przebiegu, miałaby więc ten sam mechanizm co metachronizm występujący u *Trychonymphida* czy też metachronizm symbiotycznych spirochetów na powierzchni wiciowca *Mixotricha paradoxa* (Cleveland i Grimstone, 1964). Brak związków między reakcjami ruchowymi *Paramecium* a metachronizmem przy

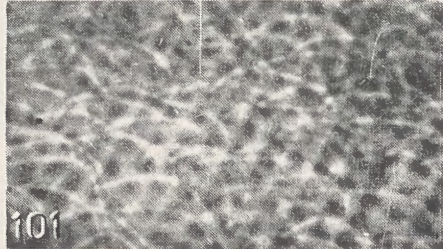
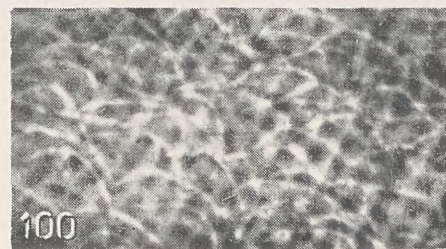
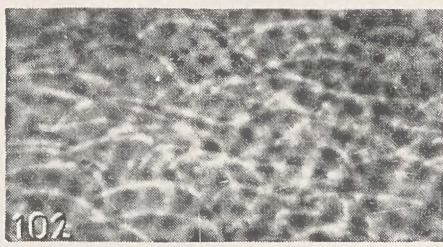
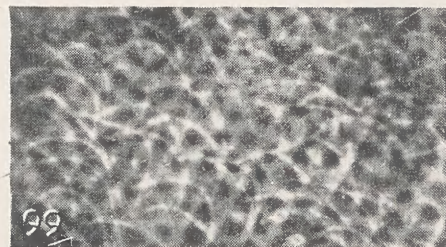
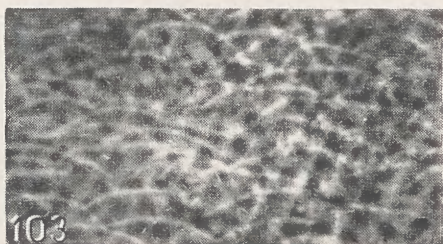
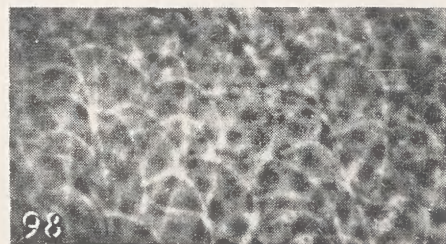
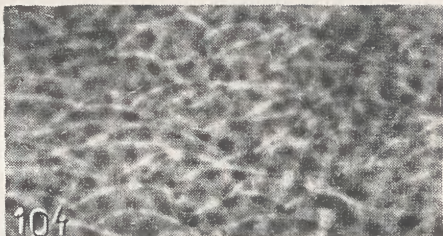
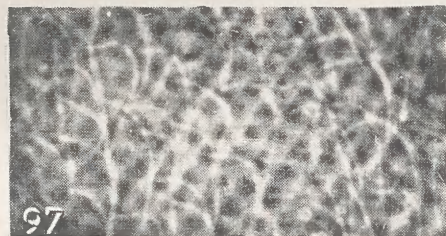
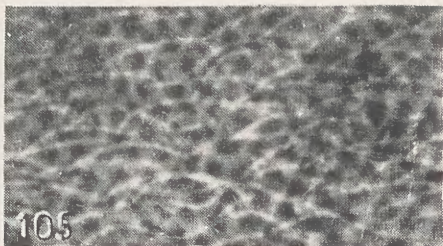
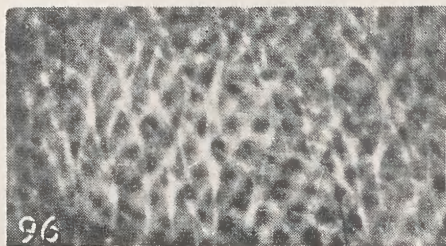
jednoczesnej zależności pojawiania się fal rzęskowych i kierunków ich rozchodzenia od szybkości ruchu undulipodiów i lepkości środowiska, stanowią mocne argumenty na rzecz teorii hydrodynamicznej. Jedynym zjawiskiem niezgodnym z teorią hydrodynamiczną jest posterialno-arterialny kierunek przebiegu fal podczas FLS oraz arterialno-posterialny podczas CCR. Przy formie ruchu rzęski w postaci fali śrubowej kierunki te powinny być odwrotne. Problem ten pozostaje nadal otwarty, ale jego rozwiązanie — niezależnie od wyniku — wyjaśni tylko kwestię mechanizmu współdziałania między undulipodiami. Brak bowiem związków między metachronizmem a reakcjami ruchowymi *Paramecium* wydaje się przekonująco udowodniony. Podobnie jak fakt, że przesuwaniu się fal metachronalnych czy samym uderzeniom rzęski nie towarzyszą żadne zmiany potencjałów wewnątrzkomórkowych. Jedyny przejaw aktywności rzęskowej, z którym skorelowana jest depolaryzacja błony, to rewersja rzęskowa (Yamagouchi, 1960, Kinoshita, Dryl i Naitoh, 1964, Kinoshita, Murakami i Yasuda 1965, Naitoh 1966). Pojęcie impulsu metachronalnego (Párducz, 1967) nie ma więc żadnego uzasadnienia.

3. Ideą przewodnią przedstawianej obecnie koncepcji jest wykazanie, że somatyczne i peristomalne undulipodia *Paramecium* spełniają dwie funkcje: organelli napędowych i organelli sterujących ruchem pierwotniaka. Pierwsza przejawia się bądź jako wędrująca fala śrubowa, cylindryczna bądź stożkowata, druga natomiast — w zmianach położenia rzęski w stosunku do położenia osi ciała. Najczęściej występującą i najlepiej poznaną formą zmiany położenia rzęsek jest rewersja rzęskowa (plansza VI, 61—63, plansza IX). Jeśli rzęski podejmują swój falowy ruch w nowym położeniu, pierwotniak pływa tylnym końcem ciała naprzód. Rewersja rzęskowa jest tym przejawem aktywności undulipodiów, który przede wszystkim znajduje się pod kontrolą komórkową, a jednocześnie samo przejście zachodzi w wyniku zmiany stanu pobudzenia u komórek. Obie funkcje rzęski, napędowa i sterująca, wykazują wyraźną odrębność, która wyraża się a) w możliwości wyłączenia jednej, podczas gdy druga jest w pełni zachowana, b) w tym że obie funkcje nie są wykonywane jednocześnie, c) że forma ruchu przy zmianie położenia rzęski jest różna od sposobu jej pracy podczas ruchu autonomicznego, d) że mają one inne jonowe mechanizmy aktywacji. Fakty uzasadniające te tezy zostaną przedstawione kolejno.

Worley (1934) działając na paramecia nowokainą zauważył, że pod wpływem tego narkotyku kolejno zanika zdolność do rewersji, metachronizmu i wreszcie ustaje ruch samych rzęsek. Na tej podstawie wysunął on hipotezę istnienia trzech różnych mechanizmów odpowiedzialnych za wymienione przejawy aktywności rzęskowej. Współczesne badania wykazały, że inhibicja ruchu rzęsek może również poprzedzać zanik zdolności do rewersji.

Kuźnicki (1963b), badając wpływ Ni^{2+} na *P. caudatum* stwierdził, że podczas immobilizacji fizjologicznej nieruchome orzęski co kilka sekund wykazują cofnięcia na odległość nie przekraczającą długości ciała i powrót do pozycji wyjściowej. Przesunięcia te są spowodowane synchroicznym na całej powierzchni ciała przejściem rzęsek do położenia rewersyjnego i następnie — do położenia początkowego. Wynik ten sugerował, że u parameciów immobilizowanych Ni^{2+} zdolność do rewersji jest zachowana.

Założenie to zostało udowodnione eksperymentalnie przez Naitoha (1966) oraz Grębeckiego i Mikołajczyk (1968). Paramecia pozostawały



Plansza IX. Zjawisko rewर्सji rzęskowej, zachodzące u rzęsek nieuderzających (95—105)

Kolejne zdjęcia filmowe, wykonane z szybkością 50 klat./sek. Pierwotniak po dłuższym niż 24 godz. przebywaniu w 1,5% roztworze metylocelulozy. Pow. 1000 X

Fot. Kuźnicki, Jahn, Fonseca

w roztworach NiCl_2 aż do stadium immobilizacji traumatycznej, w którym nie tylko praca rzęsek, ale również spontaniczne rewersje są całkowicie zniesione. Rzęski takich nieruchomych pierwotniaków, poddawane działaniu pola prądu stałego bądź stymulacji chemicznej (KCl , BaCl_2) zachowywały się identycznie jak u organizmów pływających swobodnie. U parameciów immobilizowanych przejście rzęsek do położenia rewersyjnego było związane z jednoczesną depolaryzacją błony (Naitoh, 1966).

Dzięki metodzie bezpośredniej obserwacji rzęsek można było zarejestrować na filmie nie tylko zachowanie się undulipodiów podczas pływania, ale również przejście od FRS do CCR i ponownie do FRS (Kuźnicki, Jahn i Fonseca, 1969b, 1969c). Dla uzyskania materiałów porównawczych — stosując kamery rapidalne — sfotografowano również zachowanie się parameciów podczas PCR, indukowanej jonami Ba^{2+} . Zarówno w roztworach metylocelulozy, jak w roztworach $\text{BaCl}_2 + \text{CaCl}_2$ rewersja rzęskowa wyraża się w jednoczesnej zmianie pozycji przez wszystkie rzęski, na całej powierzchni komórki. Pozostawiając pierwotniaki dłużej niż 24 godz. w roztworach 1,2% metylocelulozy można wywołać chwilowe ustanie ruchów falowych rzęsek. „Nieruchome” rzęski nadal jednak zachowują zdolność do rewersji i powrotu do położenia normalnego, co zachodzi podobnie jak u osobników pływających (plansza IX).

Szczególnie jednak istotne było wykazanie, że falowy ruch rzęski i rewersja są zjawiskami nie tylko odrębnymi, ale wzajem wyłączającymi się. W sytuacji, kiedy żaden z mechanizmów nie jest upośledzony, rzęska nie może jednocześnie uderzać i zmieniać kierunku swego położenia. Podczas przejścia od położenia normalnego do rewersyjnego falowe ruchy rzęsek całkowicie zanikają, aby znów pojawić się po przejściu rzęsek do nowej pozycji. Geometria ruchu w obu wypadkach jest tak różna (porównaj plansza V i VII z IX), że sugeruje istnienie dwóch odrębnych rodzajów współdziałania filamentów w obrębie rzęski dla każdego typu ruchu. O ile wniosek ten jest jedynie przypuszczeniem, o tyle pewne wydaje się istnienie dwóch różnych jonowych mechanizmów aktywacji. Czynnikiem aktywacji ruchu rzęsek na saponinowych modelach pierwotniaków (Seravin, 1961; Seravin, Skoblo i Banjuck, 1965) czy po ich izolowaniu od komórki (Gibbons, 1965), jest $\text{ATP} + \text{Mg}^{2+}$. Z kolei rewersja rzęskowa na modelach glicerynowych *Paramecium* może być tylko wywołana przez $\text{Ca}^{2+} + \text{ATP}$ lub $\text{Zn}^{2+} + \text{ATP}$ (Naitoh, 1968).

Rwersja rzęsek jest uniwersalną reakcją *Paramecium* na bodźce chemiczne, elektryczne, termiczne, mechaniczne. Może być ona totalna, jak podczas reakcji unikania (która z kolei stanowi mechanizm ujemnej lub dodatniej chemotaksji lub termotaksji), albo częściowa, jak podczas galwanotaksji czy też pACR .

Rzęski w położeniu rewersyjnym mogą wykonywać ruchy napędowe przez dłuższy czas (CCR) lub szybko wracać do położenia wyjściowego (reakcja unikania). Może także zachodzić stała alternacja między przechodzeniem w położenie rewersyjne a powrotem do ruchu normalnego (PCR).

Poznanie mechanizmu rewersji oraz wyjaśnienie przyczyn, dla których rzęski w jednych wypadkach pracują w położeniu rewersyjnym przez dłuższy czas (CCR), a w innych szybko powracają do położenia normalnego, ma znaczenie podstawowe dla wyjaśnienia podłoża pro-

cesów pobudzenia, komórkowej kontroli nad aktywnością rząskową, poznania behawioru orzęska.

Zjawisko rewersji rząskowej, a mówiąc ściślej, CCR zostało dotychczas najlepiej poznane dzięki badaniom nad reakcjami ruchowymi wskutek stymulacji chemicznej i ten zakres badań będzie stanowił osnowę toku dalszego wykładu.

ZNACZENIE JONÓW WAPNIA W POBUDLIWOŚCI KOMÓRKI PIERWOTNIACZEJ

Pierwsze badania nad chemicznie stymulowaną CCR przeprowadził Jennings (1897, 1899). Po wprowadzeniu parameciów do roztworów KCl (o stężeniach od kilkunastu do kilkudziesięciu mM) pojawiała się natychmiast ciągle rewersja rząskowa obejmująca zawsze 100% osobników. Późniejsze badania (Mast i Nadler, 1926; Kamada, 1938, 1940; Oliphant, 1938, 1942; Kamada i Kinoshita, 1940) ujawniały różną zdolność jonów nieorganicznych do stymulacji CCR oraz wyraźnie odrębne działanie Ca^{2+} . Stwierdzono, że większość kationów jednowartościowych wywołuje CCR, trwające kilkadziesiąt sekund, podczas gdy u kationów dwu- i trójwartościowych zdolność tę wykazują jedynie jony Ba^{2+} i Mn^{2+} . Wszelkie aniony okazały się zupełnie nieefektywne, jeśli nie powodowały jednocześnie zmiany pH. W odróżnieniu od tych ostatnich jony wapnia nie były obojętne. Kation ten okazał się jedynym antagonistą wobec wszystkich czynników wywołujących CCR. Podnosił próg pobudzenia paramecium w polu prądu stałego i hamował rewersję katodową. Ciągła rewersja rząskowa wywołana jonami K^+ może zostać w każdej chwili przerwana wprowadzeniem Ca^{2+} do środowiska. Całkowity jednak brak jonów wapnia w roztworze znosił wszelką pobudliwość. Nawet przy zastosowaniu wysokich stężeń K^+ nie można było wywołać CCR.

W świetle tych faktów było oczywiste, że jony Ca^{2+} muszą odgrywać jakąś rolę w reakcjach ruchowych *Paramecium*, co potwierdziły doświadczenia mikroiniekcyjne (Kamada, 1938). Iniekcja KCl do cytoplazmy była zupełnie nieefektywna natomiast wprowadzenie szczawianów do wnętrza komórki wywoływało rewersję. Na tej podstawie Kamada (1940) wysunął hipotezę, że w cytoplazmie jon Ca^{2+} jest związany z bliżej nie sprecyzowanym anionem x . Zewnętrzne działanie K^+ (wskutek dyfuzji) czy też wewnętrzne działanie szczawianów wskutek wiązania Ca^{2+} , uwalniałoby anion x , inicjujący CCR.

W celu bliższego sprecyzowania zjawiska konkurencji jonowej potas — wapń (Kamada i Kinoshita, 1940) przeprowadzili dokładne obserwacje nad czasem trwania CCR u *P. caudatum*, w zależności od różnych stosunków $[\text{K}^+]/[\text{Ca}^{2+}]$. Wzięto pod uwagę zarówno stosunek stężeń obu kationów w środowiskach wywołujących rewersję (środowisko stymulujące), jak i wyjściowych (środowisko adaptacyjne). Na podstawie uzyskanych wyników autorzy nie stwierdzili istnienia jakichś ogólnych prawidłowości. Wykazał je dopiero Jahn (1962) przeliczając dane Kamady i Kinoshity (1940) nie z punktu widzenia prostej zależności $\frac{[\text{K}^+]}{[\text{Ca}^{2+}]}$ lecz w terminach równowagi Gibbsa-Donnana $\frac{[\text{K}^+]}{\sqrt{[\text{Ca}^{2+}]}}$.

Okazało się wówczas, że dla osobników pochodzących z określonego

środowiska adaptacyjnego maksymalny czas trwania CCR jest jednokowy, niezależnie od bezwzględnego stężenia jonów, jeśli:

$$\frac{[K^{1+}]}{\sqrt{[Ca^{2+}]}} = \text{const.}$$

Na tej podstawie, przy jednoczesnym uwzględnieniu faktu, że Ca^{2+} jest antagonistą wobec wszelkich czynników wywołujących rewersję, Jahn (1962) wysunął hipotezę, że błona *Paramecium* ma właściwości fizycznego wymiennicza kationowego, a CCR wywołuje zmniejszenie się poniżej pewnego poziomu jonów wapnia, zaadsorbowanych na błonie pierwotniaka.

Na powierzchni błony plazmatycznej *Paramecium*, podobnie jak na powierzchni ciał nieorganicznych (np. szkło, tworzywa sztuczne), występuje stała sieć grup anionowych (np. karboksylowych). Przy fizjologicznej koncentracji jonów każda z tych grup ma towarzyszący (zaadsorbowany) kation H^{1+} , Na^{1+} , K^{1+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , które są podstawowymi składnikami środowisk, w których żyją pierwotniaki. Zaadsorbowane kationy podlegają ruchowi termicznemu i mogą być wymienione przez kationy tego samego rodzaju lub inne. Zgodnie z koncepcją Jahna (1962), podczas maksymalnego czasu CCR, wywołanego jonami K^{1+} stan błony charakteryzuje stały stosunek zaadsorbowanych na niej jonów wapnia i potasu, zgodnie z

$$\frac{[K^{1+}] \text{ pb.}}{[Ca^{2+}] \text{ pb.}} \propto \frac{[K^{1+}] \text{ śr.}}{\sqrt{[Ca^{2+}] \text{ śr.}}}$$

gdzie

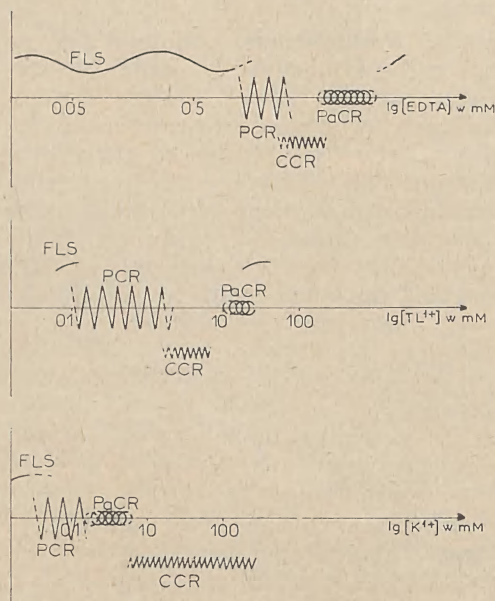
pb. — powierzchnia błony, a śr. — środowisko.

Jest to oczywiście słuszne przy założeniu, że Ca^{2+} jest „związany” obu wartościami. Zjawisko tzw. antagonizmu jonowego, zachodzące przede wszystkim między Na^{1+} , K^{1+} , H^{1+} z jednej strony, a Ca^{2+} i Mg^{2+} z drugiej, było znane od dawna i stwierdzone przy różnych zjawiskach biologicznych. Pomysł zastosowania równowagi Gibbsa-Donnana do opisu konkurencji między kationami o miejsce adsorpcji w stosunku do struktur żywych, poddali już Danielli (1937) i Wilbrandt (1939, 1940). Idea Jahna (1962) nie była więc nowa; stosowana natomiast do materiału pierwotniaczego, zainicjowała dalsze badania.

Między innymi wykazano (Grębecki, 1965; Kuźnicki, 1966a), że nie tylko FLS i CCR, ale i inne podstawowe typy reakcji PCR, PaCR ruchowych zależą od poziomu jonów wapnia, zaadsorbowanych na błonie. Stopniowe odwapnienie powierzchniowego kompleksu komórkowego *Paramecium* przez czynniki wytrącające (szczawiany), wiążące (cytryniany) czy też chelujące (EDTA), daje następującą serię reakcji: FLS → PCR → CCR → PaCR → FLS (Grębecki, 1965). Sekwencja ta jest odwracalna. Ponowne zwiększenie poziomu jonów wapnia w środowisku wywołuje pojawianie się wszystkich wymienionych wyżej typów reakcji ruchowych w odwrotnej kolejności. Podobne prawidłowości stwierdzono (Kuźnicki, 1966a) w wypadku działania na pierwotniaki jedno- i dwuwartościowymi kationami nieorganicznymi (K^{1+} , Rb^{1+} , Cs^{1+} , Tl^{1+} , Ba^{2+} , Sr^{2+} , Mn^{2+}).

Reakcje ruchowe *P. caudatum*, występujące bezpośrednio po dodaniu do środowiska każdego z wymienionych kationów nieorganicznych,

można sprowadzić do czterech zasadniczych typów: FLS, PCR, CCR, PaCR. Wraz ze wzrostem stężenia kationu wyróżnione typy reakcji pojawiają się w określonej kolejności. Zależnie od rodzaju kationu i poziomu wapnia w środowisku, reakcje ruchowe mogą tworzyć serię FLS→PCR→CCR→PaCR→FLS (identyczną z sekwencją jaką dają czynniki chelujące i wytrącające wapń) bądź jej postać skróconą (np. FLS→PCR→CCR) lub zmodyfikowaną (rys. 6). Modyfikacje te sprowadzają się przede wszystkim do zmiany kolejności pojawiania się PaCR. Każda seria reakcji ruchowych, niezależnie od jonu, może być odwrócona przez stopniowe zwiększanie Ca^{2+} w środowisku.



Rys. 6. Sekwencje reakcji ruchowych *Paramecium caudatum* w zależności od wzrostu stężenia czynnika chelującego (EDTA) (Grębecki) i wypierającego jony wapnia zaadsorbowane na powierzchni błony

Poziom Ca^{2+} dla EDTA 0.1 mM, dla Ti^{4+} i K^{1+} — 0.5 mM

Orzęski poddane działaniu wysokich stężeń Ti^{4+} , przy których nie zachodzi zmiana FLS w inny typ reakcji ruchowej, stają się niewrażliwe na wpływ innych kationów, z wyjątkiem Ca^{2+} .

Na podstawie tych wyników Kuźnicki (1966a) wysunął hipotezę, że wszystkie reakcje ruchowe *Paramecium* wywoływane przez stymulację chemiczną wynikają z desorpcji jonów wapnia z błony orzęsków.

Pogląd ten został potwierdzony przez Naitoh i Yasumasu (1967). Badacze ci, stosując izotop wapnia ^{45}Ca , dokładnie opisali zjawisko wymiany tego kationu na inne (K^{1+} , Na^{1+} , Rb^{1+} , Mg^{2+} , Ba^{2+}), zachodzące na błonie żywych parameciów.

Maksymalne nasycenie wszystkich stałych miejsc adsorpcji następuje przy stężeniu 0,6 mM Ca w środowisku (Naitoh, 1968). Badacz ten na podstawie własnych danych empirycznych ustalił też wzór określający ilość zaadsorbowanego Ca^{2+} przez całą błonę *Paramecium*, jeśli obok jonów wapnia występują w otoczeniu i inne kationy:

$$\left[\text{PCa} \frac{1}{2} \right] = \frac{P_t}{k_{\text{Ja}} + 1}$$

gdzie

$\left[\text{PCa} \frac{1}{2} \right]$ reprezentuje ogólną ilość wapnia zaadsorbowanego na kationowym wymienniku jonowym,

P_t — ogólną liczbę miejsc adsorpcji na błonie

k — stałą równowagi

J_a — stosunek $\frac{[\text{kation jednowartościowy}]}{\sqrt{[\text{Ca}^{2+}]}}$ lub $\frac{[\sqrt{\text{kation dwuwartościowy}}]}{\sqrt{[\text{Ca}^{2+}]}}$

w środowisku (współczynniki aktywności poszczególnych jonów mogą być pominięte ze względu na niską koncentrację jonów).

Z powyższego wzoru wynika, że ilość jonów wapnia zaadsorbowanych na powierzchni *Paramecium* jest skorelowana z wielkością J_a . Wzrost J_a prowadzi do spadku wapnia związanego adsorpcyjnie.

Kluczową rolę jonów wapnia w pobudliwości komórki pierwotniacznej można uważać za udowodnioną. Nie oznacza to jednak, że mechanizmy reakcji ruchowych *Paramecium* wynikające choćby z stymulacji chemicznej czy elektrycznej zostały wyjaśnione. Rozbieżność poglądów w tej dziedzinie jest bardzo duża. Jahn (1962, 1967), stwierdzając, że zwolnienie Ca^{2+} z zewnętrznej powierzchni błony *Paramecium* wywołuje CCR, wyraźnie uchylił się od odpowiedzi, jaki jest fizjologiczny związek między tymi zjawiskami. W swoich rozważaniach podkreślił jedynie, że proponowana przez niego hipoteza, w odróżnieniu od koncepcji panujących obecnie w cytofizjologii, nie zakłada konieczności przenikania jonów przez błony jako warunku koniecznego do występowania zjawisk pobudzenia (rewersja rząskowa) w komórce pierwotniacznej. Grębecki (1965), i Kuźnicki (1966a) zakwestionowali zarówno dawną (Kamada, 1938, 1940), jak i współczesną (Jahn, 1962) hipotezę utraty jonów wapnia. *Paramecia*, których powierzchniowy kompleks komórkowy został silnie odwapniony, staje się całkowicie niewrażliwe na wszelką stymulację chemiczną, z wyjątkiem Ca^{2+} . Stopniowe nawapnianie środowiska powoduje pojawienie się CCR i innych typów reakcji ruchowych w odwrotnej kolejności, niż ma to miejsce podczas odwapniania. Według Grębeckiego (1965) nie sam proces utraty wapnia, lecz określony jego poziom, pozostający na miejscach adsorpcji na powierzchni błony, określa stopień pobudzenia i tym samym — typ reakcji ruchowej. Tym samym nie ma podstaw (Grębecki, 1965), teza zakładająca analogię między reversją rząskową a skurczem mięśnia.

Całkowicie przeciwny pogląd wyrażał Naitoh (1968), który kwestionował doświadczenia Grębeckiego (1965) z EDTA. EDTA, jak i inne czynniki chelujące czy wiążące wapń zewnętrzny, nie wywołują jego zdaniam CCR u *Paramecium*. Według Naitoha (1968) reversja rząskowa zachodzi wskutek skurczu systemu komórkowego, którego autor nie zidentyfikował. Skurcz wyraża się w zmianie położenia rząsek. Jony wapnia wyparte z zewnętrznej powierzchni *Paramecium* przenikają przez błonę i aktywują ATPazę rząskowego systemu skurczowego. Ca^{2+} wyparte z stałych miejsc adsorpcji na błonie byłyby więc czynnikiem sprzęgającym pobudzenie z reakcją w sposób analogiczny do ich roli we włóknie mięśniowym tkankowców. Ilość zwalnianego wapnia

określałaby w prostym stosunku czas trwania CCR. Kuźnicki i Mikołajczyk (1969) sprawdzili eksperymentalnie hipotezę Naitoha. Okazało się, że specyficzny chelator wapnia EGTA w granicach stężeń 0.05—0.15 mM wywołuje CCR u *Paramecium*. *Spirostomum ambiguum* w roztworach EGTA może wykazywać CCR trwające do 21 min. Wynika z tego wniosek, że jony Ca^{2+} wyparte z miejsc adsorpcji na błonie pierwotniaków nie mogą pełnić żadnych bezpośrednich funkcji w zmianie położenia rzęsek.

MECHANIZM REWERSJI RZĘSKOWEJ

Dotychczasowe interpretacje rewर्सji rzęskowej i związanych z nią reakcji ruchowych *Paramecium* wydają się być niepełne bądź nieprzekonujące. Wykazanie, że funkcje napędowe rzęski i funkcja sterująca mają różne i wzajemnie wykluczające się mechanizmy, postawiło ten problem w innym świetle. Przede wszystkim stało się oczywiste, że rewर्सja rzęskowa i CCR nie są zjawiskami jednorodnymi. Pierwsza jest reakcją undulipodium na zmianę stanu pobudzenia (jeśli bodziec jest lokalny i słaby) lub całej ciliatury, druga — konsekwencją utrzymywania się tego stanu przy jednoczesnym podjęciu przez rzęskę jej funkcji napędowych.

Teza Naitoha (1968), że rewर्सja rzęskowa (w sensie zmiany położenia rzęski) jest analogiem skurczu mięśni, wydaje się być założeniem o mocnych podstawach.

Współczesne poglądy (Szent-Györgyi, 1968; Perry, 1968) na skurcz mięśni można streścić następująco:

- 1) skurcz jest wynikiem współdziałania aktynu, miozynu i ATP;
- 2) skurcz zachodzi w wyniku mechanizmu ślizgowego, który tym samym nie zakłada stałej zmiany długości czy konfiguracji składowych cząstek białka;
- 3) jony wapnia są czynnikiem aktywującym cały system lub, mówiąc inaczej, pojawienie się jonów wapnia Ca^{2+} w sąsiedztwie miofilamentów jest warunkiem koniecznym dla skurczu.

Analogia między rewर्सją rzęski a skurczem mięśniowym nie może budzić wątpliwości. Różnica między skurczem rewर्सyjnym a falowym ruchem rzęski (który oczywiście również wynika z mechanizmów skurczu filamentów) polega na różnicach w jonowych źródłach ich aktywacji. Rewर्सja jest aktywowana przez Ca^{2+} i w związku z tym — zasadniczym problemem jest pojawianie się jonów wapnia, aktywujących w obrębie undulipodium proces zmiany położenia rzęski.

Z dwóch krańcowo różnych poglądów (Jahn, 1967; Naitoh, 1968) racja jest — jak się wydaje — po stronie Jahna.

Pojawienie się rewर्सji nie wymaga konieczności przenikania jonów przez błonę do wnętrza komórki. Depolaryzacji błony towarzyszy oczywiście wzrost przepuszczalności, ale przenikanie jest zjawiskiem ubocznym i nie ma wpływu na skurcz filamentów undulipodium.

Ciągła rewर्सja rzęskowa (CCR) może w każdej chwili zostać przerwana przez wzrost stężenia zewnętrznego Ca^{2+} . W związku z tym Naitoh (1968) dla obrony swej hipotezy założył, że tylko jony zwolnione z powierzchni *Paramecium* mogą przenikać do wnętrza komórki. Dla wolnych jonów Ca^{2+} błona stanowi barierę nieprzekraczalną.

Bardziej zgodna ze współczesnym stanem wiedzy o relacjach między pobudzeniem a skurczem jest inna interpretacja mechanizmu rewर्सji.

Rzęski, jak i cała komórka, pokryte są ciągłą błoną plazmatyczną. W bezpośrednim sąsiedztwie trzonka rzęski, tkwiącego w cytoplazmie, występują błony wewnątrzplazmatyczne, tworzące tzw. alweole. Błony te mają prawdopodobnie strefy bezpośredniego kontaktu z błoną zewnętrzną (rys. 3). Zwolnienie jonów wapnia zaadsorbowanych na powierzchni błony jest mechanizmem spustowym, wyzwalającym zwolnienie jonów wapnia, występujących na wewnętrznej powierzchni błony plazmatycznej oraz z układu błon wewnątrzkomórkowych. Zwolnione jony wapnia dostawałyby się bezpośrednio do strefy fibrylli rzęskowych (filamentów) i powodowałyby ich skurcz, wyrażający się rewersją. Mechanizm rewersji byłby identyczny z mechanizmem skurczu komórek mięśniowych (Podolsky, 1968).

Dla układów aktynomiozynowych mięśni gładkich i mięśni prążkowanych zmiana stężenia jonów Ca^{2+} w zakresie 10^{-5} — 10^{-7}M odpowiada stanowi maksymalnego skurczu i pełnej relaksacji (Perry, 1968; Rüegg, 1968). Nie ma powodów sądzić, że dla filamentów rzęskowych zakres ten nie jest podobny lub wręcz identyczny. Ilość wapnia znajdującego się na błonach wewnątrzplazmatycznych strefy kortykalnej pierwotniaka jest całkowicie wystarczająca dla wywołania reakcji skurczowej, przejawiającej się zmianą położenia rzęsek. Tak więc i z tego punktu widzenia zbędne staje się założenie o konieczności przenikania jonów wapnia do komórki.

Grębecki (1965) i Dryl i Grębecki (1966) nie tylko przeciwstawiali się analogii między skurczem mięśniowym i rewersją rzęskową, ale jednocześnie podkreślali odrębność jonową procesów pobudzeniowych u słodkowodnych pierwotniaków i komórek tkankowców. U *Paramecium* depolaryzacja błony wywołana stymulacją chemiczną czy elektryczną zachodzi przy całkowitym braku w środowisku zarówno jonów Na^{1+} , jak i w ogóle kationów jednowartościowych.

Do niedawna panowało powszechne przekonanie, że zjawisko to nie może zachodzić u komórek żyjących w warunkach „wysokiego zasolenia”. Tasaki (1968), Tasaki, Lerman i Watanabe (1969) wykazali na klasycznym obiekcie, jak wielkie są aksony kalamarnicy (a raczej ich modele), że teza ta pozbawiona jest podstaw. Jedynym warunkiem dla pojawienia się procesów pobudzeniowych jest obecność jonów jednowartościowych od strony wewnętrznej błony i jonów dwuwartościowych w środowisku. Oznacza to, że nie tylko zjawiska skurczu, lecz również procesy pobudzeniowe na poziomie komórkowym zachodzą według jednego schematu.

Czas trwania ciągłej rewersji rzęskowej u *Paramecium* zależy od ilości jonów wapnia wypartych z miejsc adsorpcji na zewnętrznej powierzchni błony. CCR jest jednak tym typem reakcji ruchowej, który w każdym wypadku po kilkudziesięciu, a maksymalnie po kilkuset sekundach zanika, mimo że czynnik, który ją wywołał, jest nadal obecny w środowisku. W odróżnieniu od CCR reakcje w rodzaju PCR, które polegają na stałej — w odstępach kilkusekundowych — alternacji „ruch naprzód — ruch w tył”, mogą się utrzymywać niezmiennie przez dziesiątki godzin (w roztworach metylocelulozy — znacznie dłużej).

Jest to tym więcej zastanawiające, że utrzymywanie rzęsek w położeniu rewersyjnym nie wymaga prawdopodobnie żadnej energii (podobnie, jak stan przedłużonego skurczu w mięśniach gładkich wielu mięczaków — Rüegg, 1968), w przeciwieństwie do stałych zmian kierunku pływania.

Kuźnicki (1966a) zwrócił uwagę, że różnica w zachowaniu się *Paramecium* jest głównym problemem i bez poznania jej natury nie można mówić o rozwiązaniu kwestii mechanizmów reakcji ruchowych u orzęsków. Zjawisko samoistnego zaniku rewersji (Jahn, 1961) zaproponował nazwać akomodacją. Równałoby się to jednak — co sam Jahn (1967) mocno podkreślił — zaliczeniu zjawiska do tego samego typu procesów co akomodacja (adaptacja sensoryczna) w nerwie — procesów w jednym i w drugim wypadku niewyjaśnionych.

Samoistne zanikanie CCR można też określić jako relaksację. Rewersję słusznie interpretuje się jako skurcz. Nie rozwiązuje to jednak w niczym samego problemu, dopóki nie wyjaśni się, dlaczego skurcz i relaksacja, następujące po sobie w krótkich odcinkach czasu, nie zmieniają progu pobudzenia komórki oraz nie wykazują żadnych przejawów adaptacji (akomodacji, habituacji), podczas gdy zupełnie inaczej zachowują się pierwotniaki po samoistnym zaniku CCR. Wszelkie zjawiska akomodacji są niewątpliwie przejawami procesów homeostatycznych, których poznanie jest jednym z najważniejszych problemów współczesnej cytofizjologii.

LITERATURA

- [1] Alverdes F. — Arb. Exp. Biol. 3, 1—133, 1922.
- [2] Andrivon C. — Ann. Biol. VIII, 1—2, 99—114, 1969.
- [3] Bradfield J.R.G. — Symp. Soc. Exptl. Biol. 9, Cambr. Univ. Press, 306—334, 1955.
- [4] Brokow C. J. — Am. Rev. Resp. Dis. 93, 32—40, 1966.
- [5] Bullington W. E. — Arch. Protistenk. 50, 219—275, 1925.
- [6] Bullington W. E. — J. exp. Zool. 56, 423—451, 1930.
- [7] Cleveland L. R. and Grimstone A. V. — Proc. Roy. Soc., Ser. B, 159, 668—685, 1964.
- [8] Danielli J. F. — Proc. Roy. Soc. London, B, 122, 155—174, 1937.
- [9] Doroszewski M. — Acta Biol. Exp. 18, 69—88, 1958.
- [10] Dryl S. — J. Protozool. 6 (suppl.) Abstr. 96, 1959.
- [11] Dryl S. — J. Protozool. 8 (suppl.) Abstr. 55, 1961.
- [12] Dryl S. and Grębecki A. — Protoplasma 62, 255—284, 1966.
- [13] Gelei J. — Zool. Anz. 2, suppl., 202—213, 1926.
- [14] Gelei J. — Mikrokosmos 20, 97—103, 1926—1927.
- [15] Gibbons I. R. — J. Cell. Biol. 26, 707—712, 1965.
- [16] Gray J. — Proc. Roy. Soc., Ser. B, 93, 104—121, 1922.
- [17] Gray J. — Cambridge Univ. Press, 1928.
- [18] Gray J. — Proc. Roy. Soc. B, 107, 313—332, 1930.
- [19] Gray J. — J. Exp. Biol. 35, 96—108, 1958.
- [20] Grębecki A. — Bull. Biol. France Belgique 96, 732—754, 1962.
- [21] Grębecki A. — Acta Protozool. 1, 99—112, 1963.
- [22] Grębecki A. — Acta Protozool. 2, 375—377, 1964.
- [23] Grębecki A. — Acta Protozool. 2, 69—79, 1964.
- [24] Grębecki A. — Acta Protozool. 3, 275—289, 1965.
- [25] Grębecki A., Kuźnicki L. and Mikołajczyk E. — Acta Protozool. 4, 383—388, 1967a.
- [26] Grębecki A., Kuźnicki L. and Mikołajczyk E. — Acta Protozool. 4, 389—408, 1967.
- [27] Grębecki A. and Mikołajczyk E. — Acta Protozool. 5, 297—303, 1968.

- [28] Hanson J. and Huxley H. E. — Symp. Soc. Exp. Biol. 9, 228—264, 1955.
- [29] Harris J. E. — W.J.A. Ramsay and V. B. Wigglesworth — *The Cell and the Organism*, Cambridge Univ. Press, 1961.
- [30] Holwill M. E. — J. Physiol. Rev. 46, 696—785, 1966.
- [31] Horridge G. A. — Proc. R. Soc. B, 162, 351, 1965.
- [32] Jahn T. L. — J. Protozool. 8, 369—380, 1961.
- [33] Jahn T. L. — J. Cell. comp. Physiol. 60, 217—228, 1962.
- [34] Jahn T. L. — J. Cell Physiol. 70, 79—90, 1967.
- [35] Jahn T. L. and Bovee E. C. — W.S.H. Hutner — *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, Academic Press, 3, 62—129, 1964.
- [36] Jahn T. L. and Bovee E. C. — W.T.T. Chen — *Reserch in protozoology*, 1, Pergamon Press, 40—198, 1967.
- [37] Jahn T. L. and Bovee E. C. — *W Infections Blood Diseases of Man and Animals*, 1, Academic Press, 393—436, 1968.
- [38] Jahn T. L., Harmon W. M. and Landman M. D. — *Cvetium. J. Protozool.* 10, 358—363, 1963.
- [39] Jennings H. S. — J. Physiol. 21, 258—322, 1897.
- [40] Jennings H. S. — Am. J. Physiol. 2, 311—341, 1899.
- [41] Jennings H. S. — J. Comp. neurol. Pschol. 14, 441—510, 1904.
- [42] Jennings H. S. — J. Comp. Neurol. 15, 138—143, 1905.
- [43] Jennings H. S. — Columbia Univ. Press., New York, 1906.
- [44] Kamada T. — J. Fac. Sci. imp. Univ. Tokyo. Sect. IV 2, 285—298, 1931.
- [45] Kamada T. — Proc. imp. Acad. Tokyo 14, 260—262, 1938.
- [46] Kamada T. — Proc. imp. Acad. Tokyo 16, 241—247, 1940.
- [47] Kamada T. and Kinoshita H. — Proc. imp. Acad. Japan 16, 125—130, 1940.
- [48] Kinoshita H. — J. Fac. Sci. imp. Univ. Tokyo. Sect. IV, 4, 184—194, 1936.
- [49] Kinoshita H. — J. Cell. Comp. Physiol. 12, 103—117, 1938.
- [50] Kinoshita H. — J. Cell. Comp. Physiol. 13, 253—261, 1939.
- [51] Kinoshita H., Dryl S. and Naitoh Y. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo 10, 291—301, 1964.
- [52] Kinoshita H. and Kamada T. — Japan J. Zool. 8, 291—310, 1939.
- [53] Kinoshita H., Murakami A. and Yasuda M. — J. Fac. Sci Tokyo Univ. Sect. IV, 421—425, 1965.
- [54] Kinoshita H. and Murakami A. — *Physiological Reviews* 47, 53—82, 1967.
- [55] Kitching J. A. — W.J.A. Ramsay and V. B. Wigglesworth: *The Cell and the Organism*, Cambr. Univ. Press. 60—78, 1961.
- [56] Knight-Jones E. W. — Quart. J. Microscop. Sci. 95, 503—521, 1954.
- [57] Kuźnicki L. — Acta Protozool. 1, 177—185, 1963a.
- [58] Kuźnicki L. — Acta Protozool. 1, 301—312, 1963b.
- [59] Kuźnicki L. — Acta Protozool. 4, 241—256, 1966a.
- [60] Kuźnicki L. — Acta Protozool. 4, 257—261, 1966b.
- [61] Kuźnicki L. — American Zoologist 7, 310, 1967.
- [62] Kuźnicki L. — Acta Protozool. 6, 109—117, 1968.
- [63] Kuźnicki L., Jahn T. and Fonseca J. R. — *Journal of Protozool.* 15 (suppl.) 105, 1968a.
- [64] Kuźnicki L., Jahn T. and Fonseca J. — *American Zoologist* 8, 164, 1968b.
- [65] Kuźnicki L., Jahn T. and Fonseca J. R. — *J. Protozool.* (w druku) 1969c.

- [66] Kuźnicki L., Jahn T. and Fonseca J. R. — Progress in Protozool. Abstr. III int. Conf. Protozool. Leningrad 171—172, 1969a.
- [67] Kuźnicki L., Jahn T. and Fonseca J. R. — Progress in Protozool. Abstr. III int. Conf. Protozool. Leningrad, 384, 1969.
- [68] Kuźnicki L. and Mikołajczyk E. — Progress in Protozoology, Abstr. III int. Conf. Protozool. Leningrad 172—173, 1969.
- [69] Kuźnicki L. and Sikora J. — Acta Protozool. 4, 263—268, 1966.
- [70] Ludwig W. and Schlicksupp E. — Zool. Anz. 147, 116—121, 1951.
- [71] Mast S. O. — W Calkins G. N. and Summers F. M. — *Protozoa in Biological Research*, Columbia Univ. Press. 271—351, 1941.
- [72] Mast S. O. and Nadler J. E. — J. Morph. 43, 105—117, 1926.
- [73] Milicer W. — Acta Biol. Exp. 9, 172—194, 1935.
- [74] Mitchison J. M. — W Ramsay J. A. and V. B. Wigglesworth — *The Cell and the Organism*, Cambr. Univ. Press, 37—59, 1961.
- [75] Naitoh Y. — Science 154, 660—662, 1966.
- [76] Naitoh Y. — J. of Gen. Physiol. 51, 85—103, 1968.
- [77] Oliphant J. F. — Phys. Zool. 12, 19—30, 1938.
- [78] Oliphant J. F. — Phys. Zool. 15, 443—452, 1942.
- [79] Párducz B. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 2, 5—12, 1952.
- [80] Párducz B. — Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 5, 169—212, 1954.
- [81] Párducz B. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 6, 189—195, 1955.
- [82] Párducz B. — Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 8, 219—251, 1958.
- [83] Párducz B. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 51, 227—246, 1959.
- [84] Párducz B. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 54, 221—230, 1962.
- [85] Párducz B. — W International Review of Cytology 21, Acad. Press. 91—128, 1967.
- [86] Perry S. V. — Symp. Soc. Exp. Biol. XXII nd. 1—16, 1968.
- [87] Pitelka D. R. — *Electron Microscopic Structure of Protozoa*, Pergamon Press, New York, 1963.
- [88] Pitelka D. R. — J. Microscop. 4, 373—394, 1965.
- [89] Pitelka D. R. and Child F. M. — W S.H. Hutner — *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, Academic, 3, New York, 1964.
- [90] Podolsky R. J. — Symp. Soc. Exp. Biol. XXII nd. 87—99, 1968.
- [91] Rikmenspoel R. — Biophys. J. 5, 365—392, 1965.
- [92] Rivera J. A. — *Cilia, ciliated epithelium and ciliary activity*, Pergamon Press, New York, 1962.
- [93] Rothschild L. — W J. A. Ramsay and V. B. Wigglesworth. London Cambridge Univ. Press, 1961.
- [94] Roth L. E. and Shigenaka Y. — J. Cell. Biol. 20, 249, 1964.
- [95] Ruegg J. C. — Symp. Soc. Exp. Biol. XXII nd. 45—86, 1968.
- [96] Satir P. — J. of Cell Biology 26, 805—834, 1965.
- [97] Seder A. W. and Porter K. R. — J. Biophys. Biochem. Cytol. 1, 583—604, 1955.
- [98] Seravin L. N. — Biohimija 26, 160—164, 1961.
- [99] Seravin L. N. — Morfol. Fiziol. Prostejsih 111—112, 1963.
- [100] Seravin L. N. — *Dvigatelnyie sistemy prostejsyh* izd. Nauka, Leningrad, 1967.
- [101] Seravin L. N., Skoblo I. I. and Bagnuicki I. G. — Acta protozoologica 3, 329—337, 1965.
- [102] Sleigh M. A. — J. exp. Biol. 37, 1—10, 1960.
- [103] Sleigh M. A. — *The Biology of Cilia and Flagella*. Macmillan, Pergamon Press, 1962.

- [104] Sleight M. A. — Progr. in Protozool Abstr. 112, 1965.
- [105] Sleight M. A. — Symp. Soc. Exp. Biol. 20, 11—31, 1966.
- [106] Sleight M. A. — W *Aspects of Cell Motility*, XXII nd Symp. of the Society Exp. Biol. Oxford, 1968.
- [107] Szent-Györgyi A. G. — Symp. Soc. Exp. Biol. XXII nd. 17—44, 1968.
- [108] Tasaki I. — *Nerve Excitation: A Macromolecular Approach*. Springfield, Thomas 1968.
- [109] Tasaki J., Lerman L. and Watanabe A. — Am. J. Physiol. 216, 1, 130—138, 1969.
- [110] Ulehlá V. — Biol. Zentr. 31, 645—731, 1911.
- [111] Verworn M. — *Psychophysiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen*. Gustaw Fischer, Jena, 1889.
- [112] Verworn M. — Pflüger's Arch. ges. Physiol. 48, 149—180, 1890.
- [113] Verworn M. — Pflüg. Arch. ges. Physiol. 48, 149—180, 1891.
- [114] Verworn M. — *Allgemeine Physiologie*, Fischer, Jena, 1894.
- [115] Wichterman R. — *The Biology of Paramecium*, The Blakiston Company Inc., 1953.
- [116] Wilbrandt W. — Verh. Vereins Schweiz. Physiol. Juli, 1939.
- [117] Wilbrandt W. — Verh. Vereins Schweiz. Physiol. Januar, 1940.
- [118] Worley L. G. — J. Cellular Comp. Physiol. 5, 53—72, 1934.
- [119] Yamaguchi T. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. IV 8, 573—591, 1960.
- [120] Yoneda M. I. — J. Exp. Biol. 37, 461—468, 1960.
- [121] Zorogniotti A. W., Hotchkiss R. S. and Wall L. C. — Med. Radiography Phot. 34, 44—49, 1958.

Z ZAGADNIEŃ EWOLUCJI CHEMICZNEJ

Przed czterdziestu pięciu laty Oparin przedstawił pierwszy szkic swej teorii o powstaniu życia na Ziemi. Głosiła ona, że okres ewolucji biologicznej na Ziemi poprzedzała długotrwała ewolucja chemiczna składników atmosfery ziemskiej, wskutek czego nagromadziły się i podlegały procesom selekcji te substancje organiczne, które następnie stały się tworzywem prymitywnych układów obdarzonych pierwszymi znamionami życia. Teoria Oparina uzyskała w ostatnim piętnastoleciu szereg potwierdzeń doświadczalnych i zajęła uznane miejsce w nauce. Pierwsze uznane osiągnięcia eksperymentalnych badań nad ewolucją chemiczną dotyczyły abiogennej syntezy chemicznego budulca białek — aminokwasów.

ABIOGENNA SYNTEZA AMINOKWASÓW

Kwestia abiogennej syntezy aminokwasów była kilkakrotnie referowana w piśmiennictwie naukowym [np. 12, 15], w tym również w wydanym w języku polskim [13], w związku z czym ograniczymy się do jej zwięzłego streszczenia. W roku 1953 Miller, poddając działaniu wyładowań elektrycznych mieszaninę metanu, amoniaku, pary wodnej i wodoru, otrzymał miligramowe ilości takich aminokwasów, jak glicyna, alanina i kwas alfa-aminomasłowy. Doświadczenie powyższe oparto na uzasadnionym założeniu, iż pierwotna atmosfera naszej planety miała charakter redukujący, była kompletnie pozbawiona tlenu, zawierała zaś wymienione tutaj substancje. Rozwijając swe pierwsze obserwacje, zidentyfikował następnie Miller wśród produktów powstających podczas wyładowań elektrycznych około dwudziestu związków organicznych, przy czym zawierały one aż 30% całej ilości węgla, jaką wprowadzono do układu w postaci metanu. Obok aminokwasów tworzyły się więc m.in. cząsteczki mocznika, kwasu octowego i mrówkowego, hydroksy-kwasów (kwasu mlekowego i glikolowego), kwasu bursztynowego. Analogiczne próby podjął Abelson oraz Heyns. Pierwszy wykorzystał jako źródło atomów węgla, tlenek i dwutlenek węgla, amoniak zaś zamieniał na azot. Drugi wprowadzał do mieszaniny reakcyjnej siarkowodor — nie uzyskując jednak aminokwasów siarkowych.

Podobne wyniki osiągnięto działając na odpowiednio dobrane mieszaniny prostych gazów innymi bodźcami energetycznymi. Stwierdzono, że aminokwasy powstają podczas naświetlania mieszaniny gazów światłem ultrafioletowym, jak również podczas działania promieniowania ultrafioletowego na suspensję siarczku żelazawego w roztworze amoniaku, wysycanym gazowym metanem. Obecność aminokwasów stwierdzono także w roztworach paraformaldehydu zawierających azotan potasu i chlorek żelaza, naświetlanych światłem słonecznym. Aminokwasy powstają także pod wpływem promieni Roentgena (w miesza-

ninach gazów), podczas napromieniowywania promieniami gamma węglanu amonu, jak i przy działaniu elektronów o energii 2MeV na roztwory octanu amonu. Powstawanie aminokwasów wywołują również silne bodźce termiczne. Jeszcze w roku 1955 opisano syntezę kwasu asparaginowego oraz alaniny polegającą na ogrzewaniu jabłczanu amonu w temp. 200°C. Kilka lat temu stwierdzono, że aż czternaście spośród występujących w białkach aminokwasów tworzy się podczas ogrzewania mieszaniny metanu, amoniaku i pary wodnej do temp. 1000°C. Użyta w tym ostatnim przypadku mieszanina reakcyjna nie zawierała wodoru. W tych warunkach obok aminokwasów alifatycznych mogą się tworzyć aromatyczne aminokwasy: tyrozyna i fenyloalanina; aminokwasy te nie powstają w mieszaninach zawierających wodór. Podobnie — synteza adeniny, zasady organicznej występującej w kwasach nukleinowych, jaka przebiega w mieszaninie metanu, amoniaku i pary wodnej poddanych działaniu strumienia elektronów w akceleratorze liniowym, hamowana jest przez cząsteczki wodoru. Bogata w wodór atmosfera nie sprzyja więc syntezie związków aromatycznych. Obserwacja ta może mieć pewne znaczenie przy próbach rekonstrukcji składu pierwotnej atmosfery ziemskiej.

Dodajmy tutaj, że pewien wkład do kwestii abiogennej syntezy aminokwasów wnieśli również badacze polscy [18], którzy badali możliwości takiej syntezy w mieszaninie acetylenu i amoniaku pod wpływem bodźców termicznych.

Powstawanie aminokwasów z prostych składników przypuszczalnej pierwotnej atmosfery ziemskiej jest więc procesem niejako naturalnym i tym bardziej prawdopodobnym, że była ona poddana działaniu obfitych bodźców energetycznych w postaci promieniowania ultrafioletowego, kosmicznego, energii rozpadu nietrwałych izotopów i termicznych bodźców związanych z procesami wulkanicznymi. Szczególne termodynamiczne uprzywilejowanie aminokwasów, jako głównych produktów ewolucji chemicznej atmosfery ziemskiej, wywołane jest osobliwością ich struktury chemicznej. Cząsteczki aminokwasów mają charakter soli wewnątrzcząsteczkowych, co nadaje im cechę dużej stabilności termodynamicznej.

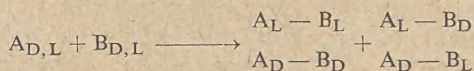
Zgodnie z proponowanym przez Millera mechanizmem tworzenia się aminokwasów w mieszaninie gazów poddanych działaniu silnych bodźców energetycznych, pośrednimi produktami w tej syntezie miałyby być alfa-aminonitryle, a więc reakcja miałaby przebiegać analogicznie do reakcji syntezy aminokwasów według Streckera. Szereg wyników, m.in. również badaczy polskich [18], przemawia przeciwko takiemu mechanizmowi. Inny prawdopodobny mechanizm abiogennej syntezy aminokwasów wskazał Oro. Badacz ten stwierdził, że aminokwasy powstają przy działaniu wodnych roztworów amoniaku na cyjanowodor. W takich warunkach łatwo tworzą się polimery cyjanowodoru. Niskociężciowe oligomery cyjanowodoru, których powstawania w warunkach reakcji można by się spodziewać, mogłyby być, zdaniem Oro, źródłem tworzących się następnie aminokwasów. Tak koncepcję Millera, jak i Oro łączy więc podkreślenie wyjątkowo ważnej roli cyjanowodoru podczas abiogennej syntezy aminokwasów.

Otwarta jest nadal kwestia, czy w warunkach prebiologicznych powstały wszystkie występujące aktualnie w białku aminokwasy, czy też niektóre z nich są już wytworem ewolucji procesów metabolicznych

w organizmach żywych. Niedawno wyrażano np. pogląd, że pierwotną pulę metaboliczną stanowiły aminokwasy, których trójkowe kodony nukleotydowe jako ostatnią literę zawierają zasadę pirymidynową. Dopiero później miały być włączone do biosyntezy białek te aminokwasy, których kodony zakończone są puryną. Ewentualna prawdziwość tej hipotezy nie oznacza jednak, iż aminokwasy takie nie powstawały jeszcze w erze prebiologicznej.

KWESTIA POCHODZENIA CZYNNOŚCI OPTYCZNEJ

Jednym z najistotniejszych zagadnień w badaniach nad ewolucją chemiczną jest kwestia pochodzenia czynności optycznej substancji organicznych stanowiących tworzywo organizmów żywych. Nie brak ciągle jeszcze zwolenników poglądu, głoszącego, że spontanicznie przebiegający rozdział pierwotnego racematu został utrwalony dopiero wskutek ekspansywnego rozwoju — używając terminologii Oparina — protobiontu. Chcielibyśmy jednak tutaj uwypuklić odmienny punkt widzenia, doszukujący się pewnych mechanizmów selekcji izomerów optycznych związków organicznych już na etapie ewolucji chemicznej. Samorzutnie przebiegająca polimeryzacja aminokwasów w łańcuchy peptydowe na pewno przebiegała z uprzywilejowaniem struktur izotaktycznych oraz przy eliminowaniu struktur ataktycznych. Tak na przykład Sokołowska i Biernat [20] badając przebieg syntezy dwupeptydów z dwu racemicznych aminokwasów, stwierdzili, że w środowisku polarnym uprzywilejowana jest pierwsza ze wskazanych niżej dwu racemicznych odmian dwupeptydu:



Podobne wyniki uzyskał Steinman [21], który badał steryczny przebieg syntezy dwupeptydu z aminokwasu D, L i aminokwasu L osadzonego na nośniku Merrifielda. Okazało się, że izomer L racemicznego aminokwasu łatwiej wiąże się z aminokwasem osadzonym na nośniku aniżeli izomer D, tzn. że łatwiej powstaje dwupeptyd izotaktyczny, a nie ataktyczny.

Dokonująca się w optycznie nieczynnym materiale polimeryzacja aminokwasów prowadziłaby więc do utworzenia dwu typów łańcuchów izotaktycznych: łańcuchów zbudowanych wyłącznie z aminokwasów szeregu L bądź wyłącznie szeregu D, przy eliminacji form ataktycznych. Niewielki nadmiar jednego z optycznych izomerów w mieszaninie wyjściowej mógłby oddziaływać w kierunku eliminowania jednego z dwu typów izotaktycznych łańcuchów peptydowych. Warunkiem powstania optycznie czynnego białka byłyby więc uprzednia asymetryczna synteza aminokwasów.

Źródłem asymetrii związków tworzących się w toku ewolucji chemicznej mógł być wyłącznie taki czynnik, który posiada asymetryczną strukturę własną. Za szczególnie prawdopodobne uważa się oddziaływanie kołowo spolaryzowanego promieniowania słonecznego. W świetle słonecznym, odbitym od powierzchni oceanów stwierdza się niewielki nadmiar prawego, kołowo spolaryzowanego promieniowania. Skądinąd zaś wiadomo, że właśnie przy udziale kołowo spolaryzowanego promie-

niowania można laboratoryjnie przeprowadzić niektóre asymetryczne syntezy.

Innym czynnikiem indukującym asymetrię związków organicznych mogło być oddziaływanie asymetrycznych powierzchni niektórych kryształów, takich jak np. kryształy kwarcu. Przy udziale katalizatorów osadzonych na optycznie jednorodnych kryształach kwarcu przeprowadzono szereg asymetrycznych syntez związków organicznych. Jednakże ilości prawych i lewych kryształów kwarcu występujące w przyrodzie są sobie równe, a lokalne odchylenia z reguły kompensują się w granicach jednego skupiska. Dlatego teza o indukowaniu asymetrii związków organicznych na takiej właśnie drodze budzi wątpliwości.

W ostatnich latach dyskutuje się też możliwość indukowania asymetrii związków organicznych przez asymetryczne oddziaływania cząstek elementarnych. Wiąże się to ze stwierdzeniem braku parzystości, tj. braku symetrii zwierciadlanej w obrębie słabych oddziaływań, a więc procesów takich, jak rozpad beta jąder atomowych. Zasady symetrii procesów fizycznych zostają na tym poziomie poszerzone: zwierciadlane odbicie beta rozpadu można uzyskać dopiero po zamianie znaku wszystkich ładunków występujących w układzie, a więc przy przejściu od materii do antymaterii. Wprawdzie poziomy energetyczne słabych oddziaływań i sił elektromagnetycznych, jakie występują na poziomie cząsteczek, różnią się o kilka rzędów, ale uważa się, że powstające w czasie hamowania strumienia elektronów kołowo spolaryzowane promieniowanie elektromagnetyczne mogłoby indukować asymetrię na drodze reakcji fotochemicznych. Przeprowadzone doświadczenia nie pozwalają wykluczać możliwości istnienia tego typu efektów. Tak więc np. racemat alaniny napromieniowany spolaryzowanymi cząstkami beta ulega asymetrycznej destrukcji, w reakcji zaś aldehydu octowego z cyjanowodorem, prowadzonej przy udziale spolaryzowanych cząstek beta powstaje hydroksy-nityl o słabej czynności optycznej [22]. Podobne oddziaływania mogły realnie istnieć na wczesnych etapach historii Ziemi, tym bardziej, że procesy beta rozpadu musiały być wówczas bardzo intensywne.

Przyjęcie hipotezy, że asymetria związków organicznych wywołana jest przez asymetrię w zakresie słabych oddziaływań, zawiera interesującą implikację. W ten sam bowiem sposób, w jaki w naszym świecie byłaby preferowana L-rodzina aminokwasów, w świecie opartym na antymaterii byłaby preferowana D-rodzina „antyaminokwasów”. Życie w antyświecie opierałoby się więc o zwierciadlane w stosunku do ziemskiego — „antybiałko”.

Nie można w końcu wykluczać, że asymetrią związków organicznych pojawiła się jako następstwo przypadkowego, samorzutnego rozdziału racematu na antypody optyczne. Do związków ulegających samorzutnemu rozdziałowi należy np. kwas glutaminowy. Wysuwane są przypuszczenia, że wynikała na takiej drodze asymetria mogła być przeniesiona na inne aminokwasy przez kompleksy metaliczne. Jeżeli bowiem podzielać np. kompleksem miedziowym L-alaniny na przesyciony roztwór kwasu D,L-asparaginowego, z roztworu wytrąci się miedziowy kompleks kwasu D-asparaginowego zaś L-alanina i L-asparaginowy kwas pozostają w roztworze.

Do połączeń ulegających samorzutnemu rozdziałowi na antypody należy również kwas jabłkowy. Wspomnieliśmy już, że związek ten

może być przekształcony na drodze termicznej, w aminokwasy. Szczególnie łagodnie przebiega takie przekształcenie podczas ogrzewania kwasu jabłkowego z mocznikiem. Można więc sobie wyobrazić, że na takiej drodze mogłoby również zachodzić przekazywanie asymetrii z kwasu jabłkowego na aminokwasy.

Obok wyszczególnionych czynników fizycznych również oddziaływania natury chemicznej mogły więc prowadzić do stopniowego wzbogacania środowiska ziemskiego w określone rodzaje izomerów optycznych związków organicznych. W szczególności, jeśli ewolucja polimerów aminokwasowych była już na wczesnych etapach powiązana z ewolucją polinukleotydów, można by oczekiwać istnienia powiązań pomiędzy procesami selekcji antypodów aminokwasów a procesami selekcji izomerów optycznych cukrów, a zwłaszcza rybozy i dezoksyrybozy.

PROTEINOIDY

Jeszcze w roku 1956 Akabori [1] wskazał, że kwaśne gliny katalizują polimeryzację aminoacetonitrylu do poliglicyny. Poliglicyna reaguje z aldehydami: octowym bądź mrówkowym. W ten sposób w łańcuch polimeru można wbudować reszty seryny bądź treoniny. Losse kontynuując te badania stwierdził ostatnio, że również inne aminonitryle można spolimeryzować w podobny sposób. W strukturę polimeru glicynowego można wbudować nie tylko reszty seryny i treoniny, lecz również — działając na polimer izobutylenem — leucyny lub też cysteiny (przez ogrzewanie polimeru z roztworem formaldehydu wysyconym siarczkiem sodu). Podczas ogrzewania poliglicyny z aminokwasami przy 180° bądź w obojętnym rozpuszczalniku organicznym przebiegają reakcje transpeptydacji, prowadzące do wbudowania tych aminokwasów w strukturę polimeru. W ten sposób uzyskany z aminoacetonitrylu polimer mógłby się stać podstawą do ukształtowania skomplikowanych związków białkopodobnych.

Nie należy wykluczać, że podobne procesy przebiegały niegdyś samorzutnie w okresie ewolucji chemicznej. Już dziś można wskazać szereg możliwych dróg abiogennej syntezy polimerów peptydowych, tak w oparciu o wskazaną wyżej reakcję polimeryzacji aminonitryli, jak i w oparciu o reakcje między aminokwasami. W abiogennej syntezie polipeptydów ważną rolę mogły odegrać niektóre połączenia chemiczne znane jako aktywatory grup karboksylowych. Przede wszystkim należy tu wymienić polifosforany. Estrы polifosforanowe wywołują polimeryzację nie tylko aminokwasów, ale również cukrów i nukleotydów. Przy użyciu estrów polifosforanowych Schramm [19] uzyskał z argininy poliargininę o ciężarze cząsteczkowym 4000—5000, zaś z trójpепtydu Ala-Gly-Gly peptyd o 24 resztach aminokwasowych w łańcuchu.

Przy rozważaniu ewentualnej roli polifosforanów w ewolucji chemicznej musi się jednak uwzględnić tę okoliczność, że w warunkach kiedy atmosfera ziemską miała charakter redukujący, na Ziemi mogły przeważać związki fosforu trójwartościowego, a nie pięciowartościowego. Hipotezę taką wysuwał w swoim czasie Gulick [8]. Podobnie polski badacz Mastalerz [10] przypuszcza, że w pierwotnej atmosferze i oceanie powstawały raczej związki fosfonowe, a więc zawierające wiązania węgiel-fosfor. Rzuca się bowiem w oczy, że związki fosfonowe stanowią

poważny odsetek związków fosforowych zwierząt niższych, brak ich natomiast u organizmów wyżej zorganizowanych.

Prebiologiczne polimeryzacje aminokwasów mógł również wywoływać cyjanamid lub jego dimer — dwucyjanodwuamid. Oba te połączenia wywołują powstawanie dwupeptydów w wodnych roztworach aminokwasów. Dwucyjanodwuamid przeprowadza ortofosforany w pirofosforany, powoduje fosforylację glukozy do glukozy-6-fosforanu i adenozyiny do kwasu adenilowego. Dodajmy, że cyjanamid łatwo mógł powstawać w warunkach prebiologicznych, stwierdzono bowiem, że tworzy się podczas naświetlania światłem ultrafioletowym rozcieńczonych wodnych roztworów cyjanków. Poliglicyna powstaje także podczas ogrzewania tego aminokwasu w stężonym roztworze amoniaku. Powstawanie peptydów stwierdzano przy działaniu na wodne roztwory aminokwasów wyładowań elektrycznych, promieniowania ultrafioletowego i jonizującego.

Szerszego potraktowania wymaga metoda abiogennej syntezy polipeptydów, jaką kilka lat temu wskazał Fox [5]. Stwierdził on, że mieszaniny aminokwasów ogrzewane w 170° w atmosferze azotu ulegają polimeryzacji przekształcając się w substancje białkopodobne, które nazwano proteinoidami. Polimeryzacji sprzyja nadmiar aminokwasów dwukarboksylowych (kwasu glutaminowego i asparaginowego) oraz zasadowej lizyny. Zawartość tych aminokwasów w wyjściowej mieszaninie można jednak obniżyć do wartości równej przeciętnej zawartości tych aminokwasów w białku naturalnym. Tak więc sześciogodzinne ogrzewanie mieszaniny składającej się z 1 części kwasu glutaminowego, 1 części kwasu asparaginowego i 1 części, będącej mieszaniną równomolarnych ilości pozostałych 16 aminokwasów w temperaturze 160° , prowadzi do utworzenia polimeru o średnim ciężarze cząsteczkowym 3600. Podwyższenie temperatury reakcji do 190° pozwala wyprodukować polimer o ciężarze 8600. Proteinoid taki ulega enzymatycznemu trawieniu trypsyną, chymotrypsyną, pepsyną i papainą. Może być użyty jako źródło aminokwasów w pożywieniu bakterii i szczurów. Własnościami chemicznymi i fizycznymi proteinoid przypomina bardzo białko, dając typowe dla białek odczyny barwne, podobne widma w podczerwieni, podobne obrazy na chromatogramach hydrolizatów. Również takie cechy, jak zdolność do wysalania się z roztworów, ruchliwość elektroforetyczna, rozpuszczalność — świadczą o bliskim strukturalnym pokrewieństwie proteinoidów i białek. Cechą różniącą je od białek jest brak właściwości antygenowych.

Bardzo ciekawą osobliwością proteinoidów jest ich skłonność do tworzenia mikrokropelek o średnicy rzędu wielkości bakterii. Mikrokropelki utworzone w słonej wodzie zachowują swoją postać nawet po odwirowaniu, pękają natomiast w roztworach soli hipertonicznych w stosunku do roztworów, w jakich się tworzyły. Co ciekawsze, kropelki proteinoidu stymulują powstawanie kropelek „potomnych”. Odbywa się to na drodze „pączkowania” i dzielenia się dostatecznie dużych kropelek proteinoidu [7]. Jeżeli w składzie polimeru przeważają aminokwasy dwukarboksylowe, kropelki są Gram-ujemne. Jeśli jednak taki polimer zmieszać z polilizyną, to przy zawartości tej ostatniej równej 35% mieszaniny kropelki stają się Gram-dodatnie [6]. Proteinoidy o dużej zawartości lizyny wiążą kwasy nukleinowe, jak i syntetyczny (uzyskany przez termiczną polimeryzację kwasu cytydylowego w obecności polifosfora-

nu) kwas oligocytydylowy. Te ostatnie kompleksy są prymitywnymi modelami połączeń kwasów nukleinowych z histonami.

Okolicznością godną specjalnej uwagi z punktu widzenia dróg ewolucji chemicznej jest stwierdzenie, że w zakresie tworzących się podczas termicznej polimeryzacji sekwencji aminokwasowych zaznacza się wyraźna selektywność. Fakt ten ilustruje tablica I. Rzuca się w oczy, że np. kwas asparaginowy łatwo wbudowuje się w strukturę proteinoidu, lecz rzadko inicjuje proces polimeryzacji. Termiczna polimeryzacja nie prowadzi do statystycznej mieszaniny peptydów, o sekwencjach wyznaczonych przez ilościowe stosunki poszczególnych aminokwasów w wyjściowej mieszaninie, lecz niektóre sekwencje są wyraźnie uprzywilejowane:

Tablica I.

Selektywność termicznej polimeryzacji aminokwasów (wg 5)

Skład wyjściowej mieszaniny w %%		Skład produktu w %%	N-końcowe aminokwasy w %%
Asp	33	55	7
Glu	33	13	30
Σ16	33	32	63

Asp — kwas asparaginowy

Glu — kwas glutaminowy

Σ16 — mieszanina równomolarnych ilości pozostałych 16 aminokwasów

Najwyraźniej sama chemiczna natura aminokwasów, wyrażająca się w różnicach wielkości potencjałów termodynamicznych bądź też w różnicach wielkości potencjałów termodynamicznych bądź też w różnicach wielkości energii aktywacji, jest czynnikiem ukierunkowującym proces polimeryzacji i selekcjonującym określone sekwencje. Przy tej okazji warto zwrócić uwagę na wyniki uzyskane przez Błotnego [2], który badał zależności między strukturą chemiczną reagujących aminokwasów a szybkością zawiązywania wiązań peptydowych. Okazało się, że względne szybkości reakcji syntezy dwupeptydu w istotny sposób zależą od rodzaju wziętego do reakcji aminokwasu, przy czym charakter zależności jest inny dla przypadku, kiedy dany aminokwas występuje jako komponenta acylowana, a inny kiedy występuje jako komponenta acylująca.

Jeszcze ostrzej problem selektywności termicznej polimeryzacji aminokwasów wystąpił w najnowszych pracach grupy Foxa [7]. Szczegółowe badania wzorcowego proteinoidu o składzie przedstawionym w tablicy I pozwoliły wykryć fakt jego wysokiej jednorodności chemicznej. Proteinoid rozdzielono na DEAE-celulozie na 6 frakcji, z których trzy miały niemal identyczny skład aminokwasowy. Elektroforeza, ultrawirrowanie, próby dalszego oczyszczania na sefadesie i biożelach każdej z tych trzech frakcji świadczą o ich wysokiej jednorodności. Wstępne próby wykazały natomiast, że ich sekwencje aminokwasowe wykazują duże zbieżności. Co więcej, stwierdzono, że podczas termicznej polimeryzacji mieszaniny kwasu glutaminowego, glicyny i tyrozyny powstaje aż 90% peptydu o sekwencji piro-Glu-Gly-Tyr-Glu-Tyr--Gly. Prawdopo-

dobieństwo utworzenia takiego peptydu, przy założeniu, że reakcja przebiega na zasadach czysto statystycznych, wynosi tylko 1,1%. Jest to więc zupełnie pewny dowód na istnienie wybitnej selektywności procesu polimeryzacji termicznej.

Tak więc w samej chemicznej naturze poszczególnych aminokwasów założone są przesłanki ich porządkowania się w czasie formowania polimeru. Jest rzeczą nad wyraz ciekawą, w jakim stopniu ten „naturalny porządek” pokrywa się z porządkiem zapisanym dla białek naturalnych w kodzie genetycznym. Istnienie takiej zbieżności byłoby niewątpliwym śladem prebiologicznej ewolucji chemicznej w skomplikowanym mechanizmie biosyntezy białek.

W ostatnich latach wykazano, że termiczne proteinoidy wykazują właściwości katalityczne przypominające zjawisko biokatalizy. Tak więc kompleks proteinoidu zawierający jon cynkowy katalizuje hydrolizę adenozynotrójfosforanu (ATP). Stwierdzono, że proteinoidy katalizują również hydrolizę octanu p-nitrofenylu, przy czym warunkiem istnienia tej właściwości jest obecność w proteinoidzie reszt histydynowych oraz cyklicznych struktur imidowych, utworzonych przez łańcuchy boczne kwasu asparaginowego. Hydrolityczną aktywność proteinoidu znosi typowy inhibitor hydrolaz: dwuizopropylodifluorofosforan. Katalizator można na powrót uaktywnić wiążąc inhibitor z 1,3-bis/N-pirydyloaldoksymo/-propanem. Występuje tu więc wyraźna zbieżność między proteinoidem a białkiem enzymatycznym.

Inną grupę reakcji katalizowanych przez proteinoidy stanowią reakcje dekarboksylacji. Katalizują one mianowicie dekarboksylację kwasu glukuronowego, jak i alfa-keto-kwasów, jak kwas pirogronowy i szczawioctowy. Obraz kinetyczny tych przekształceń odpowiada teorii Michaelisa dla katalizy enzymatycznej. Jest to wskazówka, że mechanizm katalizy jest w obu przypadkach podobny i sprowadza się do powstawania pośrednich kompleksów proteinoidu z substratem danej reakcji. Analogiczny obraz kinetyczny zaobserwowano również w przypadku katalizowanej przez proteinoidy reakcji transaminacji. Proteinoidy o dużej zawartości lizyny katalizują mianowicie przenoszenie grup aminowych z mocznika na kwas alfa-ketoglutazarowy. Reakcja przebiega ze znaczną stereoselektywnością: utworzony kwas glutaminowy zawiera 73% izomeru L i 27% izomeru D. Jeżeli następnie otrzymany kwas glutaminowy użyć jako źródło grup aminowych w reakcji transaminacji z kwasem pirogronowym, tworząca się tutaj alanina zawiera aż 85% izomeru L. Produkt reakcji zostaje więc stopniowo wzbogacany w izomer L. Podobne procesy mogły odegrać ważną rolę w kształtowaniu optycznej jednorodności związków organicznych w czasie ewolucji chemicznej.

Niedawno wykryto u proteinoidów jeszcze jedną aktywność katalityczną: przyspieszają one proces tlenowej dezaminacji kwasu glutaminowego do kwasu alfa-ketoglutazarowego.

Na szczególne w końcu podkreślenie zasługuje wykrycie u termicznych proteinoidu aktywności hormonalnej. Kierując się spostrzeżeniem, że najmniejszym jeszcze aktywnym fragmentem łańcucha peptydowego hormonu melanoforowego (MSH) jest pentapeptyd His-Phe-Arg-Try-Gly, poddano mieszaninę histydyny, fenyloalaniny, tryptofanu, argininy, glicyny i kwasu glutaminowego termicznej polimeryzacji. Uzyskany polimer wykazał 1/10 aktywności hormonalnej wzorcowego pentapeptydu. Wyłączenie ze składu proteinoidu argininy prowadzi do nieaktywnego

produktu, proteinoid zaś nie zawierający tryptofanu okazał się również aktywny. Uzyskanie proteinoidu o aktywności hormonalnej jest jaskrawym przykładem ilustrującym przyrodzoną tendencję aminokwasów do zawiązywania ściśle określonych sekwencji w peptydach.

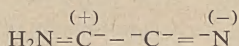
Badania ostatnich lat doprowadziły więc do kapitalnego stwierdzenia, że abiogennie syntetyzowane polimery peptydowe są niedoskonałymi modelami biokatalizatorów. Jest to niewątpliwie poważny wkład do kwestii ewolucji chemicznej na Ziemi.

CYJANOWODÓR JAKO PRZYPUSZCZALNE ŹRÓDŁO BIOPOLIMERÓW

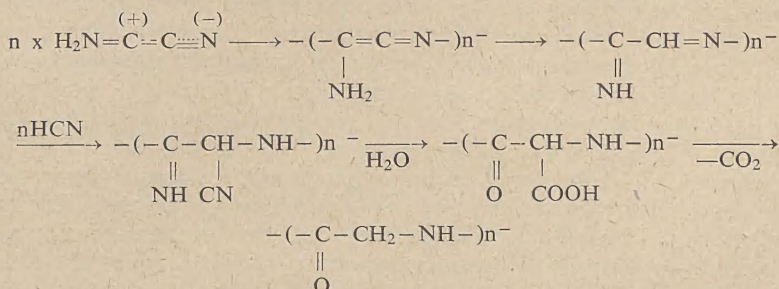
W ostatnich kilku latach kierowana przez Matthewsą grupa badaczy amerykańskich zwróciła baczniejszą uwagę na znaną od dawna reakcję polimeryzacji cyjanowodoru. Wielkocząsteczkowy polimer cyjanowodoru — azulminę opisał jeszcze w 1806 r. Proust, w 1815 zaś — Gay-Lussac. Cyjanowodór polimeryzuje łatwo pod wpływem ogrzewania, napromieniowywania i naświetlania, wyładowań elektrycznych i podczas elektrolizy cyjanków. Najprostszą metodą otrzymywania polimeru jest działanie na cyjanowodór stężonego roztworu amoniaku. Zgodnie z panującymi poglądami polimerowi przypisuje się strukturę o powtarzającym się układzie skondensowanych rdzeni heterocyklicznych.

Matthews [9, 11] otrzymywał polimery cyjanowodoru bądź przy staniu bezwodnego cyjanowodoru nad krystalicznym cyjankiem amonu, bądź też, w równoległym doświadczeniu, poddając wyładowaniom elektrycznym mieszaninę metanu i amoniaku. Utworzone polimery poddawano działaniu gorącej wody. Część polimeru rozpuszczała się przy tym w wodzie, część okazała się nierozpuszczalna. Obie frakcje polimeru hydrolizowano kwasem solnym. W hydrolizatach stwierdzono obecność aż czternastu aminokwasów występujących normalnie w białku.

Obie frakcje polimeru mają więc zapewne strukturę polipeptydową. Tworzyć się ona może na drodze liniowej polimeryzacji silnie polarnego związku: aminocyjanoakarbenu, który łatwo powstaje podczas katalizowanych przez alkalia przekształceń cyjanowodoru:



Mechanizm polimeryzacji można przedstawić w następujący sposób:



Przedstawiony tu schemat obrazuje powstawanie poliglicyny. Inne aminokwasy zostają wbudowane w strukturę polimeru wskutek dalej idących przekształceń, w których bierze udział cyjanowodór. Zaskakujący

wynik Matthews wskazuje, że związki białkopodobne mogą się tworzyć z czystego cyjanowodoru. Uważany za obowiązujący schemat ewolucji chemicznej: najpierw aminokwasy, potem ich polimery, zostaje tutaj odwrócony. Pierwotnym procesem może być równie dobrze powstanie polimeru; dopiero na tym zřbie dochodzi do różnicowania reszt aminokwasowych. Pojawiają się pytania, czy w takiej reakcji jest do pomyślenia indukcja asymetrii oraz w jakim stopniu można tu mówić o istnieniu selektywności, jeśli chodzi o tworzące się w peptydzie sekwencje aminokwasowe. W każdym razie, zdaniem Matthews, wyniki te sugerują inny niż zakładano przebieg ewolucji chemicznej. W pierwszym jej okresie, kiedy woda i amoniak były jeszcze wymrożone na powierzchni Ziemi, w atmosferze złożonej z wodoru i metanu powstawały węglowodory. Cechą charakterystyczną drugiego okresu miałoby być powstanie aminocyjanokarbenu i na tej bazie — polimerów cyjanowodoru. W trzecim okresie polimery ulegały w reakcji z wodą modyfikacjom do związków białkopodobnych.

Za swoistą próbę sprawdzenia tej teorii należy uznać niedawne badania Ponnampuruma [16], który poddawał wyładowaniom elektrycznym trzy układy zawierające w pierwszym przypadku wyłącznie metan, w drugim — metan i amoniak, w trzecim — metan, amoniak i parę wodną. Łatwo można zauważyć, że trzy te układy odwzorowują przypuszczalny skład atmosfery ziemskiej na przestrzeni trzech etapów ewolucji chemicznej, jak ją ujmuję Matthews. Otóż w drugim z wymienionych układów stwierdza się powstawanie aminoacetonitrylu i jego homologów, nie wykazano jednak obecności polimerów aminocyjanokarbenu.

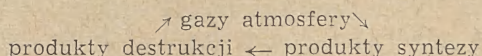
Niezależnie od tego, że przedstawiona tu panorama ewolucji chemicznej w ujęciu Matthews może budzić zastrzeżenia, podkreślenie roli, jaką cyjanowodor mógł odegrać w ewolucji chemicznej, jest sprawą istotną. Wspomniany Ponnampuruma stwierdził, że bezpośrednimi produktami działania promieniowania jonizującego, wysokich temperatur lub wyładowań elektrycznych na mieszaninę metanu, amoniaku i pary wodnej są cyjanowodor i formaldehyd. Ze związków tych tworzą się pod wpływem promieniowania ultrafioletowego różnorodne pochodne w postaci adeniny, guaniny, mocznika, rybozy i dezoksyrybozy, w obecności zaś metaforanu etylu nukleozydy i nukleotydy. Szczególnie łatwo, bo nawet przy zwykłym ogrzewaniu cyjanowodoru w wodnym amoniaku, powstaje adenina. Dodajmy przy tej okazji, że powstawanie guaniny stwierdza się (jako jedynej zresztą zasady organicznej) podczas termicznej polimeryzacji aminokwasów, uracylu zaś przy ogrzewaniu kwasu jabłkowego z mocznikiem, w obecności pirofosforanu. Zarysowują się więc już możliwe i prawdopodobne drogi abiogennej syntezy wszystkich istotnych składników polinukleotydów, przy czym, tak jak w przypadku aminokwasów, istotną rolę odgrywa w tych procesach cyjanowodor. W syntezie cukrowej komponenty polinukleotydów istotną rolę mógł odegrać formaldehyd. Znaczne ilości rybozy powstają podczas ogrzewania do wrzenia wodnych roztworów formaldehydu w obecności tlenku glinu lub kaolinitu. Reakcja ta przebiega przy niskich stężeniach formaldehydu, co czyni ją specjalnie prawdopodobną z punktu widzenia dróg ewolucji chemicznej. Dodajmy, że syntezę nukleotydów z wolnych zasad, cukrów i fosforanów katalizują — znowu — jony cyjankowe.

Jest rzeczą bardzo ciekawą, że dzisiejsze wnioski dotyczące wyjątkowej roli cyjanowodoru w ewolucji chemicznej nawiązują jak gdyby do

jednej z najwcześniejszych teorii powstania życia na Ziemi, do teorii Pflügera. Jeszcze w 1875 r. pisał on, że... „początek leży przypuszczalnie w cyjanie... Jeżeli tylko zważyć niemierzalnie długie okresy czasu, kiedy nieskończenie wolno oziębiała się skorupa ziemska, to związki zawierające cyjan i węglowodory miały dość sposobności, by idąc za swą wielką zdolnością do przekształceń tworzyć w najrozmaitszy sposób polimery i przy udziale tlenu, a później wody i soli zamieniać się w to samorozwijające się białko, które jest żywą substancją” [14]. Wiele szczegółów tej koncepcji zostało już przekreślone, lecz mimo to w cytowanej wypowiedzi tkwi rodzaj proroctwa naukowego.

UWAGI KOŃCOWE

Stosunkowo obfity materiał, jakim w kwestiach ewolucji chemicznej aktualnie dysponujemy, skłania do prób poszukiwania ogólnych prawidłowości tego procesu. Głównym czynnikiem selekcji związków organicznych była niewątpliwie ich termodynamiczna stabilność. Większe szanse „przeżywania” miały związki o najmniejszych zasobach swobodnej energii bądź też wyróżniające się wysokimi barierami energii aktywacji. Proces ewolucji chemicznej rozumie się często jako proces liniowy. Przemiany substancji organicznych miałyby mianowicie przebiegać jednokierunkowo, w stronę stopniowego nagromadzenia przyszłego budulca żywych organizmów. Tymczasem ewolucja chemiczna była raczej procesem dynamicznym, złożonym z nakładających się reakcji syntezy i destrukcji związków organicznych. Nawet tak stabilne związki, jak aminokwasy, mogły ulegać procesom destrukcji. Wiadomo np., że poddane działaniu pary wodnej, ogrzanej powyżej jej temperatury krytycznej, rozkładają się one łatwo, dając mieszaninę alkanów, alkenów, aldehydów i amin. Podobnie optyczna czynność związków organicznych, indukowana podczas ich syntezy, łatwo mogła zanikać w procesach racemizacji, chociażby pod wpływem promieniowania jonizującego. Dlatego obraz ewolucji chemicznej rysuje się nam raczej jako cykliczny proces abiogennej „przemiany materii”, napędzany przez stały dopływ energii słonecznej i energii rozpadu promieniotwórczego. W takim cyklicznym procesie mógł zaistnieć pewien stan stacjonarny, w którym ilości produktów syntezy i produktów destrukcji mogłyby się równoważyć:



Rolę ustalonych etapów pośrednich takiej cyklicznej przemiany odgrywałyby związki o możliwie maksymalnej stabilności termodynamicznej. W tym aspekcie godna uwagi jest kwestia aromatyczności związków organicznych. Związki o sprzężonym układzie wiązań podwójnych, jak to ma miejsce w węglowodorach aromatycznych, odznaczają się wybitną stabilnością termodynamiczną. Jest to wynik delokalizacji i uwspólnienia w ramach całej cząsteczki elektronów wiązań podwójnych. Miarą wzrostu stabilności jest tzw. energia rezonansu takich połączeń. Jak to zauważa Pullmann [17], prawie wszystkie związki organiczne będące budulcem żywej materii, jak zasady pirymidynowe i purynowe, koenzymy utlenień tkankowych, porfiryny, niektóre aminokwasy, należą do tej właśnie klasy połączeń. Co więcej, przypuszcza się, że również w białkach

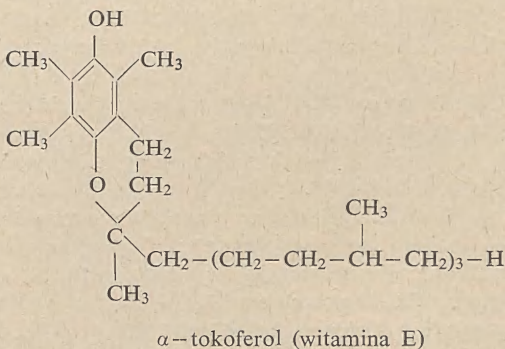
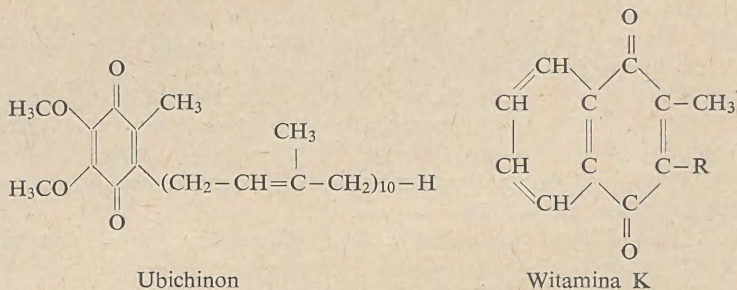
dochodzi do delokalizacji elektronów w związku z oddziaływaniem wolnych par elektronowych przy atomach azotu i tlenu wiązań peptydowych, przy pośrednictwie wiązań wodorowych. Nasuwa się wniosek, że związki o strukturach zapewniających możliwości dla delokalizacji elektronów były uprzywilejowane w toku ewolucji chemicznej. Dzięki dodatkowej stabilizacji rezonansowej były bardziej od innych odporne na działanie promieniowania ultrafioletowego i jonizującego, gdyż mogły istnieć w stabilnych stanach wzbudzonych. Spośród czterech zasad organicznych: adeniny, guaniny, cytozyny i tyminy, największą energię rezonansu posiada adenina. Energia rezonansu pozostałych zasad zmniejsza się stopniowo, zgodnie z podaną kolejnością. Otóż, doświadczalnie stwierdzony stopień odporności danej zasady na działanie promieniowania jonizującego jest proporcjonalny do energii rezonansu danego związku.

Godną podkreślenia okolicznością jest przy tym to, że układy o zde-lokalizowanych i uśrednionych w ramach całej cząsteczki elektronach są wybitnie predestynowane do odgrywania podstawowej roli w realizacji zjawisk życiowych. Ruchliwość i wysoka polaryzowalność chmury elektronowej w takich związkach dostarcza wiele możliwości dla szybkiego przekazywania sygnałów biologicznych. Są to więc związki szczególnie dobrze przystosowane do funkcji, jaką odgrywają w przyrodzie żywej.

Drugim, obok postulatu stabilności termodynamicznej, ważnym kierunkowskazem ewolucji chemicznej było zapewne szczególne uprzywilejowanie procesów autokatalitycznych. Wagę tego zagadnienia podkreślił szczególnie Calvin [4]. Chodzi o to, że w gąszczu różnorodnych możliwych przekształceń chemicznych dokonujących się we wczesnych okresach historii Ziemi szczególnie duże szanse ciągłego przebiegu miały te reakcje, których produkty służyły następnie jako autokatalizatory pierwotnego procesu. Jeśli na przykład związek A może ulegać przemianom na związki B, C i D, ale tylko związek D jest autokatalizatorem własnego powstawania z A, to z chwilą jego przypadkowego pojawienia się rozpocznie się proces szybkiego nagromadzenia autokatalizatora D. Zależność dodatniego sprzężenia zwrotnego między A i D będzie się manifestowała lawinowym narastaniem ilości produktu D. Przykładem takiej zależności może być abiogenna synteza porfiryn [3]. Wyjściowe substraty tej syntezy — glicyna i kwas bursztynowy — łatwo powstają w warunkach abiogennych. W obecności jonów żelaza, tlenu, przy naświetlaniu roztworu promieniowaniem ultrafioletowym, z substratów tych tworzą się porfiryny. Utworzone kompleksy żelazo-porfirynowe są autokatalizatorami przyspieszającymi przynajmniej niektóre etapy własnej syntezy. Autokatalityczny przebieg cechuje również tak istotną w ewolucji chemicznej reakcję powstawania cyjanowodoru w mieszaninie metanu i amoniaku poddanej działaniu wyładowań elektrycznych. W wyniku ewolucji chemicznej mógł się więc wykształcać ciąg sprzężonych ze sobą reakcji autokatalitycznych.

Dodatkowym czynnikiem doskonalącym taki układ była zapewne jednoznaczność funkcji chemicznych tych związków, które zostawały wyselekcjonowywane w toku ewolucji chemicznej. Związki organiczne mogą na ogół ulegać różnokierunkowym przemianom. Zwiększone szanse „przeżywania” mogły więc mieć te związki, które cechowała ograniczona liczba możliwych przemian. Takie wyspecjalizowane związki byłyby też

szczególnie dobrze przystosowane do realizowania cyklicznie przebiegających przekształceń substancji organicznych. Przykłady takiego stanu rzeczy widzimy dziś w sposobach funkcjonowania chemicznych elementów struktur organizmów żywych. Tak np. wszystkie biologicznie czynne w postaci koenzymów chinony, jak ubichinon, witaminy K i E, są kompletnie podstawione w pierścieniu:



W ten sposób chemiczna funkcja tych połączeń zostaje ograniczona do udziału w reakcjach utleniania i redukcji, nie ma zaś tu możliwości przebiegu charakterystycznych dla chinonów reakcji uwarunkowanych ruchliwością atomów wodoru w pierścieniu, jak reakcje z grupami aminowymi, sulfhydrylowymi czy kondensacje z ketokwasami.

Innym przykładem ilustrującym postawioną tu tezę, być może bardziej dyskusyjnym, jest chemizm biosyntezy białka. Białko jest syntetyzowane w komórce przez stopniowe wydłużanie łańcucha peptydowego, począwszy od jego N-końca. Chemicy postępują odwrotnie, syntetyzując peptyd przez stopniowe wydłużanie łańcucha od strony C-końca. Tylko takie postępowanie pozwala im uniknąć ubocznego powstawania azlaktonów i w następstwie racemizacji. Podczas biosyntezy peptyd związany jest z układem rybosomalnym estrowo, za pośrednictwem grupy hydroksylowej rybozy. Ta słaba estrowa aktywacja zapewnia jednoznaczność chemicznego przebiegu całego procesu, gdyż nie może ubocznie dawać azlaktonów. Przyroda wybrała więc tutaj taki wariant reakcji, który wyróżnia się jednoznacznym przebiegiem chemicznym.

W warunkach ewolucji chemicznej związki o zbyt rozgałęzionych drogach przekształceń szybciej mogły być rozchodowane i w konsekwencji eliminowane. Związki o bardziej jednoznacznej funkcji łatwiej stały się elementami powiązanych ze sobą i być może ukształtowanych w proces cykliczny reakcji autokatalitycznych.

LITERATURA

- [1] Akabori S., Okawa K., Sato M. — *Introduction of side chains into poly-glycine dispersed on solid surface*, Bull. Chem. Soc. Japan, 29, 608, 1956.
- [2] Błotny G. — *Wpływ struktury aminokwasu na szybkość tworzenia wiązania peptydowego*, Roczniki Chemii, 41, 299, 1967.
- [3] Calvin M. — *Evolution of enzymes and the photosynthetic apparatus*, Science, 130, 1170, 1959.
- [4] Calvin M. — *Chemical evolution*, w zbiorze: *Interstellar communication*, New York-Amsterdam, 1963.
- [5] Fox S. W. — *How did life begin?*, Science, 132, 200, 1960.
- [6] Fox S. W. — *A theory of macromolecular and cellular origins*, Nature, 205, 328, 1965.
- [7] Fox S. W. — *Self-ordered polymers and propagative cell-like systems*, Naturwissenschaften, 56, 1, 1969.
- [8] Gulick A. — *Phosphorus as a factor in the origin of life*, American Scientist, 43, 479, 1955.
- [9] Kliss R. M., Matthews C. N. — *Hydrogen cyanide dimer and chemical evolution*, Proc. US Natl. Acad. Sci., 48, 1300, 1962.
- [10] Mastalerz P. — *Biochemia wiązania fosfor—węgiel*, Postępy Biochemii, 151, 1969.
- [11] Matthews C. N., Moser R. E. — *Peptide synthesis from hydrogen cyanide and water*, Nature, 215, 1230, 1967.
- [12] Miller S. L., Urey H. C. — *Organic compounds synthesis on the primitive earth*, Science, 130, 245, 1959.
- [13] Oparin A. J. — *Powstanie życia na ziemi*, Warszawa 1968.
- [14] Pflüger E. — *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*, Archiv für die gesammte Physiologie, 10, 341, 1875.
- [15] Ponnampereuma C., Peterson E. — *Peptide synthesis from amino acids in aqueous solution*, Science, 147, 1572, 1965.
- [16] Ponnampereuma C., Woeller F., Flores J. — *Synthesis of organic compounds by the action of electric discharges in simulated primitive atmospheres*, Amer. Chem. Soc. Div. Fuel Chem. Preprints, part 1, 11, 146, 1967; Chem. Abstr., 67, 2495, 1967.
- [17] Pullman B. — *La biochimie electronique*, Presses Univ. de France, 1963.
- [18] Samochocka K., Kawczyński A. L., Taube M. — *High-temperature synthesis of amino-acids in the system acetylene (ammonia) carbon dioxide*, Angew. Chem., (Intern. Edit.), 7, 392, 1968.
- [19] Schramm G., Grötsch H., Pollmann W. — *Nicht-enzymatische Synthese von Polysacchariden, Nucleosiden, und Nucleinsäuren und die Entstehung selbst-vermehrungsfähiger Systeme*, Angew. Chem., 74, 53, 1962.
- [20] Sokołowska T., Biernat J. F. — *Stereoselektywność w syntezach peptydów. Kinetycznie kontrolowana indukcja asymetryczna w syntezach dwupeptydów*, Roczniki Chemii, 40, 1665, 1966.
- [21] Steinman G. — *Stereoselectivity in peptide synthesis under simple conditions*, Experientia, 23, 177, 1967.
- [22] Vester F., Ulbricht T. L. V., Krauch H. — *Optische Aktivität und die Paritätsverletzung im β -Zerfall*, Naturwissenschaften, 46, 68, 1959.

EPIFITYCZNA MIKROFLORA ZBÓŻ

Flora epifityczna należy do specjalnej grupy ekologicznej, przystosowanej do przebywania na różnych częściach roślin, na plechach i przedroślach, na pniach i gałęziach, na łodygach i liściach, na owocach i nasionach oraz na kłęczach i korzeniach. R. Burri jeszcze w 1903 r. podał, że zielone części roślin są obficie zamieszkane przez mikroflorę. Na powierzchni roślin występuje ogromna masa różnorodnych mikroorganizmów, jak bakterie właściwe, promieniowce, tzw. grzybki promieniste, drożdżaki, grzyby właściwe oraz glony. Rośliny te w większości wypadków są nieszkodliwe; rozwijają się na powierzchni innych roślin, stąd noszą nazwę epifitów. Liczne gatunki mikroskopowych epifitów lub ich zarodników przedostają się na rośliny bądź to z gleby, gdzie one przebywają, bądź przynoszone z powietrza oraz z nasion i z owoców, na powierzchnię których pozostają w ciągu okresu spoczynkowego.

Już od pierwszych dni swojej egzystencji roślina jest związana ze światem drobnoustrojów.

Znaczna liczba epifitów osiedla się na nasionach i owocach. M. Dügeli (1904) obliczył, że na 1 g ziarniaków pszenicy występuje 90 000 komórek drobnoustrojów, a na 1 g ziarniaków owsa naliczył aż 11 640 000 tychże mikroorganizmów. Inni badacze stwierdzili już od 46 000 do 3 260 000 komórek na 1 g ziarniaków pszenicy. Późniejsi badacze N. James, J. Wilson i E. Stark (1946) wykazali jeszcze większe ilości drobnoustrojów występujących na powierzchni ziarniaków pszenicy, gdzie na 1 g przypada aż 164 000 000 jednostek mikroflory. Przed dziesięciu laty G. Spicher (1956) przeprowadził również badania nad mikroflorą zbóż. Ziarniaki żyta pochodziły ze 113 różnych miejscowości, pszenicy zaś — ze 153 ośrodków. Średnie obliczenia wykazały, że na 1 g żyta przypadało 1 612 000 komórek, a na 1 g pszenicy prawie dwukrotna ilość, wynosząca 3 072 000 drobnoustrojów, przy czym mikroflora ziarniaków żyta składała się głównie z bakterii — 1 575 000 oraz z 37 000 zarodników grzybów; podobnie na pszenicy przeważały epifityczne bakterie w liczbie 3 045 000, resztę w wysokości 27 000 stanowiły grzyby. Tenże autor mógł się wkrótce przekonać, że liczby te ulegają znacznym wahaniom i że pozostają w zależności od różnych czynników klimatycznych, a także od warunków i sposobu przechowywania zboża (porty, elewatory, składnice) oraz od samej jakości ziarniaków i ich wieku. Późniejsze obliczenia G. Spichera wykazały zawrotne liczby: tak na 1 g pszenicy na powierzchni ziarniaków występowało 8 457 000 komórek drobnoustrojów, a na 1 g żyta na powierzchni ziarniaków przypadało 13 063 000 mikroorganizmów.

Kolosalne ilości drobnoustrojów przebywających na ziarniakach zbóż mają olbrzymi wpływ na jakość ziarna, powodują te lub inne jego defekty i uszkodzenia, wyrządzają znaczne szkody materialne. Straty wy-

noszące tylko około 0,1% wagi przechowywanego zboża powodują w skali światowej uszczuplenie zapasów zbóż sięgających dziesiątków milionów kilogramów. Według danych A. Johnsona i in. (1946) straty te wynoszą 1—2% zbiorów światowych. Jeśli przyjąć ogólną roczną światową produkcję zbóż na ponad miliard ton, to straty na ziarnie zaatakowanym przez mikroorganizmy wynoszą od 10 do 20 milionów ton rocznie. Główną przyczynę obniżenia jakości siewnej i wartości pokarmowej zboża stanowi rozwój przebywających na nim mikroorganizmów. Rozwijające się na powierzchni ziarniaków mikroorganizmy epifityczne odgrywają nawet pozytywną rolę, gdyż często hamują rozwój jednocześnie przedostających się tu patogenicznych drobnoustrojów lub zarodników atakujących ziarniaki zbóż.

Przy przeróbce ziarna na mąkę i kaszę oraz przy fabrykacji innych wyrobów mącznych drobnoustroje szkodliwe przedostają się do tych produktów i powodują obniżenie ich jakości i trwałości.

Zagadnieniami przechowywania ziarniaków zbóż interesowano się od dawna. Już w czasach głębokiej starożytności Warron (116—27 p.n.e.) pisał o tym w traktacie „O rolnictwie”, Wergiliusz zaś (70—19 p.n.e.) w poemacie dydaktycznym „Georgiki”, a później Kolumella i Pliniusz Starszy (23—79 n.e.) oraz inni wybitni uczeni rozważali te problemy. Wielki francuski uczony L. Pasteur (1822—1895) w swych klasycznych pracach odkrył nie tylko przyczyny chorób infekcyjnych, lecz również zwrócił uwagę na procesy fermentacyjne i gnilne oraz wyjaśnił przyczyny psucia się produktów spożywczych. W chwili obecnej uczeni wielu krajów prowadzą intensywne badania nad sposobami dłuższego przechowywania zdrowego ziarna oraz innych produktów.

Do najczęstszych przedstawicieli świata roślinnego występujących na powierzchni ziarniaków zbóż można przede wszystkim zaliczyć bakterie, między innymi promieniowce, *Actinomyces*. Drugą grupę stanowią grzyby mikroskopowe; spośród glonogrzzybów (*Phycomycetes*) rodzaje *Mucor*, *Rhizopus* i *Circinella*. Tu należy zaliczyć również grzyby workowce (*Ascomycetes*) z szeroko rozpowszechnionymi pędzlakiem, *Penicillium* i kropidlakiem, *Aspergillus*. Spośród podstawczaków *Basidiomycetes* na powierzchnię ziarniaków niekiedy przedostają się grzyby rdzawnikowce, *Uredinales* i główniowce, *Ustilaginales*. Również grzyby niedoskonałe, *Fungi Imperfecti*, u których dotychczas nie odnaleziono ani worków ani podstawek, jak *Alternaria*, *Cladosporium*, *Macrosporium*, *Trichothecium* i inne, mogą osiedlać się na ziarniakach. Różne choroby wirusowe nie omijają także zbóż.

Skład gatunkowy flory epifitycznej występującej na różnych gatunkach zbóż może być do siebie zbliżony, a nawet niekiedy podobny. Zwykle 1 g normalnych ziarniaków zawiera na swojej powierzchni do kilku milionów drobnoustrojów i ich zarodników. A oto liczby orientacyjne, uwzględniające ilości mikroorganizmów na 1 g zboża w tysiącach: żyto — 2500, pszenica — 1500, owies — 700, ryż łuskany — 40, kukurydza — 20. Ziarniaki kukurydzy są najmniej zanieczyszczone ze względu na to, że kolba kwiatostanowa otacza je pochwiastą podsadką. Stosunki ilościowe poszczególnych składników mikroorganizmów zmieniają się zwykle w zależności od stadium dojrzewania ziarniaków.

Gatunkowy skład flory mikologicznej występującej na powierzchni ziarniaków przedstawia następująca tablica. Niżej umieszczone dane mają tylko charakter orientacyjny, zbliżony do rzeczywistości.

Tablica I

Jakościowy i ilościowy skład mikroflory ziarniaków pszenicy

Stadium dojrzałości ziarniaków	Ogólna liczba mikroorgan. (w tys. na 1 g)	Bakterie %	Promieniowce %	Grzyby %
mleczne	100	98,0	0,6	1,4
woskowe	218	98,5	0,7	0,8
pełne	126	99,9	0,0	0,1

Świeżo zebrane ziarniaki odznaczają się nieznaczną ilością bakterii oraz zarodników grzybów pleśniowych, wynoszących 3,6—6,6‰. Przy dłuższym przechowywaniu zboża ogólna liczba występujących drobnoustrojów może się zmniejszyć, wzrasta natomiast ilość zarodnikujących laseczek bakterii, *Bacillus*, do 60—90‰, przy tym rozwijają się też bakterie termofilne.

Tablica II

Skład gatunkowy grzybów występujących na ziarniakach zbóż (w tys. na 1 g)

Rodzaj zboża	Ogólna liczba grzybów	Pleśniaki, workowce		Grzyby niedoskonałe	
		Pędzlak <i>Penicillium</i>	Kropidlak <i>Aspergillus</i>	<i>Cladosporium</i>	<i>Alternaria</i>
Żyto	6,0	4,0	0	1,0	1,0
Pszenica	0,91	0,89	0	0	0
Owies łuskany	0,83	0,1	0,73	0	0
Ryż łuskany	1,46	0,79	0,56	0	0,1
Kukurydza	0,3	0,2	0,1	0	0
Proso	0,04	0,02	0,02	0	0

Mikroflora epifityczna, występująca na ziarniakach i różnych owocach bądź na nasionach, podczas kiełkowania tych ostatnich nie tylko przedostaje się na nadziemne młode pędy i liście (H. Wöller, 1929), lecz przenika do podziemnych organów, do korzenia, gdzie osiedla się również na powierzchni jego ryzosfery. Gdy przeciętnie na 1 g gleby przypada 10,0—12,5 milionów bakterii, to w ryzosferze korzenia liczba ta wzrasta wielokrotnie tj. do 30—60 milionów.

Na początku okresu wegetacyjnego przeważają w ryzosferze bakterie; szczególnie licznie występują pałeczki niezarodnikujące oraz stosunkowo nieliczne promieniowce, czyli grzybki promieniste (*Actinomycetes*) zaliczane do bakterii. Spośród bakterii występują tu głównie: pałeczka fluoryzująca, *Pseudomonas fluorescens* i pałeczka zielna, *Pseudomonas herbicola*. Wydzieliny korzeniowe niektórych roślin stwarzają odpowiednie warunki do znacznego rozwoju mikroflory fitopatogenicznej, atakującej następnie zdrowe rośliny. W ryzosferze przebywają też liczne bakterie śluzowe, *Myxobacteriaceae*. Obok tych w tej strefie korzeniowej dość intensywnie rozwijają się różne grzyby, jak pędzlak, *Penicillium*; trichoderma, *Trichoderma* i fuzarium, *Fusarium*. E. N. Miszustin i L. A. Tris-

Tablica III

Skład mikroflory ryzosfery pszenicy (liczba bakterii w tysiącach na 1 g gleby)

Faza rozwojowa pszenicy	Ogólna liczba bakterii	Pałeczki niezarodnikujące (<i>Bacteriaceae</i>)	Laseczki zarodnikujące (<i>Bacillaceae</i>)	Promieniowce (<i>Actinomycetaceae</i>)	Liczba grzybów
Krzewienie	300 000	295 000	5 000	20	40
Kłoszenie	420 000	417 000	3 000	80	55
Kwitnienie	560 000	546 000	14 000	100	70
Dojrzwianie	280 000	205 000	75 000	300	45

wiacki (1963) opracowali skład mikroflory ryzosfery pszenicy w zależności od fazy rozwojowej rośliny.

J. M. Wozniakowska i G. K. Żilcowa (1958), które przeprowadziły badanie składu gatunkowego mikroflory ryzosfery korzeniowej u niektórych roślin, stwierdziły występowanie tu 52 gatunków różnych bakterii. Mikrobiologiczna analiza przykorzeniowej strefy roślin drzewiastych, jak dębu, klonu, brzozy, lipy i świerka, wykazała przewagę bakterii. Na tym miejscu należy chociaż bardzo pobieżnie uwzględnić zagadnienie mikoryzy, czyli współżycia strzępek grzybów z systemem korzeniowym. Mikoryzę tworzą obok wątrobowców niektóre mchy, papro-

Tablica IV

Liczba mikroorganizmów występujących na różnych częściach rośliny (na 1 g masy roślinnej)

Część rośliny	Okres krzewienia		Mleczna dojrzałość		Pełna dojrzał.	
	Ogólna liczba mikro-organizmów	Liczba laseczek zarodnikujących	Ogólna liczba mikro-organizmów	Liczba laseczek zarodnikujących	Ogólna liczba mikro-organizm.	Liczba laseczek zarodnikujących
Pszenica						
Liść	600	20	19.300	280	55880	83
Żdźbło	160	10	11.300	150	17600	53
Kłós	300	40	1.300	166	4700	80
Ziarniaki (ręczny omłót)	—	—	—	—	5400	20
Ziarniaki (maszynowy omłót)	—	—	—	—	63000	23
Żyto						
Liść	2900	70	1.330	100	332000	110
Żdźbło	400	0	4.800	66	55560	85
Kłós	860	103	400	150	47200	128
Ziarniaki (ręczny omłót)	—	—	—	—	13600	35
Ziarniaki (maszynowy omłót)	—	—	—	—	21600	33

cie, przedrosła widlaków, nagozależkowe oraz okrytozależkowe, w tym rośliny należące do rodziny różowatych, wrzosowatych, liliowatych i storczykowatych. Na korzeniach roślin motylkowych rozwijają się specjalne bakterie. Według N. Krasilnikowa w 1 g gleby występuje w ryzosferze motylkowych od 100 tysięcy do 10 milionów bakterii brodawkowych. Część mikroorganizmów bytujących w strefie korzeniowej, jak bakterie i grzyby, przedostają się do części nadziemnych rośliny, gdzie w dalszym ciągu vegetują. Przedstawiciele tej mikroflory osiedlają się na różnych nadziemnych częściach roślin. Pewna ilość drobnoustrojów oraz ich zarodników przedostaje się na powierzchnię rośliny za pośrednictwem wiatru wraz z kurzem i pyłem; również owady przyczyniają się do przenoszenia mikroflory. Ich skład jakościowy nieznacznie odbiega od mikroorganizmów przebywających na częściach podziemnych, ale pozostaje w zależności od fazy rozwojowej rośliny, a także od warunków klimatycznych. Wyniki liczbowych badań mikroflory występującej w poszczególnych okresach wegetacyjnych na różnych częściach pszenicy i żyta przedstawia tablica IV.

W ten sposób w różnych okresach rozwojowych na roślinach występuje odpowiednia mikroflora, pozostająca na powierzchni wszystkich jej organów, przy czym ulega różnym zmianom ilościowym.

Podczas żniw, sprzętu i omłotu zbóż ziarno zostaje silnie zanieczyszczone kurzem, piaskiem oraz ziemią, zawierającymi zarodniki mikroflory. Również środki transportu stanowią dodatkowe źródło zanieczyszczenia zboża, albowiem wraz ze składnikami mechanicznymi z powietrza przedostają się żywe komórki mikroorganizmów. Sprzyjają temu również specyficzne warunki klimatyczne, jak np. wiatr, dżdżysta pogoda, wysoka wilgotność powietrza itp. Również przechowywanie zbóż w elewatorach, składach i innych pomieszczeniach przyczynia się do tego. W składach mąki w 1 m³ powietrza zawieszonych jest 4250—6000 zarodników grzybów i 2450—2870 bakterii. Liczba zarodników grzybów występujących w pomieszczeniach zamkniętych przewyższa wielokrotnie obecność ich w wolnym powietrzu, a mianowicie zarodników grzybów 16,6—95,6 razy więcej, zawartość zaś bakterii 3,2—15,6 razy. Przeprowadzone analizy chleba wypiekanego w piekarniach mechanicznych stwierdziły, że na 1 cm³ chleba przypada do 2036 i wielokrotnie więcej bakterii. Głównym źródłem zakażenia pieczywa jest powietrze, w którym przebywają zarodniki grzybów powodujących jego psucie oraz pleśnienie. Prowadzone są intensywne badania nad sposobami przechowywania chleba, nad zapobieganiem jego psuciu czy pleśnieniu. Znane są takie środki konserwujące, jak kwas propionowy, płynna gorczyca i inne.

Również w procesach fabrykacji środków spożywczych mogą przedstawiać się do nich różne drobnoustroje. Niektóre grzyby mogą nawet wytwarzać substancje toksyczne, pociągające za sobą zachorowania. Znane są przypadki zatrucia różnymi grzybami rodzaju *Fusarium* sp. wywołujące u człowieka stany oszołomienia, zamroczenia, zjawisko tak zwanego „pijanego chleba”.

Stąd utrzymanie starannej czystości zgodnie z zasadami higieny, ścisłe przestrzeganie przepisów sanitarnych zawsze i wszędzie są nakazem dobrze zrozumianego dobra społecznego, w szczególności przy przechowywaniu najważniejszych zbóż.

LITERATURA

- [1] Burri R., 1903, *Die Bakterienvegetation auf der Oberfläche normal entwickelten Pflanzen*, Zentralbl. für Bact., Bd. 10, nr 24—25.
- [2] Duggeli M., 1904, *Die Bakterienflora gesunder Samen und daraus gezogener Keimpflänzchen*. Zentralbl. für Bact., Bd. 11, nr 12.
- [3] James N., Wilson J., Stark E., 1946, *The microflora of stored wheat*, Can. J. Res., vol. 24, nr 1.
- [4] Miszustin E. N., Triswiatski L. A., 1963, *Mikroby i ziarno*, Akad. Nauk SSSR, ss. 283.
- [5] Spicher G., 1956, *Vergleichende Untersuchungen über die Mikroflora des Getreides*. Zentralbl. für Bact., Bd. 109, nr 23—25.
- [6] Wöller H., 1929, *Über die epiphytische Bakterienflora gesunder grüner Pflanzen*, Zentralbl. für Bact., Bd. 79, nr 8—14.
- [7] Wozniakowskaja J. M., Żilcowa G. K., 1958, *Widowej sostaw korniewoj mikroflory niekotorych rastienij*, Mikrobiologia, t. 27, w. 5.

GRYZONIE JAKO OBIEKT BADAŃ NAD BIAŁOKRWINKOWYM OBRAZEM KRWI

Białokrwinkowy obraz krwi różnych zwierząt, a szczególnie ssaków budził od dawna zainteresowanie biologów i lekarzy. W związku z tym w literaturze można znaleźć dużo danych na ten temat. Mimo to jednak badania te nie pozwalają jeszcze na wyprowadzenie szerszych wniosków i uogólnień. Wydaje się, że zbyt mało uwagi poświęcano badaniom międzygatunkowym, z uwzględnieniem fizjologicznej zmienności białokrwinkowego obrazu krwi, związanej z wiekiem, rozrodem i zmieniającymi się warunkami środowiska. Poznanie obrazu krwi zdrowych zwierząt w różnych stanach fizjologicznych i różnych warunkach środowiskowych może być bowiem pomocne przy wyjaśnianiu funkcjonalnego znaczenia leukocytów.

Wygodnym obiektem do tego rodzaju badań mogą być licznie reprezentowane i mające duży areal występowania gryzonie. Różnorodność białokrwinkowego obrazu krwi, z jaką spotykamy się u gryzoni, może być punktem wyjścia w tych badaniach, a wyjaśnienie przyczyn zmienności leukocytów u zdrowych zwierząt — wyjaśnieniem ich fizjologicznego znaczenia.

Przy porównywaniu danych z literatury dotyczących białokrwinkowego obrazu krwi gryzoni zwraca uwagę fakt zależności profilu krwi od wielkości ciała zwierząt. Myszowate (*Muridae*) mają zdecydowanie limfocytowy profil krwi [4, 18, 21, 23]. Podobnie układają się stosunki między białymi krwinkami u chomika — *Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839 [22]. U nieco większych gryzoni, takich jak *Citellus parryi* Sabine i świnka morska — *Cavia* sp., przewaga limfocytów nie jest już tak znaczna [2, 14], a u jeszcze większych często trudno jest określić typ profilu krwi. Tak np. u nutrii — *Myocastor coypus* (Molina, 1782) Weidemann [24] stwierdził więcej limfocytów niż neutrofilów, a Ferrara [6] więcej neutrofilów, podczas gdy Balbierz i inni [1] otrzymali prawie jednakową ilość obu elementów we krwi tego gatunku. Podobnie wyglądają stosunki między białymi krwinkami u pizmaka — *Ondatra zibethica* (Linnaeus, 1766) i bobra — *Castor fiber* Linnaeus, 1758, lecz już zaznacza się przewaga neutrofilów [20].

Słuszne więc wydaje się wiązanie wielkości stosunku L/N z rozmiarami ciała charakterystycznymi dla gatunku. Biorąc pod uwagę odwrotnie proporcjonalną zależność poziomu metabolizmu od wielkości zwierzęcia można by uznać, że jakość profilu krwi wiąże się z wielkością metabolizmu i przypisywaną limfocytom funkcją troficzną.

Porównanie białokrwinkowego obrazu krwi kilku gatunków *Microtidae* [10, 12]: *Lagurus lagurus* Pallas, 1773, nornika zwyczajnego — *Microtus arvalis* (Pallas, 1779), nornika burego — *Microtus agrestis* (Lin-

naeus, 1761), darniówki zwyczajnej — *Pitymys subterraneus* (de Sélys — Longchamps, 1835) i nornicy rudej — *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), stanowiących zwartą jednostkę systematyczną wśród gryzoni, pozwala stwierdzić, że mają one w zasadzie jednakową procentową ilość eozynofilów, bazofilów i monocytów. *M. agrestis* i *M. arvalis* nie różnią się też ilością neutrofilów i limfocytów ani ogólną liczbą leukocytów w 1 mm³ krwi. *P. subterraneus* i *C. glareolus* mają statystycznie istotnie mniej leukocytów w 1 mm³ krwi niż inne *Microtidae* i mniejszą procentową ilość neutrofilów. Stosunkowo więcej neutrofilów ma *L. lagurus*. Wyniki te sugerują, że podobieństwa i różnice w ogólnej liczbie leukocytów i ilości ich poszczególnych form związane są u *Microtidae* z podobieństwem i różnicami w ich biologii.

Wartość stosunku L/N, uzależniona u gryzoni od charakterystycznego dla gatunku poziomu metabolizmu, a u *Microtidae* od biologii poszczególnych gatunków, wydaje się być przekonującym dowodem, świadczącym o celowości systematycznych badań porównawczych nad białokrwinkowym obrazem krwi na odpowiednio wybranej grupie zwierząt.

Trudno jest mówić o normalnych, charakterystycznych dla gatunku wartościach jakichkolwiek wskaźników fizjologicznych nie uwzględniając ich zmienności. Badane przez nas wskaźniki są informacją o procesie, który trwa i zmienia się w różnych momentach życia zwierzęcia i pod wpływem zmiennych warunków środowiska. Ryzykowne wydaje się więc założenie, że mamy do czynienia z dwoma porównywanymi gatunkami, znajdującymi się w identycznej sytuacji fizjologicznej i ekologicznej. Zbadanie zmienności interesujących nas wskaźników u porównywanych gatunków zbliża nas niewątpliwie do celu poznania, a więc do porównania procesów. Jeżeli więc chcemy porównywać białokrwinkowy obraz krwi gryzoni i celem naszym są wnioski o funkcji białych krwinek, musimy porównywać zmienność leukocytów i znać czynniki sterujące tą zmiennością. Dopiero wówczas znajomość różnic w biologii i fizjologii porównywanych gatunków może rzucić światło na funkcję leukocytów. Przy badaniu tej zmienności wewnątrzgatunkowej wydaje się słuszne szczególnie uwzględnienie zmienności wiekowej i sezonowej, ponieważ należałoby w tych dwóch przypadkach oczekiwać zmian najmocniej wyrażonych.

U badanych *Microtidae* można było nie uwzględniać płci, ponieważ jednakowy jest obraz krwi u samców i u samic, jakkolwiek u innych gatunków zwierząt występuje tu wyraźny dymorfizm płciowy [8, 10, 15]. Zmienności dobowej nie badano, lecz wzięto ją pod uwagę, pobierając krew zawsze o tej samej godzinie, a zmienność indywidualną określano statystycznie na odpowiednio dużych seriach zwierząt. Należałoby jeszcze uwzględnić zmienność geograficzną. Można jednak sądzić, że u zwierząt tego samego gatunku żyjących na różnych terenach ogólne prawidłowości zmian z wiekiem i wahań sezonowych będą takie same.

Zmienność białokrwinkowego obrazu krwi w rozwoju postnatalnym prześledzono u *C. glareolus* i *P. subterraneus* [10, 13]. Stwierdzono, że ogólna liczba leukocytów w 1 mm³ krwi nie zależy od wieku nornicy, u darniówki natomiast stopniowo maleje. Oba badane gatunki charakteryzują się od razu po urodzeniu limfocytowym profilem krwi, który pogłębia się jeszcze w ciągu pierwszych 15 dni życia *P. subterraneus*, a 21 dni życia *C. glareolus*. Później stosunki między poszczególnymi formami białych krwinek nie zmieniają się już z wiekiem tych zwierząt.

A więc dalsze zmniejszanie się ogólnej liczby leukocytów u darniówki jest rezultatem proporcjonalnego zmniejszania się liczby limfocytów i neutrofilów. Ilość monocytów i bazofilów nie zmienia się z wiekiem u obu zresztą gatunków zwierząt. Procentowy natomiast udział eozynofilów maleje tylko w początkowym okresie rozwoju postnatalnego nornicy i darniówki. Inni autorzy także nie obserwowali zmian ilości monocytów i bazofilów z wiekiem zwierząt [3, 5]. Istotne zmiany i różnice dotyczą więc tylko kształtowania się stosunku L/N. U *P. subterraneus* obserwowany spadek liczby neutrofilów w 1 mm³ krwi przebiega od 20—25 dnia życia intensywniej niż zmniejszanie się liczby limfocytów, co znajduje wyraz w odpowiednim zwiększeniu się stosunku L/N. Do 70 dnia życia liczba neutrofilów w 1 mm³ krwi darniówki utrzymuje się na tym samym poziomie, a liczba limfocytów jeszcze nieco się zwiększa.

U *Sigmodon hispidus* Say et Ord., 1825 i *M. auratus* badanych od 1—2 miesiąca życia stwierdzono brak zależności liczby leukocytów od wieku zwierząt [9, 22]. Świadczy to o wczesnym ustalaniu się białokrwinkowego obrazu krwi u tych gatunków, podobnie jak u *P. subterraneus* i *C. glareolus*. Niektórzy autorzy natomiast stwierdzają brak zależności między liczbą leukocytów a wiekiem zwierząt [7], albo tylko słabo zaznaczającą się zależność [5]. Inni zaś opisują wzrost ilości tych krwinek [18, 19]. Dane te mogą świadczyć o dużym zróżnicowaniu międzygatunkowym w przebiegu kształtowania się białokrwinkowego obrazu krwi w rozwoju postnatalnym. Wydaje się jednak, że istotne funkcjonalnie zmiany stosunku L/N związane są z przygotowaniem do samodzielnego trybu życia, przy czym troficzna funkcja białych krwinek w tym przygotowawczym okresie dominuje nad funkcją obronną. Nikitin i Skorobogatova [16] formułują wzrost procentowej ilości limfocytów z wiekiem kosztem zmniejszania się ilości neutrofilów jako prawidłowość obowiązującą u wszystkich wyższych kręgowców.

O sezonowej zmienności białokrwinkowego obrazu krwi jest bardzo mało informacji. U *C. glareolus*, badanych w cyklu rocznym na terenie Białowieskiego Parku Narodowego [13] stwierdzono, że najwyższa liczba leukocytów w 1 mm³ krwi występuje latem, a najniższa zimą. Wiosną i jesienią liczba ta ma wartości pośrednie. Procentowa natomiast ilość limfocytów latem jest najniższa, jesienia i zimą wysoka, a wiosną ponownie się obniża. Procentowa ilość neutrofilów układa się w cyklu rocznym odwrotnie do ilości limfocytów, co oczywiście jest matematyczną koniecznością. Są to przecież dwa najliczniejsze rodzaje białych krwinek, wyrażone w procentach i wzrost ilości jednego z ich zmienia stosunek między nimi na niekorzyść drugiego. Ani procentowa ilość, ani liczba absolutna w 1 mm³ krwi eozynofilów, bazofilów i monocytów nie podlegają wahaniom sezonowym.

Przeliczenie procentowych ilości krwinek na liczby absolutne w 1 mm³ krwi pozwoliło stwierdzić, że jesienno-zimowe obniżenie ogólnej liczby leukocytów jest wynikiem zmniejszenia się zarówno liczby limfocytów, jak i neutrofilów. Najwyższa liczba leukocytów latem jest także rezultatem zwiększenia się liczby obu tych rodzajów białych krwinek. A więc procentowy udział limfocytów w ogólnej liczbie leukocytów rośnie zimą, podczas gdy ich absolutna liczba maleje. Jest to wynik zmniejszania się ogólnej liczby leukocytów, która stanowi podstawę do obliczania wartości absolutnych. Latem podobnie, podczas gdy procentowa ilość limfocytów maleje, ich liczba absolutna rośnie, ponieważ wzrasta

ogólna liczba białych krwinek. Procentowa natomiast ilość neutrofilów zimą maleje, a rośnie latem, podobnie jak ogólna liczba leukocytów w 1 mm^3 krwi. Dlatego zmiany absolutnej liczby neutrofilów przebiegają tak samo i kierunek tych zmian wyrażony jest bardzo mocno. W wyniku tych wszystkich współzależności stosunek L/N rośnie jesienią i zimą, a latem maleje.

Przeprowadzone eksperymenty, w których badano wpływ światła i temperatury na obraz krwi *C. glareolus* [13], są potwierdzeniem zmian obserwowanych w warunkach terenowych. Zwierzęta przebywające w ciągu 2,5 miesiąca w temperaturze 0°C i w krótkim dniu (6 godz.) miały najniższą liczbę leukocytów w 1 mm^3 krwi, największy procent limfocytów, a najniższą ich liczbę absolutną. Odpowiednio procent neutrofilów we krwi tej grupy zwierząt był najmniejszy, podobnie jak ich liczba absolutna. Zwierzęta przebywające w tym samym czasie w temperaturze 22°C i w warunkach długiego dnia (18 godz.) miały najwyższą liczbę leukocytów we krwi, najniższy procent limfocytów, a najwyższą ich liczbę absolutną oraz najwyższy procent i liczbę absolutną neutrofilów. Grupę zwierząt przebywających w temperaturze 22°C i w krótkim dniu (6 godz.) charakteryzują pośrednie wartości badanych wskaźników. Sugeruje to, że nie można mówić o decydującym wpływie temperatury czy światła na sezonową zmienność leukocytów we krwi. Należałoby uznać raczej jednoczesny wpływ obu tych czynników.

Šilova [23] obserwowała u myszy leśnej — *Apodemus flavocollis* (Melchior, 1834) latem minimum, a zimą wzrost liczby leukocytów we krwi. Obraz zmian sezonowych układa się więc u tego gatunku odwrotnie w porównaniu z nornicą.

Wzrost wartości wskaźnika L/N u nornicy zimą sugerowałby dominowanie troficznej funkcji nad obronną. Nie znaczy to jednak wcale, że funkcja limfocytów wówczas jest intensywniejsza niż latem, ponieważ ich liczba bezwzględna w 1 mm^3 krwi zimą maleje. Taki przebieg zmienności wydaje się uzasadniony, jeżeli weźmiemy pod uwagę mniejsze narażenie organizmu na infekcje zimą niż latem.

Jeżeli zimowy wzrost liczby leukocytów u *A. flavicollis* spowodowany jest wzrostem liczby limfocytów, wówczas można by uznać wielkość zimowego zapotrzebowania pokarmowego, charakterystyczną dla gatunku, za czynnik określający różnice w przebiegu zmian białokrwinkowego obrazu krwi tych zwierząt. Zbyt mała ilość faktów nie pozwala jednak na ogólniejsze wnioski.

Systematyczne badania porównawcze, z uwzględnieniem różnych form zmienności białokrwinkowego obrazu krwi gryzoni, przyniosłyby niewątpliwie wyniki interesujące zarówno fizjologów, hematologów, jak i ekologów.

LITERATURA

- [1] Balbierz H., Cogiel F., Nikolaiczuk M. — *Niektóre wskaźniki hematologiczne u nuttii*, Zesz. nauk. WSR Wrocław, Wet., 11, 237, 1962.
- [2] Bilbey D. L., Nicol T. — *Normal blood picture of the guinea pig*, Nature, 176, 1218, 1955.
- [3] Block M. — *The blood forming tissues and blood of the newborn opossum (Didelphys virginiana). I. Normal development through about the one hundredth day of life*, Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch., 37, 237, 1964.

- [4] Boegler F. — Die Bedeutung der morphologischen Blutbildauswertung bei Laboratoriumstiere und das normale Morphohämogram der Ratte, Z. Versuchstierk., 3, 136, 1963.
- [5] Emel'janov A. N. Izučenie morfologičeskogo sostava i soderžanija gemoglobina v periferičeskoj krovi u koz v svjazi s vozrastom, Tr. Saratovsk. zoovet. In — ta, 6, 164, 1959.
- [6] Ferrara B. — Hämatologische Studien an der Nutria (*Myocastor coypus*) in bezug auf das Geschlecht und an 2 Varietäten. Mitt. I: Das Blut an der Peripherie, Zoot. Vet., 6, 157, 1951.
- [7] Fischer H. — Die Reaktion des peripheren Blutes nach einzeitiger Ganzkörperbestrahlung neugeborner Mäuse, Radiobiol. — Radiotherap., 1, 139, 1960.
- [8] Halberg F., Hamerston O., Bittner J. J. — Sex difference in eosinophil counts in tail blood of mature B₁ mice. Science, 125, 73, 1957.
- [9] Hankins R. M. — Values of some constituents of the blood of the normal cotton rat, *Sigmodon hispidus texianus*, J. exp. Zool., 118, 437, 1951.
- [10] Kostelecka-Myrcha A., Myrcha A. — Studies on blood leukocytes of some Microtidae under laboratory conditions, Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 14, 351, 1966.
- [11] Kostelecka-Myrcha A., Myrcha A. — Studies on the blood leukocytes in the postnatal development of *Pitymys subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1835) (Mammalia, Microtidae), Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 14, 419, 1966.
- [12] Kostelecka-Myrcha A., Myrcha A. — Seasonal variability of the leukocyte count in the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1870), Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 15, 669, 1967.
- [13] Kostelecka-Myrcha A., Myrcha A. — Variability of the leukocyte count in the blood of bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1870) under laboratory conditions, Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 15, 675, 1967.
- [14] Lieb J. R., Wilber C. G. — Some hematological studies on the Alaskan ground squirrel, Trans. Amer. micr. Soc., 73, 412, 1954.
- [15] Lüers T., Lüers H. — Vergleichende Untersuchungen der Geschlechtsdiagnose aus den neutrophilen Leukocyten bei einigen Laboratoriumsnagern, Zool. Anz., 160, 248, 1958.
- [16] Nikitin V. N., Skorobogatova A. M. — Obščie zakonomernosti vozrastnyh izmenenij leukocitarnoj kartiny krovi vyssih pozvonočnyh, Žurn. Obšč. Biol., 12, 4, 1951.
- [17] Pujman V., Prokopova S., Reichlova R. — Remarks to the blood picture of mice, Věstn. Českoslov. Zool. Spol., 18, 289, 1954.
- [18] Pujman V., Prokopova S., Reichlova R. — Krevni obraz krysy, Acta Soc. Zool. Bohemoslov., 19, 175, 1955.
- [19] Rosa de, R. — Dati morfologici e biochimici sul sangue del ratto albino, Boll. Zool., 14, 53, 1943—1947.
- [20] Salganskaja L. O. — Pro morfologiju krovi ondatry, Dop. AN URSSR, 6, 809, 1962.
- [21] Simonds I. P. — The blood of normal mice, Anat. Rec., 30, 99, 1925.
- [22] Stewart M. O., Florio L., Mugrage E. R. — Hematological findings in the golden hamster (*Cricetus auratus*), J. exper. Med., 80, 189, 1944.
- [23] Šilova T. I. — Sezonnnye izmenenija sostava beloju krovi u grizunov. Želtogorlaja myš (*Apodemus flavicollis* Melch.), Dokl. AN SSSR, 65, 551, 1949.
- [24] Weidemann H. — Das normale Blutbild beim Sumpfbiber, ermittelt an 250 Tieren, Vet. — med Diss., 1956.

NAPOLEON WOLAŃSKI

WSPÓLZALEŻNOŚCI I WSPÓLDZIAŁANIE MIĘDZY CZYNNIKAMI GENETYCZNYMI I EKOLOGICZNYMI W PROCESIE ROZWOJU ONTOGENETYCZNEGO CZŁOWIEKA*

1. UWAGI WSTĘPNE

Uwarunkowania rozwoju ontogenetycznego przedstawiane są zazwyczaj w zbyt uproszczonej postaci. Mówi się o wpływie genów z jednej strony, a czynników środowiska zewnętrznego z drugiej. Istnieją nawet nieuzasadnione próby szacowania procentowego udziału tych dwóch grup czynników w rozwoju poszczególnych cech (choć uzasadnione jest rozpatrywanie ich udziału w zróżnicowaniu cech).

Po pierwsze idzie tu jednak nie tylko o współzależność, lecz także o współdziałanie między czynnikami genetycznymi a ekologicznymi. Po drugie istota rzeczy polega na aktywnej roli integrującej środowiska wewnętrznego organizmu. Można powiedzieć, że środowisko to charakteryzuje się pewną homeostazą (w aspekcie rozwoju homeorezą) określaną tak drogą determinantów genetycznych jak i czynników niegenetycznych oraz nawyków metabolicznych ustabilizowanych na drodze swoistej każdego osobnikowi historii jego dotychczasowego rozwoju (Wolański 1966).

Trzeba przy tym zdawać sobie sprawę z faktu, że w zależności od środowiska wewnętrznego, elementy środowiska zewnętrznego tylko w części stają się czynnikami ekologicznymi (to jest rzeczywiście wpływają na ukierunkowanie rozwoju organizmu). Liczba tych czynników ekologicznych w tym samym środowisku zewnętrznym może być różna, i to w części niezależnie od samego środowiska zewnętrznego, a odpowiednio do potrzeb i wrażliwości organizmu (środowiska wewnętrznego). Może ona być inna co do liczby i zestawu tak dla poszczególnych organizmów, jak i odmienna na poszczególnych etapach rozwoju tego samego organizmu.

Regulacja metabolizmu środowiska wewnętrznego ma jak się wydaje co najmniej dwa tory: jeden z nich jest realizowany w formie powielania, zgodnie z kodem genetycznym (DNA-RNA-enzymy), dotyczy on jakości zjawiska; drugi jest realizowany drogą poprzez matczyną regulację (maternal regulation of intrauterine life), a następnie poprzez typ żywienia i ten określa w znacznym stopniu natężenie i poziom procesów, a więc przede wszystkim dotyczy ilości. Powyższe ujęcie dość schema-

* Referat opracowany na zaproszenie sympozjum „Anthropological Aspects in Human Growth” w czasie 8 Międzynarodowego Kongresu Nauk Antropologicznych i Etnologicznych, wrzesień 1968, Tokyo, Japonia. Badania dotowane przez Narodowe Instytuty Zdrowia (supported in part by research grant No 467, 710 U. S. Public Health Service, N.I.H., Institute of Child Health and Human Development, Bethesda, Maryland USA).

Badania wykonane w ramach International Biological Programme, Human Adaptability Project (Convener: Dr. J. S. Weiner). — Poland/Ha/6.

tyczne i w znacznej części hipotetyczne, postaramy się w poniższych wywodach naświetlić krytycznie od strony znanych faktów, zyskuje ono bowiem coraz więcej uznania.

Pierwszy z wymienionych torów jest ściśle genetyczny. Tor drugi ma charakter niegenetycznego „oddziedziczania” (w części matczynego regulatora), w części żywieniowej jest w zasadzie torem ekologicznym. Jednak być może, że wybiórczość pokarmów (na co ma się apetyt), która zależy od właściwości smakowych osobnika, jest prawdopodobnie zdeterminowana genetycznie — co wiąże się z pojęciem konstytucji.

Istnieją jednak, i to jak się wydaje nie tylko w okresie rozwoju embrionalnego, poza drogami biochemicznymi, pewne mechanizmy biofizyczne wpływające na szybkość procesów metabolicznych, stymulujących je (między innymi chodzi o pewne układy pola w sensie fizycznym).

Na nieznaną w znacznym stopniu drodze formuje się wrażliwość tkankowa na czynniki zewnętrzne, szczególnie jeśli idzie: (a) o bariery odpornościowe, (b) wrażliwość na czynniki chemiczne (w tym farmakologiczne), (c) reaktywność układu nerwowego (poprzez „wielkość” odbioru i przewodzenia bodźców z receptorów oraz sposób i siłę reakcji na nie — w tym uwarunkowanie czynności tworzenia siatekowanego) wraz z chemicznym ogniwem jakim jest aktywność hormonalna.

Wobec znacznej zmienności organizmów uwarunkowanej zjawiskami rekombinacji i crossing-over w zasadzie powinna istnieć niemal taka liczba możliwych torów rozwoju, ile kiedykolwiek istniało organizmów żywych. W rzeczywistości jednak istnieje ich ograniczona liczba, co zapewne uwarunkowane jest granicami tolerancji materii ożywionej właściwej dla danego gatunku i pewną koncentracją osiągnięć selekcyjonowanych na drodze filogenezy.

Teoretyczne ujęcie tego zagadnienia z punktu widzenia antropologii przedstawiono w 1959 r. (Wolański), a z punktu widzenia genetyki uzasadnił je Waddington (1962) ujmując zjawisko to terminem „canalization”, co naszym zdaniem można oddać nazwą limitowanego ukierunkowania rozwoju. Zdaje się tu działać pewien mechanizm sprzężeń zwrotnych, kompensujący wpływy środowiskowe na drodze homeorezy metabolizmu, adekwatnej do właściwości genetycznych osobnika. Prosty przykładem może być fakt ujemnej korelacji między stanem rozwoju noworodka a dynamiką rozwoju niemowlęcia w pierwszym roku życia (Wolański i Chrzastek-Spruch 1969).

Poniżej, na kilku przykładach, stosunkowo mało poznanych, postaramy się naświetlić zagadnienie współdziałania czynników genetycznych i ekologicznych. Motywem przewodnim tych rozważań jest przypuszczenie (wbrew dość powszechnemu pogładowi, jakoby polepszające się warunki bytowe i inne ekologiczne warunki przybliżały organizm do bardziej optymalnego rozwoju jego potencjalnych właściwości), że obok stałego systemu kodowania, działalność genów przejawia się inaczej w każdych warunkach środowiskowych. Nie może być więc mowy o tym, aby istniały jakiegokolwiek czynniki, w których geny uzyskałyby swoją maksymalną, czy bezwzględnie optymalną ekspresję w postaci konkretnego rozwoju cech nimi zdeterminowanych. Po prostu w każdych warunkach środowiska zewnętrznego geny działają inaczej, i ujmować to w subiektywną ocenę „lepiej” bądź „gorzej” — po prostu nie można. Rzeczywiście powiększanie się wysokości ciała dzieci w kolejnych pokoleniach jest miernikiem polepszającej się sytuacji ekonomicznej i kulturalnej — jed-

nak bynajmniej z tego nie wynika, że wysoki wzrost ma korzystne znaczenie dla przyszłości naszego gatunku. Przykładów tego typu jest wiele (Wolański 1967).

Rozpatrzone poniżej przykłady mogą mieć znaczenie dla przyszłych badań. Stąd w szeregu przypadków wypowiedziane poglądy będą mieć charakter hipotez roboczych, które mogą stymulować dyskusję i przyszłe badania.

II. NIEKTÓRE CZYNNIKI MATCZYNE

Nie będziemy tu rozważać zagadnienia nieodpowiedniości właściwości w układzie matka-dziecko, co jest zjawiskiem bardziej znanym (np. czynnik Rh). Chcemy mówić głównie o roli nieprzekazanego zestawu połowy genów ze strony matki oraz o roli tzw. regulatora matczynego.

W wielu badaniach na zwierzętach i człowieku (w tym szeregu naszych: Charzewska i Wolański 1964, Jarosz i Wolański 1967, Wolański i Charzewska 1967 a, b, Kowalska i Charzewska 1967, Wolański i Chrząstek-Spruch 1969) stwierdzono znacznie silniejsze skorelowanie fenotypowej ekspresji cech u dzieci względem analogicznych cech matki, aniżeli ojca (tabela I). Przyczyny tego zjawiska mogą być co najmniej trzy. Matka może wywierać wpływ na rozwój swego potomka w okresie prenatalnym poprzez:

- 1) całościowy wpływ genotypu matki w sensie genetycznie zdeterminowanych właściwości konstytucjonalnych jej organizmu,
- 2) wpływ nieprzekazanego dziecku zestawu genów (szczególnie allelicznych), które są właściwe matce, lecz nie dziecku,
- 3) wpływ metabolizmu właściwego dla organizmu danej matki.

Pierwszy i drugi czynnik jest z pogranicza wpływów genetycznych i środowiskowych, które można by nazwać paragenetycznymi wobec faktu, że oddziałując w okresie rozwoju śródmacicznego na płód, są one pochodnymi genetycznych właściwości organizmu matki, z którymi płód jest nierozłącznie związany. Czynnik trzeci ma charakter niegenetycznej „odziedziczalności”, bowiem chodzi tu o pewien przymus wywierany przez organizm matki na „nawyki” metaboliczne płodu, który jest przekazywany z pokolenia na pokolenie jedynie po linii matki i zwany regulatorem matczynym (Ounsted i Ounsted 1966).

Mechanizm tych uwarunkowań nie jest dotychczas jasny. Prawdopodobnie w czasie rozwoju śródmacicznego płód jest pod wpływem charakteru, poziomu i intensywności biochemicznych procesów środowiska wewnętrznego matki. Oczywiście wpływy te są limitowane stopniem przepuszczalności bariery łożyska. Tym samym płód rozwija się nie tylko adekwatnie do własnego genotypu, lecz i właściwości genetycznych i niegenetycznych matki — co jest dla dziecka tylko w części środowiskiem zewnętrznym w okresie rozwoju śródmacicznego. Według Penrose (1961) tylko w 16% zróżnicowanie ciężaru urodzeniowego dziecka zależy od jego własnego genotypu, według naszych badań fak na długość jak i ciężar ciała (tabela I — Wolański i Chrząstek-Spruch 1969) urodzeniowy oraz dynamikę rozwoju niemowlęcia własny genotyp wydaje się mieć jeszcze mały wpływ (o czym świadczą niskie współczynniki korelacji z cechami rodziców). Współczynniki te już wówczas u noworodka są większe dla matki, aniżeli dla ojca — co świadczy o roli organizmu matki w sterowaniu rozwojem. Poza wskazaną już drogą wpływu metabolicz-

nego (maternal regulator), ma tu zapewne wpływ także: (a) typ żywienia matki w czasie ciąży, (b) tryb jej życia w czasie ciąży (ruch, przeżycia psychiczne, używki, itp.), (c) wiek matki (o czym będzie dalej mowa), i być może jeszcze pewne niezidentyfikowane współcześnie czynniki. Efekt ten może być w pewnym stopniu przedłużony na czas życia postnatalnego, w związku z karmieniem piersią, gdzie ma miejsce dalsze przekazywanie pewnych właściwości matki drogą pokarmu (szczególnie wpływy hormonalne).

Zatrzymajmy się jednak na dalszym mechanizmie, który nazwałem paragenetycznym. Znane są fakty poronień, martwych urodzeń i zgonów okołoporodowych w wyniku niezgodności matka-płód. Wiadome jest także, że matki które są homozygotyczne pod względem niekorzystnych genów mają mniejsze szanse utrzymania ciąży (Tanaka i inni 1967).

W naszych rozważaniach mamy jednak na uwadze fakt, że w wyniku podziału meiotycznego dziecko otrzymuje tylko połowę genów ze strony ojca i połowę ze strony matki. Druga połowa tych genów, które są właściwe dla genotypu matki nie zostaje przekazana dziecku. Następują w wyniku tego dwa istotne zjawiska. Zestaw genów właściwych dla genotypu matki jako całość ma swą określoną specyfikę działania. Zestaw genów, który otrzymało dziecko (wobec segregacji i rekombinacji materiału genetycznego ze strony ojca i matki) jest inny i może mieć inną jakościowo specyfikę działania. Mogą tu bowiem występować nowe układy nawet w obrębie tego samego pojedynczego chromosomu. W wyniku tego może mieć miejsce pewna nieadekwatność a co najmniej odmiennność właściwości genotypu matki i jej płodu. Pomijamy tu już ewentualny wpływ genów zmutowanych, które nie są właściwe dla organizmu matki, a które mogą być właściwe dziecku.

Istnieje jednak i druga strona zagadnienia. Matka w pewnych parach genów może mieć układy homologiczne, w innych heterogeniczne (alleliczne). Ponieważ zwykle każde locus w danym gatunku posiada kilka możliwych alleli (polimorfizm), można przyjąć że więcej niż połowa analogicznych par genów może być różna (heterogeniczna). Jeśli liczbę genów przyjąć jako 2 komplety po 10 000 — to okaże się, że liczba owych pojedynczych właściwości różniących, może być bardzo duża, a komplikuje to jeszcze fakt współdziałania genów. Tak więc pewne cechy mogą rozwijać się nie tylko na drodze dziedziczenia cytoplazmatycznego, lecz także wpływu organizmu matki w okresie rozwoju śródmacicznego, o ile tylko wpływy te pokonują barierę łożyska.

Mogą tu zachodzić jeszcze dodatkowe komplikacje. Mianowicie pewne właściwości genotypu matki, poprzez właściwości jej organizmu mogą „znosić” bądź modyfikować wpływ zestawu genów otrzymanych ze strony ojca. Jest to jednak jak dotychczas jedynie teoretyczne przypuszczenie. Analogicznie można przypuszczać, że pewne właściwości mogą zostać spotęgowane u płodu, wobec faktu, że są one właściwe dla genotypu matki.

Oczywiście to wszystko może właśnie tłumaczyć fakt, że dziecko jak wynika to z tabeli I jest w szeregu cechach 2—3-krotnie bardziej podobne do matki, aniżeli do ojca. Może to wynikać z prostego rachunku, że obok równoważnych wpływów genów matki i ojca, które otrzymało dziecko, zaznacza się jeszcze wpływ paragenetyczny i niegenetyczny organizmu matki.

Oczywiście przedstawione tu rozważania są w znacznym stopniu spe-

Tabela I

Współzależności (korelacje stochastyczne = χ^2 i proste = r) między rodzicami i ich potomstwem
odnośnie do różnych cech (Charzewska i Wolański 1964, Jarosz i Wolański 1967, Wolański i Cha-
rzewska 1967, Wolański i Chrzęstek-Spruch 1969, Wolański 1969)

* związki istotne statystycznie na poziomie $P < 0,05$
 ** „ „ „ „ „ „ $P < 0,01$
 *** „ „ „ „ „ „ $P < 0,001$

kulacyjne i niekompletne. Chodziło nam jednak o przekazanie możliwych sposobów interpretacji zjawiska. Zagadnienie komplikuje przecież dominacja pewnych genów, niepełna penetracja, mutacje, przepuszczalność bariery łożyska — nie wspominając już o wpływach środowiska zewnętrznego na organizm matki w czasie trwania ciąży, a nawet w okresie produkcji gamet tak przez ojca jak i matkę. Rozdzielenie wpływów genetycznych i ekologicznych jest w omówionym przykładzie tak trudne, że posunięto się tu do używania terminów „non-genetic”, mimo że nie oznacza to zdecydowanie czynników ekologicznych (zewnętrznych), a z drugiej strony zaproponowaliśmy używanie terminu „para-genetyczne”, zdając sobie sprawę, że czynniki te nie są genetycznymi.

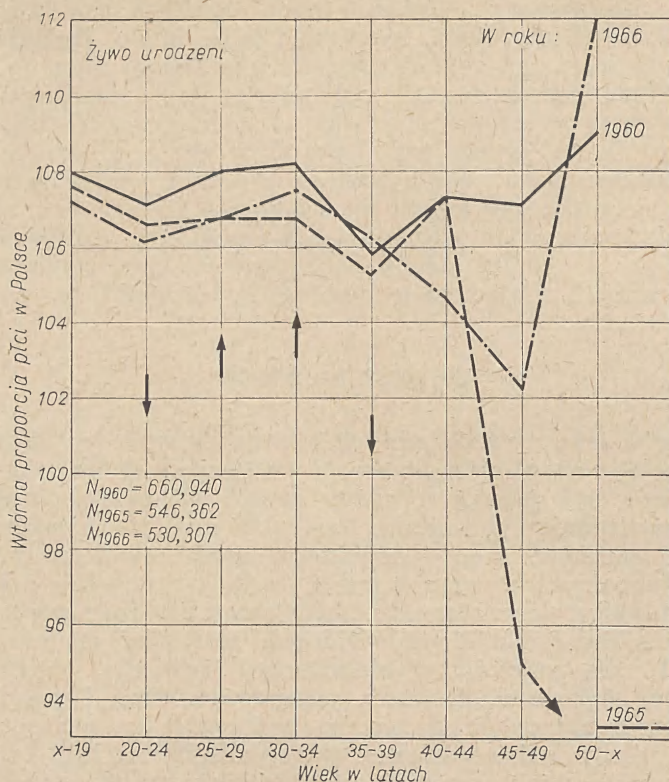
III. WIEK RODZICÓW

Wiek matki jako czynnik wpływający na formowanie się zmienności (zróżnicowania) ciężaru ciała noworodków Penrose szacuje na 1%. Wiek rodziców może być jednak w różny sposób rozumiany, mogą to być wpływy bezpośrednie i pośrednie. Należy tu mieć na uwadze: (a) biologiczną rolę rodziców, jako producentów gamet (wartość protoplazmy i niechromosomalnych struktur gamet), (b) biologiczną rolę matki w sensie jej środowiska wewnętrznego, (c) biologiczną rolę wieku rodziców jako producentów dokładnie powielonych zestawów genów (niezmutowanych), (d) rolę rodziców w biologicznej (żywienie, higiena osobista i środowiska, aktywność fizyczna, odpoczynek, itp.) i psychologicznej oraz społecznej opiece (wychowania, wykształcenie, czynniki emocjonalne, interrelacje rodzice-dziecko, warunki bytowe, itp.) oraz (e) rolę innych czynników, jak wzrastające z wiekiem oczekiwanie i przygotowanie do opieki nad dzieckiem itp.

Niektóre z wymienionych czynników są bardzo ściśle związane z innymi, i zazwyczaj nie jest możliwa ich oddzielna analiza. Jednakże we współczesnych badaniach zdołano ustalić pewne rodzaje powiązań, które poniżej wymienimy.

Jak wiadomo, wraz z wiekiem matki wzrasta także liczba rodzonych wieloraczków (Kang 1961, Wolański 1968, i inni). Wraz z wiekiem matki wzrasta także liczba wad wrodzonych u noworodków np. mongolizmu, wad serca, anencephalus, i innych (Murphy 1947, MacMahon i McKeown 1953, Milham i Gittelson 1965, i inni). Jeśli matka ma mniej niż 19 lat, lub 25—34, rodzi wówczas nieco więcej chłopców (wtórna proporcja płci = 107—108). Najniższa proporcja płci występuje gdy matka jest w wieku 35—39 lat (105—106 chłopców na 100 dziewcząt) i 20—24 (106—107) — rys. 1). Najniższy wskaźnik umieralności niemowląt występuje gdy matki są w wieku 26—35 lat. Według danych kanadyjskich najniższa umieralność niemowląt dla urodzonych od 1—3 u danej matki występuje w wieku 25—29 lat (1,99 na 10 000 żywo urodzonych, podczas gdy 2,92 u matek w wieku do 19 lat, i 3,26 gdy matki są w wieku 45—49 lat w chwili urodzenia danego dziecka — Newcombe 1965). W Korei wskaźnik ten wynosi 2,96 na 10 000 żywo urodzonych w wieku matki 26—35 lat, podczas gdy 3,25 u młodszych matek, a 6,85 u matek starszych (Kang 1961).

Wydaje się także istnieć pewien optymalny wiek rodziców, w którym urodzone dzieci są wyższe i cięższe w wieku 4—14, aniżeli ich rówieśnicy



Rys. 1. Wtórna (przy urodzeniu) proporcja płci niemowląt żywo urodzonych w odniesieniu do wieku matki w chwili urodzenia dziecka, w Polsce. Proporcja płci wyraża liczbę chłopców na 100 dziewcząt

urodzeni z rodziców w innym wieku (Charzewska i Wolański 1964), wcześniej wyrzynają się im stałe zęby (Stołyhwo 1964) i wcześniej dojrzewają płciowo (według wieku wystąpienia menarche — Stołyhwo 1955, Kowalska 1968). W polskich miastach ten optymalny wiek wynosi 25—32 lat u matek i 30—35 lat u ojców, oraz dzieje się tak wówczas gdy ojciec jest o 3 lub więcej lat starszy od matki.

Jak też wiadomo, gdy matki są 2 do 11 lat starsze od swych mężów w rodzinach takich rodzi się przeciętnie więcej synów, aniżeli córek (Stachowiak 1956, Charzewska i Wolański 1964).

Prawdopodobnie najbardziej istotnym problemem dalszych badań w tym kierunku jest ustalenie stosunku wieku rodziców i biologicznej wartości produkowanych przez nich gamet. I to zagadnienie dotyczy jednak współdziałania czynnika genetycznego i środowiskowego i istnieją tu podzielone zdania co do faktu, do której grupy omawiane zjawisko należy włączyć. Naszym zdaniem chodzi tu o przejawianie się akcji genów w zależności od zmieniającego się środowiska wewnętrznego organizmu matki, lecz pewną raczej genetyczną rolę (wobec śladowych ilości cytoplazmy w plemniku) odgrywa także ojciec.

IV. EFEKT HETEROZJI

Odległość między miejscami urodzenia ojca i matki może być pośrednią miarą stopnia spokrewnienia. Wraz ze wzrostem tej odległości wzrasta szansa poważniejszych różnic genetycznych. To znaczy różnice między pulami genowymi i czynnikami ekologicznymi wzrastają gdy dane populacje żyją w bardziej od siebie oddalonych terenach. Prawdopodobieństwo więc, że para małżonków wywodzących się z bardziej oddalonych populacji, będzie bardziej różna pod względem biologicznym, jest duże. Wynika to zarówno z możliwości różnic fizjologicznych, jak i prawdopodobnej większej i dłuższej trwającej separacji tych populacji między sobą — gdy są bardziej oddalone tereny przez nich zamieszkiwane.

Jako potwierdzenie tego faktu służyć może ujemna korelacja między wskaźnikiem umieralności niemowląt z powodu wrodzonych wad uwarunkowanych semiletalnymi genami a wskaźnikami migracji (tablica II).

Tabela II

Współczynniki korelacji (r) między wskaźnikiem zgonów niemowląt z powodu wad wrodzonych (numery międzynarodowej klasyfikacji chorób: 750—759) w Polsce w latach 1962 i 1964, a wskaźnikami migracji w latach 1950—1960 w Polsce (Wolański 1968). Znalezione także korelacje istotne między wskaźnikami imigracji i emigracji, co tłumaczy związki zgonów z emigracjami (genetycznie uzasadnione ze wskaźnikami imigracji)

Zgony w roku	Imigracja	Emigracja
1962	$r = -0,1826^{**}$	$r = -0,1207^{**}$
1964	$r = -0,2728^{**}$	$r = -0,4225^{**}$

****** Współczynniki korelacji istotne na poziomie $P < 0,01$

W badaniach naszych zaobserwowaliśmy, że wysokość ciała, wskaźnik wagowo-wzrostowy (Queteleta) oraz obwód klatki piersiowej wzrasta u potomstwa obu płci w wieku 4, 8 i 16 lat, wraz ze wzrostem odległości między miejscami urodzenia ojca i matki (tabela III), co potwierdzają obliczone współczynniki korelacji (Wolański, Jarosz i Pyżuk 1968).

Nie zaobserwowano kierunkowych zmian wysokości ciała lub wieku rodziców w kolejnych kohortach (uformowanych na zasadzie wzrastającej odległości między miejscami urodzenia ojca i matki). To sugeruje, że obserwowane zjawisko nie jest zależne na drodze prostego dziedzicznego uwarunkowania wysokości ciała, ani poprzez wiek rodziców. Nie znaleziono także kierunkowych zmian w czynnikach społeczno-ekonomicznych między kolejnymi kohortami. A więc obserwowane zjawisko nie możemy przypisywać społecznym lub ekologicznym czynnikom. Musimy także wykluczyć ewentualne różnice spowodowane wiekiem potomstwa w poszczególnych kohortach, bowiem ściśle ograniczyliśmy wiek badanych (np. 4 letni to tacy tylko, którzy mają 4 lata w chwili badania lub ukończyli je do miesiąca przed lub po okresie gdy prowadzono badania).

Powyższe rozważania doprowadziły nas do wniosku, że jedynym spo-

Tabela III

Współczynniki korelacji prostej (r) dla tabel czteropolowych między odległościami miejsc urodzenia ojca i matki, a niektórymi cechami ich dzieci oraz właściwościami samych rodziców. W rubryce „P” oznaczono istotne korelacje dodatnie (+), i ujemne (—) na poziomie istotności co najmniej $P = 0,05$ oraz brak istotnych korelacji (○). Dystans między miejscami urodzenia podzielono na dwie klasy: mały i duży (po 50% częstości).

Cechy	4 lata				8 lat				16 lat			
	chłopcy		dziewczęta		chłopcy		dziewczęta		chłopcy		dziewczęta	
	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
Właściwości dzieci:												
wysokość ciała	0,1450	+	0,7647	+	0,7810	+	0,6917	+	0,0898	○	0,4225	+
obwód klatki piersiowej	0,1436	+	0,7647	+	0,7810	+	0,7501	+	0,0487	○	0,3042	+
wskaźnik Queteleta	0,1425	+	0,1649	+	0,7568	+	0,4351	+	0,3011	+	—0,0106	○
obwód głowy	0,1403	○	0,4993	+	—0,1658	—	0,3820	+	—0,0898	○	—0,3686	—
wskaźnik szer. dług. głowy	0,1385	○	—0,7508	—	—0,0938	○	0,4351	+	—0,0897	○	—0,4907	—
Właściwości rodziców:												
wysokość ciała ojca	—0,1192	○	0,3746	+	—0,1406	—	—0,2697	—	—0,0896	○	—0,0109	○
wysokość ciała matki	—0,0567	○	0,7883	+	0,0939	○	0,0773	○	—0,1672	—	0,4285	+
wiek ojca	0,5888	+	0,0995	○	—0,1919	—	—0,0998	○	0,1672	+	0,0987	○
wiek matki	0,0803	○	0,0989	○	—0,1671	—	0,1048	+	—0,0489	○	—0,8270	—
różnica wieku między rodzicami	—0,0808	○	—0,2086	—	—0,1919	—	0,0754	○	0,5777	+	0,1072	○

śród znanych czynników, który mógłby wywołać omawiany efekt, jest zjawisko heterozji występujące zarówno na bazie genetycznych jak i fizjologicznych różnic między parą rodziców danego dziecka.

Nie zaobserwowaliśmy natomiast efektu heterozji w tych samych rodzinach, jeśli idzie o wskaźnik szerokościowo-długościowy głowy, ani obwód głowy. Obwód głowy w chwili urodzenia wynosi około 62% wielkości, która jest właściwa dla osoby dorosłej. Ten sam procent dla ciężaru ciała wynosi 6, dla wysokości ciała 34 i dla obwodu klatki piersiowej 41%. Jak wiadomo, u noworodków, a także u niemowląt w ciągu pierwszych miesięcy życia nie zaobserwowano efektu heterozji (Morton 1958, Schull 1962, Schork 1964). Efekt ten był natomiast obserwowany u dorosłych (Hulse 1957, Schreider 1967).

Z tego wynika, że efekt heterozji jest manifestowany głównie poprzez zdeterminowanie przyspieszenia tempa rozwoju w okresie postnatalnym. Być może, że jest to związane z uwarunkowaniem odmiennej wrażliwości organizmów heterogenicznych na czynniki środowiska zewnętrznego w czasie rozwoju postnatalnego.

Dodajmy, że u dziewcząt kubańskich zaobserwowano, że wystąpienie menarche u przedstawicielek odmiany białej miało miejsce w wieku 12,4 r., u murzynek w wieku 12,3 r. i u mulatek w wieku 12,6 r. (Łaska-Mierzejewska 1965). Według naszej opinii świadczy to, że heterogeniczne mulatki są w tym samym wieku kalendarzowym fizjologicznie młodsze. Teza ta znajduje potwierdzenie w badaniach nad zwierzętami (Kołątaj 1963). Jak wiadomo mieszańce między dwiema liniami zimbredowanymi żyją dłużej, aniżeli ich rodzice (Meynard-Smith 1959). McDaniel i Sarkissian (1966) znaleźli, że u roślin metabolizm mitochondriów jest pod wpływem heterozji.

Wszystkie powyższe obserwacje wskazują na pewne możliwości dalszych badań, szczególnie jeśli idzie o wyjaśnienie współdziałania genetycznego mechanizmu obserwowanego zjawiska (wysuwane są hipotezy epistazy, naddominacji, zazębiana się dominacji itp.) oraz czynników ekologicznych w ujawnieniu się „bujania cech” i zwiększonego wigoru mieszańców.

V. KOLEJNOŚĆ CIĄŻY (URODZENIA)

Innym czynnikiem, który jest często badany, lecz tylko w niewielkim stopniu poznany, jest czynnik kolejności urodzenia (liczby uprzednich ciąży u danej matki). Bardziej istotne wyniki badań sprowadzają się do następujących wyników.

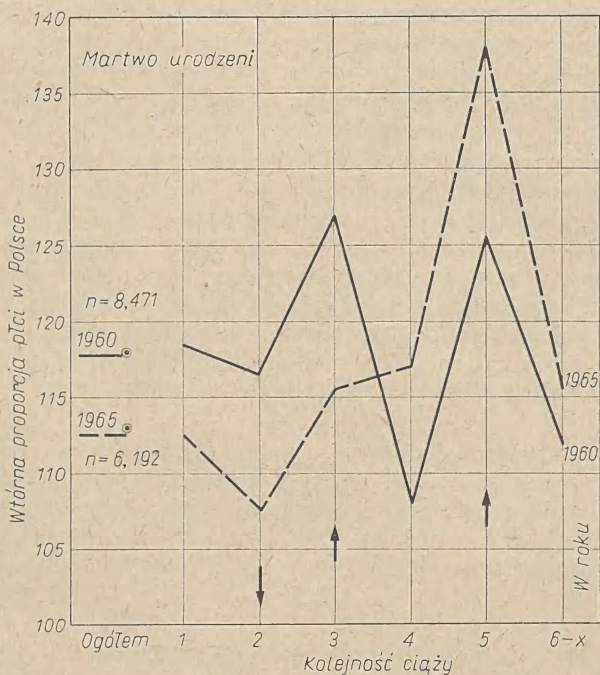
Różnice związane z kolejnością ciąży są widoczne już u noworodków. Ciężar urodzeniowy wzrasta u matek w wieku 25 i więcej lat wraz z kolejnymi porodami (Roberts i Tanner 1963, Wolański i Chrzastek-Spruch 1968), jednakże nie daje się to zauważyć u matek w wieku 15—24 lat (Shapiro i Unger 1965). Znalezione także różnice w dynamice rozwoju długości i ciężaru ciała u niemowląt a kolejnością urodzenia (Wolański i Chrzastek-Spruch 1969). Zjawisko to jest obserwowane nie tylko u niemowląt, lecz także u dorosłych (Schreider 1967).

Procent żywo urodzonych noworodków o wadze mniejszej niż 2500 g w kolejnych porodach u danej matki w wieku 15—25 lat wzrasta, jednak u matek w wieku 25—44 lat procent żywo urodzonych maleje od dzieci pierwotnych do pochodzących z drugiej ciąży i nie wykazuje zmian

u noworodków w dalszych ciąży (Loeb 1965). Procent żywo urodzonych niemowląt o wadze do 2500 g wzrasta u pierwotnych dzieci wraz z wiekiem matki, lecz maleje z wiekiem matki jeśli dotyczy to dzieci z drugich i dalszych porodów (Loeb 1965).

Pewne możliwości interpretacji tych zjawisk dają nam wyniki Schreidera (1967 b), który znalazł ujemną korelację między liczbą uprzednich ciąży a poziomem żelaza w surowicy krwi u ciężarnych kobiet. Taka korelacja nie występuje między poziomem żelaza a wiekiem kobiety, jeśli wykluczyć czynnik liczby uprzednich ciąży.

Istotną jest także obserwacja, że wtórna proporcja płci zmienia się wraz z kolejnymi ciążami u noworodków martwo urodzonych. Najwię-



Rys. 2. Wtórna proporcja płci u martwo urodzonych dzieci w odniesieniu do kolejności ciąży, z której pochodzą, dane dla Polski

cej zgonów chłopców obserwuje się wśród niemowląt pochodzących z 5 i 3 kolejnej ciąży u danej matki (proporcja płci = 115—138). Najniższa występuje dla porodów drugich i czwartych (proporcja = 107—117 — rys. 2 — Wolański 1968). Liczby te wykazują pewne wahania dla danych dotyczących Polski w latach 1960 i 1965.

Wskaźnik zgonów niemowląt wzrasta stale od 1,98 u pierwotnych do 3,26 na 10 000 żywo urodzonych z 6 i dalszych porodów (Newcombe 1965).

Zagadnienie to jest istotne przy interpretacji zjawiska tendencji przemian (secular trend) i liczby dzieci jakie przeciętnie występują w rodzinach w kolejnych pokoleniach. I to zagadnienie wskazuje na współdziałanie czynników genetycznych i ekologicznych.

VI. CZYNNOŚĆ GENETYCZNYCH DETERMINANTÓW W RÓŻNYCH WARUNKACH ŚRODOWISKA ZEWNĘTRZNEGO

W naszych poprzednich badaniach znaleźliśmy, że dwie populacje, które nie różnią się częstości szeregu genów (Remisz i Wolański 1965), a mianowicie miasto o względnie wysokim standardzie warunków bytowych (włączając żywienie) i ubogie wsie rolnicze — wykazuje znaczne różnice w sile związków cech między dziećmi i ich rodzicami (Charzewska i Wolański 1964). To zjawisko dotyczy korelacji wysokości ciała i wieku rodziców oraz wysokości ciała ich dzieci (tabela IV A). Można przypuszczać, że w warunkach uboższego odżywiania, jakie ma miejsce na badanych wsiach, czynnik genetycznego zdeterminowania jest silniej wyrażony, niż w warunkach lepiej żywionej populacji miejskiej.

Tabela IV

A. Współzależności (korelacje stochastyczne — χ^2) między wiekiem i wysokością ciała rodziców, a wysokością ciała ich dzieci, na badanych terenach miejskich (Warszawa) i wiejskich (Kurpie i Suwalszczyzna) (Charzewska i Wolański 1964)

Cecha rodziców	dziewczęta		chłopcy	
	miasto	wsie	miasto	wsie
Wiek matki	18,59	40,44	6,50	14,75
Wiek ojca	15,87	23,48	18,29	20,41
Wysokość ciała matki	29,13	48,73	26,76	28,94
Wysokość ciała ojca	13,63	17,83	20,44	25,14

B. Współczynniki korelacji (r) między wysokością ciała u rodziców i ich dzieci w rodzinach pochodzących ze złych (C) i dobrych (A) warunków ekonomicznych we Wrocławiu (Bielicki i Welon 1966)

Cecha rodziców	dziewczęta		chłopcy	
	grupa A	grupa C	grupa A	grupa C
Wysokość ciała matki	0,20	0,35	0,12	0,03
Wysokość ciała ojca	0,22	0,38	0,23	0,28

Dwa lata później wyniki naszych badań potwierdzili Bielicki i Welon (1966) wykazując podobną prawidłowość w stosunku do dwóch ekstremalnych grup: pochodzącej z rodzin o dobrych warunkach bytowych (A) i złych (C). Obie grupy pochodziły z tego samego miasta. W warunkach bytowych gorszych współczynniki korelacji były na ogół wyższe, aniżeli miało to miejsce w rodzinach o dobrych warunkach bytowych (tabela IV B).

Przedstawione zjawisko wymaga dalszych badań. Nasuwa się jednak przypuszczenie, że przy minimalnych dawkach żywności (lub niedożywieniu) organizm wykorzystuje pokarm bardziej ekonomicznie, i ściślej z genetycznymi predyspozycjami metabolicznymi. W warunkach lepszych występuje być może większa zmienność metabolizmu.

Inną możliwą drogą interpretacji obserwowanego zjawiska mógłby

być związek dłuższego żywienia mlekiem matki na terenach wiejskich, co przedłużałoby wpływ matki na rozwój dziecka. Jednak musimy pamiętać, że silniejsze korelacje występowały w warunkach uboższych nie tylko w relacji dzieci-matka, lecz także i dzieci-ojciec, co nakazuje odrzucić wysuniętą hipotezę.

Obserwowane zjawisko jest ważne z punktu widzenia postulowanych możliwości kierowania rozwojem dziecka (Wolański 1967). Prawdopodobnie większe możliwości kierowania rozwojem istnieć będą w warunkach lepszego żywienia i lepszych warunków bytowych. Jednak z drugiej strony oznacza to, że w takich też warunkach łatwiej jest i o niekorzystne odstępstwa od genetycznie zdeterminowanego toru rozwoju, wobec większej plastyczności organizmu. To nakazuje bardziej intensywną opiekę nad dzieckiem w warunkach właśnie ekonomicznie lepszych.

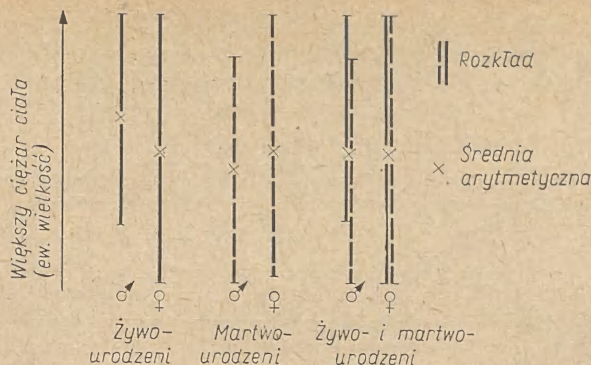
VII. PRZYCZYNY RÓŻNIC PŁCIOWYCH NIEKTÓRYCH CECH IŁOŚCIOWYCH (O CIĄGŁYM ROZKŁADZIE)

Badania nad różnicami płciowymi są zazwyczaj oparte na badaniach dorosłych lub dzieci, a jeśli są dokonywane u noworodków dotyczą one żywo urodzonych. Współczesny stan badań przedstawia Hunt (1966, str. 91) w następującej postaci: „Dziewczeta mają nieco dłuższy czas trwania rozwoju śródmacicznego, aniżeli chłopcy, lecz ważą nieco mniej w chwili urodzenia. Dziewczeta jednak wzrastają mniej na wielkość, choć są bardziej dojrzałe przed urodzeniem, aniżeli chłopcy”. Zazwyczaj sądzi się, że „...jest to wynikiem wpływu genów zawartych w chromosomie X na formowanie się zębów, kości i prawdopodobnie ciężaru ciała i niektórych sposobów odkładania się tłuszczu”.

Płody płci męskiej wzrastają intensywniej pod względem ciężaru w ostatnim trymestrze ciąży i w każdej klasie ciężaru ciała noworodki męskie charakteryzują się krótszym czasem rozwoju płodowego, są też mniej dojrzałe aniżeli noworodki żeńskie (Miller i Futrakul 1968).

Zazwyczaj interpretujemy różnice płciowe u człowieka, jako zdeterminowane genetycznie (wprost przez akcję genów chromosomu X lub Y, lub pośrednio przez genetycznie uwarunkowaną czynność hormonalną), lub ekologicznie (różny tryb życia, pracy, itp.). Znane są liczne prace wykazujące różnice płciowe w ciągu pierwszych 48 godzin życia w długości ciała, ciężarze, proporcjach, liczbie centrów kostnienia (Huizinga 1949, Phelps 1952, Vening 1954, Salber 1957, Singh i Venkatachalam 1962, 1963, Terada i Hoshi 1966, Wolański i Chrzastek-Spruch 1969), kolorze skóry (Ojikutu 1968), rozwoju motorycznym (Wolański i Zdańska-Brincken 1969), nienormalnych wzorach chromatyny płciowej (Marquez-Montero i inni 1968) itd.

Jednak jest możliwe, że pewne różnice w cechach ciągłych między przedstawicielami obu płci są spowodowane przez selekcję naturalną, której mechanizm nie jest ani typowo genetyczny, ani ekologiczny. Nasza hipoteza jest prosta. Wysuwamy przypuszczenie, że różnice płciowe w ciężarze urodzeniowym u żywo urodzonych niemowląt (które wykazują większy ciężar u chłopców), są konsekwencją wyższej umieralności przedporodowej i okołoporodowej u chłopców z niską wagą urodzeniową. Teoretyczny model tej hipotezy pokazuje rys. 3.



Rys. 3. Hipotetyczne zakresy zmienności (amplitudy wahań) i średnie arytmetyczne ciężaru ciała (ew. i wielkości) u żywo- i martwo urodzonych niemowląt

Hipotezę tę postaramy się zweryfikować na podstawie opublikowanych materiałów i specjalnie przeprowadzonych badań.

Jest rzeczą powszechnie znaną, że pierwotna proporcja płci (przy zapłodnieniu) w monogamicznych populacjach jest znacznie większa niż 100 chłopców na 100 dziewcząt (wymienia się liczby 125—135 i więcej). Wtórna proporcja płci (przy urodzeniu) jest u żywo urodzonych bliska 105—108 (105 w USA — Heuser 1967, 106—108 w Polsce — Wolański 1968, 114—117 w Korei — Kang 1961, itd.). Proporcja płci u pierworodnych niemowląt wynosi 124 lub 114 (odpowiednio według danych Sterna 1960 i Dronamraju i Sackett 1966), podczas gdy dla niemowląt z następnego porodu wynosi 99 lub 80 (odpowiednio wg cytowanych autorów).

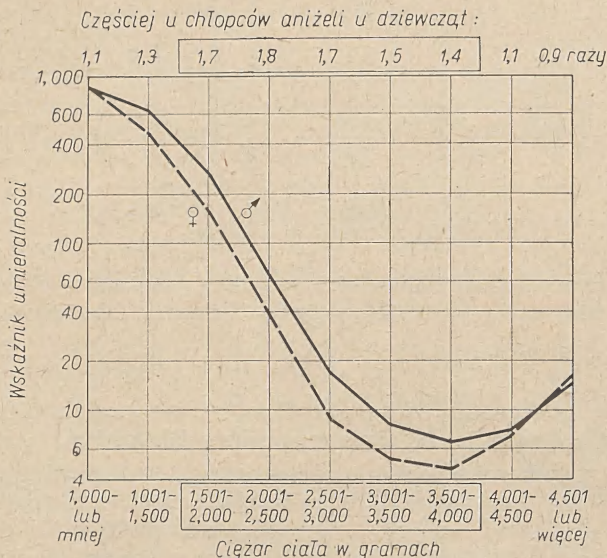
Proporcja płci u żywych noworodków według podziału na różne kohorty ciężaru ciała jest następująca (Kang 1961):

Ciężar ciała przy porodzie w gramach	Proporcja płci	Stosunek do przeciętnej proporcji płci = 124,6
do 2500 g	86,8	—37,8
około 3500 g	122,3	— 2,3
ponad 3600 g	153,7	29,1

Proporcja płci u niemowląt z zahamowanym rozwojem wynosi 60,7 (Ounsted 1965). Oznacza to, że noworodki płci żeńskiej są reprezentowane w nadwyżce wśród małych niemowląt. Ponieważ pierwotna proporcja płci wynosi znacznie ponad 100, a wtórna około 105—108, powyższe rezultaty potwierdzają naszą hipotezę.

Wskaźniki umieralności przedporodowej i okołoporodowej są niższe u dziewcząt, aniżeli u chłopców w każdej grupie uformowanej na podstawie kryterium czasu trwania ciąży lub ciężaru urodzeniowego (Yerushalmy i inni 1965). Jednak o ile nasza hipoteza jest prawdziwa, wśród niemowląt martwo urodzonych o niskiej wadze powinno występować

więcej osobników płci męskiej, aniżeli wśród ciężkich. Wskaźnik umieralności okołoporodowej w USA (Shapiro i Unger 1965) potwierdza to przypuszczenie (rys. 4). Liczba martwo urodzonych dzieci o niskiej wadze



Rys. 4. Wskaźniki umieralności okołoporodowej w stosunku do ciężaru urodzeniowego i płci. Przeciętna częstość zgonów u chłopców we wszystkich kohortach ciężaru ciała jest 1,3 razy większa, aniżeli u dziewcząt (Shapiro i Unger, z modyfikacjami, 1965)

urodzeniowej (1101—2500 g) na 10 000 żywo urodzonych jest blisko dwukrotnie wyższa dla płodów męskich aniżeli dla żeńskich. Jednak w grupie martwo urodzonych niemowląt o dużym ciężarze (3001—4000 g) liczba chłopców jest jedynie o 50% wyższa, aniżeli dziewcząt, podczas gdy w grupie o ciężarze 4001—4500 g u obu płci proporcje są podobne. W grupie o ciężarze urodzeniowym powyżej 5401 g większa jest liczba martwych dziewcząt. Wszystkie powyższe wyniki są w absolutnej zgodzie z naszą hipotezą.

Oczywiście najbardziej ważne byłyby dane dotyczące ciężaru lub wymiarów ciała u żywo i martwo urodzonych dzieci. Niestety nie posiadamy danych dla tego samego terenu i terminu badań. W naszych wcześniejszych badaniach (Wolański 1961) posiadaliśmy dane dla noworodków żywych. Obecnie zbadaliśmy niemowlęta martwo urodzone w jednym z warszawskich szpitali za cały 1967 r. (tablica V).

W grupie żywo urodzonych ciężar urodzeniowy jest oczywiście wyższy u chłopców, z wyjątkiem dzieci urodzonych z matek młodocianych (poniżej 16 roku życia — Lasota i Katz-Suchy 1967). W grupie martwo urodzonych o wadze do 999 g i 37 cm długości ciała oraz 28 tygodni trwania rozwoju śródmacicznego różnice ciężaru ciała między chłopcami i dziewczętami są statystycznie nieistotne. U martwo urodzonych wagi od 1000 do 2499 g, długości 37—47 cm i o trwaniu rozwoju śródmacicznego 29—36 tygodni (klasyfikacja wg Nesbitta 1966) dziewczęta są cięż-

Tabela V

Cieężar urodzeniowy u martwo i żywo urodzonych niemowląt z Warszawy i Lublina (Wolański 1961, Wolański i Chrzastek-Spruch 1969, Wolański i Katz-Suchy, dane niepublikowane)

Grupa	$\bar{x}$ chłopcy	$\bar{x}$ dziewczęta	$(\bar{x}_{ch} : \bar{x}_{dz}),$ 100
<i>Martwo urodzeni:</i>			
Warszawa, Szpital Wolski			
Poronienia i			
„immature”	560 g	545 g	102,7
„premature”	1782 g	1837 g	97,0 *
<i>Żywo urodzeni:</i>			
Pierworodni, Lublin	3365 g	3263 g	103,4 *
Następne porody, Lublin	3597 g	3413 g	105,6 *
Ogólna populacja, Warszawa	3420 g	3340 g	102,4 *
Dzieci matek młodocianych (do 16 lat)	3299 g	3343 g	98,8

* różnice istotne statystycznie na poziomie $P < 0,05$

sze. Oznacza to, że naturalna selekcja eliminuje bardziej lekkich chłopców, aniżeli dziewczęta — co potwierdza naszą hipotezę (por. rys. 3).

Przedstawiona hipoteza wymaga dalszego potwierdzenia. Ważnym jest szczególnie problem przyczyn śmiertelności u martwo urodzonych chłopców w porównaniu z dziewczętami. Nie wydaje się bowiem aby sam niski ciężar urodzeniowy był tą przyczyną, lecz niewątpliwie chłopcy o niskiej wadze urodzeniowej mają mniejsze szanse przeżycia aniżeli dziewczęta. Na przykład umieralność u noworodków o ponad 210 dni trwającym rozwoju śródmacicznym i poniżej 1500 g wynoszącym ciężarze urodzeniowym, spowodowana przez choroby układu oddechowego jest u chłopców trzykrotnie częstsza aniżeli u dziewcząt (Miller i Futrakul 1968).

VIII. UOGÓLNIENIE

Generalnym wnioskiem z przedstawionych rozważań jest to, że w procesach rozwojowych rola czynników genetycznych i ekologicznych jest w różnorodny sposób ze sobą związana. Dziedziczenie właściwości rodniców odbywa się jak wiadomo na drodze genetycznej i protoplazmatycznej, pewną rolę w „odziedziczalności” należy tu widzieć we wpływie organizmu matki na rozwijający się w jej organizmie płód. Wszystkie te zjawiska odbywają się pod wpływem czynników środowiska zewnętrznego. Zagadnienie to jest jednym z najważniejszych problemów współczesnych badań biologii człowieka.

LITERATURA

- [1] Bieliński T. i Welon Z. — *Parent-child height correlations at ages 8 to 12 years in children from Wrocław, Poland*, Hum. Biol., 38, 3, 167—174, 1966.
- [2] Charzewska J. i Wolański N. — *Wpływ wieku i wysokości ciała rodziców na stan rozwoju fizycznego ich potomstwa*, Prace i Mat. Nauk. IMD, 3, 9—42, 1964.
- [3] Dronamraju K. R. i Sackett D. L. — *The relationship between the sexes of first and second born in human families*, 3 Intern. Congr. Hum. Genet., Abstracts, 27, Chicago, 1966.
- [4] Hauser R. L. — *Multiple births*, 1964, Vital and Health Statistics, USPHS Publ. 1000, ser. 21, nr 14, 1967.
- [5] Huizinga J. — *The digital formula in relation to age, sex and constitutional type*, Verh. Akad. Wet. Amst., 52, 587—593, 1949.
- [6] Hulse F. S. — *Exogamie et heterosis*, Arch. Suiss. Anthropol. Gener., 22, 103—125, (1957) 1958.
- [7] Hunt E. E. Jr. — *The developmental genetics of man*, w Falkner F. (red.) „Human Development”, Saunders, 76—122, Philadelphia, 1966.
- [8] Jarosz E. i Wolański N. — *Podobieństwo czucia proprioreceptywnego u dzieci i ich rodziców (wyniki badań rodzinnych)*, Wych. Fiz. i Sport, 11, 1, 75—95, 1967.
- [9] Kołataj A. — (Doniesienie ustne) 1968.
- [10] Kang Yung Sung — *On the biological aspects of the newborn in Korea*, Excerpta Med., 32, 2 Intern. Confer. Hum. Genetics, 23—24, 1961.
- [11] Kowalska I. — *Niektóre genetyczne i ekologiczne problemy wystąpienia menarche u przedstawicielek trzech kolejnych pokoleń*, Przegl. Antrop., 34, 2, 317—323, 1968.
- [12] Kowalska I. i Charzewska J. — *Podobieństwo proporcji długości kończyny górnej i dolnej u rodziców i ich dzieci w różnych fazach rozwoju ontogenetycznego*, Prace i Mat. Nauk. IMD, 10, 7—18, 1967.
- [13] Loeb J. — *Weight at birth and survival of newborn, by age of mother and total-birth order: United States, Early 1950*, Vital and Health Statist., US PHS Publ. 1000, ser. 21, nr 5, 1965.
- [14] Łaska-Mierzejewska T. — *Wstępne informacje o rozwoju dzieci i młodzieży kubańskiej*, Wych. Fiz. i Sport, 9, 4, 459—477, 1965.
- [15] MacMahon B. i McKeown T. — *The incidence of herelip and cleft palate related to birth rank and maternal age*, Am. J. Hum. Genet., 5, 176—183, 1953.
- [16] Marquez-Mester H., Canevale-Lopez A. i Kofman-Alfaro S. — *Sex chromatin survey in 3.000 newborn infants in Mexico*, Pediatrics, 41,3, 664—666, 1968.
- [17] McDaniel R. G. i Sarkissian I. V. — *Heterosis: Complementation by mitochondria*, Science, 152, 3729, 1640—1642, 1966.
- [18] Meynard-Smith J. — *Ciba Foundation Colloquia on Aging*, Boston, 5, 269—280, 1959.
- [19] Milham S. i Gittelssohn A. M. — *Parental age and malformations*, Human Biol., 37, 1, 13—22, 1965.
- [20] Miller H. C. i Futrakul P. — *Birth weight, gestational age, and sex as determining factor in the incidence of respiratory distress syndroms of prematurely born infants*, J. Pediatr., 72, 5, 628—635, 1968.
- [21] Murphy D. P. — *Congenital malformations*, Lippincott, Philadelphia, 1947.

- [22] Morton N. E. — *Empirical risk in consanguineous marriages: Birth weight, gestation time, and measurements of infants*, Amer. J. Hum. Genet., 10, 344—349, 1958.
- [23] Nesbitt R. E. L. — *Perinatal development*, w Falkner F. (red.) „Human Development”, 123—149, Saunders, Philadelphia, 1966.
- [24] Newcombe H. B. — *Environmental versus genetic interpretations of birth-order effects*, Eugen. Quart., 12, 2, 90—101, 1965.
- [25] Ojikutu — doniesienie osobiste, 1968.
- [26] Ounsted M. — *Maternal constraint of fetal growth in man*, Dev. Med. Child. Neurol., 7, 5, 479—491, 1965.
- [27] Ounsted M. i Ounsted C. — *Maternal regulation of intrauterine growth*, Nature, 212, 5066, 995—997, 1966.
- [28] Penrose L. S. — *Genetics of growth and development of the foetus. W "Recent advances in Human Genetics"*, Churchill, London, 1961.
- [29] Phelps V. R. — *Relative index finger length as a sex-influences trait in man*, Amer. J. Hum. Genet., 4, 72—89, 1952.
- [30] Remisz W. i Wolański N. — *Environmental factors in acceleration and sequence of permanent tooth eruption in children*, Folio Materials Int. Symp. Tooth Morphol., Fredensborg 1965.
- [31] Roberts D. F. i Tanner R. E. S. — *Effects of parity on birth weight and other variables in a Tanganyika Bantu sample*, Brit. J. Prev. Soc. Med., 17, 4, 209—215, 1963.
- [32] Salber E. J. — *The effect of sex, birth rank and birth weight on growth in the first year of life*, Human Biol., 29, 2, 194—213, 1957.
- [33] Schreider E. — *Physiological changes in successive pregnancies and birth-order effects*, Eug. Quart., 14, 1, 75—76, 1967.
- [34] Schreider E. — *Body-height and inbreeding in France*, Amer. J. Phys. Anthropol., 26, 1, 1—3, 1967.
- [35] Schull W. J. — *Inbreeding and maternal effects in the Japanese*, Eugen. Quart., 9, 1, 14—22, 1962.
- [36] Shapiro S. i Unger J. — *Weight at birth and its effect on survival of the newborn in the United States*, Early 1950, Vital and Health Statist., US PHS Publ. 1000, ser. 21, nr 3, 1965.
- [37] Schork M. A. — *The effects of inbreeding on growth*, Amer. J. Hum. Genet., 16, 3, 292—300, 1964.
- [38] Singh R. i Venkatachalam P. S. — *Anthropometric studies of the new born*, Ind. J. Med. Res., 50, 5, 794—799, 1962.
- [39] Singh R. i Venkatachalam P. S. — *Radiographic studies of the new born with special reference to subcutaneous fat and osseous development*, Ind. J. Med. Res., 51, 3, 522—532, 1963.
- [40] Stachowiak W. — *Głos w dyskusji na konferencji „Determinacja płci”*, Zeszyty Nauk. Kosmosu, 5, 83—89, PWN, Warszawa, 1956.
- [41] Stern C. — *Podstawy genetyki człowieka*, PWN, Warszawa, 1967.
- [42] Stołyhwo E. — *Wpływ wieku matki na wiek dojrzewania córek*, Acta Physiol. Polonica, 4, 459—460, 1955.
- [43] Stołyhwo E. — *Influence of parental age on the rate of milk dentition*, Mat. i Prace Antrop., 65, 8, 5—18, 1964.
- [44] Tanaka K., Ohtsuki N. i Furusho T. — *Effects of maternal inbreeding on prenatal deaths in man*, Proc. Japan Academy, 43, 8, 801—806, 1967.
- [45] Terada H. i Hoshi H. — *Longitudinal study on the physical growth in Japanese*, 4. Growth in lengths of extremities during the first three years of life, Acta Anat. Niponica, 41, 6, 313—326, 1966.

- [46] Yerushalmy J., Berg B. J., Erhardt C. L. i Jacobziner H. — *Birth weight and gestation as indices of „immaturity”*, Amer. J. Diseases Child., 109, 43—57, 1965.
- [47] Venning F. — *Sib correlations with respect to the number of phalanges on the fifth toe*, Ann. Eugen., 18, 232—254, 1954.
- [48] Waddington C. H. — *New patterns in genetics and development*, Columbia Univers. Press, New York 1962.
- [49] Wolański N. — *Istota rozwoju fizycznego człowieka i zagadnienie jego oceny*, Kosmos A, 6, 41, 601—616, 1959.
- [50] Wolański N. — *Environmental modification of human form and function*, Annals New York Acad. Sc., 134, 2, 826—840, 1966.
- [51] Wolański N. — *Basic problems in physical development in man in relation to the evaluation of development of children and youth*, Current Anthropology, 8, 1—2, 35—60, 1967.
- [52] Wolański N. — *The secular trend: Microevolution, physiological adaptation and migration, and their causative factors*, Proc. 7 Congr. Nutrition, 4, 96—108, Pergamon Press, 1967.
- [53] Wolański N. — *Wpływ niektórych czynników biologiczno-socjalnych rodziny na rozwój fizyczny dziecka*, Problemy Rodziny, 5, 17—26, 1968.
- [54] Wolański N. — *An approach to the problem of heredity of systolic and diastolic blood pressure*, Genetica Polonica, 1969, w druku.
- [55] Wolański N. i Charzewska J. — *Similarity of some anthropological characteristics of parents and their offspring in different phases of ontogenetic development*, Acta Genet., 17, 4, 365—381, 1967.
- [56] Wolański N. i Chrzastek-Spruch H. — *Parental stature and age, and newborn status and growth of body length and weight, in infants*, Genetica Polonica, 1969, w druku.
- [57] Wolański N., Jarosz E. i Pyżuk M. — *Heterosis effect in man: Continuous traits in the offspring in relation to the distance between birth-places of mother and father*, Anthropologie, 6, 15—17, 1968.
- [58] Wolański N. i Pyżuk M. — *Some genetic and ecological factors influencing arterial pressure in African and European population*, Mater. i Prace Antrop., Mat. Symp. „Man in Africa”, 1969, w druku.
- [59] Wolański N. i Zdańska-Brincken M. — *Zbiorecza ocena rozwoju motorycznego niemowląt nową metodą graficzną*, Psychologia Wychowawcza, 1, 58—75, 1969.

RADZIECKIE UJĘCIE NAUKI O OCHRONIE PRZYRODY I JEJ ZASOBÓW*

„Prirodopolzowanie” — nieprzetłumaczalny na język polski termin oznaczający naukę o ochronie przyrody i jej zasobów odpowiada pojęciu sozologii używanemu przez naszych uczonych. Niedawno opublikowana w ZSRR książka Kurażskowskiego zasługuje na uwagę nie tylko dlatego, że reprezentuje wiele poglądów zbieżnych z ujęciami naszych sozologów, ale także z tego powodu, że jest niezwykle symptomatyczna dla aktualnego okresu rozwoju pojęć o stosunku człowieka do przyrody w ZSRR. Na wstępie Autor przedstawia ogólne cele i znaczenie sozologii (jeśli już tak będziemy nadal nazywać „prirodopolzowanie”), podając określenie zadań tej nauki, które „sprowadza się do opracowania ogólnych zasad realizacji wszelkiej działalności, związanej bądź z bezpośrednim korzystaniem z przyrody i jej zasobów, bądź z odkształcającymi oddziaływaniami na nią”. Przyroda jest przy tym traktowana jako „powszechna podstawa pracy” ludzkiej. Osobny rozdział poświęcony jest właśnie filozoficznej stronie zagadnienia. Autor sięga tu do klasyków marksizmu-leninizmu. Wskazuje na to, że już w „Kapitale” Marksa zwrócono uwagę, że „przyroda i praca tworzą podwójną w swej jedności podstawę istnienia ludzkości, w której ani jedna z tych powiązanych ze sobą stron nie może być zastąpiona przez drugą”. Autor stwierdza, że Marks i Engels wśród konkretnych niebezpieczeństw dla ludzkości za jedno z największych uważali „nieumiejętność lub niechęć ludzi, zajętych produkcją do przewidywania odległych skutków ich wpływu na przyrodę”. „Głównym sposobem uniknięcia tych niebezpieczeństw i trudności jest organizacja całej działalności praktycznej na podstawie poznania i umiętnego stosowania praw przyrody” — pisze autor komentując ideę klasyków marksizmu. Rozumiał to doskonale Lenin i udowodnił to w swej praktycznej działalności (pierwsze dyrektywy dla organów planowania, powołanie Państwowego Komitetu Ochrony Przyrody). Pozwala to obecnym działaczom ochrony przyrody występować pod przekonującym hasłem: „o leninowski stosunek do przyrody”. Hasłem o tyle wciąż aktualnym, że, jak wspomina autor, leninowskie zasady stosunku do przyrody — były później niejednokrotnie naruszane i znalazły właściwe ponowne odbicie w Programie KPZR dopiero po XX Zjeździe Partii i zostały rozwinięte w Programie i Dyrektywach XXIII Zjazdu Partii.

Obecnie coraz więcej działaczy gospodarczych rozumie konieczność „stworzenia w obecnych warunkach zdrowego środowiska życia dla człowieka oraz pożytecznych roślin i zwierząt”. Przytaczając przykłady ciężkich błędów popełnionych w przeszłości w stosunku do przyrody, autor formułuje następujące postulaty na dziś: „Praktyczne rozwiązanie problemów nauki o ochronie przyrody wymaga nie tylko badań naukowych, ale także przedsięwzięć organizacyjnych: 1) powołanie prawomocnego organu ogólnopaństwowego gwarantującego naukowo uzasadnioną koordynację i kontrolę nad resortami, wykorzystującymi zasoby przyrody, bądź w jakikolwiek sposób wpływającymi na ich stan, 2) opracowanie na podstawie wszechstronnego szacunku przyrodniczych właściwości kraju oraz potrzeb ogólnopaństwowych planu generalnego opanowania i przeobrażania przyrody, któremu należy podporządkować bardziej szczegółowe przedsięwzięcia (oponowanie odłogów, zakładanie leśnych pasów ochronnych, nawadnianie obszarów suchych), 3) ogłaszanie

* J. N. Kurażkowski — *Oczerki prirodopolzowanija*, „Myśl”, Moskwa, 1969, str. 211.

planów i decyzji dotyczących problemów korzystania z przyrody celem umożliwienia udziału społeczeństwa w ich opracowaniu i kontroli ich wykonania. Szerokość dyskusji powinna stać się najlepszą gwarancją przeciwko jednostronności podejmowanych decyzji, szczególnie niebezpiecznej w sprawach ochrony przyrody. Wielkie korzyści można by uzyskać wydając specjalne masowe czasopismo problemowo-dyskusyjne”.

Cały drugi rozdział pracy autor poświęca omówieniu dziejów stosunków pomiędzy człowiekiem i przyrodą w przekroju historycznym. W rozdziale tym, obejmującym epokę paleolitu, wspólnoty pierwotnej, niewolnictwa, feudalizmu, kapitalizmu i socjalizmu, przytoczone są ciekawe dane, m.in. dotyczące pierwszych „rezerwatów przyrody” chronionych w oparciu o wierzenia religijne w najdawniejszych czasach, a także „ochrony gatunkowej” w społeczeństwie pierwotnych myśliwych. Dane dotyczące okresu kapitalizmu, kiedy to decydującym czynnikiem rozwoju stają się doraźne zyski jednostek, a następnie monopoli, kiedy gospodarka przyrodą nabiera w coraz większym stopniu charakteru gospodarki rabunkowej, są szeroko znane z naszej bogatej literatury przedmiotu. Oprócz wielu korzystnych posunięć bezpośrednio wpływających na ochronę bogactw przyrody (tworzenie parków narodowych, rezerwatów, próby ochrony lasów, wód, powietrza), w Związku Radzieckim uczeni wykonali kolosalną pracę w dziedzinie inwentaryzacji przyrody (m.in. opracowanie „Flory ZSRR”, „Fauny ZSRR”, map klimatologicznych, geobotanicznych itp.). Nie mniej autor konstatuje: „Przyroda naszego kraju długo cierpiała wskutek braku ogólnozwiązkowej ustawy o ochronie przyrody w ZSRR oraz ogólnopaństwowych organów, odpowiedzialnych za racjonalne wykorzystanie zasobów przyrody. Skutkiem tego było zastąpienie naukowych podstaw potrzebami koniunktury, niedostateczna troska o najbliższą nawet przyszłość, nieliczenie się z wnioskami i zdobyczami nauki”. Sytuacja ulega obecnie zmianie na lepsze, ale przed nauką o ochronie przyrody nadal stoją bardzo odpowiedzialne zadania. Należy do nich przede wszystkim opracowanie przyrodniczych podstaw korzystania z zasobów przyrody, której to sprawie autor poświęca osobny rozdział swej pracy.

Podstawowe zadania zoologii jako nauki autor upatruje jako opracowanie: „1) ogólnych pojęć praw przyrody jako podstawy wszelkiej celowej działalności praktycznej; 2) praw przyrody pozwalających liczyć się z konkretnymi właściwościami środowiska przyrodniczego w celu: a) racjonalnego ulokowania w terenie gałęzi działalności gospodarczej człowieka, b) racjonalnej organizacji pracy w obrębie tych gałęzi w każdym konkretnym miejscu; 3) istniejących w przyrodzie powiązań wzajemnych, z którymi trzeba się liczyć w celu uniknięcia niepożądanych skutków ubocznych przy interwencji w normalny tok procesów przyrodniczych”. Prawa przyrody, rozpatrywane często wyłącznie z pozycji filozoficznych, muszą być obecnie konkretyzowane, tak jak to np. zrobił W. Dokuczajew w odniesieniu do geograficznego rozprzestrzeniania gleb formułując 10 podstawowych prawidłowości w tej dziedzinie. Autor sądzi, że „Analiza wpływu warunków przyrodniczych na działalność człowieka we wszystkich gałęziach produkcji może być sprowadzona do praw, określających właściwość działania środowiska na organizmy żywe oraz na biosferę”. Wśród właściwości środowiska wyróżnia on, w ślad za innymi badaczami, czynniki pierwotne i wtórne. Do statycznych czynników działania środowiska zalicza autor klimat, czynniki geologiczne, glebę, czynniki biotyczne, przytaczając przykłady ich wpływu na biocenozę oraz na skutki gospodarowania człowieka w przyrodzie. Wyraża on pogląd, że „naturalne czynności środowiska ulegają tym szybciej i łatwiej przekształcającemu działaniu człowieka, im mniejszy jest zasięg ich własnego oddziaływania na środowisko przyrodnicze” (np. świat roślin i zwierząt ulega przemianom w pierwszej kolejności, następnie dopiero zmieniają się gleby).

Do dynamicznych praw działania czynności środowiska zalicza autor prawidłowości wynikające ze zjawisk fenologicznych i geologicznych. Podział ten wydaje się dość sztuczny, a zarazem razi użyta terminologia sugerująca oddzielny ciąg dwu kategorii procesów przyrodniczych, które w istocie tworzą zwarty — w całości dynamiczny — kompleks. Wynika to choćby z przytoczonych przez autora w osobnym rozdziale licznych przykładów wzajemnego oddziaływania czynników środowiska oraz zwrócenia uwagi na konieczność liczenia się z dialektycznymi powiązaniami zjawisk przyrodniczych. Autor wyróżnia: „1) powiązania w przestrzeni — polegające na przekazywaniu przez różnorodne oddziaływania określonego czynnika środowiska na obiekty, znajdujące się w większej bądź mniejszej odległości od miejsca, z którego pochodzi działanie tego czynnika; 2) powiązania w czasie (następczość) polega na tym, że zjawisko powstałe żywiołowo w przyrodzie, bądź spowodowane przez człowieka pociąga za sobą powstanie określonego łańcucha następstw wzajemnie uwarunkowanych; 3) biogenetyczne i wewnątrzkrainobrazowe powiązania polegające na związku wzajemnym i uwarunkowaniu różnych składników środowiska geograficznego, zarówno w poszczególnych biogeocenozach, jak i tworzonych przez nie wspólnie krajobrazach”.

Osobny rozdział poświęca Kurażskowski sprawom rezerwatów, podając m.in. historię ich tworzenia w ZSRR, podział na typy oraz opisując metodę „wzorców przyrodniczych”, których zastosowanie pozwala m.in. na porównawczą charakterystykę rezerwatów. Celem rezerwatów jest nie tylko zachowanie funduszu genetycznego przyrody, lecz także powiększenie zasobów pożytecznych dla człowieka, zwierząt i roślin. W wyniku realizacji tych celów np. przywrócony został w Rosyjskiej Republice prawie cały były areał występowania bobra. Pożyteczny jest przytoczony w książce ogólny wykaz kompleksowych badań stacjonarnych prowadzonych w rezerwach oraz podana charakterystyka ich profilu naukowego. Omawiając sprawę odtwarzania zasobów przyrody Autor podaje szczegółowe dane dotyczące zasobów odtwarzalnych w ZSRR i metod ich regeneracji, wskazując m.in. że w ustroju socjalistycznym zadanie to jest łatwiejsze do wykonania. W stosunku do mineralnych zasobów wyczerpalnych, ustalić można następujące drogi ich oszczędzania: „1) całkowite i kompleksowe wydobywanie ich z pokładów, 2) poszukiwania wyprzedzające nowych pokładów, 3) oszczędne i całkowite (bez odpadów) ich wykorzystanie w produkcji, 4) ponowne wykorzystanie materiałów po zużyciu wyprodukowanych z nich wyrobów, 5) zastosowanie materiałów zastępczych, 6) sztuczna (m.in. biologiczna) koncentracja rozproszonych składników”. Wydaje się, że z punktu widzenia ochrony przyrody, to wkroczenie zoologii właściwie w dziedzinę techniki jest ważnym krokiem w kierunku współpracy z przemysłem (w miejsce postawy obronnej i dążenia jedynie do czynności negatywnych, postulowania zakazów itp.). „Wykorzystanie zasobów przyrody związane jest ściśle z produktywnością biologiczną” stwierdza autor w poświęconym temu problemowi rozdziale swej pracy. Omawia on rolę niektórych podstawowych czynników produktywności biologicznej opierając się na pojęciach współczesnej ekologii, a następnie wykazuje ich związek z naturalnymi czynnikami urodzajności (w oparciu o przykłady badań radzieckich). Stworzenie zdrowego środowiska oraz zapobieganie rozmnażaniu się organizmów szkodliwych — oto jedno z zadań nauki o ochronie przyrody. W krąg tych zadań wchodzi zarówno biologiczne metody walki ze szkodnikami, jak opracowanie kompleksowych ekologicznych metod zapobiegania masowemu pojawom szkodników. Zastosowanie ekologicznych sposobów profilaktyki w środowisku naturalnym polega przede wszystkim na kształtowaniu biocenoz odpowiadających temu środowisku, w agrocenozach zaś — na ścisłym przestrzeganiu zaleceń agrotechnicznych. Likwidacja chorób infekcyjnych oraz inwazyjnych również może być oparta na metodach ekologicznych, które są skuteczniejsze, niż che-

miczne, choć nie są jeszcze dostatecznie opracowane. Pod pojęcie uzdrawiania warunków fizycznych i chemicznych środowiska, autor podciąga zwalczanie zatrucia wód, zatrucia gleby i powietrza, hałasu — przytaczając niektóre dane z ogromnej światowej literatury przedmiotu. Wydaje się, że sprawom tym, mającym dla sozologii kolosalne znaczenie (także z metodologicznego punktu widzenia), poświęcono w książce zbyt mało uwagi (7 stroniczek). Duży nacisk (16 stron) autor kładzie natomiast na sprawę wykorzystania zasobów krajobrazowych (ugodia), omawiając zarówno jej powiązania z ekonomiką (m.in. w oparciu o wskaźniki wartości produkcji z jednostki powierzchni, wynoszącą np. dla lasów 33, lasostepów 49 i półpustyni 11), kierunki wykorzystywania, kontroli zasobów oraz formułując zasady przekształcania warunków przyrodniczych.

Ostatni rozdział omawianej pracy poświęcony jest zasadom wykorzystywania przyrody w różnych strefach ZSRR. Jest ich wiele. Autor wyróżnia wyspy arktyczne, tundrę, tajgę, lasy mieszane, lasostepy, stepy, pustynie i półpustynie oraz rejony górskie, podkreślając charakterystyczne zadania, jakie wysuwa ich racjonalne zagospodarowanie.

W posłowie autor pisze: „...powstała potrzeba opracowania algorytmów t.j. pryncypialnych układów kolejnych operacji, prowadzących do rozwiązania. Podstawowe elementy algorytmów „prirodopolzowanija” (podobnie jak każdego rodzaju działalności naukowo-praktycznej w postaci schematyzowanej) mają następującą postać: 1) ujawnienie sprzeczności („wąskich gardzieli”), przeszkadzających w uzyskaniu potrzebnych wyników, 2) ustalenie aktualnego stanu badanego obiektu oraz warunków, w jakich się on znajduje, 3) ujawnienie zależności stanu badanego obiektu od jego uwarunkowań wewnętrznych oraz czynników środowiska zewnętrznego (analiza teoretyczna), 4) opracowanie metod kierowania danym obiektem bądź prognoza jego przeobrażeń w nowych warunkach (synteza praktyczna)”. Jednym z takich algorytmów jest algorytm przekształcania przyrody. „Planując takie przekształcanie powinniśmy — po pierwsze, wyraźnie określić konkretne potrzeby rozwoju ekonomiki i ochrony zdrowia, którym mają służyć; po drugie — uwzględnić realne możliwości ich zaspokojenia drogą racjonalnej lokalizacji gałęzi produkcji i koordynowania ich działania; po trzecie — jeżeli przewidywane wyniki będą niedostateczne — przejście do działania trzeciego — ustalenia dodatkowych zmian, które należy zaprowadzić w przyrodzie dla pełniejszego zaspokojenia kształtujących się potrzeb ludności”. „Końcowy etap planowania przeobrażeń przyrody — analiza wpływu tych przeobrażeń na całość przyrody zakłada: przewidywanie możliwości odległych wpływów przeobrażeń poprzez transport powietrzny, wodny, geologiczny, biologiczny; kalkulację sukcesywnych zmian w otaczającym środowisku, jakie wywoła projektowane przeobrażenie w przyszłości, przewidywanie zmian, jakim ulec może sam obiekt przeobrażeń”.

Książka zaopatrzona jest w bibliografię, obejmującą pozycje autorów radzieckich i obcych. W sumie dziełko stanowi interesujący wkład w dziedzinę sozologii, nauki, od której przyszłość ludności zależy co najmniej w niemniejszym stopniu niż od rozwoju nauk technicznych.

Włodzimierz Michajłow

Chemical Zoology — dzieło zbiorowe. Red. M. Florkin i B. T. Scheer, Academic Press New York and London 1968, t. I str. 912, t. II str. 639.

Nakładem Academic Press ukazała się w 1968 r. książka pod nieco zaskakującym tytułem *Chemical Zoology*, będąca zbiorem opracowań zagadnień z zoologii ogólnej, systematyki, fizjologii i biochemii szeregu grup zwierzęcych. Jak wynika

z tytułu książki, duży nacisk położono na kompozycję chemiczną i metabolizm zwierząt. Jest to publikacja seryjna zaplanowana w wymiarze czterech tomów, z których dwa pierwsze już wydane są przedmiotem niniejszej recenzji. Ze względu na dużą wartość tej książki, której głównym założeniem i celem jest ułatwienie zoologom i chemikom zapoznanie się z aktualnym stanem wiedzy z zakresu badań chemicznych o znaczeniu zoologicznym, zwrócenie na nią uwagi opinii zoologów już w chwili obecnej wydaje się pożyteczne. Książka ta jest opracowana pod redakcją dwóch wybitnych fizjologów zwierząt bezkręgowych M. Florkina i B. T. Scheera. Redaktorzy podkreślają w słowie wstępnym, iż zoologia znajduje się obecnie w okresie przechodzenia od badań klasycznych w zakresie morfologii i systematyki do badań chemicznych, co otwiera przed nią nowe dyscypliny i oferuje nowe punkty widzenia na zagadnienia struktury, funkcji, rozwoju, ewolucji czy ekologii zwierząt. W tej sytuacji istnieje ogrom możliwości owocnej współpracy zoologów z biochemikami.

Wszyscy zdajemy sobie sprawę, że w ostatnich latach badania nad fizjologią zwierząt osiągnęły ogromny postęp, a liczba prac z różnych dziedzin nieustannie wzrasta, zatem próba zestawienia rozproszonych często danych jest rzeczą nader pożyteczną.

Książka *Chemical Zoology* ma budowę przejrzystą i konsekwentną. Podstawę systematyczną stanowią typy (*Phylum*). Każdy typ omówiony jest w osobnym dziale. Poszczególne problemy w rozdziałach. Na wstępie każdego działu zamieszczona jest dyskusja o biologii i systematyce omawianej jednostki systematycznej zwierząt, po czym następują artykuły rozpatrujące w sposób interesujący i kompetentny poszczególne zagadnienia z biochemii i fizjologii tych zwierząt. Książka zawiera spis aktualnej literatury na końcu każdego rozdziału.

Tom I obejmuje wyłącznie *Protozoa*. W tomie II opracowane są grupy: *Porifera*, *Coelenterata* i *Platyhelminthes* oraz *Mesozoa*. W tomie III przewiduje się opracowanie: *Echinodermata*, *Nematoda* i *Acanthocephala*, zaś w tomie IV: *Annelida*, *Echiura* i *Sypunculata*.

W tomie pierwszym na 912 stronach zamieszczone są artykuły wybitnych specjalistów w zakresie protozoologii oraz biochemii i fizjologii pierwotniaków. Problematyka omawiana w tym tomie daje się podzielić na trzy grupy zagadnień. Pierwsza obejmuje sprawy systematyki oraz morfologii i biologii typu *Protozoa*. Druga grupa zagadnień dotyczy fizjologii, metabolizmu i budowy chemicznej pierwotniaków. Trzecia obejmuje zagadnienia parazytologiczne odnoszące się do stosunków żywicieli — pasożyt. Taki układ książki umożliwia czytelnikowi zapoznanie się z całokształtem problematyki biologicznej dotyczącej danej grupy zwierząt.

W pierwszej grupie zagadnień na uwagę zasługuje obszerna praca E. D. Hansona o rozwoju i cyklach rozwojowych pierwotniaków oraz E. Faure-Fremieta poświęcona zagadnieniom biologii tych organizmów. Autor tej pracy omawia w sposób wyczerpujący kilka wybranych zagadnień, m.in. adaptacje pierwotniaków do poszczególnych biotopów oraz ruch pierwotniaków, jego charakter, czynniki biochemiczne pobudzające rząski a także zjawiska wiążące się z ruchem tych organizmów — taksje i tropizmy.

Problematykę biochemiczną w tomie pierwszym reprezentują zagadnienia metabolizmu węglowodanów i jego związku z procesami oddechowymi, omówione w sposób porównawczy przez J. F. Ryley'a. W rozdziale dotyczącym metabolizmu azotowego i odżywiania się pierwotniaków G. W. Kidder omawia wiele najnowszych danych o syntezie aminokwasów, puryn i pirymidyn oraz źródłach azotowych substancji pokarmowych przyswajanych przez różne gatunki pierwotniaków. W podobnie szczegółowy sposób omówiony jest przez V. C. Davey'a w rozdziale piątym metabolizm lipidów. W grupie artykułów dotyczących problematyki bio-

chemicznej należy podkreślić pracę M. Mondla „Kwasy nukleinowe *Protozoa*”. Jak wiadomo rola tych kwasów w biosyntezie jest ogromna, stąd w ostatnich latach obserwuje się duże zainteresowanie badaczy tymi związkami. W rozdziale tym czytelnik znajduje wiele cennych danych o jakościowym i ilościowym występowaniu kwasów nukleinowych u pierwotniaków, a także zostaje wprowadzony do dalszych rozważań nad zagadnieniami informacji genetycznej, jej lokalizacji oraz mechanizmu jej przekazywania, co jest omówione przez S. L. Allena w rozdziale 13. Po omówieniu zagadnień reprezentujących główne biochemiczne kierunki badań następuje szereg artykułów z dziedziny fizjologii. Badania wykazują, że *Protozoa* dysponują bogatym zestawem enzymów hydrolitycznych, które uczestniczą w trawieniu. Niektóre z nich są komponentami wodniczek pokarmowych lub pokrewnych struktur. Enzymy hydrolityczne *Protozoa* można podzielić na dwie grupy funkcjonalne. Jedna z nich jest zaangażowana w procesach zachodzących we wnętrzu komórki, druga jest wydzielana do medium. Obie te grupy enzymów są szczegółowo omówione w artykule M. Müllera z pogranicza fizjologii i biochemii, w którym autor zapoznaje czytelnika z procesami trawienia ekstra i intracellularnego.

Mechanizm transportu substancji odżywczych oraz jonów i wody jako jedna z najbardziej istotnych funkcji żywego organizmu pozostaje stale w centrum zainteresowania fizjologów. Termin — transport — odnosi się do procesów, które zachodzą przy przenoszeniu substancji przez błony komórkowe. Polegać one mogą np. na prostej dyfuzji przez pory, na dyfuzji ułatwionej polegającej na tworzeniu się przejściowego kompleksu materiału dyfundującego z materiałem błony komórkowej, na transporcie aktywnym wymagającym zaangażowania energii do przeniesienia substancji wbrew gradientowi stężeń i wreszcie na pinocytozie i fagocytozie. Powyższe zagadnienia omówione są szeroko przez R. L. Coonera i podbudowane faktami z literatury stanowią z punktu widzenia dynamiki procesów fizjologicznych bardzo ciekawą i pożyteczną pozycję. W badaniach nad biochemią pierwotniaków niezwykle ważną i zarazem trudną sprawą jest właściwie prowadzona hodowla, gwarantująca wzrost i reprodukcję populacji. Istnieją różnorodne czynniki tak fizyczne, jak i chemiczne wpływające w określony sposób na procesy wzrostu. W rozdziale szóstym D. M. Lilly rozpatruje od strony praktycznej znaczenie zdefiniowanych i niezdefiniowanych środowisk na przebieg rozwoju kultur pierwotniacych. Rozdział ten jest niewątpliwie wielce pożyteczny z praktycznego punktu widzenia.

Ostatni rozdział tomu pierwszego poświęcony został zagadnieniom parazytologicznym. Autor artykułu, B. M. Honigberg, rozpatruje na szerokim materiale najnowocześniejsze dane z dziedziny fizjologii i biochemii pierwotniaków nawiązując do problematyki stosunków żywicieli — pasożyt. Omówione zostały badania dotyczące metabolizmu węglowodanów, białka, lipidów oraz kwasów nukleinowych. Na uwagę zasługuje nowoczesne spojrzenie autora na stosunki pomiędzy metabolizmem węglowodanowym a cyklami rozwojowymi a nawet kierunkami ewolucji oraz próby wiązania przyczynowego pewnych zjawisk biologicznych jak np. korelacje między morfologią i biochemią.

Osobno i bardzo wnikliwie opracowane są zagadnienia biochemii stosunków żywicieli—pasożyt u pierwotniaków malarycznych. Najwięcej danych dostarczyły badania z ostatniego 25-lecia nad *Plasmodium galinaceum*, *P. lophure*, *P. knowlesi*, *P. berghei*. Rozwój metod hodowli in vitro pozwolił na badanie pasożytów poza organizmem żywiciela. Mocno podkreślona jest rola kompozycji chemicznej i metabolizmu erytrocytów jako czynników specyficzności. Stwierdzono bowiem istnienie dużych różnic w białku gatunków żywicielskich ssaków czelakosształtnych i ptaków. Badania wykazały, iż zawartość potasu jest czynnikiem stymulującym, zaś

sodu inhibitującym rozwój pierwotniaków. Godne podkreślenia są także wyraźne predylekcje poszczególnych gatunków *Plasmodium* do określonych stadiów rozwojowych czerwonych ciałek krwi. Materiał omówiony w tomie pierwszym opiera się na 3395 pozycjach literatury światowej.

Tom drugi prezentuje przegląd najnowocześniejszych badań nad *Porifera*, *Coelenterata*, *Ctenophora* oraz *Platyhelminthes* i *Mesozoa*. Na 639 stronach zamieszczone są artykuły wielu znanych i wybitnych badaczy z zakresu fizjologii i biochemii zwierząt. W dziale I omawiającym typ *Porifera* obok opisu morfologii i struktury szkieletowej wiele miejsca zajmują sprawy składu chemicznego i metabolizmu wewnętrznego opracowane przez autorów C. S. Hammena i M. Florkina oraz pewnych wybranych zagadnień, jak np. hybernacja, opracowanych przez R. Rasmont'a. Na końcu działu zamieszczone jest krótkie podsumowanie oraz wykaz bibliograficzny. Dział II poświęcony jest *Coelenterata* i *Ctenophora*. W grupie zagadnień z zakresu fizjologii na uwagę zasługuje artykuł H. M. Lenhoffa o chemicznych aspektach tzw. reakcji pokarmowej, odżywiania się i trawienia u niektórych gatunków *Coelenterata*. Autor zwraca uwagę na ciekawy problem przepuszczalności powłok ciała i ciśnienia osmotycznego u jamochłonów. Rozdział piąty poświęcony jest chemii zjawiska luminescencji dość powszechnego u *Cnidaria*. Autorzy F. H. Johnson i O. Schimomura bardzo szeroko omawiają mechanizm tego zjawiska i jego zależność od różnorodnych czynników zewnętrznych, jak np. temperatura, pH, ciśnienie hydrostatyczne, działanie inhibitorów itp. Dział III obejmuje dużą grupę zwierząt wolno żyjących i pasożytniczych — robaków płaskich: *Turbellaria*, *Trematoda* i *Cestoda*. Ze względu na pasożytniczy charakter większości gatunków zwierząt omawianych w dziale III, stanowi on obszerne opracowanie podstawowych problemów parazytologii, jak stosunki żywiciel—pasożyt oraz biochemiczne aspekty specyficzności żywicielskiej wynikającej z fizjologicznych i biochemicznych powiązań pasożyta z żywicielem.

W rozdziale pierwszym autorzy B. T. Scheer i E. R. Jones omawiają zagadnienia systematyki, morfologii i biologii robaków płaskich. Oprócz kilku drobnych błędów natury nomenklatorycznej, szczególnie przy omawianiu form larwalnych *Cestoda*, rozdział ten można uznać za bardzo wartościową pozycję syntetyzującą dotychczasowe dane i będącą wstępem do dalszych rozważań. W grupie zagadnień z dziedziny fizjologii pasożytów wiele uwagi poświęcono sprawom odżywiania się i trawienia. Funkcje te ze względu na brak przewodu pokarmowego, jak u *Cestoda*, lub na pewną jego redukcję i uproszczenia, jak u *Trematoda* i *Turbellaria*, odznaczają się dużą różnorodnością. Autor tego rozdziału, J. B. Jennings, podaje wiele interesujących danych o ekstrakta i intracellularnym trawieniu u *Trematoda*. W odniesieniu do *Cestoda* rozpatrywane są, w oparciu o ubogą na razie literaturę, mechanizmy absorpcji substancji pokarmowych oraz rozkładu intracellularnego, w którym kutikula tasiemców gra zasadniczą rolę. Autor podaje szereg informacji i poglądów obecnie panujących na temat transportu aktywnego i zapotrzebowania *Cestoda* na pewne aminokwasy. Godny uwagi jest rozdział trzeci, tak ze względu na nazwisko autora, jednego ze znakomitszych specjalistów w zakresie biochemii pasożytów C. P. Read, jak też na szczególnie ważną problematykę metabolizmu wewnętrznego robaków płaskich. Zagadnienia te wiążą się bowiem z produkcją energii na drodze przemian, które w przypadku pasożytów wewnętrznych mają specyficzny przebieg, ze względu na beztlenowy przeważnie charakter środowiska życia większości omawianych robaków pasożytniczych. Autor rozpatruje zagadnienia metabolizmu węglowodanów omawiając procesy glikozy i cyklu kwasów trójkarboksylowych. Wiele miejsca poświęcone jest w powyższym artykule zagadnieniom metabolizmu azotowego, absorpcji i rozpadu związków azotowych oraz syntezy aminokwasów w organizmach robaków pasożytniczych.

Ze wszech miar godny uwagi jest rozdział 4 W. B. Vernberga o metabolizmie oddechowym *Platyhelminthes*. Dotychczasowa wiedza o metabolizmie oddechowym tej grupy zwierząt opiera się głównie na badaniach nad przedstawicielami gromady *Turbellaria*. Robaki płaskie odznaczają się szerokimi możliwościami adaptacyjnymi do warunków tlenowych. Niektóre z tych adaptacji nie są jeszcze jasne i zrozumiałe. Autorka tego rozdziału omawia tempo oddychania oraz wpływ substratu na ten proces.

Rozdział 5 J. A. Clegg i J. D. Smyth poświęcają sprawie wzrostu i rozwoju pasożytów oraz metodom hodowli w warunkach laboratoryjnych. Jest to rozdział, który należy polecić wszystkim parazytologom. Omówione są tu na podstawie najnowocześniejszych badań rozwoju pasożytów od okresu embrionalnego poprzez wyłęg i rozwój larwalny w żywicielach pośrednich, rozwój postaci dorosłych w żywicielach ostatecznych w zakresie tempa wzrostu, dojrzewania i zmian w fizjologii. Autorzy powołują się wielokrotnie na wyniki badań polskiej szkoły parazytologicznej z Zakładu Parazytologii PAN. Ogólne wnioski poparte są dużym materiałem faktycznym zebrany precyzyjnie w literaturze światowej z okresu ostatniego 25-lecia. Niezmiernie wartościową stroną tej pracy jest omówienie przez autorów metod hodowli *in vitro*. Technika ta w ostatnich latach poczyniła ogromne postępy. Oczekuje się po niej, iż przyczyni się w dużym stopniu do zrozumienia stosunków pasożyt—żywiciel w najszerszym sensie, dzięki umożliwieniu kontrolowanych badań metodami izotopowymi nad zapotrzebowaniem pasożytów na określone substancje, ich reakcje na substancje wydzielane przez żywiciela lub stosowane jako trucizny. Szczegółowo omawiane są przez autorów podstawowe problemy związane z hodowlami *in vitro* jak sterylność i stabilność środowiska, potrzeby pokarmowe, stymulatory zmiany fazy rozwojowej itp.

Ostatni rozdział spółki autorskiej C. W. Schwabe i A. Kileijan pt. „Chemiczne aspekty ekologii płazińców” dotyczy zagadnień stosunków pasożyt—żywiciel oraz specyficzności. Jak wiadomo, stosunki te wynikają z oddziaływania wzajemnego obu komponentów układu na siebie. Ze strony żywiciela działanie nosi cechy obrony, ze strony pasożyta przeciwdziałanie ma charakter adaptacji. W pierwszej części tego artykułu autorzy szczegółowo rozpatrują chemiczne czynniki w środowisku życia pasożytów ograniczające lub stymulujące ich inwazję, a więc: stężenie tlenu, pH, enzymy trawienne, hormony, substancje odżywcze.

Bardzo zmiennym przejawem stosunków pasożyt—żywiciel są zjawiska immunologiczne. Autorzy poświęcają tym zagadnieniom bardzo wiele miejsca. W rozdziale zatytułowanym „Immunochemia inwazji robaków płaskich” po wyczerpującym omówieniu typów zjawisk immunologicznych takich jak premunicja, immunizacja naturalna i sztuczna, autorzy przechodzą do zagadnień istoty antygenów pasożytniczych. Zwracając uwagę na praktyczną stronę tych badań przytaczają i omawiają prace z dziedziny chemicznej charakterystyki ekstraktów tkanek pasożytów w celu wyizolowania silniej działających, specyficznych, stabilnych i chemicznie zdefiniowanych antygenów diagnostycznych i funkcjonalnych.

Ze stosunkami pasożyt—żywiciel wiąże się nierozzerwalnie zjawisko specyficzności. Istota tego zjawiska nie jest dokładnie określona. Specyficzność żywicielska u robaków płaskich ujmowana jest dość spekulatywnie ze względu na małą liczbę badań. Na ogół panuje pogląd, że u jego podstaw leży fizjologia żywicieli i pasożytów. W warunkach naturalnych inwazję warunkują dwie sytuacje: fizykochemiczna zgodność pasożyta i żywiciela oraz ich współzamieszkiwanie tego samego biotopu. W rozdziale zatytułowanym „Chemiczne określenie specyficzności żywicielskiej u robaków płaskich” autorzy omawiają z jednej strony fizykochemiczne tło tego zjawiska w oparciu o badania nad kompozycją chemiczną różnych środowisk życia pasożytów jak jelito kręgowców, przewody żółciowe, naczynia krwionośne

i inne, a także tło ekologiczne tzn. łańcuchy pokarmowe umożliwiające zetknięcie się ze sobą pasożyta i żywiciela potencjalnego. Wychodząc z założenia, iż w kształtowaniu się specyficzności układów pasożyt—żywiciel grają decydującą rolę dwa czynniki — fizjologiczny i ekologiczny, autorzy mocno podkreślają konieczność jednoczesnego prowadzenia i weryfikacji wzajemnej badań eksperymentalnych i terenowych.

W krótkim artykule E. Buedinga zestawione są dane dotyczące mechanizmów fizjologicznego działania pewnych czynników farmakologicznych na *Trematoda*, głównie z rodzaju *Schistosoma*.

Treścią ostatniego rozdziału omawianej książki są cykle rozwojowe oraz fizjologia i biochemia *Mesozoa*, drobnych pasożytów morskich bezkręgowców. Jest to grupa zwierząt bardzo interesująca i mało poznana. Obejmuje ona dwa rzędy *Orthonectidae* i *Dicyemidae*. Autor B. H. McConnaughey zestawia dane o metabolizmie odechowym, odżywianiu się i stosunkach pasożyt—żywiciel u *Dicyemidae* żyjących w tkankach nerki *Cephalopoda*. W podsumowaniu podane są problemy wymagające dalszych badań.

Warto zwrócić uwagę, że materiał omówiony w powyższej książce oparty jest w sumie na 5300 pozycjach literatury światowej. Podając ten krótki przegląd treści książki nie wyczerpujący bogactwa zawartej w niej tematyki, pragnę zwrócić na nią uwagę pracowników naukowych we wszystkich dziedzinach fizjologii, biochemii i zoologii, jak też studentów i nauczycieli. Angielski tekst jest zwięzły i łatwy. Książkę tę uważam za pasjonującą lekturę dla każdego nowoczesnego biologa interesującego się procesami zachodzącymi wewnątrz organizmów zwierzęcych.

Alicja Guttowa

EWOLUCJA ENZYMÓW ALLOSTERYCZNYCH*

Ostatnio przeprowadzono szereg badań ze szczególnym uwzględnieniem zagadnienia allosterii enzymów. Mianowicie badaniami objęto szereg enzymów zarówno *in vitro*, jak i *in vivo*. Zaobserwowano, że w komórkach niektórych drobnoustrojów-mutantów, kilka typów swoistych fermentów utraciło swe właściwości allosteryczne, ponadto — pomimo utrzymania swoistych zdolności katalitycznych, wystąpiły charakterystyczne zmiany w przebiegu procesów przemiany materii komórki.

Wyniki badań biomechanizmu allosterii enzymów *in vivo* porównano z danymi doświadczeń z tzw. efektorami allosterycznymi odpowiednich enzymów.

Badaniami objęto 3 enzymy, biorące udział w biosyntezach dwunukleotydów pirymidynowych, a mianowicie: 1) transkarbamylazę asparaginową oraz porównano jej działanie z 5'-trójfosforanem cytydyny jako ujemnym efektorom; 2) dezaminazę dezoksycytydino-5'-jdnofosforanową; ujemnym efektorom enzymatycznym jest 5'-trójfosforan tymidyny, natomiast dodatnim efektorom — 5'-trójfosforan dezoksycytydyny oraz 3) kinazę tymidynową; jej ujemnym efektorom jest 5'-trójfosforan tymidyny.

Aktywność wyżej wymienionych enzymów przebadano w wyciągach bezkomórkowych, uzyskanych z drobnoustrojów, komórek niższych i wyższych roślin i zwierząt, przy czym w granicach analitycznych możliwości określono wewnątrzkomórkowe stężenie odpowiednich efektorów.

Wykazano, że dezaminaza dezoksycytydino-5'-jdnofosforanowa oraz kinaza tymidynowa, wyosobnione z komórek wszystkich przebadanych ustrojów, mogą być zastąpione przez odpowiednie efekторы w prawie analogicznych stężeniach.

Natomiast w przypadku transkarbamylazy asparaginowej zjawisko to zaobserwowano jedynie w kilku mikroorganizmach. We wszystkich ustrojach wielokomórkowych efekторы transkarbamylazy wywierają swe działanie w odpowiednio zwiększonych stężeniach, przekraczających 10—1000 razy poziom cytydino-5'-trójfosforanu.

W konkluzji autor podkreśla biologiczne znaczenie allosterycznej funkcji niektórych enzymów występujących we wszystkich ustrojach żywych. Wyjątek stanowi transkarbamylaza asparaginowa, której właściwości „kontroli” allosterycznej zaginęły w przebiegu ewolucji ustrojów wielokomórkowych, natomiast utrzymały się jedynie w drobnoustrojach.

Wiktor Janusz Pajor

BIOLOGIA ESTRADIOLU ETYNYLOWEGO**

Estradiol etynylowy, silny czynnik estrogeny, zsyntetyzowano przed przeszło 30 laty (H. H. Inhoffen, W. Logemann, W. Hohlweg i A. Serini, 1938). S. Kamyab, K. Fortherby i S. J. Steele (1969), ze względu na to, że estradiol etynylowy oraz

* A. W. Holldorf — *Zur Evolution allosterischer Enzyme*. Angew. Chemie, 11, 39, 1969.

** S. Kamyab, K. Fortherby, S. J. Steele — *Metabolism of 4-¹⁴C-Ethinyl Oestradiol in Women*. Nature, vol. 221, 5178, 360, 1969.

niektóre jego pochodne (3-metylo-eter) są składnikami pigułek antykoncepcyjnych, przebadali hipotetyczne kierunki metabolizmu tych związków w ustroju kobiety.

Stosując metodę izotopową śledzono wędrowkę hormonu w ustroju (G. Cooley i A. J. Harris; 4-¹⁴C-etynyloestradiol zsyntetyzowany z 4-¹⁴C-estronu i podany dożylnie 2 kobietom oraz dalszym 5 doustnie w postaci kapsułek żelatynowych). Oznaczenie zawartości produktów metabolizmu estradiolu etynylowego w moczu przeprowadzono metodą S. Kamyaby, K. Fotherby'ego i A. I. Klopopera (1968).

Średnie natężenie radioaktywności w badanych próbkach moczu było niższe (28%) w przypadkach doustnego podania hormonu w porównaniu z podaniem dożylnym (41,8%). Fakt ten potwierdza trudności absorpcji syntetycznych estrogenów przez śluzówkę przewodu pokarmowego.

Półokres rozpadu radioaktywnego estradiolu etynylowego wynosi 27 godzin po podaniu doustnym oraz 24 godziny po podaniu dożylnym. Analogiczne wyniki uzyskano również przy użyciu 17 α -etynylo-19-nortestosteronu (S. Kamyab, K. Fotherby i A. I. Klopoper, 1968).

Wysunięta hipoteza wiązań siarczanowych w metabolizmie etynylo-estradiolu nie została doświadczalnie potwierdzona (E. Menini i J. K. Norymberski, 1965).

Metodą wyekstrahowanych próbek moczu wykazano, że metabolizm grup etynylowych zachodzi jedynie w minimalnym stopniu; analogiczne wyniki uzyskano również przy użyciu innych 17- α -etynylo-steroidów (K. Fotherby, S. Kamyab, P. Littleton i A. I. Klopoper, 1966).

Przeprowadzone dotychczas badania metabolizmu etynylo-estradiolu, w szczególności zaś przebieg procesów konwersji niektórych progestynów do związków estrogenicznych i ich biomechanizm, nie zostały definitywnie ustalone.

Wiktor Janusz Pajor

BUDOWA ANTYBIOTYKÓW GRUPY POLIMYKSYNY (CYRKULINY A i B)*

W roku 1949 wyosobniono z hodowli *Bacillus circulans* Q — 19 dwa nowe antybiotyki — cyrkulinę A i B (F. J. Murrey, P. A. Tetraul, O. W. Kaulmann, H. Koffler, D. H. Peterson, i D. R. Colingsworth, 1949; D. H. Peterson i L. N. Reineke, 1949; J. H. Dowling, H. Koffler, H. C. Reitz, D. H. Peterson i P. A. Tetrault, 1952). Jednak ich strukturę ustalono po raz pierwszy dopiero w 1958 r. (H. Koffler i T. Kobayashi: antybiotyki polipeptydowe). Cyrkulina A różni się od odmiany B obecnością reszty metylooktanoilowej, natomiast w odmianie B występuje reszta izooktonoilowa.

Następne badania (T. Suzuki, Y. Kimura i K. Iwadare, 1966 oraz K. Hayashi, Y. Suketa i T. Suzuki, 1968) nie potwierdziły teorii budowy strukturalnej cyrkulin, ustalonej przez H. Kofflera i T. Kobayashi'ego (1958). Na przykład, na podstawie wyników badań przeprowadzonych różnymi metodami (chromatografia wymiennojonowa i papierowa, metody enzymatyczne, hydroliza), wykazano, że w miejsce kwasu 6-metylooktanowego występuje ester metylowy kwasu izooktanowego.

Wyjaśnienie struktury cyrkulin jest kontynuacją prac nad budową antybiotyków serii polimyksyny (T. Suzuki, H. Inouye, K. Fujikawa i Y. Suketa, 1963; T. Suzuki i K. Fujikawa, 1964; K. Fujikawa, Y. Suketa, K. Hayashi i T. Suzuki, 1965; K. Hayashi, Y. Suketa, K. Tsukamoto i T. Suzuki, 1966), które wykazały m.in., że

* K. Hayashi, Y. Suketa, T. Suzuki — *Chemical Structure of Circulin* B. *Experientia*, vol. 24, 7, 656, 1968.

kolistyny A i B oraz właściwe polimyksyny typu B₁ i B₂ względnie D₁ i D₂ różnią się pomiędzy sobą budową łańcuchów bocznych zawierających kwasy tłuszczowe.

Wiktor Janusz Pajor

BIOMOLEKULARNA ZMIENNOŚĆ CZĄSTECZKI PEPSYNY*

Według teorii M. Goluba i E. Picketta (1954) pepsyna wykazuje różną budowę molekularną, w zależności od pH środowiska. Istotnie, H. A. Dieu (1956) wykazał metodą ultrawirówkową, że pepsyna w pH < 5,5 oraz w zakresie pH = 7,0 — 10,0 zachowuje swą homogeniczność, natomiast w zakresie pH = 6,25 — 7,0 uzyskano kilka frakcji o różnych ciężarach cząsteczkowych.

W przeprowadzonych doświadczeniach roztwory pepsyny poddano frakcjonacji oraz filtracji na żelu w zakresie pH = 6,50 — 7,25 (chromatografia, ultrawirówka, elektroforeza). Analizę uzyskanych frakcji białkowych przeprowadzano metodą L. O. H. Lowry'ego, N. J. Rosebrougha i A. L. Farra (1951); białko wzorcowe — albumina bydląt domowego. Aktywność proteolityczną pepsyny oznaczano przy użyciu hemoglobiny (substrat). Spektrofotometria produktów hydrolizy przy długości fali 280 milimikronów.

Przebieg doświadczeń autora potwierdził poprzednio opracowane hipotezy labilności biomolekularnej pepsyny. Poniżej pH = 6,75 cząsteczka pepsyny tworzy jedną molekulę o znacznej czynności enzymatycznej. Poczynając od pH = 6,75 wzwyż zaobserwowano wzrost ciężaru molekularnego przy równoległym spadku swoistej aktywności enzymatycznej. Interesujący jest fakt, że w pH = 6,85 powstają z jednej cząsteczki fermentu dwa nowe związki, z których tylko jeden posiada ślady aktywności biologicznej, drugi natomiast jest zupełnie nieaktywny.

Przy dalszym wzroście pH (od 6,85 — 7,25) następuje progresja procesów konwersji aktywnej postaci enzymu do nieaktywnej, odznaczającej się większym ciężarem cząsteczkowym. Autor przypuszcza, że w tym momencie dochodzi do dimeryzacji aktywnej cząsteczki pepsyny.

Zjawisko polimeryzacji i wystąpienie zmian konformacyjnych zaobserwowano również i w niektórych innych enzymach (K. Kakiuchi, S. Kato, I. Imanishi i T. Isemura, 1964; D. J. Winzor i H. A. Scheraga, 1963; R. A. Cowman i H. E. Swaisgood, 1966).

W konkluzji autor stwierdza, że obecność kilku frakcji molekularnych pepsyny o różnych ciężarach cząsteczkowych należy wytłumaczyć powstaniem zdenaturowanych cząsteczek enzymu.

Z innych badań należy podkreślić fakt zaobserwowania przez H. Edelhoch (1957) deformacji wielkości cząsteczki pepsyny zdenaturowanej działaniem alkaliów. Według O. O. Blumenfelda i G. E. Perlmanna (1961), konformacja cząsteczki pepsyny zachodzi w pH poniżej 5,0.

Natomiast K. Ishii i K. Yasuda (1961) stwierdzili, że miarą aktywności pepsyny jest wzrost ciśnienia osmotycznego.

Wiktor Janusz Pajor

* G. Porcelli — *Molecular Properties of Pepsin as Studied by Gel Filtration*. Experientia, vol. 24, 3, 211, 1968.

ZAGADNIENIE WYSTĘPOWANIA ORGANICZNYCH POŁĄCZEŃ FLUORU W KOMÓRCIE ROŚLINNEJ*

Ostatnio zwrócono uwagę na interesujące z punktu widzenia biologii zagadnienie występowania organicznych związków fluoru w komórkach roślinnych. Ponieważ związki fluoru, odznaczające się znaczną stabilnością powstają w wysokich temperaturach (pokłady geologiczne), przeto uważano biosyntezę związków fluoru w żywej komórce za problematyczne.

„Antyfluorkowy mit” obalił w 1943 r. Marais, odkrywając kwas jednofluorooctowy w postaci soli potasowej w komórkach południowoafrykańskiej rośliny *Dichapetalum cymosum* Hook (z okolic Pretorii). Szczególnie silne właściwości trujące dla wszystkich zwierząt nabywają sezonowo (dwukrotnie w ciągu roku) zwłaszcza liście. *Dichapetalum* jest rośliną szybko rozwijającą się i odrastającą dzięki rozgałęzionemu systemowi korzeniowemu. Toksyczne działanie wyciągów z *Dichapetalum cymosum* przypisuje się trującym, swoistym połączeniom fluoru z węglem o parzystej liczbie atomów węgla w cząsteczce (tzn. o 2, 4, 6 względnie 8 atomach C), natomiast połączenia fluoru z związkami zawierającymi nieparzystą liczbę atomów węgla posiadają stosunkowo słabe właściwości toksyczne.

Według aktualnej dziś hipotezy, występowanie wolnych jonów fluoru jedynie w śladach nie może spowodować zatrucia organizmu.

W roku 1948 Peters ustalił biomechanizm dwukierunkowego działania trujących połączeń fluoru w ustroju człowieka i zwierząt:

1) Fluorooctan wchodzi w miejsce soli naturalnego kwasu octowego w cykl przemian Krebsa i w postaci floroacetylo-koenzymu A poraża etap biosyntezy kwasu alfa-ketoglutarynowego. W zatruciu fluorooctanem wykryto znaczny wzrost zawartości kwasu cytrynowego w nerkach, sercu i mózgu.

2) Fluorooctan biokatalizuje syntezę nowego związku działającego trująco na różne narządy; związek ten zidentyfikowano jako kwas jednofluorocytrynowy, które to połączenie nie ulega dalszym przemianom metabolicznym oraz odbudowie, lecz wchodząc w miejsce kwasu cytrynowego blokuje normalny przebieg cyklu Krebsa (inhibicja akonitazy).

Trujące związki fluoru wykryto również w nasionach *Dichapetalum toxicarium* (z Sierra Leone) oraz *Dichapetalum stuhlmani*. W innych gatunkach *Dichapetalum* (*D. flabellatiflorum*, *D. thonneri*, *D. ruhlandi* i *D. mossambicense*) związki fluoru występują jedynie w ilościach śladowych, nieszkodliwych dla zdrowia.

Związki fluoru wykryto również i w wielu innych gatunkach roślin, na przykład, w liściach *Acacia georginae* z północnej części Queenslandu, w różnych gatunkach traw (w ilości 16 µg/g suchej masy w maju oraz 53 µg/g suchej masy w listopadzie), a zwłaszcza w herbacie indyjskiej (150 µg/g).

Mimo licznych badań prowadzonych w kierunku poznania biochemizmu związków fluoru, nie wyjaśniono całkowicie mechanizmu ich syntez w komórce roślinnej.

Wiktor Janusz Pajor

ZWIĄZKI FLUORU W KRWI CZŁOWIEKA**

Według D. R. Tavesa (1968), w krwi człowieka występują dwa typy związków fluoru: 1) tak zwany „wymienny” oraz 2) „nie wymienny” jon F⁻. Po spopieleniu

* H. P. Krause — *Raetsel um ein Toxin*. Urania, 8, 64, 1968.

** D. R. Taves — *Electrophoretic Mobility of Serum Fluoride*. Nature, vol. 220, 5167, 582, 1968.

białek uzyskano około 80—90% fluorków typu „wymennego”. Autor, stosując metodę wolnoprzepływową elektroforezy kurtynowej, stwierdził skład ilościowy fluoroków zawartych w surowicy krwi człowieka.

Ze względu na minimalne ilości związków fluoru w krwi człowieka należy pobrać do badań znaczniejsze ilości surowicy krwi. Próbkę krwi poddaje się dializie, elektroforezie, następnie wysuszeniu i spopieleniu; zawartość fluorków oznacza się w popiele metodą D. R. Tavesa (1968).

Zawartość fluorków typu „wymennego” można oznaczać bezpośrednio w surowicy. Po wyeliminowaniu z próbki „wymennych” związków fluoru pozostałość poddaje się wysuszeniu i spopieleniu, a następnie oznacza się ilościowo frakcję „niwymenną”.

W ten sposób wykazano, że ogólna zawartość fluoru w krwi człowieka waha się w granicach 0,3 μM .

Nieorganiczne fluorki wiążą się z białkami, w szczególności zaś z albuminami (A. Seppilli, A. Candeli i G. Scassellati-Sforzolini, 1956; C. H. Carlson, W. D. Armstrong i L. Singer, 1960). Zjawisko to jest uchwytne zwłaszcza w przebiegu dializy. Metodami izotopowymi wykazano, że już po upływie jednej godziny dializy około 83% wolnych fluorków ulega związaniu z albuminami osocza.

Autor nie ustalił jednak typu wiązania jonów fluorkowych przez cząsteczkę albuminy poza stwierdzeniem, że wiązanie to jest bardzo skomplikowane. Teoria kowalencji jonu fluorkowego nie znalazła w świetle najnowszych badań swego uzasadnienia.

W myśl powyższego bardziej prawdopodobna wydaje się sugestia, że jony fluorkowe są niejako „podwójnie” związane z białkami: 1) kowalennie z cząsteczkami związków organicznych o małym ciężarze molarnym, a następnie 2) za ich pośrednictwem łączą się z cząsteczką albuminy.

J. Y. Cheng, M. H. Yu, G. W. Miller i G. W. Welkie (1968) wykazali doświadczalnie fakt biosyntez kowalennie związanych fluorków przez rośliny, hodowane na sztucznym podłożu z dodatkiem związków fluoru (wyosobnienie fluorooctanów i fluorocytrynianów z nasion soi).

Wiktor Janusz Pajor

NOWE PRODUKTY FERMENTACJI ALKOHOŁOWEJ I ICH MECHANIZM*

Jednym z ważnych składników zapachowych produktów fermentacji drożdżowej (*Saccharomyces cerevisiae*), destylatów przetworów alkoholowych oraz wielu innych przetworów spożywczych jest dwuacetyl. Biomechanizm powstawania dwuacetylu jest znany już od 1946 r. (H. Suomalainen i L. Jaennes). Jednak dokładniejsze poznanie przebiegu biosyntez dwuacetylu pozostaje dotychczas w sferze dyskusji (H. Suomalainen i T. Linnahalm, 1966; P. T. Magee i H. de Robichon-Szulmajster, 1968; L. F. Chuang i E. B. Collins, 1968), zarówno ze względu na trudności techniczne, jak i niedoskonałość stosowanych metod analitycznych (D. R. Maule, M. A. Pinnegar, A. D. Portno i A. L. Whitear, 1966). Istniejąca m.in. dotychczasowa hipoteza biosyntezy dwuacetylu z acetoiny nie znalazła doświadczalnego potwierdzenia (A. D. Portno, 1966).

H. Suomalainen i P. Ronkainen (1968) przebadali zjawisko powstawania dwuacetylu w przebiegu fermentacji powodowanej nie tylko przez drożdże, lecz także i przez niektóre typy bakterii, w warunkach ściśle anaerobowych, według metody

* H. Suomalainen, P. Ronkainen — *Mechanism of Diacetyl Formation in Yeast Fermentation*. Nature, vol. 220, 5169, 792, 1968.

opracowanej przez G. A. F. Harrisona, W. J. Byrne'go i E. Collinsa (1965). W ten sposób wykazano, że podłoże fermentacyjne (drożdże) zawiera około 4 mg dwuacetylu/l oraz około 0,3 mg 2, 3-pentanedionu/l.

Z licznych hipotez biosyntezy dwuacetylu na uwagę zasługuje hipoteza opracowana przez K. F. Lewisa i S. Weinhouse'a (1968), według której dwuacetyl powstaje z pochodnych kwasu alfa-acetomlekowego. Według badań H. Suomalainena i A. J. A. Keraenena (1967), komórki drożdży syntetyzują różne ketokwasy, które przechodzą następnie z komórek do podłoża fermentacyjnego.

Już O. Krampitz (1948) zwrócił uwagę na syntezę znacznych ilości dwuacetylu z syntetycznego kwasu alfa-acetomlekowego i jego estru etylowego w sztucznym środowisku fermentacyjnym. Obliczono, że zawartość dwuacetylu nie przekracza 4% ogólnej ilości kwasu acetomlekowego.

Według pozostałych hipotez (H. Holzer i K. Beaucamp, 1961 oraz H. Holzer, F. da Fonseca-Wollheim, G. Kohlhaw i Ch. W. Woenckhaus, 1962), opracowanych na podstawie badań izotopowych, w obecności dekarboksylazy pirogronianowej, kwas pirogronowy ulega kolejnym przemianom na tzw. „aktywny pirogronian”, następnie na „aktywny acetaldehyd”; ze związku tego powstaje acetoina w obecności dekarboksylazy acetaldehydowej oraz systemu swoistych oksydaz w mitochondriach komórek drożdży. W kolejnym etapie biosyntezy powstaje kwas alfa-acetomlekowy oraz acetylo-CoA.

Badania G. L. Carlsona i G. M. Browna (1961) sugerują, że tzw. „aktywny acetaldehyd” (hydroksyetylotiaminopirofosforan), związek wykryty w komórkach drożdży i kilku mikroorganizmach, jest uważany za dawcę acetaldehydu.

Aktywatorem biosyntezy dwuacetylu w obecności dekarboksylazy pirogronianowej jest dodatek acetylo-CoA (J. Ullrich, J. H. Wittorf i J. C. Gubler, 1966; H. Suomalainen i P. Ronkainen, 1968). Również badania R. A. Speckmana i E. B. Collinsa (1968) wykazały, że acetylo-CoA odgrywa rolę prekursora aktywizującego procesy biosyntezy dwuacetylu w środowisku zawierającym wyciągi z *Streptococcus diacetylactis* i *Leuconostoc citrivorum*; analogiczne zjawisko stwierdzili również L. F. Chuang i E. B. Collins w odniesieniu do innych gatunków drobnoustrojów.

Inhibitorem biosyntezy dwuacetylu z kwasu acetomlekowego jest walina na drodze inhibicji swoistej syntetazy (P. T. Magee i H. de Robichon-Szulmajster, 1968).

Wiktor Janusz Pajor

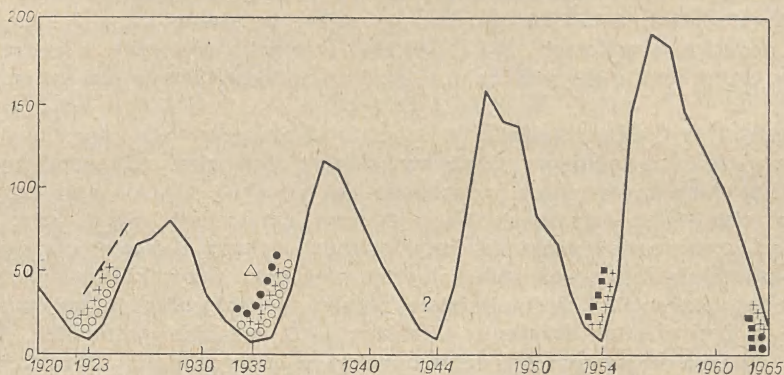
WPLYW CYKLICZNYCH ZMIAN AKTYWNOŚCI SŁOŃCA NA NASILANIE SIĘ CHOROÓB PASOŻYTNICZYCH*

W literaturze parazytologicznej notowane są przypadki masowej śmierci bezkręgowców i kręgowców spowodowane przez niezwykle silne zarażenie pasożytami. Zjawiska te wywołują zrozumiałe zainteresowanie parazytologów i pobudzają do ich wyjaśnienia. Dość oryginalną taką próbę podejmuje Szidat w omawianej publikacji. Autor stara się wykazać istnienie związków między cyklicznymi zmianami aktywności słońca (wyrażającej się w występowaniu plam na słońcu) a nasileniem się chorób pasożytniczych, prowadzących do wyraźnego zmniejszenia liczebności populacji zwierzęcych.

Nie znane są dotychczas przyczyny pojawienia się plam na słońcu; zaobserwowano natomiast, że względna liczba tych plam zmienia się rytmicznie, i obliczono,

* Szidat L. — *Über die Beziehungen zwischen Sonnenflecken-Zyklen und parasitär bedingten Massensterben von Wirbellosen und Wirbeltieren*, Z. f. Parasitenkunde 30, 1968, 1—17.

że pełny cykl wynosi $11,11 \pm 0,0038$ roku, przy czym minimum przypada w 3 a maksimum w 8 roku cyklu (krzywa ilustrująca te zmiany przedstawiona jest na rys. 1). W okresie maksimum obserwuje się wzmożoną energię promieniowania



Rys. 1. Krzywa względnej liczby plam na słońcu w latach 1920—1965 z zaznaczeniem przypadków masowej śmierci ryb i ptaków wywołanej przez różne gatunki pasożytów

○ — zarażenie kur przez *Prosthogonimus pellicidus* v. Linst., + — śnięcie ryb wywołane przez *Diplostomum spathaceum* Rud. i *Austrodiplostomum mordax* Szidat., — masowa śmierć mew zarażonych przywrami z rodzaju *Cotylurus*, △ — zarażenie młodych bocianów przez *Chaunocephalus ferox* Rud. i *Tylodelphys excavata* Rud., ! — lata nasilenia choroby motylczej wywołanej przez *Fasciola hepatica* Rud., — lata ciężkich przypadków dermatitis wywołanej przez furkocerkarie przywr z rodzaju *Trichobilharzia*

i można się spodziewać, że będzie to miało wpływ na zjawiska ziemskie. Najbardziej znane są zakłócenia pola magnetycznego ziemi, zakłócenia odbioru radiowego. W dziedzinie biologii przytaczane są jako przykłady (oparte raczej na przypuszczeniach) występujące nagle choroby, szczególnie zaburzenia nerwowe, epidemie dżumy, cholery i inne. Są jednak fakty, które można pewnie wiązać ze zmianami aktywności słońca — np. sytuacja atmosferyczna. W okresie maksimum obserwuje się zwiększenie opadów, silne zachmurzenie i obniżenie średniej temperatury rocznej o około $0,3^{\circ}\text{C}$. W okresie minimum (lata spokojnego słońca) obserwuje się przeciwnie suszę, czyste niebo i podwyższenie średniej temperatury rocznej o około $0,4^{\circ}\text{C}$. Bezpośredni wpływ zmian cyklicznych na organizmy żywe można obserwować na przyrostach rocznych roślin drzewiastych. Ich związek z krzywą stanu pogody (która może być w stosunku do krzywej zmian aktywności słońca nieco przesunięta w czasie) jest bardzo wyraźny. W wilgotnych latach maksimum przy podwyższonym poziomie wód gruntowych i tym samym w lepszych warunkach pokarmowych przyrost jest większy niż w suchych latach przypadających na minimum aktywności słońca.

Wszystkie omówione wyżej zjawiska nasilają się w latach wzmożonej aktywności słońca. Przeciwnie do tego mają się wspomniane na wstępie przypadki masowych chorób pasożytniczych. Podsumowując wyniki 40-letnich badań własnych oraz zestawiając dane z literatury autor stwierdził, że wszystkie te przypadki miały miejsce w okresie minimum (rys. 1). Autor przytacza tu silne zarażenie kur przez *Prosthogonimus pellucidus* (w latach 1921—1925 i 1933—1935), masowe śnięcie ryb *Acerina cernua* i *Osmerus eperlanus* spowodowane przez metacerkarie *Diplostomum spathaceum* (1923—1926) oraz śnięcie *Basilichthys microlepidotus* wywołane

przez metacerkarie *Austrodiplostomum mordax* (1933 i 1964). Dalej masowa śmierć *Sterna hirundo* i *S. paradisea* na skutek silnego zarażenia przez *Cotylurus variegatus* oraz *Alca torda* przez *C. platycephalus* (1934/1935). *Chaunocephalus ferox* i *Tylodelphys excavata* spowodowały śmierć wielu bocianów *Ciconia ciconia* w 1934 r. W latach 1925/1926 obserwowano silne zarażenie krów i owiec przez *Fasciola hepatica*, a w latach 1955 i 1964/1965 wystąpiło niezwykle silne zarażenie ślimaków cercariami z grupy Bilharzia, które były niebezpieczne dla kąpiących się ludzi.

Koncentracja tych przypadków w latach spokojnego słońca daje się, zdaniem autora, wyjaśnić następująco: jeżeli związana z tym okresem susza wypadnie w okresie wiosennym wszystkie drobne zbiorniki wyschną, a znajdujące się w nich zwierzęta giną. Tym samym żerujące w tych zbiornikach płazy, gady, ptaki i ssaki zmuszone są do szukania innych źródeł pokarmu. Następuje stopniowe nagromadzanie się żerujących zwierząt przy większych zbiornikach wodnych. Rezultatem tej koncentracji jest silniejsze zapełnianie zbiornika jajami pasożytów i następnie bardzo silne zarażenie ślimaków — I żywicieli pośrednich. Wycho-dzące ze ślimaka jeszcze w tym samym roku cercarie zarażają II żywicieli pośrednich (głównie ryby i płazy), które często giną na skutek nadmiernej ilości metacerkarii. Takie martwe lub mrące zwierzęta są zjadane przez ptaki lub ssaki, wewnątrz których rozwijają się masowo pasożyty, rozsiewające olbrzymie ilości jaj, i powodujące przeważnie śmierć żywiciela. W rezultacie po dwóch, najdalej trzech latach środowisko jest tak zarażone, że dochodzi do 100% zarażenia ślimaków. Skutkiem tego jest masowe wymieranie ślimaków, które przerywa cykl rozwojowy pasożytów. W tym czasie słońce dochodzi do maksimum swojej działalności, średnie temperatury obniżają się, wody gruntowe się podnoszą, wypełniają się wyschnięte drobne zbiorniki, zwiększa się liczba żywicieli ostatecznych i pośrednich okresowo mniej niepokojonych przez pasożyty, które po przerwaniu cyklu rozwojowego nie są tak groźne. Wszystko wraca do normalnego stanu aby za chwilę, w okresie suszy przypadającej na następne minimum aktywności słońca zacząć się od nowa.

Na uwagę zasługuje jeszcze fakt, że nasilenie chorób wywoływanych przez pasożyty, w cyklu rozwojowym których nie występuje żywiciel pośredni żyjący w wodzie, przypada na okresy maksimum aktywności słońca.

Katarzyna Niewiadomska

PRACE ZAKŁADÓW I INSTYTUTÓW NAUKOWYCH

GLÓWNE KIERUNKI BADAŃ POLSKIEJ SEKCJI PRODUKTYWNOŚCI EKOSYSTEMÓW MORSKICH MPB NA TLE KIERUNKÓW BADAŃ INNYCH KRAJÓW

W programie polskiej Sekcji Produktivności Ekosystemów Morskich można wyróżnić następujące kierunki badań. Przypominam, że badania w ramach MPB są w naszej Sekcji prowadzone tylko na Bałtyku.

1. Badanie środowiska, temperatura, zasolenie, zawartość tlenu, stężenie podstawowych kationów soli, własności optyczne, pochłanianie promieniowania jonizującego, aktywność promieniotwórcza osadów dennych, warunki mieszania się wód w Bałtyku, stan morza i fale martwe. Oddziaływanie wlewów Morza Północnego na warunki hydrologiczne i na żyzność Bałtyku, substancje biogeniczne — fosforowe i azotowe. Prądy.

2. Produkcja pierwotna metodą ^{14}C oraz chlorofilową. Przy tych badaniach oznacza się pH, alkaliczność wody oraz przenikanie światła.

3. Destrukcyjne działanie bakterii na błonnik.

4. Fizjologia organizmów morskich w zakresie endokrynologii oraz nad hormonem hamującym dojrzewanie jajników u krabika *Rhitropanopeus harrisi*.

5. Ilościowe badania nad fitoplanktonem. Rozmieszczenie pionowe oraz poziome. Sezonowość. Wpływ Morza Północnego.

6. Zooplankton — jego ilościowe występowanie i rozmieszczenie. Nadto ichtioplankton, jego ilościowe występowanie i rozmieszczenie.

7. Zoobentos — jego ilościowe występowanie i rozmieszczenie oraz ekologia.

8. Badania doświadczalne nad hodowlą larw *Decapoda* oraz fenologią organizmów porastających przedmioty podwodne.

9. Badania nad składem i dynamiką stad rybnych oraz ich stanem ilościowym.

10. Badania nad nakładem połowowym przy połowach kutrami na Bałtyku.

Zapoznano się z 19 programami sekcji morskiej krajów rozmieszczonych w różnych częściach kuli ziemskiej, a więc prowadzących badania na różnych morzach czy też oceanach. Uderzającą rzeczą jest, że niektóre kraje, mające swobodny dostęp do morza, oraz dobrze rozwinięte rybołówstwo morskie, albo nie uwzględniły jeszcze w swoich, dostępnych mi programach badań sekcji morskiej (Belgia) albo też zamierzają te badania prowadzić w bardzo wąskim zakresie. Na przykład Włochy podejmują badania w bardzo skromnym zakresie: biologia i połowy planktonu, produkcja pierwotna, zawiesiny w wodzie morskiej oraz fizyczne i chemiczne właściwości wody.

O wiele bogatszy program przedstawiono z Francji. Można w nim znaleźć wiele elementów polskiego programu, ale jakby głębiej sprecyzowanych. Wiele w nich prac metodycznych, jak udoskonalenie metody z ^{14}C , nowe metody określenia biomasy. Francuzi ujmują swoje zagadnienia wg dwóch grup, mających różne aspekty. W jednej mówi się o pelagialu i faunie dennej, w drugiej o produkcji pierwotnej i wtórnej. Konspekt każdego problemu jest omówiony bardzo szeroko i ma jasno sprecyzowane kierunki, np.:

- a) rozmieszczenie produkcji w pelagialu,
- b) spasanie produkcji pierwotnej przez organizmy roślinożerne,
- c) przechodzenie energii z jednego szczebla na następny,
- d) rola martwej materii organicznej.

W zakresie bentosu Francuzi, jakby idąc po myśli prof. Bacescu z Rumunii, agitującego w Moskwie na II Międzynarodowym Kongresie Oceanografów, zajmują się mikrobentosem jako pierwszym i wtórnym ogniwem łańcucha odżywczego. Ciekawe jest również postawienie zagadnienia „Struktury łańcuchów odżywczych”.

W przeciwieństwie do naszych badań, które są ograniczone tylko do badań jednego środowiska — Bałtyku, badania francuskie są zamierzone do strefy przybrzeżnej Francji przy La Rochelle oraz na południe od Madagaskaru. Strefa przybrzeżna jest głównym obszarem badań, gdzie łatwo można eksperymentować i obserwować.

Na ogół można stwierdzić, że tematyka francuska jest bardzo różnorodna i bardzo wnikliwa, oparta na doświadczeniach.

Bardzo szeroko ujęty jest program ZSRR. Jest tu zapowiedź badań na Atlantyku, Pacyfiku, Oceanie Indyjskim i przy Antarktydzie. Ma to być materiał porównawczy z różnych stref klimatycznych. Badania nie będą ograniczone tylko do strefy przybrzeżnej, ale obejmować będą wody otwarte.

Program rosyjski jest bardzo szczegółowy. Jest on jakby wykładem albo podręcznikiem wskazującym co trzeba badać, żeby wszelkie zagadnienia z zakresu oceanografii, biologii morza, ekologii i produkcji można poruszyć. Wskazane jest logiczne powiązanie wszelkich ogniw w jedną całość, wzajemne stosunki, a także wszelkie zagadnienia biochemiczne oraz produkcję takich substancji jak witaminy, hormony, antybiotyki, toksyny itd. Rola poszczególnych gatunków i ich masy oraz poziomy troficzne. Nie sposób wymienić wszystkich zagadnień, które obejmuje program. Realizacja tak bogatego programu mogłaby doprowadzić do bardzo dobrego poznania wszelkich tajników mórz i oceanów. Na 10 stronach maszynopisu, które można uważać za równoznaczne co najmniej z 20 stronami naszego maszynopisu, przedstawiono nie tylko program badań, ale nawet fazy badań. Szczegółów programu nie sposób przedstawić w krótkim opracowaniu, jakim jest niniejsze omówienie. Nasz program na tym tle wygląda bardzo skąpo, ale nie dysponujemy takimi środkami, jakimi dysponuje Związek Radziecki.

Podobnie szeroki program badań ma W. Brytania. Szeroki pod względem ilości i wielkości rejonów badań jak i ich rozmieszczenia na kuli ziemskiej. Obok różnych rejonów wód wokół wysp brytyjskich jest również północny Atlantyk oraz strefa umiarkowana i Morze Arabskie. Tematów wysuniętych do badań jest kilkadziesiąt. Na wstępie może warto zaznaczyć, że duży nacisk kładzie się na metody badań, a zwłaszcza projektuje się nową aparaturę do pobierania prób planktonu zwierzęcego.

Obiektami badań będzie fizyczne środowisko, jak i najrozmaitsze grupy organizmów od najmniejszych do największych, a więc bakterie, fito oraz zooplankton, jak również fito i zoobentos, ich sezonowość, ryby i ich larwy, a nawet wieloryby. Badania będą dotyczyły wszelkich momentów biologii poszczególnych grup, niekiedy konkretnych gatunków jak w przypadku ryb (śledź, gładzica). Będą również badane produkcje na poszczególnych poziomach troficznych jak również przepływ energii przez te poziomy. Odżywianie się najrozmaitszych grup zwierzęcych ze zwróceniem uwagi na łańcuchy pokarmowe.

Z zagadnień ogólnych — biochemia środowiska i organizmów, oraz ich fizjologia. Badania doświadczone, w tym nad śmiertelnością stadiów larwalnych gładzicy i śledzia. Eksperymentalna hodowla organizmów oraz hodowla gładzicy w wylęgarniach, celem uchwycenia przeżywalności larw, żywienia ich do pewnego stadium, kiedy narybek łatwiej da sobie radę w środowisku. Te badania hodowlane są zakrojone na wielką skalę, z wyraźną tendencją do gospodarowania w morzu. Jakkolwiek instytucje naukowe, bardzo liczne zresztą, zajmują się wodami otwartymi, duży nacisk w badaniach kładzie się na rejon przybrzeżne, na możliwości

hodowlane w tym pasie wód jak również na wpływ pływów na biologię żyjących tu organizmów.

Program badań W. Brytanii jest bardzo bogaty, szczegółowo przedstawiony. Dla każdego zagadnienia jest podany rejon oraz instytucja, która będzie w nim prowadziła badania. Podano również metody badań. Jest to prawdopodobnie najlepiej opracowany program.

W programie badań Stanów Zjednoczonych, obok stałych elementów środowiska, jak temperatura, zasolenie i przy ich pomocy identyfikacja mas wodnych. Wiele zagadnień typowo ekologicznych jak wyosobnienie czynników i mechanizmów wpływających na produkcję morza. Zdefiniowanie związku zachodzącego między cechami środowiska a rozmieszczeniem organizmów. Stąd też zagadnienia biogeograficzne. Zagadnienie fotosyntezy, przemiana energii w komórkach i wpływ czynników środowiska na procesy wymiany energii.

Amerykanie prowadzą badania wzdłuż swoich brzegów od strony Atlantyku, Zatoki Meksykańskiej oraz od Pacyfiku. Również przy Hawajach jako części składowej USA. Amerykanie kładą duży nacisk na badania rejonów przyujściowych, uwzględniając problem zanieczyszczeń wód substancjami trującymi, jako skutków gospodarki ludzkiej oraz wpływu zanieczyszczeń na biocenozę tu żyjącą.

Sporo miejsca w badaniach USA jest poświęcone łososiowi i innym rybom zwłaszcza dennym, gdzie wpływ człowieka jest najsilniejszy i gdzie szuka się dróg gospodarowania zasobami przy uwzględnieniu sprzyjających i hamujących czynników środowiska.

Dużą pozycję w planie badań Amerykanów zajmują użytkowe bezkręgowce — krab błękitny, krab królewski, krewetki, których rola w produkcji użytkowej dla człowieka jest duża. Konieczność poznania ich biologii i czynników niszczących spowodowały rozciągnięcie badań nie tylko na żywe organizmy. W tok badań będą też włączone metody szacowania zasobów skorupiaków użytkowych.

W programie Stanów Zjednoczonych znalazły miejsce nie tylko badania żywych organizmów, ale również przetwory z nich produkowane. Znalazły się one tu w postaci mączki rybnej czy koncentratów białkowych. Dalej będą badane przemiany zachodzące w rybie z powodu oddziaływania składników chemicznych ryby na siebie w czasie składowania ryb, konserwacja przetworów rybnych itd.

Amerykanie widzą w swoim programie badań konieczność współpracy ze Związkiem Radzieckim oraz Japonią. Żeby więc mieć obraz zagadnień opracowywanych w północnym Pacyfiku należy jeszcze podać co planują Japończycy.

Dużo uwagi poświęca się w Japonii biocenozom strefy litoralnej. Badania dotyczą wodorostów osiadłych, które służą do badań nad fotosyntezą u różnych gatunków oraz nad zależnością wielkości produkcji od składu gatunkowego zespołów wodorostów. Drugą część badań nad roślinnością stanowią badania fitoplanktonu, którego produkcja będzie mierzona różnymi metodami, a w tym i przy pomocy ^{14}C .

Zooplankton będzie badany pod kątem zawartości podstawowych pierwiastków substancji organicznych C, N i P u dominujących gatunków. Równolegle będą prowadzone badania nad biologią pozostałych grup organizmów.

U bentosu będzie badany proces oddychania, żerowania, biologia gatunków, zespoły i metabolizm u kluczowych gatunków żyjących w strefie pływów.

Do nektonu czyli ryb będą zastosowane badania biostatystyczne dla oceny wielkości populacji oraz badania biologii poszczególnych gatunków.

W zakresie mikrobiologii badania nad ilościowymi oszacowaniami bakterii i ich aktywnością w rozkładzie substancji organicznych. Specjalna uwaga jest poświęcona metabolizmowi bakterii nitryfikacyjnych.

W abiotycznym środowisku szukania metod i próby pomiaru rozpuszczonych substancji organicznych.

Jednym z ważnych w Japonii, zresztą nie tylko w Japonii, problemów jest rola wodorostów w pokarmie człowieka i w przemysłach. Zwiększenie produkcji wodorostów jest więc zagadnieniem czołowym. Stąd próby hodowli wodorostów pod opieką człowieka.

Ważny jeszcze jeden program, przykład z drugiej półkuli. Program południowej Afryki. Wody tego rejonu należą do Oceanu Indyjskiego i Atlantyku. Program badań mieści się w 56 tematach, które są ujęte w grupy:

Fitoplankton, jego rozmieszczenie i produkcja — jako produkcja pierwotna z metodą ^{14}C . Systematyka i rozmieszczenie wodorostów osiadłych.

Zooplankton — systematyka i rozmieszczenie różnych grup. Promieniotwórczość i biologia. To samo dotyczy bentosu. Systematyka i biologia ryb, wielorybów, fok, delfinów i ptaków. Mikrobiologiczne badania rejonów zanieczyszczonych.

Plankton i produkcja w ujściach rzecznych. Dynamika populacji ryb przemysłowych oraz innych zasobów. Ich fluktuacja.

Wybrałem kilka przykładów tzw. potęg morskich w badaniach. Przejrzałem szereg innych programów. Byłem ciekaw jak przedstawiają się programy badań naszych sąsiadów na Bałtyku. Nie wszystkie programy w Bałtyku miałem do dyspozycji, a nie u wszystkich, które przeglądałem znalazłem odnośniki do Bałtyku. Jedynie w programie fińskim znalazłem program na Bałtyk, ale w znacznie skromniejszym zakresie niż zawiera to nasz, polski program. Skład i rozmieszczenie bentosu, zmiany w produkcji biomasy. Ilościowe badania nad fito i zooplanktonem z uwzględnieniem produkcji pierwotnej. To wszystko i to na wybranych obszarach.

Jak z tego przeglądu wynika, biorąc program w skali światowej, jest on bardzo obszerny i wielokierunkowy. Obejmuje wszystkie grupy organizmów od bakterii do wielorybków.

Duży nacisk położono na strefę przybrzeżną i przyujściową, w której uwzględniono wpływ zanieczyszczeń na stosunki biocenotyczne. Badania obejmują wszelkie grupy ekologiczne, fitoplanktonu i fitobentos, zooplankton i zoobentos, jak również nekton. Zagadnienia produkcyjne — produkcji pierwotnej i produkcji wtórnej. Szacowanie zapasów morza, zwłaszcza ryb.

Jak na tym tle wyglądają nasze badania. Skromnie, ale nie najgorzej. W moich 10 punktach wymienionych na wstępie jest niemal wszystko to co częstokroć jest szeroko omówione w innych programach, w których bardzo często to co u nas jest ujęte w jednym zdaniu jest rozdrobnione na kilka tematów, które częstokroć kryją się w naszym ogólnikowym ujęciu. Próbowałem dla porównania ująć wszystkie tematy we wspólną tabelę, dając zbliżone tematy do jednej grupy. Nie bardzo można było tego dokonać ze względu na specyfikę tematów. Duża zaś tabela traci sens.

Jakkolwiek w wielu przypadkach mówi się np. o bakteriach, nie mówi, która grupa będzie opracowywana. W sumie porównanie programu jest dość trudne, jakkolwiek wiadomo, że cel wszystkich badań jest jeden — produktywność, tylko różne podejście, a często robione przy pomocy innych obiektów.

W naszych badaniach, oprócz tego podstawowego problemu jakim jest biologia, ekologia oraz produktywność jest jedno zagadnienie, które mówi o destrukcji substancji organicznej i o odzysku tego co zostało związane w związki organiczne. Jest to rozkład błonnika, którego końcowym efektem jest odzyskanie CO_2 .

Trudno dziś powiedzieć, do czego dojdziemy w naszych badaniach nad produktywnością morza i jakimi drogami pójdziemy by osiągnąć cel. Dzisiaj można tylko powiedzieć, że te elementy, które opracowujemy na pewno się na to złożą.

NAUKI BIOLOGICZNE W AKADEMII NAUK LITEWSKIEJ SRR

Przebywając na Litwie w kwietniu 1969 r. jako gość Instytutu Zoologii i Parazytologii Akademii Nauk Litewskiej SRR, dzięki ogromnej uprzejmości Sekretarza Wydziału Nauk Chemiczno-Technologicznych i Biologicznych prof. dr V. Girdziauskasa miałem możliwość zapoznać się ogólnie z niektórymi pracami instytutów biologicznych tego Wydziału.

Instytut Botaniki powstały w 1959 r. zajmuje się inwentaryzacją flory oraz badaniem roślinności Litwy. Opracowana została mapa roślinności Litwy w skali 1:100.000, w toku opracowania jest 6-tomowa „Flora Litewskiej SSR”. Wiele uwagi poświęca się roślinom uprawnym, ich szkodnikom roślinnym, a także roślinom leczniczym. Opracowano kilka zaleceń praktycznych dla sadownictwa. Instytut zajmuje się również problemami fizjologii roślin. Badano wpływ witamin, mikroelementów oraz fitoncydów i herbicydów na gromadzenie się węglowodanów w niektórych roślinach. Zwraca uwagę silne powiązanie działalności pracowników Instytutu (blisko 200 osób) z potrzebami praktyki rolniczej.

Instytut Biochemii powstał dopiero w 1966 r. i koncentruje swoją uwagę na głównych problemach biologii molekularnej. Bada się m.in. substancje biologicznie czynne oraz transformację fagów. Opracowano (i opatentowano) m.in. preparat o właściwościach przeciwnowotworowych.

Instytut Zoologii i Parazytologii zatrudnia łącznie ponad 240 osób, w tym 118 pracowników naukowych, a wśród nich 65 kandydatów nauk. Położony jest za miastem w pięknej okolicy, ale w starych, zabytkowych gmachach. Obecnie właśnie przeprowadza się częściowo do nowozbudowanych pomieszczeń. Instytutem kieruje prof. P. Zajanczkauskas (entomolog). Jego zastępcą jest prof. T. Cechajew.

Dział kręgowców tego instytutu zajmuje się m.in. ekologią populacyjną na modelach ptaków, saren i myszy. Prowadzi ożywioną wymianę informacji z Zakładem Ekologii PAN. Dział zoologii bezkręgowców obejmuje kilka grup roboczych, jak fauny glebowej oraz — w ramach entomologii — walki biologicznej ze szkodnikami, informacji u owadów. Sektor ichtiologii obejmuje laboratorium ichtiologii oraz pracownię podstaw gospodarki rybnej. Działa stała stacja ichtiologiczna w Rusnie oraz stacja „jezioroznawstwa” w Metelan. Odrębna stacja hydrobiologiczna i ornitologiczna działa w Wentes-Vagas. Działa 7 grup roboczych, zajmujących się problemami toksykologii hydrobiontów, dynamiką ich liczebności, zasobami ryb oraz organizmów pokarmowych, aklimatyzacji ryb oraz gospodarczo ważnych bezkręgowców, łańcuchami pokarmowymi na różnych poziomach troficznych w 4 jeziorach o różnych warunkach termicznych.

Dział fizjologii zwierząt zajmuje się problemami endokrynologii, mechanizmami adaptacji zwierząt w aspekcie ewolucyjnym oraz w oparciu o dane endokrynologii. Jako rozpowszechniony model badań służą kaczki.

Dział parazytologii ze względu na zainteresowania autora tej notatki był w spotkaniach z jego pracownikami dokładniej omówiony. Zakład, którym kieruje A. Medzevicius zatrudnia 34 pracowników, w tym 20 pracowników naukowych, wśród których połowę stanowią samodzielni pracownicy naukowo-badawczy. Z Zakładem współpracuje nadto prof. M. Babianskas, który obecnie poświęca się głównie immunologii, pracując w innych instytucjach oraz prof. S. Biziulevicius, równocześnie kierujący katedrą historii medycyny na Uniwersytecie w Wilnie.

Zakład jako całość bierze udział w opracowywaniu problemu „Podstawy biologiczne opanowania, rekonstrukcji oraz ochrony świata zwierzęcego”, który jest koordynowany przez AN ZSRR. W ramach problematyki badawczej Zakładu opracowuje się pięć podstawowych tematów, które z kolei obejmują „pytania”, bądź raczej — w przekładzie na naszą terminologię — zadania. Tematy są wieloletnie, zadania obejmują raczej jeden rok pracy i bądź są kontynuowane, bądź zastępo-

wane przez nowe, np. rozwiązywane na innym modelu, innymi metodami. Temat pierwszy: „Badania nad aktywnością fermentów, reaktywnością immunologiczną oraz metodami stymulowania procesów rehabilitacyjnych przy pasożytach” — realizowany jest głównie na modelu trichocefalozji prosiąt, echinostomatozy kaczek oraz doświadczalnej fasciolozji owiec. Stosowane są metody biochemiczne, immunologiczne, hematologiczne oraz histopatologiczne. Temat drugi obejmuje badania ekologiczno-parazytologiczne nad ptakami i sarnami. Badana jest w aspekcie ekologicznym rola dzikiego ptactwa w rozprzestrzenianiu helmintów wśród drobiu na fermach hodowlanych. Trzeci temat to „Rola wilgoci, temperatury oraz właściwości gleby w kształtowaniu biocenoz nicieni należących do *Tylenchida*”. W obrębie tego tematu jako osobne zadanie traktuje się m.in. wpływ płodozmianu na fitonematodozy oraz wpływ niektórych nicieni na substancje wzrostowe ogórków. Przewiduje się dalsze rozwinięcie badań fitohelmintologicznych, a także nad grzybami drapieżnymi w stosunku do nicieni. „Badania nad patogenizacją balantidiozy i lambliozy człowieka oraz kokcydiozy ptaków” — wyodrębnione są jako temat czwarty i prowadzone są w aspekcie biochemicznym, immunologicznym oraz biologicznym.

Ostatni, piąty temat: „Badania nad epidemiologią i epizoocjologią trichinellozy na Litwie” opiera się m.in. na eksperymentalnych metodach immunologicznych i serologicznych.

Zakład wykonuje pewne świadczenia dla praktyki w postaci np. wyjazdów pracowników w teren celem udzielania konsultacji i ekspertyz, wydawania ulotek informujących o metodach walki z helmintozami itp.

Jak widać z powyższych krótkich uwag, zoologowie i parazytologowie litewscy skierowują swe prace w sposób celowy na problemy, których rozwiązanie służyć może — poza celami poznawczymi — realizacji bieżących zadań gospodarczych. Stosują przy tym nowoczesne metody, łącząc je umiejętnie z tradycyjnymi wymaganiami stawianymi pracom tego typu i wykazując wielkie zaangażowanie osobiste.

Nie udało mi się bliżej zapoznać ze sprawami ochrony przyrody na Litwie, którym poświęca się tam bardzo wiele uwagi. Mogą jednak o nich w pewnym stopniu świadczyć dwa ofiarowane mi dzieła. Oba są wynikiem wszechstronnych kompleksowych badań. Jedno jest poświęcone zalewowi Kurońskiemu (Kuresin Mares, itogi kompleksnego issledowania, AN LSRR, 1959, str. 546). Obejmuje ono rozdziały poświęcone geologicznym i fizyczno-geograficznym warunkom zalewu, podstawom jego hydrologii, charakterystyce hydrochemicznej, przeglądowi flory i roślinności, fitoplanktonowi i jego dynamice sezonowej, zooplanktonowi, ichtiofaunie oraz zasobom rybnym, pokarmowi narybku, odżywianiu się ryb bentosofagów oraz dynamice parazytofauny ryb w zależności od ich wieku. Imponujące to dzieło zaopatrzone jest w indeks nazw geograficznych zalewu w językach rosyjskim, litewskim i niemieckim.

Drugie opracowanie poświęcone jest rezerwatowi jeziorno-bagiennemu Zuwintas (Zapovednik Zuwintas, AN LSRR, Instit. Zool. i Parasit. Komitet po ochranie prirody pri Sowietie Ministrow Litowskoj SSR, 1968, str. 397). Większe rozdziały dzieła omawiają warunki geologiczne oraz fizyczno-geograficzne, florę i roślinność jeziora i bagna, hydrochemiczne warunki jeziora oraz faunę jeziora i jego okolicy. W ostatnim dziale uderza wszechstronność opracowania, które obejmuje ryby, ektopasożyty ptaków, helmintofaunę ptaków, pierścienice oraz larwy owadów, pajaki, roztocze, *Odonata*, *Tenthredinoidea*, *Megalodontoidea* (*Hymenoptera*), *Hemiptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Pisces*, *Amphibia*, *Aves*, *Mammalia*. Dzieło zaopatrzone jest w wykaz toponimiczny oraz bibliografię prac poświęconych rezerwatowi obejmującą 157 pozycji. Oba opracowania świadczą nie tylko o wielkiej dbałości biologów litewskich o przyrodę ojczystą, ale też o umiejętności organizowania szeroko zakrojonych prac kompleksowych. Gdybym zakończył tę no-

tatkę tradycyjnym podkreśleniem gościnności gospodarzy litewskich, czułbym się zawstydzony, tak bardzo jej szablonowa treść odbiegałaby od tego dobrego i miłego, co mnie, jako przedstawiciela biologów polskich, spotkało ze strony wszystkich kolegów z Akademii Nauk Litewskiej SRR.

Włodzimierz Michajłow

ZEBRANIE KOMISJI DO SPRAW ROZWOJU BIOLOGII MOLEKULARNEJ

W dniu 30 maja 1969 r. odbyło się w Wydziale II PAN drugie posiedzenie Komisji do spraw rozwoju biologii molekularnej powołanej przez Sekretariat Naukowy PAN w dniu 31 stycznia 1969 r. W posiedzeniu wzięli udział: prof. dr W. Gajewski — przewodniczący komisji, prof. dr P. Szafrąński — sekretarz komisji oraz członkowie: profesorowie I. Chmielewska, A. Horst, K. Ostrowski, Sz. Pieniżek, D. Shugar, M. Wiewiórowski. Obecny był Sekretarz Wydziału Nauk Biologicznych PAN — prof. dr Wł. Michajłow.

Tematem obrad była dyskusja nad materiałami opracowanymi przez profesorów T. Baranowskiego, I. Chmielewską, A. Horsta, T. M. Lachowicza, P. Szafrąńskiego, T. Ruebenbauera i M. Wiewiórowskiego. Na podstawie przedstawionych materiałów i dyskusji opracowany zostanie dokument, zawierający wnioski dotyczące zabezpieczenia rozwoju biologii molekularnej w Polsce, który przedstawiony będzie Sekretarzowi Naukowemu PAN. W dyskusji zabierali głos wszyscy obecni.

Podkreślono, że obecny rewolucyjny postęp nauk biologicznych i związane z tym zastosowania praktyczne wynikają z badań zjawisk życiowych na poziomie molekularnym, posługujących się bardzo wyspecjalizowaną techniką fizyko-chemiczną. Badania te stały się kluczem dla postępu we wszystkich niemal dziedzinach nauk biologicznych i w wysokim stopniu ten postęp uzależniają. Istotą biologii molekularnej jest badanie zależności między strukturą chemiczną a funkcją. Struktury te są strukturami wielocząstkowymi (białka, kwasy nukleinowe) i ich badanie wymaga specjalnych metod i wyspecjalizowanych w nich fachowców. Dlatego główną przeszkodą w stosowaniu osiągnięć biologii molekularnej w wielu dziedzinach nauk biologicznych jest brak odpowiedniej aparatury i obsługujących ją specjalistów w wąskim zakresie. Wszelki postęp rozwoju biologii molekularnej w Polsce musi zacząć się od opracowania planu długofalowego rozwoju kluczowych zagadnień współczesnej techniki badań strukturalnych, które wymagają unikalnej aparatury i stworzenia ośrodków, jakie w skali ogólnokrajowej mogłyby pilotować i pobudzać badania od tej techniki uzależnione. Podkreślono, że aby takie ośrodki stworzyć, należy oprzeć się na placówkach już funkcjonujących. Komisja biorąc pod uwagę obecny stan kadrowy, wyposażenia i zaawansowania badań w zakresie biologii molekularnej widzi konieczność koncentracji środków i ograniczenia ich do niewielkiej ilości placówek badawczych (4 do 5). Obecni zastanawiali się nad wyborem właściwych ośrodków pod kątem widzenia zakresu badań i specjalizacji, posiadanej kadry obecnie oraz w przyszłości, możliwości nawiązania współpracy z zapleczem ze szczególnym uwzględnieniem oddziaływania na rozwiązywanie badań z punktu widzenia potrzeb praktyki oraz pod kątem widzenia najważniejszych potrzeb nauk biologicznych. Ustalono, że Komisja opracuje na podstawie uzyskanych materiałów i danych z poszczególnych placówek memoriał, w którym zawarta będzie charakterystyka obecnego stanu biologii molekularnej w Polsce jak również przedstawiony plan rozwoju tej kluczowej dla nauk biologicznych dziedziny w najbliższym pięcioleciu.

NOWI CZŁONKOWIE WYDZIAŁÓW PRZYRODNICZYCH PAN

Zgromadzenie Ogólne PAN w dniu 16 maja 1969 r. wybrało nowych członków korespondentów wydziałów przyrodniczych PAN:

Wydział II

- prof. dr Zygmunt Ewy — Katedra Fizjologii Zwierząt WSR w Krakowie
- prof. dr Karol Starmach — Katedra Hydrobiologii UJ w Krakowie
- prof. dr Przemysław Szafrąński — Instytut Biochemii i Biofizyki PAN w Warszawie
- prof. dr Jan Zurzycki — Katedra Fizjologii Roślin UJ w Krakowie

Wydział III

- prof. dr Rajmund Galon — Katedra Geografii Fizycznej UMK w Toruniu
- prof. dr Jerzy Gierula — Akademia Górniczo-Hutnicza w Krakowie
- prof. dr Andrzej Hryniewicz — Katedra Fizyki Jądrowej UJ w Krakowie
- prof. dr Włodzimierz Kołos — Instytut Podstawowych Problemów Chemii UW w Warszawie
- prof. dr Wojciech Królikowski — Instytut Fizyki Teoretycznej UW w Warszawie
- prof. dr Henryk Kuczyński — Instytut Chemii Organicznej i Fizycznej Politechniki Wrocławskiej

- prof. dr Władysław Pożaryski — Instytut Geologii Podstawowych UW w Warszawie
- prof. dr Bohdan Staliński — Instytut Chemii Nieorganicznej Metalurgii Pierwiastków Rzadkich Politechniki Wrocławskiej

- prof. dr Jacek Szarski — Instytut Matematyki, Fizyki i Chemii UJ w Krakowie
- prof. dr Roman Teisseyre — Zakład Geofizyki PAN w Warszawie
- prof. dr Andrzej Trautman — Instytut Fizyki Teoretycznej w Warszawie

Wydział V

- prof. dr Władysław Bielański — Katedra Rozrodu i Higieny Zwierząt WSR w Krakowie
- prof. dr Janusz Haman — Instytut Techniki Rolniczej WSR w Olsztynie
- prof. dr Tadeusz Lityński — Katedra Chemii Rolnej WSR w Krakowie
- prof. dr Karol Mańka — Katedra Fitopatologii Leśnej WSR w Poznaniu
- prof. dr Franciszek Nowotny — Katedra Technologii Rolnej WSR w Krakowie

Wydział VI

- prof. dr Antoni Horst — Katedra Patologii Ogólnej i Doświadczalnej AM w Poznaniu
- prof. dr Witold Michałkiewicz — I Katedra Położniczo-Ginekologiczna AM w Poznaniu
- prof. dr Jan Nielubowicz — I Katedra Chirurgiczna AM w Warszawie
- prof. dr Maksym Nikonow — Państwowy Zakład Higieny w Warszawie

СОДЕРЖАНИЕ

От Редакции	471
Л. Кузнецкий — Механизмы двигательных реакций у Парамеций	473
И. З. Семион — Вопросы химической эволюции	507
Я. Мовшович — Эпифитическая микрофлора зерновых	521
Л. Костелецка-Мырха — Грызуны как объект исследований над картиной лейкоцитов крови	527

ДИСКУССИЯ И КРИТИКА

Наполеон Воляньски — Взаимозависимости и взаимодействие между генетическими и экологическими факторами в течение онтогенетического развития человека	536
--	-----

РЕЦЕНЗИИ

Влодзимеж Михайлов — Советское определение науки о оране природы и ее ресурсов	551
Алиция Гуттова — Chemical Zoology — dzieło zbiorowe. Red. M. Florkin i B. T. Scheer, Academic Press New York and London, 1968	554

НАУЧНАЯ ХРОНИКА

Виктор Й. Пайор — Эволюция аллостеричных энзимов; Виктор Й. Пайор — Биология этинилэстрадиола; Виктор Й. Пайор — Структура антибиотиков группы полимиксинов (циркулины А и Б); Виктор Й. Пайор — Биомеолеклярная изменчивость молекулы пепсина; Виктор Й. Пайор — Проблема появления органических соединений флуоры в растительных клетках; Виктор Й. Пайор — Соединения флуоры в крови человека; Виктор Й. Пайор — Новые продукты алкогольного брожения и их механизм; Катажина Невядомска — Влияние циклических изменений активности солнца на вспышки паразитических болезней	561
--	-----

РАБОТЫ НАУЧНЫХ УЧРЕЖДЕНИЙ И ИНСТИТУТОВ

В. Маньковский — Основные пути исследований польской секции производительности морских экосистем Международной Биологической Программы на фоне путей исследований других стран	569
В. Михайлов — Биологические науки в Академии наук Литовской ССР	573
Х. З. — Собрание Комиссии по развитию молекулярной биологии	575

MISCELLANEA

Новоизбранные члены отделений ПАН	577
---	-----

CONTENTS

From the Editors	471
<i>Leszek Kuźnicki</i> — Mechanisms of the motor responses of <i>Paramecium</i>	473
<i>Ignacy Z. Siemion</i> — The Problems of the chemical evolution	507
<i>Jakub Mowszowicz</i> — Epiphytic microflora of areal plants (grain crops)	521
<i>Alina Kostelecka</i> — <i>Myrcha</i> — Rodents as an object of investigation on the white blood picture	527

DISCUSSION AND CRITIQUE

<i>Napoleon Wolański</i> — Interrelationship and cooperation between genetic and ecological factors in human growth	536
---	-----

BOOK REVIEW

<i>Włodzimierz Michajłow</i> — The Soviet scientific approach to the protection of nature and its resources	551
<i>Alicja Guttowa</i> — The Chemical Zoology. A collective work. Ed. M. Florkin and B. T. Scheer. Academic Press, New York and London, 1968	554

SCIENTIFIC CHRONICLE

<i>Wiktor J. Pajor</i> — Evolution of allosteric enzymes; <i>Wiktor J. Pajor</i> — The Biology of ethynyl oestradiol; <i>Wiktor J. Pajor</i> — The Structure of antibiotics of the polymyxin group (Circulins A and B); <i>Wiktor J. Pajor</i> — Biomolecular variability of pepsin particle; <i>Wiktor J. Pajor</i> — The Problem of appearance of organic fluorine compounds in plant cells; <i>Wiktor J. Pajor</i> — Fluorine compounds in human blood; <i>Wiktor J. Pajor</i> — New Products of alcohol fermentation and their mechanism; <i>Katarzyna Niewiadomska</i> — Influence of cyclic changes in the sun activity on the intensification of parasitic diseases	561
--	-----

WORKS OF SCIENTIFIC INSTITUTES AND RESEARCH CENTRES

<i>Władysław Mańkowski</i> — Main Trends in Polish Research of IBP (International Biological Programme) Section PM (Marine Productivity Section) at the Background of the Research of the other Countries	569
<i>Włodzimierz Michajłow</i> — Biological Sciences in the Academy of Sciences of the Lithuanian Socialist Soviet Republic	573
H.Z. — Session of the Commission for the Development of Molecular Biology	575

MISCELLANEA

New Members of the Natural Departments of the Polish Academy of Sciences	577
--	-----

SPIS TREŚCI

<i>Od Redakcji</i>	471
<i>Leszek Kuźnicki</i> — Mechanizmy reakcji ruchowych <i>Paramecium</i>	473
<i>Ignacy Z. Siemion</i> — Z zagadnień ewolucji chemicznej	507
<i>Jakub Mowszowicz</i> — Epifityczna mikroflora zbóż	521
<i>Alina Kostelecka-Myrcha</i> — Gryzonie jako obiekt badań nad białokrwinkowym obrazem krwi	527

DYSKUSJA I KRYTYKA

<i>Napoleon Wolański</i> — Współzależności i współdziałanie między czynnikami genetycznymi i ekologicznymi w procesie rozwoju ontogenetycznego człowieka	536
--	-----

RECENZJE

<i>Włodzimierz Michajłow</i> — Radzieckie ujęcie nauki o ochronie przyrody i jej zasobów	551
<i>Alicja Guttowa</i> — Chemical Zoology — dzieło zbiorowe Red. M. Florkin i B. T. Scheer, Academic Press New York and London, 1968	554

KRONIKA NAUKOWA

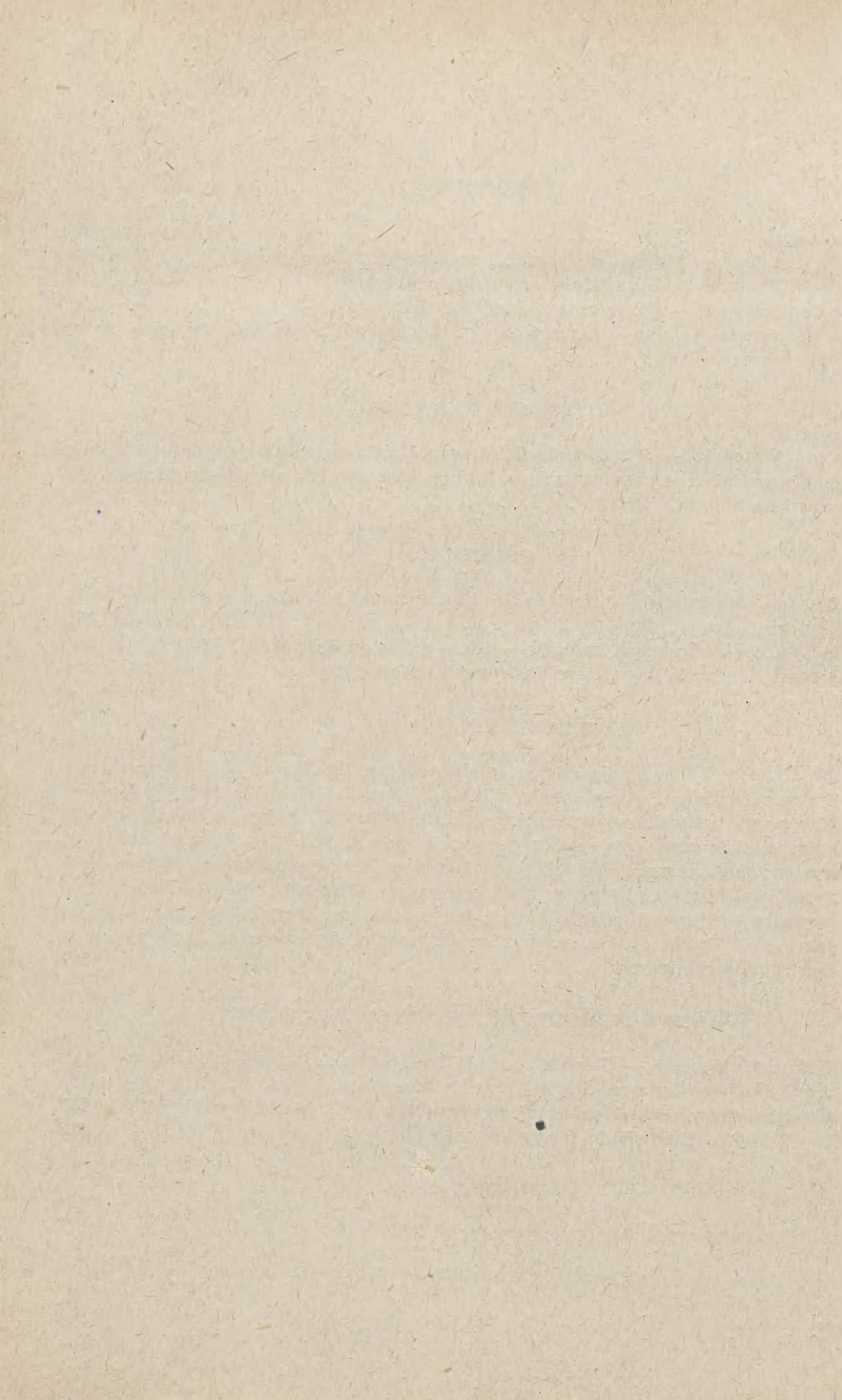
<i>Wiktor J. Pajor</i> — Ewolucja enzymów allosterycznych; <i>Wiktor J. Pajor</i> — Biologia estradiolu etynyłowego; <i>Wiktor J. Pajor</i> — Budowa antybiotyków grupy polimyksyny (cyrkuliny A i B); <i>Wiktor J. Pajor</i> — Biomolekularna zmienność cząsteczki pepsyny; <i>Wiktor J. Pajor</i> — Zagadnienie występowania organicznych połączeń fluoru w komórce roślinnej; <i>Wiktor J. Pajor</i> — Związki fluoru w krwi człowieka; <i>Wiktor J. Pajor</i> — Nowe produkty fermentacji alkoholowej i ich mechanizm; <i>Katarzyna Niewiadomska</i> — Wpływ cyklicznych zmian aktywności słońca na nasilenie się chorób pasożytniczych	561
---	-----

PRACE ZAKŁADÓW I INSTYTUTÓW NAUKOWYCH

<i>Władysław Mańkowski</i> — Główne kierunki badań polskiej sekcji produktywności ekosystemów morskich MPB na tle kierunków badań innych krajów	569
<i>Włodzimierz Michajłow</i> — Nauki biologiczne w Akademii Nauk Litewskiej SRR	573
<i>H. Z.</i> — Zebranie Komisji do spraw rozwoju biologii molekularnej	575

MISCELLANEA

Nowi członkowie wydziałów przyrodniczych PAN	577
--	-----



Inquiries and orders with regard to all Polish scientific periodicals should be addressed to:

AUSTRALIA	— Contal, Co 94, Elizabeth Street, <i>Melbourne C1</i>
AUSTRIA	— Verlags- und Kommissionsbuchhandlung Rudolf Fischl, <i>Wien 1, Schönlaterngasse 13</i>
BELGIUM	— Du Monde Entier, 5 Place St. Jean, <i>Bruxelles 1</i>
BRASIL	— Editorial Vitória Limitada, Rua Juan Pablo Duarte 50 sobrado, Caixa Postal 165 CZ-OO, <i>Rio de Janeiro</i>
CANADA	— S. Proszowski, 722, Queen Street W. <i>Toronto 3, Ontario</i>
DENMARK	— Ejnar Munksgaard Ltd., Prags Boulevard 47, <i>Copenhagen S</i>
ENGLAND	— Blackwell's, Broad Street, <i>Oxford</i>
FEDERAL GERMAN REPUBLIC	— Kubon und Sagner, 8 <i>München 34, Schliessfach 68</i>
FINLAND	— Akateeminen Kirjakauppa: Keskuskatu 2, <i>Helsinki</i>
FRANCE	— La Boutique Polonaise, 25, Rue Drouot, <i>Paris IX^e</i>
THE NETHERLANDS	— Meulenhoff and Co., N.V., Beulingstraat 2, P.O. Box 197 <i>Amsterdam C</i>
ITALY	— Libreria Commissionaria Sansoni, S.P., Via Gino Capponi 28, <i>Firenze, Casella Postale 552</i>
JAPAN	— „Nauka“ Ltd., 2, Kanda-Zinbocho, 2-Chome, Chiyoda-Ku, <i>Tokyo</i>
NORWAY	— Narvesens Litteratur Tjeneste, P.O. Box 115, <i>Oslo</i>
SWITZERLAND	— Pinkus and Co., <i>Zürich 1, Froschaugasse 7</i>
SWEDEN	— Ab Nordiska Bokhandeln, Drottninggatan 7—9, <i>Stockholm 1</i>
U.S.A.	— Stechert-Hafner, Inc., 31, East 10th Street, <i>New York 3, N.Y.</i> — Fam Book Service, 69 Fifth Avenue-Suite 8 F, <i>New York 3, N.Y.</i>

or direct to:

Export and Import Enterprise „RUCH”
Warszawa, ul. Wilcza 46, **POLAND**
our bankers: Bank Handlowy w Warszawie S.A.

Tylko prenumerata zapewni
regularne otrzymywanie
dwumiesięcznika

K O S M O S A

Prenumerata krajowa

Zamówienia przyjmują:

- Centrala Kolportażu Prasy i Wydawnictw „Ruch”, Warszawa
ul. Wronia 23, konto PKO nr 1-6-100.020.
- Urzędy pocztowe i listonosze
- Oddziały i Delegatury „Ruchu”

Prenumerata: roczna zł 90,—
półroczna zł 45,—

Zamówienia przyjmowane są do dnia 10 miesiąca poprzedzającego okres prenumeraty
Bieżące numery można nabyć lub zamówić w księgarniach „Domu Książki” oraz
w Ośrodku Rozpowszechniania Wydawnictw Naukowych Polskiej Akademii Nauk
— Wzorcownia Wydawnictw Naukowych PAN — Ossolineum — PWN, Warszawa,
Pałac Kultury i Nauki (wysoki parter).

Egzemplarze archiwalne można nabywać także w punkcie wysyłkowym Prasy
Archiwalnej „Ruch”. Warszawa, ul. Nowomiejska 15/17. Konto PKO nr 114-6-700041
VII O/M Warszawa

Prenumerata zagraniczna

- Koszt prenumeraty ze zleceniem wysyłki za granicę wynosi o 40%
drożej.
- Zamówienia dla zagranicy przyjmuje Biuro Kolportażu Wydawnictw
Zagranicznych „Ruch”, Warszawa, ul. Wronia 23, tel. 20-46-83, konto
PKO nr 1-6-100.024.

All inquiries regarding delivery terms of Polish scientific periodicals
should be directed to: Export-Import Enterprise „Ruch”, ul. Wilcza 46,
Warszawa 1 — Poland

Prices and contents of current issues of scientific periodicals are stated
in a special bulletin „Polish Scientific Periodicals” which is to be found
in Scientific Libraries and major distributing firms in your country.

Kosmos A. R. XVIII, z. 5 s. 471—580, wrzesień-październik, Warszawa 1969.

Indeks 36417