

ODBITKA

Z „KOSMOSU“, CZASOPISMA POLSKIEGO TOW. PRZYRODNIKÓW
IM. KOPERNIKA (Seria B. PRZEGLĄD ZAGADNIEŃ NAUKOWYCH)
TOM LXII. — ZESZYT IV. — 1937.

WŁADYSŁAW ANDRZEJ BECKER

PROTOPLAZMATYKA



106280

L W Ó W

PIERWSZA ZWIĄZKOWA DRUKARNIA WE LWOWIE, UL. LINDEGO L. 4

1 9 3 7

WŁADYSŁAW ANDRZEJ BECKER

Protoplazmatyka.

Cytolog współczesny, a tembardziej cytolog najbliższej przyszłości, musi pozostać w najściślejszym kontakcie z fizyką i chemją, a raczej musi być wytrawnym fizyko-chemikiem... Zarówno współczesny morfolog-cytolog, jako też i fizjolog-cytolog przekraczają co chwila wytknięte granice. Przyszłość cytologii leży w najściślejszym kontakcie obu rzeczonych dziedzin i budowanie nowych torów należeć będzie do tych, którzy w obu kierunkach z równą obracać się będą swobodą.

(Zygmunt Wóycicki, 1926).

I. Wstęp.

Coraz częściej w literaturze botanicznej pojawia się ostatnio wyraz „protoplazmatyka“. Może się wydawać, że powstała jakaś nowa gałąź nauki. Mniemanie takie jest jednak niesłuszne. Jak sama nazwa zdaje się wskazywać, protoplazmatyka — to nauka o protoplazmie, owem materjalnem, fizycznem podścielisku wszystkich zjawisk życiowych. Zatem protoplazmatyka, jako nauka, powstała już wtedy, gdy odkryto protoplazmę. Pierwszymi pionierami byłiby więc Corti i Fontana — odkrywcy ruchu plazmy (ruchu „soku“) u *Characeae*, byli nimi także, w najdoskonalszem tego słowa znaczeniu: Dujardin — badacz „sarkody“, Purkinje i Mohl — twórcy terminu „protoplasma“, a dalej Naegeli, Payen, Braun, Cohn, de Bary, Schultze, Brücke, Pringsheim, Hofmeister i Cien-

kowski, których prace stanowiły podwaliny naszych współczesnych poglądów na tę materję (patrz Wóycicki, 1926 i Hryniewiecki, 1927).

Protoplazmatyka nie jest więc nauką nową; tylko metody, jakimi posługujemy się przy badaniu protoplazmy, są coraz to subtelniejsze i coraz to inne otwierają możliwości.

Powstaje pytanie, czy pożądanem jest stwarzanie nowej nazwy dla dyscypliny, która przecież doskonale może się pomieścić w nauce o komórce, t. j. w cytologii. Skoro bowiem weźmiemy pod uwagę stopniowy rozwój pojęcia komórki, poczynając od Roberta Hooke'a aż do czasów obecnych, wówczas widzimy, że punkt ciężkości został z błony przeniesiony na protoplazmę. W dzisiejszym więc pojęciu „komórka” to przede wszystkim pewna zorganizowana masa protoplazmy. Ścisłe rozgraniczenie cytologii i protoplazmatyki jest rzeczą niemożliwą. Bowiem badanie morfologiczne i fizjologiczne komórki, a więc najszerzej pojęta cytologia jest jednocześnie badaniem protoplazmy. Jednakże zakres zagadnień, jaki obejmuje współczesna protoplazmatyka, jest dużo szerszy niż zakres objęty przez współczesną cytologję. Aby to wyjaśnić i aby tem samem zrozumieć protoplazmatykę w pojęciu dzisiejszym, musimy uczynić pewną dygresję i zająć się rozważaniem, dotyczącem istoty żywego organizmu.

Klasyczny termin Purkinjego i Mohla „protoplazma” jest dzisiaj czystą abstrakcją (Heilbrunn, Pfeiffer). W obrębie określonej masy protoplazmy nie jesteśmy w stanie oddzielić fazy „żywej” od fazy „martwej”. Istnieje dla nas jedynie pewna całość organizacyjna, strukturalna, zdolna przejawiać pewne procesy, których zespół charakteryzuje nam zjawisko zwane życiem. Upraszczając znacznie sprawę, moglibyśmy oprzeć się na owych ośmiu wzgl. dziewięciu elementarnych funkcjach, jakie wyróżnił Wilhelm Roux (p. Heilbrunn, 1928), i posługiwać się niemi jako kryterjami dla „materji żywej”. Nie ulega wątpliwości, że i chemicznie, i fizyko-chemicznie, i organizacyjnie materja żywa różnych organizmów jest zgoła różna, tak wreszcie jak i protoplazmy różnych organów jednego i tego samego organizmu. Poza tem protoplazma nie jest wcale pojęciem statycznym. Stała wymiana materji i energii, stała zmiana struktury, oto cechy żywej materji. Protoplazma jest pojęciem dynamicznem (Roux, Tischler, Gurwitsch, Seifriz i in.). Materja organizowana, badana zwykłemi meto-

dami histologicznymi, jest najczęściej już tylko mieszaniną ciał chemicznych, nie mających wiele wspólnego z życiem. Należy stworzyć specjalne warunki badań i obserwacji za życia, przy których całość organizacyjna zostaje zachowana. Jasne jest więc, że nie istnieje żadna idealna protoplazma, którą moglibyśmy badać naszymi fizykalnymi środkami. W warunkach żywotności możemy badać li-tylko poszczególne protoplasty. Pod tym terminem będziemy rozumieć mniejszą lub większą masę materji organizowanej, która sama w sobie tworzy pewną całość organizacyjną, zdolną do życia. Protoplastem będzie więc, w myśl definicji Hansteina, pojedyncza komórka, chociaż w wielu wypadkach dowiedzenie jej totipotencji jest rzeczą bardzo trudną (p. Becker, 1934). Wskutek tego definicja Hansteina natrafia na pewne trudności. Protoplastem będzie również cały organizm, skoro będziemy go pojmować nie jako kolonję komórek, ale jako całość materjalną, wtórnie zróżnicowaną na komórki. Tylko w przypadku istot jednokomórkowych Hansteinowski termin „protoplast” będzie się pokrywał z terminem tym szerzej rozumianym.

Doszliśmy zatem do wniosku, że badacz, eksperymentujący z żywą materją, ma do czynienia jedynie z poszczególnymi protoplastami. Musimy wobec tego skorygować nasze poprzednie określenie protoplazmatyki, jako nauki o protoplazmie i przyjąć, że jest ona nauką o protoplaście. Protoplazmatyka opiera się przytem nie na Hansteinowskiej definicji protoplastu, ale na pojęciu protoplastu o szerszym zakresie. U podstaw współczesnej protoplazmatyki leży plazmodjalna (Rhode) teoria budowy organizmu. Znaczenie tej teorii dla omawianego kierunku badań jest tak wielkie, że musimy poświęcić jej nieco miejsca.

Zbyt daleko zaprowadziłoby nas rozważanie na temat organizacji ustroju. Zadanie o tyle zbyteczne, że wszystkie współczesne podręczniki i kompendja cytologiczne podają zagadnienie w formie dość obszernej (Sharp-Jaretsky, Sharp, Guilliermond, Geitler etc.). Ograniczymy się do przypomnienia rzeczy najważniejszych i przede wszystkim tych, które odnoszą się do organizmu roślinnego, jako specjalnie nas interesującego.

Schleiden i Schwann ugruntowali komórkową teorię, według której organizm należy uważać za pewien zespół, jakby

kolonję komórek, z których każda jest całkowicie zindywidualizowaną i zamkniętą w sobie jednostką. Wszystkie zaś komórki organizmu są między sobą jednostkami równorzędnymi. Teoria ta zaważyła znacznie na poglądach XIX-go stulecia. Wielką jej zasługą było skoncentrowanie uwagi na komórce, co następnie pociągnęło za sobą wspaniały rozwój cytologii.

Już przed Schleidenem i Schwannem wyrażał Lamarck idee, które dałyby się pomieścić w dzisiejszej teorii plazmodjalnej. Traktował on bowiem organizm jako całość materjalną. Właściwy rozwój teorii plazmodjalnej datuje się wszakże od czasów wystąpień Hofmeistera, de Bary'ego, Sachsa, Hertwiga, Heidenhaina, Dobella, Gurwitscha, Rittera i Rhodogo. Hofmeister podkreślał już w roku 1867, że w organizmie roślinnym tworzenie się nowych ścian komórkowych i nowych komórek w stożku wzrostu jest tylko funkcją ogólnego wzrostu całej żywej masy a nie przyczyną tego wzrostu, jakby chciała teoria komórkowa. Wybitnego przedstawiciela miała także teoria plazmodjalna w osobie botanika Bertholda; w dwóch klasycznych dziełach (1886 i 1904) rozwinął on pogląd na roślinę, jako na jednolity protoplast, w którym błony komórkowe i inne zróżnicowania metaplazmatyczne nie są granicami oddzielnych indywiduów-komórek, ale tylko wewnętrznym szkieletem, umożliwiającym płynnej, koloidalnej materji organizowanej rozbudowywanie potężnych form. Berthold starał się nawet wykazać obecność plazmy w przestrzeniach międzykomórkowych. Poglądy te zostały odrzucone przez Lürsena, Schencka i in. Fakt ten jednak nie pomniejsza bynajmniej znaczenia ogólnej koncepcji Bertholda.

Przedstawiciele *Siphonales* i *Siphonocladales* stanowią najlepszy przykład tego, że wzrost i wszechstronne morfologiczne zróżnicowanie nie zawsze muszą iść w parze z budową komórkową. U roślin tych szkieletalne części, wytworzone przez protoplazmę, nie mają charakteru błon regularnych komórek, lecz tworzą system belek i beleczek, rozrzuconych w ogólnej masie plazmatycznej. W rozwoju embrjonalnym niektórych organizmów roślinnych występują również stadja plazmodjalne. U *Pinus*, *Dioon*, *Agathis*, *Stangeria* i in. młode embrjony posiadają postać niepodzielonych mas wielojądrowych. Dopiero później jądra układają się w określony sposób, a między nimi pojawiają się

błony (Schnarf, 1933). Dalszy rozwój postępuje już drogą podziału komórek. W rozwoju bielma obserwujemy często stosunki zupełnie podobne (bielmo jądrowe, Schnarf, 1929). Wprawdzie jest to tkanka efemeryczna, która zostaje później zużyta przez kiełkującą roślinkę, nie możemy jednak zapominać, że pewne teorie filogenetyczne uważają bielmo za zmodyfikowany zarodek (p. Schnarf, 1929, str. 554—581).

Rhode zestawil wiele podobnych faktów dla organizmów zwierzęcych. W różnicowaniu histologicznem ciała zwierzęcia większą rolę odgrywa różnicowanie się wielojądrowych mas plazmodjalnych niż podziały komórkowe. Próbowano doświadczać zmienić komórkową budowę organizmu na bezkomórkową. Udało się zahamować podziały komórkowe, nie hamując wzrostu żywej masy (np. dośw. Hartmanna). Najczęściej jednak ustaje wówczas prawidłowe różnicowanie morfologiczne. Wszakże F. R. Lillie wychował typowe trochofory *Chaetopterus*, zupełnie nierozczłonkowane na komórki.

W obecnym stanie wiedzy o roślinie przewidujemy istnienie łączności i regulacji pomiędzy poszczególnymi tkankami i komórkami. Wskazują na to badania morfologii eksperymentalnej (Goebel, patrz Raciborski i Szafer, 1926, oraz Krenke, 1933). Nie mamy jednak żadnego bezpośredniego i pewnego dowodu, któryby wskazywał na ciągłość plazmatyczną wielokomórkowego organizmu roślinnego. Sprawa plazmodesmów z jednej strony, oraz sprawa hormonów roślinnych z drugiej, wciąż jeszcze stanowią przedmiot dyskusji. Należy zaznaczyć, że jeśli chodzi o udowodnienie ciągłości plazmatycznej lub o wyjaśnienie zjawisk regulacji i korelacji, to organizm roślinny nastęrcza pod tym względem więcej trudności niż organizm zwierzęcy.

Dla Tangla, Russowa, Strasburgera i innych nie ulegało żadnej wątpliwości, że pomiędzy komórkami istnieją nieprzerwane mostki plazmatyczne — plazmodesmy. Inaczej na tę sprawę zapatrują się autorzy współcześni (Jungers, 1930—31, Küster, 1935). Przedewszystkiem plazmodesmy nie przenikają błony na wylot, lecz kończą się ślepo na blaszce środkowej. Po drugie, szereg reakcyj mikrochemicznych każe je uważać nie za mostki plazmatyczne, ale za zróżnicowanie błony (Jungers). W ten sposób sprawa ciągłych mostków plazmatycznych w chwili obecnej pozostaje pod znakiem zapytania. Osobiście

nie sędzę, aby przez badania Jungersa zagadnienie to zostało całkowicie rozwiązane i to w sensie negatywnym. Po pierwsze nie mamy żadnego prawa ograniczać naszych wiadomości o plazmie tylko do struktur widzianych pod mikroskopem. Fakt, że widoczne pod mikroskopem mostki kończą się ślepo na blaszce środkowej, nie przesądza jeszcze nic o możliwościach struktur submikroskopowych. Dzięki subtelnym metodom fizycznym, jak analiza roentgenograficzna lub obserwacje w mikroskopie polaryzacyjnym, można było zbadać budowę błon komórkowych w najdrobniejszych szczegółach. Chociaż zdajemy sobie już dziś sprawę nie tylko z ułożenia micelli w błonie, ale i z budowy samej micelli i drobiny celulozy (p. Seifriz, 1934; Lüdtke, 1934; Frey-Wyssling, 1936), to jednak wciąż jeszcze niewyjaśniona jest sprawa lepiszcza, które ma jakoby utrzymywać micelle w zespole. Czy lepiszcze takie istnieje, jeśli tak, to jaka jest jego natura? Oto pytania, bez rozwiązania których nasze wiadomości o błonach — choć tak gruntowne — są raczej wiadomościami z fizyki i chemii, a nie wiadomościami biologicznymi. W każdym jednak razie micellarne struktury błony powstały z plazmy. Plazma więc musi również takie micellarne struktury posiadać. Chemia koloidalna protoplazmy w oparciu o zjawiska, znane z fizyki i chemii (nauka o płynnych kryształach, Lehmann, 1918), takie micellarne struktury nie tylko przewiduje, ale i wykrywa (Scarth, Lepeschkin, Seifriz, Schmidt, Küster, Weber, Menke i inni). Świadomość istnienia podobnych struktur każe nam przeto nieco optymistyczniej zapatrywać się na zagadnienie plazmodesmów.

Jest jeszcze drugi powód, który nie pozwala nam sprawy tej uważać za całkowicie przesądzoną. Küster stwierdził w 1933 roku drobny napozór fakt, że cytoplazma, leżąca w bezpośrednim zetknięciu z porami i jamkami błony (*Codium*), nie zwykle łatwo ulega degeneracji, przemieniając się w ciała o charakterze pektyn, kalozy i t. p. (t. zw. „celulozowa degeneracja“ Küstera). Fakt ten posiada dalsze znaczenie, co wynika z pewnych doświadczeń z witalnem barwieniem (p. Becker, 1936). Musimy wziąć pod uwagę, że wszystkie prace, dotyczące plazmodesmów roślinnych, zostały wykonane na materjale całkowicie wyrośniętym (starym), preparowanym i utrwalonym, a więc w warunkach, w których „celulozowa degeneracja“ Küstera miała wszelkie możliwości istnienia. Z drugiej strony metody

histologiczne, jakimi dotychczas pracowano nad błonami, nie potrafiły nigdy wykryć w błonie plazmy, albowiem nie rozporządzamy żadnym „reaktywem“ na jakąś idealną „plazmę“. Do badań tych należy użyć raczej metod protoplazmatycznych t. j. takich, które badają protoplast w warunkach żywotności.

Zagadnienie stosunku żywej materji do jej szkieletu, t. j. do struktur błonowych, jest jednym z najtrudniejszych zagadnień biologicznych, a jednocześnie posiada kapitalne znaczenie dla zrozumienia całej organizacji roślinnej. Zadanie to jest jeszcze o tyle ważniejsze, że ze strukturami błonowymi komórki wiąże się ściśle sprawa struktur warstw powierzchniowych (kortykalnych) protoplazmy tych komórek. Warstwy te decydują o najważniejszych funkcjach życiowych komórki, a tem samem regulują i strukturę jej wnętrza. Z punktu widzenia protoplazmatyki kwestja organizacji warstw szkieletowych protoplastu rośliny jest tak samo ważna, jak kwestja zagadnień struktury jądra, a więc problemów cyto-genetycznych. Musimy jednak przyznać, że w tej materji jest jeszcze bardzo wiele do zrobienia.

Sprawa hormonów roślinnych również jest niejasna. Sachs przyjmował istnienie w roślinie różnych ciał w rodzaju „blütenbildende Substanzen“. Loeb odrzucał wogóle możliwość istnienia hormonów w organizmie roślinnym. Nowych faktów dostarczyły prace współczesne nad hormonami wzrostowymi (auksyny), zapoczątkowane przez Boysen-Jensena, Palla, Cholodny'ego, a rozwinięte przez holenderską szkołę Wentów (p. Moycho, 1935). Jednak kwestja powstawania hormonów i ich lokalizacja jest zgoła niewyjaśniona. W roślinie nie można wykryć żadnych gruczołów o wydzielaniu wewnętrznym, jak to ma miejsce w organizmie zwierzęcym. Musimy przyjąć, że źródłem ich jest plazma komórek. Takie jednak — słuszne a priori — powiedzenie nie nam właściwie nie wyjaśnia. Z drugiej strony, pewne badania nad wzrostem tłumaczą znakomicie różne fakty bez pomocy auksyn, a tylko opierając się na odpowiednich zmianach kwasowości (Strugger, 1934).

Poza hormonami wzrostowymi, o innych ciałach, powodujących rozwój, wiemy bardzo niewiele. Wildier przypuszczał dla mikroorganizmów istnienie jakiegoś „biosu“, nieznaney bliżej substancji, umożliwiającej rozwój kultur. Ciała o charakterze „biosu“ nie są jednak hormonami, a raczej ciałami, dostającymi się do organizmu z zewnątrz. Bassalik (1934)

podaje klasyfikację ciał, powodujących względnie hamujących wzrost organizmu roślinnego. Wzrost komórki, organu, organizmu powoduje — auksanina; podział komórki, tworzenie nowych organów powoduje poioschizina; hamuje wzrost — ant-auksanina, podziały zaś hamuje — antischizina. Podane terminy są całkiem ogólne i nie mówią o chemicznym, fizycznym względnie autogenicznym (hormonalnym) charakterze tych ciał. Jeżeli stwierdzimy, że są to hormony, mówimy wówczas o hormonauksaninach, hormonpoioschizinach i t. p. W wypadku zaś, gdy pochodzą one ze środowiska, nadajemy im nazwę: ksen-auksanina, ksenopoioschizina i t. p. Dla rozwoju płciowego proponuje Bassalik genesiny (genauksaniny, genopoioschiziny i t. p.). To wszystko są jeszcze badania w toku. Poza wspomnianymi hormonami wzrostowymi nie mamy właściwie żadnych ścisłych danych o innych hormonach roślinnych.

Chcąc sobie wytłumaczyć różne zjawiska korelacyjne i rozwojowe organizmu roślinnego, moglibyśmy również zapożyczyć od zoologów teorię gradjentów Childa wzgl. organizatorów Speemana. Różnych gradjentów czynnościowych łatwo się doszukać i w organizmie roślinnym. Jednak dominacja poszczególnych części organizmu nad innymi częściami nie odbywa się drogą hormonalną. Raczej należy to złożyć na karb różnego rozmieszczenia potencjałów elektrycznych i pewnych prądów elektrycznych o określonych kierunkach, lub wreszcie wogóle na anizotropową budowę plazmy i cząsteczki białka.

Z omawianiem zagadnień wiążę się ściśle problem realizowania cech przez masę dziedziczną (geny). Możemy sobie wyobrazić, że droga od genu do wystąpienia jakiejś cechy odbywa się właśnie poprzez szereg procesów enzymatycznych i hormonalnych. Jak się przedstawia ta droga, tego niestety współczesna genetyka nie potrafi jeszcze określić. Wreszcie nie możemy tu pominąć możliwości promieniowania różnych komponentów organizowanej materii już choćby w rodzaju promieni mitogenetycznych Gurwitscha (patrz Stempell). Wszystkie te czynniki pozwalają nam w pewnym stopniu uzmysłwić sobie drogę, jaką poszczególne zróżnicowane części protoplastu-organizmu pozostają ze sobą w zależności i regulacji. Według Watermana takie czynniki biologiczne, jak struktura fizyko-chemiczna, promieniowanie i czynność enzymatyczna protoplastu, są ze sobą ściśle związane. Wertheimer ustala pewne prawa,

zachodzące pomiędzy strukturą i specyficzną reakcją, jakich jest wiele w organizmie. Według niego specyficzna struktura jest niezbędna dla wystąpienia specyficznej reakcji. Im bardziej struktura jest zniszczona, tem bardziej niespecyficznie przebiegają reakcje. Struktury koloidalne i fizyko-chemiczne są formami specyficznymi, umożliwiającymi specyficzne reakcje. Najlepiej widać to na przykładach powstawania chemicznych związków asymetrycznych (idee Pasteura) lub na przykładach t. zw. desmofermentów t. j. takich fermentów, które są ściśle związane z plazmą i których nie można z komórki wydzielić.

Z powyższego bardzo ogólnego przeglądu widzimy, że chociaż plazmodjalna teoria budowy rośliny narzuca się nam jako słuszny punkt widzenia na organizm roślinny, to jednak wymaga ona jeszcze bardzo wiele pracy, aby organizację całości zrozumieć w całej pełni. Widzimy także, że w dociekaniach tych nie wystarcza opierać się tylko na danych morfologicznych czy histologicznych, ale musimy uciekać się do zbadania struktur najdrobniejszych, sub-mikroskopowych i w tem dociekanii niema dla nas żadnych granic. Skoro nawet poznamy w najsubtelniejszych szczegółach budowę koloidalną plazmy, to i tak dla pełnego zrozumienia związku pomiędzy strukturą i czynnością, a więc dla zupełnego zrozumienia organizacji, będziemy musieli się uciec do badania budowy cząsteczkowej i atomowej. Już dzisiaj biologiczne procesy oksydo-redukcji charakteryzujemy elektrochemicznie. Zjawiska utleniania wzgl. redukcji mogą być grą elektronów, przyłączanych lub odłączanych od danej cząsteczki (por. Michaelis). Wniknięcie w strukturę cząsteczkową lub atomową jest dla biologa równie konieczne jak dla fizyka lub chemika.

Powiedzieliśmy wyżej, że pojęcie protoplazmy jest pojęciem dynamicznym. Nie potrafimy oddzielić w protoplazmie struktury od funkcji, a funkcji od struktury. Każda makro-struktura jest wypadkową szeregu mikro-struktur, każda funkcja organizmu jest wypadkową szeregu drobnych i najdrobniejszych działań. Metody histologiczne dają nam pojęcie o funkcji pewnych struktur tylko drogą pośrednią. O strukturach najsubtelniejszych i ich funkcjach nie już powiedzieć nie mogą. Metody fizjologiczne zaznajamiają nas najczęściej z ostatnimi ogniwami w łańcuchu reakcyj, a co więcej nie zwracają one większej uwagi na zna-

czenie struktury. Trzeba znaleźć drogę pośrednią, która łączyła by w sobie oba punkty widzenia.

Dobiegamy do końca; możemy powrócić do przerwane go wyżej rozważania na temat, czym jest protoplazmatyka. Wydaje nam się, że z tego cośmy powiedzieli o organizmie wynika, iż protoplazmatyka to nie tylko cytologia, ale i anatomja, i fizjologia, i systematyka roślin.

Jak długo będziemy się zajmować pojedynczą komórką lub jej komponentami i tutaj w badaniach będziemy wiązać strukturę (najszerzej pojętą) z czynnością — tak długo będziemy mogli mówić o cytologii protoplazmatycznej, lub — jak chce Korczewski¹⁾ — o fizjologii molekularnej. Z chwilą zaś, gdy zajmiemy się współdziałaniem i współzależnością komórek jednej tkanki, tkanek różnych i organów organizmu, gdy będziemy usiłowali poznać to zróżnicowanie na tkanki w najgłębszych jego podstawach, t. j. jako zróżnicowanie jednej masy protoplastu-organizmu, wówczas będziemy mogli mówić o anatomji protoplazmatycznej. I tutaj charakterystyka tkanek będzie się opierała nie tylko na strukturze plazmy, ale jednocześnie i na funkcji. Kiedy wreszcie będziemy się starali wykryć pokrewieństwa lub wykazać różnice pomiędzy organizmami, sprawdzając cechy łączące je lub różniące do najsubtelniejszych cech materji organizowanej, wówczas będzie to systematyka protoplazmatyczna lub, jak mówi Höfler, protoplazmatyka porównawcza. I tutaj — jak wszędzie — będziemy łączyli morfologiczny punkt widzenia z fizjologicznym. W powyższej klasyfikacji dyscyplin, dotyczących rośliny, trzymaliśmy się morfologicznego punktu widzenia. Z równą jednak słusnością, wyróżniona wyżej cytologia a nawet i anatomja protoplazmatyczna mogłaby być nazwana fizjologją molekularną. Tę też nazwę wprowadził u nas Korczewski, rozumiejąc pod nią kierunek, badający i strukturę i funkcję żywej materji w najbardziej zasadniczych podstawach. Zakres protoplazmatyki jest jednak szerszy od zakresu fizjologii molekularnej Korczewskiego, albowiem ta ostatnia zajmuje się tylko strukturami cząsteczkowymi.

Z powyższego widać, że protoplazmatyka — to cała botanika. Tak jest istotnie. Powiedzieliśmy wyżej, że protoplazma-

tyka jest nauką o protoplaście, przyczem pod terminem protoplast rozumielśmy cały organizm roślinny. Dlatego też protoplazmatyka nie jest wcale jakąś nową nauką, ale jest tylko pewnym nowym punktem widzenia w naukach starych, dawno już w rozwoju wiedzy o roślinie — zarysowanych. Nie mamy do czynienia z nową nauką, lecz z nowym podejściem i stosowaniem nowych metod do starych zagadnień. Zamiast mówić o protoplazmatyce, lepiej już mówić o kierunku protoplazmatycznym w nauce o roślinie. Taki nowy kierunek nie mógłby powstać, gdyby nie miał za sobą dorobku, zdobytego dotychczasowymi metodami morfologicznymi, histologicznymi, cytologicznymi lub fizjologicznymi.

W następnych rozdziałach będziemy się starali przedstawić na przykładach, jakimi metodami pracuje w botanice kierunek protoplazmatyczny i do jakich już doszedł wyników.

II. Cytologia protoplazmatyczna.

Od pierwszych chwil zarysowania się cytologii jako nauki, powstała w niej dążność do ugruntowania swych wiadomości na drodze badań za życia. Ponieważ jednak metoda badań żywego protoplastu, a więc właściwej żywej materji jest nieraz bardzo utrudniona, przeto najważniejsze zdobycze i rozwój cytologii zawdzięczamy przede wszystkim metodom badań pośmiertnych, t. j. badań materiału utrwalonego. Ze względu atoli na niegasnący problemat artefaktów, jedynie tylko metoda porównawcza materiału utrwalonego z żywym uprawnia do wyciągania pewniejszych wniosków. Co się zaś tyczy najsubtelniejszych zagadnień struktury i funkcji protoplazmy, poruszonych przez nas w rozdziale poprzednim, to dotychczasowe metody cytologiczno-histologiczne niewiele dają w tym kierunku. Kierunek protoplazmatyczny w dzisiejszej cytologii, to przede wszystkim badania witalne i fizyko-chemiczne nad komórkami i ich strukturami. Ale i tutaj musimy przyznać, że nie zawsze operujemy żywym protoplastem. Uzasadnienie witalności dla izolowanej komórki roślinnej jest wogóle rzeczą trudną. Z drugiej strony pewne metody fizyko-chemicznego badania, jak np. analiza roentgenograficzna struktur organizowanych, nie nadają się do żywego protoplastu, gdyż same przez się wprowadzają zaburzenia w jego witalną organizację. Jednakże metody te, choć także pośrednie, zezwalają na ustalenie struktur

¹⁾ Cytuję na zasadzie referatu, wygłoszonego na Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego w czerwcu 1936 roku.

najsubtelniejszych, pozamikroskopowych i dlatego słusznym jest zaliczyć je do metod pomocniczych omawianego przez nas kierunku. Zresztą, jak to wskazaliśmy wyżej, rozgraniczenie cytologii i protoplazmatyki nie da się przeprowadzić. Po raz pierwszy kierunek protoplazmatyczny w cytologii sformułował Carrel w swoim artykule p. t. „La cytologie nouvelle“, ogłoszonym w 1927 roku. Opracowawszy dla tkanki zwierzęcej metody hodowli jej *in vitro*, wskazał Carrel na nowe horyzonty, jakie otwierają się zarówno przed tym badaczem, który obserwuje szereg procesów i struktur w prawdziwie witalnych warunkach, jak i przed tym, który do żywych komórek stosuje różne metody eksperymentalno-witalne.

Cytologia roślin jest w tem trudniejszym położeniu, że nie rozporządza dotychczas takimi metodami hodowli, jak cytologia zwierzęca. Mimo to udaje się przetrzymywać komórki roślinne w stanie lepszego lub gorszego przeżywania i dokonuje się na nich szereg badań eksperymentalnych. Większość jednak z tych badań cierpi na brak przekonujących dowodów witalności. Wspomniane braki mogłyby usunąć jedynie metody hodowlane. W obecnym stanie wiedzy należy raczej dobierać do tych eksperymentów odpowiedni materiał, jak np. pewne glony, grzyby, spory i t. p., gdzie metody obserwacji i hodowli dają się łatwo zastosować.

Zapytamy teraz, jak przedstawiają się rezultaty protoplazmatycznego kierunku badań w cytologii. Pobieźna tylko odpowiedź na to pytanie zajęłaby miejsce nie jednego ale całej serii specjalnych artykułów. Albowiem w każdej niemal dziedzinie cytologii próbowano stosować metody eksperymentalno-witalne. Ograniczymy się przeto do paru tylko przykładów i wyróżnimy przytem dwa kierunki badań eksperymentalnych nad żywym protoplastem. Pierwszy z nich to badania ściślejszej fizyko-chemiczne, określające takie cechy żywej materji, jak lepkość, przepuszczalność, rozkład ładunków elektrycznych, elastyczność, punkt izoelektryczny (*IEP*) i t. p.; drugi to kierunek ściślejszej morfologiczny, badający strukturę żywej materji w najszerszych granicach. Rzecz prosta, że cechy takie, jak lepkość plazmy, jej przenikliwość i in., uwarunkowane są właśnie strukturą koloidalną i cząsteczkową i od możliwości przyszłych metod zależy, aby cechy te wiązać z odpowiednią budową.

Opracowanie dla komórki roślinnej metod badania lepkości jej plazmy względnie jej przepuszczalności przyczyniło się

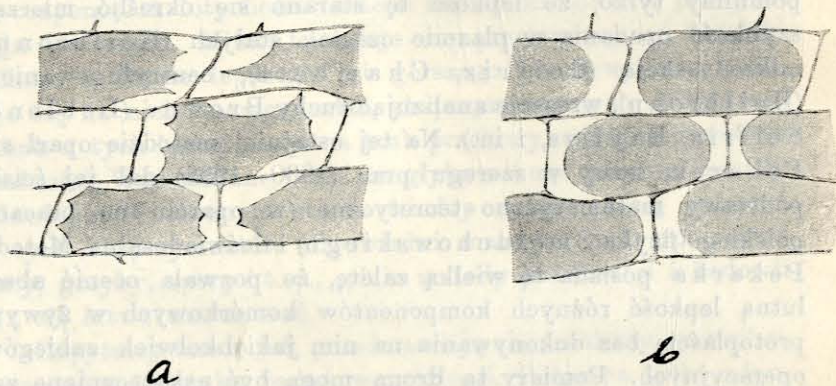
w dużym stopniu do rozwoju innych gałęzi kierunku protoplazmatycznego. Zobaczymy w następnych rozdziałach, że posługując się temi metodami możemy dać do pewnego stopnia protoplazmatyczną charakterystykę tkanek. Nie od rzeczy więc będzie poświęcić tym metodom nieco miejsca.

Lepkość plazmy zmienia się wybitnie wraz z jej stanem koloidowym i przeto może być względnie czułym wskaźnikiem dla szeregu procesów i stanów żywej materji. Nie więc dziwnego, że dawno już starano się wypracować metody każdorazowego prostego określania tego „parametru“ protoplazmy. Nie możemy wchodzić tu szczegółowo w omawiane zagadnienie (patrz: Weber, 1922; Heilbrunn, 1928; Pekarek, 1930), przypomnimy tylko, że lepkość tę starano się określić, mierząc szybkość opadania w plazmie cząstek stałych (Heilbrunn), mikrodysekcją (Seifriz, Chambers), centryfugowaniem (Heilbrunn), wreszcie analizując ruchy Browna (Leblond, Seifriz, Bayliss, i in.). Na tej ostatniej metodzie oparł się Pekarek, który w szeregu prac (1930—1933) dał jej ściśle podstawy matematyczno-teoretyczne (w oparciu na pracach polskiego fizyka Smoluchowskiego) i doświadczalne. Metoda Pekarka posiada tę wielką zaletę, że pozwala ocenić absolutną lepkość różnych komponentów komórkowych w żywym protoplaście bez dokonywania na nim jakiegokolwiek zabiegów operacyjnych. Pomiary tą drogą mogą być uskuteczniane zarówno na spoczynkowych (Pekarek) jak i dzielących się komórkach (Kato). Metoda ta zdaje się posiadać dużą przyszłość.

Większe zastosowanie w badaniach anatomii protoplazmatycznej znalazła Weberowska metoda określania lepkości przy pomocy plazmolizy. W przeciwstawieniu do metody Pekarka nie daje ona liczbowych danych absolutnej lepkości, lecz tylko orjentuje nas co do mniejszego lub większego jej stanu. Weber oparł się na fakcie, że ze wzrostem lepkości plazmy trudniej jest oderwać ją plazmolitycznie od błon komórkowych, tak że plazmolizowany protoplast posiada wówczas formy wklęsłe jak na ryc. 1 *a*. Przy lepkości nieznacznej plazmoliza zachodzi łatwiej i szybciej z przewagą form wypukłych (ryc. 1 *b*). Weber opracował łatwe metody określania stanu lepkości na podstawie miejsca i formy plazmolizy (Plasmolyse-Ort- lub Plasmolyse-Form-Methode) jak i czasu plazmolizy (Plasmolyse-Zeit-Methode). W jednej i tej samej komórce forma,

miejsce i czas plazmolizy mogą się zmieniać, co częstokroć doprowadza do ciekawych wniosków o zmianach, jakie zaszły w łonie protoplazmy. Weberowska metoda plazmolityczna znalazła — jak to zobaczymy niżej — szerokie zastosowanie w pracach anatomii protoplazmatycznej. Ale i w badaniach ściśle cytologicznych, jak np. nad podziałem komórki, metoda ta może służyć do charakteryzowania aktualnych zmian lepkości podczas mitozy (Cholnoky, Becker). U *Sphacelaria cirrhosa* i *Stypocaulon scoparium* np. obraz plazmolizy zmienia się wybitnie z postępem podziału komórkowego (por. ryc. 2).

Drugą metodą, odgrywającą dużą rolę w dzisiejszej protoplazmatyce, jest t. zw. plazmometria, opracowana przez Höf-



Ryc. 1.

Schematy plazmolizy: *a* — postać plazmolizy przy znacznej lepkości plazmy, *b* — postać plazmolizy przy lepkości nieznacznej: według Struggera.

lera (1928). Plazmometria pozwala nam określić w każdym konkretnym wypadku osmotyczną wartość komórki (*OW*), a dalej zdolność jej plazmy do przepuszczania określonych ciał. I ten „parametr” — jak się wyraża Höfler — może nam posłużyć do pewnego scharakteryzowania protoplazmy.

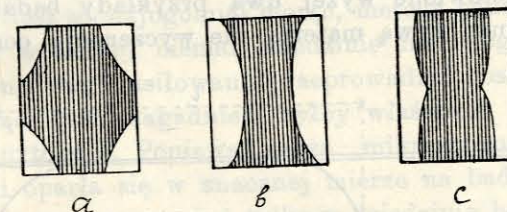
Jeśli splazmolizujemy komórkę danym płynem hipertonicznym aż do stanu równowagi, wówczas ze stosunku objętości zajętej przez protoplast i objętości komórki możemy wyliczyć osmotyczną wartość komórki. Stosujemy np. 20% roztwór sacharozy a protoplast zajął po plazmolizie $\frac{1}{2}$ przestrzeni komórkowej. *OW* komórki przed plazmolizą wynosi $20 \times \frac{1}{2} = 10\%$

sacharozy. Przy stosowaniu ciał łatwiej przenikliwych, jak gliceryna lub mocznik, plazmoliza po pewnym czasie ustępuje. Ze zmian objętości protoplastu możemy wyliczyć odpowiednie zmiany *OW* w czasie i stąd zorjentować się co do ilości endosmującej substancji. Posługujemy się przytem następującymi wzorami:

$$OW = CG \dots \dots \dots (1)$$

$$OW_2 - OW_1 = C(G_2 - G_1) \dots \dots \dots (2)$$

$$m = \frac{OW_2 - OW_1}{t_2 - t_1} \dots \dots \dots (3)$$



Ryc. 2.

Postacie plazmolizy w dzielących się komórkach *Stypocaulon scoparium*, *a* — postać charakterystyczna dla kom. spoczynkowych, w stadium profazy i metafazy; *b* — postać typowa dla kom. anafazowych; *c* — forma plazmolizy charakterystyczna dla wczesnych telofaz. Orygin.

OW znajdujemy z koncentracji plasmoliticum *C* i pomiaru stopnia plazmolizy *G*. *G* to stosunek objętości protoplastu do objętości komórki:

$$G = V_p : V_k$$

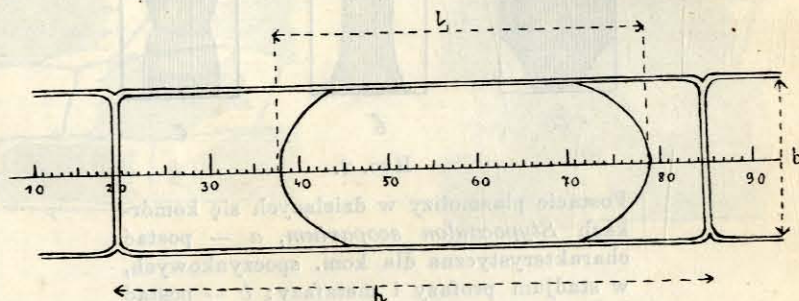
Wartość *G* możemy powiązać z wymiarami i kształtem komórki i skurzonego protoplastu. Postać wzoru zależy będzie oczywiście od kształtu komórki i postaci menisków plazmatycznych. Dla każdego typu obliczenie musimy przeprowadzić oddzielnie (patrz Strugger, 1935). Dla komórek cylindryczno-pryzmatycznych i menisków plazmy półokrągłych, jak na ryc. 3 (współcz. menisk. = $\frac{1}{3}$), wzór przybierze postać

$$G = \frac{1 - b/3}{h} \dots \dots \dots (4)$$

(Höfler i Stiegler, 1930). Zmianę OW (wzór 2) możemy odnieść do jednostki czasu (wzór 3). Wartość m charakteryzuje szybkość przenikania ciała przez daną protoplazmę.

Plazmometria, podobnie jak plazmoliza stanowi dogodną metodę dla każdorazowego charakteryzowania żywej materji. Należy jednak pamiętać, że zarówno określona lepkość jak i pewna OW lub m związane są z odpowiednią strukturą koloidową i cząsteczkową. Nie mamy jeszcze możliwości określania tej struktury w każdym dowolnym przypadku, w badaniach jednak nad różnymi stanami i zróżnicowaniami żywej materji już takie oderwane „parametry” mogą odegrać ważną rolę.

Przedstawione wyżej dwa przykłady badań fizyko-chemicznych nad żywą materją nie wyczerpują oczywiście cało-



Ryc. 3.

Przykład metody plazmometrycznej. Według Höflera.

kształtu zagadnień protoplazmatyki. Zdajemy sobie dobrze sprawę z tego, że fizyko-chemiczna charakterystyka plazmy mogłaby równie dobrze dotyczyć wielu innych jej „parametrów”. Chemja fizyczna protoplastu zna wiele przykładów takich badań. Pfeiffer np. opracował w cyklu prac metody pomiaru punktu izoelektrycznego (IEP) protoplastów; on opracowuje również metody mierzenia ciężaru właściwego pewnych części protoplastu, dalej bada siły molekularne, adhezję i t. p. Zasady elektrostatyki opracowują Keller i Gicklhorn i ich współpracownicy i metody ich mają duże zastosowanie w badaniach nie tylko cytologicznych ale i anatomiczno-protoplazmatycznych (t. zw. Physikalisch-Biologische Arbeitsgemeinschaft przy Instytucie Zoologicznym Niemieckiego Uniwersytetu w Pradze). Mikrochirurgja dostarcza danych, dotyczących elastyczności proto-

plazmy (szkoły Chambersa, Seifrizza i Peterfi'ego), w podobnym kierunku pracuje i metoda centryfugowania (Seifriz, Heilbrunn, Némec, Harvey, Beams, King i in.). Dodajmy do tego obszerną dziedzinę badań nad pH , rH , nad współczynnikiem łamliwości świetlnej (Pfeiffer), wreszcie całą mikrochemję z jej współczesnymi metodami (por. Ackermannówna, 1936). Każde z tych zagadnień wymagałoby oddzielnego obszernego omówienia, czego w tym artykule czynić nie możemy.

Chcąc zacytować jakiś przykład z drugiego kierunku badań, wskazanego wyżej (patrz str. 320), jesteśmy w położeniu jeszcze trudniejszym. Jest to, najogólniej biorąc, metoda badań za życia, a wiemy, że w każdej niemal dziedzinie morfologii komórki przeprowadzono wzgl. usiłowano przeprowadzić obserwacje witalne. Przegląd tych zagadnień byłby właściwie przeglądem prawie całej cytologii. Ponieważ nasza „mikroskopowa” morfologia komórki oparła się w znacznej mierze na badaniach materiału utrwalonego, przeto już tylko w dziedzinie badań czysto mikroskopowych stoi przed cytologiem wdzięczne zadanie, opracowania różnych zagadnień drogą obserwacji żywego protoplastu. Nad metodą badań pośmiertnych ciąży zarzut artefaktowości, nad metodą zaś badań za życia zarzut nienormalnych warunków, patologii i t. p. Myliłby się ktoś sądząc, że wszystkie problemy mikroskopowej morfologii są już dziś rozwiązane. Tak np. kwestja mikroskopowej budowy błony komórkowej stale jeszcze podlega dyskusji (Lüdtke, Frey-Wyssling); dyskutowane również żywo są zagadnienia witalnej mikroskopowej struktury jądra spoczynkowego i przemian jego podczas kinezy (Schaeede, Martens, Bělař, Teleżyński, Nebel, Kuwada, Nakamura). Także sprawa cytokinezy dostarcza materiału do dyskusji (Becker, Ellenhorn). Dodajmy do tego badania morfologiczne tego typu co badania nad anatomicznymi podstawami przepuszczalności (Höfler, Weber, Lederer, Plowe, Seifriz, Lorey, Chambers, Bank), zagadnienie plazmalemy i tonoplastów, problem warstwowej budowy protoplastu-komórki, zagadnienia rozwojowe plastydów i chondrjomu, struktury plastydów (Doutreligne, Heitz), a będziemy zmuszeni przyznać, że cały właściwie grunt mikroskopowej morfologii komórki jest jeszcze do przeorania przy pomocy metod eksperymentalno-witalnych. Tyle co do morfologii mikroskopowej.

Ale przecież na tem nie kończy się morfologia protoplazmy. Protoplazmatyka nie stawia tutaj żadnych granic. Dopiero poznanie struktur ultramikroskopowych i cząsteczkowych może wyrobić należyte pojęcie o dynamicznym charakterze protoplazmy. I tutaj otwierają się dla cytologa-protoplazmatyka niezmierzone możliwości dociekań, ograniczone — rzecz prosta — jedynie możliwościami metodycznymi.

Obserwacje w ultramikroskopie zdają nam sprawę z rozmaitych stanów koloidalnych protoplazmy. Na ich zasadzie możemy w wielu wypadkach sądzić o przemianie sol-żel komponentów komórkowych (Gaidukov, Lapique; patrz Guilliermond, 1930, 1932). Obserwacje w mikroskopie polaryzacyjnym pozwalają ustalić w najdrobniejszych szczegółach ułożenie micelli nie tylko w „martwych“ szkieletalnych częściach protoplastu, ale i w strukturach uważanych za „żywy“ komponent komórki. Anizotropową budowę stwierdzono nie tylko w błonach komórkowych (patrz Seifriz, Frey-Wyssling) ale i w strukturach jądrowych (Schmidt, Küster), w chromozomach (Schmidt, Kuwada, Nakamura), wrzecionach mitotycznych (Schmidt, Runnström) i plastydach (Küster, Menke). Zastosowanie obiektywu Spierera pozwala ustalić kierunek ułożenia struktur micelarnych na powierzchniach płynnych wzgl. koloidowych, jakich wiele w komórce. Wreszcie analiza roentgenograficzna zdaje sprawę nie tylko z ułożenia micelli (krystalitów) ale i z budowy micelli i drobiny celulozy. Te ostatnie badania nie są już jednak badaniami za życia.

Dochodząc do tego miejsca, musimy przyznać, że współczesne metody badania struktur cząsteczkowych żywej materji nie są już bezpośrednimi metodami witalnymi ale znowu metodami pośrednimi. Są to najczęściej rozważania ściśle chemiczne lub fizyko-chemiczne, które następnie przenosi się na zjawiska związane z życiem. Rzecz prosta, że taki sposób badania nie jest wolny od wielu zarzutów, a przede wszystkim od tego zarzutu, że zjawiska zdobyte na fizycznych modelach lub w pracy laboratoryjno-chemicznej nie zawsze odtwarzają wiernie stosunki, zachodzące w żywym protoplaście; dlatego też trudno nam w tej chwili mówić o badaniach ściśle protoplazmatycznych nad cząsteczkowymi strukturami plazmy. Zdaje się, że badania te nie wyszły jeszcze poza ramy czystej fizyki lub chemji.

Jak dalece sprawy te są trudne i jak wiele nastroczają wątpliwości, tego dowodem mogą być choćby współczesne badania nad chlorofilem i jego funkcją podczas fotosyntezy (por. prace Stolla, 1936 i Gaffrona i Wohla, 1936). Podczas gdy jedna grupa autorów, opierając się na badaniach raczej chemicznych, buduje teorie asymilacji, gdzie różne funkcje spełniają atomy jednej i tej samej cząsteczki chlorofilu, to inni autorowie, opierając się nie tylko na badaniach chemicznych ale i fizjologicznych — udowadniają istnienie pewnych kompleksów molekuł chlorofilowych, pewnych — jak mówią — jednostek asymilacji. Dopiero taki kompleks, składający się z paru tysięcy molekuł zdolny jest przeprowadzić redukcję molekuły kwasu węglowego. Nie wiadomo także, czy w procesie asymilacji czynną rolę odgrywa sam chlorofil, czy też jego połączenie z białkami i lipoidami plazmy (t. zw. chloroplastyna Stolla). Dodajmy, że koncepcje zwolenników istnienia jednostek asymilacji znajdują poparcie w ostatnich badaniach morfologów, wykrywających w plastydzie „grana“ wzgl. „płytki“ barwika (Doutreigne, Heitz).

Zupełnie coś podobnego moglibyśmy powiedzieć i o koncepcjach Wrinch'a (1936), dotyczących micelarnych i cząsteczkowych struktur chromozomów. Pomysły te, w wielu szczegółach napewno trafne, nie wychodzą jeszcze poza ramy rozważań czysto teoretycznych.

III. Anatomja protoplazmatyczna.

Historyka botaniki uderzyć musi fakt, że opisowa anatomja roślin od początku swego istnienia aż do chwili obecnej charakteryzuje tkanki roślinne jedynie przy pomocy opisu błon komórkowych oraz kształtu komórek. Poczynając od odkrycia przez Hooke'a komórki, a właściwie błony komórkowej t. j. jej szkieletu, tylko ten szkielet służy anatomom przy opisie, charakterystyce i wyróżnianiu tkanek. Na badaniach tych nie widać prawie wcale wpływu doniesłego faktu, jakim było odkrycie protoplazmy, pomimo że wiedza o protoplazmie objęta nauką cytologii rozwijała się zupełnie równolegle. Ten sposób podejścia charakteryzuje zarówno pierwszych anatomów tej miary co Malpighi, Grew, Leevenhoeck, Mirbel, Sprengel, Treviranus, Moldenhaver, Mohl i in., jak i późniejszy kierunek historyczno-rozwojowy (Hofmeister,

de Bary), jak wreszcie i współczesną fizjologiczną anatomję Schwendenera i Haberlandta (por. Becker, 1937). Bardzo charakterystyczne stanowisko zajął np. pod tem względem wybitny polski anatom i cytolog Władysław Rothert. Wychodził on z założenia, że komórki stanowią cegły, z których zbudowany jest organizm roślinny, i za najistotniejszą pod względem anatomicznym część uważał błony komórkowe. Pomimo znaczenia protoplastu, śmierć jego niczem nie zmniejsza — zdaniem Rotherta — roli komórki jako pierwiastka histologicznego i elementu budowlanego (1913, str. 1149).

Nie ulega wątpliwości, że przeznaczenie i rola pewnych zespołów komórkowych odbija się wyraźnie na kształcie i wielkości komórek oraz na charakterze ich błon. Pamiętać jednak należy, że ten punkt widzenia posiada znaczenie dość ograniczone. Zawsze możemy sobie wyobrazić organizmy wzgl. organy, które mimo pozornej mikroskopowej jednostajności są jednak wysoce zróżnicowane, gdyż pełnią skomplikowane i różne funkcje życiowe. Wystarczy powołać się na takie przykłady, jak przedrośla paprotników, pewne mszaki, niektóre wtórnie uproszczone w swej budowie rośliny wodne, aby przyznać, że brak wyraźnych cech „błonowych“ nie stanowi jeszcze dowodu braku jakowych zróżnicowań fizjologicznych. Nawet w pozornie jednakowych komórkach miększu korzenia czy łodygi można wykazać różnice siły ssącej pomiędzy poszczególnymi komórkami pewnych stref (por. Ursprung i Blum). Z tego wynika, że owe „jednakowe“ komórki nie są właściwie wcale jednakowymi. Istota rzeczy leży w tem, że właściwa charakterystyka tkanek winna być oparta nie tylko na cechach błonowych ale przede wszystkim na cechach protoplazmatycznych. Dla nas, którzy patrzymy na roślinę jako na pewien protoplast (por. wstęp), konieczność takiej charakterystyki narzuca się sama przez się.

Protoplazmatyczna anatomja roślin została sformułowana w roku 1929 przez Webera i dziś stanowi ona dla nielicznej grupy badaczy programowy kierunek badań. W przeciwieństwie do wszystkich dotychczasowych kierunków, nie wyłączając anatomji Haberlandta, stara się ona oprzeć charakterystykę i badanie tkanek przede wszystkim na poznaniu żywej materji. Jest ona pomimo stosowania różnych metod eksperymentalnych anatomją opisową, nie wchodzi bowiem w zagadnienia przyczyny pewnych zjawisk, lecz ogranicza się tylko do ich opisu protoplazmatycznego.

Zgadza się wszyscy z tem, że protoplazma jest pojęciem dynamicznem. Badając zatem tkanki protoplazmatycznie, musimy badania te ugruntować na metodach witalnych oraz łączyć każdorazowo strukturę z funkcją. Anatomja Webera łączy więc morfologiczny punkt widzenia z fizjologicznym (por. wstęp), spełnia ona zatem postulat Wóycickiego, wyrażony przezeń jeszcze w roku 1926 o konieczności ścisłej współpracy morfologa z fizjologiem. Mimo to nie pretenduje ona do nazwy „anatomji fizjologicznej“, gdyż nie jest właściwie wiedzą o orjentacji przyczynowej. Jak wiemy, współczesna „fizjologiczna“ anatomja Haberlandta jest raczej „anatomją teleologiczną“ (Weber, 1929; por. Becker, 1937).

W myśl powyższych założeń musi również anatomja Webera zająć się badaniem i charakterystyką tych tkanek, które we współczesnej anatomji uchodzą za jednakowe lub podobne. Sformułowana w roku 1925 zasada „der physiologischen Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit“ (Weber) odgrywa wielką rolę w badaniach protoplazmatycznych. Tkanica musi być również badana tak długo, jak długo pozostaje ona przy życiu, a wiemy, że protoplazmatycznie będzie ona ulegała różnym zmianom w różnych okresach życia. Anatomja Webera musi więc badać tkanekę w zależności od wieku, zmian w warunkach zewnętrznych, periodyczności dobowej i rocznej i t. p. Łączy się więc ona ściśle z ekologją komórki, sformułowaną przez Uehle (1928).

Streszczając powyższą charakterystykę, możemy powiedzieć, że celem anatomji protoplazmatycznej Webera jest ugruntowanie badań anatomicznych na poznaniu żywej treści komórek, na poznaniu procesów życiowych w chwili ich rozgrywania się in situ. Jak wywiązuje się anatomja ta ze swego zadania? Łatwo przewidzieć, że trudności metodyczne będą tu stawiały pewną granicę dociekaniom. Nic też dziwnego, że Weberowska anatomja, postępując po obranej drodze, daleka jest jeszcze od wykonania swego programu. Na usprawiedliwienie dodajmy, że anatomja klasyczna ma za sobą dorobek paru dobrych stuleci, podczas gdy protoplazmatyczny kierunek datuje się od niespełna paru dziesiątków lat. Nie powinna więc nas dziwić pewna niewspółmierność w ilości faktów, zdobytych w jednym i drugim kierunku.

Dla przykładu weźmiemy przede wszystkim badania nad systemem okrywającym, przyczem omówimy aparat szparkowy,

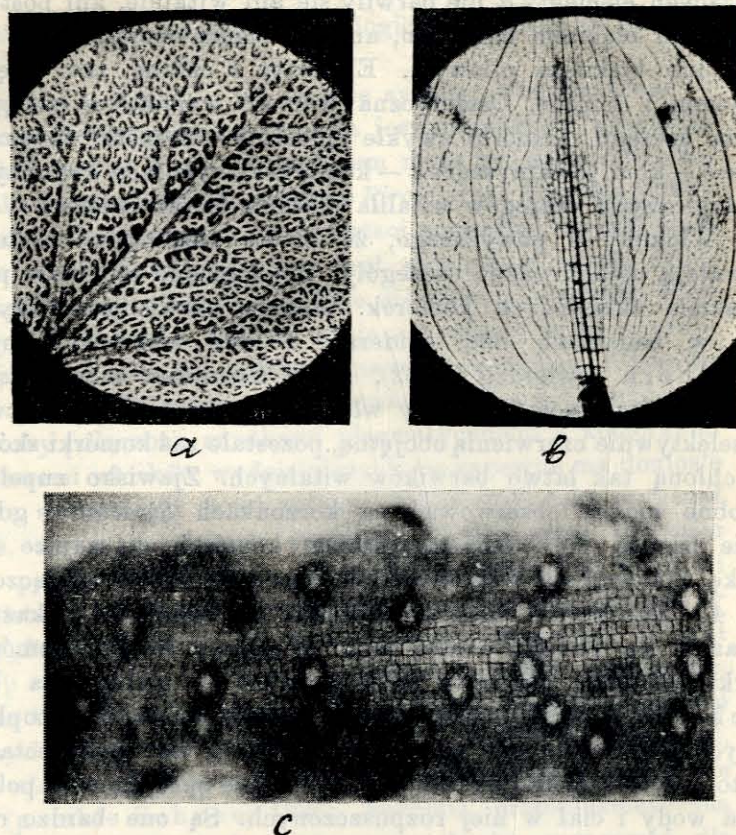
choć ten ostatni anatomja fizjologiczna zalicza do innego systemu.

W sprawie skórki — lub wogóle systemu okrywającego — anatomja protoplazmatyczna zrobiła jeszcze niewiele, poczyniła już wszakże pewne kroki. Przykładem może być scharakteryzowanie ciekawego protoplastu w skórcie *Pirola* przez Fürtha (1920). Protoplasma nie występuje tu w postaci normalnej otoczki plazmatycznej dookoła wakuoli, lecz jest zebrana w pewną skoncentrowaną masę, w której znajduje się jądro i plastydy. Przy pozostałych błonach — jak się zdaje — plazmy brak, a przynajmniej nie można jej wykazać nawet plazmolizą. Ciekawy szczegół podaje Fenner dla *Pinguicula*. Komórki epidermy są tu jakoby połączone mostkami plazmatycznymi z komórkami podstawowymi włosków wydzielniczych, co zapewne ma doniosłe znaczenie w fizjologii danej rośliny. Już w 1898 roku wykazał Gravis, że w komórkach epidermy *Tradescantia virginica* plazma, poddana plazmolizie, pozostaje zespolona ze ścianami promienistymi komórek, tworząc przez to w skórcie jak gdyby pasma („*Band-Plasmolyse*“). Charakterystycznym jest, że taki sam typ plazmolizy wykazują zawsze komórki endodermi. Zjawiska te możemy wytłumaczyć rozmaitemi stanami lepkości w różnych miejscach protoplastu (por. wyżej rozdz. poprz.), jednak właściwego ich znaczenia dla fizjologii protoplastu nie znamy (p. także Schnee, 1936). Podobną protoplazmatyczną charakterystykę komórek epidermy można by opracować dla wielu wielu roślin i organów. Jak widzimy, w niektórych wypadkach dotyczy ona szczegółów zgoła ciekawych i nie drugorzędnych. Z pewnością, zachowanie się struktur plazmy w danej komórce jest dla niej niemniej ważną cechą od charakteru jej błony. W tej dziedzinie jest bardzo wiele do zrobienia. W monografii Linsbauera (1930), poświęcono stosunkom plazmatycznym w epidermie specjalną uwagę. Jak jednak mało wiemy w tej materji, świadczyć o tem mogą rozmiary odnośnego rozdziału. Zajmuje on 14 stron na ogólną liczbę 230 stron tekstu.

Przykładem zastosowania nowoczesnych metod do plazmatycznej charakterystyki komórek epidermy, może być praca Lilienstern (1934). Autorka ta wykazała na listkach *Tradescantia virginica*, że komórki towarzyszące aparatów szparkowych różnią się wybitnie wieloma właściwościami fizjologicznymi od pozostałych komórek skórki. Wśród komórek towa-

rzyszających elementy *a* nie barwiły się ani witalnie, ani postwitalnie, ani błękitem metylenu, ani czerwienią obojętną, ani też dala lub błękitem nilowym. Elementy *b* chłoną zato błękit metylenu i tioninę. Osmotyczna wartość wzrasta w następującym szeregu: komórki zwykle epidermy — komórki towarzyszące *b* — kom. towarzyszące *a* — komórki zamykające. Podobnych fizjologicznych szeregów ustaliła autorka bardzo wiele.

Widzimy z powyższego, że proste stosunkowo metody pozwalają ustalić ważne szczegóły: fizjologiczne różnice w protoplasmie określonych komórek. Metoda barwienia za życia daje w badaniach nad epidermą i inne ciekawe wyniki. Gicklhorn stwierdził (1932), że u *Geranium macrorrhizum* komórki otaczające podstawy włosków wydzielniczych barwią się selektywnie czerwienią obojętną, pozostałe zaś komórki skórki nie chłoną tak łatwo barwików witalnych. Zjawisko zupełnie podobne można obserwować na korzonkach *Stratiotes*, gdzie silnie barwią się przedewszystkiem komórki, otaczające komórkę macierzystą włosnika (Beckerowa, 1934). Załączona ryc. 4c przedstawia nam te stosunki. Szczegóły te wskazują wyraźnie na swoiste cechy, jakie w zespole innych komórek skórki posiadają elementy odkryte przez Gicklhorna lub Beckerową. Najjaskrawiej może znaczenie metod protoplazmatycznych występuje w badaniach nad t. zw. hydropotami. Są to pewne komórki skórki, przystosowane specjalnie do pobierania wody i ciał w niej rozpuszczonych. Są one bardzo rozpowszechnione wśród roślin wodnych. Ponieważ jednak postacią swą nie różnią się od pozostałych komórek skórki, przeto nie o nich nie mówi żadna z anatomji klasycznych, nawet „fizjologiczna“ Haberlandta. Wykrywa się te komórki przy pomocy barwienia za życia (Mayr, Riede, Küster, Gicklhorn, Meyer, Herzog, Strugger). Błony tych komórek chłoną również selektywnie tlenki manganu i żelaza (Molisch, Küster, Gicklhorn). Załączone fotografie Struggera (ryc. 4a, b) przedstawiają rozmieszczenie hydropotów na liściach niektórych roślin. W listkach niektórych mechów można za pomocą plazmolizy wykazać również obecność podobnych komórek przepuszczających. Plazmoliza rozchodzi się tutaj promienisto, poczynając od takich komórek (Strugger, 1935). Wszystkie te elementy były do niedawna zupełnie nieznane. Widzimy więc, że anatomja protoplazmatyczna rzeczywiście potrafi rozszerzyć krąg naszych wiadomości o budowie rośliny.



Ryc. 4.

Elektywne barwienie niektórych komórek skórki: *a* — rozmieszczenie hydropotów w liściu *Trapa natans*; *b* — to samo u *Hydrocleis nymphoides*; *c* — komórki macierzyste włosników i ich komórki otaczające w korzeniach *Stratiotes aloides*; *a* i *b* według Struggera, *c* — według Beckerowej.

W związku z epidermą poruszymy sprawę włosków roślinnych. Nie będziemy jednak trzymać się i tutaj systemu Haberlandta, który różne rodzaje włosków lokuje w rozmaitych systemach.

W wydzielniczych trichomach *Cucurbitaceae* możemy wykryć skomplikowane stosunki protoplazmatyczne (Schrödter, 1926). Występują w nich t. zw. komórki środkowe (Mittelzellen). Włoski, o których mowa, posiadają kształt wydłużo-

nych nitek zbudowanych z jednego szeregu komórek. Podstawową komórką tkwi włoska w epidermie, kończy go zaś główka. Zastosujmy barwienie vitalne do takiego włoska z tem, że dostęp barwika będzie miał miejsce tylko od podstawy włoska, względnie od jego główki. Przekonamy się wówczas, że barwik pobrany przez komórkę końcową wędruje stopniowo od komórki do komórki, aż wreszcie natrafia na pewną komórkę środkową, która go zatrzymuje. Jest to właśnie owa charakterystyczna komórka, która — jak długo żyje — jest dla barwików vitalnych zupełnie nieprzepuszczalna. Komórki środkowe stanowią również pewną zaporę dla płynu plazmolizującego. Przy wnikanii takiego płynu od podstawy włoska, plazmoliza w komórkach dolnych występuje mniej więcej już po pięciu minutach. Poczynając od komórki środkowej, czas plazmolizy przedłuża się do pół godziny. Plazmolityczne oderwanie protoplastu od podłużnych błon następuje w komórkach środkowych tylko w wyjątkowych wypadkach. We wszystkich pozostałych komórkach plazma odrywa się przedewszystkiem od ścian podłużnych. W rozdziale poprzednim wskazaliśmy, że z obrazów plazmolizy można wnosić o stanie lepkości plazmy. W tym więc wypadku protoplazma komórek środkowych wykazuje zgoła odmienny rozkład lepkości niż protoplazma pozostałych komórek. Można również wykazać, że i charakter błon jest inny w komórkach środkowych. Tylko przeto wszechstronna analiza zapomocą różnych metod może dać pełny obraz zróżnicowania tych niepozornych utworów. Do kategorii badań protoplazmatycznych nad włoskami należy bez wątpienia zaliczyć znane badania Roupperta nad włoskami parzącymi pokrzywy. Dokładna ich analiza wykazała, że są one przedewszystkiem hydatodami. Podobne przykłady możnaby mnożyć.

Wspominaliśmy wyżej, że anatomja protoplazmatyczna stara się badać i charakteryzować organy wzgl. tkanki w różnych okresach rozwoju i życia, w każdym razie tak długo, jak długo dany organ wzgl. tkanka pozostają przy życiu. Nawiązując przeto do omawianych dopiero co włosków roślinnych, przypomnimy pracę Gicklhorna, który w historii rozwoju włoska wydzielniczego *Geranium*, wykazał metodą plazmolityczną ciekawe zmiany w fizyko-chemicznej konstytucji protoplastu. Miejsce plazmolizy jest tu charakterystyczne dla odpowiedniego stadjum rozwojowego. Wreszcie należałoby wspom-

nieć o badaniach nad funkcją wydzielniczą włosków, przyczem pod uwagę musimy wziąć przede wszystkim te prace, które opierają się na metodzie badań za życia. Analizę zmian w żywym protoplasście podczas tworzenia wydzieliny znajdujemy np. we wspomnianej pracy Gicklorna nad *Geranium* i Wenzla nad druzami *Labiatae*. Pekarek (1929) analizuje przy pomocy metody barwienia za życia stosunki elektrostatyczne podczas funkcji nektarjów itp.

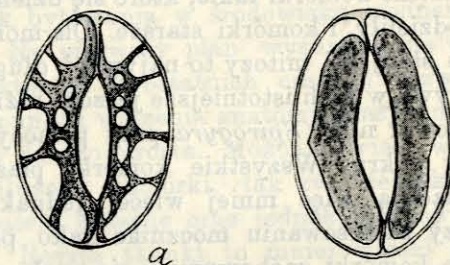
Omawiając wyżej pracę Lilienstern nad zjawiskami barwienia za żywa epidermy, wskazaliśmy na odmienne charakterystyczne zachowanie się komórek zamykających aparatów szparkowych. Nad temi aparatami rozwinęła się dość bogata literatura i dziś posiadamy już jaką taką protoplazmatyczną ich charakterystykę.

Jak wiadomo, cała klasyfikacja i charakterystyka tych organów opiera się w anatomii klasycznej na cechach blonowych. Dzięki istnieniu wielu szczegółów w zakresie budowy i chemizmu błony, charakteru jej lokalnych zgrubień, postaci komórek, występowania dodatkowych komór itp. dała nam dotychczasowa anatomja dokładny obraz szeregu typów — od archaicznych aż do najbardziej zróżnicowanych — podała wreszcie cały szereg typów ekologicznych. Mechanizm działania tłumaczy nam za pomocą określonej postaci i charakteru zgrubień nabłonnych. Weber nazywa tę część zagadnienia zajmowaniem się maszyną t. j. samym aparatem, twierdzi jednak, że również ważną a może ważniejszą jest rola, zachowanie się maszynisty t. j. protoplastu komórek zamykających. Cały też szereg badań poświęcono temu ostatniemu zagadnieniu.

Już stosunkowo dawno bo w roku 1886 (Leitgeb) poczyniono spostrzeżenia, że mikroskopowy wygląd protoplazmy zmienia się w komórkach zamykających zależnie od tego, czy aparat jest otwarty, czy zamknięty. Przy otwieraniu się aparatu następuje jakby pewne shomogenizowanie plazmy, w której giną wszelkie ziarnistości. Pojawiają się one napowrót skoro szparka ulegnie zamknięciu. Gicklhorn, Thone i Scarth wykazali kolejno, że w aparatach zamkniętych wzrasta kwasowość soku komórek zamykających. Linsbauer i Weber dowiedli, że komórki zamykające aparatów otwartych są bardziej odporne na działanie granicznych temperatur i trucizn, co wiąże się także z odpowiednimi zmianami przepuszczalności. Także i bar-

wienie za życia pozwala stwierdzić różnice. Na świetle, przy szczelinie otwartej, strącają się pod wpływem barwików barwne kule w wakuolach; w ciemności wakuole barwią się zupełnie jednolicie (Leitgeb, Weber, Linsbauer).

Weber badał stosunki protoplazmatyczne komórek zamykających przy pomocy metody plazmolitycznej. Przy szparce otwartej plazmoliza przebiega trudno i powoli, przyjmując postać plazmolizy wklęsłej; plazma nie krąży, jądro z nietypowym jąderkiem. Przy szczelinie zamkniętej komórki plazmolizują się szybko i łatwo, z przewagą form wypukłych (por. ryc. 5). Plazma krąży. Badania te wykazują perjodyczne zmiany lepkości w protoplazmie. Tyle co do stanu protoplazmatycznego komórek za-



Ryc. 5.

Postać plazmolizy w komórkach zamykających aparatu szparkowego: a — plazmoliza przy szparce otwartej, b — przy szparce zamkniętej. — Według Webera.

mykających w związku z ich funkcją. W stosunku do innych komórek skórki możemy je scharakteryzować już choćby przy pomocy wyżej wskazanej metody Lilienstern. Boas (1930) wykazał, że jądra komórek zamykających i pozostałych komórek skórki różnią się wybitnie zdolnością rozpuszczania się w solach kwasów żółciowych. Wreszcie przekonano się, że komórki te są dużo odporniejsze na wszelkie niekorzystne wpływy otoczenia niż pozostałe komórki epidermy. Plazma ich wytrzymuje silne stężenia trucizn, narkotyków, wielkie wahania temperatury i t. p. (Molisch; patrz Weber, 1926). Dzięki tym wszystkim zaletom można je łatwo hodować in vitro (Thielman; por. Becker, 1934). Żyją one całymi miesiącami, rosną, plazma ich ulega prze-

mieszczaniu i t. p. Te i inne protoplazmatyczne właściwości zmieniają się — rzecz prosta — z wiekiem komórek. Weber np. stwierdził duże różnice przepuszczalności plazmy w komórkach zamykających różnego wieku (1931).

Powiedzieliśmy wyżej, że w anatomji protoplazmatycznej dużą rolę odgrywa Weberowska zasada „der physiologischen Ungeichheit bei morphologischer Gleichheit“. Na przykładzie hydropotów lub komórek środkowych mieliśmy możliwość przekonać się o jej znaczeniu. Szczególnie wdzięczne pole do działania ma ta zasada przy charakteryzowaniu organizmów wzgl. organów o morfologicznie prostej budowie. Zaczniemy od glonów. *Spirogyra* nie jest właściwie nawet organizmem wielokomórkowym. Wszystkie jej komórki są do siebie podobne. W obrębie nitki możemy znaleźć komórki takie, które się dzielą, takie, które niedawno się podzieliły, i komórki starsze. Dla morfologa różnią się one jeśli nie stadjami mitozy to najwyżej długością. Protoplazmatyk wykrywa w nich istotniejsze jeszcze różnice. Weber (1931) plazmolizował nitki *Spirogyra* przy pomocy hipertonicznych roztworów cukru. Wszystkie komórki plazmolizują się jednakowo, posiadają więc mniej więcej jednakową wartość osmotyczną. Przy zastosowaniu mocznika jako płynu plazmolizującego, różne komórki zachowywały się zgoła różnie. Jedne z nich ulegają plazmolizie, plazmoliza nie ustępuje; protoplast żyje długo w stanie splazmolizowanym. Są to najogólniej biorąc komórki młode, niedawno podzielone i niewyrosłe. Inne komórki całkowicie przepuszczają mocznik. Nie plazmolizują się one wcale i szybko zamierają w roztworach mocznika. Są to najczęściej komórki stare, wyrosnięte. Widzimy więc, że komórki *Spirogyra* posiadają różną zdolność przepuszczania mocznika, uzależnioną od wieku komórek. Sprawa nie jest jednak całkowicie jasna. Jeżeli podział komórkowy jest nieco nierównomierny i z jednej komórki powstają dwie komórki siostrzane różnej długości, wówczas okazuje się, że komórka dłuższa zachowuje się według schematu drugiego, druga zaś jest oporna na mocznik. Z tego wynika, że już sam nierównomierny podział związany jest z jakąś nieznaną bliżej „segregacją“ plazmy. Co tu jest przyczyną, a co skutkiem trudno przesądzać. Z powyższego przykładu widzimy jednak, jak ważne różnice w fizyko-chemicznej konstytucji wykazują protoplasty, nad którymi morfolog przechodzi do porządku dziennego. Weber wykazał także (1933), że komórki *Spirogyra* różnego wieku są rozmaicie odporne na działanie alkoholu.

Przedrośla paproci w anatomji klasycznej nie znajdują prawie wcale uwzględnienia, jako organy mało zróżnicowane, zbudowane z podobnych komórek. Jedynie tylko na brzegu i pośrodku sercowatego przedrośla komórki mają inną postać. Gratzy-Wardengg (1929) wykazała, że całą tkankę przedrośla można podzielić na pewne strefy o różnej wartości osmotycznej. Stoi to w związku z merystemalnym wzgl. wyrosniętym charakterem komórek. Między jednym typem a drugim są przejścia. Określone strefy mają jednak pewną wartość osmotyczną, która wahając się w dość ciasnych granicach, utrzymuje się przez okres wegetacji. Wartość ta może więc służyć dla charakterystyki pewnych komórek równie dobrze jak i niektóre cechy „błonowe“.

Z kolei rzeczy przejdziemy do organów roślin wyższych, które wskutek bytowania w środowisku wodnym mają budowę uproszczoną. Na pierwszy plan wysuwają się tutaj listki moczarki, nad którymi w ostatnich czasach rozwinęła się obfita literatura. Z punktu widzenia anatomji klasycznej budowa listka moczarki jest bardzo prosta. Można bowiem wyróżnić jedynie bardziej wydłużone komórki, tak zw. żeberka, grubościennie i dłuższe komórki brzeżne oraz jednokomórkowe ząbki na krawędzi listka. Reszta tkanki, to mniej więcej izodiametryczne komórki górnej i dolnej epidermy, będącej jednocześnie tkanką asymilacyjną.

Protoplazmatyczną charakterystykę komórek z listków moczarki przeprowadzono nietylko na materiale jednolitym, ale starano się także zbadać stan protoplastów w zależności od wieku, pór roku i t. p. Mamy tu spełnienie postulatu, iż protoplazmatyczna charakterystyka tkanki winna być dokonana w różnych okresach życia danej tkanki. Szczegółowe omówienie literatury, dotyczącej protoplazmatycznej anatomji listka moczarki, mogłoby zająć miejsce oddzielnego, obszernego referatu. Nie możemy przeciążać czytelnika nawalem faktów, z których nie wszystkie zostały potwierdzone. Ograniczymy się przeto do paru najważniejszych prac, odsyłając poza tem czytelnika do wykazu literatury, gdzie zainteresowani znajdą bliższe szczegóły.

Listek moczarki, podobnie jak i tkankę przedrośla paproci, można podzielić na pewne strefy o różnych właściwościach fizjologicznych. Missbach (1928) i Gahlen (1934) dokonali takiego podziału na zasadzie różnic w przepuszczalności plazmy

dla rozmaitych ciał. Weber (1930) i Moder (1932) wykazali, że istnieją znaczne różnice w pochłanianiu barwników witalnych przez określone grupy komórek, Moder i Gahlen stwierdzili różną zawartość skrobi w pewnych partjach listka. Gicklhorn (1927) opisał specjalne komórki, magazynujące tlenki manganu. Moder i Gahlen pomierzyły wartość osmotyczną różnych komórek i jej roczne wahania. Pekarek i Fürth (1931) zaobserwowali, że określone grupy komórek wykazują określony kierunek ruchu plazmy. Wreszcie przeprowadzono badania nad odpornością różnych stref liścia na niekorzystne czynniki, jak podwyższona temperatura (Belehradek i Melichar 1930), zimno i kwasy (Weber 1932), eter, telur, woda destylowana (Moder) i t. p.

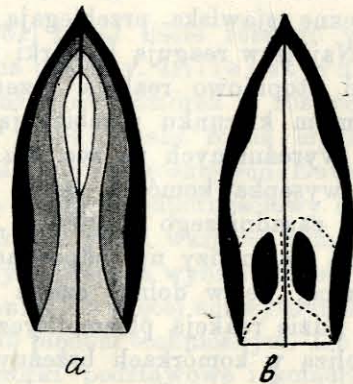
Collins (1931) badał liście różnego wieku ze względu na ich odporność na trucizny. Liliens Stern (1935) zajmowała się zdolnością redukcyjną komórek w różnych fazach rozwoju listka. Strugger (1934) ustalił różną lepkość plazmy w komórkach merystemalnych i wyrosniętych. Esterak (1935) poddał dokładnej analizie gradient odpornościowy liści oraz zajmował się rocznymi wahaniami pH i wartości osmotycznej.

W zacytowanych pracach wyniki nie zawsze są zgodne, co należy przypisać mniej lub więcej uchwytynym różnicom w warunkach obserwacji lub błędom technicznym. Lepeschkin (1930) stwierdził, że komórki podstawowe i komórki żeberka chłoną intensywnie barwniki anilinowe. Gicklhorn (1927), Moder i Meindl (1934) dostali tu wyniki wręcz odmienne. Właśnie te partje komórek nie barwiły się albo wcale, albo bardzo opornie. Różnice między temi wynikami możnaby częściowo tłumaczyć innemi wartościami pH w doświadczeniach autorów. Gahlen ustaliła roczne wahania OW w granicach 7.8 do 12.2 atmosfer. Esterak dostał wartości od 5 do 10 atmosfer. Różnicę tę tłumaczy Esterak stosowaniem różnych metod pomiarowych. Także przy ustalaniu gradientów wytrzymałościowych nie osiągnięto jednakowych rezultatów. Według Belehradka i Melichara gradient wytrzymałościowy na wysoką temperaturę przesuwają się od nasady listka w kierunku wierzchołka, przyczem najbardziej odporne są protoplasty bliższe wierzchołka. Esterak stwierdził całkiem odwrotny kierunek tego gradientu. Tutaj występuje jaskrawo możliwość błędów doświadczalnych. Jeśli bowiem używane do badań

listki odrywać pincetką od łożyszki, wówczas dostaje się gradient Esteraka. Jeśli odcinać je przy pomocy brzozy, wtedy dostaje się gradient typu Belehradka i Melichara. Podobny wpływ samego zabiegu operacyjnego widać również z porównania badań Esteraka i Moder nad odpornością komórek na narkozę. W doświadczeniach Esteraka najdłużej przeżywają komórki zgrupowane w dwie wysepki po obu stronach żeberka; u Moder brak tych wysepki zupełnie. Esterak przekonał się, że jest to wpływ li tylko preparowania listka. Widzimy z tego, że protoplazmatyczna charakterystyka komórek i tkanek natrafia na duże trudności metodyczne. Podamy tu parę rycin z pracy Esteraka, ilustrujących rozkład gradientów w listku moczarki. Według wspomnianego badacza wszystkie fizjologiczne zjawiska przebiegają w liściu w określonym porządku. Najpierw reagują komórki brzeżne i to bliżej wierzchołka, i stąd stopniowo reakcja przesuwają się ku podstawie. W tym samym kierunku przebiegają reakcje i w następnych strefach, wyróżnionych na ryc. 6 a. W górnej części listka znajduje się wysepka komórek, gdzie reakcja zachodzi najpóźniej. Od tego zasadniczego gradientu „G” istnieją różne odchylenia. Gradient plazmolizy np. odpowiada gradientowi G z tą wszakże różnicą, że w dolnej części listka występują wysepki komórek, gdzie reakcja plazmolityczna zachodzi równocześnie z plazmolizą w komórkach brzeżnych (ryc. 6 b). Podobna modyfikacja gradientu G występuje przy zamieraniu pod wpływem wysychania i przy kontrakcji plazmy pod wpływem ucisku. Z tego wynika, że komórki brzeżne i komórki rzeczonych wysepki podstawowych posiadają stosunkowo najmniejszą wartość osmotyczną. Poza temi gradientami także i dwie różne strony liścia różnią się fizjologicznie. Protoplasty dolnej strony są odporniejsze na działanie narkozy, wody destylowanej i plazmolizy. W blaszce górnej występuje często zjawisko systrofe chloroplastów, czego nie spotykamy po stronie dolnej (Moder) i t. p.

Wszystkie te pozornie różnorodne cechy określonych grup komórkowych są ze sobą genetycznie związane. Weźmy dla przykładu komórki podstawowe wyrosniętych liści. Moder stwierdziła w nich obecność dużej ilości skrobi. Zatem osmotyczna wartość tych komórek musi być stosunkowo niższa. Rezultatem tego będzie względnie duże uwodnienie cytoplazmy,

co pociąga znowu za sobą małą jej lepkość (łatwa plazmoliza). Wraz z tem idą: stosunkowo duża przenikliwość plazmy, mała jej odporność na wysokie temperatury i t. p. Widzimy więc, że zaobserwowawszy w pewnych komórkach większą ilość skrobi mogliśmy już przewidzieć dla tych komórek niektóre inne cechy fizjologiczne. Nie znaczy to jednak bynajmniej, że ilość skrobi jest tu przyczyną wszystkich tych zjawisk. Przyczyna leży w stosunkach strukturalnych i enzymatycznych protoplazmy (por. wstęp), i jeśli w przyszłości metody protoplazmatyki potrafią nam każdorazowo zbadać te stosunki, wówczas będziemy mieli wytłumaczone przyczynowo wszystkie te napozór nie związane ze sobą fakty.



Ryc. 6.

Gradienty fizjologiczne w liściu moczarki, *a* — gradient zasadowy „G”, *b* — gradient plazmolizy. — Według Esteñaka.

Strugger (1934) próbuje tłumaczyć występowanie różnych gradientów w liściu moczarki przede wszystkim wiekiem komórek. Słusznie podkreśla on, że w części podstawowej liścia komórki są najbliższe wiekiem do tkanki twórczej, będą przeto miały cechy zbliżone do merystemalnych. Im dalej ku wierzchołkowi, tem bardziej będą to komórki typu wyrośniętych, zróżnicowanych. Ten „gradient wieku” udało się Struggerowi wykazać doświadczalnie przy pomocy Weberowskiej metody plazmolizy (por. rozdz. poprzedni). Strefa merystemalna już po pięciu minutach wykazuje łatwą i typową plazmolizę wypukłą. W strefie wzrostu czas plazmolizy przedłuża się do 1/2 godziny,

i znajdujemy tu wszystkie formy przejściowe od plazmolizy wypukłej aż do t. zw. „Krampfplasmolyse” Webera, t. j. formy najbardziej wklęsłej. W wierzchołku listka, wśród komórek wyrośniętych, plazmoliza powraca do typu wypukłej. Nie ulega wątpliwości, że czynnik wieku i wzrostu komórek odgrywa wielką rolę w różnych „gradientach” tkanki listka. Czy jest on jednak najważniejszym czynnikiem regulującym wszystkie inne zjawiska — jak to chce Strugger — o tem możnaby wątpić. Dodajmy, że podobne gradienty lepkości plazmy wykrył Strugger i na wielu innych obiektach (korzonki *Lemna*, płatki *Dahlia*, hypokotyle *Helianthus* i t. p.).

Nie chcemy przeciążać czytelnika dalszemi szczegółami z zakresu anatomii listka moczarki. Sądzymy, że podane wyżej przykłady dostatecznie orientują nas w kierunku badań, a jednocześnie wskazują na trudności metodyczne, z jakimi protoplazmatyka musi się liczyć. Na zakończenie dodamy, że podobne gradienty wytrzymałości ustala się dla liści bardzo wielu roślin zielnych i drzew (Esteñak; Gieckhorn, 1936).

Dotychczas omawialiśmy organy wzgl. tkanki, które morfologicznie były bardzo mało zróżnicowane i które przeto leżały jakby poza nawiasem anatomii klasycznej. Musimy także zapytać, czy istnieje możliwość protoplazmatycznej charakterystyki takich tkanek, które i tak są wyraźnie wyodrębnione wskutek pewnych wyraźnych cech morfologicznych i z którymi przeto liczy się i anatomia klasyczna. Możemy dać twierdzącą odpowiedź na to pytanie, jakkolwiek charakterystyka jest i tutaj bardzo jednostronna, dotyczy bowiem znowu tylko oderwanych „parametrów” protoplazmy.

W literaturze fizjologicznej możemy znaleźć różne fakty, które pomogą nam do wyszukania drogi dla protoplazmatycznego charakteryzowania tkanek roślin wyższych. Küster opracował w roku 1912 nową metodę barwienia za życia. Polegała ona na wstawianiu całych pędów roślinnych do roztworów barwików, przyczem barwik podnosił się w tkankach przewodzących wraz z prądem wody i rozchodził po roślinie. Przekonano się tą drogą, że cały szereg barwików, które dotychczas były uważane za nie przenikające do żywej komórki, lokalizuje się w określonych elementach tkankowych. W całym organizmie roślinnym znaleziono komórki, które barwiły się za życia barwikami sulfonowymi, pomimo że inne elementy barwików tych wcale nie chłoneły. Barwią się przede wszystkim komórki otaczające

wiązki przewodzące, dalej pewne komórki w płatkach i listkach okwiatu, wreszcie niektóre komórki owoców. U niektórych roślin zabarwiały się całe prawie liście. Collander potwierdził wyniki Küstera i zwrócił uwagę na charakterystyczne zachowanie się komórek, otaczających wiązki. Prawie zawsze barwią się one witalnie nieprzenikliwymi gdzieindziej barwnikami sulfonowymi. Na tej zasadzie moglibyśmy już scharakteryzować pewne elementy wiązek przeprowadzających.

W roku 1921 Höfler i Stiegler stwierdzili, że komórki epidermalne łodyg *Gentiana Sturmi* charakteryzowały się — w przeciwstawieniu do innych tkanek tej rośliny — dużą zdolnością przepuszczania dla mocznika. Szczegół ten skłonił Höflera do przedsięwzięcia dokładnych badań nad protoplazmatyczną charakterystyką tkanek przy pomocy jednego parametru plazmy, t. j. przy pomocy wyznaczania przepuszczalności dla określonego ciała. Dodajmy wszakże, że i badania Ursprunga i Bluma nad siłą ssącą komórek mogłyby również służyć dla pewnej ich protoplazmatycznej charakterystyki. Ciekawe zestawienie tych pomiarów dla różnych tkanek rozmaitych organów rośliny znajdzie czytelnik w polskim podręczniku ekologii Szymkiewicza (1932, str. 238—246).

Höfler i Stiegler oparli się na wyłożonej przez nas poprzednio metodzie plazmometrycznej. Na wielu osobnikach *Gentiana Sturmi* określili tą metodą wartość m dla mocznika (ilość mocznika pobrana przez daną komórkę w ciągu 1 min. z 1 GM roztworu mocznika). Pozwalamy sobie zacytować tutaj kilka liczb, otrzymanych z różnych doświadczeń.

antocjanowe kom. epidermy łodygi .	0.03675	
	0.0184	
	0.048	
	0.0215	naświetlenie
	0.0100	zaciemnienie
kom. korowe łodygi	0.00499	
	0.00289	
	0.00483	
	0.00286	
kom. ep. rurki korony	0.00196	
	0.00132	
	0.00058	
	0.00117	

Doświadczenia te pokazały, że przepuszczalność plazmy dla mocznika jest różna w różnych tkankach. Dla komórek jednej tkanki wartość m nie jest stała, lecz waha się w małych granicach. Rząd wielkości jest jednak zachowany. Dla plazm różnych tkanek rząd wielkości jest różny. Wartości m nie są cechą charakterystyczną dla określonych gatunków. Podobne wyniki otrzymano z badań plazmometrycznych nad *Lamium purpureum*.

Odpowiednie pomiary zostały przeprowadzone i na innych organach rośliny. U tejże samej *Gentiana Sturmi* zbadano także epidermy liścia i korzenia. Oto niektóre dane z Höflera (m przeliczone tutaj na 1 godz.).

łodyga	kom. ep.	1.5— 6.0
	warstw. pdep.	0.25
liść	kom. ep. dolnej str. .	0.48
korzeń	kom. ep.	0.50
kwiat	kom. rurki kor. . . .	0.088

Najłatwiej przenika mocznik przez plazmę komórek epidermy łodygi; najtrudniej dostaje się do komórek korony. Inaczej zachowują się komórki epidermalne łodygi wobec cukru lub KNO_3 . Nie pobierają one tych ciał prędzej niż inne komórki. Höfler opracował (1934) dla komórek epidermalnych łodygi cały t. zw. „szereg przepuszczalności“, t. j. zbadał szybkość przenikania do nich całego szeregu ciał. W podobny sposób postąpiono i z innymi komórkami, np. kom. korony. Okazało się przytem, że otrzymane tu liczby są dla danej tkanki pod pewnym względem charakterystyczne. Oto zestawienie z Höflera (1936):

	kom. ep. korony	kom. ep. łodygi
mocznik	0.088	4.0
metylomocznik	0.246	1.40
gliceryna	0.695	1.04
amid kw. malonowego . .	0.047	0.277
erytryt	0.031	0.036
sacharoza	0.002	0.002

Z zestawienia podobnych szeregów widać, że plazma kom. ep. łodygi charakteryzuje się specjalną zdolnością do łatwego przepuszczania mocznika i wogóle związków, posiadających grupę aminową. Przeciwnie tego typu są komórki epidermalne korony, których plazma jest dla tych związków trudno przepuszczalna. W odniesieniu do gliceryny różnice są tu nieznaczne.

Na zasadzie podanych faktów wyróżnia Höfler t. zw. „glicerynowy” i „mocznikowy” typ przepuszczalności albo t. zw. typ amidofobowy i amidofilny. To rozróżnienie posiada duże znaczenie teoretyczne, gdyż dowodzi ono, że oponki plazmatyczne w obu rodzajach komórek posiadają różną kwasowość. Plazma kom. amidofilnych (np. kom. ep. łodygi) jest bardziej kwaśna, amidofobowych zaś (np. kom. ep. korony) bardziej zasadowa (Höfler). Widzimy więc, że metoda plazmometryczna nie tylko ustala różnice przepuszczalności, ale co więcej upoważnia jeszcze do wyciągania wniosków o fizyko-chemicznym charakterze plazm. Protoplazmatyczna charakterystyka tkanek sięga tutaj dosyć głęboko.

Do podobnych wniosków co Höfler dochodzą w swych badaniach także Strugger (1934–1935), Hofmeister (1935; cyt. według Höflera, 1936), Marklund (1936) i Wahry (1936).

Wahry badała plazmometrycznie komórki mezofilu w liściach powietrznych i wodnych *Hippuris vulgaris*. Plazma komórek liści wodnych należy do typu amidofobowego, liści zaś powietrznych do typu amidofilnego. Także i inne znane z literatury zjawiska przepuszczalności (Overton, Collander, Willbrandt, Höfler, Bonte i in.) możnaby tłumaczyć na zasadzie przedstawionych poglądów.

Większa zasadowość wzgl. kwasowość plazmy zmienia się oczywiście z wiekiem komórki (p. np. Strugger), tem nie mniej jednak pomiędzy komórkami wyróżnionych wyżej typów różnice mogą być wykazane w stadiach najmłodszych. W ustalaniu szeregów przepuszczalności i badaniu tą drogą właściwości plazm widzi Höfler dogodną metodę do przeprowadzania protoplazmatycznej charakterystyki tkanek.

Kończąc ten rozdział o anatomii protoplazmatycznej, nie możemy pominąć pewnego kierunku, który możnaby nazwać protoplazmatyczną anatomją patologiczną. Zajmuje się ona protoplazmatyczną charakterystyką tkanek patologicznych i porów-

naniem ich z takimiż cechami tkanki normalnej. Metody badań są podobne. Fuchs (1935) ustalił t. zw. indykatory plazmatyczne, służące dla określenia stanu fizjologicznego protoplastów normalnych i nienormalnych. Temi indykatorami są: wartość osmotyczna, pH , rH , zawartość cukrów i t. p. Podobną próbę podjęła ostatnio uczennica Webera — Kalchhofer (1936). Z pracy jej zacytujemy parę przykładów.

W badaniach nad listkami *Elodea* czas plazmolizy w $nKCl$ dał się ustawić według szeregu:

rośliny bez Ca , bez $N <$ bez $P <$ bez $K <$ normalne rośliny.

Czas przeżywania plazmy w tem plazmolitikum można było uszeregować:

norm. rośl. $<$ bez $P <$ bez $K <$ bez $N <$ bez Ca .

Wrażliwość na kwasy opadała w szeregu:

bez $N >$ bez $Ca >$ bez $K >$ bez $P >$ norm. rośl.

To samo było z wrażliwością na wysokie temperatury.

Przy witalnem barwieniu czerwienią obojętną występowały krzaczaste strąty barwika w wakuolach roślin, cierpiących na brak Ca i N i t. p. Podobne doświadczenia przeprowadzono na *Vicia faba* i *Tradescantia*.

Wyżej już podkreśliliśmy, że te oderwane zjawiska spowodowane są istotnymi i głębszymi zmianami w strukturze protoplazmy. Poznanie tej struktury powiąże wszystkie te fakty w jedną całość. Dziś zadowolić się jeszcze musimy wyszukiwaniem oderwanych parametrów, które wszakże do pewnego stopnia charakteryzują stan żywej materji. Do tej samej kategorii badań anatomiczno-patologicznych zaliczyć zapewne należy ostatnie badania Reuter (1937) nad protoplazmatyką liści normalnych i żółknących.

IV. Protoplazmatyka porównawcza.

Zapoznanie się z metodami pracy w dziedzinie anatomii protoplazmatycznej wprowadza nas od razu w ostatnią dziedzinę badań protoplazmatyki — w protoplazmatykę porównawczą. Jest to protoplazmatyczna systematyka roślin. Sformułował ją w roku 1932 Höfler. Według jego ujęcia dyscyplina rzeczona ma na celu wykazanie podobieństwa i różnic pomiędzy protoplazmami organizmów przy pomocy witalnych metod bez pośrednich. Genetyka, opierająca się na chromosomowej teorii

dziedziczności, jak i badania genetyczne nad wpływem i znaczeniem plazmonu posługują się najczęściej krzyżówkami, a więc metodami pośrednimi. Jednakże pewne rozważania filogenetyczne, ugruntowane na badaniu garniturów chromosomowych (np. Kihara i jego współpr.), są w lwiej części właśnie badaniami bezpośrednimi. Zdobyte tą drogą fakty cyto-genetyczne nie mogą być w żadnym razie mniej warte od różnych faktów i cech fizjologicznych. Jeżeli jednak tego cyto-morfologicznego kierunku badań nie zaliczamy do protoplazmatyki, to tylko dlatego, że prawdziwie protoplazmatyczne badanie musi dotyczyć protoplastu żywego. Jak zaś wiemy, wspomniane badania cyto-morfologiczne opierają się wyłącznie na analizie materiału utrwalonego. Z tych też względów interesuje nas tutaj specjalnie kierunek, reprezentowany przez Höflera. Höfler zadaje sobie dwa pytania: 1) czy można protoplazmatycznie scharakteryzować większe systematyczne grupy roślinne; 2) czy można w ten sam sposób porównywać mniejsze jednostki systematyczne, jak rodzaje, gatunki, rasy.

Zajmiemy się najpierw pytaniem pierwszym. Odpowiedź na nie daje sam Höfler w badaniach plazmolitycznych nad glonami morskimi. W morzu można znaleźć obok siebie w warunkach ekologicznie podobnych szereg glonów, należących do różnych wielkich pni świata roślinnego. Są to: brunatnice, krasnorosty i zielenice (trzymamy się systemu Wettsteina). Höfler plazmolizował różne ich rodzaje skoncentrowaną wodą morską, a więc płynem — jak się zdaje — najmniej dla tych organizmów obcym.

Brunatnice (*Halopteris* i *Dictyota*) ulegają plazmolizie łatwo, ale nawet po bardzo długim leżeniu w płynie plazmolizującym nie ulegają deplazmolizacji. Plazma ich jest więc nieprzepuszczalna dla większych ilości soli. W stosunku do nieelektrolitów (mocznik, gliceryna) jest ona łatwo przepuszczalna i brunatnice deplazmolizują się szybko.

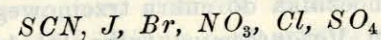
Krasnorosty nie dają się prawie wcale deplazmolizować. Zabieg ten prowadzi b. często do śmierci komórki. Zupełnie brak okrągłych form plazmolizy. U *Heterosiphonia* następuje kurczenie się samej wakuoli (tonoplastu), a plazma pozostaje przy błonie komórkowej. Jest tu więc typowa plazmoschiza (rozerwanie się plazmy w pewnej warstwie).

Zielenice (*Chaetomorpha* i *Cladophora*) ulegają w skoncentrowanej wodzie morskiej łatwej plazmolizacji i deplazmolizacji.

Plazma ich jest łatwiej przepuszczalna dla większej ilości soli. Są tu atoli wyjątki: *Cladophora pelucida* nie ulega deplazmolizacji w tych warunkach.

Z powyższego zestawienia widzimy, że u trzech głównych pni glonów różnice protoplazmatyczne mogą być wykazane metodą stosunkowo tak prostą, jak plazmoliza. Metoda plazmolityczna charakteryzuje nam do pewnego stopnia żywą materię wymienionych organizmów. Stanowi ona klucz do dalszych dociekań nad ich strukturą fizyko-chemiczną.

Jeszcze w roku 1927 zaobserwował Boas zjawisko, które nazwał „das phyletische Anionenphenomen“. Hodując na jednej pożywce grzyby i bakterje, stwierdził, że dodatek minimum jakiegoś anjonu powoduje elektywny rozwój albo jednego, albo drugiego organizmu. Lyotropowy szereg anjonów:



odpowiada szeregowi bakterjotropowemu w kierunku zaś odwrotnym — mykotropowemu. Metoda Boasa wykazuje zasadnicze różnice w budowie warstw powierzchniowych plazmy dwu różnych szczepów: grzybów i bakteryj.

Protoplazmatyczna charakterystyka mniejszych jednostek systematycznych jest właściwie zadaniem genetyki. Pierwsze kroki w tej materji już poczyniono. G. Becker (1932) wykazał, na heteroploidalnych homo- i heterogenomacyjnych szeregach *Funariaceae*, że wprowadzanie coraz to nowych genomów powoduje stałe obniżanie osmotycznej wartości protonemy. Genom właściwy dla danego plazmonu obniża tę wartość silniej, genom obcy słabiej. Działanie tych ostatnich zaznacza się tylko do pewnej granicy. W badaniach Beckera mamy połączenie pośrednich metod genetycznych z bezpośrednimi metodami protoplazmatycznymi. Kierunek badań genetyczno-protoplazmatycznych kontynuuje Schlösser (1935). Stwierdził on że *OW* soku komórkowego dziedziczy się ściśle po matce i że pomiędzy stopniem realizowania się poszczególnych genów i *OW* istnieje związek przyczynowy. Obydwaj badacze posługują się metodą plazmometryczną.

Ze szkoły Höflera posiadamy kilka przyczynków do protoplazmatycznej charakterystyki mniejszych jednostek systematycznych. Huber i Höfler (1939) przekonali się, że przepuszczalność plazmy dla wody może się w różnych objek-

tach wahać w dużych granicach. Nie zależy to przytem od warunków zewnętrznych a jest raczej cechą specyficzną danej plazmy. W jednym i tem samym akwarjum *Vallisneria* jest bardzo łatwo przepuszczalna dla wody, komórki zaś *Salvinia* — trudno. Podobnie *Zygnema* pobiera ją łatwiej niż *Spirogyra*. Takie szeregi przepuszczalności możnaby układać dla różnych roślin, ale też i dla różnych ciał. Z tego bowiem, że dana plazma jest łatwo przepuszczalna dla wody, jeszcze nie wynika, że będzie się ona zachowywała tak samo w stosunku do mocznika, gliceryny lub cukru. Höfler stosuje przeto inną metodę: porównuje on w różnych roślinach stosunek przepuszczalności dla dwu różnych ciał. Dla *Gentiana Sturmi* np. w komórkach skórki łodygi mamy następujący stosunek: mocznik: $KNO_3 = 170:1$; dla *Rhoeo* stosunek ten wynosi $1:1$. Stosunek przep. mocznika do cukru trzcinowego wynosi u *Gentiana* $2500:1$ a u *Majanthemum* tylko $80:1$. Stosunki takie należy zbadać dla każdej tkanki oddzielnie. Höfler proponuje wprowadzenie t. zw. specyficznych szeregów przepuszczalności, t. j. szeregów porównawczych przenikania różnych ciał przez jedną i tę samą plazmę. Mając wiele takich szeregów, możnaby porównywać właściwości plazm różnych roślin. Takie zestawienie dał jeszcze w roku 1931 Wilbrandt. Widzieliśmy w rozdziale poprzednim, że takie zjawiska przepuszczalności mogą doprowadzać do pewnej fizyko-chemicznej charakterystyki warstw powierzchniowych protoplastu (por. wyżej str. 343). Wydaje nam się jednak, że program Höflera nie uwzględnia dostatecznie znaczenia jednego faktu: tego mianowicie, że wszystkie wykazane wyżej doświadczenia określają przepuszczalność protoplastów splazmolizowanych, a więc oponek sztucznych, powstałych podczas plazmolizy. Tego rodzaju przepuszczalność (t. zw. Plasmolyse-Permeabilität Webera) nie da się bez zastrzeżeń ekstrapolować na protoplasty nietknięte, zdrowe, stojące w normalnym zespole tkankowym. Raczej należy przyjąć, że stosunki są tam zgoła inne, zwłaszcza jeśli się zważy, że charakter fizyko-chemiczny oponek plazmatycznych powstałych przy plazmolizie zależy w dużym stopniu od rodzaju użytego plasmoliticum.

Potwierdzenie naszych wątpliwości w tej materji widzieliśmy w pracy Schmidta (1936), który stwierdził, że u pewnych roślin splazmolizowanie komórki cukrem posiada duży

wpływ na przenikliwość przez taką plazmę innych ciał np. mocznika lub gliceryny. U innych roślin wpływ ten jest nieznaczny. W przytoczonych zjawiskach widzimy dużą niedoskonałość metody plazmometrycznej, która zarówno w anatomji protoplazmatycznej, jak i w protoplazmatyce porównawczej nie charakteryzuje właściwie wcale protoplastów normalnych.

Schmidt wyciąga ze swej pracy inny ciekawy wniosek: oto podkreśla on, że dla protoplazmatyki porównawczej otwiera się nowa możliwość. Obok badania specyficznych szeregów przepuszczalności nasuwa się możliwość badania specyficznej wrażliwości w przepuszczalności danej plazmy. Okazuje się bowiem, że u jednych roślin (*Rhoeo*, *Vallisneria*, *Salvinia*, *Majanthemum*, *Allium*, *Sedum*) plazmoliza cukrem nie wpływa na przenikliwość dla mocznika lub gliceryny, u innych zaś (*Gentiana*, *Taraxacum*, *Lamium*) obniża ją do $\frac{1}{30}$. W ten sposób można wyróżnić rośliny o plazmie więcej i mniej wrażliwej. Zdaniem Schmidta w pierwszym wypadku mamy do czynienia z przepuszczalnością, opierającą się głównie na wielkości por w oponce plazmatycznej, w drugim zaś przypadku przedewszystkiem z liporozpuszczalnością. I tutaj więc dochodzimy do pewnej fizyko-chemicznej charakterystyki protoplazmy.

Na zakończenie przypomnimy jeszcze badania Höflera (1931) i Zellera (1931) nad wytrzymałością różnych krasnorostów na działanie środowiska hypotonicznego. Jest to także przyczynek do protoplazmatycznej charakterystyki tych organizmów.

V. Zakończenie.

Zaznajomiwszy się z metodami pracy i zdobyczami kierunku protoplazmatycznego w botanice, możemy zastanowić się nad tem, w jakim stopniu kierunek ten odpowiedział założeniom przedstawionym we wstępie tego artykułu. Uderzyć nas musi — mimo wszystko — pewna jednostronność dotychczasowych badań, która pociąga za sobą bardzo ograniczoną charakterystykę żywej materji. Zgodzimy się z tem, że w anatomji protoplazmatycznej i protoplazmatyce porównawczej zasadniczą rolę odgrywa tylko kilka metod fizjologicznych i charakteryzowanie protoplazmy przy pomocy nielicznych jej fizjologicznych „parametrów”. Dotkliwie daje się odczuć brak metod, któreby pozwoliły wniknąć w strukturalne i organizacyjne zagadnienia żywej ma-

terji i na tej zasadzie charakteryzować tkanki i organizmy. Te metodyczne trudności stanowią dla kierunku protoplazmatycznego istotną zaporę i dalszy jego rozwój jest ściśle związany z postępem odpowiednich metod badawczych. Mając dzisiaj możliwość charakteryzowania tkanek lub organizmów przy pomocy pewnych cech żywej materji, dalecy jednak jeszcze jesteśmy od całkowitego poznania organizacji protoplastu-rośliny, praw, które tą organizacją rządzą i które nadają kierunek jej rozwojowi. A to są podstawowe zagadnienia protoplazmatyki.

Nie możemy jednak być nastroszeni zbyt pesymistycznie. Czasem musi wystarczyć samo dokładne zdanie sobie sprawy z celu i konsekwentne obranie najodpowiedniejszej do niego drogi. Nie ulega zaś wątpliwości, że położenie nacisku na konieczność badania zjawisk in situ i w warunkach żywotności, oraz na konieczność dania protoplazmatycznych podstaw każdej dyscyplinie biologicznej, stanowi wielką zasługę protoplazmatycznego punktu widzenia. Można by kierunek ten nazwać cytologicznym punktem widzenia w nauce o roślinie lub mówić o stosowaniu metod cytologicznych do anatomji, fizjologii, systematyki i t. p. Być może nie potrafimy oddzielić cytologii od protoplazmatyki. Istota rzeczy zdaje się jednak tkwić w tem, że i zróżnicowanie komórkowe jest tylko pewną określoną formą organizacji, która zresztą może się bez niej obejść. Mógłbym zakończyć słowami Bertholda, jednego z najwybitniejszych protagonistów protoplazmatyki: im głębiej wnikamy w różnorodne zagadnienia biologiczne, tem jaśniejsem się staje, że wszystkie one sprowadzają się w ostateczności do zagadnienia protoplazmy.

Zakład Botaniki Ogólnej Uniw. Józefa Piłsudskiego.

LITERATURA.

Wobec obszernej literatury przedmiotu powołujemy się przede wszystkim na kompendja i prace referatowe, gdzie czytelnik znajdzie bliższe szczegóły. Staraliśmy się przytem uwzględnić przede wszystkim bibliografię polską. Obszerniej uwzględniliśmy prace, dotyczące szkół Webera i Höflera, jako kierunków najwyraźniej zarysowanych we współczesnej protoplazmatyce.

- Ackermanówna J., 1936. Współczesne metody badania substancji żywej. Kosmos, Ser. B. Rocznik 61, str. 175.
- Bassalik K., 1934. Zur „Auximon“ — Frage. Acta Soc. Bot. Poloniae, 11, str. 851.
- Becker G., 1932. Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmawirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Zeitschr. Ind. Abst.-Vererbungslehre. 60, 17.
- Becker W. A., 1934. Zarys badań nad hodowlą tkanki roślinnej in vitro. Kosmos, Ser. B. T. 59, str. 191—216.
- 1936. Vitale Cytoplasma- und Kernfärbungen. Protoplasma, 26.
- 1937. Nowe kierunki w anatomji roślin. Przyroda i Technika.
- Beckerowa Z., 1934. Zytologische Untersuchungen an den Trichocysten von Stratiotes aloides. Acta Soc. Bot. Poloniae, 11, 347.
- Belehradek J. et Melichar J., 1930. L'action differente des temperatures élevées et des temperatures normales sur la survie de la cellule végétale (*Helodea canadensis*) Rich. Biol. Generalis, VI, 109.
- Berthold G., 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig, 332 p.
- 1904. Untersuchungen über die Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. T. Leipzig. 242 p.
- Boas F., 1927. Das phyletische Anionenphenomen. Ein Beitrag zur Hylergographie. Fischer. Jena, 91.
- 1930. Zur Kenntnis der Wirkung von Gallensalzen auf die Zelle. Protoplasma, 9, 428.
- Bonte H., 1935. Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. Protopl. 22, 209—242.
- Child C. M., 1928. The physiological gradients. Protoplasma, 5, 447.
- Collander R., 1925. Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. Jahrb. wiss. Bot., 60, 354.
- Collins W. A., 1931. Gift-Resistenz verschieden alter Elodea-Blätter. Protoplasma, 12, 549.
- Esteřak K. B., 1935. Resistenz-Gradienten in Elodea-Blättern. Protoplasma, 23, 367.
- Frey-Wyssling A., 1936. Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände. Protoplasma, 25, 261.
- Gaffron H. u. Wohl K., 1936. Zur Theorie der assimilation. Naturwiss. 24, 81—90, u. 103—107.
- Gahlen K., 1934. Beiträge zur Physiologie der Blattzellen von *Helodea canadensis*. Protoplasma, 22.
- Gicklhorn J., 1927. Die Dielektrizitäts-konstante (DEK) in der Physiologie. Protoplasma, 1, 124.
- 1927. Über die Entstehung und die Formen lokalisierter Manganspeicherung bei Wasserpflanzen. Ein Beispiel zur Auswertung der Kolloidphysik in der Physiologie der Zelle. Protoplasma, 1, 372.
- 1932. Beobachtungen zu Fragen über Form, Lage und Entstehung des Golgi-Binnen-apparates. Protoplasma, 13, 365.

- Gicklhorn J., 1936. Gradienten des Erfrierens von Laubblättern. *Protoplasma*, 26, 90—96.
- Gratzy-Wardeng E., 1929. Osmotische Untersuchungen an Farnprothallien. *Planta*, 7.
- Grawis A., 1898. Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica*. Bruksela. Diss.
- Guilliermond A., 1930. Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales. *Rev. Gen. de Bot.*, 42, 1.
- 1932. La structure des cellules végétales à l'ultramicroscope. *Protoplasma*, 16, 454.
- Gulliermond A., Mangenot G., Plantefol L., 1933. *Traité de Cytologie végétale*. Paris. 1195 p.
- Haberlandt G., 1918. Physiologische Pflanzenanatomie. 670 p.
- Heilbrunn L. V., 1928. The colloid chemistry of Protoplasm. Berlin. 356 p.
- Hofmeister, W., 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Hdb. der phys. Bot. Leipzig. 1 Bd.
- Höfler K., 1931. Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. *Österr. Bot. Zeitschr.*, 80, 51.
- 1931. Das Permeabilitätsproblem und seine anatomischen Grundlagen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 49, 79.
- 1932. Zur Tonoplastenfrage. *Protoplasma*, 15, 462.
- 1932. Vergleichende Protoplasmatik. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 50, 53.
- 1934. Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Majanthemum bifolium*. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen. I). *Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. I. Abt.* 143, 213.
- 1934. Neuere Ergebnisse der vergleichenden Permeabilitätsforschung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 52, 355.
- 1936. Permeabilitätsunterschiede in verschiedenen Geweben einer Pflanze. *Mikrochemie, Molisch-Festschrift*. 224—242.
- Höfler K. und Stiegler A., 1930. Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben der Pflanze. *Protoplasma*, 9, 469.
- Hryniewiecki B., 1927. Historia botaniki powszechnej. *Poradnik dla Samouków*. T. VII, Botanika, str. 547—698.
- 1927. Historia botaniki w Polsce. *Poradnik dla Samouków*. T. VII, Botanika, str. 699—743.
- Huber B. und Höfler K., 1930. Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 73, 351.
- Kalchhofer Z., 1936. Protoplasmazustand Nährsalzmangelkranker Pflanzen. *Protoplasma*, 26, 249.
- Keller R. und Gicklhorn J., 1928. Methoden der Bioelektrostatik. *Abderh. Hdb. Biol. Arbeitsmeth.* V, 2, 1189.
- Kopaczewski W., 1933. La couche limitante cellulaire. *Protoplasma*, 20, 407.
- Krenke N. P., 1933. Wundkompensation und Chimären bei Pflanzen. Berlin, 9, 345.

- Kuwada J. and Nakamura T., 1933—1935. Behaviour of Chromonemata in Mitosis, I—VI. *Mem. Coll. of Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.* vol. 9, p. 129, 366; *Cytologia*, 5, 244; 6, 78; 6, 308; 6, 314.
- Küster E., 1912. Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 50, 261.
- 1935. Die Pflanzenzelle. Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese. Jena. 672 p.
- Lehmann O., 1918. Die Lehre von den flüssigen Kristallen und ihre Beziehungen zu den Problemen der Biologie. *Ergebn. Phys.*, 16.
- Leitgeb H., 1888. Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. *Mitt. Bot. Inst. Graz*, 24, 124.
- Lepeschkin W. W., 1930. My opinion about protoplasm. *Protoplasma*, 9, 269.
- 1930. Light and the permeability of protoplasm. *Am. Journ. of Bot.* 17.
- Lilienstern M., 1934. Beitrag zur Physiologie der Epidermis. *Protoplasma*, 22, 367.
- 1935. Altersunterschiede von Zellen einiger Wasserpflanzen in Bezug auf ihr Reduktionsvermögen. *Protoplasma*, 23, 86.
- Linsbauer K., 1927. Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Planta*, 3, 527.
- 1930. Die Epidermis. *Hdb. der Pfl.-anat.* 4. Berlin. 283 p.
- Lüdtke M., 1934. Werden und Organisation der pflanzlichen Zellmembran. *Protoplasma*, 22, 457.
- Meindl T., 1934. Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. *Protoplasma*, 21.
- Missbach G., 1928. Versuche zur Prüfung der Plasmaviscosität. *Protoplasma*, 3, 327.
- Moder A., 1932. Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. *Protoplasma*, 16, 1.
- Moycho W., 1935. Hormony w świecie roślinnym. *Wszechświat*, Nr. 1, str. 16—21.
- Nebel B. R., 1932. Chromosome Structure in *Tradescantia*. I. Methods and Morphology. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 16, 251.
- Netolitzky F., 1932. Die Pflanzenhaare. *Hdb. Pfl. anat.* I. Abt. 2 T. Bd. IV. 253 p.
- Pekarek J., 1929. Vitalfärbung von Nektarien. *Kolloidchem. Beihefte*, 28, 353.
- 1930. Absolute Viscositätsmessung mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. I. *Protoplasma*, 10, 510.
- Pekarek J. u. Fürth R., 1931. Über die Richtung der Protoplasma-Strömung in benachbarten *Elodea*-Blattzellen. *Protoplasma*, 13, 666.
- Pfeiffer H., 1931. Die Pflanzenzelle und ihre Eignung zu physikalisch-chemischer Protoplasmaforschung. *Protoplasma*, 14, 486.

- Raciborski M. i Szafer W., 1926. Morfologia wraz z organografią. Poradnik dla samouków. T. VI, str. 426—457.
- Reuter L., 1937. Protoplastik vergilbenden Blätter. *Protoplasma*, 27, 270.
- Rothert W., 1913. Gewebe der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwiss. Jena, 114.
- Rouppert K., 1919. Studja nad gruczołami parzącymi i perelkowymi roślin. Rozprawy Wydz. Mat. Przyr. Akad. Um. Ser. 3, Tom 8, 1—40.
- Searth G. W., 1927. The structural organisation of plant protoplasm in the light of micrurgy. *Protoplasma*, 2, 189.
- Schlösser L. A., 1935. Beitrag zu einer physiologischen Theorie der plasmatischen Vererbung. *Zeitschr. Ind. Abst. Vererbungslehre*, 69, 159.
- Schmidt H., 1936. Plasmolyse und Permealilität. *Jahrb. wiss. Bot.*, 83, 470.
- Schmidt W. J., 1934. Polarisations-optische Analyse des submikroskopischen Baues in Zellen und Geweben. *Hdb. Biol. Arbeitsmeth.* V, 10, 435.
- Schnarf K., 1929. Embryologie der Angiospermen. *Hdb. der Pfl.-Anat.* p. 689.
- 1933. Embryologie der Gymnospermen. *Hdb. der Pfl.-Anat.* II Abt. 2 T. Bd. 2, 303 p.
- Schnee L., 1936. Bandplasmolyse der Endodermiszellen von *Cobea scandens*. *Protoplasma*, 26, 97.
- Schrödter K., 1926. Zur physiologischen Anatomie der Mittelzelle drüsiger Gebilde. *Flora*, 120.
- Seifriz W., 1929. The Structure of Protoplasm. *Biol. Rev. Phil. Soc.*, 4, 76.
- 1936. *Protoplasm*, 584 p.
- Sharp L. W., 1934. Introduction to Cytology. N. York and London. 567 p.
- Sharp L. W. — Jaretsky R., 1931. Einführung in die Zytologie.
- Stempell W., 1932. Die unsichtbare Strahlung der Lebewesen. Fischer, Jena.
- Stoll A., 1936. Zusammenhänge zwischen der Chemie des Chlorophylls und seiner Funktion in der Photosynthese. *Naturwiss.* 24, 53, 59.
- Strugger S., 1934. Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Zur protoplasma-physiologischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 79, 406.
- 1935. Praktikum der Zell und Gewebephysiologie der Pflanze. Berlin. 181 p.
- Szymkiewicz D., 1932. Ekologia roślin. Lwów, str. 765.
- Teleżyński H., 1930. Udział cytoplazmy w dziedziczeniu. *Wszechświat*, Nr. 6, str. 181.
- 1930. Cycle évolutif du chromosome somatique I. Observations vitales sur les poils staminaux de *Tradescantia virginiana*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 7, 381.

- Tischler G., 1934. Allgemeine Pflanzenkaryologie. I. Hälfte: der Ruhekern. Berlin.
- Ulehla V., 1928. Vorversuche zur Kultur des Pflanzengewebes. I. *Arch. f. exp. Zellf.*, 6, 370.
- Wahry E., 1936. Permeabilitätsstudien an *Hippuris*. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 83, 657.
- Waterman N., 1931. Zellstruktur, Strahlung und Ferment. *Protoplasma*, 12, 112.
- Weber F., 1922. Die Viscosität des Protoplasmas. *Naturwiss. Wochenschr.* 21, 113.
- 1925. Physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit. *Österr. Bot. Zeitschr.*, 256.
- 1926. Die Schliesszellen. *Arch. f. exp. Zellf.*, 3, 101.
- 1927. Cytoplasma und Kern-Zustandsänderungen bei Schliesszellen. *Protoplasma*, 2, 305.
- 1929. Plasmolyse-Ort. *Protoplasma*, 7, 583.
- 1929. Protoplasmatische Pflanzenanatomie. *Protoplasma*, 8, 291.
- 1930. Vacuolenkontraktion vital-gefärbter Elodea-Zellen. *Protoplasma*, 9, 106.
- 1931. Harnstoff-Permeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen. *Protoplasma*, 12, 129.
- 1931. Harnstoffpermeabilität ungleich alter Stomatazellen. *Protoplasma*, 14, 75.
- 1932. Protoplasmatische Ungleichheit morphologisch gleicher Zellen. *Protoplasma*, 15, 291.
- 1932. Plasmalemma oder Tonoplast? *Protoplasma*, 15, 453.
- 1932. Unterschiede in der Säureresistenz der *Helodea*-Blattzellen. *Protoplasma*, 16, 287.
- Went F. W., 1932. Eine botanische Polaritätstheorie. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 76.
- Wenzl H., 1935. Osmotische und Permeabilitätserscheinungen an Labiaten-Drüsenhaaren. *Protoplasma*, 23, 187.
- Wertheimer E., 1933. Die physiologische Bedeutung der Zellstrukturen im besonderen der Struktur der Zellgrenzschicht. *Protoplasma*, 20, 293.
- Wilbrandt W., 1931. Vergleichende Untersuchungen über die pflanzlicher Protoplasten für Anelektrolyte. *Pflügers. Arch.* 229, 86.
- Wóycicki Z., 1926. Anatomja. Poradnik dla samouków. T. VI. Botanika, str. 275—358.
- 1926. Cytologia. Poradnik dla samouków. T. VI. Botanika, str. 359—425.
- Wrinch D. M., 1936. On the molecular structure of chromosomes. *Protoplasma*, 25, 550—569.
- Zeller A., 1931. Resistenzversuche an Rotalgen. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw.-kl. Abt. I*, 140, 7.



244452