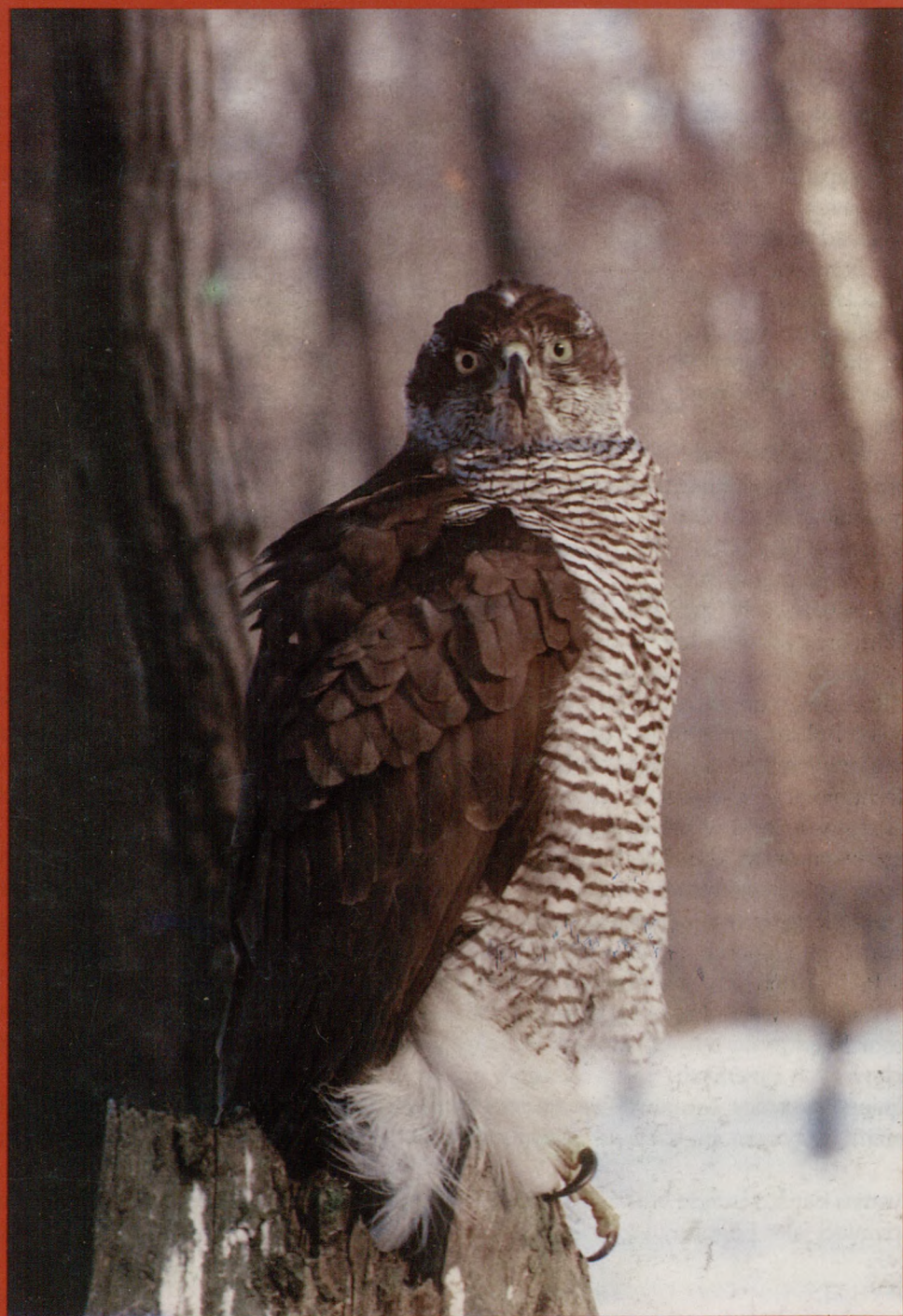


WSZECHŚWIAT

PISMO PRZYRODNICZE

Tom 98 Nr 11

Listopad 1997



*Nobel dla prionów
Cykl komórkowy
Rubi śpiew*

Prof. dr Wiesław Rzędowski (1926-1997)

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika poniosło dotkliwą i niepowetowaną stratę. Dnia 5 listopada 1997 roku zmarł prof. dr Wiesław Rzędowski — wieloletni wice-przewodniczący naszego Towarzystwa. Był niesłuchanie zaangażowany w prace Towarzystwa Przyrodników im. Kopernika. W czasie choroby, a później po śmierci Prezesa prof. dr. E. Sandnera, pełnił On funkcję Prezesa. Jego działalność przypadła na bardzo trudny okres związany ze zmianą zasad finansowania nauki i pozbawienia towarzystw naukowych dotacji na działalność statutową. W tym czasie prof. Rzędowski zajmował się nie tylko bieżącą działalnością Towarzystwa, ale walką o jego przetrwanie.



To, że Towarzystwo działało, a jego wydawnictwa ukazywały się bez przerwy i utrzymały się do dziś dnia, jest Jego niewątpliwą zasługą.

Prof. Wiesław Rzędowski ukończył studia na Uniwersytecie Jagiellońskim otrzymując stopień magistra chemii. Pracę doktorską wykonał na SGGW pod kierunkiem prof. dr hab. E. Pijanowskiego w 1967 r. W 1987 r. otrzymał tytuł profesora nadzwyczajnego, a w roku 1992 przeszedł na emeryturę, nie przestając pracować.

Przez całą swoją działalność naukową prof. dr W. Rzędowski był związany z Instytutem Przemysłu Fermentacyjnego w Warszawie zajmując kolejno stanowiska: kierownika pracowni, kierownika Zakładu, a w latach 1981-1992 był dyrektorem wspomnianego Instytutu, który pod Jego kierownictwem został przekształcony w Instytut Biotechnologii Przemysłu Rolno-Spożywczego. Przy tym wszystkim przez cały czas zajmował się działalnością dydaktyczną na SGGW, Uniwersytecie Warszawskim oraz w oddziale rzeszowskim Akademii Rolniczej w Krakowie. Pod Jego kierunkiem 45 osób wykonało prace magisterskie, a dwie uzyskały stopień doktora.

Profesor Rzędowski opublikował 110 prac naukowych, z których wiele wykorzystano w praktyce przemysłowej. Był też autorem dwóch patentów, pięciu książek oraz wielu artykułów w czasopiśmie naukowych i technicznych. Obszar Jego zainteresowań i badań naukowych koncentrował się na biotechnologii — głównie na zagadnieniach związanych z procesem fermentacji oraz otrzymywaniu i zastosowaniu w praktyce przemysłowej preparatów enzymatycznych.

Warto też wspomnieć, iż Profesor Rzędowski brał czynny udział w pracach organizacyjnych szeregu towarzystw, organizacji, komitetów i komisji. Był On między innymi członkiem Rady Naukowej przy kolejnych ministerstwach związanych z gospodarką żywnościową, członkiem Komitetu Technologii i Chemii Żywności PAN, Komitetu Biochemii i Biofizyki PAN, Komitetu Mikrobiologii PAN, członkiem szeregu rad naukowych instytutów resortowych, a także członkiem Polskiego Towarzystwa Mikrobiologicznego i Polskiego Towarzystwa Biochemicznego. Od roku 1981 Profesor Rzędowski był redaktorem naczelnym wydawnictwa: „Prace Instytutów i Laboratoriów Badawczych Przemysłu Spożywczego”.

Za osiągnięcia w pracy naukowej i społecznej Profesor Rzędowski został wyróżniony wieloma odznaczeniami, w tym m. in. Krzyżem Kawalerskim Orderu Odrodzenia Polski, Złotym Krzyżem Zasługi.

Towarzystwu bardzo będzie brakować działającego w Warszawie wiceprezesa, który pozostanie w naszej pamięci jako pogodny i życzliwy kolega, nie szczędzący sił i czasu dla Towarzystwa.

Andrzej Jankun



Wszechświat

Z polskimi przyrodnikami od 3 kwietnia 1882

Zalecany do bibliotek nauczycielskich i licealnych od r. 1947 (pismo Ministra Oświaty nr IV/Oc-2734/47)

Wydano z pomocą finansową Komitetu Badań Naukowych
i

Wojewódzkiego Funduszu Ochrony Środowiska i Gospodarki Wodnej w Krakowie

Treść zeszytu 11 (2407)

S. Dubiski, Nobel za odkrycie prionów	267
J. i A. Kaczanowscy, Rozważania o mechanizmach kontroli przebiegu cyklu komórkowego i mitozy	269
G. Jackowski, Funkcje kompleksów chlorofil a/b-białko fotosystemu II	276
A. Osikowski, Ryby śpiewają nie tylko w Ukajali	280
A. Kuczyński, Oswajanie stepów, czyli polscy obserwatorzy i badacze przyrody Kazachstanu	283
DROBIAZGI	
Przewężyk modrzewiowiec — szkodnik modrzewi (M. Skrzypczyńska)	286
WSZECHŚWIAT PRZED 100 LATY (opr. JGV)	287
ROZMAITOŚCI	
Płaszczowiny ewolucji białek (M. Sanak)	288
RECENZJE	
Nowy „Słownik szkolny. Ekologia”. Opr. H. Hłuszyk i A. Stankiewicz (W. Stawiński)	289
A. Lasota-Moskałewska: Podstawy archeozoologii. Szczątki ssaków (K. Kowalski)	289
KRONIKA	
Cenna ekspozycja w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Wrocławskiego (R. Karczmarczyk)	290

Rada redakcyjna: Przewodnicząca: Halina Krzanowska,
Z-ca przewodniczącego: Jerzy Vetulani, Sekretarz Rady: Irena Nalepa
Członkowie: Stefan Alexandrowicz, Andrzej Jankun, Jerzy Kreiner, Wiesław Krzemiński, Barbara Płytycz,
Marek Sanak, January Weiner, Bronisław W. Wołoszyn

Komitet redakcyjny: Redaktor Naczelny: Jerzy Vetulani, Z-ca Redaktora Naczelnego: Halina Krzanowska
Sekretarz Redakcji: Wanda Lohmanowa, Członkowie: Stefan Alexandrowicz, Barbara Płytycz, January Weiner

Adres Redakcji: Redakcja Czasopisma *Wszechświat*, 31-118 Kraków, ul. Podwale 1, tel. (0-12) 22-29-24
e-mail: nfvetu@cyf-kr.edu.pl; **Strona internetowa** <http://wacław.fema.krakow.pl/~wszech>

PRZEPISY DLA AUTORÓW

1. Wstęp

Wszechświat jest pismem upowszechniającym wiedzę przyrodniczą, przeznaczonym dla wszystkich interesujących się postępem nauk przyrodniczych, a zwłaszcza młodzieży licealnej i akademickiej.

Wszechświat zamieszcza opracowania popularyzatorskie ze wszystkich dziedzin nauk przyrodniczych, ciekawe obserwacje przyrodnicze oraz fotografie i zaprasza do współpracy wszystkich chętnych. *Wszechświat* nie jest jednak czasopismem zamieszczającym oryginalne doświadczalne prace naukowe.

Nadsyłane do *Wszechświata* materiały są recenzowane przez redaktorów i specjalistów z odpowiednich dziedzin. O ich przyjęciu do druku decyduje ostatecznie Komitet Redakcyjny, po uwzględnieniu merytorycznych i popularyzatorskich wartości pracy. Redakcja zastrzega sobie prawo wprowadzania skrótów i modyfikacji stylistycznych. Początkującym autorom Redakcja będzie miała pomoc w opracowaniu materiałów lub wyjaśniała powody odrzucenia pracy.

2. Typy prac

Wszechświat drukuje materiały w postaci artykułów, drobiazgów i ich cykli, rozmaitości, fotografii na okładkach i wewnątrz numeru oraz listów do Redakcji. *Wszechświat* zamieszcza również recenzje z książek przyrodniczych oraz krótkie wiadomości z życia środowisk przyrodniczych w Polsce.

Artykuły powinny stanowić oryginalne opracowania na przystępnym poziomie naukowym, napisane żywo i interesująco również dla laika. Nie mogą ograniczać się do wiedzy podręcznikowej. Pożądane jest ilustrowanie artykułu fotografiami, rycinami kreskowymi lub schematami. Odradza się stosowanie tabel, zwłaszcza jeżeli mogą być przedstawione jako wykres. W artykułach i innych rodzajach materiałów nie umieszcza się w tekście odnośników do piśmiennictwa (nawet w formie: autor, rok), z wyjątkiem odnośników do prac publikowanych we wcześniejszych numerach *Wszechświata* (w formie: „patrz *Wszechświat* rok, tom, strona”). Obowiązuje natomiast podanie źródła przedrukowywanej lub przerysowanej tabeli bądź ilustracji oraz — w przypadku opracowania opierającego się na pojedynczym artykule w innym czasopiśmie — odnośnika dotyczącego całego źródła. Przy przygotowywaniu artykułów rocznicowych należy pamiętać, że nie mogą się one, ze względu na cykl wydawniczy, ukazać wcześniej niż 4 miesiące po ich złożeniu do Redakcji.

Artykuły (tylko one) są opatrzone opracowaną przez Redakcję notką biograficzną. Autorzy artykułów powinni podać dokładny adres, tytuł naukowy, stanowisko i nazwę zakładu pracy, oraz informacje, które chcieliby zamieścić w notce. Ze względu na skromną objętość czasopisma artykuł nie powinien być dłuższy niż 9 stron.

Drobiazgi są krótkimi artykułami, liczącymi 1–3 strony maszynopisu. Również i tu ilustracje są mile widziane. *Wszechświat* zachęca do publikowania w tej formie własnych obserwacji.

Cykl stanowi kilka *Drobiazgów* pisanych na jeden temat i ukazujących się w kolejnych numerach *Wszechświata*. Chętnych do opracowania cyklu prosimy o wcześniejsze porozumienie się z Redakcją.

Rozmaitości są krótkimi notatkami omawiającymi najciekawsze prace ukazujące się w międzynarodowych czasopismach przyrodniczych o najwyższym standardzie. Nie mogą one być tłumaczeniami, ale powinny być oryginalnymi opracowaniami. Ich objętość wynosi 0,3 do 1 strony maszynopisu. Obowiązuje podanie źródła (skrót tytułu czasopisma, rok, tom: strona).

Recenzje z książek muszą być interesujące dla czytelnika: ich celem jest dostarczanie nowych wiadomości przyrodniczych, a nie informacji o książce. Należy pamiętać, że ze względu na cykl redakcyjny i listę czekających w kolejce, recenzja ukaże się zapewne wtedy, kiedy omawiana książka już dawno zniknie z rynku. Objętość recenzji nie powinna przekraczać 2 stron maszynopisu.

Kronika drukuje krótkie (do 1,5 strony) notatki o ciekawszych sympozjach, konferencjach itd. Nie jest to kronika towarzysząca i dlatego prosimy nie robić wylizanki autorów i referatów, pomijając tytuły naukowe i nie rozwodzić się nad ceremoniami otwarcia, a raczej powiadomić czytelnika, co ciekawego wyszło z omawianej imprezy.

Listy do Redakcji mogą być różnego typu. Tu drukujemy m. in. uwagi dotyczące artykułów i innych materiałów drukowanych we *Wszechświecie*. Objętość listu nie powinna przekraczać 1,5 strony maszynopisu. Redakcja zastrzega sobie prawo selekcji listów i ich edytowania.

Fotografie przeznaczone do ewentualnej publikacji na okładce lub wewnątrz numeru mogą być czarno-białe lub kolorowe. Każde zdjęcie powinno być podpisane na odwrocie. Podpis powinien zawierać nazwisko i adres autora i proponowany tytuł zdjęcia. Należy podać datę i miejsce wykonania zdjęcia. Przy fotografiach zwierząt i roślin należy podać nazwę gatunkową polską i łacińską. Za prawidłowe oznaczenie odpowiedzialny jest fotografujący.

Przy wykorzystywaniu zdjęć z innych publikacji prosimy dołączyć pisemną zgodę autora lub wydawcy na nieodpłatne wykorzystanie zdjęcia.

3. Forma nadsyłanych materiałów

Redakcja przyjmuje do druku tylko starannie wykonane, łatwo czytelne maszynopisy, przygotowane zgodnie z Polską Normą (30 linijek na stronę, ok. 60 uderzeń na linijkę, strony numerowane na górnym marginesie, lewy margines co najmniej 3 cm, akapity wcięte na 3 spacje), napisane przez czarną, świeżą taśmę. Bardzo chętnie widzimy prace przygotowane na komputerze. Wydruki komputerowe powinny być wysokiej jakości.

Tabele należy pisać nie w tekście, ale każdą na osobnej stronie. Na osobnej stronie należy też napisać spis rycin wraz z ich objaśnieniami. Ryciny można przysyłać albo jako fotografie, albo jako rysunki kreskowe w tuszu, na kalce technicznej. Powinny być ponumerowane i podpisane z tyłu lub na marginesie ołówkiem.

Fotografie ilustrujące artykuł muszą być poprawne technicznie. Przyjmujemy zarówno zdjęcia czarno-białe, jak i kolorowe (pozytywy i negatywy). Fotografie okładkowe — tylko fotografie, chętniej pionowe („portrait”).

Materiały powinny być przysyłane z jedną kopią. Kopie maszynopisów i rycin, ale nie oryginały, mogą być kserogramami. Kopie rycin są mile widziane, ale nie obowiązkowe.

Zaakceptowana praca po recenzji i naniesieniu uwag redakcyjnych zostanie zwrócona autorowi celem przygotowania wersji ostatecznej. Przesłanie ostatecznej wersji również w formie elektronicznej (dyskietka lub plik dołączony (attachment) w e-mail), znacznie przyspieszy ukazanie się pracy drukiem. Wszelkie odnośniki do www mile widziane. W braku zastrzeżeń uważamy, że autorzy wyrażają zgodę na wykorzystanie nadesłanych materiałów w internecie.

Prace należy nadsyłać pod adresem Redakcji (Podwale 1, 31-118 Kraków). Redakcja w zasadzie nie zwraca nie zamówionych materiałów.

Autor otrzymuje bezpłatnie jeden egzemplarz *Wszechświata* z wydrukowanym materiałem.



PISMO POLSKIEGO TOWARZYSTWA PRZYRODNIKÓW IM. KOPERNIKA
WYDAWANE PRZY WSPÓŁDZIAŁE POLSKIEJ AKADEMII UMIEJĘTNOŚCI

TOM 98
ROK 116

LISTOPAD 1997

ZESZYT 11
(2407)

STANISŁAW DUBISKI (Toronto)

NOBEL ZA ODKRYCIE PRIONÓW

Tegoroczna nagroda Nobla w dziedzinie medycyny przypadła w udziale dr Stanleyowi Prusinerowi, odkrywcy „prionów” — zakaźnej formy białka. Dotychczas wiadomo było, że do zakażenia organizmu konieczne jest przeniesienie informacji genetycznej czy to w postaci jak najbardziej elementarnej, to znaczy samego, a właściwie prawie samego DNA lub RNA, czy to w mniej lub bardziej „luksusowym” opakowaniu komórki bakterii, pierwotniaka lub grzyba. Podstawą tej doktryny były trzy fundamentalne odkrycia biologiczne: (a) odkrycie Pasteura, że choroby powodowane są przez materialne cząsteczki — bakterie, a nie przez „miazmaty” i że bakterie nie są „samorodne”; (b) odkrycie mechanizmu podziału komórkowego i roli chromosomów w dziedziczności; oraz (c) odkrycie kodu genetycznego i wyjaśnienie jak DNA kontroluje syntezę białka. Uzbrojony w tę wiedzę każdy zdrowo myślący biolog był przekonany, że cząsteczki białka nie mogą rozmnażać się „same z siebie” i że inicjatorem i kontrolerem syntezy cząsteczek białka jest informacja genetyczna, a ściślej mówiąc — części składowe kwasów dezoksyrybonukleinowych. Każda taka jednostka złożona z trzech nukleotydów, kontroluje, jak wiadomo, syntezę jednego aminokwasu. Nikomu nie przyszło nawet do głowy, aby dopuścić możliwość, że cząsteczki białka mogą się rozmnażać bez udziału informacji genetycznej. Twierdzenie takie można by porównać do wiary w „zapatrzenie się” podczas ciąży.

Właściwie taki stan wiedzy obowiązuje do dziś. Z drugiej jednak strony, w badaniach nad chorobami powodowanymi przez czynniki zwane dawniej „po-

wolnymi wirusami” wykazano, że czyste białko, pozbawione śladów kwasów nukleinowych, jest w stanie przenieść chorobę z organizmu dotkniętego chorobą na organizm zdrowy. Co więcej, stwierdzono również, że białkowy czynnik chorobotwórczy wprowadzony do organizmu zdrowego nie tylko powoduje chorobę, ale również „narasta” — „namnaża się”. Dzięki temu białkiem pobranym od jednego chorego osobnika można zakażać wiele innych organizmów i pasażować białkowy czynnik zakaźny, w sposób zupełnie podobny do pasażowania wirusa lub bakterii.

Jak można pogodzić to spostrzeżenie z ustalonymi ponad wszelką wątpliwość faktami dotyczącymi biosyntezy białka? Rozwiązanie tej zagadki zawdzięczamy tegorocznemu laureatowi nagrody Nobla z dziedziny medycyny, doktorowi Stanleyowi Prusinerowi. Badania swoje rozpoczął przed 25 laty, gdy jako młody lekarz specjalizujący się w neurologii zetknął się z rzadką i mało znaną chorobą powoli, lecz nieubłaganie niszczącą centralny układ nerwowy i kończącą się śmiercią. Była to choroba opisana jeszcze w 1936 roku, znana jako choroba Gerstmann, Sträusslera i Scheinkera (GSS), od nazwisk lekarzy, którzy pierwsi opisali ją w *Zeitschrift für Neurologie*. Dziś znana jest cała grupa chorób podobnych do GSS. Choroby te cechują identyczne lub podobne zmiany anatomopatologiczne w ośrodkowym układzie nerwowym. Zmiany te określane są jako encefalopatie gąbczaste (*encephalopatia spongiformis*). Proces chorobowy polega na zaniku tkanki nerwowej w wyniku uprzątnięcia jej przez mikroglej i powstawaniu „dziur” wypełnionych pły-

nem. Mikroskopowo patologicznie zmieniona tkanka mózgowa przypomina gąbkę. Do gąbczastości mózgu należą — oprócz GSS — jeszcze kuru, choroba związana rytualnym kanibalizmem szczepu Fore na Nowej Gwinei (opisana w roku 1957 i wygasa, gdy Fore zaniechali swych ludożerczych praktyk), choroba Creutzfelda i Jacoba (CJ) oraz śmiertelna bezsenność rodzinna. U zwierząt najdawniej znana była kołowaczna owiec (*scrapie*); opisano również zakaźną encefalopatię nerek, przewlekłe charłowanie mułów i jeleniowatych (*mule, deer and elk chronic wasting disease*), gąbczastą encefalopatię kotów, a przede wszystkim gąbczastą encefalopatię bydła BSE (*bovine spongiform encephalopathy*), popularnie znaną jako „chorobę wścieklej krowy” (*mad cow disease*).

Na zakaźność tych wszystkich chorób istnieje wiele dowodów: kuru przenosiła się przez praktyki kanibalistyczne, wiele przypadków choroby CJ spowodowane było przeniesieniem czynnika zakaźnego podczas transplantacji rogówki, implantacji opony twardej lub terapii hormonem wzrostowym pochodzenia ludzkiego. BSE jest najprawdopodobniej „nową” chorobą, spowodowaną dodawaniem do paszy bydła mięsa padłych owiec, niewątpliwie zawierających tkanki osobników dotkniętych kołowacznością. Prusinerowi udało się przenieść gąbczastość na myszy laboratoryjne, dzięki czemu powstał również zwierzęcy model eksperymentalny choroby.

Nie sposób w tym krótkim omówieniu podać szczegółów wieloletnich doświadczeń, które doprowadziły Prusiner do stworzenia hipotezy o istocie czynnika zakaźnego gąbczastości i o sposobie „mnożenia” się go w zakażonym ustroju. Musimy ograniczyć się tylko do streszczenia samej hipotezy.

Po wykluczeniu roli kwasów nukleinowych w etiologii gąbczastości Prusiner wyizolował białkowy czynnik zakaźny, który nazwał prionem (od *proteinaceous infectious particle*). Białko prionowe zostało nazwane PrP (*prion protein*). Okazało się, że PrP jest syntetyzowane i obecne w komórkach nerwowych wszystkich gatunków ssaków podatnych na gąbczastość i że zazwyczaj obecność PrP nie prowadzi do zachorowania. Z drugiej strony PrP wyizolowane z gąbczastej tkanki mózgowej przenosi chorobę na zwierzęta doświadczalne. Prusiner rozumował, że muszą istnieć dwie formy PrP: wariant normalny i patologiczny. Wariant patologiczny jest odporny na działanie enzymów proteolitycznych, zalega w nadmiarze w komórkach nerwowych, powodując ich śmierć. Wariant patologiczny PrP, wyizolowany z mózgu chorych na GSS, różni się od normalnego ludzkiego wariantu tylko jednym aminokwasem w pozycji 102. Taka punktowa mutacja może być powodem tak zwanej „spontanicznej” lub „sporadycznej”, formy, jak również początkiem formy dziedzicznej. Na spontaniczną formę choroby CJ zmarł w roku 1983 znany baletmistrz i choreograf, twórca *American Ballet Theatre*, George Balanchine. Następnym sukcesem eksperymentalnym było wywołanie objawów choroby przez wprowadzenie zmutowanego, chorobotwórczego genu do organizmu zdrowych myszy. W dalszym ciągu jednak nie rozumiano, w jaki sposób patologiczne priony wprowadzone do zdrowego organizmu potrafią się „mnożyć” i powodować cho-

robę. W ostatnich kilku latach Prusinerowi i jego szkole udało się rozwiązać i tę zagadkę. Jest to jak gdyby ostatnie ogniwo, którego brak uniemożliwiał pełne zrozumienie etiologii gąbczastości. PrP jest początkowo syntetyzowane w formie globularnej — każda cząsteczka PrP składa się z czterech domen zwiniętych w kształt α -helisy. Zmutowane geny syntetyzują cząsteczki PrP, które łatwo i spontanicznie mogą zmienić konformację z globularnej na płaską, o strukturze β -sheet. Ta forma PrP jest formą patogenną, ponieważ jest odporna na działanie enzymów proteolitycznych. Forma β -sheet jest zdolna do katalizowania zmian konformacyjnych normalnych PrP z formy globularnej w płaską, β -sheet. A zatem patogeneza PrP namnażają się w zainfekowanym organizmie nie w sposób, w jaki mnożą się bakterie lub wirusy, a tylko przez katalizowanie konwersji już obecnych w organizmie, endogennych cząsteczek PrP. Dowodem na tę hipotezę jest obserwacja, że u myszy pozbawionych genu PrP, a zatem niezdolnych do endogennej syntezy normalnych PrP, wstrzyknięcie patogennych, zakaźnych prionów nie prowadzi do wywołania się gąbczastości. Hipoteza ta w sposób przekonujący tłumaczy zakaźność prionów bez potrzeby postulowania zdolności cząsteczek białka do samodzielnego namnażania się.

Stwierdzono, że konwersja konformacji prionów może zachodzić również, gdy „katalizator” i „substrat” należą do dwóch różnych gatunków. Przykładem takiego przekroczenia bariery gatunkowej jest eksperymentalne zakażenie myszy prionami człowieka lub innych gatunków, zakażenie bydła prionami owczymi, a także zakażenie człowieka prionami bydłowymi. Ostatnio w Wielkiej Brytanii opisano kilka przypadków gąbczastości u młodych ludzi. Fakt wywołania się choroby w młodym wieku i charakterystyka jej przebiegu wskazują, że nie jest to żadna z dotychczas znanych form gąbczastości człowieka, a najprawdopodobniej choroba spowodowana zakażeniem prionami bydłowymi. Stwierdzono, że przekroczenie bariery gatunkowej w zakażeniu gąbczastością jest tym łatwiejsze, im bardziej zbliżona jest do siebie struktura białka prionów danych gatunków. Jak wykazała epidemia BSE u bydła w Wielkiej Brytanii, bariera owca-bydło jest stosunkowo łatwa do przekroczenia. Fakt, że bariera bydło-człowiek jest również przekraczalna, spędza sen z powiek władzom służby zdrowia na całym świecie.

Odkrycie mechanizmu patogenezy gąbczastości jest tak podstawowym odkryciem, że Nobel dla Prusineru był, moim zdaniem, tylko kwestią czasu*. Oczywiście do wyjaśnienia pozostaje jeszcze wiele zjawisk i klinicznie ważnych szczegółów. Nie wiadomo na przykład, na czym polegają różnice między różnymi formami gąbczastości u człowieka (GSS, CJ, kuru, śmiertelną bezsennością rodzinną i formą gąbczastości spowodowaną „zarażeniem” się prionami bydłowymi). Istnieją również inne powoli przebiegające choroby

* Pisząc pięć lat temu o chorobie wścieklej krowy do czasopisma *Przekrój* (12 lipca 1992) autor przewidywał, że Prusinger otrzyma nagrodę Nobla. We *Wszechświecie* na temat prionów pisał w lutym 1996 (97:27) a następnie w maju 1996 (97:132) polemizując z nazywaniem w mediach (przez wybitnego polskiego uczonego) prionów — wirusami.

degeneracyjne układu nerwowego. Być może i one mają etiologię prionową. Gąbczastość mózgu w każdej znanej dziś formie jest nieuleczalna i wolno, lecz nieubłaganie prowadzi do śmierci. Nie jest wykluczone, że kiedyś uda się jednak skonstruować enzym, który wprowadzony do komórek nerwowych (za pomocą inżynierii genetycznej?) będzie rozkładać formę

β -sheet prionów zalegających te komórki i w ten sposób oczyści organizm z cząsteczek chorobotwórczego białka.

Wpłynęło 10 X 1997

Dr Stanisław Dubiski jest emerytowanym profesorem immunologii University of Toronto (Kanada)

JANINA I ANDRZEJ KACZANOWSCY (Warszawa)

ROZWAŻANIA O MECHANIZMACH KONTROLI PRZEBIEGU CYKLU KOMÓRKOWEGO I MITOZY

1. Odbieranie różnorodnych sygnałów ze środowiska wyznacza losy komórek

Nasze rozważania o cyklu komórkowym zaczniemy od może smutnej, ale zarazem banalnej obserwacji, że marne odżywianie młodych, zdrowych organizmów (drożdży, roślin, zwierząt, a i małych dzieci) powoduje spowolnienie wzrostu. Jest zrozumiałe, że brak odpowiednich substancji odżywczych oznacza zahamowanie przyrostu masy ciała. Badania cytologiczne potwierdziły tę obserwację. Oznacza to, że w warunkach głodzenia komórki nie namnażają się. Oznacza to również, a jest to już mniej banalne stwierdzenie, że istnieje w komórkach mechanizm molekularny odbierania sygnału ze środowiska dotyczący warunków pokarmowych. Tylko w obecności pokarmu komórki podejmują cykl komórkowy i wchodzi w mitozę. Gdy pokarmu nie ma, komórki nie podejmują tego „wysokonakładowego” procesu, minimalizują swój metabolizm i czekają na „lepsze czasy”.

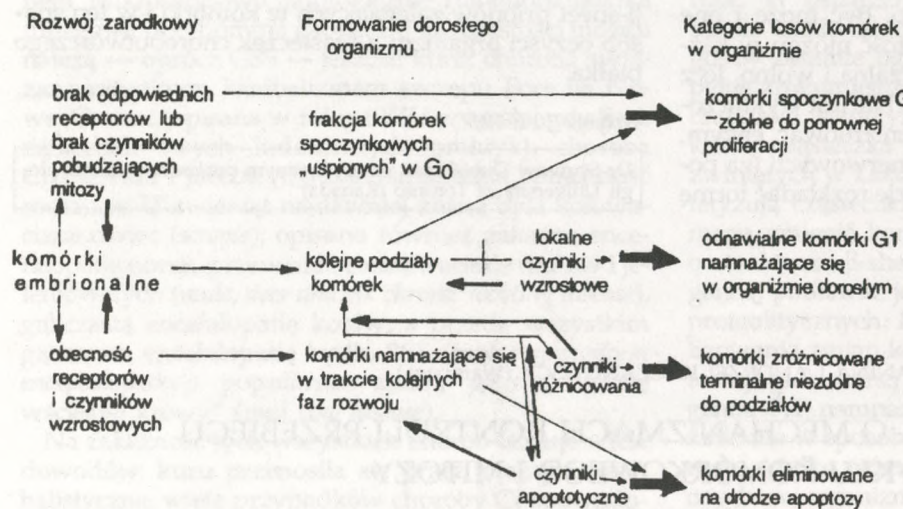
A teraz druga refleksja. W trakcie rozwoju i wzrostu organizmów wielokomórkowych przyrost liczby komórek prowadzi do kształtowania formy i organizacji dojrzałego organizmu. Oznacza to, że niektóre okolice zarodka rosną szybciej niż inne. Co więcej, wyodrębniające się okolice ciała (np. okolica głowowa czy też tułów lub kończyny) mają pewien rytm kolejnych podziałów komórkowych, a także pewną hierarchię powstawania komórek zróżnicowanych, np. zawiązków szkieletu czy też układu nerwowego. Komórki zróżnicowane albo nie dzielą się już wcale, albo namnażają się tylko w bardzo ograniczonym zakresie i tylko w bardzo specjalnych przypadkach. Istnieją zatem mechanizmy wyznaczające, które komórki, i w którym okresie wzrostu namnażają się, a które powinny przestać się dzielić. I tu bardzo ważna uwaga: każda pomyłka prowadząca do podziałów komórek, które z punktu widzenia ogólnej kontroli rozwoju już nie powinny się dzielić, oznacza nowotworzenie, czyli zmianę o charakterze patologicznym.

Mechanizmy wyznaczania losów komórek to sygnały chemiczne (w tym sygnały obecności pokarmu) i mechaniczne ze strony innych komórek i substancji zawartych w płynach ustrojowych. Ale reakcja komórek na te sygnały jest zróżnicowana; tylko komórki

podatne na dane bodźce to znaczy takie, które mają odpowiednie receptory i wewnętrzny system reagowania na nie, po pobudzeniu rozpoczynają cykl komórkowy. Niektóre komórki nie są zdolne lub stopniowo tracą zdolność reakcji na poszczególne sygnały środowiska.

Po pewnym okresie rozwoju organizmy zwierzęce uzyskują postać ostatecznie uformowaną typową dla danego gatunku. W tym okresie dojrzałości tylko część komórek podlega odnowie, zastępując te, które są stopniowo traczone. Pewne wyspecjalizowane komórki nie mnożą się już wcale (np. większość komórek nerwowych). Istnieją również komórki, które wprawdzie normalnie nie namnażają się w dorosłym organizmie, ale jeszcze są zdolne do podjęcia podziałów w razie potrzeby, gdy pojawiają się dodatkowe bodźce, np. w przypadku zranienia, po uszkodzeniu, itp. Zatem w organizmie wielokomórkowym można wyróżnić cztery klasy komórek (ryc. 1)*: 1. komórki, które wprawdzie pozostają w fazie spoczynkowej G_0 , ale mogą wejść w fazę mitoz po zadziaaniu sygnałów wyzwalających podziały (tzw. bodźców mitogennych); 2. komórki o charakterze embrionalnym oraz komórki odnawialne w organizmie dorosłym podatne na działanie czynników wzrostowych, namnażające się w sposób ciągły. Takie komórki nazwano komórkami proliferującymi, w których większość komórek znajduje się już w pierwszej fazie cyklu komórkowego zwanego fazą G_1 ; 3. komórki zróżnicowane ostatecznie, czyli zróżnicowane terminalnie, które nie wchodzi już nigdy w cykl mitotyczny (z wyjątkiem stanów nowotworowych); 4. komórki, które stopniowo podlegają wymianie i niszczeniu na drodze programowanej samozagłady (tak zwane komórki apoptotyczne). Różnicowanie terminalne komórek (grupa trzecia) zachodzi po otrzymaniu odpowiednich bodźców, np. pojawieniu się w płynach ustrojowych czynników różnicowania (ang. *transformation growth factors*), natomiast samozagładę komórek (grupa czwarta) wyznaczają inne bodźce (tzw. czynniki apoptotyczne, np. czynnik martwicy nowotworowej). Tak więc w zależności od stanu komórek

* Ryciny są kompilacją schematów wielu autorów, ale głównie wg B. Alberts, Bray D., Lewis J., Roberts K. & Watson J.D. 1994. *Molecular Biology of the Cell*, 3 ed. Garland Publ. Inc.



Ryc. 1. Schemat wyznaczania losów komórek w trakcie rozwoju organizmu

i obecności czynników pokarmowych i specyficznych bodźców komórki albo cyklicznie proliferują, albo przestają się dzielić, przy czym stan spoczynku może być odwracalny lub nieodwracalny (ryc. 1, grube strzałki). Z tych rozważań wynika jasno, że kontrola podziałów komórek i terminowe hamowanie ich proliferacji zapewnia prawidłowy rozwój organizmu, a system rekrutacji komórek podejmujących podziały jest obwarowany kombinacją odbioru szeregu niezależnych bodźców: czynników wzrostowych, pokarmowych, różnicowania i apoptozy.

2. Odebranie bodźców ze środowiska wyznacza wejście komórek w cykl mitotyczny lub zahamowanie podziałów. Dwukierunkowa regulacja faz G_0 i G_1

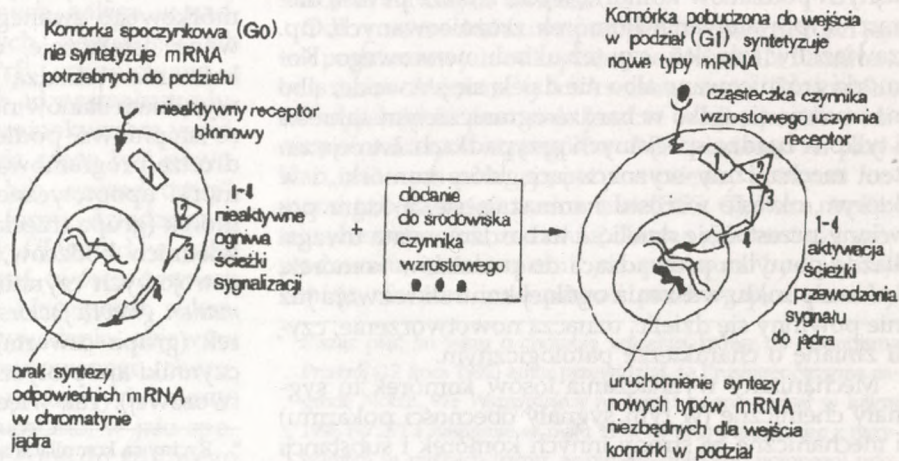
W trakcie rozwoju organizmu zmieniają się losy poszczególnych grup komórek (ryc. 1). Niektóre komórki tracą nieodwracalnie zdolność do proliferacji, losy innych zależą wyłącznie od aktywowania cyklu komórkowego przez kombinację czynników wzrostowych. A więc w zależności od obecności lub nieobecności tych czynników w środowisku komórki znajdują się w fazie spoczynkowej G_0 lub proliferującej G_1 w sposób odwracalny.

Komórki zróżnicowane, nieodwracalnie zahamowane w podziałach, wykazują syntezę szeregu nowych białek. Badania nad takimi komórkami pozwoliły na wykrycie szlaku pobudzenia syntezy mRNA, a następnie nowych typów białek w obecności czynników różnicowania. W odpowiedzi na bodziec, którym jest czynnik różnicowania, poprzez aktywację szeregu pośredników, sygnał ten uruchamia transkrypcję pewnego zestawu genów i powstają nowe typy mRNA. Produkty białkowe tych mRNA niezbędne są dla wejścia komórki w nową fazę różnicowania i jest to zmiana nieodwracalna.

W przypadku przejścia komórek ze stanu G_0 do G_1 (ryc. 2) czynniki wzrostowe (mitogenne) aktywują inne receptory powodujące aktywację innych ścieżek przewodzenia tego bodźca do jądra komórki (ryc. 2 ogniwa ścieżki sygnalizacji 1-4), a powstałe nowe mRNA i nowe produkty białkowe umożliwiają wejście komórek w mitozę (a nie w stan różnicowania). W przeciwieństwie do stymulacji nieodwracalnego różnicowania, w nieobecności czynników mitogennych produkty białkowe komórek proliferujących podlegają wyczerpaniu i komórka wraca znowu do stanu wyjściowego G_0 . Działanie czynników wzrostowych takich jak

nabłonkowy czynnik wzrostu, płytkowy czynnik wzrostu i inne polega na pobudzeniu syntezy białek regulujących z kolei syntezę i działanie białek z grupy cyklin (ang. *cyclins*) niezbędnych dla przebiegu mitozy.

Dopiero w 1996 r. w przypadku jednokomórkowych drożdży rozpoznano niektóre elementy innej dodatkowej ścieżki sygnałowej dotyczącej wyboru fazy G_0 lub G_1 aktywowanej obecnością pokarmu. Od dawna zaobserwowano, że każdy podział mitotyczny czy to drożdży, czy też innego typu komórek wiąże się z prawie całkowitym zahamowaniem biosyntezy białek na rybosomach nawet w obecności funkcjonalnych transkryptów mRNA. Dopiero po ukończeniu poprzedniej mitozy komórka potomna może, w zależności od zaopatrzenia jej w pokarm w środowisku, podjąć na nowo syntezę białek warunkujących przyrost masy, a także rozpoczęcie fazy G_1 . Głodzone komórki popodziałowe drożdży (*Saccharomyces cerevisiae*) cechuje niski poziom syntezy białek, albo tworzenie nieaktywnych form białek, w tym białka cykliny 3 niezbędnej do wejścia w mitozę. Głodzenie powoduje również zmianę rodzajów transkryptów mRNA, gromadzenie glikogenu (a więc zmianę typu gospodarki węglowodanowej), a także podwyższenie termotolerancji. W sumie komórka popodziałowa



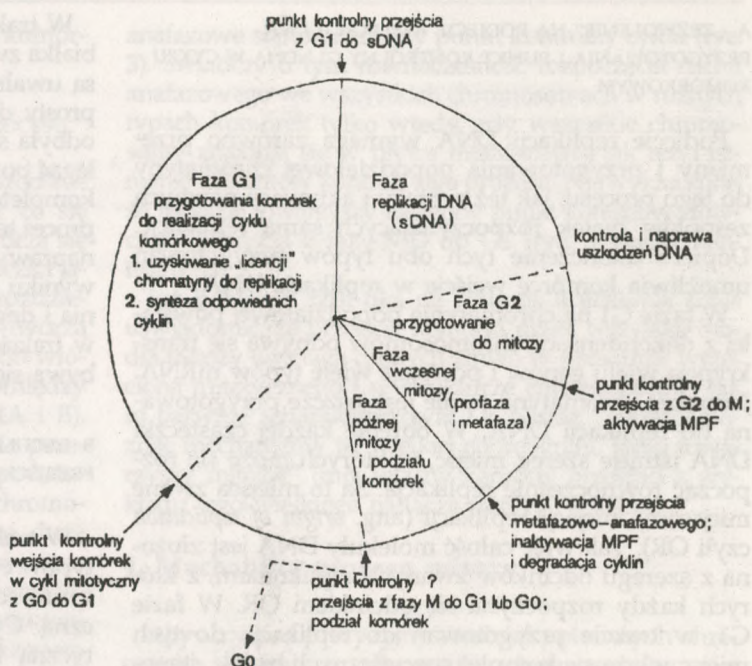
Ryc. 2. Ogólny schemat pobudzenia przez czynniki wzrostowe szlaku syntezy mRNA niezbędnych do wejścia komórki w G_1

wyraża przemiany w metabolizmie wyraźnie sprzyjające raczej przetrwaniu niż wejściu w następny podział.

Badania genetyczne i molekularne na drożdżach pozwoliły stwierdzić, że produkty genów TOR 1 i TOR 2 kontrolują przejście komórek popodziałowych w fazę G_0 lub G_1 w zależności od pokarmu w środowisku (ryc. 3; prawdopodobnie istniejący punkt kontrolny (?). przejścia po mitozie albo w fazę G_0 lub G_1 ; dwukierunkowa strzałka narysowana przerywaną linią). Pobudzenie przez pokarm (o składzie bufor, glukoza i podstawowe aminokwasy) powodowało aktywację istniejącego śladowo enzymu fosforylującego inne białka, a mianowicie kinazy białkowej z grupy kinaz fosfatydyloinozitolowych, tzw. PI-3 kinazy. Aktywacja tej kinazy, kodowanej właśnie przez gen TOR1, powodowała ufosforylowanie i aktywację innej kinazy (p70 S6 kinazy) bezpośrednio pobudzającej syntezę różnych białek na rybosomach. Ponieważ jednym z tych białek jest właśnie PI-3 kinaza aktywacja procesu syntezy białek przebiega lawinowo. W kilka miesięcy po opisanych tu badaniach, także w 1996 r., wykryto bardzo podobną kinazę i podobne pobudzenie syntezy białek w komórkach ssaków. Można więc przypuszczać, że jesteśmy już na tropie mechanizmu i przebiegu tej ścieżki sygnalizacyjnej. Tak więc pewna kombinacja pobudzenia czynnikami wzrostu jak i pokarmu umożliwia wybór drogi rozwojowej G_0 lub G_1 w komórkach zdolnych do proliferacji.

3. Wewnętrzna kontrola przebiegu cyklu komórkowego. Punkty kontrolne cyklu

Komórka po przejściu przez podział (mitozę kariokinetyczną i cytokinezę) tworzy dwie komórki potomne, z których każda ma pełen komplet chromosomów zamkniętych w otoczce jądrowej. Jądro wraz z otaczającą, zorganizowaną strukturalnie cytoplazmą i organellami zamknięte jest zewnętrzną błoną komórkową. Po podziale, komplet chromosomów nie jest zdolny do przejścia przez następną mitozę, bo materiał genetyczny zawarty w molekułach kwasu deoksyrybonukleinowego (DNA) w chromosomach nie został jeszcze podwojony. Zatem podjęcie replikacji DNA, czyli syntezy DNA (ang. *sDNA*), a następnie ukończenie tej syntezy — i to we wszystkich chromosomach — jest warunkiem niezbędnym do wejścia komórki w następną prawidłową mitozę. Wynika z tego pewna kolejność faz cyklu komórkowego: komórka pobudzona do podziału wchodzi w fazę G_1 przygotowuje się do wejścia w fazę *sDNA*, potem po replikacji całego materiału DNA znajduje się w fazie poredplikacyjnej G_2 . W fazie G_2 odbywa się przygotowanie do podziału mitotycznego i wtedy rozpoczyna się faza M (ang. *mitosis*), której zwykle towarzyszy cytokineza, czyli podział komórki na dwie potomne (faza M i D) (ang. *division*, czyli podział). W



Ryc. 3. Poznane i prawdopodobnie istniejące punkty kontrolne cyklu komórkowego zapewniające przejścia kolejnych faz cyklu

komórkach proliferujących ta kolejność zdarzeń powtarza się wielokrotnie bez fazy G_0 (ryc. 3).

W badaniach na drożdżach Weinert i Hartwell wykazali po raz pierwszy, że zakłócenie (np. przez zastosowanie inhibitorów) przebiegu samego cyklu komórkowego powodowało, że komórki, które nie ukończyły określonej fazy cyklu, nie wchodziły w następną. Oznaczało to, że istnieją molekularne mechanizmy kontrolujące ukończenie danej fazy cyklu, i bez ukończenia tej fazy komórki nie dostawały „zezwolenia” czy „licencji” na podejmowanie procesów charakterystycznych dla następnej fazy. A więc istnieją mechanizmy nie tylko odbierania i reagowania na bodźce ze środowiska, ale również mechanizmy kontrolujące ukończenie poszczególnej fazy cyklu przez daną komórkę. Są to tzw. punkty kontrolne cyklu komórkowego (ang. *cell cycle checkpoints*). Istnieją one we wszystkich zdrowych komórkach *Eukaryota*, ale najlepiej są zbadane u drożdży. Prawidłowe funkcjonowanie punktów kontrolnych wymaga pojawiania się nowych typów mRNA i białek kodowanych przez określone geny. W cyklu komórkowym drożdży wykryto kilka takich punktów kontrolnych. Jak wskazuje rysunek 3, obok omówionego już punktu kontrolnego, regulującego przejście z G_0 do G_1 , istnieje kontrola przejścia z G_1 do fazy *sDNA* (skrótowo oznaczona jako $G_1/sDNA$) oraz dodatkowa kontrola ukończenia procesów naprawy DNA, która działa tylko w przypadku uszkodzenia cząsteczek DNA, np. przez promienie ultrafioletowe, promienie Roentgena lub inne czynniki uszkadzające DNA. Kolejne punkty kontrolne dotyczą przejścia z fazy G_2 do mitozy (G_2/M) i następnie przebiegu mitozy i ponownego wejścia komórki w fazę G_1 (ryc. 3). Teraz rozważymy mechanizmy działania kolejnych punktów kontrolnych cyklu komórkowego

A. „ZEZWOLENIE” NA PODJĘCIE REPLIKACJI DNA.
PRZYGOTOWANIA I PUNKT KONTROLNY G1/sDNA W CYKLU
KOMÓRKOWYM

Podjęcie replikacji DNA wymaga zarówno przemiany i przygotowania popodziałowej chromatyny do tego procesu, jak też syntezy i aktywacji pewnych zespołów białek rozpoczynających samą replikację. Dopiero ukończenie tych obu typów przygotowań umożliwia komórce wejście w replikację DNA.

W fazie G1 na chromatynie popodziałowej powstaje z dekondensacji chromosomów odbywa się transkrypcja wielu genów i powstaje wiele typów mRNA. Jednakże chromatyna ta nie jest jeszcze przygotowana do replikacji DNA. W obrębie każdej cząsteczki DNA istnieje szereg miejsc, w których może się rozpocząć równocześnie replikacja. Są to miejsca zwane miejscami inicjacji replikacji (ang. *origin of replication* czyli OR). Tak więc całość molekuly DNA jest złożona z szeregu odcinków zwanych replikonami, z których każdy rozpoczyna się odcinkiem OR. W fazie G1, w trakcie przygotowań do replikacji, do tych miejsc wiąże się komplet specyficznych białek, stanowiący znacznik miejsca ORC rozpoczęcia replikacji DNA (ang. *origin of replication complex*). U drożdży wykryto co najmniej dwa niezależne systemy wewnętrznej sygnalizacji niezbędne dla podjęcia replikacji DNA. Jeden sygnał stanowi dodatkowy zestaw białek wiążący się z ORC, nazwano go „czynnikiem pozwalającym lub licencją replikacji” (ang. *replication licensing factor, RLF*). Tylko miejsca DNA zawierające komplet ORC i RLF są gotowe do podjęcia replikacji. Drugim sygnałem jest dostateczna synteza w fazie G1 cyklin regulujących fazy cyklu komórkowego: wspomniana uprzednio cyklina 3 drożdży, a w innych komórkach odpowiedni zestaw cyklin uruchamia enzymy stanowiące sygnał do rozpoczęcia replikacji DNA. Tak więc aktywacja cyklino-zależnych kinaz (ang. *cyclin-dependent kinases, CDK*) jest bodźcem niezbędnym do rozpoczęcia sDNA, a kontrolę przejścia G1/sDNA stanowi inaktywacja inhibitora tych kinaz (ryc. 3).

Całość przygotowań do replikacji, nawet w tak uproszczonym i niepełnym podanym tu streszczeniu, wyda się czytelnikowi zapewne zbyt szczegółowa i obciążona zbędnym zalewem informacji. Ale tak nie jest. Otóż przypomnijmy, że punkty kontrolne dotyczą zawsze ostatecznego ukończenia co najmniej dwóch niezależnych szlaków sygnałowych (a może być ich więcej). „Punkty kontrolne”, czynniki „licencjonujące” i kombinatoryczny charakter tych kontroli zapewnia nie tylko prawidłowy tok cyklu, ale stanowi również barierę dla nieprawidłowego namnażania się komórek. Tylko wtedy, gdy zajdzie mutacja genów samych punktów kontrolnych, uszkodzona komórka może wejść w podział bez ukończenia poprzedniej fazy cyklu. A więc mutacje punktów kontrolnych cyklu komórkowego są uszkodzeniami genetycznymi komórek, które sprzyjają powstaniu linii komórek nowotworowych w organizmie.

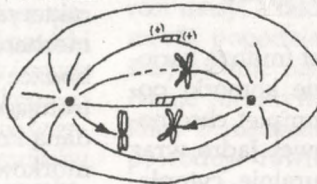
W trakcie replikacji wszystkie lub prawie wszystkie białka związane z miejscami inicjacji replikacji na DNA są uwalniane z chromatyny i niszczone. W ten dosyć prosty do zrozumienia sposób, chromatyna, w której odbyła się już replikacja w tym cyklu, nie może podlegać powtórnej replikacji, natomiast odcinki z pełnym kompletem RLF dopełniają replikacji nawet wtedy, gdy proces ten jest opóźniony przez konieczność uprzedniej naprawy uszkodzeń matrycy DNA powstałych np. w wyniku napromieniowania. Ten mechanizm uwalniania i degradacji RLF w trakcie replikacji powoduje, że w trakcie jednego cyklu komórkowego replikacja odbywa się tylko raz, ale we wszystkich replikonach.

B. REGULACJA ROZPOCZĘCIA MITOZY. PUNKT KONTROLNY
PRZEJŚCIA G2/M

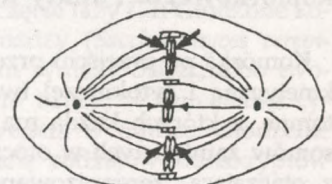
W trakcie fazy sDNA odbywa się synteza różnych typów cyklin. Pewien typ cyklin (cyklina B) wiąże się z uniwersalną serynowo-treoninową kinazą mitotyczną. Cyklina mitotyczna typu B, związana z mitotyczną kinazą, nosi nazwę czynnika mitotycznego MPF (ang. *mitosis promoting factor*). Przypomnijmy tutaj bardzo ważne odkrycie. Otóż we wszystkich dotąd zbadanych komórkach mitotycznych, od komórki drożdży do komórek ludzkich, podział rozpoczyna się aktywacją MPF (tzn. kompletu cyklin mitotycznych połączonych z kinazą mitotyczną), a ukończenie mitozy oznacza inaktywację MPF i degradację cyklin mitotycznych.

Aktywacja MPF jest regulowana przez dwa odrębne szlaki sygnałowe i istnieją mutanty dotyczące nieuprawnionej aktywacji tego procesu (zarówno u drożdży, jak u ssaków). A więc przejście G2/ M jest związane z odrębnym punktem kontrolnym. Dopiero

A. Profaza



B. Metafaza



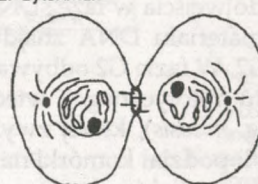
C. Anafaza



D. Telofaza



E. Cytokineza



Ryc. 4. Ogólny schemat przebiegu mitozy w komórce zwierzęcej

ten szereg faz przygotowawczych umożliwia komórce podjęcie mitozy (ryc. 3).

C. PRZEBIEG MITOZY I PUNKTY KONTROLNE TEGO PROCESU

Kolejne stadia mitozy i jej przebieg są powszechnie znane. Prawie każdy może bezbłędnie opisać co się dzieje z chromatyną w trakcie profazy i jak tworzą się skondensowane chromosomy, podczas gdy otoczka jądrowa i jąderko podlegają rozproszeniu. Dwa rozdzielone centrosomy lub inne centra komórkowe tworzą wrzecino mitotyczne (ryc. 4A), a podłączone do włókien wrzeciona chromosomy ustawiają się pomiędzy biegunami tworząc płytkę metafazową (ryc. 4A i B). Dalej anafaza rozpoczyna się rozchodzeniem do przeciwnych biegunów wrzeciona chromatyd powstałych z podłużnego rozszczepienia każdego z chromosomów (ryc. 4C). W telofazie rozsegregowane dwie grupy potomnych chromatyd są chromosomami popodziałowymi, które staną się chromatyną potomnych jąder otoczonych odrębnymi otoczkami jądrowymi (ryc. 4D). W trakcie telofazy w komórkach zwierzęcych rozpoczyna się rozdział komórek potomnych przez zaciskający się pierścień cytokinetyczny (ryc. 4E). W komórkach roślinnych cytokineza przebiega trochę inaczej; nie ma pierścienia, tworzy się natomiast przegroda pierwotna pomiędzy dwiema komórkami potomnymi. Ten skróty opis można uzupełnić wiadomością, że w trakcie anafazy (ryc. 4C) włókienka łączące chromatyd z biegunami wrzeciona podlegają skróceniu — odciągając chromatyd od uprzędnio istniejącej płytki metafazowej. Natomiast bieguny wrzeciona także oddalają się od siebie i wobec tego wzrasta długość włókienek rozciągniętych między biegunami potomnych jąder.

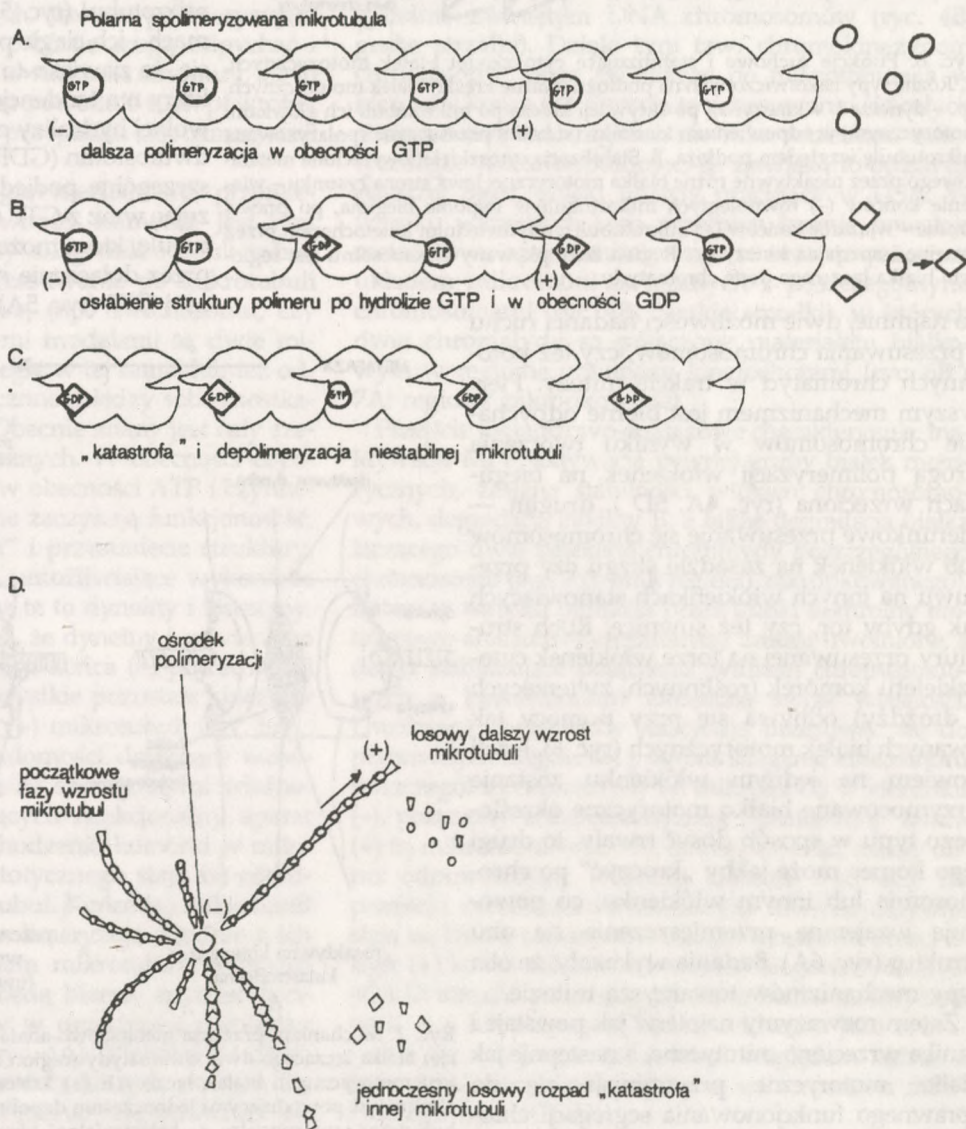
Tak więc wyróżniamy dwie fazy przemieszczeń struktur mitotycznych — pierwszą związaną z organizacją wrzeciona i przesuwania chromosomów do płytki metafazowej, w której MPF jest aktywny (patrz poprzedni rozdział), oraz rozpoczęcie anafazy, w której chromatyd stopniowo się rozchodzą i w której odbywa się inaktywacja MPF i degradacja cyklin. To przejście metafazowo-

anafazowe stanowi kolejny punkt kontrolny cyklu (ryc. 3). Świadczy o tym równoczesność rozpoczęcia ruchu anafazowego we wszystkich chromosomach w różnych typach komórek tylko wtedy, gdy wszystkie chromosomy znajdują się w płytce metafazowej, jak też i istnienie mutantów kontroli tego procesu. Nie wykluczone, że telofazie towarzyszy następny punkt kontrolny dotyczący przejścia z fazy MD do G1 (ryc. 3, punkt kontrolny ?)

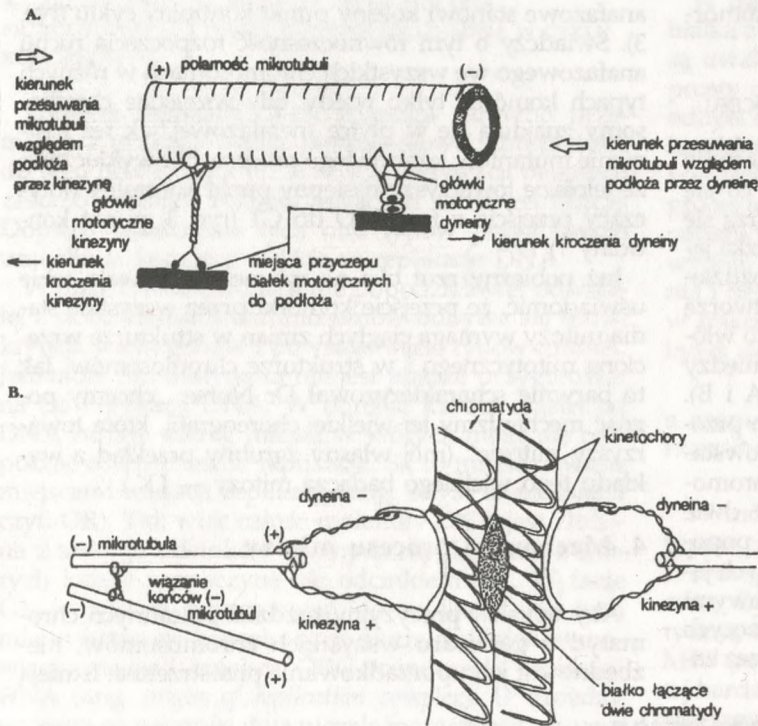
Już pobieżny rzut oka na rysunek 4 pozwala sobie usłyszeć, że przejście komórki przez wszystkie stadia mitozy wymaga ciągłych zmian w strukturze wrzeciona mitotycznego i w strukturze chromosomów. Jak to barwnie scharakteryzował Dr Nurse: „chcemy poznać mechanizmy tej wielkiej choreografii, która towarzyszy mitozie” (mój własny zgrubny przekład z wykładu tego wielkiego badacza mitozy — J.K.).

4. Mechanika procesu mitozy

Aby uzyskać precyzyjny rozdział potomnych chromatyd z garnituru wszystkich chromosomów, niezbędne jest ich uporządkowanie przestrzenne. Istnieją



Ryc. 5. Schemat dynamicznej niestabilności polimeryzacji i depolimeryzacji mikrotubul w warunkach doświadczeń *in vitro*

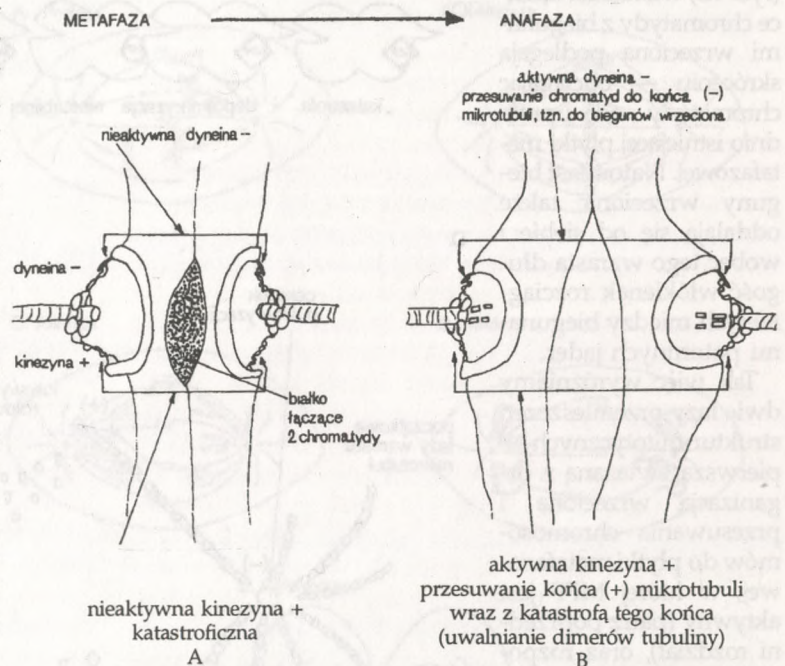


Ryc. 6. Funkcje ruchowe i stabilizujące cytoszkielet białek motorycznych. A. Różne typy zakotwiczone na podłożu (czarne kreski) białek motorycznych, np. – dyneina i + kinezyne; po aktywacji kroczą po mikrotubuli ich główkami motorycznymi w odpowiednim kierunku (strzałki) przesuując spolaryzowaną mikrotubulę względem podłoża. B. Stabilizacja cytoszkieletu wrzeciona metafazowego przez nieaktywne różne białka motoryczne: lewa strona rysunku – wiązanie końców (-) równoległych mikrotubuli w regionie bieguna, po prawej stronie – wiązanie końców (+) mikrotubuli z odpowiednim kinetochorem przez dyneinę i specjalną kinezynę. Region zakropkowany chromosomu jest regionem białka łączącego dwie chromatydy

co najmniej dwie możliwości nadania ruchu i przesuwania chromosomów, czy też potonnych chromatyd w trakcie mitozy. Pierwszym mechanizmem jest bierne odpychanie chromosomów w wyniku tworzenia drogą polimeryzacji włókienek na biegunach wrzeciona (ryc. 4A, 5D), drugim – kierunkowe przesuwanie się chromosomów lub włókienek na zasadzie ślizgu czy przesuwu na innych włókienkach stanowiących jak gdyby tor, czy też suwnicę. Ruch struktury przesuwanej na torze włókienek cytoszkieletu komórek (roślinnych, zwierzęcych i drożdży) odbywa się przy pomocy tak zwanych białek motorycznych (ryc. 6). Jeżeli bowiem na jednym włókienku zostanie przymocowane białko motoryczne określonego typu w sposób dosyć trwały, to drugi jego koniec może jakby „kroczyć” po chromosomie lub innym włókienku, co powoduje wzajemne przemieszczenie się obu struktur (ryc. 6A). Badania wykazały, że oba typy mechanizmów towarzyszą mitozie.

Zatem rozważymy najpierw jak powstaje i zanika wrzeciono mitotyczne, a następnie jak białka motoryczne przyczyniają się do sprawnego funkcjonowania segregacji chromatyd w mitozie. Mitchison i Kirschner już w 1984 r. wykonali zdumiewające doświad-

czenie. Otóż wyizolowali z komórek zwierzęcych centrosomy, a więc struktury będące ośrodkiem dla polimeryzacji białka zwanego tubuliną. Te centrosomy, w odpowiednim buforze z różnymi składnikami i zaopatrzone w nadmiar nukleotydu guanozyno-trójfosforanu (GTP) oraz w obecności dość wysokiego stężenia tubuliny, funkcjonują jako ośrodki, na których odbywa się kondensacyjna polimeryzacja tubuliny. Na centrosomach obserwowanych w mikroskopie w ciemnym polu pojawiają się i stopniowo „rosną” promienie złożone włókienka tubuliny. Włókienka te nazwane mikrotubulami (niektórzy polscy autorzy nazwali je mikrorurkami), tworzą zasadniczą strukturę wrzeciona mitotycznego. To co było zdumiewające w obserwacjach Kirschnera i Mitchisona, to fakt, że niektóre z tych powstałych włókienek wydłużały się („rosły”), podczas gdy inne w tym czasie depolimeryzowały, a więc skracaly się i zanikały (ryc. 4D). A więc *in vitro* (czyli w układzie poza komórką) zaobserwowano zjawisko dynamicznej niestabilności mikrotubul (ryc. 5) tworzonych na centrosomach i ich ciągle przemiany (ryc. 5). Okazało się, że zjawisko to wiąże się ze stanem GTP, który ma tendencję do samorzutnej dość powolnej hydrolizy nukleotydu na guanozyno-dwufosforan (GDP) i grupę fosforanową. Poszczególne podjednostki tubuliny polimeryzując wraz z GTP tworzą dość trwałą mikrotubulę, która może dalej „rosnąć” na długość przez dołączenie nowej podjednostki tubuliny i GTP (ryc. 5A). W miarę jednak upływu



Ryc. 7. Mechanizm przejścia metafazowo-anafazowego przez: zanik (degradację) białka łączącego dwie chromatydy (region zakropkowany), aktywację funkcji motorycznych białek łączących (+) końce mikrotubuli z kinetochorami chromatyd powodującymi jednocześnie depolimeryzację końców (+) mikrotubuli przez tzw. specjalną + „katastrofalną” kinezynę wraz z przesuwaniem kinetochoru ku końcowi (-) mikrotubuli przez dyneinę. W sumie odbywa się anafazowe rozchodzenie chromatyd do przeciwnych biegunów wg ryc. 4C

czasu w niektórych podjednostkach spolimeryzowanej już tubuliny, a więc w tych, które położone są blisko centrosomów, może zająć hydroliza GTP. A dwie kolejne podjednostki tubuliny związane z GDP mają mniejszą stabilność polimeryzacji niż te, które związane są z niehydrolizowanym GTP (ryc. 5B). Proces ten nie prowadzi do drastycznych zmian dopóki nowe podjednostki dołączane do końca mikrotubuli wiążą GTP i stabilizują całość wydłużającej się, czyli rosnącej mikrotubuli (ryc. 5D). Jeżeli jednak na rosnącym końcu mikrotubuli dołączona zostanie jedna lub parę podjednostek tubuliny, związanych z GDP, wtedy następuje szybka depolimeryzacja całości mikrotubuli na składowe podjednostki przechodzące do roztworu. Ten gwałtowny rozpad mikrotubuli autorzy opisali jako „kurczenie się albo katastrofę mikrotubuli” (rys. 5C i D). Doświadczenie to nie tylko wykazało dynamiczny charakter procesu polimeryzacji i depolimeryzacji mikrotubuli, ale jednocześnie polarny charakter mikrotubuli. Mikrotubula ma bardziej stabilny koniec minus (–), od którego rozpoczęła się polimeryzacja i szybko rosnący koniec dystalny (+), od którego także rozpoczyna się gwałtowna depolimeryzacja w trakcie „katastrofy”. Obserwacje te są zgodne z procesami obserwowanymi w komórkach mitotycznych. Istotnie polimeryzujące mikrotubule tworzone w profazie mogą odpychać i przemieszczać, (jakby taranować) inne struktury, ale to odpychanie zanika, a nawet powoduje ruch powrotny odepchniętych struktur w przypadku depolimeryzacji mikrotubuli.

A teraz parę słów o drugim mechanizmie przemieszczania się struktur wewnątrz komórki. Jest nim „kroczenie” czy wzajemny ślizg mikrotubuli jednej względem drugiej, lub przesuwanie po mikrotubuli innej struktury komórkowej (np. chromosomu, czy chromatyd). Najprostszymi modelami są dwie mikrotubule ułożone równolegle w tej samej lub też odwrotnej polarności, połączone między sobą mostkami białek motorycznych. Obecnie znany jest cały szereg typów białek motorycznych. W obecności czynników aktywujących (np. w obecności ATP i czynnego MPF) białka motoryczne zaczynają funkcjonować, tzn. odbywa się ich „krok” i przesunięcie struktury, na której białko „kroczy”, umożliwiające wykonanie następnego „kroku”. Białka te to dyneiny i kinezy. Ogólnie można powiedzieć, że dyneiny i pewien typ kinezy kroczą w kierunku końca (–) przesuwanej mikrotubuli, natomiast wszystkie pozostałe kinezy kroczą w kierunku końca (+) mikrotubuli (ryc. 6A).

A teraz powiążemy wiadomości dotyczące wchodzenia komórki w mitozę ze szczególnymi właściwościami mikrotubul tworzących funkcjonalny aparat mitotyczny. W okresie wchodzenia komórki w mitozę, bieguny wrzeciona mitotycznego stają się ośrodkami polimeryzacji mikrotubul. Końce (+) mikrotubul szybko polimeryzują i depolimeryzują zgodnie z ich niestabilną dynamiką. Zatem mikrotubule tworzące się na dwóch biegunach będą biernie spychać kondensujące się chromosomy w przestrzeni pomiędzy tymi biegunami (profaza, ryc. 4A). Niektóre z szybko rosnących włókienek mikrotubularnych natrafiają na miejsce okresowego kotwiczenia chromosomu na końcu (+) mikrotubuli. Miejsca te noszą nazwę kinetochorów, tzn. kompletu białek na regionie przewę-

żeń centromerowych dwóch wyodrębniających się potomnych chromatyd. Każdy macierzysty chromosom ma dwa kinetochory po obu stronach przewężenia centromerowego po jednym w każdej chromatydzie. Pęczki mikrotubul wychodzące z obu biegunów mają zatem szansę na natrafienie, podłączenie się i okresową stabilizację po obu stronach poszczególnego chromosomu macierzystego. Takie włókienka, noszące nazwę włókien chromosomowych i podlegają okresowej stabilizacji przy pomocy nieaktywnych jeszcze białek motorycznych (ryc. 4A, B i 6B). W okresie profazy i metafazy, obok włókien chromosomowych, okresowej stabilizacji podlegają tzw. włókna biegunowe, którymi są przeciwrownoległe mikrotubule pochodzące z dwóch biegunów wrzeciona (ryc. 4A i B). Pomiedzy takimi mikrotubulami powstaje stabilizujące połączenie przez mostki nieaktywnych białek motorycznych (rys. 4 A i B; mostki w okolicy końców (+) mikrotubul).

Niedawno stwierdzono również, że całe chromosomy, a więc także w regionach poza kinetochorami, przesuwają się po mikrotubulach. Otóż niektóre mikrotubule wrzeciona mitotycznego są dekorowane specjalną kinezyną i łączą się najprawdopodobniej ze spiralnie zwiniętym DNA chromosomów (ryc. 4B; grube strzałki). Dzięki tym tzw. chromokinezynom chromosomy mogą się ślizgać po mikrotubulach w kierunku końca (+). Sprzyja to przesuwaniu się całych chromosomów do regionu równika wrzeciona mitotycznego. Warto wspomnieć, że zjawisko to opisał dr Andrzej Bajer, polski uczony pracujący w USA. W wyniku wszystkich tych przemian łącznie powstaje metafazowy aparat mitotyczny, ze zrównoważonym układem mikrotubul związanych z poszczególnymi chromosomami (ryc. 4B; cienkie strzałki), w których dwie chromatyd są połączone materiałem białkowym w regionie pomiędzy kinetochorami (ryc. 6B i 7A; regiony zakropkowane).

Przejście metafazowo-anafazowe charakteryzuje: inaktywacja MPF, aktywacja pewnej grupy białek motorycznych, zmiana stabilności włókien chromosomowych, degradacja cykliny B, a także degradacja białka łączącego dwie potomne chromatyd poszczególnego chromosomu (ryc. 7 B; brak regionu zakropkowanego). Zatem w wyniku przejścia przez punkt kontrolny metafazowo-anafazowy chromatyd zostają uwolnione, a dotąd stabilizujące połączenia włókien chromosomowych z kinetochorami zmieniają swoje własności. Uwolnione chromatyd zaczynają przesuwać się do przeciwnych biegunów, poprzez ślizganie kinetochoru poszczególnych chromatyd na mikrotubuli w kierunku (–), połączony z depolimeryzacją, „katastrofą” końca (+) tej mikrotubuli (ryc. 7B). Inaczej mówiąc, mamy obraz odpowiadający wczesnej anafazie (ryc. 4C). Po przejściu metafazowo-anafazowym również aktywne stają się białka motoryczne łączące mostkami przeciwległe (+) końce mikrotubul włókien biegunowych (ryc. 4C i D; strzałki przeciwległe). Są to białka motoryczne typu +, a ich aktywacja będzie widoczna jako rozsuwanie się wzajemne mikrotubul względem siebie, a inaczej mówiąc jako wydłużanie osi wrzeciona mitotycznego (ryc. 4C i D).

Najmniej wiadomo, co się dzieje z aparatem mitotycznym w trakcie telofazy (rys. 4D). Z pewnością od-

bywa się rekonstrukcja cytoszkieletu komórki popodziałowej i całkowita depolimeryzacja struktur mitotycznych. Jak to się odbywa, co się dzieje z poszczególnymi typami białek motorycznych, jak odtwarza się struktura jądra i organizacji cytoplazmy komórki popodziałowej — oto pytania jeszcze bez dostatecznie jasnych odpowiedzi.

Podsumowanie

Nawet z tych krótkich, niepełnych i uproszczonych rozważań wynika, że nie ustają próby zrozumienia mechanizmów sterujących wchodzeniem komórki w podział i kontroli przebiegu cyklu komórkowego. Już dość dobrze poznano mechanizmy złożonej kontroli pobudzenia i zahamowania wchodzenia komórek w

stan proliferacji poprzez odbieranie kombinacji bodźców zewnętrznych wyznaczających ich dalsze losy. Inne badania wykazały, że komórki, podejmując cykl komórkowy uruchamiają kolejno szereg mechanizmów wewnętrznej kontroli prawidłowego przebiegu kolejnych faz. Niektóre punkty kontrolne cyklu są sprzężone z określonymi zmianami w cytoszkielecie sterującymi przebiegiem mitozy.

Warto sobie uświadomić, że staramy się zrozumieć mechanizmy zjawisk znanych i obserwowanych niemal od czasu skonstruowania mikroskopu optycznego. Ale opisanie zdarzeń, a zrozumienie ich mechanizmu — to coś zupełnie innego.

Wpłynęło 20 VI 1997

Prof. Janina i Andrzej Kaczanowscy pracują w Instytucie Zoologicznym, Uniwersytet Warszawski

GRZEGORZ JACKOWSKI (Poznań)

FUNKCJE KOMPLEKSÓW CHLOROFILII a/b-BIAŁKO FOTOSYSTEMU II

Fotosystem II (PSII) jest supramolekularnym kompleksem obecnym w błonach tylakoidowych wszystkich organizmów zdolnych do fotosyntezy oksygenicznej, tzn. takiej, której przebieg wiąże się z uwalnianiem tlenu (cyjanobakterie, glony, rośliny wyższe). W skomplikowanym ciągu reakcji składających się na fazę jasną fotosyntezy PSII realizuje dwie podstawowe funkcje — utlenienie wody i redukcję plastochinonu. Jak się okazuje, do realizacji tych funkcji wystarczy jednak tylko fragment PSII, nazywany kompleksem centrum reakcji, który w strukturze PSII zajmuje pozycję centralną. Pod względem biochemicznym kompleks centrum reakcji PSII reprezentuje grupę silnie hydrofobowych białek związanych z przenośnikami elektronów, pewną ilością lipidów oraz barwnikami fotosyntetycznymi reprezentowanymi przez chlorofil a (chl a) i β -karoten. Odrębną kategorię składników biochemicznych PSII stanowi rodzina kompleksów barwnikowo-białkowych, rozmieszczonych w strukturze PSII bardziej peryferycznie. Te elementy, reprezentujące sobą grupę silnie hydrofobowych białek związanych z lipidami, chl a, chlorofilem b, (chl b) oraz ksantofilami, nazywane są kompleksami chl a/b-białko. Jak dotąd zidentyfikowano pięć kompleksów chl a/b-białko związanych z PSII, różniących się składem biochemicznym, organizacją strukturalną, a także — jak się sądzi — reali-

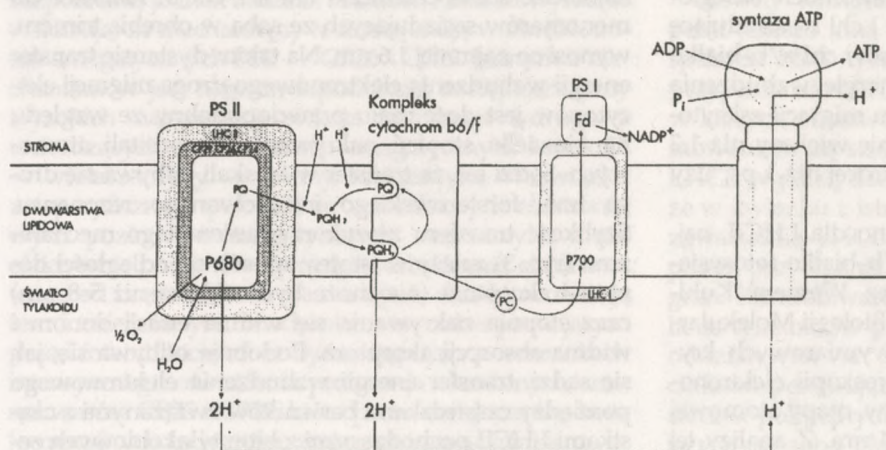
zujących nieco odmienne funkcje (tabela 1 prezentuje nazewnictwo tych kompleksów oraz wchodzących w ich skład polipeptydów). Trzy spośród tych kompleksów — CP29, CP26, CP24 — sąsiadują od zewnątrz z centrum reakcji, gdzie tworzą supramolekularny blok strukturalny, na który składa się po jednej monomerycznej cząstce każdego z tych kompleksów (w przeliczeniu na pojedynczą cząstkę centrum reakcji). Z kolei LHCI, na który przypada do 50% całkowitego chl i 40% całkowitego białka błon tylakoidów, zajmuje w strukturze holokompleksu PSII pozycję najbardziej peryferyczną. Sądzi się, że kompleks ten pozostaje zasocjowany z PSII w formie zespołu nieidentycznych biochemicznie, trimerycznych subkompleksów, spośród których część może być uwikłana w struktury oligomeryczne jeszcze wyższego rzędu (prawdopodobnie multitrimery). Pojedyncza cząstka PSII zawiera najprawdopodobniej cztery trimeryczne subkompleksy LHCI.

Fotosystem I (PSI), inny supramolekularny kompleks błony tylakoidowej, realizujący funkcję redukcji ferredoksyny, współpracuje z odrębną grupą kompleksów chl a/b-białko określanymi jako LHCI (w pewnych sytuacjach środowiskowych mogą następować rearanżacje struktury fotosystemów polegające na oddysocjowaniu od PSII części puli LHCI i jej asocjacji z PSI). Rycina 1 prezentuje w bardzo uproszczonej formie prawdopodobne przestrzenne usytuowanie kompleksów chl a/b-białko względem kompleksów centrum reakcji PSII i PSI na tle schematu przedstawiającego rozmieszczenie i zasady kooperacji wszystkich kompleksów funkcjonalnych błony tylakoidowej.

Podstawową funkcją wszystkich kompleksów chl a/b-białko PSII jest absorpcja światła i przenoszenie energii wzbudzenia elektronowego w kierunku centrum reakcji PSII. Nie będąc niezbędnymi dla utlenienia wody i redukcji plastochinonu kompleksy chl a/b-

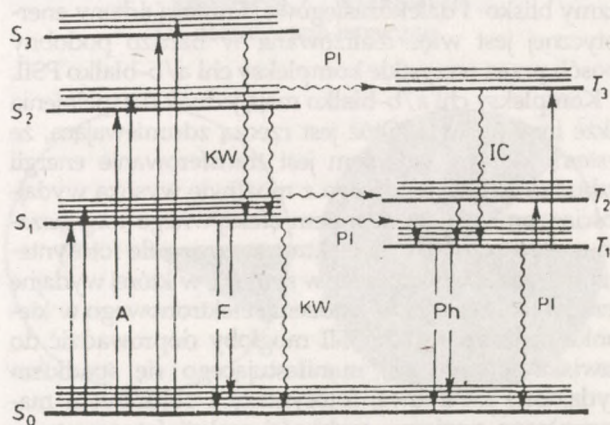
Tabela 1. Nazewnictwo kompleksów chl a/b-białko i ich polipeptydów

Kompleks chl a/b-białko	Polipeptyd wiążący chl a/b	Masa cząsteczkowa kDa
LHCI	Lhcb1,2; Lhcb3(?)	(23-30)
CP29	Lhcb4	(29-31)
CP26	Lhcb5	(26-29)
CP24	Lhcb6	(20-23)
CP22(?)	psbS	(22)



Ryc. 1. Schemat organizacji strukturalnej i funkcjonalnej błony tylakoidowej. Na rycinie przedstawiono cztery kompleksy funkcjonalne błony tylakoidowej (PSII, kompleks cytochrom b6/f, PSI, syntaza ATP) połączone liniami – opatrzonymi strzałkami – pokazującymi trasę fotosyntetycznego transportu elektronów i translokacji protonów. Podjednostki kropkowane to kompleksy chl a/b-białko PSII (LHCII, CP29, CP26, CP24) i PSI (LHCI), zasocjowane z kompleksami centrów reakcji odpowiednich fotosystemów. P680 – fotochemiczny donor elektronów w PSII, P700 – fotochemiczny donor elektronów w PSI, PQ – plastochinon, PQH2 – plastochinol, PC – plastocjanina, Fd – ferredoksyna

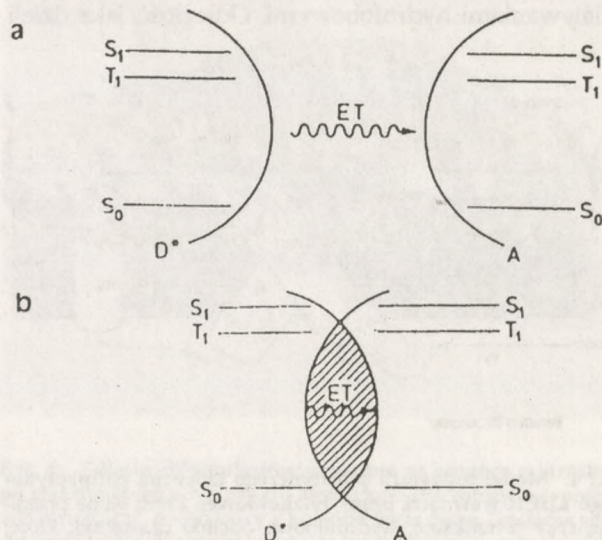
białko znacznie zwiększają tzw. przekrój optyczny i wzbogacają widmo czynnościowe PSII. Funkcja absorpcji światła i przenoszenia energii wzbudzenia elektronowego, którą można nazwać funkcją anteny energetycznej fotosyntezy, dominuje wśród zadań realizowanych przez kompleksy chl a/b-białko tak wyraźnie, że struktury te są często nazywane antenami energetycznymi PSII, jakkolwiek pełnią także inne zadania, nie związane ze zbieraniem światła i transferem energii wzbudzenia elektronowego. W najbardziej uproszczony sposób realizację funkcji anteny energetycznej można sobie wyobrazić następująco: na cząsteczkę barwnika fotosyntetycznego pada kwant energii światła słonecznego, powodując przejście części elektronów walencyjnych ze stanu podstawowego na wyższe poziomy energetyczne. Cząsteczkę, której część elektronów znalazła się na wyższych niż podstawowy, poziomach energetycznych, określamy jako cząsteczkę we wzbud-



Ryc. 2. Uproszczony schemat Jabłońskiego przedstawia kilka najniższych stanów energetycznych elektronowych i oscylacyjnych oraz przejść między tymi stanami w cząsteczkach wieloatomowych: A – absorpcja, F – fluorescencja, Ph – fosforescencja, KW – konwersja wewnętrzna, PI – przejście interkombinacyjne, S0-S3, stany elektronowe singletowe, T0-T3 – stany elektronowe tripletowe

dzonym stanie elektronowym. Rycina 2 prezentuje stany wzbudzone cząsteczek wieloatomowych (tzw. schemat Jabłońskiego). Oznaczenia S0, S1, S2 i S3 kryją singletowe stany elektronowe: podstawowy (S0) i wzbudzone (S1-S3), a T0-T3 odpowiednie stany tripletowe. Gęsto rozmieszczone linie równoległe w obrębie S0-S3 i T0-T3 oznaczają energetyczne poziomy oscylacyjne, tzn. skwantowane stany energetyczne cząsteczki znajdującej się na określonym poziomie energii elektronowej, wynikające z wykonywania przez atomy cząsteczki drgań (oscylacji) wokół położenia równowagi. Elektron podniesiony na któryś z poziomów oscylacyjnych stanów S1, S2 lub S3 w ciągu 1-10 ps wraca na najniższy poziom oscylacyjny S1, a stąd – po nieco dłuższym czasie – na poziom S0.

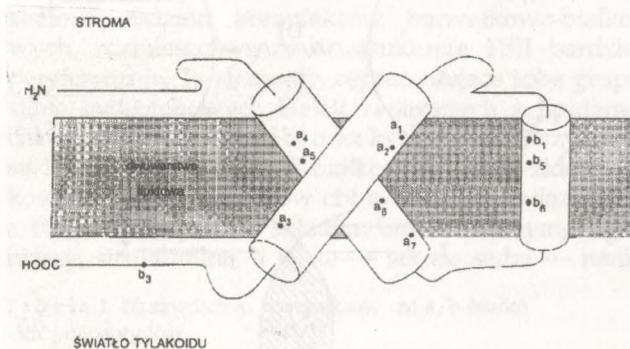
Aby energia wzbudzenia elektronowego, przejęta przez cząsteczkę barwnika należącego do kompleksu anteny energetycznej, nie została utracona, w ciągu czasu krótszego niż 1 ps musi nastąpić transfer tej energii na najbliższą, jeszcze nie wzbudzoną cząsteczkę barwnika, i dalej, poprzez kolejne cząsteczki aż do centrum reakcji PSII, gdzie dochodzi do tzw. rozdzielenia ładunku i inicjacji transportu elektronów przez przenośniki redoks. Jednym z mechanizmów, poprzez które może się odbywać ultraszybki transfer energii wzbudzenia elektronowego, jest związana z fluktuacjami termicznymi migracja ekscytonów; proces, którego szybkość zależy od stopnia nakrywania się orbitali elektronowych cząsteczki barwnika będącej donorem energii wzbudzenia i tej, która pełni rolę akceptora (ryc. 3). Mechanizm migracji ekscytonów



Ryc. 3. Transfer energii wzbudzenia elektronowego między cząsteczką donora i akceptora. Półokręgi oznaczają zasięg orbitali elektronowych donora (D) i akceptora (A) przekazujących sobie energię (ET) poprzez mechanizm migracji ekscytonów (a) lub indukowany rezonans forsterowski (b)

działa jednak tylko na bardzo niewielkich odległościach, do 1,2 nm. Cząsteczki chl a i chl b sąsiadujące ze sobą *in vivo* w obrębie kompleksów chl a/b-białko mogą więc przekazywać sobie energię wzbudzenia elektronowego poprzez mechanizm migracji ekscytonów, o ile są oddalone o dystans nie większy niż 1,2 nm, ponadto transfer musi trwać krócej niż 1 ps. Czy tak jest w istocie?

Informacje na ten temat uzyskano dla LHCII, najważniejszego z kompleksów chl a/b-białko fotosystemu II. Badania prowadzone przez Wernera Kuhlbrandta (Europejskie Laboratorium Biologii Molekularnej, Heidelberg, Niemcy) na dwuwymiarowych kryształach LHCII metodami kriomikroskopii elektronowej pozwoliły na skonstruowanie tzw. mapy atomowej LHCII o zdolności rozdzielczej 0,34 nm. Z analizy tej mapy wynika, że pojedynczy polipeptyd tego kompleksu przenika błonę tylakoidową trzema silnie hydrofobowymi odcinkami, przyjmującymi strukturę drugorzędową α -helisy (ryc. 4). Pozostałe odcinki cząsteczki polipeptydu LHCII mają charakter hydrofilny i penetrują stromę lub światło tylakoidu. Na mapie atomowej LHCII znajdują się pozycje aminokwasów oraz pozycje związanych z nimi barwników fotosyntetycznych. Dokładne obliczenia wskazują, że odległości dzielące cząsteczki barwników (chl b — chl a) najbliższe sobie położonych w obrębie pojedynczego łańcucha polipeptydowego LHCII wynoszą 0,4-1,2 nm. Z kolei najnowsze wyniki kinetycznych badań absorpcji w zakresie pikosekundowym dowodzą, że czas transferu energii wzbudzenia elektronowego pomiędzy sąsiadującymi ze sobą w obrębie pojedynczego łańcucha polipeptydowego cząsteczkami chl a i chl b jest ultraszybki i wynosi ok. 500 fs (0,5 ps) — wszystko wskazuje więc na to, że na tym poziomie organizacji LHCII przekazywanie energii wzbudzenia elektronowego może się odbywać drogą migracji ekscytonów. Wiele danych eksperymentalnych zgodnie dowodzi jednak, że podstawową jednostką organizacji strukturalnej LHCII *in vivo* jest trimer, tzn. trzy pojedyncze polipeptydy (każdy związany z zespołem barwników), zasocjowane ze sobą oddziaływaniami hydrofobowymi. Odległość, jaka dzieli



Ryc. 4. Model topografii pojedynczego łańcucha polipeptydowego LHCII wewnątrz błony tylakoidowej. Przez błonę przenikają trzy α -helikalne, hydrofobowe odcinki cząsteczki, której N-koniec skierowany jest do stromy chloroplastowej, a C-koniec penetruje światło tylakoidu. Pojedynczy łańcuch polipeptydowy jest związany z 13-15 cząsteczkami chl (a + b). Czarne kropki oznaczają przybliżone miejsca wiązania dziewięciu spośród nich — chla (a1 — a7) oraz chl b (b1, b3, b5 i b6). Miejsca asocjacji pozostałych cząsteczek chl pozostają nieznane. Wg Kuhlbrandta 1994, zmienione

najbliższe sobie cząsteczki chl a i chl b, należące do monomerów sąsiadujących ze sobą w obrębie trimera, wynosi co najmniej 1,6 nm. Na takim dystansie transfer energii wzbudzenia elektronowego drogą migracji ekscytonów jest dość mało prawdopodobny ze względu na niewielki stopień nakrywania się orbitali atomowych. Sądzi się, że transfer w tej skali odbywa się drogą tzw. forsterowskiego indukowanego rezonansu. Szybkość transferu z wykorzystaniem tego mechanizmu (ryc. 3) zależy w istotny sposób od odległości donora i akceptora (nie może być większa niż 5-8 nm) oraz stopnia nakrywania się widma emisji donora i widma absorpcji akceptora. Podobnie odbywa się, jak się sądzi, transfer energii wzbudzenia elektronowego pomiędzy cząsteczkami barwników związanymi z cząsteczkami LHCII pochodzącymi z błon tylakoidowych zespolonych ze sobą w granum. Ostatni odcinek drogi energii wzbudzenia elektronowego — od cząsteczek barwników antenowych do centrum reakcji PSII — jest także pokonywany dalekozasięgowym mechanizmem rezonansowym. Transfer rezonansowy, mimo iż funkcjonuje na większych dystansach niż mechanizm migracji ekscytonów, jest także ultraszybki, rzędu 0,5 ps.

Blisko- i dalekozasięgowy transfer energii wzbudzenia elektronowego funkcjonuje nie tylko w sposób ultraszybki ale także bardzo wydajny. W optymalnych warunkach środowiskowych od 85% do ponad 90% zaabsorbowanej energii światła ulega przeniesieniu przez system antenowy i konwersji w energię chemiczną produktów fotosyntezy, resztę bilansu energetycznego stanowią straty związane z dezaktywacją termiczną oraz fluorescencją.

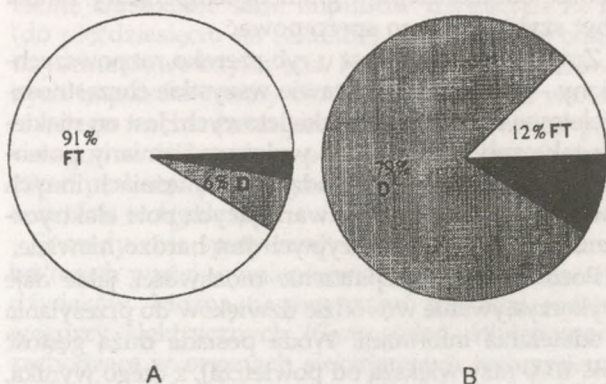
Jak dotąd nie opracowano mapy atomowej i topografii wewnątrz błonowej żadnego innego kompleksu antenowego PSII poza LHCII, jednak ze względu na znaczny stopień podobieństwa sekwencyjnego między polipeptydami LHCII i polipeptydami innych anten PSII, sugeruje się, że odległości między cząsteczkami barwników w obrębie pojedynczych cząsteczek anten oraz między sąsiadującymi ze sobą cząsteczkami są bardzo podobne do wartości stwierdzonych dla LHCII. Najprawdopodobniej zatem transfer energii wzbudzenia elektronowego w CP29, CP26 i CP24 odbywa się poprzez identyczne, jak w przypadku LHCII, mechanizmy blisko- i dalekozasięgowy. Funkcja anteny energetycznej jest więc realizowana w bardzo podobny sposób przez wszystkie kompleksy chl a/b-białko PSII.

Kompleksy chl a/b-białko mają jednak do spełnienia także inne zadania. Otóż jest rzeczą zdumiewającą, że system, którego zadaniem jest transferowanie energii wzbudzenia elektronowego z możliwie wysoką wydajnością, zamienia się w system efektywnego rozpraszania energii wzbudzenia elektronowego, o ile fotosyntetyzująca roślina znajdzie się w sytuacji, w której wydajne przenoszenie energii wzbudzenia elektronowego w kierunku centrum reakcji PSII mogłoby doprowadzić do zjawiska fotoinhibicji, manifestującego się spadkiem wydajności kwantowej fotosyntezy i obniżeniem maksymalnego poziomu szybkości reakcji fotosyntetycznych. Fotoinhibicję najczęściej wywołuje przedłużająca się ekspozycja rośliny na światło o natężeniu znacznie przekraczającym poziom, do którego roślina jest zaadaptowana. Mechanizmy zabezpieczające aparat fotosyntetyczny rośliny przed fotoinhibicją nie zostały do końca

rozpoznane, jednak badania ostatnich kilku lat wyraźnie wskazują, że mechanizmy te funkcjonują w obrębie anten energetycznych PSII — CP26 i CP29. Jednym z mechanizmów jest najprawdopodobniej następująca przy wysokich natężeniach światła konwersja jednego z wchodzących w skład anten energetycznych ksantofili — wiolaksantyny — w inny, zeaksantynę. W związku ze specyficznym położeniem wzbudzonych elektronowych poziomów energetycznych, zeaksantyna może efektywnie przyjmować energię wzbudzenia elektronowego od cząsteczek chl a a następnie dezaktywować ją termicznie. Innym mechanizmem zabezpieczającym przed fotoinhibicją może być następująca w warunkach intensywnego oświetlenia protonacja określonych aminokwasów CP26 i CP29, która prowadzi do zmian konformacyjnych tych anten, zmian ułatwiających kierowanie migrujących ekscytonów na tory dezaktywacji termicznej. Dzięki tego rodzaju mechanizmom, rośliny cieniulubne wystawione na silne światło w ciągu kilku minut przestrajają pracę anten energetycznych PSII w taki sposób, że ok. 80% zaabsorbowanej energii światła ulega rozproszeniu (ryc. 5).

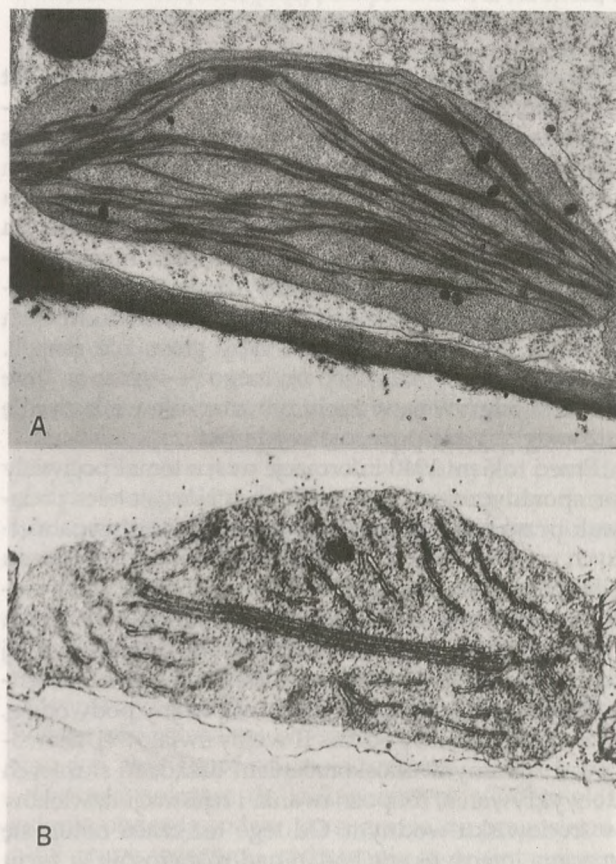
Obniżenie wydajności kwantowej fotosyntezy i spadek maksymalnej szybkości fotosyntezy grozi roślinie nie tylko w sytuacji ekspozycji na światło o wysokich natężeniach, procesy fotoinhibycyjne mogą następować także w optymalnych dla danej rośliny warunkach oświetlenia, o ile inne czynniki środowiskowe, np. temperatura lub zawartość azotu w glebie, osiągną poziom suboptymalny. Udowodniono, że rośliny kukurydzy przeniesione do niskiej temperatury zabezpieczają się przed możliwą w tych warunkach fotoinhibicją przez fosforylację reszt treoniny polipeptydów anteny energetycznej CP29, co — w niewyjaśniony jeszcze sposób — sprzyja dezaktywacji termicznej energii wzbudzenia elektronowego przenoszonej przez ten kompleks. Tak więc w zależności od warunków środowiskowych aparat anten energetycznych PSII pełni rolę albo wydajnie i ultraszybko pracującego systemu transferu energii wzbudzenia elektronowego w kierunku centrum reakcji PSII, albo zamienia się w system wydajnego rozpraszania energii wzbudzenia i przekształcania jej w postać bezużyteczną.

FT - fotosynteza, F - fluorescencja
D - dezaktywacja termiczna



Ryc. 5. Dystrybucja energii wzbudzenia elektronowego pomiędzy procesy fotosyntetyczne oraz dezaktywację termiczną i fluorescencję. Dystrybucję mierzono w liściach rośliny zacienionej (A) oraz wystawionej na światło o bardzo silnym natężeniu (B)

Główny kompleks chl a/b-białko PSII — LHCII pełni jeszcze inną rolę, a mianowicie kontroluje zespalanie błon tylakoidowych w grana. Funkcję tę przypisuje się LHCII w związku z wynikami badań, w których obserwowano ścisłą korelację między formowaniem się stosów granowych a pojawianiem się LHCII w plastydach zazieleniających się roślin, a także w związku z istnieniem wyraźnej korelacji między zawartością LHCII w błonach tylakoidowych a stopniem przylegania tych błon w granach i szerokością gran. Kontrolowany przez LHCII mechanizm zespalania tylakoidów polega na istnieniu przyciągających oddziaływań van der Waalsa pomiędzy krótkimi odcinkami penetrującej strumie N-końcowej części cząsteczek polipeptydów LHCII, położonych w sąsiedztwie ze sobą błonach tylakoidowych. Warunkiem ujawnienia się takich oddziaływań jest dobre ekranowanie (głównie przez jony Mg^{2+}) sił elektrostatycznych, odpychających sąsiadujące ze sobą błony w związku z tym, że są jednoimiennie naładowane. Ostatnio uzyskano poważne przesłanki sugerujące, iż w kontrolę zespalania błon tylakoidowych w stosy granowe zaangażowany może być także kompleks CP26. W badaniach tych wykorzystano rośliny mutantu jęczmienia o nazwie chlorina f2, hodowane w



Ryc. 6. Zdjęcie chloroplastów uzyskane za pomocą mikroskopu elektronowego. Na zdjęciu zestawiono chloroplast o typowej ultrastrukturze, pochodzący z komórki liścia mchu *Ceratodon purpureus* (A) oraz chloroplast mutantu jęczmienia o nazwie chlorina f2 (niezdolnego do syntezy chl b) hodowanego w warunkach światła przerywanego (B). W obu przypadkach obserwuje się błony tylakoidowe zespolone w grana, mimo, iż mutant jest całkowicie pozbawiony LHCII. Zdjęcia uzyskano dzięki uprzejmości dr K. Idzikowskiej, Uniwersytet im. A. Mickiewicza, Poznań (A) i dr S. Janssona, Uniwersytet Umea, Szwecja (B)

warunkach tzw. światła przerywanego. Błony tylakoidowe tych roślin, niezdolne do syntezy chl_a i poważnie upośledzone w zakresie syntezy chl_a, nie zawierają nawet śladów cząstek kompleksu LHCII a jednak formują, choć nietypowe, stopy granowe (ryc. 6). Badania immunologiczne dowiodły, że jedyną anteną energetyczną PSII która akumuluje się w błonach tylakoidowych badanych roślin (oczywiście także w bardzo ograniczonych ilościach) jest CP26, a zatem najprawdopodobniej właśnie ten kompleks zespala błony tylakoidowe.

LHCII pełni także funkcję regulatora dystrybucji energii wzbudzenia elektronowego pomiędzy dwoma fotosystemami. Umieszczenie w warunkach preferencyjnie wzbudzających PSII roślin zaadaptowanych do warunków świetlnych preferencyjnie wzbudzających PSI, prowadzi do rearanżacji struktural-

nych pozwalających utrzymać zrównoważoną kooperację obydwu fotosystemów.

Rośliny osiągnęły ogromny sukces ewolucyjny wyrażający się opanowaniem niemal wszystkich możliwych do wyobrażenia środowisk, krańcowo różniących się natężeniem światła, temperaturą, zawartością wody i substancji odżywczych w glebie itd. Sukces ten w znacznym stopniu jest uwarunkowany zdolnością do utrzymania wysokiej wydajności procesów fotosyntetycznych w szerokim zakresie warunków środowiskowych, a to z kolei ściśle wiąże się ze zdolnością anten energetycznych do precyzyjnego przestrajania swojej struktury i funkcji, stosownie do aktualnego kontekstu środowiskowego.

Wpłynęło 16 IV 1997

Grzegorz Jackowski pracuje w Zakładzie Fizjologii Roślin Uniwersytetu im. A. Mickiewicza

ARTUR OSIKOWSKI (Kraków)

RYBY ŚPIEWAJĄ NIE TYLKO W UKAJALI

Otoczająca nas przyroda to między innymi świat dźwięków. Żyjące dookoła nas zwierzęta wydają głosy i nie widzimy w tym nic dziwnego. Któż z nas nie zna wieczornych żabich koncertów czy ptasich trel. Nawet tak słabo znane przez ogół stworzenia jak gady są kojarzone np. z sykiem węży. Tylko jedna z grup kręgowców ma opinię stworzeń niemych — ryby. Pogląd ten jest tak silny, że znalazł odzwierciedlenie w przysłowiach i porzekadłach ludowych („niemy jak ryba”, „dzieci i ryby głosu nie mają”). Tymczasem nic bardziej mylnego — głosy i inne dźwięki odgrywają w życiu ryb znacznie większą rolę niż mogłoby się pozornie wydawać.

Przed rokiem 1940 informacje na ten temat pojawiały się sporadycznie, choć już Pliniusz i Arystoteles podawali przykłady ryb wydających głosy. Od niepamiętnych czasów rybacy pomagali sobie w wyszukiwaniu zdobyczy, nasłuchując dźwięków dochodzących z wody. Aby wzmocnić sygnał, używali tub i innych usprawnień. Jak to jednak często bywa, dopiero rozwój techniki wojskowej przyczynił się pośrednio do intensyfikacji badań naukowych. Rozwój wojny podwodnej, który miał miejsce podczas II wojny światowej, zaowocował znacznym udoskonaleniem urządzeń służących do wykrywania, rozpoznawania i rejestracji dźwięków w środowisku wodnym. Od tego też czasu notuje się znaczną intensyfikację badań nad rolą głosów w życiu zwierząt wodnych (w tym i ryb).

Aby zrozumieć znaczenie, jakie świat doznań akustycznych uzyskał u ryb, warto pokrótce przedstawić dostępne rybom kanały komunikacji i ograniczenia, jakie na nie nakłada woda jako środowisko życia.

Człowiek jest wzrokowcem. Znaczy to, że ogromna większość docierających do nas bodźców (ok. 90%), to właśnie informacje tego typu. Jednak w wodzie wzrok często zawodzi. Na otwartym morzu, nawet

w warstwie fotycznej wody (tej, do której dociera światło słoneczne), wzrokiem można się z reguły posługiwać na odległość do jednego metra. Tam, gdzie cyrkulacje wody są intensywniejsze, dystans ten maleje do kilku centymetrów.

Zmysł chemiczny pozornie wydaje się bardzo atrakcyjny — wszak woda jest świetnym rozpuszczalnikiem dla wielu substancji. Jednak ta jej cecha jest tak zaletą, jak i wadą. Łatwość rozpuszczania i mnogość substancji chemicznych w niej zawartych prowadzi do pewnego przeładowania tego kanału przenoszenia informacji. I jakkolwiek jest on powszechnie przez ryby wykorzystywany, to ze względu na swą małą specyficzność rzadko bywa głównym narzędziem poznawania przez nie świata.

Odbieranie fal termicznych jest wykorzystywane przez niektóre zwierzęta lądowe (np. węże) do zdobywania informacji o otoczeniu. Jednak woda bardzo dobrze odbiera ciepło i gradient temperatury zanika zbyt szybko, aby go sprecypować.

Zmysł elektryczny jest u ryb szeroko rozpowszechniony — posiadają go prawie wszystkie chrzęstnoszkieletowe i wiele kostnoszkieletowych. Jest on niekiedy tak czuły, że pozwala wykrywać zmiany potencjału elektrycznego, zachodzące w mięśniach innych zwierząt. Jednak ryb wytwarzających pole elektryczne do celów komunikacyjnych jest bardzo niewiele.

Pozostaje nam rozpatrzenie możliwości, jakie daje wykorzystywanie w wodzie dźwięków do przesyłania i odbierania informacji. Woda posiada dużą gęstość (ok. 1000 razy większą od powietrza), z czego wynika, że jest świetnym medium dla fal akustycznych. Trzeba jednak zapłacić za to pewną cenę — aby wyprodukować dźwięk w tak gęstym ośrodku, trzeba w to włożyć sporo energii. Mimo to, jak zobaczymy dalej, ta forma

zdobywania informacji o otaczającym świecie i komunikacji okazała się dla ryb bardzo atrakcyjna.

Według obecnego stanu wiedzy, głosy emitują przedstawiciele ponad pięćdziesięciu rodzin ryb. Już na pierwszy rzut oka zaskakuje różnorodność sposobów produkowania głosów. Pierwszy z nich to pocieranie o siebie twardych części ciała, np. zębów, łusek, promieni płetw czy też położonych obok siebie kości. Tak jak na przykład u doskonale wszystkim znanych koników morskich (*Hippocampus*, rodzina igliczników *Syngnathidae*), oraz hodowanych często w akwariach gumami (labiryntowe, *Anabantidae*). Takie głosy mają nieharmoniczną strukturę, brzmią jak zgrzyty, trzaski lub ćwierkania, a ich częstotliwość mieści się w szerokim zakresie (od 100 do ponad 8000 Hz). Bardzo częstym zjawiskiem jest wytwarzanie głosów podczas jedzenia. Kruszenie lub rozcieranie pokarmu przy użyciu zębów gardłowych, zębów szczękowych lub dziobów (takie przekształcenia zębów spotykamy np. u kolcobruchów *Tetraodontidae*) bywa wykorzystywane do emitowania głosów alarmowych lub terytorialnych. Głosy emitowane w wyniku pocierania o siebie zębów gardłowych mogą być wzmacniane przez pęcherz pławny, pełniący wtedy funkcję rezonatora. Tak jest na przykład u gatunku *Haemulon plumieri* (*Pomadasysidae*). Po przebicciu pęcherza pławnego głosy wydawane przez tę rybę stają się cichsze i bardziej „suche”.

Drgania wody omywającej ciało poruszającej się ryby mogą być źródłem fali akustycznej. Ten typ głosów nosi nazwę hydrodynamicznych. Tak jak w poprzedniej grupie są one również nieharmoniczne. Ich podstawowa częstotliwość jest niska (100-500 Hz), choć zdarza się i wysoka, będąca efektem ruchów mięśni szkieletowych i szkieletu. Intensywne impulsy tego typu powstają szczególnie podczas zmiany przez zwierzęta kierunku ruchu.

Najbardziej wyspecjalizowane mechanizmy emitowania dźwięków to specjalnie w tym celu wykształcone układy mięśni współpracujących z pęcherzem pławnym. Ten ostatni pełni wtedy funkcję „bębna” — jego napięte ściany pozwalają przekształcić i wzmocnić drgania mięśni. Sygnały tego typu mają bardzo specyficzną i łatwo rozpoznawalną harmoniczną strukturę — są to serie impulsów o niskiej częstotliwości (od 40 do 300 Hz). Czas trwania impulsów może być różny np. *Porichthys notatus* (*Batrachoididae*) produkuje dwa typy głosów tego rodzaju — mające formę chrząknięć serie impulsów trwających 77 ms (do pięćdziesięciu na sekundę) oraz niekiedy ponad trzysekundowe bzyknięcia. Najkrótsze z zarejestrowanych impulsów trwały ok. 20 ms. Jednym z wariantów tego mechanizmu jest uderzanie płetwami piersiowymi w ścianę ciała, pod którą leżą peryferyczne części pęcherza pławnego. Tę metodę stosuje np. *Rhinacanthus rectagulus*.

Sporadycznie spotykamy w świecie ryb odmienne od trzech wyżej wymienionych sposoby wydawania dźwięków. Można tu przytoczyć przykład rodziny węgorzy elektrycznych (*Gymnotidae*). Wyładowania zachodzące w organach elektrycznych tych zwierząt są źródłem dźwięków o częstotliwości ponad 5 kHz.

Głosy są wydawane przez ryby najczęściej podczas zachowań godowych. Czynią tak przede wszystkim przedstawiciele morskich rodzin, np. kulbinowatych

(*Scienidae*), ślizgowatych (*Blennidae*), dorszowatych (*Gadidae*), babkowatych (*Gobiidae*), garbikowatych (*Pomacentridae*) czy też batrachowatych (*Batrachoididae*). Obyczaje takie spotyka się również u ryb słodkowodnych; można tu wymienić rodziny labiryntowatych (*Anabantidae*), bassowatych (*Centrarchidae*), kasaczowatych (*Characidae*), karpowatych (*Cyprinidae*) oraz pielęgnicowatych (*Cichlidae*).

Z reguły płcią aktywną (także akustycznie) podczas godów jest samiec. W trakcie godów samiec plamiaka *Melanogrammus aeglefinus* produkuje serie krótkich impulsów, których częstotliwość wzrasta dramatycznie w obecności samicy. Sugeruje to, że u tego gatunku głos niesie jakieś informacje przeznaczone dla samicy. Jednak zachowania godowe gatunku *Merlangus merlangus* są prawie identyczne, jak u plamiaka, a jednak gatunek ten jest niemy. Podobnie jest w przypadku należących do rodziny *Pomacentridae* rodzajów *Chromis* i *Eupomacentrus*: ich repertuary zachowań są bardzo podobne, ale aktywniejsze akustycznie są te drugie. Po badaniach porównawczych w obrębie rodziny dorszowatych stwierdzono zależność między wielkością ciała a aktywnością wokalną poszczególnych gatunków — gatunki mniejsze są najczęściej mniej aktywne wokalnie. Prawdopodobnie jest to związane z większą presją drapieżnictwa, na którą są narażone mniejsze zwierzęta. Zwracanie przez nie na siebie uwagi poprzez hałaśliwe zachowanie jest bardziej ryzykowne niż w przypadku ryb większych. Tej teorii przeczy jednak przykład wspomnianych już wcześniej spokrewnionych rodzajów: nieme *Chromis* są najczęściej większe od aktywnych głosowo *Eupomacentrus*.

Funkcja głosów podczas godów może być różnaka. Przy użyciu sygnałów akustycznych zwierzęta mogą dawać znać o swej gotowości do rozrodu, czy też informować potencjonalnego partnera o swojej kondycji. Samce *Eupomacentrus partitus* używają głosów podczas rywalizacji o samice. Głosy mogą też mieć znaczenie przy utrzymywaniu skupisk gatunków charakteryzujących się grupowymi godami. W przypadku plamiaka, behawior wokalny jest prawdopodobnie sygnałem do skupiania się na gody. Samce wielu gatunków wydają dźwięki podczas obrony gniazda przed napastnikiem.

Ciekawe obyczaje są cechą gatunku *Galeichtys felis*. Osobniki do niego należące, w okresie od kwietnia do października (z przerwą w lipcu i sierpniu), gromadzą się w stada i tworzą chóry. Swoje bulgocące głosy zaczynają wydawać ok. piątej po południu, a kończą ok. jedenastej wieczór. Podczas nowiu księżyca ich aktywność znacznie wzrasta.

Gatunki należące do kulbinowatych wydają głosy jedynie podczas godów, co sugeruje, że przynajmniej u tej grupy tego typu zachowania są ściśle związane z rozrodem. Często jednak obserwujemy brak okresowości w emitowaniu głosów. Zjawisko to najczęściej występuje u gatunków terytorialnych, które aktywnie bronią swojego arealu osobniczego.

Częstym kontekstem używania przez ryby sygnałów akustycznych są reakcje na zagrożenie (głosy alarmowe). Wiele gatunków reaguje na pojawienie się w pobliżu zagrożenia — np. drapieżnika — głosami. Są to najczęściej krótkie, intensywne impulsy akustyczne.

Wśród badaczy brak jednomyślności co do ich funkcji. Wydaje się przecież, że najrozsądniejszą taktyką w obliczu niebezpieczeństwa jest nie zwracać na siebie uwagi drapieżnika. Wydawanie głosów alarmowych (takie zachowania występują oczywiście nie tylko u ryb) próbowano dawniej tłumaczyć teorią doboru grupowego. Obecnie, gdy pojęcie „dobra gatunku” zostało odrzucone, dwie teorie wydają się najlepiej tłumaczyć to zjawisko. Pierwsza z nich traktuje głos alarmowy (może to być nie tylko głos, ale i np. naprężenie płetw czy inny typ prezentacji wizualnej) jako sygnał skierowany do drapieżnika: „spójrz (posłuchaj), jaki jestem silny; nawet nie próbuj mnie złapać, i tak ci się nie uda!”. Drugie tłumaczenie tego zjawiska oparte jest na teorii doboru krewniaczego: z punktu widzenia propagacji własnych genów warto niekiedy ostrzec krewniaków (czyli osobników, u których prawdopodobieństwo występowania genów identycznych z naszymi jest stosunkowo wysokie), nawet kosztem zwiększenia ryzyka utraty życia. Teoria ta znalazła potwierdzenie w obserwacjach nad ssakami żyjącymi w koloniach (np. u susłów Beringa), nie udało mi się niestety dotrzeć do podobnych prac traktujących o rybach.

Wydaje się, że wiele głosów nie ma żadnego większego znaczenia biologicznego — są po prostu uboższym produktem różnych zachowań, np. jedzenia czy też trzepotania płetw po wyjęciu ryby z wody. Możliwe jednak, że i takie sygnały mogą mieć jakieś znaczenie adaptacyjne. Zwierzęta mogą prawdopodobnie uczyć się podążać w kierunku, z którego dochodzą odgłosy biesiady, gdyż jest to sygnał o obecności tam pokarmu. Głosy hydrodynamiczne (szczególnie te o niskich częstotliwościach), jak już wspomniano, mogą pomagać rybom drapieżnym w lokalizowaniu potencjalnych ofiar. Znaną są przypadki atakowania przez młode rekiny *Negaprion brevirostris* hydroplanu, gdyż ten był źródłem właśnie takich dźwięków.

Z reguły głosy ryb mają niską częstotliwość (poniżej 1000 Hz) i stosownie do tego ich słuch jest najbardziej wrażliwy na takie właśnie dźwięki. Czułość tego narządu jest często silnie skorelowana ze zdolnościami wokalnymi danego gatunku — ryby aktywniejsze głosowo mają też doskonalszy słuch.

Podstawowym narządem słuchu (i jednocześnie równowagi) u większości ryb jest błędnik skórzasty. Powstały podczas rozwoju zarodkowego z plakody boczno-słuchowej pierwotny pęcherzyk słuchowy dzieli się na dwie części: łagiewkę i woreczek. Od znajdującego się między nimi przewężenia łagiewkowo-woreczkowego odchodzi przewód śródchłonkowy, łączący się ze środowiskiem zewnętrznym. U ryb kostnoszkieletowych przewód ten zanika we wczesnym okresie rozwoju zarodkowego, u spodoustych zaś występuje przez całe życie. Na łagiewce powstają trzy zakończone pojedynczymi bańkami kanały półkoliste (ustawione w trzech płaszczyznach mniej więcej prostopadłych do siebie) oraz uchylek, zwany buteleczką. Tak ukształtowany błędnik tkwi w kościach lub chrząstce czaszki. Nabłonek błędnika różnicuje się na nabłonek wyściółkowy i skupienia nabłonka zmysłowego (tzw. plamki). Plamki znajdują się w woreczku, buteleczce (tzw. brodawka słuchowa), na dolnej ścianie każdej bańki kanału półkolistego (tzw. grzebień bańki) oraz (dwie) w łagiewce. Skupienia te pokrywa od zewnątrz oskle-

pek, w którym tkwią wypustki komórek rzęsatych oraz kryształ soli wapnia: u spodoustych liczne i drobne, u kostnoszkieletowych duże i mniej liczne. Wrażliwe na fale dźwiękowe w błędniku są plamki woreczka, buteleczki i częściowo łagiewki. Z reguły lepiej słyszą ryby, u których błędnik skórzasty styka się z uchylkami pęcherza pławnego, pełniącego rolę „wzmocniacza”. Jego napięte ściany są wrażliwe na drgania wody (w tym na fale akustyczne). U niektórych ryb pęcherz pławny tworzy uchylki, które bezpośrednio stykają się z błędnikiem skórzastym. U innych (a można tu wymienić tak znane rodziny, jak karpiowate, sumowate czy też kłasczowate) przekształceniu uległy części kręgosłupa, tworząc kostne połączenie pęcherza pławnego z błędnikiem. Nosi ono nazwę aparatu Webera. Obecność połączenia między pęcherzem pławnym a błędnikiem nie jest jednak konieczna dla dobrego słyszenia.

Wśród badaczy wciąż brak jednomyślności co do znaczenia linii bocznej w procesie odbierania fal dźwiękowych. Stwierdzono, że linia boczna wykazuje wrażliwość na dźwięki o specyficznych parametrach (mające niską częstotliwość i odbierane w niewielkiej odległości od źródła). Wydaje się jednak, że podstawową funkcją tego narządu jest reakcja na ruchy wody, w tym na drgania o niskiej częstotliwości, nie mające jednak charakteru fal akustycznych.

Badania laboratoryjne wykazały, że zakres najlepszej słyszalności dorsza *Gadus morhua* może zależeć od poziomu zakłóceń (szumu) w otoczeniu. Różnice z tego wynikające mogą wynosić nawet 160 Hz. Podobne zjawisko zaobserwowano również u łososia *Salmo salar*, jednak w jego przypadku różnice nie są aż tak drastyczne. Przesunięcie progu słyszalności łososia następuje wtedy, gdy szum przekracza znacznie typowy dla szkockich jezior (badano zwierzęta z nich pochodzące) poziom.

Wydaje się, że ryby nie mają zbyt dobrze rozwiniętej zdolności rozpoznawania kierunku rozchodzenia się fali dźwiękowej (czyli, co za tym idzie, lokalizowania jego źródła). Jak to często bywa w przypadku tego typu ogólnych stwierdzeń, istnieje od niego jaskrawe odstępstwa. Niektóre rekiny potrafią bardzo precyzyjnie i z dużej odległości zlokalizować położenie potencjalnej ofiary posługując się słuchem.

Jeśli głosy spokrewnionych ze sobą (np. w obrębie jednego rodzaju) gatunków różnią się od siebie, to różnice leżą najczęściej nie w częstotliwości, lecz w ich strukturze czasowej. Te nieraz bardzo subtelne rozbieżności mogą być jednak rozpoznawane przez zwierzęta. Dla przykładu, przedstawiciele czterech sympatrycznych (tzn. zamieszkujących te same siedliska) gatunków z rodzaju *Eupomacentrus*, jak zaobserwowano w niewoli i w naturze, mogą rozpoznawać głosy godowe pokrewnych sobie gatunków jedynie na podstawie czasu trwania przerw pomiędzy poszczególnymi impulsami. Nie byłoby w tym nic ciekawego, gdyby nie fakt, że różnice te wynoszą 15-20 ms, a często mniej! Opierając się na badaniach porównawczych w obrębie *Eupomacentrus*, badacze doszli do konkluzji, że badane gatunki są zdolne do rozpoznawania różnic w strukturze głosów wynoszących 5-10 ms (przy częstotliwościach 23-32 Hz). Wyniki te świadczą o nadzwyczajnej czułości słuchu niektórych ryb. Sugerują też, że subtelne różnice (możli-

we do rozpoznania przez człowieka jedynie przy użyciu specjalistycznego sprzętu) mogą mieć wpływ na kontekst wydawanego dźwięku.

Ten bardzo pobieżny przegląd obecnego stanu wiedzy na temat znaczenia komunikacji akustycznej dla ryb kaže niewątpliwie zmienić wiele utartych stereotypów. Świat tych jakże nam odległych i niezrozumiałych ze względu na odmienne środowisko życia zwierząt pełen jest dźwięków i to nie tylko tych będących efektem naturalnych procesów pogodowych,

geologicznych czy też generowanych przez inne istoty żywe. Wiele z ryb używa głosów świadomie w kontekstach utrwalonych przez miliony lat działania doboru naturalnego. Według mnie możemy być pewni, że wiele fascynujących zjawisk z tej dziedziny wciąż czeka na swoich odkrywców.

Wpłynęło 2 II 1997

mgr Artur Osikowski jest doktorantem w Zakładzie Anatomii Porównawczej Instytutu Zoologii UJ

ANTONI KUCZYŃSKI (Wrocław)

OSWAJANIE STEPÓW, CZYLI POLSCY OBSERWATORZY I BADACZE PRZYRODY KAZACHSTANU

Gdy szukamy postaci rozpoczynającej polsko-kazachskie związki na polu przyrodoznawstwa, to trzeba przede wszystkim przynajmniej dwóch wileńskich filomatów i filaretów Tomasza Zana i Adama Suzina, którzy znaleźli się jako zesłańcy w guberni orenburskiej. I właśnie z Orenburgiem łączą się ich prace na niwie geografii, geologii, klimatologii i botaniki, a także organizacja Muzeum Przyrodniczego Kraju Orenburskiego, którego założycielem był właśnie Zan, przebywający w tym mieście od 1824 r. Jego dorobek w tym zakresie nie został jeszcze w pełni opracowany, wiadomo natomiast, że lata zesłania wiązały się z pracą w kancelarii generała gubernatora Wasyla Perowskiego. Dawało mu to możliwość odbywania licznych podróży. Jedną z nich miała np. na celu odnalezienie złóż złota, o czym pisał w liście, iż wyruszył w stepy, by odnaleźć „miejsce, gdzie się rozsypał złoty piasek”. Często przebywał w mało dostępnych rejonach stepu prowadząc eksploracje geologiczne, prace kartograficzne i klimatologiczne. Najaktywniejsze pod tym względem były lata 1827-1837. Zapisywały się one wyprawami badawczymi po całej guberni orenburskiej obejmującej południowy Ural i leżące na wschód od niego stepy kazachskie. W czasie tych podróży zbierał okazy minerałów i wśród Kazachów znany był jako „poszukiwacz kamieni”; nie zaniedbywał także okazji do gromadzenia okazów entomologicznych i botanicznych. Przy tym wszystkim nie krył Zan wielkiego podziwu dla miejscowych ludów Kazachów i Baszkirów, którzy odwzajemniali mu ten szacunek wspomagając go niejednokrotnie w trudnych warunkach stepowego życia. Zgodnie z wyniesionymi z kręgu filomackiej społeczności zasadami poszanowania wiedzy i jej praktycznego znaczenia dla rozwoju postępu był człowiekiem nad wyraz praktycznym. Swoje terenowe zapisy przyoblekał w pełniejsze opracowania naukowe, był też autorem mapy geologicznej południowego Uralsu. Gdy w 1829 r. w mieście tym przebywał Aleksander Humboldt podróżujący wówczas po Azji Środkowej, właśnie Zan udzielał mu wielu praktycznych rad, znając warunki podróżowania po stepach oraz wykonał dla niego obserwacje meteorologiczne. Rezonans tego kontaktu zabrzmiał potem w Petersburgu, gdzie Humboldt złożył pismo do cara, by ten złagodził wyroki niektórym Polakom, którzy przebywali wówczas w

Orenburskim Kraju i posiadali świetną znajomość jego realiów społecznych, kulturowych i gospodarczych. Dzięki temu wstawianictwu Wiktor Iwaszkiewicz, Jan Witkiewicz i Alojzy Pieślak otrzymali pełniejszą swobodę i mogli włączyć się do działań poznawczych na terenie stepów kazachskich, wypełniając nieraz wiele ważnych misji administracyjnych. Zan natomiast przeniesiony został do Petersburga, gdzie pracował w Instytucie Górniczym na stanowisku bibliotekarza. Muzeum w Orenburgu dzięki jego przedsiębiorczości wyposażone zostało w zbiory geologiczne, botaniczne, zoologiczne, historyczne i etnograficzne. Wspomnijmy, że w tym ważnym dla miasta przedsięwzięciu wspomagał go zesłaniec książę Michał Zielonka i Adam Suzin. Ten ostatni wielokrotnie przebywał z Zanem w terenie i prowadził eksploracje geologiczne. Podczas jednej z wypraw Suzin dotarł w rejon rzeki Utwy, a jego relacja z tej wyprawy zatytułowana *Wycieczka w stepy kirgiskie odbyta w 1834 roku*, opublikowana na łamach warszawskiej „Kroniki Rodzinnej” (1870/71) zawiera ciekawe materiały etnograficzne oraz duże sekwencje ogólnogeograficzne. Wiadomo także z innych materiałów źródłowych, że niektórzy z Polaków, związani byli z pracą w kopalniach węgla, rud i złota. Oto np. Zan podróżując jesienią w 1832 r. spotkał tam Polaków, i stwierdzał w swej korespondencji, iż „Polscy górnicy nieco nadali ruchu poszukiwaniom: Wasukiewicz odkrywa węgiel kamienny, Owsiany ulepsza surowiec i żelazo, Popławski w dolinach opuszczonych wykopuje złoto”.

Podobnie jak wspomniana relacja Suzina, także listy ze stepów kirgiskich zesłańca po powstaniu listopadowym Adolfa Januszkiewicza, opublikowane w książce pt. *Żywot Adolfa Januszkiewicza i jego listy ze stepów kirgiskich* (wydane w Poznaniu 1861 r.), zawierają wiele ciekawych informacji ogólnogeograficznych powiązanych z życiem tubylców zasiedlających stepy w konwencji ritteriańskich idei łączności człowieka z ziemią¹. Śmiało rzec można, iż opisy Janu-

1 K. Ritter, założyciel pierwszej w świecie katedry geografii, położył teoretyczne podstawy pod geografie jako oddzielną dziedzinę nauki. Jako centralny problem badawczy dla tej dyscypliny uważał on powiązania człowieka z przyrodą.

szkiewiczza to swoistego rodzaju pierwotna antropogeografia Kazachstanu, która mocno wrosła w polską literaturę zesłańczą związaną z rozległymi obszarami rozciągającymi się na wschód od Uralu. Natomiast w dziejach związków polsko-kazachskich parokrotnie jeszcze powracać tutaj będziemy do idei związku człowieka z przyrodą, bowiem ujawniać się ona będzie w pracach innych polskich obserwatorów i badaczy tubylczej kultury stepowych ludów. Widać np. dobrze ten *consensus* w opisach Bronisława Zaleskiego, autora interesującego albumu, pt. *La vie des steppes kirghizes*, wydanego w Paryżu w 1865 r., a ostatnio przetłumaczono także na język rosyjski i kazachski (1991). Jest on także autorem innych tekstów zawierających opisy życia Kazachów, ich zwyczajów i wierzeń oraz pierwotnej nieujarzmionej przyrody, z którą nierozdzielnie związane było ich życie.

Przyroda Kazachstanu jawi się nam także na kartach książki J. Kobyłeckiego, Polaka w służbie armii carskiej, który jako oficer inspekcyjny w Omsku miał sposobność poznać północne rejony Kazachstanu dając ich opis i kulturę tubylczych plemion. Jego *Wiadomości o Syberii i podróże w niej odbyte w latach 1831, 1832, 1833, 1834*, (wydane w Warszawie w 1837 r.), bogate są w obserwacje geograficzne, etnograficzne, przyrodnicze i historyczne. Podobny charakter opisów posiadają *Listy z podróży odbytej do stepów Kirgiz-Kajszakich*, autorstwa Edwarda Ostrowskiego, (opublikowane w Grodnie w 1859 r.). Ich autor, lekarz weterynarii, odbył tę podróż na zlecenie rządu rosyjskiego, by dokonać tam badań weterynaryjnych pod kątem rejonizacji ognisk zapalnych chorób zwierzęcych. Pomijając fascynację autora obszarami stepowymi, wspomnieć należy, iż wielokrotnie całe partie opisu związane są z przyrodą, której okazy złożyły się także na herbariusz, przekazany do Charkowskiej Szkoły Weterynarii. W odczuciu Ostrowskiego, w jedną całość łączył się w stepie człowiek z naturą, a obrazy krajobrazowe opisywane są w połączeniu z realistycznymi scenami z życia ludności zamieszkującej step.

Przyrodnicza realność kazachskich stepów osiągnęła jednak najpełniejszą stylizację i najwyższy stopień intensywności w twórczości poetyckiej zesłańcy Gustawa Zielińskiego, piewcy „kazachskich stepów i ich ludów”. Jest on autorem dwu poematów zatytułowanych *Kirgiz* (Wilno 1842), przetłumaczony na czeski, francuski, niemiecki, rosyjski, włoski, angielski, a ostatnio (1964) na kazachski, oraz *Stepy* (Poznań 1856) mający też tłumaczenie niemieckie i kazachskie.

Zaprezentowane tu przykłady polskiej literatury związanej z Kazachstanem i jego przyrodą można poszerzyć o inne utwory z tzw. literatury zesłańczej, na którą składają się wspomnienia ludzi, mających w swoich życiowych doświadczeniach pobyt w tym kraju. Zwłaszcza w okresie ostatniej wojny zesłania i deportacje sowieckie rzuciły w przestrzeń kazachskich stepów dziesiątki tysięcy Polaków. Po zlikwidowaniu cenzury pojawiła się naszej literaturze wielka ilość opisów zesłańczego losu związanego z Kazachstanem lat 1939-1956. Fabuła tych wspomnień tkwi w problematyce przestrzeni i czasu zdeterminowanych zesłaniem. Pojawiają się także formy narracyjne przesyczone wspomnieniami stepu, złowrogimi buranami, mrozami, opisem flory i fauny.

Powróćmy jednak na ekspedycyjny szlak polskich doświadczeń badawczych związanych z Kazachstanem i jego przyrodą, szlak, który zawsze miał poniewolny charakter! Rozpoczął się on dokonaniem *stricte* przyrodniczymi Zana i Suzina. Potem w latach 1848-1849 miała miejsce wyprawa aralska A.I. Butokowa do Kazachstanu, w której brało udział paru Polaków, zesłańców wcześniej związanych z Urzędem Górniczym w Królestwie Polskim. Byli wśród nich: Aleksander Chrabczyński, Robert Koprowski, Stanisław Królikiewicz, Hipolit Płaszewski, Seweryn Przewłocki, Tomasz Werner, Hipolit Zawadzki, Rudolf Żukowski, osądzeni wcześniej w różnych procesach za swoją niepokorność wobec zaborcy. Zastępcą kierownika tej wyprawy, związanej z poszukiwaniem złóż węgla między górami Karatau a Morzem Kaspijskim, był Ludwik Turno, służący początkowo karnie w oddziałach wojskowych w Orenburgu. Z wykształcenia był inżynierem górnikiem i geologiem. Po raz drugi tj., od 1851 r., prowadził Turno poszukiwania wraz z Rosjaninem A.I. Antipowem na półwyspie Mangyszlak. Obie wyprawy przyniosły bogaty materiał dokumentacyjny, jak szkice geologiczne, mapy, obserwacje etnograficzne i uściślenia topograficzne. Wyróżniając się w tych pracach został awansowany do stopnia porucznika, a w 1859 r. pozbawiono go statusu zesłańcy. Uczestniczący w aralskiej wyprawie wspomniany już Werner, geolog i zesłaniec, odpowiedzialny był za kwestie natury geologicznej. Interesowały go także problemy ogólnogeograficzne, gromadził kolekcje botaniczne i inne okazy przyrody, wzbogacając orenburskie muzeum. Jego zasługą jest odkrycie w sąsiedztwie Jeziora Aralskiego bogatych złóż węgla kamiennego. Wspomniani powyżej uczestnicy tzw. wyprawy aralskiej odbyli później jeszcze wiele indywidualnych wypraw o charakterze rozpoznawczym, jednak ich praktyczne rezultaty nie były imponujące. Od czasu do czasu trafiali na ślady węgla i innych kopalin, poznawali teren i jego tubylczych mieszkańców. Często wracali z tych wypraw z okazami kamieni i podręcznymi zielnikami, które przekazywano do muzeum w Orenburgu. Polscy zesłańcy czy dobrowolni przybysze do Kazachstanu, zwłaszcza ci z okresu tzw. reformy stołypinowskiej osiągnęli nieraz niezły status materialny i powszechne uznanie. Zwłaszcza ludność rolnicza, która w ramach tych reform przybyła na teren Syberii Zachodniej i osiadła częściowo w północnych rejonach dzisiejszego Kazachstanu, wniosła w gospodarkę agrarną tych ziem nowe formy uprawiania roli, rozwinęła sadownictwo i warzywnictwo oraz spowodowała wzrost pogłowia zwierząt hodowlanych będących podstawą bytu dla wielu rodzin.

O tej symbiozie człowiek-przyroda-rolnictwo aż nadto wiedzą przyrodnicy, i wystarczy tutaj jedynie stwierdzenie, że ręka polskiego siewcy i oracza dała kazachstańskiej ziemi mocne podstawy jej rozwoju w początkach XX stulecia, zwłaszcza północnych rejonów tego kraju, gdzie z czasem uległ także zmianie układ etniczny tych ziem, ponieważ Kazachowie cofnęli się bardziej ku południowi. Wspomnijmy także, że masowe deportacje ludności polskiej z terenu radzieckiej Ukrainy w latach trzydziestych skierowano wtedy na obszar północnego Kazachstanu, objętego wówczas wielką akcją kolektywizacyjną. Ludzie ci

ostali się tam do dzisiaj, i to oni dali początek wielkiej polskiej diaspory w tym kraju, istniejącej tam do chwili obecnej i mającej przede wszystkim rolniczy charakter.

Niepodobna pominąć tutaj niezmiernie ważnego nurtu prac ogólnogeograficznych związanych z Kazachstanem, prowadzonych przez oficerów armii carskiej polskiego pochodzenia. Już w latach trzydziestych XIX wieku przedsięwzięto w Sztabie Generalnym armii rosyjskiej program szeroko zakrojonych prac, których wyniki publikowano na łamach wielotomowych serii „Materiały dla geografii i statystyki Rosji” oraz „Wojenno-staticzeskoje obozrenije rosyjskoj Imperii”, nie udostępnianych szerszemu ogółowi. Przeto i wiedza w nich zawarta nie rezonowała pełniej w nauce i służyła wyłącznie ośrodkom wojskowym. W sumie wydano około 200 tomów, a jednocześnie publikowano tajne materiały specjalnego znaczenia pt. „Zbiornik geograficznych, topograficznych i statystycznych materiałów po Azji”, zawierający rezultaty badań prowadzonych przez oficerskie ekspedycje naukowe badające kraje azjatyckie. Wśród uczestników tych wypraw znajdowali się także Polacy służący w armii rosyjskiej. Należał do nich porucznik Jan Gawerdowski, autor pracy na temat stepów kirgiskich, kryjącej wiele ciekawych wiadomości typu geograficznego i kulturowego. Podobnie mało znane są rezultaty wyprawy prowadzonej do Chiwy przez podpułkownika I. Danielewskiego w 1842 r., Polaka w służbie carskiej, który pozostawił z tej wyprawy przebogaty materiał o charakterze ogólnogeograficznym. Wiadomo także, że oficer sztabowy polskiego pochodzenia M. Krasowski wydał trytomową pracę pt. *Obłast sibirskich Kirgizów* (1868), poświęconej nie tylko kwestiom natury geograficznej, lecz ujmującej również w szerokim kontekście sprawy kultury Kazachów. Taki sam rodowód mają badania S. Broniewskiego, zatytułowane *Zapiski gen. S. Broniewskiego o Kirgiz-Kajsakach*, opublikowane w 1830 r. w czasopiśmie „Wojennyj żurnal” za lata 1864, 1871 i 1872 ukazały się także prace P. Łobysiewicza, w których znajduje się wiele materiałów o charakterze geograficznym. Wątek wojskowy każe nam wspomnieć o generale Bronisławie Grąbczewskim, autorze interesujących prac osnutych na kanwie swoich wypraw wojskowych, których rezultaty dostarczyły sztabowi armii rosyjskiej wielu ważnych konstatacji o charakterze strategicznym obejmujących także niektóre rejony Kazachstanu. Nadal jednak pełne zapisy terenowe Grąbczewskiego nie zostały opublikowane i znajdują się w archiwach rosyjskich. Wielkie znaczenie miały dla Kazachstanu studia geologiczne prowadzone tam w 1889 r. przez Karola Bihdanowicza. On też prowadził badania nad skutkami trzęsienia ziemi w Ałmaty (1911), które udokumentował wyczerpującą monografią. Do jego zasług należy też odkrycie złóż ropy naftowej w rejonie rzeki Emby. Jako kierownik Komitetu Geologicznego w Rosji kierował on do Kazachstanu związanych z tym Komitetem polskich geologów przebywających w Rosji, którzy w różnych latach prowadzili tam rozpoznania geologiczne. Byli to Godfryd Ossowski, Antoni Kulczycki, Hanna i Henryk Czechtowie. Na terenie tzw. Siedmiorzeczka w latach 1882-1894 prowadził prace topograficzne, geo-

graficzne i astronomiczne Ryszard Zakrzewski. Z Kazachstanem związane są także prace badawcze Piotra Zalewskiego, astronoma i geodety służącego w armii rosyjskiej. Taką samą służbę pełnił Stefan Kozłowski, astronom, topograf i geodeta, kierownik obserwatorium astronomicznego w Taszkencie. Obserwacje typu hydrograficznego i geodezyjnego prowadził także w drugiej połowie XIX stulecia zesłaniec inżynier Jan Koziół-Poklewski. Jego autorstwa jest praca pt. *Nowyj torgowyj put ot Irtysza w Wiernyj i Kuldżu i issledowanie rieki Ili na parochodie „Kotpakowskij”* (wydana w 1884 r.) zawierająca nowe w ówczesnych czasach spojrzenie na problemy geograficzne, hydrograficzne i topograficzne opisanego szlaku handlowego. On też zajmował się pracami z dziedziny budownictwa wodnego na terenie Ałmaty, był właścicielem linii żeglugowej na rzece Ili i eksploatował miejscowe złoża kamienia, które wykorzystywał np. do budowy aryków w Ałmaty i do innych budowli typu drogowego. Osobą inwestującą w poszukiwania złota i innych kopalin na terenie Kazachstanu był Alfons Koziół-Poklewski, wielki przedsiębiorca na terenie Syberii. Jego nazwisko związane jest na stałe z rozwojem gospodarczym tego regionu, który i innym Polakom zwłaszcza rolnikom zawdzięcza swój rozwój. Geobotanik i geograf, Mieczysław Ptaszycki prowadził badania na terenie tzw. Stepów Akmołskich, rozpoznając możliwości optymalnych warunków wegetacji zbóż, które z czasem stały się ważnym bogactwem gospodarki rolnej tej części Kazachstanu. Są też wyraźnie dane źródłowe związane z działalnością Adama Białowieckiego i Eugeniusza Michaleisa w Ust-Kamieniorsku. Obaj wykonali mapę geologiczną powiatu ustkamieniorskiego, ważny jak na owe czasy dokument będący podstawą rozwoju w tym rejonie drobnych zakładów przemysłu wydobywczego i przetwórczego rud i metali. Szczególny natomiast charakter mają odkrycia Białowieckiego związane z okresem złodowacenia Gór Ałtajskich.

Niepodobna też nie wspomnieć tutaj o Władysławie Massalskim, autorze wielkiej monografii zatytułowanej *Turkiestanski kraj* (ogłoszonej w 1913 r.), w której są także pewne sekwencje związane z Kazachstanem. W latach 1912-1917 w ekspedycji kierowanej przez Bohdanowicza, rozpoznającej złoża ropy naftowej nad rzeką Embą, brali udział pracujący wówczas w Rosji polscy geolodzy Stefan Czarnocki i Arnold Makowski. A już w latach władzy radzieckiej w północnej i wschodniej części Kazachstanu Kazimierz Kalicki badał złoża rud polimetalicznych, on też sporządził mapy występowania kopalin w rejonie rzeki Emby, eksploatowane później z wielkim powodzeniem. Na terenie Siedmiorzeczka skupiła się także działalność badawcza Władysława Niedźwiedzkiego, interesującego się głównie florą tego obszaru i możliwościami ich rolniczego zagospodarowania. Jego kolekcje przyrodnicze, etnograficzne i historyczne wzbogaciły Muzeum w Ałmaacie (wówczas Wiernym). W rejonie Semipałatyńska studia przyrodnicze prowadził Józef Szeszkowski, koncentrując się nad optymalizacją gospodarki hodowlanej na tych obszarach.

Na koniec tej prezentacji dodajmy jeszcze fakty zupełnie współczesne, związane ze współpracą między uczelniami i instytucjami badawczymi Kazachstanu i

Polski, jaka miała miejsce w latach 60. naszego stulecia. To właśnie wówczas wiele uwagi poświęcono ekologicznej tragedii Jeziora Aralskiego oraz skażeniu radioaktywnemu rejonu Semipałatyńska. Wyniki tych prac, nie do opublikowania w ZSRR ze względu na ograniczenia spowodowane cenzurą, ukazały się na zachodzie Europy, ujawniając skutki radioaktywnego skażenia wielu rejonów Kazachstanu².

Zarysowany tu szkic nie wyczerpuje całokształtu spraw związanych z poznawaniem przez Polaków przyrody Kazachstanu. Już jednak wstępne prześle-

- 2 Z. Wójcik, *Przyroda Kazachstanu w pracach przyrodników polskich XIX i XX wieku w: Polacy w Kazachstanie. Historia i współczesność*, pod red. S. Ciesielskiego i A. Kuczyńskiego, Wrocław 1996, s. 107.

dzenie związków Polaków z Kazachstanu na niwie przyrodniczej wykazuje niezbicie, że obecność polskich przyrodników na tamtych ziemiach datująca się od XIX stulecia, przyczyniła się w istotny sposób do rozpoznania zasobów przyrody tego kraju. Nie będzie też rzeczą nieskromną podkreślenie, iż to właśnie tysiące Polaków wywiezionych z Ukrainy w latach trzydziestych do tego kraju włączyło się skutkiem narzuconych im rygorów w oswojanie wielkiej rozległej stepowej przestrzeni w północnym Kazachstanie, gdzie rozwinęła się hodowla i uprawa zbóż.

Wpłynęło 8 I 1997

Antoni Kuczyński, etnolog, historyk nauki, nauczyciel akademicki w Uniwersytecie Wrocławskim (katedra etnologii), kierownik Ośrodka Badań Wschodnich UW

DROBIAZGI

Przewężyk modrzewiowiec — szkodnik modrzewi

Na modrzewiach *Larix* spp. można niekiedy zaobserwować uschnięte wierzchołki koron. Zjawisko to znane jest pod nazwą wierzchołkowej choroby modrzewia, której sprawcą najczęściej jest przewężyk modrzewiowiec *Taeniothrips laricivorus*. Jest to owad z rzędu przylżeńców (=wciornastki) *Thysanoptera*, z rodziny *Thripidae*. Gatunek ten opisali J. Kratochvil i O. Farský na terenie b. Czechosłowacji w 1942 r. W Polsce przewężyk modrzewiowiec został po raz pierwszy stwierdzony przez prof. S. Kapuścińskiego w 1948 r.

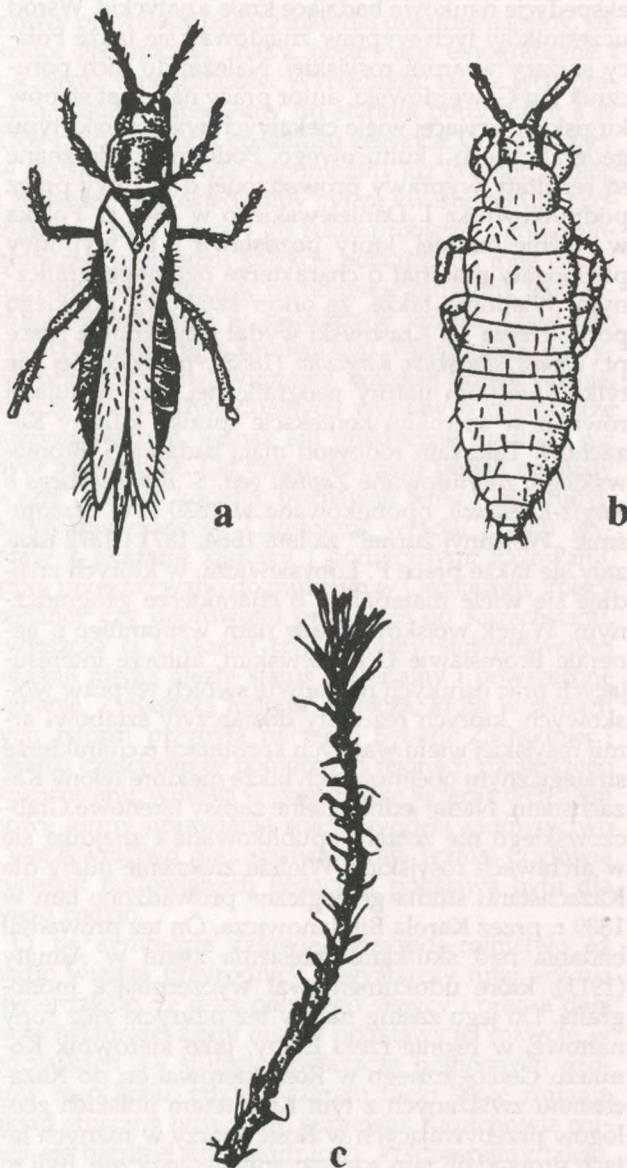
Samica tego owada (ryc. 1a) o długości ciała ok. 1,2 mm jest wydłużona, barwy szarobrunatnoczarnej. Skrzydła są wąskie, z charakterystyczną strzępiną. Czułki 6-członowe.

Samiec podobny do samicy, o długości ciała ok. 0,9 mm jest barwy pomarańczowożółtej. Skrzydła wykształcone są jak u samicy.

Larwa (dorosła) (ryc. 1b) o długości ok. 1,2 mm jest barwy od żółtej do pomarańczowej. Ciało pokrywają dość długie szczecinki.

Poczwarka jest otoczona cienką powłoką, przez którą można łatwo dostrzec zarysy przyszłego owada doskonałego, a nawet jego płeć. Poczwarki przyszłych samic mają ostatni segment ciała zastrzony, natomiast przyszłych samców tępy.

Samice zimują na świerku. W maju przeważnie przełatują na modrzew, gdzie żerują na igłach i na korze pędów szczytowych. Jaja składane są zarówno do igieł na długopędach, jak i na krótkopędach modrzewia. Samica składa ok. 6 jaj. Po około 2 tygodniach wylęgają się larwy, które po ukończeniu żerowania na igłach wędrują pod łuski kory drzewa, gdzie następuje przepoczwarczenie. Owady doskonałe wędrują po pniu do korony modrzewia. Po kopulacji w jesieni młode samice przełatują na świerk i tam zimują w szparach kory, pod jej łuskami, natomiast samce giną. Przy sprzyjających warunkach atmosferycznych mogą występować 2 pokolenia w ciągu roku.



Przewężyk modrzewiowiec *Taeniothrips laricivorus* Kra. et Far., a – samica, b – dorosła larwa, c – uszkodzone igły na długopędzie modrzewia (a – wg Koehlera, 1961, b, c – wg Kapuścińskiego, 1948)

Przewężyk modrzewiowiec jest szkodnikiem pierwotnym, gdyż atakuje drzewa nie uszkodzone uprzednio przez abiotyczne lub biotyczne czynniki. Zasiadlone igły i pędy ulegają skręceniu na skutek wysysania soków przez larwy i imagines (ryc. 1c). Na korze są widoczne brunatne pęknięcia pokryte bielejącą żywicą. Przy silnym pojawie szkodnika zamierają pędy, w związku z czym zmniejsza się powierzchnia asymilacyjna opanowanego modrzewia. W konsekwencji następuje zahamowanie wzrostu drzewa na wysokość dochodzące nawet do 30%, jak również zamieranie partii szczytowych korony. Następująca po usz-

kodzeniach regeneracja pędów powoduje deformację korony drzewa, która przyjmuje formę krzaczastą podobną do czarnej miotły. Skutkiem żerowania jest też trwałe wygięcie i skrzywienie strzały modrzewia.

Przewężyk modrzewiowiec ma liczny zastęp wrogów naturalnych. Są wśród nich parazytoidy — błonkówki z nadrodziny bleskotkowców (*Chalcidoidea*), drapieżce: przylżeńce *Aelothrips fasciatus* L., *A. vittatus* Hal.; pluskwiki różnoskrzydłe (*Heteroptera*), chrząszcze — biedronkowate (*Coccinellidae*) oraz muchówki z rodziny bzygowatych (*Syrphidae*).

Małgorzata Skrzypczyńska

WSZECŚWIAT PRZED 100 LATY

Tragiczny koniec dziecka szczęścia

Zadanie pisarza, który zamierzył przedstawić obraz żywota męża naukowego, pospolicie bywa bardzo jednostronne. Szczegóły życia uczonych zwykle są mało interesujące i biograf dosyć uczynił, jeżeli zanotował datę urodzin i śmierci, wymienił szkoły, w których bohater opowieści uczył się a potem nauczał, wreszcie — podał o ile można najdokładniejszy spis jego zasług naukowych. Ten powszechnie przyjęty sposób pisania życiorysów, zastosowany do Wiktora Meyera, dałby nam obraz niezmiernie bogaty w szczegóły pierwszorzędnej wartości naukowej, imponujący nagromadzeniem takich zdobyczy, jakie rzadko bywają udziałem badawczego ducha ludzkiego, zdumiewający ogromem pracy, ale bynajmniej nie zupełny. Meyer bowiem w istocie był zjawiskiem wyjątkowym. Bystrością i dowcipem swej myśli badawczej przewyższał nieskończenie ogromną większość przeciętnych twórców nauki, wzbogacił wiedzę tak wielką liczbą faktów nowych i ważnych, jak mało który z uczonych współczesnych. dla filozofii przyrody zdobył niemało trwałych podstaw doświadczalnych, a sprawie nauczania chemii oddał niezapomniane usługi. Ale jednocześnie z tą pracą naukową, której oschłość i absolutne zapanowanie nad umysłem pracownika stały się pewnikiem dla ludzi, niemających o niej żadnego pojęcia, Meyer przez całe swe życie był wiernym czcicielem piękna, piękna w przyrodzie i w sztuce. Był także najmiłszym towarzyszem zabawy, gawędziarzem nieporównanym, wesołym współbiesiadnikiem, duszą zebranych wszelkiego rodzaju, zwolennikiem ćwiczeń cielesnych i popisów zręczności. Oprócz tego — Meyer był prawdziwie ulubieńcem losu co do zewnętrznych i materialnych stron życia. Syn szanowanej i zasłużonej rodziny, oprócz imienia odziedziczył po ojcach dostatnią fortunę. Postać jego była kształtna, rysy twarzy piękne, w wyrazie oczu i dźwięku głosu miał czar jakiś zniewalający. Był jeszcze młodzieńcem, gdy czoło jego okrywał już wieniec sławy. Wcześniej też stworzył sobie ognisko rodzinne, w którym mu było i ciepło i jasno. Jakże więc okropnie tragiczne są słowa „dłużej nie mogę” które zakończyły pożegnanie swej rodziny, kiedy pod wpływem ostatecznego rozstroju nerwów, spowodowanego przez cierpienia nervalgiczne, postanowił własnoręcznie przerwać pasmo dni swoich, pasmo szczęścia i sławy, niedoszedłszy jeszcze do kresu wieku męskiego. Jak niewypowiedziane straszna walka myśli odbyć się musiała w mózgu takiego człowieka! I wreszcie — jakież to srogie los czyni z nami igraszki, których że jesteśmy ofiarą ani się nawet częstokroć nie domyślają najbliżsi nasi przyjaciele.

Zn. (B. Znatowicz) Wiktor Meyer Wszechświat 1897, 16: 737 (21 XI)

Bezinteresownie złośliwe rośliny

Pani Treat opisała w „Garden and Forest” parę gatunków Trojeści (*Asclepias*), łapiących owady. Są one bardzo pospolite w Nowej Anglii i kwitną tam przez całe lato. W kwiatach ich też koło miodników znajduje się gruczoł dwudzielny o wydzielinie lepkiej. Ofiarą jego najczęściej stają się pszczoły, które, chcąc dostać się do miodników, przylepiają się często łapką lub smoczką do gruczołu. Oderwać się nie mogą w żaden sposób, gdyż, im bardziej się kręcą, tem mocniej się przylepiają. W taki sam sposób łapią się także motyle i chrząszcze. Najgroźniejszym dla owadów jest gatunek *A. obtusifolia*, gatunek *A. incamata* posiada w słabszym stopniu tę zdolność chwytania owadów. Trudno wskazać korzyść z takiego urządzenia, rośliny te bowiem wcale nie są owadożerne.

B. D. (Dyakowski) Roślina łapiąca owady Wszechświat 1897, 16: 750 (21 XI)

Heidenhain — obrońca badań naukowych

W zmarłym dnia 13 października r.b. fizyologu wrocławskim świat naukowy niemiecki traci jednego z najcharakterystyczniejszych swych przedstawicieli. Przez czterdzieści lat swej pracy naukowej i nauczycielskiej Heidenhain był wzorem pracowitości mrówczej, konsekwencji wytrwałej w wysnuwaniu zadań dla samodzielnych swych poszukiwań, a odznaczając się nieporównanym zamiłowaniem do przedmiotu swych badań, pociągnął za sobą duży szereg młodszych uczonych, utworzył, rzec można, szkołę, którą zajmują pewne określone zagadnienia fizjologiczne i która w zasadzie ogólnej trzyma się metod wskazanych przez mistrza. Pracownia i sala wykładowa zamykały w sobie cały świat, z poza którego Heidenhain prawie zupełnie na zewnątrz nie wyglądał. Raz tylko dał się porwać i przemówił do szerszego ogółu, gdy mianowicie interesy nauki poważnie zdawały się być zagrożone. Z Anglii podówczas — będzie temu około lat dwudziestu — przedostał się do Niemiec przesadny i sentymentalnie nastrojony ruch przeciwko wiwisekcji, jako metodzie badania naukowego. Heidenhain wtedy w świetnej broszurze, w sposób poważny i spokojny, opierając się wyłącznie na dowodach naukowych, tak jasno i przekonująco zakreslił granice doświadczeniom wiwisekcyjnym, że uspokoił najzupełniej opinię publiczną i zapewnił fizjologii nienaruszoną swobodę badań.

M. Fl. (Flaum) Rudolf Heidenhain Wszechświat 1897, 16: 728 (14 XI)

Zasłużona nagroda dla odkrywcy OB

Nagrodę z zapisu Józefa Natansona, jaką Kasa Mianowskiego udziela co cztery lata za najlepszą pracę polską z dziedziny nauk przyrodniczych, otrzymał w tym roku lekarz, p. Edmund Biernacki za szereg następujących swych prac z dziedziny fizjologii i patologii krwi: 1) Badania nad składem chemicznym

krwi w stanach chorobowych, w szczególności anemicznych; 2) O stosunku osocza do ciałek czerwonych we krwi krążącej; 3) Ilościowe zachowanie się azotu i żelaza w ciałkach czerwonych; 4) W kwestii badania krwi; 5) Przyczyny do pneumatologii krwi ludzkiej w stanach chorobowych. Dotyczą one mnóstwa niezmiennie ważnych zagadnień z zakresu patologii szczególnej, lecz rzucają również światło na niektóre pytania fizjologiczne. Do najważniejszych wyników, jakie wyprowadza d-r Biernacki ze swych licznych rozbiórów chemicznych krwi, załiczając wypada jego pogląd na krew jako na żywą tkankę. Myśl ta, luźno i ubocznie niejako wypowiedziana dotychczas, zostaje poparta przez Biernackiego rozbiórami wskazującymi, że w istocie czerwone krążki krwi nie są elementami morfologicznymi zupełnie od osocza odosobnionymi. Wspomnieć wypada, że autor udoskonala niektóre metody badania chemicznego krwi i wogóle gromadzi w swych pracach taki obfity materiał z zakresu chemii fizjologicznej i patologicznej krwi, że pracom tym bezspornie należy się miejsce pierwszorzędne w dziedzinie hematologii.

M. Fl. (Flaum) *Wiadomości bieżące* Wszechświat 1897, 16: 751 (21 XI)

Teohipnoterapia staroegipska

Egipt był kolebką sztuki lekarskiej; tu walka z chorobami w zamierzonej przeszłości nie tylko systematycznie była prowadzoną, ale przybierała nadto oryginalne, a nawet dziwaczne formy. Egipcjanie, zgodnie z naiwnym swym poglądem na życie i jego objawy, uważali, że chorobę zysłają na ludzi bogowie. Wobec tego oczywiście przedstawiciele ich na ziemi, kapłani, jedni tylko mogli coś poradzić na te złowrogie dary nieba. Obowiązek ten, włożony na nich przez samego ducha czasu, spełniali kapłani chętnie i z najlepszym skutkiem, który nie tylko tem się objawiał, że napełniał złotem kieszenie kapłanów; owszem prawdziwą przynosił ulgę cierpiącej ludzkości. Już w najdawniejszych czasach staroegipskiej cywilizacji starali się kapłani za pomocą nabożeństw i praktyk symbolicznych oddalić owego złośliwego gościa, chorobę. Środki lecznicze nie były wówczas całkiem zaniebane, ale w każdym razie odrębną grały rolę. Za środek najprzedniejszy i najskuteczniejszy, bez którego żadna poważniejsza słabość leczoną być nie mogła, uchodził sen w świątyni. Pacjent musiał z konieczności jedną lub kilka nocy tam przespać. Jednakowoż nie od snu samego spodziewano się wyleczenia; miał on raczej służyć do wykrycia stosownego lekarstwa na daną słabość. Przypuszczano bowiem, że to musi być obowiązkiem jako tako sumiennego boga wejść w bezpośredni stosunek z chorym, który z tak pełnym zaufaniem przychodził snu zażyć w świątyni. Ponieważ zaś marzenie sennie najlepszym wydawało się sposobem do zawiązania owego stosunku między człowiekiem a bóstwem, przyjmowano więc za rzecz niewątpliwą, że bóg we śnie ukaże się cierpiącemu i wprost objawi mu, jak usunąć trapiącą go dolegliwość. Kapłana zaś rzeczą było, sny owe

tłumaczyć i wywnioskować z nich środki przez boga zalecone.

H. Magnus *Szkic z historii medycyny* Wszechświat 1897, 16: 758 (28 XI)

Ziemia i człowiek

Jeżeli weźmiemy pod uwagę stosunek, jaki zachodzi między człowiekiem a ziemią, przekonamy się, że każda z miejscowości naszego globu da się podciągnąć pod jedną z dwu kategorii. Jedne zdają się odpychać od siebie człowieka: ludzie, jeżeli tu zamieszkują, pędzą nędzny i smutny żywot; zaludnienie ich jest zawsze skąpe. Inne natomiast wywierają działanie przyciągające, stają się środkami, w których ludzie gromadzą się licznie, powstają bogate miasta, potężne państwa, cywilizacja rozwija się bujnie i szybko.

Z biegiem jednak czasu, te środki przyciągania ulegają zmianom i przenoszą się z jednego miejsca na drugie. Po świetnym rozkwicie następuje upadek tak samo, jak po nędznym istnieniu nadszpodziewanie bujny rozwój. Państwa, które niegdyś przodowały całemu światu, schodzą na drugi, a nawet ostatni plan; ludzie zaś tłoczą się gorączkowo do krain, których wczoraj jeszcze unikali starannie.

Skąd pochodzi ta przewaga jednych miejsc nad innymi? Skąd te zmiany, wahania? Odpowiedzi na to może nam udzielić rozpatrzenie się w stosunku, jaki łączy człowieka z ziemią.

L. Galluédéc (streścił B. Dyakowski) *Ziemia jako pole działalności ludzkiej* Wszechświat 1897, 16: 753 (28 XI)

Smrodliwe miłego początku

W rozmaity sposób tłumaczono pochodzenie przyjemnego zapachu ambry szarej, tem bardziej, że masa świeżo wydobytą z ciała kaszalotu wydziela zapach wstrętny, wskazując tem najwidoczniej, że, oprócz ambreiny krystalicznej, zawiera także resztki kału. To też masy świeżo wydobytej nie można używać od razu do wyrobów perfumeryjnych, trzeba ją natomiast przechowywać przez dłuższy czas, żeby straciła tę woń niemiłą. D-r Galippe wyraził przypuszczenie, że ta zmiana zapachu odbywa się, zapewne, pod wpływem bakterji, istniejących w ambrze. P. H. Beauregard, mając do rozporządzenia kawał ambry, ważącej 8 kg, zajął się sprawdzeniem tego przypuszczenia. Po urządzeniu odpowiedniej hodowli, znalazł on w niej bakterję, którą nazwał *Spirillum recti Physteris*. Odnacza się ona nadzwyczajną rozmaitością kształtów. *S. recti Physteris* można także obserwować bez osobnej hodowli, w samej ambrze, w której resztki kału stanowią dla niej podłoże odżywcze. Rozwijając się na niem, bakterye niszczą stopniowo całe podłoże, uwalniając tem samem ambrę od nieprzyjemnego zapachu. P. Beauregard wypowiada przypuszczenie, że, prawdopodobnie, i pachnąca substancja ambry powstaje właśnie, jako skutek życiowej działalności tej bakterji.

B.D. (Dyakowski) *Bakterye ambry szarej* Wszechświat 1897, 16: 767 (28 XI)

ROZMAITOŚCI

Płaszczowiny ewolucji białek. Wśród przewlekłych chorób ośrodkowego układu nerwowego człowieka szczególnie dotkliwe są te, w których przyspieszone obumieranie neuronów powodowane jest gromadzeniem się w nich nierozpuszczalnych białek. O chorobach powodowanych przez priony pisano dużo (patrz Wszechświat 1996, 97: 27) w związku z możliwością ich transmisji z chorych zwierząt na człowieka. Choroba Alzheimera, w swojej rzadszej, rodzinnej postaci jest powodowana przez co najmniej 30 różnych mutacji genów preseniliny-1 i 2. Ostatnio został wyjaśniony molekularny mechanizm jeszcze jednej choroby spowodowanej

wewnątrzkomórkowym, nieodwracalnym wytrącaniem białek, rodzinnej postaci choroby Parkinsona. Opisana już w 1817 roku choroba manifestuje się postępującymi, charakterystycznymi zaburzeniami motoryki. Chorzy mają wzmożone napięcie mięśniowe, zmniejszoną aktywność ruchową oraz drżenia kończyn. Naukowcom z Narodowych Instytutów Zdrowia w Bethesda w badaniach pomogła pewna rodzina włoska, w której na przestrzeni 5 pokoleń choroba Parkinsona wystąpiła u 18 osób. Badanie markerów genetycznych sugerowało, że locus choroby znajduje się na długim ramieniu 4 chromosomu. Już wcześniej, w regionie tym

lokalizowano gen alfa-synukleiny, białka obecnego niekiedy w płytkach amyloidowych stwierdzanych w chorobie Alzheimera. Przy zastosowaniu sekwencjonowania DNA stwierdzono w 4 egzonie genu synukleiny mutację punktową, obecną u wszystkich chorych w rodzinie, którzy odziedziczyli wspólny komplet alleli. Identyczną mutację odnaleziono ponadto u chorych w 2 greckich rodzinach z dziedziczną postacią choroby Parkinsona.

Mutacja powoduje zmianę aminokwasu alaniny na treoninę w takim regionie białka, w którym ma ono spiralną konformację (alfa-helisy). Przypuszcza się, że treonina niszczy strukturę helisy i powiększa o miejsce mutacji sąsiedni obszar płaskiej konformacji białka. Alfa-synukleina obecna jest w zakończeniach presynaptycznych. Na podstawie badań mózgu ptaków śpiewających przypisuje się jej udział

w procesach uczenia się i pamięci, związanych z plastycznością połączeń synaptycznych.

Zarówno u szczurów, jak i u ptaków homolog ludzkiej alfa-synukleiny zawiera treoninę, tak jak allel powodujący chorobę Parkinsona. Podobnie jak u zdrowych ludzi, alaninę znaleziono w białku obecnym u wołu i u węgorka elektrycznego. Przypuszczalnie fizykochemiczny proces agregacji białek, które posiadają duże płaszczyzny kontaktu, jest niezależny od taktu zegara biologicznego i wymaga czasu, który przekracza niekiedy czas osobniczego życia. Najwyraźniej, dla chorób, których początek przypada w drugiej połowie życia, kiedy prokreacja jest już rzadkim zjawiskiem, brakło Naturze woli doskonalenia.

Science 1997, 276: 2045

Marek S a n a k

RECENZJE

Nowy „Słownik Szkolny. Ekologia” opracowany przez H. Hłuszyk i A. Stankiewicz, Warszawa 1996, WSiP. s. 183, cena zł 18,00

Nowy „Słownik Szkolny. Ekologia” stanowi kolejną wartościową pozycję w wydawanej przez Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne serii słowników przeznaczonych dla uczniów szkół ogólnokształcących. Doświadczenie pedagogiczne Autorów umożliwiło dokonanie prawidłowego na ogół doboru haseł uwzględniającego zainteresowania i potrzeby uczniów pragnących pogłębić swą wiedzę ekologiczną. Słownik ten będzie także pomocny nauczycielom biologii jako źródło definicji, schematów, diagramów i wykresów wykorzystywanych w pracy lekcyjnej i pozalekcyjnej.

Na 183 stronach zamieszczono około 500 haseł. Ich treść jest bogato ilustrowana 50 rysunkami i 100 fotografiami. Ilustracje są dobrze powiązane z tekstem i przyczyniają się do lepszego jego zrozumienia. Uwaga ta odnosi się szczególnie do ciekawie i przejrzyście ujętych schematów, wykresów i diagramów (np. na s. 75 — Typ krzywych przeżywania).

Autorki poprawnie ujmują relacje między ekologią i ochroną środowiska. Słusznie wskazują na niewłaściwe utożsamianie ochrony środowiska z ekologią. Wyjaśniają, że wiedza ekologiczna dostarcza naukowych podstaw dla racjonalnych działań na rzecz ochrony środowiska.

Wyjaśnienia haseł uwzględnionych w tym „Słowniku” mają różną formę. Obok definicji podawane są poddefinicje, zwięzłe charakterystyki, komentarze i klasyfikacje. Te ostatnie szczególnie ukazują relacje zachodzące między omawianymi pojęciami i procesami.

Autorki świadome znacznego zróżnicowania współczesnych poglądów na procesy i zjawiska ekologiczne, odmiennych ich interpretacji i definicji były zmuszone dokonać konkretnych rozstrzygnięć w ujęciu wyjaśnień poszczególnych haseł. Stąd też mogą one mieć dyskusyjny charakter, jak np. wyjaśnienia na temat relacji między „biotopem” (s. 26) a siedliskiem (s. 145) i stwierdzenie, że „Siedlisko nie jest zasiedlone żywymi organizmami” — lub wyodrębnienie „ekologii człowieka” z „autekologii” (s. 40).

Dostrzeżono pewną niekonsekwencję w kolejności wymieniających źródeł energii w przyrodzie (s. 47), bądź nieścisłości w stwierdzeniu, że (s. 92), że glony są „mikrofitami”. Do „mikrofitów” z pewnością nie należą takie gatunki glonów jak np. z brunatnic makrocystis (*Macrocystis*), listownica (*Laminaria*).

Kształtujące walory posiada, ze względu na brak w większości szkół średnich łaciny i greki jako przedmiotów na-

uczania, wyjaśnianie pochodzenia terminów ekologicznych i ich powiązań z łacińskimi lub greckimi odpowiednikami. Chyba jednak niekonieczne jest kilkakrotne powtarzanie tych wyjaśnień (np. w przypadku haseł odnoszących się do bakterii, ekologii, populacji itd.).

W „Słowniku” stosunkowo często wskazuje się na najczęściej negatywny wpływ człowieka na środowisko oraz na przebieg procesów ekologicznych (np. na proces adaptacji organizmów do określonych warunków środowiskowych, proces eutrofizacji zbiorników wodnych czy równowagę biocenotyczną). Z drugiej jednak strony podkreśla się znaczenie wiedzy ekologicznej (np. mechanizmów regulacji liczebności populacji czy warunków zachowania bioróżnorodności) w działaniach na rzecz ochrony środowiska, zapewnienia zrównoważonego rozwoju społeczno-gospodarczego i w ogóle dla przetrwania człowieka na Ziemi.

Zasługą Autorów jest także uchronienie treści „Słownika” przed modną „nowomową ekologiczną” i pseudonaukowymi poglądami tzw. „ekologów”. Książka ta zyskała aprobatę Ministerstwa, gdyż jest „zalecana przez Ministra Edukacji Narodowej do użytku szkolnego i wpisana do zestawu książek pomocniczych do nauki biologii na poziomie szkoły średniej. Numer w zestawie 161/96”.

Sądze, że może być jednak z powodzeniem wykorzystana także przez zainteresowanych uczniów wyższych klas szkoły podstawowej, zwłaszcza uczestniczących w ekologicznych konkursach szkolnych. Czytelniczy z pewnością nadeślą, zgodnie z życzeniem Autorów, uwagi, jakie im się nasuną podczas lektury „Słownika” pod adresem Wydawnictw Szkolnych i Pedagogicznych. Uwagi te zostaną wykorzystane przy opracowaniu kolejnych wydań „Słownika”.

Wiesław S t a w i Ń s k i

Alicja L a s o t a - M o s k a l e w s k a: **Podstawy archeozoologii. Szczątki ssaków.** Warszawa 1997, Wydawnictwo Naukowe PWN, s. 232

Archeozoologia jest działem wiedzy z pogranicza nauk przyrodniczych i humanistycznych. Tematem jej badań są dzieje związków człowieka i zwierząt, przede wszystkim badane w świetle materiałów kostnych znajdujących w stanowiskach archeologicznych.

Od początku dziejów ludzkości zwierzęta odgrywały w nich ogromną rolę. W gospodarce zbieracko-łowieckiej dzi-

kie populacje zwierząt były jedynym lub jednym z głównych źródeł pokarmu. Ta rola zwierząt pozostała równie ważna dla ludów pasterskich i rolniczych, z tym, że na pierwsze miejsce wysunęło się użytkowanie gatunków udomowionych. Poza pokarmem zwierzęta dostarczały surowca do wyrobów z futer, skóry, kości, poroży i rogów. Były też źródłem energii dla prac przy uprawie roli i dla transportu, odgrywały rolę w kulcie religijnym, były od najdawniejszych czasów obiektem sztuki.

Szczątki zwierząt, a zwłaszcza kości ssaków należą do najliczniejszych znalezisk w stanowiskach archeologicznych. Do niedawna poświęcano im niewiele uwagi, w najlepszym razie oznaczano przynależność gatunkową lepiej zachowanych okazów. Archeolodzy nie mieli dostatecznej wiedzy z zakresu zoologii by uzyskać wszystkie zawarte w materiale informacje, a zoologowie i anatomicy zwierząt domowych nie znali dostatecznie problematyki archeologicznej by umieć stawiać pytania, na które badania kości mogłyby odpowiedzieć.

Dopiero ostatnie dziesięciolecie przyniosły rozwój archeozoologii jako odrębnej dziedziny wiedzy. Także w Polsce coraz więcej jest badań archeozoologicznych, prowadzonych zazwyczaj przez zoologów, lub anatomiców zwierząt domowych. Dobrze się więc stało, że Alicja Lasota-Moskalewska przygotowała pierwszy u nas podręcznik z tej dziedziny. Jest on przeznaczony głównie dla archeologów i na pewno sprawi, że zwrócą oni więcej uwagi na szczątki zwierzęce i ich wartość poznawczą.

Tematem podręcznika są niemal wyłącznie ssaki, co zaznaczono w podtytule. Jest to uprawdliwione tym, że ssaki, zwłaszcza domowe (bydło, świnia, koza, owca, koń, pies i kot) odgrywają największą rolę w stanowiskach archeologicznych w Polsce. Warto przypomnieć, że w materiale archeologicznym mogą być reprezentowane także szczątki innych zwierząt, zwłaszcza mięczaki, ryby i ptaki i im także warto by poświęcić odrębne opracowanie.

Omawiany podręcznik zajmuje się głównie metodami badań, przy czym konsekwentnie omówiono pełny tok procesu badawczego, zaczynając od rozpoznania w terenie miejsc występowania materiałów zwierzęcych zależnie od ich charakteru (materiały pokonsumpcyjne, wyroby z surowców zwierzęcych, kości zwierząt ofiarnych). Dalszy rozdział przedstawia metody badania poszczególnych kości lub ich fragmentów: ich identyfikację gatunkową i określenie, czy chodzi o zwierzę domowe czy dzikie, oznaczenie z jakim elementem szkieletu mamy do czynienia, rozpoznanie

wieku i płci osobnika, z którego kość pochodzi, mierzenie kości dla odtworzenia rozmiarów zwierzęcia. Dowiadujemy się też, jak rozpoznać zmiany patologiczne, a także ślady pozostawione na kościach przez działalność człowieka, zwierząt i innych czynników (ogień, wietrzenie, działanie korzeni).

Dalsze opisane metody dotyczą badań zespołu kości z poszczególnych stanowisk archeologicznych. Pozwalają one określić liczbę osobników, z których pochodzi zachowany materiał, udział procentowy poszczególnych gatunków i ich grup (np. zwierząt domowych i dzikich), skład anatomiczny mówiący wiele o typie konsumpcji, przynależność rasową, a przynajmniej średnie rozmiary populacji zwierząt domowych (np. rasy długorogie i krótkorogie bydła). Analiza składu wiekowego i udziału osobników każdej płci mówi wiele o typie hodowli.

Stosunkowo krótko omówiono wartość źródłową szczątków zwierzęcych dla archeologii. Mimo różnych ograniczeń związanych z typem materiału badawczego, z których trzeba zdawać sobie sprawę, analiza kości z wykopalisk może rzucić światło na wiele ważnych zagadnień archeologicznych. Mówi więc ona o środowisku naturalnym, w jakim żył człowiek (np. leśne czy stepowe), o typie gospodarki (zbieractwo, łowiectwo, hodowla), o preferowanych gatunkach zwierząt łownych, a zwłaszcza domowych. Możemy też wyciągać wnioski o stanie hodowli, o statusie ekonomicznym grup ludności (odmienny skład szczątków w różnych częściach osiedla), o wierzeniach religijnych (groby zwierzęce, ofiary, brak konsumpcji niektórych gatunków np. świń). Poszczególne ludy, nawet żyjące w tym samym środowisku, mogą preferować inne gatunki ssaków udomowionych.

Warto wspomnieć, że podręcznik jest wyjątkowo obficie ilustrowany (252 ryciny, w znacznej części oryginalne), co bardzo zwiększa jego wartość.

Podręcznik winien być obowiązkową lekturą dla archeologów, ale jest także interesujący dla paleontologów, anatomiców zwierząt i w końcu dla wszystkich zainteresowanych ewolucją. Proces udomowienia zwierząt, który możemy śledzić dzięki badaniom archeozoologicznym, jest przecież najdłuższym eksperymentem przeprowadzonym na zwierzętach przez człowieka. Już dla Darwina miał on podstawowe znaczenie dla stworzenia teorii ewolucji i doboru naturalnego, a jego wartość dla badań ewolucyjnych jest dalej aktualna.

Kazimierz K o w a l s k i

KRONIKA

Cenna ekspozycja w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Wrocławskiego

Dzięki żmudnym i wytrwałym wysiłkom dyrektora naszego Ogrodu dra hab. Tomasza Nowaka i jego współpracowników mgr Jolanty Kochanowskiej i Andrzeja Małowieckiego została urządzona stała wystawa, której uroczyste otwarcie nastąpiło 21 października 1996 r. Należy podkreślić, że spotkała się ona z wielkim zainteresowaniem zaproszonych gości. Znajduje się w starej pojemnej szklarni mieszczącej poprzednio akwaria z roślinami wodnymi i ma na celu zaznajomienie społeczeństwa z ewolucją świata organicznego.

Aby ułatwić zwiedzającym przyswojenie trudnej chronologii geologicznej umieszczono na posadzce nazwy wszystkich er oraz okresów wchodzących w ich skład. Dla większej przejrzystości każdy okres oznaczono innym kolorem.

Tuż po wejściu do sali duże wrażenie wywołuje przekrój poprzeczny trzystoletniego pnia dębu szypułkowego *Quercus robur* L., który otrzymano z Arboretum w Bolestraszcach koło Przemyśla. Zaznaczono na nim strzałkami ważne osiągnięcia w biologii dokonane w tym wymiarze czasu — 1665 r. odkrycie komórki roślinnej przez R. Hooka, 1780 — wprowadzenie binominalnego nazewnictwa biologicznego przez K. Linneusza, 1866 — udowodnienie prawidłowości w dziedziczeniu cech (G.J. Mendel) i 1954 — odkrycie struktury DNA (F.H.C. Crick, J.D. Watson). Widnieje tam rów-



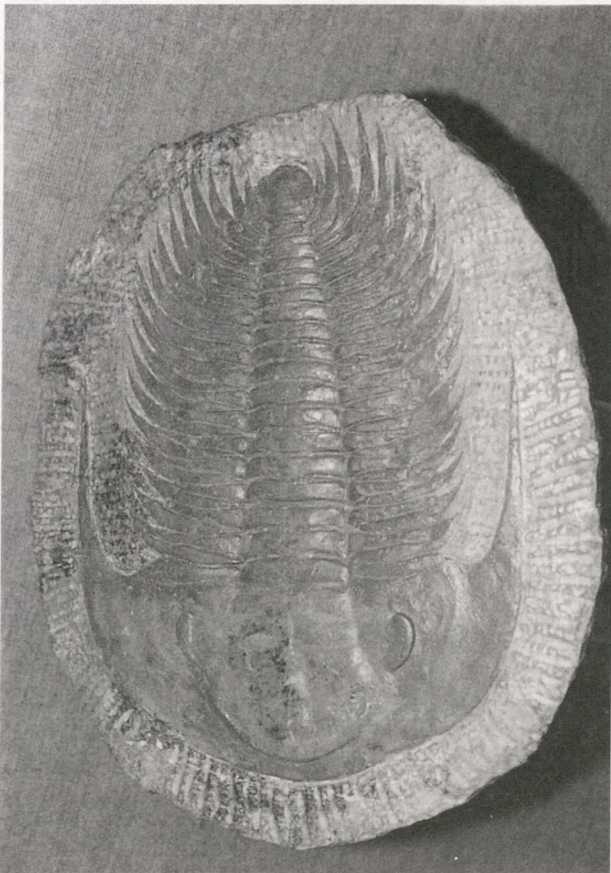
Ryc. 1. Fragment obrazu przedstawiający las trzeciorzędowy. Fot. Tomasz Nowak

niez data założenia Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Wrocławskiego (1811 r.).

Dalej na ścianie po lewej stronie dostrzegamy okazałą tablicę granitową z nazwiskami 13 dotychczasowych dyrektorów Ogrodu. Wierczy ją sentencja łacińska *Dic, Duc, Fac, Fer* — mów, prowadź, czyń, nieś; są to jakby zlecenia im przekazane.

Zgromadzone ekspozyty stanowią w pierwszym rzędzie własność Ogrodu Botanicznego, a poza tym pochodzą z darów i depozytów instytucji państwowych, jak też ze zbiorów prywatnych. Spośród ofiarodawców można wymienić m.in. Muzeum Mineralogiczne we Wrocławiu, Borowską Kopalnię Granitu, Strzeblowskie Kopalnie Surowców Mineralnych w Sobótce oraz Przedsiębiorstwo Kamienia Budowlanego w Radkowie.

Cała lewa strona wystawy została poświęcona skałom i minerałom Dolnego Śląska. Już na początku widnieje ładny



Ryc. 2. Trylobit *Paradoxides* sp., kambr, Maroko. Fot. Tomasz Nowak

okaz jaspisu z Trójarbu w Górach Wałbrzyskich. Jest to skała osadowa złożona przede wszystkim z chalcedonu i kwarcu, a służy do produkcji przedmiotów ozdobnych. Można tam również zobaczyć magnezyt — minerał niezbędny przy wytwarzaniu materiałów ogniotrwałych oraz izolatorów i minerał agat — odmiana kwarcu, kamień półszlachetny mający zastosowanie w jubilerstwie i mechanice precyzyjnej. Oglądaliśmy też serpentynit — skałę o zielono-szarej barwie, posiadającą znaczenie jako kamień ozdobny.

Na następnym stanowisku podziwiamy kolekcję marmurów ze Stronia Śląskiego i Sławniowic. Ta metamorficzna skała, w której skład wchodzi ziarna kalcytu, była znana już w czasach starożytnych i wykorzystywana w architekturze i rzeźbie.

Nieco dalej zaprezentowano granitoidy (ogólna nazwa kwaśnych magmowych skał głębinowych). Rzuca się w oczy m.in. granit biotytowy średnio i drobnodziarnisty ze Strzelina, granit porfirowaty z Michałowic, monzodioryt kwarcowy z Przedborowa oraz granodioryt — skała głębinowa podobna do granitu, lecz różniąca się od niego znacznie większą ilością plagioklazów (glinokrzemianów sodu i wapnia).

Omówiony dział zamyka piaskowiec (skała osadowa złożona głównie z kwarcu). Podobnie jak poprzednio pokazano tu materiał wydobyty bezpośrednio z kamieniołomów i oszlifowane płyty unaoczniające wielką wartość budowlaną i dekoracyjną surowca. Możemy obejrzeć cenomański piaskowiec z Czapple, piaskowiec zlepieńcowy ze Słupca, tzw. górny piaskowiec ze Szczytnej i piaskowiec ciosowy, które w Górach Stołowych zalegają prawie poziomo w formie dwustopniowego stoliwa. Tworzą one malownicze labirynty skalne będące wielką atrakcją dla turystów.

Głównym elementem prawej strony wystawy jest okazały kolorowy obraz o rozmiarach 36 x 2 m, dzieło znanego wrocławskiego artysty malarza Janusza Merkla oparte na koncepcji dra hab. Tomasza Nowaka. W realistyczny sposób przedstawia rozwój życia na Ziemi od kambru do czwartorzędu. Wystawione opodal skamieniałości są świetnie z nim zsynchronizowane.

Zgodnie z porządkiem systematycznym rozlokowano wzdłuż obrazu najpierw trylobity. Należą do gromady kopalnych morskich stawonogów i są bardzo ważnymi skamieniałościami przewodnimi dla wszystkich okresów ery paleozoicznej. Leżący przed nami trylobit z rodzaju *Paradoxides* znaleziony w Maroku pochodzi ze środkowego kambru, a okaz *Calymene* sp. ze środkowego dewonu.

Reprezentantem rzędu Łodzikowate jest *orthoceras* należący do podgromady głowonogów czteroskrzelnych, którego skrupa ma kształt wydłużonego stożka rozszerzającego się ku przodowi. Oglądana przez nas ławica *orthocerasów* odkopana w Maroku odznacza się wyjątkowym pięknem.

Na uwagę zasługują też zgromadzone fragmenty bezszczękowców (*Agnatha*), gromady najbardziej prymitywnych kręgowców wodnych o nieuformowanych szczękach.



Ryc. 3. *Orthoceras* sp., dewon, Maroko. Fot. Tomasz Nowak

Widnieje wśród nich *Podolaspis podolica* znaleziony na Podolu w utworach z pogranicza syluru i dewonu oraz *Pteraspis sp.* i *Poraspis kiaeri* z dolnego dewonu.

Widoczny w pobliżu skamieniały goniatyf *Sporadoceras sp.* jest przedstawicielem wymarłych morskich głowonogów z górnego dewonu. U nas zidentyfikowano go w utworach późnodewońskich Gór Świętokrzyskich.

Nie bez znaczenia jest również bogaty zestaw okazów karbońskich. Widzimy m.in. odlew fragmentu pędu *Sigillarii* — rośliny należącej do widłaków drzewiastych, odcisk pędu *Lepidohloios larinum* z tej samej klasy oraz odcisk pędu *Calamites goepperti* (Weiss) z klasy skrzypowatych. Ponadto są tam odciski liści nagozależkowych wielkolistnych paproci nasiennych takich jak *Alethopteris sp.*, *Mariopteris sp.*, *Neuropteris gigantea* i *Neuropteris sp.* Możemy też podziwiać odcisk pędu *Sphenophyllum sp.* z klasy skrzypowatych oraz odciski szyszek sporofilowych rośliny *Lepidostrobus sp.* z klasy widłakowatych.

Zainteresowanie budzi poza tym odlew tropów gadów permskich *Korynichium sphaerodactylum*, który znalazł się na wystawie jako depozyt Zakładu Paleozoologii Uniwersytetu Wrocławskiego. Godne wzmianki są dary stamtąd otrzymane: cenny ramienionóg *Cenothyris vulgaris* (skamieniałość przewodnia środkowego triasu), małże *Euantiostrongeon difforme* i *Plagiostoma sp.* oraz amonit jurajski z Nepalu.

Oprócz tego warto oglądać odciski liści bennetyta *Zamites feneonis* — rośliny nagozależkowej wielkolistnej rozpowszechnionej od górnego triasu po dolną kredę, a także przekroje podłużne i poprzeczne kopalnych szyszek drzewa iglastego *Araukaria sp.* z Argentyny z dobrze zachowanymi nasionami.

Pasjonują nas również odciski muszli amonita *Dactylioceras sp.*, fragment kolonii koralowców *Calamophylla stokesii* z górnej jury i jajo dinozaura przywiezione z Chin.

Z innych eksponatów należy wymienić skamieniałą rybę *Aspidorhynchus sp.*, która występowała w środkowej jurze i górnej kredzie, części szkieletów wewnętrznych belemnitów z górnej kredy, a także muszle amonitów *Deshayesites imitator* znalezione w Rosji. Trochę dalej dostrzegamy zmineralizowany fragment przykorzeniowej części drzewa z trzeciorzędu i pień sosny z pokazem tworzenia się bursztynu z żywicy drzew iglastych.

Natrafiamy też na odciski ryb, kraba, a także na skamieniałe liście *Laurus sp.*, *Salix sp.*, i *Buxus sp.* oraz kopalne szyski sosny *Pinus sp.*

W końcowej części wystawy po lewej stronie rzuca się w oczy skamieniały las, liść palmy *Sabal sp.* i kopalna ściółka leśna z bardzo wyraźnie zaznaczonymi odciskami liści magnolii. Widzimy tam również żebro, kręg i dysk wieloryba oraz narzędzia bazaltowe tzw. pięściaki typowe dla kultur dolnego paleolitu.

Po prawej stronie zauważamy cios mamuta *Mammuthus primigenius* (Blumenbach) i czaszkę plejstocenicznego nosorożca włochatego *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach).

Wartościowym uzupełnieniem tej wspaniałej ekspozycji jest doskonale przygotowany przez Andrzeja Małowieckiego i mgr Jolantę Kochanowską dwudziestopięciominutowy komentarz odtwarzany z taśmy. Dobra dykcja i jasność formułowania myśli sprawiają, że słucha się go z nieślabnym zainteresowaniem. Umożliwia on zwiedzającym łatwiejsze zrozumienie wielu szczegółów związanych z etapami powstawania życia na naszej planecie.

Ponadto dzięki efektom specjalnym, takim jak naśladownictwo wybuchu wulkanów, szum morza, ciężkie stąpanie po ziemi, ryki słoni i wiele innych przenosimy się myślami do tych odległych epok, które tak wyraziście przedstawiono na obrazie. To nas skłania do kontemplacji i uwrażliwia na problemy ochrony środowiska.

Przy okazji warto zobaczyć w sąsiedniej sali jedną z największych na świecie kolekcji tropikalnych i subtropikalnych roślin wodnych i błotnych liczącą ponad 350 gatunków i odmian. Mieszczą się one w 29 akwariach, z których każde ma pojemność 1200 litrów.

Tak więc łącznie z bogatym w gatunki i odmiany Ogrodem oraz szklarniami istnieje doskonała możliwość uzupełnienia programu szkolnego i dlatego zachęcam gorąco nauczycieli, aby w sezonie skorzystali z zaproszenia i zapoznali młodzież z dziełem tej ofiarnej garstki entuzjastów, którzy bezinteresownie poświęcili wiele nadobowiązkowych godzin celem spotęgowania popularyzacji wiedzy przyrodniczej wśród szerokich rzesz społeczeństwa.

Roman Karczmarczyk



ŻÓŁW LADOWY BRAZYLJSKI — Zabuti Testudo dentitailata. Fot. Sz. Poradowski



DNO STAWU „WĄSKIEGO C” PO SPUSZCZENIU WODY. Rezerwat Stawy Milickie, kompleks Ruda Sułowska. Fot. Cezary Tajer