

Nr indeksu 362808  
PL ISSN 0023-4249

Polskie Towarzystwo Przyrodników  
im. KOPERNIKA

# KOSMOS



Tom 40

WARSZAWA 1991

Numer 4 (213)

---

Wydawnictwo Naukowe PWN



# K O S M O S

Rok założenia 1876



Warszawa 1991

---

Wydawnictwo Naukowe PWN

RADA REDAKCYJNA

*LESZEK KUŹNICKI* (wiceprzewodniczący), *WŁODZIMIERZ MICHAJŁOW*,  
*WŁODZIMIERZ OSTROWSKI*, *HENRYK SZARSKI*, *PRZEMYSŁAW TROJAN*,  
*ADAM URBANEK* (przewodniczący), *KAZIMIERZ ZIELIŃSKI*  
sekretarz: *JADWIGA KOBUSZEWSKA*

KOMITET REDAKCYJNY

*BRONISŁAW CYMBOROWSKI*, *WŁADYSŁAW GOLINOWSKI*, *LUCYNA GRĘBECKA*  
*ANTONI HOFFMAN*, *WŁODZIMIERZ MICHAJŁOW*, (redaktor naczelny),  
*KRZYSZTOF STAROŃ*, *KAZIMIERZ L. WIERZCHOWSKI*  
(zastępca redaktora naczelnego), *JERZY ŻUK*  
sekretarz: *JADWIGA KOBUSZEWSKA*

Adres redakcji: 00-901 Warszawa, Pałac Kultury i Nauki, XIX p.,  
Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika  
(tel. 20-02-11, wewn. 25-44)

Wydano z pomocą finansową  
Polskiej Akademii Nauk

WYDAWNICTWO NAUKOWE PWN — WARSZAWA, ul. MIODOWA 10

---

Ark. wyd. 13,5. Ark. druk. 9,5. Papier druk. offset III kl. 80g. Oddano do składania w grudniu 1991 r.  
Podpisano do druku w marzec 1992 r. Druk ukończono w kwietniu 1992 r.

---

STANISŁAW SZALA

Centrum Onkologii

Instytut im. Marii Skłodowskiej-Curie

Oddział w Gliwicach

## NOWOTWORY I GENY

„Rozszerzenie wiedzy wymaga od czasu do czasu uporządkowania jej na nowo; najczęściej dokonuje się ono zgodnie z nowymi zasadami, zawsze jednak pozostaje prowizoryczne.”

*J.W. Goethe*

U podłoża procesów nowotworowych leżą przekształcenia i zmiany (mutacje) w aparacie genetycznym komórek. To właśnie geny, a ściślej mówiąc — ich białkowe produkty, są odpowiedzialne za powstawanie najbardziej charakterystycznych cech fenotypowych komórek nowotworowych, a więc nie kontrolowanego wzrostu, „zezłościwienia”, objawiającego się zdolnością do niszczenia sąsiednich komórek i tkanek czy powstawania przerzutów do narządów i tkanek odległych od ogniska pierwotnego.

Za nie kontrolowany wzrost komórek odpowiedzialne są głównie dwie grupy genów, zwane umownie onkogenami i genami supresorowymi, za powstawanie „zezłościwienia” (inwazyjnego wzrostu) m.in. grupa genów kodujących enzymy proteolityczne należące do tzw. metaloproteinaz, za powstawanie przerzutów — geny zwane genami przerzutowania. Dwie ostatnie grupy genów określa się niekiedy pojęciem genów modulatorowych wpływających na przebieg i rozwój nowotworów.

W powstaniu fenotypu nowotworowego główną i decydującą rolę odgrywają mutacje onkogenów i genów supresorowych.

Fenotyp nowotworowy powstaje i uwidacznia się w wyniku dwóch różnych typów mutacji: mutacji o charakterze dominującym i mutacji o charakterze recesywnym. Pojęcia mutacji dominujących i recesywnych odnoszą się do dowolnej pary genów (pary, bo każdy z genów pochodzi od jednego z rodziców).

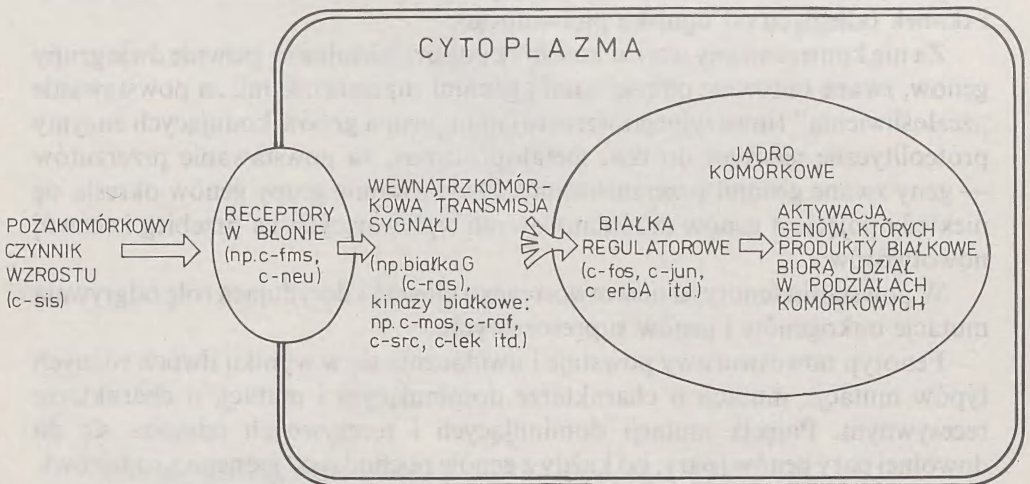
Mutacje mają charakter dominujący, kiedy zmutowane białko, a więc produkt zmutowanego genu, wykazuje większą aktywność niż białko prawidłowe, tj. produkt genu nie zmutowanego z tej samej pary genów. Mutacje recesywne ujawniają się tylko wówczas, gdy zachodzą i są identyczne w obydwu genach lub gdy mają miejsce w jednym genie, a gen drugi ulegnie inaktywacji, np.

wypadnięciu (delecji). Geny, których dominujące mutacje prowadzą do nowotworzenia, nazwano onkogenami. Identyfikuje się je w teście transformacji nowotworowej. Wyizolowany z ludzkich nowotworów DNA wprowadza się do nienowotworowych komórek mysich i obserwuje się pojawianie komórek, które mają zdolność tworzenia nowotworów. Jak dotąd, zidentyfikowano około stu onkogenów. Ważnym źródłem identyfikacji genów tego typu były również badania wirusologiczne i analiza materiału genetycznego „przenieszonego” za pośrednictwem onkogennych wirusów typu RNA u gryzoni i ptaków.

Z wielu danych eksperymentalnych i obserwacji wynika, że produkty białkowe onkogenów biorą udział w procesach proliferacji i różnicowania komórkowego. Nie zmutowane, prawidłowe geny nazywane protoonkogenami, kodują m.in. niektóre czynniki wzrostu, receptory czynników wzrostowych, białka biorące udział w transmisji sygnałów mitotycznych w obrębie cytoplazmy, a także białka odgrywające rolę w regulacji transkrypcji innych genów, inaczej mówiąc, zmieniające program genetyczny komórki.

Rysunek 1 przedstawia udział niektórych białek kodowanych przez protoonkogeny w transmisji sygnałów związanych z podziałem komórkowym. Sygnałem inicjującym kaskadę reakcji jest związanie przez receptor swoistego czynnika wzrostowego.

Wydaje się, że stałe i nie kontrolowane przez ogólnoustrojowe czynniki podziały komórek nowotworowych są wynikiem ciągłego, a więc konstytutywnego pojawiania się zmutowanych białek biorących udział w podziałach



Rys. 1. Rozkład i występowanie na terenie komórek białek kodowanych przez protoonkogeny. Pokazano tylko najbardziej znane białka i tylko te, które biorą udział w transmisji sygnału związanego z podziałami komórkowymi. Strzałki wskazują kierunek przesyłania sygnału. Symbole genów podano w symbolice najczęściej stosowanej (np. *c-sis* oznacza gen pochodzenia komórkowego, podczas gdy *v-sis* oznaczałby gen pochodzenia wirusowego)

komórkowych. I choć każde zmutowane białko, działające na dowolnym poziomie przesyłania sygnału mitotycznego, jest w stanie pobudzić komórkę do podziałów komórkowych, to wiele danych jednak wskazuje, że do trwałej transformacji nowotworowej wymagane jest działanie co najmniej dwóch zmutowanych onkogenów.

W powstaniu i ujawnieniu się fenotypu nowotworowego ważną rolę odgrywają również mutacje recesywne. Mutacje te dotyczą grupy genów zwanych genami supresorowymi. W warunkach eksperymentalnych prawidłowe, nie zmutowane geny wprowadzone do komórek nowotworowych likwidują skutki innych mutacji powodujących powstanie transformacji nowotworowej, innymi słowy — powodują wyraźną supresję (zahamowanie) fenotypu nowotworowego. Geny supresorowe są więc swego rodzaju antagonistami onkogenów. Powstanie nowotworu jest zatem wynikiem swoistej aktywacji onkogenów oraz inaktywacji genów supresorowych, genów kontrolujących, w różny zresztą sposób, podziały komórkowe.

Z grupy genów supresorowych stosunkowo najlepiej poznanym jest gen o symbolu *Rb*, którego recesywne mutacje odpowiedzialne są za powstanie nowotworu siatkówki oka (retinoblastoma). W warunkach eksperymentalnych produkt białkowy genu *Rb* w specyficzny sposób wiąże się z białkami transformacyjnymi niektórych wirusów onkogennych (wirusów typu DNA, należących do grupy wirusów papowa). Przypuszcza się, że produkt genu *Rb* bierze udział w regulacji podziałów komórki, a jego mutacje powodują, że produkty białkowe zmutowanych onkogenów — białka transformacyjne zaczynają ujawniać swoją aktywność, doprowadzając do stałych i nie kontrolowanych podziałów komórkowych.

Genem supresorowym jest gen, o symbolu *WT*, wyizolowany z guzów Wilmsa (nowotworów nerki u dzieci), kodujący białko biorące udział w regulacji transkrypcji innych genów. Gen supresorowy o symbolu *DCC* zidentyfikowano w raku okrężnicy i odbytu. Gen ten koduje białko zbliżone swoimi właściwościami do białek adhezyjnych.

Do grupy genów supresorowych należy zaliczyć również gen o symbolu *p53*. Prawidłowy gen *p53* ma właściwości supresorowe zbliżone do genu *Rb*: w warunkach eksperymentalnych blokuje aktywność białek transformacyjnych wirusów onkogennych.

Wydaje się, że w przeciwieństwie do genu *p53*, geny *Rb*, *WT* i *DCC* wykazują pewną swoistość narządową, a ich mutacje odgrywają rolę w powstawaniu tylko niektórych typów nowotworów. Gen *p53* nie wykazuje takiej swoistości. Zmutowany gen bierze udział w powstawaniu wielu różnych nowotworów, w tym m.in. nowotworów przewodu pokarmowego, raka płuc, raka piersi u kobiet, raka pęcherza.

Oprócz genów, których mutacje dominujące lub recesywne odgrywają główną, choć zdecydowanie różną rolę w procesach transformacji nowotworowej, istnieje spora grupa genów, których produkty białkowe modują

procesy nowotworowe. Do grupy genów modulatorów zalicza się m.in. geny kodujące enzymy proteolityczne (np. enzymy typu kolagenazy I i IV), geny kodujące antygeny zgodności tkankowej, zwane *HLA* u ludzi, czy *MHC* u myszy, które ulegają mutacjom w komórkach przerzutujących.

W tabeli 1 podano rodzaje genów biorących udział w nowotworzeniu i powstawaniu fenotypu nowotworowego. Dane w tabeli mają charakter wrywkowy i niepełny. Charakter i występowanie niektórych genów jest często hipotetyczny; postuluje się np. występowanie genów o charakterze genów supresorowych (recesywnych) w angiogenezie (w powstaniu unaczynienia nowotworów), a także w powstaniu przerzutów (geny supresorowe przerzutowania). Sądzi się również, że geny supresorowe nowotworzenia mogą odgrywać rolę w tych nowotworach, u których obserwuje się charakterystyczne i stałe delecje w niektórych chromosomach.

TABELA 1

## Geny biorące udział w nowotworzeniu

Geny	Przykłady	Rodzaj nowotworów
Onkogeny (mutacje dominujące)	Około stu genów biorących udział w proliferacji komórkowej (onkogeny typu: <i>sis</i> , <i>ras</i> , <i>fos</i> , <i>myc</i> , <i>fes</i> , itd.).	Nowotwory pierwotne u zwierząt laboratoryjnych pochodzenia wirusowego indukowane chemicznie. Nowotwory pierwotne u ludzi.
Geny supresorowe (mutacje recesywne)	Geny typu <i>Rb</i> , <i>p53</i> , <i>WT</i> , <i>DCC</i> , oraz geny znajdujące się prawdopodobnie w chromosomach, w których zaobserwowano wyraźne delecje.	Siatkówczak (retinoblastoma), guz Wilmsa, nowotwory typu raka okrężnicy, odbytu, płuc, sutka.
Geny biorące udział w progresji i przerzutowaniu; geny modulatorowe	Geny kodujące niektóre białka powierzchniowe komórek, typu np. receptorów fibronektyny; białka adhezyjne, enzymy typu kolagenazy I i IV, geny zgodności tkankowej <i>HLA</i> u ludzi, geny supresorowe przerzutowania (NM-23?).	Nowotwory złośliwe, nowotwory przerzutujące.

Fenotyp nowotworowy, harmonijny i precyzyjny efekt współdziałania produktów białkowych onkogenów, genów supresorowych i genów modulatorowych, powstaje i wykształca się w wyniku złożonych procesów przypominających procesy ewolucyjne. Pierwszym etapem takiego procesu jest powstawanie komórek tzw. nowotworu łagodnego (nieinwazyjnego) z komórek prawidłowych i słabo zróżnicowanych funkcjonalnie. Komórki zostają „zablokowane” na jednym z etapów pośrednich różnicowania funkcjonalnego i zachowują jedynie zdolność do podziałów komórkowych. Nie wiemy czy zjawisko to



wywołane jest mutacją w aparacie genetycznym, czy też zmianami epigenetycznymi (zmianami nie tyle samych genów, co raczej sposobu kontroli ich ekspresji). Wiemy natomiast, że kolejne następne mutacje prowadzą do powstania stanu zwiększonej destabilizacji genomu. Przypuszcza się, że stan ten spowodowany jest mutacją genów kontrolujących precyzję i dokładność rozdziału chromosomów podczas podziałów komórkowych. Konsekwencją niewłaściwego rozkładu chromosomów mogą być różnego typu aberracje chromosomowe: wypadanie pewnych fragmentów chromosomów, przemieszczenia innych czy też powielania jeszcze innych. To aberracje chromosomowe są główną przyczyną powstawania zmutowanych genów, w których występuje wypadnięcie (delecja) pewnych regionów. Aberracje chromosomowe prowadzą do powstania genów fuzyjnych w wyniku przemieszczenia się (translokacji) genu czy też jego fragmentów w sąsiedztwo innego genu. Aberracje mogą prowadzić do powstania również genów z mutacją punktową, w wyniku której kodowane białko różni się od białka prawidłowego tylko jednym aminokwasem.

Niestabilność genomu prowadzi więc do pojawienia się w komórkach coraz większej liczby zmutowanych genów. Powstające w wyniku podziałów komórkowych subpopulacje komórkowe różnić się będą między sobą kombinacjami zmutowanych genów.

Rysunek 2 w uproszczony sposób ilustruje kierunek swoistej ewolucji populacji komórkowych podczas nowotworzenia, a więc przejścia komórek prawidłowych w subpopulację komórek nowotworu łagodnego (nieinwazyjnego), powstania subpopulacji nowotworu złośliwego oraz wykształcania się komórek dających przerzuty.

Powstające w wyniku różnych zmian mutacyjnych subpopulacje komórkowe nowotworu złośliwego są potomstwem jednej komórki prawidłowej i różnią się między sobą wieloma cechami biologicznymi. W istocie nowotwór jest mieszaniną różnych populacji komórkowych: nowotworu nieinwazyjnego, nowotworu złośliwego, a także komórek prawidłowych.

Warunki selekcyjne narzucone przez organizm gospodarza będą eliminować komórki z oczywistymi mutacjami letalnymi, czy z mutacjami o małej wartości przystosowawczej. Dużą wartość adaptacyjną będą miały natomiast te warianty komórkowe, które będą „wymiwać” się spod nadzoru immunologicznego gospodarza, spod ogólnoustrojowej kontroli hormonalnej i kontroli innych sygnałów wytwarzanych przez komórki prawidłowe. Dużą wartość adaptacyjną będą miały te warianty, które zaautonomizują własne podziały komórkowe oraz te, które będą w stanie wytworzyć naczynia krwionośne (w powstawaniu guzów litych wytwarzanie naczyń krwionośnych jest niezbędne w rozwoju guza), czy wydzielać białka proteolityczne (niszczące błony podstawowe tkanek i ułatwiające inwazję komórek). Warto zwrócić uwagę, że pojęcie „autonomizacja własnych podziałów komórkowych” dotyczy zjawiska, w którym komórki zaczynają produkować i wytwarzać własne czynniki wzrostu, uniezależniając się w ten sposób od czynników wzrostowych wytwarzanych przez inne komórki; zjawisko takie nosi nazwę autokrynnej regulacji wzrostu.



## SŁOWNICZEK NIEKTÓRYCH TERMINÓW

Gen	— jednostka dziedziczności, warunkująca występowanie określonych cech organizmu (fenotypu). W genetyce molekularnej przez gen rozumie się odcinek DNA (kwasu dezoksyrybonukleinowego) — odpowiedzialny za syntezę określonego polipeptydu.
Mutacje	— dziedziczne zmiany w materiale genetycznym
Nowotwór	— tkanka wywodząca się z prawidłowych tkanek organizmu, rozrastająca się w nadmierny i nie kontrolowany sposób.
Nowotwór łagodny	— (niezłośliwy) — nowotwór utworzony z komórek o niemal prawidłowym wyglądzie, nie niszczących otaczających tkanek.
Nowotwór złośliwy	— nowotwór utworzony z komórek o wyraźnie zmienionym wyglądzie, które naciekają i niszczą otaczające tkanki.
Nowotwory przerzutujące	— nowotwory złośliwe, których komórki przemieszczając się drogą krwionośną lub limfatyczną zasiedlają inne tkanki i narządy.
Progresja nowotworów	— proces wykształcania się i uwidaczniania cech nowotworowych w komórkach

## LITERATURA

1. Bishop J. M. — *Molecular themes in oncogenesis*. Cell 64: 235–248, 1991
2. Cross M., Dexter T. M. — *Growth factors in development, transformation and tumorigenesis*. Cell 64: 271–180, 1991.
3. Fearon E. R., Vogelstein B. — *A genetic model for colorectal tumorigenesis*. Cell 61: 759–767, 1990.
4. Hunter T. — *Cooperation between oncogens*. Cell 64: 249–270, 1991.
5. Liotta L. A., Steeg P. S., Stetler-Stevenson W. G. — *Cancer metastasis and angiogenesis: an imbalance of positive and negative regulation*. Cell 64: 327–336, 1991.
6. Marshall C. J. — *Tumor suppressor genes*. Cell 64: 313–326.
7. Wainscoat J. S., Fey M. F. — *Assessment of clonality in human tumors: a review*. Cancer Research 50: 1355–1360, 1990.
8. Witkowski J. A. — *The inherited character of cancer — an historical survey*. Cancer Cells 2: 229–257, 1990.



WŁADYSŁAW GOLINOWSKI  
GRAŻYNA GRYMASZEWSKA

Katedra Botaniki  
SGGW—Wydział Rolniczy  
Warszawa

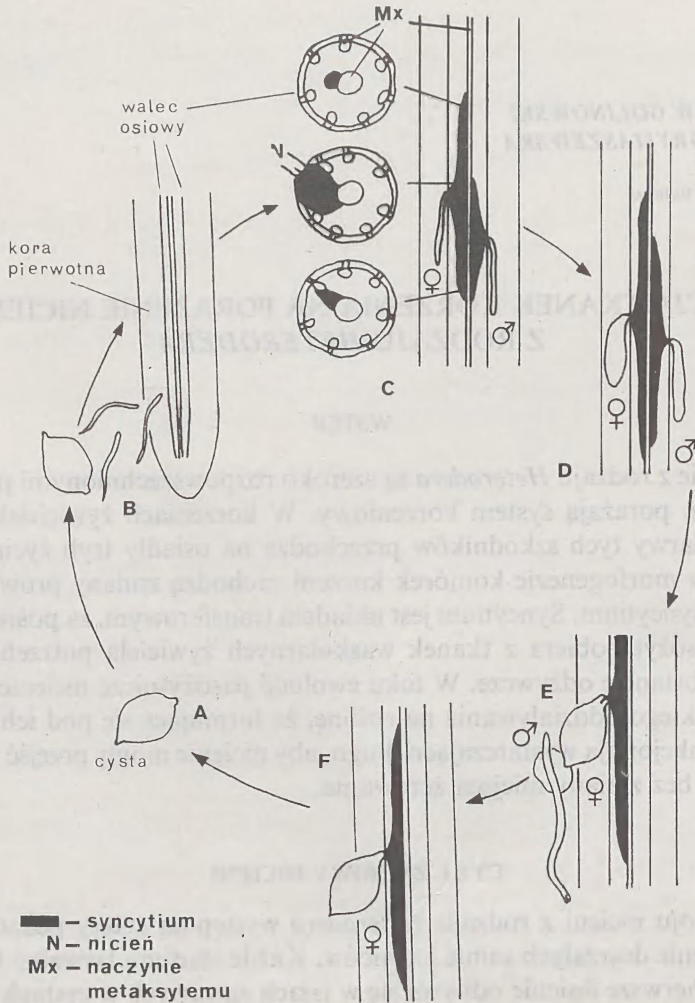
## REAKCJA TKANEK KORZENIA NA PORAZENIE NICIENIAMI Z RODZAJU *HETERODERA*

### WSTĘP

Niecień z rodzaju *Heterodera* są szeroko rozpowszechnionymi pasożytami roślin: m.in. porażają system korzeniowy. W korzeniach żywicielskich roślin inwazyjne larwy tych szkodników przechodzą na osiadły tryb życia. Pod ich wpływem w morfogenezie komórek korzeni zachodzą zmiany prowadzące do powstania syncytium. Syncytium jest układem transferowym, za pośrednictwem którego pasożyt pobiera z tkanek waskularnych żywiciela potrzebne mu do rozwoju substancje odżywcze. W toku ewolucji pasożytnicze nicienie osiągnęły zdolność takiego oddziaływania na roślinę, że formujące się pod ich wpływem syncytia funkcjonują wystarczająco długo, aby nicienie mogły przejść pełny cykl rozwojowy bez zmiany miejsca żerowania.

### CYKL ŻYCIOWY NICIENI

W rozwoju nicieni z rodzaju *Heterodera* występują cztery pokolenia larw oraz pokolenie dojrzałych samic i samców. Każde stadium larwalne kończy się linieniem. Pierwsze linienie odbywa się w jajach zawartych w cystach (rys. 1A). Larwy drugiego stadium są larwami inwazyjnymi. Wychodzą z cyst i porażają korzenie roślin-żywicieli (rys. 1B). W tkankach korzeni przechodzą na osiadły tryb życia i inicjują rozwój syncytiów, z których czerpią pokarm (rys. 1C). W larwach trzeciego stadium formują się zaczątki narządów rozrodczych. Larwy-samice i larwy-samce czwartego stadium mają odmienny kształt ciała; ciało samic grubieje, natomiast samce zachowują kształt robakowaty (rys. 1D). Po osiągnięciu dojrzałości samce wycofują się z korzeni. Dojrzałe samice zachowują kontakt z żywicielską rośliną (rys. 1 E,F). Ich cytrynkowato ukształtowane ciało wystaje nad powierzchnię korzenia. Po kopulacji (rys. 1E), w jajach zawartych w ciele samic rozwijają się larwy pierwszego stadium. Z czasem samice zamierają, a ich wypełniony jajami oskórek tworzy cystę [12].

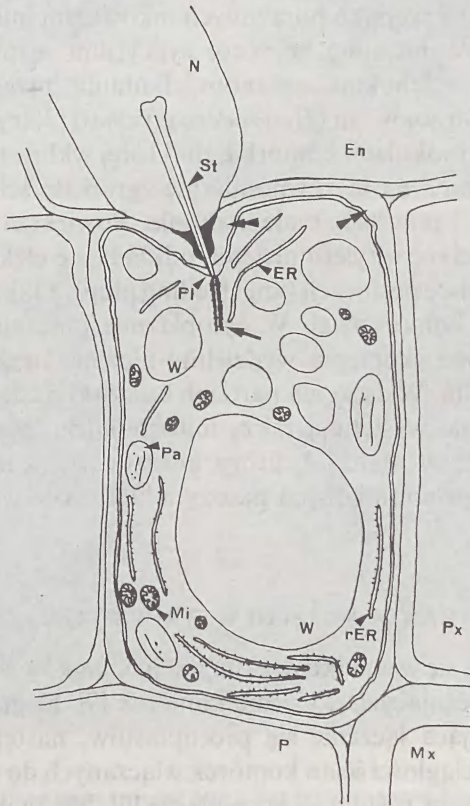


Rys. 1. Rozwój mątwika zbożowego (*Heterodera avenae*) w korzeniu pszenicy

A — Larwy pierwszego stadium znajdują się w glebie, w jajach zawartych wewnątrz cysty. B — Przekrój podłużny przez korzeń w strefie merystematycznej. Inwazyjne larwy 2. stadium opuszczają cystę i niszcząc mechanicznie komórki kory pierwotnej przemieszczają się w kierunku walcu osiowego. C — Po przejściu na osiadły tryb życia larwy inicjują w korzeniu rozwój syncytiów. Syncytia są inicjowane w perycyklu i w drodze włączania komórek parenchymatycznych rozprzestrzeniają się w walcu osiowym w kierunku naczyń. Jednocześnie rozwijają się wzdłuż korzenia. Jak widać na przekroju podłużnym przez korzeń i przekrojach poprzecznych przez walec osiowy, w skład syncytiów na całej ich długości wchodzi komórki parenchymatyczne zapewniające bezpośredni kontakt z naczyniami. D — Obydwa syncytia na całej długości przylegają do naczyń. Ciało larwy-samicy grubieje. Larwa-samiec ma kształt robakowaty. E — Cytrynkowato ukształtowane ciało samicy rozrywa tkanki kory pierwotnej i jest widoczne na powierzchni korzenia. Dojrzały samiec wydostaje się z korzenia do gleby. Jego syncytium zamiera. Przestrzeń w walcu osiowym po zdegenerowanym syncytmie wypełniają komórki regeneracyjnej parenchymy. Po kopulacji, w jajach zawartych w ciele samicy rozwijają się larwy 1. stadium. F — Dojrzała samica przednią częścią ciała nadal jest zagłębiona w korzeniu i czepnie pokarm z syncytium. Gdy zamiera, jej wypełniony jajami oskórek tworzy cystę.

## WEWNĄTRZKOMÓRKOWA MIGRACJA LARW I INICJACJA SYNCYTIUM

Inwazyjne larwy drugiego stadium najczęściej wchodzą do korzeni w rejonie me-systematycznym, tuż przy wierzchołku. Początkowo oddziałują na roślinę wyłącznie w sposób mechaniczny. Posługując się sztyletem, forsują ściany wybranej przez siebie komórki epiblemy, a następnie, niszcząc mechanicznie komórki miększu korowego, przemieszczają się w kierunku walca osiowego. Liczne, bardzo szybkie uderzenia sztyletu i nacisk warg niciania prowadzą do powstania w ścianie komórkowej szpary, przez którą pasożyt przedostaje się do komórki. Przebijanie otworu trwa nie dłużej niż 15 minut. Z wyjątkiem kilkusekundowych przerw, potrzebnych na przejście niciania przez komórkę, jego sztylet pracuje nieprzerwanie z szybkością ok. 150 uderzeń w cią-



Rys. 2. Schemat przekroju poprzecznego przez początkową komórkę syncytium

Nicianie (N) znajduje się w endodermie (En). Jego sztylet (St) tkwi w komórce perycyklu. Nie przebija plazmolemy (Pl). Tubule utworzoną z wydzieliny niciania (feeding tube) umiejscowioną w cytoplazmie tuż przy sztylcie pasożyta oznaczono strzałką. Bliższe części komórki znajdują się w rozrzedzonej cytoplazmie komórki początkowej występuje agranularne endoplazmatyczne retikulum (ER). W dalszych partiach komórki znajdują się plastidy (Pa), mitochondria (Mi) i granularne endoplazmatyczne retikulum (rER). Ściana komórki jest nierównomiernie zgrubiała (podwójna główka strzałki). W zgrubiałych odcinkach nie ma struktury fibrylлярnej [3]. Skupienie wydzieliny niciania uszczelniające ścianę komórki w miejscu gdzie tkwi sztylet niciania (feeding plug) zaznaczono czarnym kolorem.

W — wakuola, Px — naczynie protoksylemu, Mx — naczynie metaksylemu, P — komórka parenchymatyczna.

gu minuty [14]. Blisko brzegu walca osiowego larwy inwazyjne przechodzą na osiadły tryb życia. W tym miejscu nakłuwają próbnie kilka komórek, a następnie wbijają sztylet do jednej z nich na głębokość 3-4  $\mu\text{m}$ , nie powodując przy tym zniszczenia plazmolemy (rys. 2). Wprowadzając do komórki swoją wydzielinę i przystępując do pobierania pokarmu z jej wnętrza, nicienie inicjują rozwój syncytium [7].

Składniki odżywcze pasożyt wycofuje z cytoplazmy syncytium za pośrednictwem sztyletu, dzięki pracy specjalnej pompy pokarmowej, której rolę pełni przednie rozszerzenie jego gardzieli. W zasysaniu pokarmu z wnętrza syncytium uczestniczą także tubularne struktury (ang. feeding tube) [3]. U wielu roślin struktury te zaobserwowano w syncytiach w bezpośrednim sąsiedztwie sztyletu nicienia [11, 13]. Struktury te powstają z zestalonej wydzieliny pasożyta. Przebieg i mechanizm pobierania pokarmu przez larwy drugiego stadium dokładnie zbadano w korzeniach rzepaku porażonych mątwikiem burakowym (*Heterodera schachtii*) [14]. W inicjalnej komórce syncytium zarówno protoplast, jak i ściany, podlegają głębokim zmianom. Badania przeprowadzone na soi porażonej mątwikiem sojowym (*Heterodera glycines*) [3] (rys. 2) wykazały, że po 18-24 godzinach po inokulacji komórka, do której wkluwa się nicien, podobnie jak komórki sąsiednie, ma nierównomiernie zgrubiałe ściany. Wzrasta w niej gęstość cytoplazmy i powstają małe wakuole. Powiększa się jądro i jąderko. Wokół białego w ścianę sztyletu nicienia odkłada się elektronogęsty materiał, który uszczelnia miejsce perforacji (ang. feeding plug), a także elektronoprzezierna warstwa ściany komórkowej. W cytoplazmie otaczającej sztylet zaobserwowano nieobłonione skupienia wydzieliny nicienia oraz cysterny endoplazmatycznego retikulum. W dalszych partiach komórki następuje akumulacja ER granularenego. Licznie występują także mitochondria, plastydy oraz inne organelle. Elektronogęsty materiał, który odkłada się wokół sztyletu nicienia pochodzi z gruczołów amfidalnych pasożyta lub jego zewnętrznych brodawek wargowych [2].

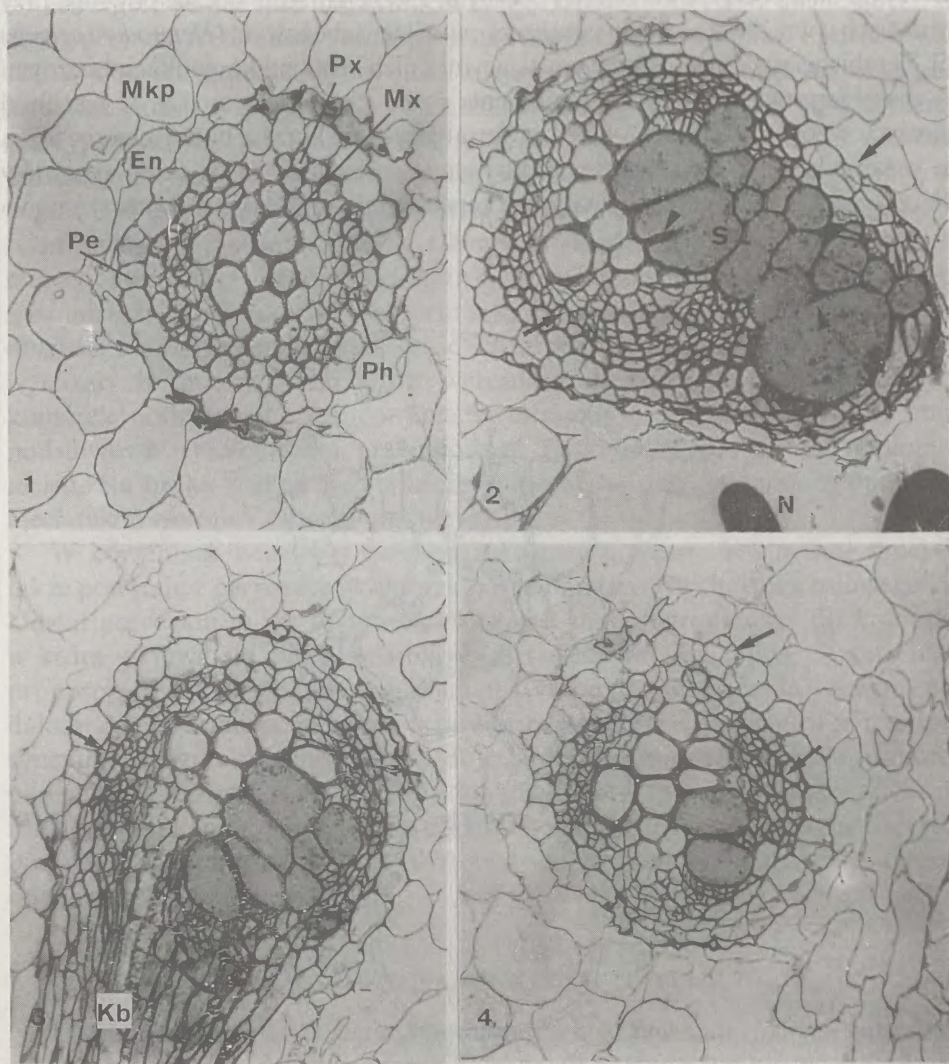
#### UDZIAŁ TKANEK KORZENI W STRUKTURZE SYNCYTIÓW

Syncytia formują się w wyniku dezintegracji odcinków ścian i fuzji protoplastów kolejnych przylegających do siebie komórek [9]. Degradacja ścian komórkowych, poprzedzająca łączenie się protoplastów, następuje w polach jamkowych. Przerwy w ciągłości ścian komórek włączanych do syncytium tworzą się pod wpływem enzymów rośliny — gospodarza [9]. Nie są wynikiem mechanicznego oddziaływania pasożyta. Poczynając od komórki, do której pasożyt wprowadza swoją wydzielinę, syncytia rozprzestrzeniają się w kierunku tkanek waskularnych korzenia, a jednocześnie wzdłuż jego osi. Powstają z komórek perycyklu i waskularnej parenchymy (Tabl. I, fot. 2-4 i rys. 3), a także kambium, prokambium i floemu.

W odcinkach korzeni, w których znajdują się nicienie i powstają syncytia, następuje stymulacja podziałów komórek walca osiowego (Tabl. I, fot. 2-4 i rys.



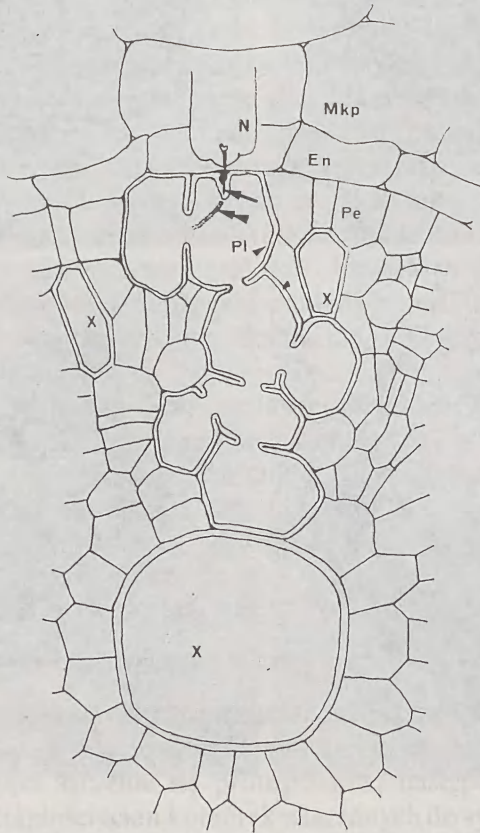
## TABLICA I

Zmiany w tkankach korzenia rzepiku porażonego mątwikiem burakowym (*Heterodera schachtii*)

Fot. 1. Przekrój poprzeczny przez korzeń rośliny kontrolnej. Mkp — miękisz kory pierwotnej, En — endoderma, Pe — perycykl, Ph — floem, Px — naczynie protoksylemu, Mx — naczynie metaksylemu. Pow.  $\times 312$

Fot. 2-4. Przekroje poprzeczne przez korzeń wzdłuż odcinka, w którym rozprzestrzeniła się syncytium. Po 14 dniach po zakażeniu. Pow.  $\times 312$   
 Fot. 2 Na wysokości miejsca, z którego nicienie (N) pobiera pokarm syncytium (S) składa się z komórek perycyklu oraz komórek parenchymatycznych przyległych i oddalonych od naczyń. Budujące je powiększone komórki są wypełnione gęstą cytoplazmą, słabo zwakuolizowane. Zawarte w syncytium fragmenty rozpuszczonych ścian komórkowych oznaczono główkami strzałek. Przy syncytium układ komórek perycyklu i komórek parenchymatycznych walca osiowego wskazuje, że podlegają one podziałom (strzałki)  
 Fot. 3. Poniżej głowy nicienia 7-komórkowe syncytium pozostaje w kontakcie z naczyniami rośliny-gospodarza. W polach floemowych komórki parenchymatyczne dzielą się (strzałki). Kb — korzeń boczny  
 Fot. 4. Zakończenie syncytium stanowią dwie powiększone komórki parenchymatyczne. Obydwie przylegają do naczyń. W polach floemowych i w perycyklu komórki podlegają podziałom (strzałki)

3). Podziały komórek parenchymatycznych zawartych w walcu osiowym dostarczają materiału do rozbudowy syncytiów [6]. Dzielące się komórki perycyklu dają początek korzeniom bocznym. Liczne korzenie boczne powstają przy syncytiach u wrażliwej pszenicy porażonej mątwikiem zbożowym (*Heterodera avenae*) [5]. Zgrubienia na korzeniach z wyrastającymi z nich krótkimi korzonkami bocznymi są charakterystycznym objawem zakażenia roślin tym nicieniem [12]. U wrażliwej gorczyicy syncytia „wchodzą” w obszar formujących się korzeni bocznych i rozwijają się w kontakcie z ich tkankami waskularnymi. Ze względu na to, że do syncytiów włączane są komórki parenchymatyczne bezpośrednio przylegające do naczyń nowo



Rys. 3. Schemat przekroju poprzecznego przez wałek osiowy korzenia pszenicy z syncytem formującym się pod wpływem mątwika zbożowego

Nicień (N) jest ułożony w miększu korowym (Mkp), równoległe do osi korzenia. Głowę ma zanurzoną w komórce endodermi (En). Jego sztylet (strzałka) tkwi w komórce perycyklu (Pe). Miejsce perforacji uszczelnia wydzielina nicienia, którą zaznaczono czarnym kolorem. Syncytium jest zbudowane z komórek perycyklu oraz komórek parenchymatycznych przyległych do naczyń (X) i oddalonych od ich ścian. Komórki — składniki syncytium są powiększone. Fragmenty ścian komórkowych zachowane w syncytem i sztylet nicienia otacza plazmolema (Pl). Tubularną strukturę utworzoną z wydzieliny nicienia ułatwiająca mu pobieranie z protoplastu syncytium pokarmu oznaczono podwójną główką strzałki

powstałych korzeni mające na ścianach wyrostki transferowe uważa się, że korzenie boczne stanowią podstawę dla zwiększenia wydajności syncytium [4].

Szczegółowe badania nad składem komórkowym syncytiów formujących się pod wpływem *Heterodera schachtii* przeprowadzono na rzepaku i gorczycy [4, 10]. W obu przypadkach syncytia są inicjowane w perycyklu i przez włączanie komórek parenchymatycznych walca osiowego rozprzestrzeniają się w korzeniu centrypetalnie aż po ściany naczyń. Jednocześnie, w oparciu o komórki parenchymatyczne walca osiowego przyległe i oddalone od naczyń, rozwijają się w górę i w dół wzdłuż korzenia. Końcowe odcinki syncytiów rozwijają się od ścian naczyń w kierunku floemu. Głównym składnikiem syncytiów z korzeni rzepaku i wrażliwej gorczycy są komórki parenchymatyczne położone w bezpośrednim sąsiedztwie naczyń. Komórki te są wbudowywane do syncytiów na całej długości i stanowią największą część ich objętości. Badania ultrastrukturalne wykazały, że zmiany, jakim bardzo wcześnie podlegają protoplast i ściany tych komórek podczas ich różnicowania w elementy składowe syncytiów, mają podstawowe znaczenie dla prawidłowego funkcjonowania układu rośliny—nicień. Na braku reakcji tych właśnie komórek na działanie nicieni opiera się mechanizm obronny odpornej gorczycy [4].

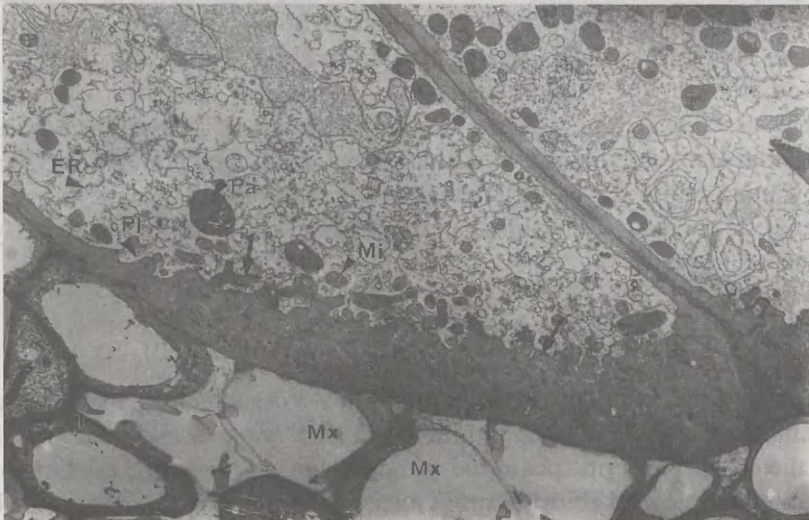
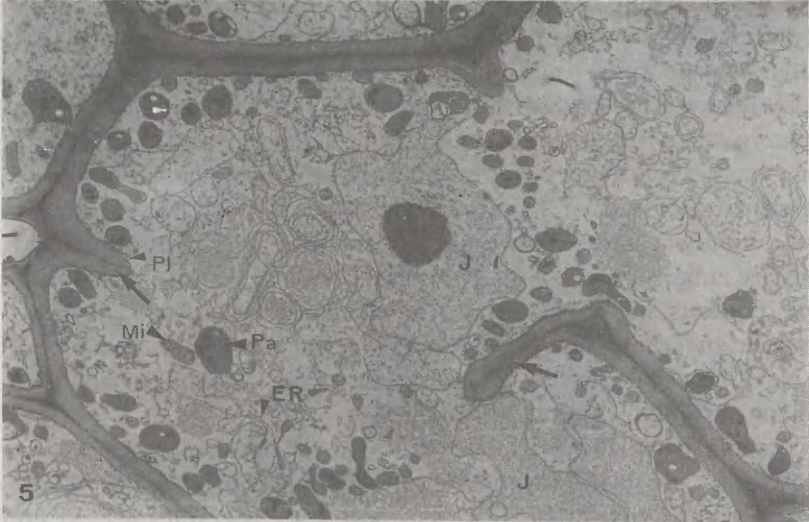
W korzeniach wrażliwej pszenicy zakażonych *Heterodera avenae* syncytia także powstają z perycyklu i komórek parenchymatycznych walca osiowego [6]. Udział perycyklu w ich budowie zawsze jest mały, ograniczony do komórki, w którą wkłuwają się nicienie i najbliższych sąsiednich. Zmieniają się natomiast proporcje, w jakich komórki parenchymatyczne przylegające do naczyń i oddalone od ich ścian uczestniczą w budowie syncytiów. W strukturze młodych syncytiów usytuowanych w strefie dojrzałości korzeni, oba rodzaje komórek parenchymatycznych mają prawie jednakowy udział. Syncytia starsze, ze strefy różnicowania, mimo że na całej długości mają kontakt z naczyniami, rozbudowują się przede wszystkim w oparciu o komórki parenchymatyczne oddalone od naczyń.

#### ULTRASTRUKTURA SYNCYTIÓW (TABLICA II)

Ultrastrukturę syncytiów funkcjonujących w korzeniach różnych gatunków roślin analizowano przede wszystkim w środkowym odcinku, na wysokości głowy nicienia. Na tym poziomie syncytia są rozległymi, pozbawionymi wewnętrznych przegród zbiornikami. Otacza je ściana, która z czasem grubieje. W wyniku odkładania się w niej polisacharydów dochodzi do destrukcji plazmodesm [7]. Przy naczyniach, od strony protoplastu, na ścianie syncytiów tworzą się wyrostki typowe dla komórek transferowych (Tabl. II, fot. 6). Wyrostki mogą powstawać także przy rurkach sitowych. Są one zbudowane z substancji podstawowej i fibrylli celulozy. Nie podlegają drewnieniu. Na ich powierzchni, a także na powierzchni zachowanych w syncytiach fragmentów ścian włączonych do nich komórek jest zachowana ciągłość plazmolemy (Tabl.

## TABLICA II

Ultrastruktura syncytium z korzenia rzodkiewnika porażonego mątwikiem burakowym.  
Na wysokości miejsca, z którego larwa trzeciego stadium (samica) pobiera pokarm.  
Po 14 dniach po zakażeniu



Fot. 5. W cytoplazmie syncytium są zawarte liczne mitochondria (Mi), plastydy (Pa) i cysterny granularnego endoplazmatycznego retikulum (ER). Jądra (J) mają nieregularny kształt. Krawędzie wewnętrznych ścian syncytium (strzałka) są łagodnie zaokrąglone, otoczone plazmolemą (PI). Pow. x3800

Fot. 6. Przy naczyniach (Mx) na ścianie syncytium znajdują się rozgałęzione wyrostki transferowe (strzałki). Na ich powierzchni jest zachowana ciągłość plazmolemy (PI). Mi — mitochondrium, Pa — plastyd, ER — endoplazmatyczne retikulum. Pow. x3800

II, fot. 5, 6). Formowanie się rozgałęzionych wyrostków oraz ich lokalizacja świadczą o specjalizacji syncytium w kierunku szybkiego pobierania roztworów z tkanek waskularnych korzenia. W miejscach występowania wyrostków wielokrotnie wzrasta powierzchnia plazmolemy, a tym samym powiększa się również stosunek powierzchni syncytium do jego objętości. Sprzyja to intensyfikacji krótkodystansowego transportu roztworów z apoplastu do wnętrza syncytium, skąd następnie są one pobierane przez nicienia.

U wrażliwych roślin syncytia są wypełnione cytoplazmą, słabo zwakuolizowane (Tabl. II, fot. 5, 6). Początkowo występują w nich liczne małe wakuole, które z czasem zmniejszają się. W rozwijających się syncytiach wzrasta ilość organelli. Powiększa się ilość wolnych rybosomów i polirybosomów. Następuje proliferacja siateczki śródplazmatycznej. Charakterystyczne, że u wrażliwych roślin występuje ER agranularne [13]. W cytoplazmie liczne są także mitochondria, aparaty Golgiego oraz plastydy z ziarnami skrobi. Jądra i jąderka zawarte w syncytiach powiększają się. Z czasem przyjmują nieregularny, ameboidalny kształt. Badania autoradiograficzne wykazały, że odbywa się w nich synteza DNA i RNA [1]. Proces ten rozpoczyna się przed lub w trakcie włączania komórek do syncytium. Nie zaobserwowano w syncytiach jąder dzielących się. Blisko sztyletu nicienia cytoplazma syncytium jest rozrzedzona i poza nielicznymi rybosomami, polirybosomami i strukturami błonowymi lub cysternami agranularnego ER nie zawiera organelli. W strefie rozrzedzonej cytoplazmy zaobserwowano tubularne struktury (ang. feeding tube). Struktury te powstają z zestalonej wydzieliny pasożyta i stanowią system drenażowy, poprzez który do jego aparatu gębowego napływa pokarm [3]. W transporcie substancji odżywczych do wnętrza tubul uczestniczy agranularne ER [11].

Końcowe odcinki syncytiów funkcjonujących w korzeniach wrażliwych roślin są zwykle zbudowane z komórek parenchymatycznych walca osiowego przylegających do naczyń. U rzepaku porażonego *Heterodera schachtii* ustalono sekwencję zmian, jakim podlegają te komórki podczas ich różnicowania w elementy składowe syncytium [10]. Okazało się, że funkcjonują one jako komórki transferowe jeszcze przed powstaniem przerw w ciągłości ich ścian. Początkowo w komórkach tych wzrasta gęstość cytoplazmy. Zwiększa się w nich ilość rybosomów, powiększa się jądro i następuje akumulacja granularnego ER, co świadczy o intensywnej syntezie białek. W cytoplazmie pojawiają się liczne tubularne struktury. W końcowym etapie różnicowania powiększają się rozmiary komórek. Jądra przyjmują ameboidalny kształt. W cytoplazmie zwiększa się ilość tubul, które prawdopodobnie uczestniczą w procesach transportu wewnątrz syncytium, a także cystern i pęcherzyków agranularnego ER oraz mitochondriów i plastydów. Przy udziale pęcherzyków granularnego ER, na ścianach komórek powstają wyrostki transferowe. Dopiero po tych zmianach następuje rozpuszczenie ściany komórkowej i wbudowanie protoplastu komórki do syncytium.

## MECHANIZM FUNKCJONOWANIA SYNCYTIÓW

Zmiany zachodzące w ultrastrukturze i metabolizmie komórek włączanych do syncytium są wynikiem reakcji rośliny na oddziaływanie nicienia [7]. Pasożyt odgrywa aktywną rolę w początkowym stadium powstawania syncytium. Jego udział w formowaniu syncytium polega na wprowadzeniu do komórek rośliny wydzieliny o specyficznym składzie oraz na wycofywaniu z syncytium roztworów. Oddziaływaniu substancji wprowadzanych przez nicienia przypisuje się powiększanie rozmiarów komórek włączanych do syncytium i powstanie przerw w ciągłości ich ścian, a za przyczynę powstania wyrostków transferowych na ścianie syncytium, powiększenia jąder, wzrostu gęstości cytoplazmy i redukcji wakuoli, a więc w sumie intensyfikacji przemian metabolicznych w syncytiach uważa się powstanie układu źródło — biorca [8].

Jones [7] przyjmuje, że w skład wydzieliny nicienia wchodzi substancje o działaniu regulacyjnym, naruszające równowagę szlaków metabolicznych rośliny. Efektem zmiany równowagi szlaków metabolicznych wg tego autora mogłoby być zwiększenie plastyczności ścian pozwalające na powiększenie rozmiarów komórek, wzrost produkcji regulatorów wzrostu w komórkach rośliny lub intensywne wydzielanie polisacharydaz w plazmodesmach, prowadzące do degradacji ścian komórkowych. Z kolei wycofywanie przez pasożyta substancji pokarmowych z syncytium stymuluje jego szlaki metaboliczne do uzupełnienia brakujących produktów przemiany materii, a jednocześnie zapoczątkowanie i długotrwałe podtrzymywanie przez nicienia przepływu roztworów przez syncytium jest bodźcem do powstawania wyrostków charakterystycznych dla komórek transferowych.

## LITERATURA

1. Endo B. Y. — *Synthesis of nucleic acids at infection sites of soybean roots parasited by Heterodera glycines*. Phytopathology 61: 395-399, 1971.
2. Endo B. Y. — *Feeding plug formation in soybean roots infested with the soybean cyst nematode*. Phytopathology 68: 1022-1031, 1978.
3. Endo B. Y. — *Ultrastructure of initial responses of susceptible and resistant soybean roots to infection by Heterodera glycines*. Revue Nematol. 14: 73-94, 1991.
4. Golinowski W., Magnusson C. — *Tissue response induced by Heterodera schachtii (Nematoda) in susceptible and resistant white mustard cultivars*. Can. J. Bot. 69: 53-62, 1991.
5. Grymaszewska G., Golinowski W. — *Changes in the structure of wheat (Triticum aestivum L.) roots in varieties susceptible and resistant to infestation by Heterodera avenae Woll.* Acta Soc. Bot. Poloniae 56: 381-389, 1987.
6. Grymaszewska G., Golinowski W. — *Structure of syncytia induced by Heterodera avenae Woll. in roots of susceptible and resistant wheat (Triticum aestivum L.)*. J. Phytopathol. 133: 307-309, 1991.
7. Jones M. G. K. — *Host cell responses to endoparasitic nematode attack: structure and function of giant cells and syncytia*. Ann. appl. Biol. 97: 353-372, 1981.
8. Jones M. G. K., Dropkin V. H. — *Cellular alterations induced in soybean roots by three endoparasitic nematodes*. Physiol. Plant Pathol. 5: 119-124, 1975.

9. Jones M. G. K., Dropkin V. H. — *Scanning electron microscopy of syncytial transfer cells induced in roots by cyst — nematodes*. *Physiol. Plant Pathol.* 7: 259-263, 1975.
10. Magnusson C., Golinowski W. — *Tissue composition and ultrastructure of spreading parts of the syncytium induced by *Heterodera schachtii* (Nematoda) in rape*. *Can. J. Bot.* 69: 44-52, 1991.
11. Rumpfenhorst H. J. — *Intracellular feeding tubes associated with sedentary plant parasitic nematodes*. *Nematologica* 30: 77-85, 1984.
12. Wilski A. — *Mątwik zbożowy *Heterodera avenae* Woll. (1924)*. PAN, Komitet Ochrony Roślin, 1977.
13. Wyss U., Stender C., Lehmann H. — *Ultrastructure of feeding sites of the cyst nematode *Heterodera schachtii* Schmidt in roots of susceptible and resistant *Raphanus sativus* L. var. *oleiformis* Pers. cultivars*. *Physiol. Plant Pathol.* 25: 21-37, 1984.
14. Wyss U., Zunke U. — *Observations on the behaviour of second stage juveniles of *Heterodera schachtii* inside host roots*. *Revue Neumatol.* 9: 153-165, 1986.





WŁADYSŁAW GOLINOWSKI  
BARBARA ŁOTOCKA

Katedra Botaniki  
SGGW-Wydział Rolniczy  
Warszawa

## CHARAKTERYSTYKA UKŁADU SYMBIOTYCZNEGO ROŚLINY MOTYLKOWATE — RIZOBIA

Symbioza roślin motylkowatych z bakteriami wiążącymi azot (*Rhizobium* i *Bradyrhizobium*) jest od wielu lat szczegółowo badana na świecie. Można zatem postawić pytanie, dlaczego w te właśnie badania angażuje się tak liczną rzeszę ludzi i ogromne środki finansowe? Powodów jest kilka:

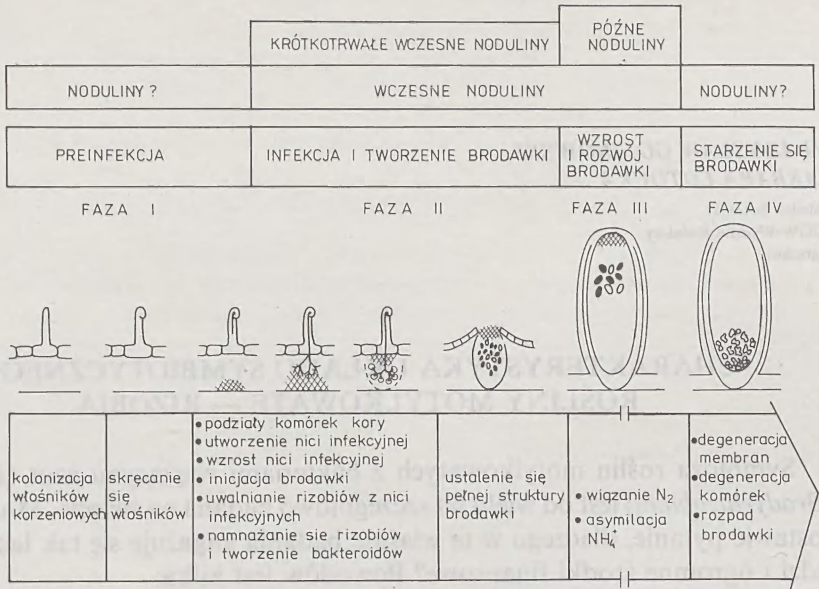
— wśród roślin motylkowatych jest wiele ważnych roślin uprawnych, których plonowanie zależy od prawidłowo przebiegającej symbiozy;

— zastosowanie w płodozmianie roślin motylkowatych, dzięki symbiozie częściowo samowystarczalnych pod względem zapotrzebowania na azot, pozwala zmniejszyć nawożenie azotowe, co ma duże znaczenie ekonomiczne i ekologiczne;

— niewykluczone, że możliwe jest stworzenie analogicznych układów symbiotycznych z innymi roślinami, np. kukurydzą. Ażeby jednak inżynierowie genetycy mogli skonstruować taki hipotetyczny układ, konieczne jest poznanie już istniejącego.

Rozpoznanie obecności symbionta i rozpoczęcie tworzenia brodawki korzeniowej następuje w strefie włośnikowej korzenia rośliny-gospodarza [2, 6]. Pierwszym etapem rozwoju brodawki jest preinfekcja (rys. 1). W tym czasie następuje pomiędzy rośliną i bakterią wymiana bodźców (prawdopodobnie o charakterze chemicznym), które stanowią „sygnał spustowy”, indukujący geny odpowiedzialne za symbiozę. *Rizobia* kolonizują włośniki korzeniowe — przyczepiają się do zewnętrznej powierzchni ich ściany komórkowej. W odpowiedzi na obecność przyczepionych bakterii następuje taka deformacja rosnącego włośnika, że dochodzi do utworzenia specjalnego zagłębienia w ścianie komórkowej, które jest miejscem lokalnego rozpuszczenia tej ściany [1] i przeniknięcia bakterii do włośnika.

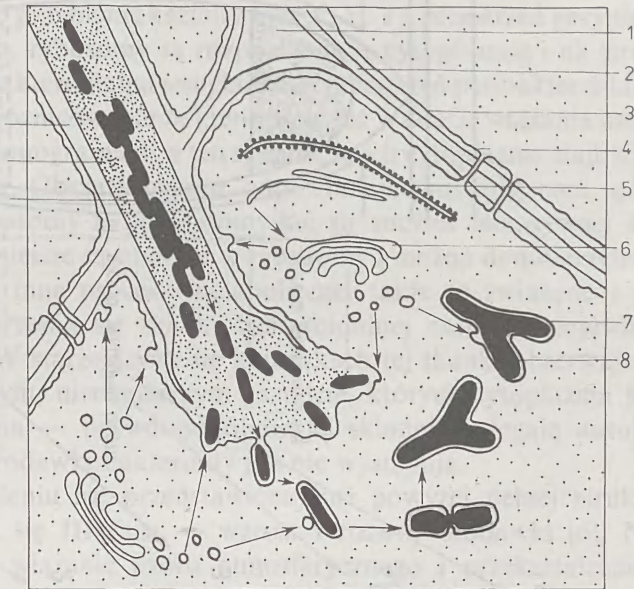
Równocześnie z procesem infekowania włośnika, komórki kory pierwotnej korzenia, pobudzone przez sygnał od mikrosymbionta, zaczynają dzielić się, przygotowując w ten sposób centrum merystematyczne, stanowiące zawiązek brodawki [6].



Rys. 1. Schemat rozwoju brodawek cylindrycznych na przykładzie grochu (wg [2], zmienione)

Wraz z wniknięciem bakterii do włosnika rozpoczyna się druga faza rozwoju — infekcja i tworzenie brodawki [2, 6]. Infekowanie włosnika nie polega na bezpośrednim wtargnięciu rizobów do cytoplazmy gospodarza. Pozostają one zamknięte wewnątrz tzw. nici infekcyjnej, biorącej swój początek w skręconym włosniku. Nić infekcyjna jest wytworem komórki rośliny i bardzo przypomina budową ścianę komórkową. Ma kształt rurkowaty, jest wydłużana przez roślinę — mówi się, że „rośnie”. Wzrost ten jest skierowany z włosnika do komórek centrum merystematycznego, powstałego w korze korzenia. Tam nić infekcyjna rozgałęzia się, wrasta do niektórych komórek merystemu, a namnożone w nici rizobia uwalniane są do cytoplazmy (rys. 2). Bakterie wychodzące z nici zamykane są wewnątrz pęcherzyka pochodzącego z plazmolemy komórki gospodarza i wewnątrz tego pęcherzyka przekształcają się w specyficzną formę rozwojową — bakteroidy. Bakteroidy różnią się od wolnożyjących (także w nici infekcyjnej!) rizobów m.in. wielkością i kształtem, a przede wszystkim właściwościami metabolicznymi. Jedynie bakteroidy zdolne są do wiązania azotu atmosferycznego. Wokół nici infekcyjnej w cytoplazmie gospodarza na rysunku 2 widoczne są również diktiosomy i endoplazmatyczne retikulum. Struktury te biorą udział w budowie nici, a także w tworzeniu membrany peribakteroidalnej — „pęcherzyka”, w którym zamknięty jest bakteroid.

Równocześnie z zainfekowaniem pierwszych komórek nie ustaje bynajmniej aktywność podziałowa w zawiązku brodawki. Stopniowo tworzy się w nim

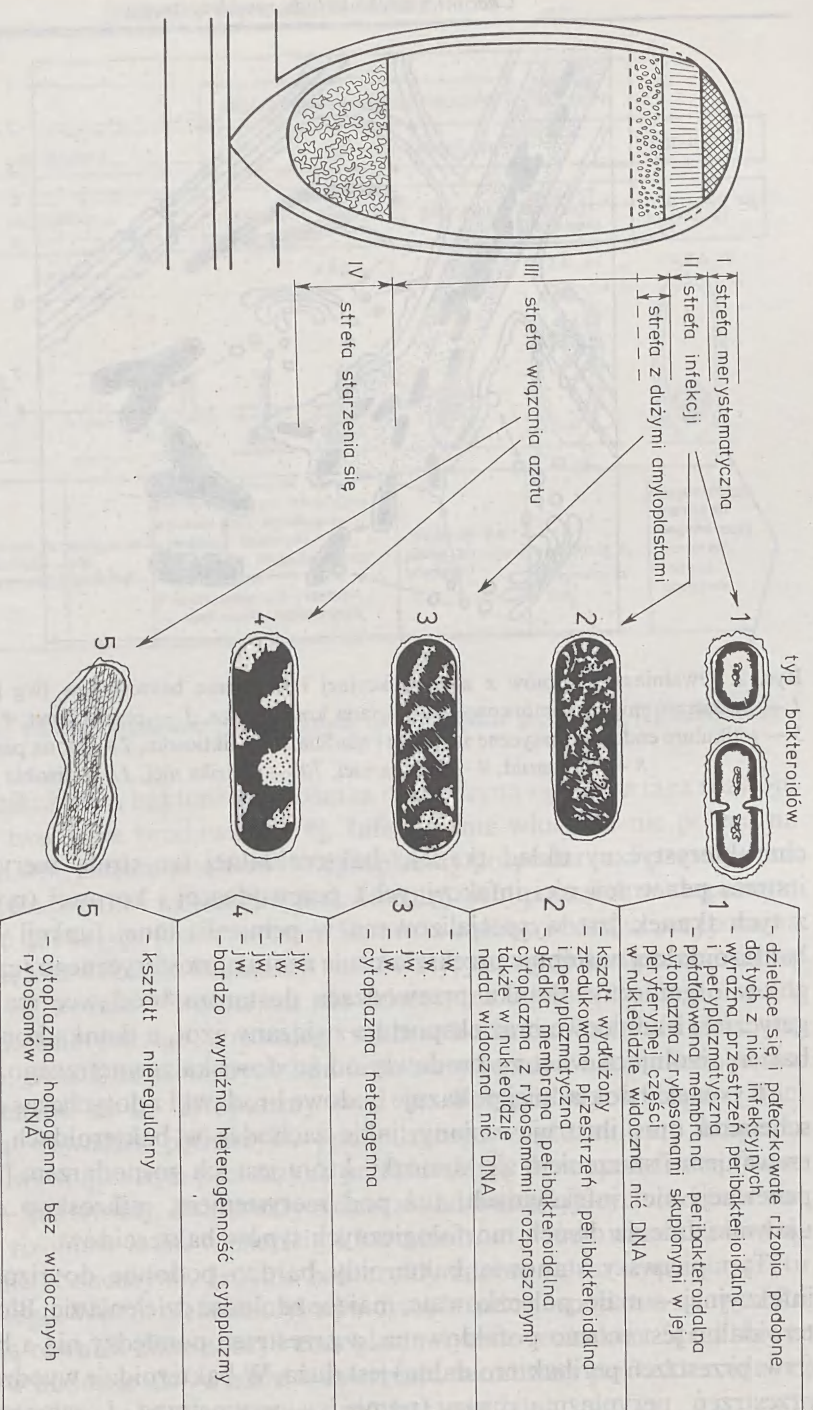


Rys. 2. Uwalnianie rizobiów z nici infekcyjnej i tworzenie bakteroidów (wg [ ], zmienione).  
 1 — przestrzeń międzykomórkowa, 2 — ściana komórkowa, 3 — plazmolema, 4 — cytoplazma,  
 5 — retikulum endoplazmatyczne szorstkie i gładkie, 6 — diktiosom, 7 — błona peribakteroidalna,  
 8 — bakteroid, 9 — ściana nici, 10 — matriks nici, 11 — rizobia

charakterystyczny układ tkanek: bakteroidalnej (ze strefą merystematyczną i strefą penetracji nici infekcyjnych), przewodzącej i korowej (rys. 1). Każda z tych tkanek jest wyspecjalizowana w pełnieniu innej funkcji — w tkance bakteroidalnej następuje przekształcenie azotu atmosferycznego (cząsteczkowego) w organiczny, tkanka przewodząca dostarcza brodawce materiały energetyczne i budulcowe oraz eksportuje związany azot, a tkanka korowa stwarza barierę, izolującą wewnątrz brodawki od środowiska zewnętrznego.

Rysunek 3 dokładniej pokazuje budowę brodawki z dotychczas omawianego schematu oraz ilustruje zmiany, jakie zachodzą w bakteroidach wraz z dojrzewaniem i starzeniem się komórki, która jest ich gospodarzem [9]. W strefie penetracji nici infekcyjnych, tuż pod merystemem, mikroskop elektronowy ujawnił istnienie dwóch morfologicznych typów bakteroidów.

Typ pierwszy stanowią bakteroidy bardzo podobne do rizobiów z nici infekcyjnej — małe, pałeczkowate, mające zdolność dzielenia się. Błona peribakteroidalna jest mocno pofałdowana, a przestrzeń pomiędzy nią a bakteroidem (tzw. przestrzeń peribakteroidalna) jest duża. W bakteroidzie wyodrębniona jest przestrzeń peryplazmatyczna (pomiędzy wewnętrzną i zewnętrzną błoną otoczką), rybosomy skupione są w zewnętrznej warstwie cytoplazmy, widoczny jest nukleoid z nicią DNA. W starszych komórkach strefy penetracji nici infekcyjnych dojrzewające bakteroidy są wyraźnie większe od poprzednich



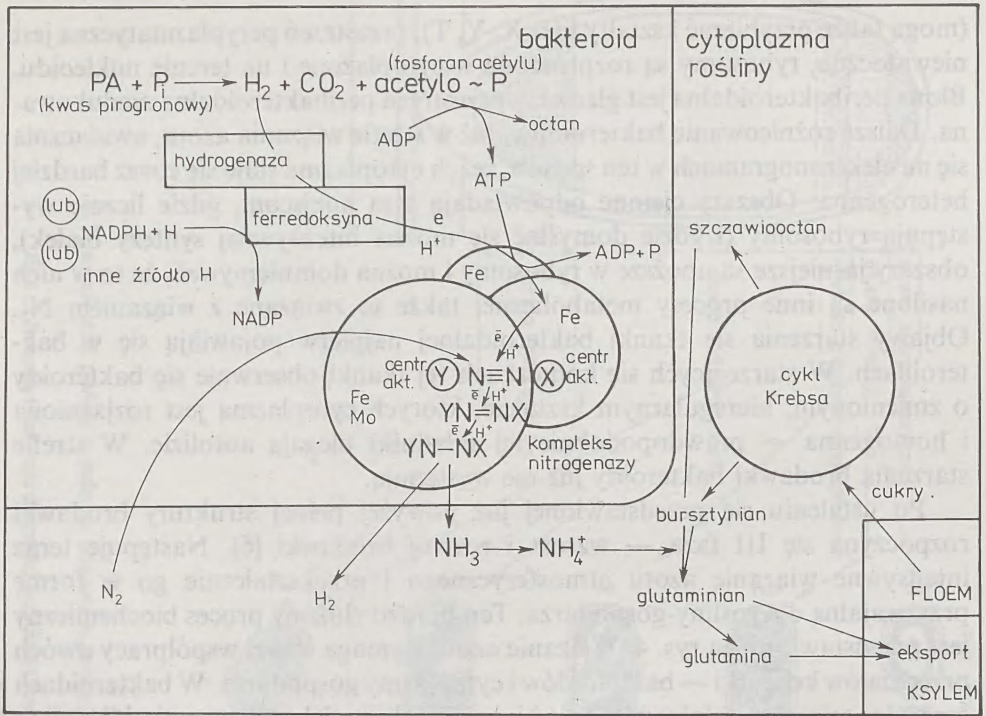
na montaż podpis w jednym wierszu w pionie

Rys. 3. Schemat rozwoju dojrzalej brodawki korzeniowej lucerny oraz rozwoju bakteroidów (wg [9], zmienione)

(mogą także przybierać kształty liter X, Y, T), przestrzeń peryplazmatyczna jest niewidoczna, rybosomy są rozproszone w cytoplazmie i na terenie nukleoidu. Błona peribakteroidalna jest gładka, a przestrzeń peribakteroidalna zredukowana. Dalsze różnicowanie bakteroidów, już w strefie wiązania azotu, uwidacznia się na elektronogramach w ten sposób, że ich cytoplazma staje się coraz bardziej heterogenna. Obszary ciemne odpowiadają tym miejscom, gdzie licznie występują rybosomy (i gdzie domyślać się można intensywnej syntezy białek), obszary jaśniejsze są uboższe w rybosomy i można domniemywać, że to w nich nasilone są inne procesy metaboliczne, także te związane z wiązaniem  $N_2$ . Objawy starzenia się tkanki bakteroidalnej najpierw pojawiają się w bakteroidach. W starzejących się komórkach tej tkanki obserwuje się bakteroidy o zmienionym, nieregularnym kształcie, których cytoplazma jest rozjaśniona i homogenna — prawdopodobnie jej składniki ulegają autolizie. W strefie starzenia brodawki bakteroidy już nie występują.

Po ustaleniu się przedstawionej już powyżej pełnej struktury brodawki rozpoczyna się III faza — wzrost i rozwój brodawki [6]. Następuje teraz intensywne wiązanie azotu atmosferycznego i przekształcenie go w formę przyswajalną dla rośliny-gospodarza. Ten bardzo złożony proces biochemiczny jest przedstawiony na rys. 4. Wiązanie azotu wymaga ścisłej współpracy dwóch przedziałów komórki — bakteroidów i cytoplazmy gospodarza. W bakteroidach centralne miejsce w szlaku wiązania  $N_2$  zajmuje kompleks nitrogenazy [4]. Jest to enzym zbudowany z trzech podjednostek białkowych. Dwie mniejsze mają jako koenzym żelazo, większa — żelazo i molibden.

Do wiązania  $N_2$  potrzebne są między innymi: azot cząsteczkowy, wodór i energia. Azot cząsteczkowy dyfunduje z powietrza i jest rozpuszczony w cytoplazmie podstawowej bakteroidu. Wodór może pochodzić z różnych źródeł, np. z reakcji dekarboksylacji kwasu pirogronowego lub utlenienia  $NADPH + H^+$ . Jest on dostarczany do nitrogenazy za pośrednictwem przenośników: hydrogenazy i ferredoksyny. W centrum aktywnym Fe-proteiny nitrogenazy przy udziale ATP niezidentyfikowany związek X ulega aktywacji oraz połączeniu z protonem ( $H^+$ ). Analogiczny proces ma miejsce na Fe-Mo-proteinie, z tym że tutaj aktywacji ulega inny niezidentyfikowany związek Y. Następnie zachodzi dwuetapowa redukcja  $N_2$  z udziałem związków HX i HY, w trakcie której rozrywane jest potrójne wiązanie między atomami azotu i jednocześnie wodór przenoszony jest ze związków X i Y na azot. W efekcie powstaje cząteczka  $NH_3$ , uwadniana w cytoplazmie do  $NH_4^+$ . Jony te przenikają do cytoplazmy gospodarza, tam (mówiąc w ogromnym skrócie) podłączane są do szkieletów węglowych, pochodzących z puli cukrów dostarczanych via floem z procesu fotosyntezy. W zależności od typu brodawki powstają amidy (kwas glutaminowy, glutamina) lub ureidy (kwas alantoinowy, alantoina), które są formą transportową związanego  $N_2$  i poprzez ksylem (mimo, że są to związki organiczne) eksportowane są z brodawki do innych części rośliny.

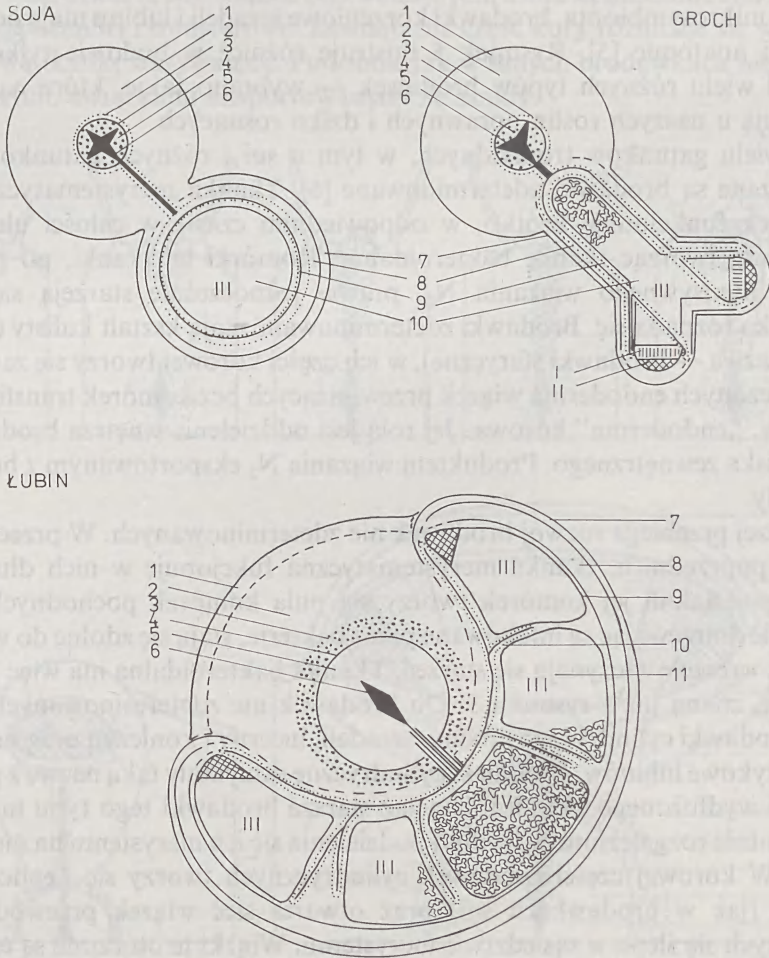


Rys. 4. Schemat wiązania azotu atmosferycznego w układzie symbiotycznym rizobia — rośliny motylkowata

Z symbiotycznym wiązaniem  $N_2$  kojarzy się termin leghemoglobina. Białko to, bardzo podobne do hemoglobiny krwi nie ma bezpośredniego związku z przedstawionym szlakiem metabolicznym, jest natomiast niezbędne do wytworzenia w cytoplazmie komórek tkanki bakteroidalnej znacznie obniżonego stężenia tlenu. Tylko w takich warunkach nitrogenaza jest aktywna. Podkreślić należy, że eksport związanego  $N_2$  odbywa się w ciągu prawie całego okresu istnienia brodawki i wymaga obecności żywych, funkcjonujących bakteroidów.

Powracając do schematu rozwoju brodawki korzeniowej (rys. 1), należy jeszcze scharakteryzować krótko ostatnią, czwartą fazę — starzenie się brodawki [2, 6]. Objawy starzenia pojawiają się najwcześniej w najstarszych partiach tkanki bakteroidalnej i stopniowo obejmują młodsze. Proces starzenia polega na degeneracji błon otaczających bakteroidy, rozkładzie samych bakteroidów i innych składników komórki, a wreszcie — rozpadzie brodawki. Makroskopowo starzenie się brodawki związane jest ze zmianą zabarwienia tkanki bakteroidalnej — zawarta w niej różowa leghemoglobina jest degradowana do zielonej bilirubiny. W omawianym schemacie pojawia się tajemnicze słowo: noduliny. Są to białka roślinne specyficzne dla brodawki korzeniowej [2]. Specyficzne, to znaczy nie występujące w innych organach podczas całej ontogenezy rośliny. Białka te są przejawem ekspresji odpowiednich genów,

ulegających transkrypcji tylko w brodawkach. Jedną z nodulin jest leghemoglobina, inne są składnikami membrany peribakteroidalnej lub enzymami związanymi z wbudowaniem  $\text{NH}_4^+$  do związków organicznych. Wiele nodulin pozostaje wciąż związkami o nieustalonej budowie i roli.



Rys. 5. Porównanie budowy anatomicznej brodawek sferycznych, cylindrycznych i kołnierzykowych. Soja i groch: 1 — epiblema, 2 — mięszk kory pierwotnej, 3 — endoderma, 4 — perycykl, 5 — floem pierwotny, 6 — ksylem pierwotny, 7 — kora brodawki, 8 — „endoderma” korowa, 9 — wiązka przewodząca, 10 — tkanka bakteroidalna. Łubin: 1 — egzoderma, 2 — mięszk kory pierwotnej, 3 — floem wtórny, 4 — kambium, 5 — ksylem wtórny, 6 — ksylem pierwotny, 7 — tkanka okrywająca brodawki, 8 — kora zewnętrzna, 9 — kora wewnętrzna, 10 — wiązka przewodząca z endoderma, 11 — tkanka bakteroidalna. I — merystem, II — strefa penetracji nici infekcyjnej, III — strefa wiązania  $\text{N}_2$ , IV — strefa degradacji

Dotychczas omawiane schematy bazowały na brodawkach tylko jednego typu. Jednakże morfogeneza brodawek jest pod kontrolą genomu roślinnego, a ponieważ wiele różnych genomów (=wiele różnych gatunków spośród *Papilionaceae*) jest zdolne do tworzenia brodawek, ich cechy anatomiczne są zróżnicowane. Doskonałym przykładem są tutaj dwa układy: *Bradyrhizobium lupini* — seradela i *Bradyrhizobium lupini* — łubin, w których, mimo udziału tego samego mikrosymbionta, brodawki korzeniowe seradeli i łubinu mają odmienny kształt i anatomię [5]. Rysunek 5 ilustruje różnice w budowie tylko trzech spośród wielu różnych typów brodawek — wybrano takie, które najczęściej występują u naszych roślin uprawnych i dziko rosnących.

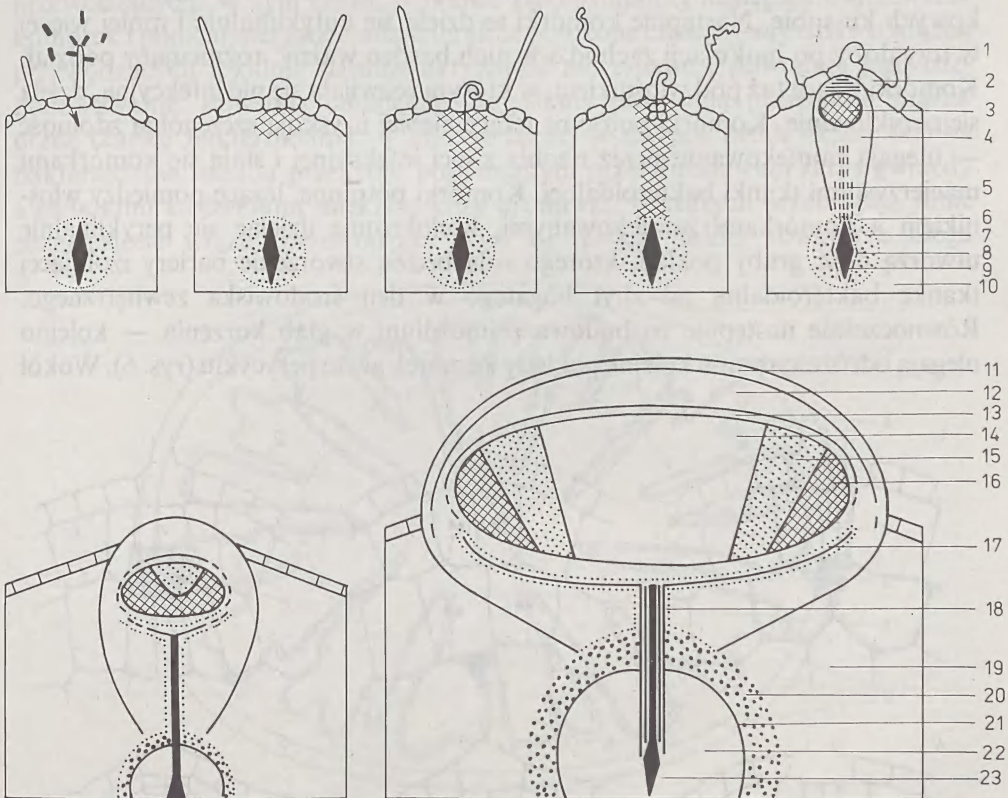
U wielu gatunków tropikalnych, w tym u soi i różnych gatunków fasoli wytwarzane są brodawki zdeterminowane [6]. Tkanka merystematyczna tych brodawek funkcjonuje krótko, w odpowiednim czasie w całości ulega różnicowaniu, tworząc tkankę bakteroidalną. Komórki tej tkanki, po przejściu okresu intensywnego wiązania  $N_2$ , prawie jednocześnie starzeją się i cała brodawka rozpada się. Brodawki zdeterminowane mają kształt kulisty (stąd ich druga nazwa — brodawki sferyczne), w ich części korowej tworzy się zamknięta sieć otoczonych endodermą wiązek przewodzących bez komórek transferowych oraz tzw. „endoderma” korowa. Jej rolą jest oddzielenie wnętrza brodawki od środowiska zewnętrznego. Produktem wiązania  $N_2$  eksportowanym z brodawki są ureidy.

Inaczej przebiega rozwój brodawek nie zdeterminowanych. W przeciwieństwie do poprzednich, tkanka merystematyczna funkcjonuje w nich długi czas. Dzięki podziałom jej komórek tworzy się pula komórek pochodnych, które następnie dojrzewając są infekowane przez bakterie, stają się zdolne do wiązania azotu, a wreszcie zaczynają się starzeć. Tkanka bakteroidalna ma więc budowę strefową, znaną już z rysunku 3. Do brodawek nie zdeterminowanych należą m.in. brodawki cylindryczne grochu, seradeli, lucerny i koniczyn oraz brodawki kołnierzykowe łubinów. Brodawki cylindryczne otrzymały taką nazwę z powodu swojego wydłużonego kształtu, chociaż starsze brodawki tego typu mogą być wielokrotnie rozgałęzione w wyniku podzielenia się ich merystemu na niezależne części. W korowej części brodawek cylindrycznych tworzy się „endoderma” korowa (jak w brodawkach soi) oraz otwarta sieć wiązek przewodzących, kończących się ślepo w sąsiedztwie merystemu. Wiązki te otoczone są endodermą i zawierają komórki transferowe, eksportowanym produktem asymilacji  $N_2$  są amidy.

Wyjątkowy typ brodawek kołnierzykowych wykształcił się u łubinów [3]. Dojrzała brodawka ma na przekroju poprzecznym (w stosunku do osi korzenia) kształt otaczającego korzeń półksiężyca. Taki kształt powstaje dlatego, że merystem brodawki bardzo wcześnie dzieli się na bocznie położone części (rys. 5, 6), których działalność doprowadza do obrastania korzenia. W brodawkach łubinu tkanka bakteroidalna ma także budowę strefową, lecz z istotną różnicą w porównaniu do brodawek cylindrycznych. Nie występuje tu strefa penetracji

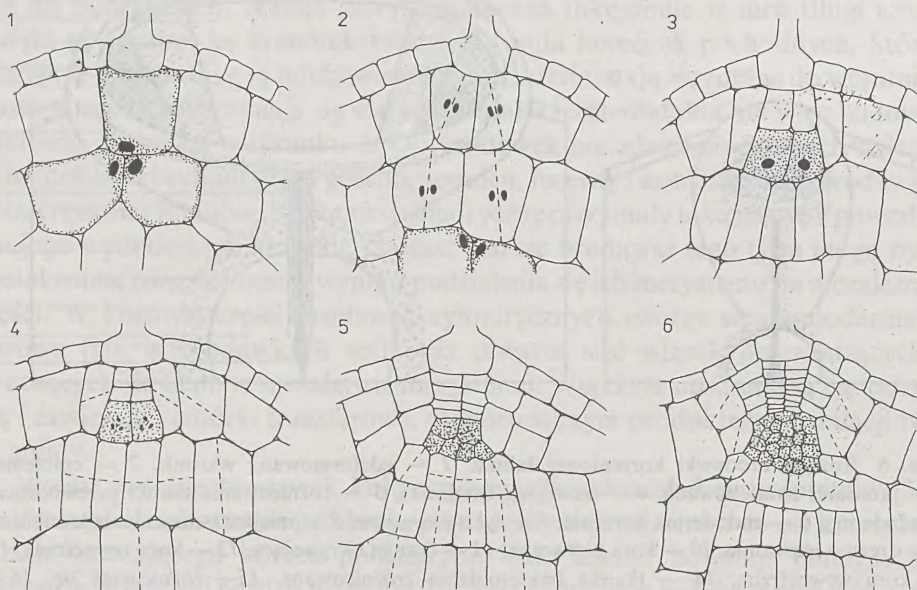


nici infekcyjnych, w której bakteroidy są uwalniane z nici do cytoplazmy gospodarza. U łubinów bakteroidy są obecne już w komórkach merystemu brodawki. Komórki te dzieląc się przekazują bakteroidy komórkom potomnym na podobnej zasadzie, jak plastydy, mitochondria i inne organelle. Kora brodawek łubinu jest gruba, zróżnicowana na dwie warstwy, zawiera silnie rozgałęzioną, otwartą sieć wiązek przewodzących, które są otoczone endodermą i zawierają komórki transferowe. Zewnętrzna część kory różnicuje się w kilkuwarstwową tkankę okrywającą. Podobnie jak w innych brodawkach niezdeteminowanych, związkami eksportowanymi są amidy.



Rys. 6. Rozwój brodawki korzeniowej łubinu. 1 — zdeformowany włosnik, 2 — epiblema, 3 — komórki zainfekowane, 4 — zawiązek brodawki, 5 — różnicowanie tkanki przewodzącej i endodermy, 6 — endoderma korzenia, 7 — łyko pierwotne, 8 — miejsce tworzenia kambium, 9 — drewno pierwotne, 10 — kora pierwotna, 11 — tkanka okrywająca, 12 — kora zewnętrzna, 13 — kora wewnętrzna, 14 — tkanka bakteroidalna zróżnicowana, 15 — różnicująca się, 16 — merystematyczna, 17 — wiązka przewodząca otoczona endodermą, 18 — ślad przewodzący, 19 — kora pierwotna korzenia, 20 — łyko wtórne, 21 — kambium, 22 — drewno wtórne, 23 — drewno pierwotne

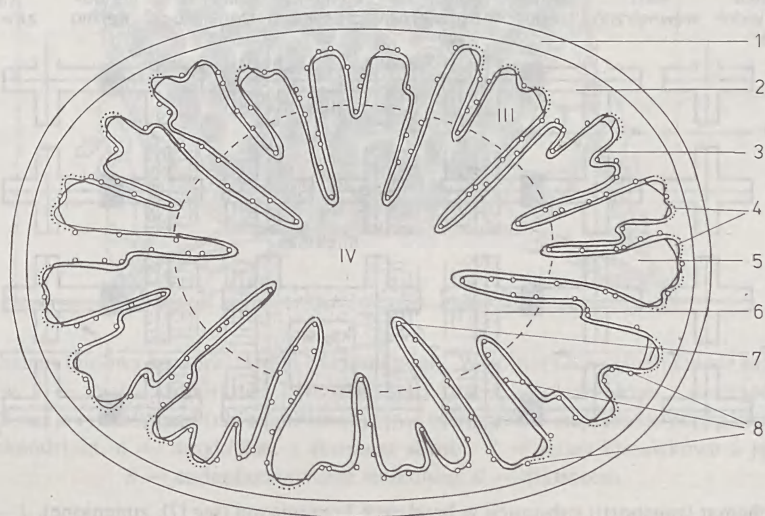
Omawiany typ brodawek, tj. brodawki kołnierzykowe łubinu, stał się obiektem szczegółowego zainteresowania Katedry Botaniki SGGW. Dokładnie badano ich morfogenezę. Faza preinfekcji przebiega podobnie, jak w omawianym uprzednio schemacie rozwoju brodawki lucerny. Jest to kolonizacja włosników i pobudzenie kory pierwotnej do podziałów. U łubinów jednak centrum merystematyczne tworzy się w peryferycznej warstwie kory, tuż pod epiblemą. Rysunek 7 przedstawia szczegółowo sekwencję podziałów, prowadzących do powstania primordium brodawki. Pierwsze zauważalne zmiany, pojawiające się jeszcze zanim nastąpi deformacja włosnika, polegają na zgęstnieniu cytoplazmy komórek subepidermalnych i przemieszczeniu ich jąder komórkowych ku sobie. Następnie komórki te dzielą się antyklinalnie i mniej więcej w trzy doby po inokulacji zachodzi w nich bardzo ważny, różnicujący podział. Komórki leżące tuż pod włosnikiem, w którym rozwijała się nić infekcyjna, dzielą się peryklinalnie. Komórki potomne leżące głębiej uzyskują szczególną zdolność — ulegają zainfekowaniu przez rizobia z nici infekcyjnej i stają się komórkami macierzystymi tkanki bakteroidalnej. Komórki potomne, leżące pomiędzy włosnikiem a komórkami zainfekowanymi, wielokrotnie dzieląc się peryklinalnie utworzą dość gruby pokład, którego rolą będzie stworzenie bariery izolującej tkankę bakteroidalną od zbyt bogatego w tlen środowiska zewnętrznego. Równocześnie następuje rozbudowa primordium w głąb korzenia — kolejno ulegają odróżnicowaniu kolejne pokłady komórek aż do perycyklu (rys. 6). Wokół



Rys. 7. Powstawanie primordium brodawki korzeniowej u łubinu w ciągu pierwszych sześciu dni po inokulacji. Komórki zainfekowane — zakropkowane

rozbudowywującej się, ciągle jeszcze merystematycznej tkanki bakteroidalnej, tworzy się miękkiszowa kora brodawki, zbudowana z komórek bez bakteroidów.

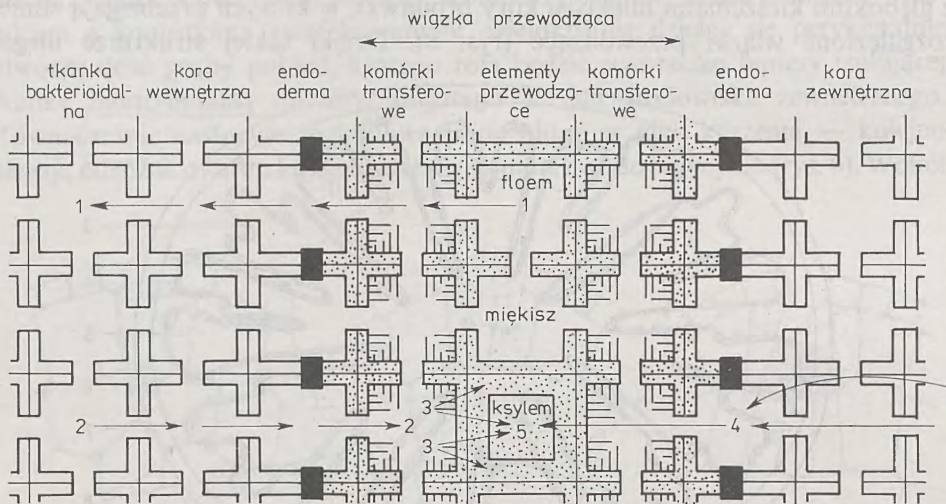
Można sądzić, że bardzo aktywne mitotyczne primordium brodawki stanowi źródło regulatorów wzrostu, dzięki czemu zmienia ich gradient, istniejący wcześniej w korzeniu. Ponadto ma ono duże zapotrzebowanie na związki energetyczne i budulcowe. Można uznać, że te czynniki są odpowiedzialne za różnicowanie się tkanki przewodzącej w zawiązku brodawki. Budowa śladu przewodzącego, łączącego walec osiowy korzenia i brodawkę, rozpoczyna się w okolicy protoksylemu i stopniowo postępuje w kierunku tkanki bakteroidalnej. W jej sąsiedztwie ślad rozgałęzia się na wiele południkowo ułożonych wiązek przewodzących. W tym czasie w tkance bakteroidalnej następuje dojrzewanie komórek i podział merystemu na lateralnie położone części — sąsiedztwo wiązek przewodzących lokalnie hamuje aktywność merystemu i powoduje jego rozczłonkowanie. Powstałe oddzielnie merystemy powodują obrastanie wiązek przez tkankę bakteroidalną, w efekcie czego w starych brodawkach tkanka bakteroidalna ma (na przekroju poprzecznym przez brodawkę) zarys gwiazdy z głębokimi kieszeniami miękkiszu kory brodawki, w których przebiegają silnie rozgałęzione wiązki przewodzące (rys. 8). Dzięki takiej strukturze ulega



Rys. 8. Budowa anatomiczna 90-dniowej brodawki korzeniowej hubinu — przekrój poprzeczny. 1 — tkanka okrywająca, 2 — kora zewnętrzna, 3 — kora wewnętrzna, 4 — merystem tkanki bakteroidalnej (I), 5 — tkanka bakteroidalna wiążąca  $N_2$  (III), 6 — tkanka bakteroidalna zdegradowana (IV), 7 — pierwszorzędowe odgałęzienie śladu przewodzącego, 8 — odgałęzienia dalszych rzędów

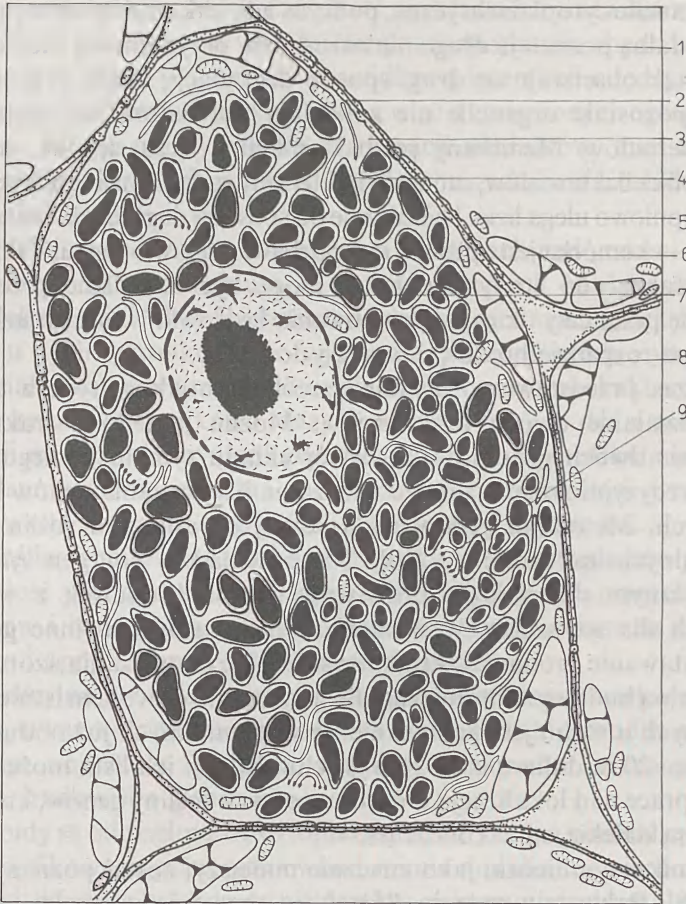
skróceniu droga transportu substancji z wiązek przewodzących do tkanki bakteroidalnej i odwrotnie. Transport ten jest schematycznie przedstawiony na rysunku 9. Substancje dostarczane do brodawki przez floem, spośród których

najważniejsza jest w tym wypadku sacharoza, są przekazywane z wiązki drogą symplastyczną (przez połączone plazmodesmami protoplasty) do komórek tkanki bakteroidalnej [7]. Tam część puli cukrów jest zużywana do produkcji amidów, które są formą transportową związanego azotu. Eksport amidów jest procesem złożonym. Komórki transferowe wiązek przewodzących aktywnie pobierają duże ilości tych związków z protoplastów komórek endodermy. Stwarzają w ten sposób gradient stężenia amidów, dzięki któremu dyfundują one stale w sposób bierny, a więc bez nakładu energii, z komórek tkanki bakteroidalnej do endodermy. Pobrane przez komórki transferowe amidy są następnie aktywnie wydzielane przez te same komórki do apoplastu (ścian komórkowych) wiązki, do którego należą również elementy przewodzące ksylemu. Powstające w ten sposób w ksylemie wysokie ciśnienie osmotyczne powoduje napływanie do wiązki wody z korowej części brodawki. W ksylemie powstaje nadciśnienie i roztwór produktów asymilacji azotu wypływa z brodawki do tkanki przewodzącej korzenia, a stąd do pozostałych części rośliny.



Rys. 9. Schemat transportu substancji w brodawce korzeniowej (wg [7], zmienione). 1 — symplastyczny gradient cukrów zużywanych w wiązaniu  $N_2$ , 2 — symplastyczny gradient związków azotowych wytworzonych w tkance bakteroidalnej i przeznaczonych na eksport do innych organów rośliny, 3 — wybiórcze wydzielanie przez komórki transferowe związków azotowych do apoplastu wiązki przewodzącej (zakropkowany), 4 — pobieranie  $H_2O$  do wiązki przewodzącej poprzez endodermę (pasemka, Caspary'ego zaczerwione), 5 — eksport stężonego roztworu przez ksylemy do innych organów rośliny

Na rysunku 6 tkanka bakteroidalna dojrzałej brodawki zbudowana jest z trzech stref: merystematycznej, dojrzewającej (różnicującej się) i dojrzałej (zróżnicowanej). Komórki dojrzałej tkanki bakteroidalnej są duże, cienkościenn-



Rys. 10. Schemat budowy komórki tkanki bakteroidalnej. W komórkach sąsiednich nie zaznaczono bakteroidów. 1 — ściana komórkowa i blaszka środkowa, 2 — plazmolema z plazmodesmami, 3 — cytoplazma z rybosomami (nie zaznaczone), 4 — bakteroid w membranie peribakteroidalnej, 5 — mitochondrium, 6 — amyloplast z ziarnami skrobi, 7 — jądro komórkowe z jąderkiem, 8 — endoplazmatyczne retikulum, 9 — diktiosom

ne, ich cytoplazma jest bardzo gęsta i nie widać w niej (na poziomie mikroskopu świetlnego) wakuol, tak charakterystycznych dla dojrzałych komórek mięsistowych (rys. 10) [3]. Prawie cała objętość komórki jest wypełniona bakteroidami, a każdy z nich zamknięty jest wewnątrz membrany peribakteroidalnej. Duże amyloplasty z ziarnami skrobi, będącej rezerwą energetyczną, zepchnięte są ku narożom komórki, podobnie jak większość mitochondriów. Aparaty Golgiego, endoplazmatyczne retikulum oraz nie zaznaczone na rysunku rybosomy są rozproszone w cytoplazmie. Duże jądro komórkowe zajmuje centralne miejsce. Degradacja komórek tkanki bakteroidalnej może, jak się wydaje, przebiegać dwiema drogami. Pierwsza polega na tym, że w komórce ulegają lizie jako

pierwsze organelle cytoplazmatyczne, podczas gdy bakteroidy wraz z membraną peribakteroidalną pozostają długo nie naruszone, przynajmniej morfologicznie. Częściej jednak obserwuje się drugi sposób degradacji, kiedy to jądro komórkowe oraz pozostałe organelle nie zmieniają się, natomiast rozpoczyna się rozkład bakteroidów. Membrany peribakteroidalne łączą się, tak, że w jednej znajduje się kilka bakteroidów, same zaś bakteroidy stają się nieregularne w zarysie, a ich treść stopniowo ulega lizie. Niezależnie od sposobu degradacji, końcowy obraz jest podobny — komórka jest „pusta”, tzn. pozbawiona protoplastu. Takie komórki należące w całości do strefy apoplastu, mogą być zasiedlane przez bakterie rozwijające się przez cały okres funkcjonowania brodawki w niciach infekcyjnych. Bakterie te, po rozpadzie brodawki wracają do gleby.

Dotychczas przedstawiano symbiozę roślin motylkowatych z bakteriami jako współdziałanie dwóch organizmów. Można ją jednak traktować jak współdziałanie dwóch genomów, a rozwój układu symbiotycznego rozważać jako efekt precyzyjnie regulowanego włączania i wyłączania genów roślinnych i bakteryjnych. Metodami genetyki klasycznej określono u roślin wiele loci odpowiedzialnych za symbiozę [10]. Na przykład u soi gen *rjl* w stanie homozygotycznym determinuje brak wytwarzania brodawek z większością specyficznych dla soi szczepów *Bradyrhizobium japonicum*, inne geny determinują powstawanie brodawek, które nie są zdolne do wiązania azotu lub które mają anormalną budowę anatomiczną. Bezpośrednim dowodem istnienia genów symbiotycznych u roślin jest pojawianie się wspomnianych już nodulin. Dotąd wyodrębniono 20 nodulin u soi i 21 u grochu, jednak ich lista może się jeszcze wydłużyć, a prace nad lokalizacją w chromosomach rośliny genów, które kodują te noduliny są dalekie od zakończenia.

Genom mikrosymbionta, jako znacznie mniejszy, został poznany znacznie dokładniej [8]. Bakterie z rodzaju *Rhizobium* zawierają w swojej cytoplazmie pozachromosomowy, kolisty odcinek DNA — tzw. plazmid. Jest on określany jako plazmid symbiotyczny, ponieważ zawiera geny odpowiedzialne za interakcję z rośliną-gospodarzem. Plazmid ten ma długość od 200-300 tys. par zasad u *Rhizobium leguminosarum* do 1200-1500 tys. par zasad u *Rhizobium meliloti*. Dla trzech gatunków rizobiów powstały uproszczone mapy, pokazujące lokalizację poszczególnych genów. Geny te dzieli się na dwie podstawowe grupy: geny *nod*, indukujące inicjację i rozwój brodawki oraz geny *fix* i *nif*, które są odpowiedzialne za funkcjonowanie brodawki, jako organu wiążącego  $N_2$ . Wewnątrz grupy genów *nod* wyróżnia się geny *nod com* (common nodulation genes) — „wspólne” dla różnych gatunków rizobiów oraz geny *hsn* (host specific nodulation genes), determinujące infekowanie tylko homologicznego gatunku rośliny. Poznane dotąd geny *nif* są homologiczne do poznanych już wcześniej genów *nif* *Klebsiella pneumoniae*. Kodują one białka związane z syntezą i funkcjonowaniem nitrogenazy. Geny *fix* są słabiej poznane. Dla powstania układu symbiotycznego istotne znaczenie ma także grupa genów *exo*, znajdująca się nie na plazmidzie, a na chromosomie bakteryjnym. Są to geny odpowiedzialne

za syntezę egzopolisacharydów. Związki te są składnikami zewnętrznych warstw otoczki bakterii i uczestniczą we wzajemnym rozpoznaniu obydwu komponentów symbiozy, a także w ustaleniu prawidłowej interakcji między nimi — niektóre mutanty rizobiów o fenotypie *exo*<sup>-</sup>, a więc o zmienionych egzopolisacharydach, nie są zdolne do wywołania deformacji włośników, inne nie indukują tworzenia nici infekcyjnych, nie są zdolne do opuszczenia nici lub do przekształcenia się w bakteroidy.

Dużo mniejszego postępu dokonano w badaniach nad genami symbiotycznymi u rodzaju *Bradyrhizobium* — wolno rosnących bakterii, których dwa gatunki infekują soję i łubin. Badania te napotykają jednak na większe problemy, ponieważ u tych gatunków nie występuje plazmid symbiotyczny, a geny odpowiedzialne za symbiozę znajdują się na chromosomie bakteryjnym, który z powodu swoich stosunkowo dużych rozmiarów jest dużo trudniejszy do manipulacji metodami inżynierii genetycznej i biologii molekularnej.

W podsumowaniu rozważań na temat symbiozy bakterii i roślin motylkowatych warto jeszcze raz powrócić do jednego z zagadnień.

Ciało rośliny zbudowane jest z dwóch terytoriów: protoplastów połączonych w jedną całość plazmodesmami i ścian komórkowych, tworzących szkielet dla protoplastów i będących ich wytworem. Terytoria te zwane są odpowiednio symplastem i apoplastem, a granicą jest plazmolema.

Nić infekcyjna jest strukturą apoplastową — roślina powiększa znacznie to terytorium, stwarzając mikrosymbiontowi warunki do nieszkodliwego dla siebie namnożenia, wejścia w symbiozę, a także do powrotu przynajmniej części bakterii do środowiska glebowego.

Bakteroidy są oddzielone od cytoplazmy rośliny błoną pochodzącą z plazmolemy (zmodyfikowaną m.in. przez wbudowanie nodulin) — nieco upraszczając można powiedzieć, że bakteroidy nie przekraczają granicy plazmolemy. Jeżeli ta zasada zostanie naruszona, mamy do czynienia z układem, w którym roślina pasożytuje na bakterii lub odwrotnie.

#### LITERATURA

1. Callaham D.A., Torrey J.G. — *The structural basis for infection of root hairs of Trifolium repens by Rhizobium*. Can J. Bot. 59: 1647, 1981.
2. Gloude-mans T., Bisseling T. — *Plant gene expression in early stages of Rhizobium — legume symbiosis*. Plant Sci. 65: 1, 1989.
3. Golinowski W., Kopczińska J., Borucki W. — *The morphogenesis of lupine root nodules during infection by Rhizobium lupini*. Acta Soc. Bot. Pol. 56: 687, 1987.
4. Kączkowski J. — *Biochemia roślin*. PWN, Warszawa, str. 160, 1987.
5. Kopczińska J. — *Ultrastruktura brodawek seradeli (Ornithopus sativus L.) indukowanych Bradyrhizobium lupini*. Praca doktorska, SGGW, Warszawa, 1989.
6. Newcomb W. — *Nodule morphogenesis and differentiation*. Int. Rev. Cytol. Suppl. 13, 13: 247, 1981.

7. Pate J.S., Gunning B.E.S. — *Transfer cells*. Ann. Rev. Plant Physiol. 23: 173, 1972.
8. Rolfe B.G. — *Genetic analysis of legume nodule initiation*. Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol. 39: 297, 1988.
9. Vasse J., de Billy F., Camut S., Truchet G. — *Correlation between ultrastructural differentiation of bacteroids and nitrogen fixation in alfalfa nodules*. J. Bacteriol. 172: 4295, 1990.
10. Verma D.P.S., Stanley J. — *Molecular interactions in endosymbiosis between legume plants and nitrogen fixing microbes*. Ann. N.Y. Acad. Sci. Endocytobiology III, 59: 1647, 1987.



DOROTA KUBOWICZ

Katedra Botaniki Leśnej  
Wydział Leśny  
SGGW WarszawaTRANSPORT JONÓW WAPNIA  
PRZEZ BŁONY KOMÓREK ROŚLINNYCH

Wolne jony wapnia w komórkach roślinnych biorą udział w regulacji procesów wzrostu i rozwoju, stanowiąc powszechny i bardzo ważny składnik mechanizmów przekazu informacji, określane jako drugi lub trzeci przekaźnik.

We wszystkich badanych komórkach eukariotycznych stwierdzono bardzo niskie stężenie wolnych jonów wapnia w cytozolu: od 10 do 1000 nM, najczęściej wahające się od 20-50 do 450-500 nM [6, 46, 71, 89], wyjątkowo u szkarłupni osiągając 1700 nM [6]. Poziom  $\text{Ca}^{2+}$  w cytozolu nielicznych badanych roślin jest również niski i waha się od około (lub poniżej) 1 nM w pręcikach kwiatów [16] i w komórkach niektórych glonów [11, 95] do kilkudziesięciu-stukilkudziesięciu nM w protoplastach fasoli [37], szarłatu [32] i kukurydzy [45, 54, 69], w plesze *Riccia*, włośnikach korzeniowych i koleoptile traw [19, 34]. Poziom wapnia w komórkach glonów może rosnać 30-40-krotnie w czasie zmiany potencjału czynnościowego plazmolemy komórek ramienic do 7 lub 43  $\mu\text{M}$  [11, 95], lub 5-7-krotnie z 50 do 250-400 nM w trakcie oświetlania komórek glonu [60].

W szybko rosnących komórkach, na przykład w łagiewkach lilii, wytwarza się gradient  $\text{Ca}^{2+}$  w cytozolu, rosnąc od kilkudziesięciu nM przy podstawie łagiewki do kilkuset nM na szczycie komórki [64]. Również protoplasty komórek strefy wydłużeniowej korzenia mają wyższy poziom cytoplazmatycznego wapnia (260 nM) niż protoplasty komórek czapeczki korzeniowej (160 nM, [45]). Podobnej obserwacji dokonano na ryzoidach „kielkujących” zygot brunatnic, jednak w wyniku zastosowania mikroelektrod selektywnych dla  $\text{Ca}^{2+}$  (a nie — jak dotąd — stosowania metod optycznych, na przykład z użyciem fotoprotein), wyniki były wyższe o jeden rząd wielkości, to znaczy poziom  $\text{Ca}^{2+}$  wahał się od 0,3  $\mu\text{M}$  w regionie pod rosnącym wierzchołkiem do 2,5-2,6  $\mu\text{M}$  w wierzchołku ryzoidu [11].

Niektórzy autorzy zastanawiają się nad wiarygodnością danych dotyczących poziomu  $\text{Ca}^{2+}$  cytoplazmatycznego, ze względu na szybko „wymieniające się”

z cytoplazmą pule  $\text{Ca}^{2+}$  w chloroplastach, wakuoli i ścianie komórkowej [96]. Z drugiej strony, Hepler [42] proponuje możliwość funkcjonowania kompleksu cystern endoplazmatycznego retikulum z plazmolemą, jako ułatwiającego transport  $\text{Ca}^{2+}$  z zewnątrz bezpośrednio do organelli, z pominięciem etapu wzrostu poziomu wewnątrzkomórkowego  $\text{Ca}^{2+}$ .

W komórkach roślinnych (podobnie jak w zwierzęcych) niski poziom  $\text{Ca}^{2+}$  utrzymywany jest przede wszystkim dzięki aktywnemu transportowi  $\text{Ca}^{2+}$  z cytoplazmy do wakuoli i niektórych organelli (aparatus Golgiego, retikulum endoplazmatyczne) oraz do środowiska zewnętrznego komórek [5, 13, 14, 15, 39, 56, 73, 78, 86, 97]. Roślinną pompę wapniową stanowi najprawdopodobniej  $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$  ATPaza (EC 3.6, 1.3) plazmolemy, otoczki chloroplastowej i błon frakcji mikrosomalnej (na przykład siateczki śródplazmatycznej [12, 51], otrzymanej z komórek roślinnych [1, 15, 25, 27, 31, 38, 50, 63, 68, 72, 78]). Doniesiono również o przypominającej Ca-ATP-azę pompie w tonoplaście [30, 35].  $\text{Ca}^{2+}\text{Mg}^{2+}$  ATPaza wyizolowana z chloroplastów szpinaku jest oligomerem o masie cząsteczkowej 260 kD [63]. Podjednostka katalityczna ATPazy otrzymana z plazmolemy komórek traw ma masę cząsteczkową 140 kD [9], co przypomina ATPazę plazmolemy erytrocytów o 138 kD, a podjednostka katalityczna otrzymana z retikulum endoplazmatycznego komórek buraka — 96 kD [36], podobnie do ATPazy z retikulum tkanek ssaków — około 100 kD. Wydaje się, że roślinna ATPaza może występować jako dimer lub trimer podjednostek katalitycznych, w zależności od tego, czy budują ją podjednostki o 100 czy 140 kilodaltonach [10]. Aktywność ATPazy może ulegać zmianie wraz z wiekiem organów (na przykład płatków kwiatowych, [66]), a substratem alternatywnym dla ATP może być GTP, jak w przypadku pompy plazmolemalnej komórek korzeni buraka [94]. Aktywny transport  $\text{Ca}^{2+}$  przez plazmolemę i błonę retikulum endoplazmatycznego może być regulowany przez białko — kalmodulinę [27, 51, 67, 78, 80], w przeciwieństwie do transportu  $\text{Ca}^{2+}$  do roślinnych mitochondriów [26], podobnie jak w przypadku mitochondriów zwierzęcych [92]. Niemniej, w świetle szeregu danych nie potwierdzających wpływu CaM i jej inhibitorów na transport aktywny  $\text{Ca}^{2+}$ , kwestia udziału CaM w regulacji aktywności pompy niemitchondrialnej pozostaje kontrowersyjna (przegląd [10]).

Funkcjonuje również u roślin antyport  $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ , związany prawdopodobnie z tonoplastem [2, 17, 87] oraz z plazmolemą (ale tylko u niższych organizmów [90]), wykorzystujący gradient protonowy tworzony przez  $\text{H}^{+}$  ATPazę.

Przez kanały w plazmolemie i w błonach organelli zachodzi z kolei przepływ jonów wapnia do wnętrza komórki — do cytozolu (prąd wapniowy); może on być rzędu pikomoli/cm<sup>2</sup> · s, jak w komórkach glonów [55]. Obecnie najlepiej opisane są kanały wapniowe w tonoplaście komórek tkanki spichrzowej buraka cukrowego. Hedrich i Neher [40] stwierdzili, że sposobem ich regulacji są zmiany potencjału błonowego i wykazali ich zróżnicowanie na kanały duże (60-80 pS), otwierające się powoli, i mniejsze (30-40 pS), aktywowane szybko. Na

stopień otwarcia kanałów ma również wpływ stężenie  $\text{Ca}^{2+}$  w cytozolu: przy poziomie  $\text{Ca}^{2+}$  wyższym niż 100 nM aktywowany jest większy kanał, zaś przy niższym — mniejsza jednostka. Wydaje się, że również kanały w plazmolemie roślinnej są otwierane w zależności od poziomu  $\text{Ca}^{2+}$  w cytoplazmie [88].

Hedrich i Neher potwierdzili więc propozycję Rincóna i Hansona z roku 1985 [77], którzy uważali, że funkcjonowanie kanałów wapniowych w błonach roślinnych jest pod kontrolą zarówno zmian potencjału elektrycznego, jak i zmian wewnątrzkomórkowego stężenia wapnia. Potwierdza to również sugestię Saunders i Heplera z roku 1983 [84] i Conrada i Heplera z roku 1986 [21], opartą na zastosowaniu u roślin związków chemicznych (verapamilu, metoxyverapamilu (D-600) i nifedypiny oraz soli lantanu), blokujących wrażliwe na zmiany potencjału elektrycznego kanały wapniowe u zwierząt. Uważa się, że substancje te mogą zmniejszać również aktywność kanałów wapniowych w błonach komórek roślinnych. Kilkakrotnie bowiem stwierdzono, że u roślin modyfikują one intensywność [41, 48, 52, 84, 91, 93] lub typ wzrostu [52]. Boudet i Ranjeva [8] zwracają jednak uwagę, że kanały plazmolemy roślinnej mogą być regulowane w sposób nie związany z depolaryzacją membrany, gdyż różnica potencjału transmembranowego, w porównaniu z plazmolemą zwierzęcą, jest odwrócona.

Ostatnio wykryto również kanały wapniowe w plazmolemie komórek epidermy liści lub komórek wąsów, otwierane na skutek zmian napięcia mechanicznego błony [23, 28, 44]. Według Dinga i Pickard [28] kanały te pełnią rolę w przekazie informacji, którą niosą bodźce dotykowe, siła grawitacji czy zmiany osmotyczne; rodzaj odpowiedzi — na przykład poprzez otwieranie kanałów — może zależeć od „geometrii” napięć komórkowych i charakteru połączeń kanałów z systemem białek kontrolowanym przez jony wapnia.

W porównaniu z nielicznymi badaniami opisującymi strukturę kanałów wapniowych błon roślinnych, znacznie więcej jest doniesień dotyczących ich roli w rozwoju komórki roślinnej. W roku 1975 Robinson i Jaffe [79] rozpoczęli badania nad polaryzacją komórek jajowych roślin, z wyróżnieniem przyszłego wierzchołka apikalnego i ryzoidu, i stwierdzili różny rozdział jonów w biegunach, któremu towarzyszy zróżnicowanie szybkości wnikania jonów wapnia do tych obszarów [43, 79]. Dzięki zastosowaniu mikroelektrody, Saunders [82] wykryła prąd jonowy w komórkach spletków mchów (tworzony głównie przez  $\text{Ca}^{2+}$ ), którego natężenie jest uzależnione od rejonu komórki i stadium mitotycznego. Autorka sugeruje możliwość przemieszczania się kanałów wapniowych w plazmolemie w trakcie wzrostu komórek mchów [83]. Również Conrad i Hepler [22] proponują możliwość występowania (lub aktywowania) kanałów jonowych jedynie na końcu dystalnym komórek kaulonemalnych spletków mchów, to znaczy — w regionie, gdzie są inicjowane pąki. Bardziej intensywne wnikanie  $\text{Ca}^{2+}$  przez kanały w plazmolemie regionu wzrostowego komórki (na przykład łagiewki pyłkowej) może powodować utrzymanie się w tym regionie stężenia  $\text{Ca}^{2+}$  5-krotnie wyższego (równego 100

nM) niż w pozostałych obszarach komórki [75]. Koppf i Quatrano [47] wysunęli hipotezę, według której wpływ  $\text{Ca}^{2+}$  do cytosolu przez kanały plazmolemy nie jest warunkiem polaryzacji komórki (na przykład komórki jajowej glonów), raczej warunkiem tym może być utrzymanie wewnątrzkomórkowego gradientu jonów wapnia (dzięki magazynującej funkcji organelli). Niemniej — zakładają autorzy [47] — ustalenie osi zarodka może się ściśle wiązać ze stabilizacją kanałów wapniowych przy plazmolemie, dzięki przymocowywaniu ich do cytoszkieletu komórki.

Obecność ściany komórkowej „wychytującej” jony wapnia utrudnia interpretację danych uzyskanych z badań nad roślinami, jednak dzięki zastosowaniu izolowanych protoplastów można obserwować pasywne przemieszczanie się  $\text{Ca}^{2+}$  do wnętrza komórki [59].

Dela Fuente, Tang i de Guzman [24] badali międzykomórkowy, akropetalny transport  $\text{Ca}^{2+}$  w pędach roślin wyższych i stwierdzili, że jest on wrażliwy na działanie niskiej temperatury i cyjanków; autorzy zaproponowali model transportu  $\text{Ca}^{2+}$  (związany z transportem auksyny) przez plazmolemę, zakładający zróżnicowanie strukturalne plazmolemy w końcu bazalnym i apikalnym komórek łodygi, związane z ich różną zdolnością transportową  $\text{Ca}^{2+}$  i auksyny. Heterogeniczność plazmolemy komórki, co może odzwierciedlać jej polarność w zróżnicowaniu lokalizacji nośników auksynowych, wykazali ostatnio również Lützelshwab i wsp. [53].

Aktywność zwierzęcych kanałów wapniowych jest regulowana przez trójfosforan inozytoli, czynnik uwalniany wraz z diacyloglicerolem po hydrolizie polifosfoinozytydów, fosfolipidów błon [3]. Podobnie ostatnio uważa się, że również u roślin występuje cykl syntezy i rozpadu fosfatydyloinozytoli, stanowiąc część mechanizmu regulującego poziom  $\text{Ca}^{2+}$  w komórce (przeglądy: [7, 33, 70]). W 1985 roku Schäfer i wsp. [85] oraz Mutoi i Shimogawara [62] wykazali obecność wrażliwej na  $\text{Ca}^{2+}$  i fosfolipidy (np. fosfatydyloinozytol) kinazy białkowej w tkankach roślinnych, a w 1986 roku Oláh i Kiss [65] zidentyfikowali roślinną kinazę białkową C. Conrad i Hepler [21] potwierdzili rolę cyklu fosfatydyloinozytoli w procesach wzrostu u mchów, wykazali bowiem, że dostarczenie inozytoli z mięśni stymulowało produkcję pąków, zaś hamowanie konwersji  $\text{InsP}_3$  do inozytoli obniżało liczbę pąków.  $\text{InsP}_3$ , który reguluje w komórkach zwierząt m.in. wpływ  $\text{Ca}^{2+}$  z endoplazmatycznego retikulum, powoduje również zmiany w transporcie  $\text{Ca}^{2+}$  przez błony mikrosomalne, tonoplast i plazmolemę protoplastów roślinnych [29, 71, 76], na przykład polegające na aktywacji pomp wapniowych w wyniku uwalniania do cytoplazmy jonów wapnia z cystern endoplazmatycznego retikulum [76, 81].

Funkcjonuje więc u roślin system utrzymywania cytoplazmatycznego  $\text{Ca}^{2+}$  na poziomie bardzo niskim (z reguły — poniżej  $1 \mu\text{M}$ ); daje to możliwość niezwykle dokładnego kontrolowania niewielkich zmian stężenia  $\text{Ca}^{2+}$ , poprzez modulowanie transportu aktywnego i pasywnego przez błony otaczające przedziały komórkowe i przez plazmolemę. Istnienie tak dużego,

(10 000 - 100 000-krotnego) gradientu poziomów  $\text{Ca}^{2+}$  i precyzyjnego systemu kontroli gospodarki wapniowej tworzy mechanizm, który jest wykorzystywany w procesach wewnątrzkomórkowego przekazu informacji. Wydaje się, że podobnie jak u zwierząt [18, 20], również u roślin występują procesy „transdukcji” różnorodnych sygnałów do wnętrza komórki poprzez regulację poziomu  $\text{Ca}^{2+}$  [4, 57, 58, 61, 70]; jon wapnia lub kompleks  $\text{Ca}^{2+}$  z białkiem kalmoduliną stymuluje kinazy białkowe powodujące fosforylację enzymów docelowych, co z kolei inicjuje serię reakcji wzrostowych. Na wzór licznych zwierzęcych naturalnych modulatorów przepływu  $\text{Ca}^{2+}$  przez błony, zaproponowano możliwość udziału  $\text{Ca}^{2+}$  w regulacji fitohormonalnej procesów metabolicznych oraz morfogenezy roślin: ich związek z aktywnością pomp i kanałów wapniowych, w tym — z metabolizmem polifosfoinozytydów. Jest to przedstawione w innej pracy przeglądowej [49].

## LITERATURA TEMATU

1. Auel D., Petzelt Ch., Capesius I. — *The mitotic  $\text{Ca}^{2+}$ -adenosine triphosphatase in proliferating tissue of *Vicia faba**. Cell Biol. Int. Rep. 4: 869-872, 1980.
2. Berkelman T., Lagarias J.C. — *Calcium transport in the green alga *Mesotatorium caldariorum*. Preliminary characterization and subcellular distribution*. Plant Physiol. 93: 748-757, 1990.
3. Berridge M.J. — *A novel cellular signaling system based on the integration of phospholipid and calcium metabolism*. [W:] *Calcium and Cell Function*, wyd. W.Y. Cheung, Acad. Press, tom III, s. 1-36, 1982.
4. Blowers D.P., Trewavas A.J. — *Second messengers: their existence and relationship to protein kinases*. [W:] *Second Messengers in Plant Growth and Development*, wyd. W.F. Boss, D.J. Morré; Alan R. Liss New York, s. 1-28, 1989.
5. Blumwald E., Poole R.J. — *Kinetics of  $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$  antiport in isolated tonoplast vesicles from storage tissue of *Beta vulgaris* L.* Plant Physiol. 80: 727-731, 1986.
6. Borle A.B. — *Control, modulation, and regulation of cell calcium*. Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol. 90: 13-169, 1981.
7. Boss W.F. — *Phosphoinositide metabolism: its relation to signal transduction*. [W:] Op. cit. 4, s. 29-56, 1989.
8. Boudet A.M., Ranjeva R. — *The vacuole: a potential store for second messengers in plants*. [W:] Op. cit. 4, s. 213-225, 1989.
9. Briars S.A., Kessler F., Evans D.E. — *The calmodulin-stimulated ATPase of maize coleoptiles is a 140,000 M, polypeptide*. Planta 176: 283-285, 1988.
10. Briskin D.P. —  *$\text{Ca}^{2+}$ -translocating ATPase of the plant plasma membrane*. Plant Physiol. 94: 397-400, 1990.
11. Brownlee C., Wood J.W. — *A gradient of cytoplasmic free calcium in growing rhizoid cells of *Fucus serratus**. Nature 320: 624-626, 1986.
12. Bush D.S., Biswas A.K., Jones R.L. — *Amylase synthesis and  $\text{Ca}^{2+}$  transport in ER vesicles of barley aleurone*. Plant Physiol. 86 Suppl.: 38, 1988.
13. Bush D.R., Sze H. — *Calcium transport in tonoplast and endoplasmic reticulum vesicles isolated from cultured carrot cells*. Plant Physiol. 80: 549-555, 1986.
14. Butcher R.B., Evans D.E. — *Calcium transport by pea root membranes I*. Planta 172: 265-272, 1987.

15. Caldwell C.R., Haug A. — *Kinetic characterization of barley root plasma membrane-bound  $Ca^{2+}$  — and  $Mg^{2+}$  — dependent adenosine triphosphatase activities.* *Physiol. Plant.* 50: 183–193, 1980.
16. Callahan D.A., Hepler P.K. — *Measurement of free  $Ca^{2+}$  in single living plant cells.* *Plant Physiol.* 80 Suppl.: 59, 1986.
17. Chanson A., Pilet P.-E. — *Pyrophosphate-dependent  $H^+/Ca^{2+}$  — antiport activity in tonoplast vesicles from maize roots.* *Plant Physiol.* 93 Suppl.: 48, 1990.
18. Cheung W.Y. — *Calmodulin — an introduction.* [W:] *Op. cit.* 3; tom I, s. 1–12, 1980.
19. Clarkson D.T., Brownlee C., Ayling S.M. — *Cytoplasmic calcium measurements in intact higher plant cells: results from fluorescence ration imaging of fura-2.* *J. Cell Sci.* 91: 71–80, 1988.
20. Cohen P. — *The role of protein phosphorylation in neutral and hormonal control of cellular activity.* *Nature* 296: 613–620, 1982.
21. Conrad P.A., Hepler P.K. — *The PI cycle and cytokinin-induced bud formation in Funaria.* *Plant Physiol.* 80 Suppl.: 60, 1986.
22. Conrad P.A., Hepler P.K. — *The effect of 1,4-dihydropyridines on the initiation and development of gametophore buds in the moss Funaria.* *Plant Physiol.* 86: 684–687, 1988.
23. Cosgrove D.J., Hedrix R. — *Stretch-activated cation, anion and calcium channels coexist in guard cells.* *Plant Physiol.* 93 Suppl.: 17, 1990.
24. de la Fuente R.K., Tang P.M., de Guzman C.C. — *The requirement for calcium and boron in auxin transport.* [W:] *Plant Growth Substances*, wyd. M. Bopp, Springer-Verlag, s. 227–230, 1985.
25. Dieter P., Marmé D. —  *$Ca^{2+}$  transport in mitochondrial and microsomal fractions from higher plants.* *Planta* 150: 1–8, 1980.
26. Dieter P., Marmé D. — *Calmodulin activation of plant microsomal  $Ca^{2+}$  uptake.* *Proc. Natl. Acad. Sci.* 77: 7311–7314, 1980.
27. Dieter P., Marmé D. — *A calmodulin-dependent, microsomal ATPase from corn (*Zea mays L.*).* *FEBS Letters* 125: 245–248, 1981.
28. Ding J.P., Pickard B.G. — *Epidermal, „high conductance“  $Ca^{2+}$  channel responsive to stretch, voltage, and mural but not cytosolic  $Ca^{2+}$  is likely transducer for gravitational stimuli, osmotic shifts, touch, and the intracellular shears occurring during normal growth and development.* *Plant Physiol.* 93 Suppl.: 78, 1990.
29. Drøbak B.K., Ferguson I.B. — *Release of  $Ca^{2+}$  from plant hypocotyl microsomes by inositol-1,4,5-triphosphate.* *B.B.R.C.* 130: 1241–1246, 1985.
30. DuPont F.M., Bush D.S., Windle J.J., Jones R.L. — *Calcium and proton transport in membrane vesicles from barley roots.* *Plant Physiol.* 94: 179–188, 1990.
31. DuPont F.M., Hurkman W.J. — *Separation of the  $Mg^{2+}$ -ATPases from the  $Ca^{2+}$ -phosphatase activity of microsomal membranes prepared from barley roots.* *Plant Physiol.* 77: 857–862, 1985.
32. Elliott D.C., Petkoff H. — *Calcium and diacylglycerol as signal in cytokinin-dependent pigment synthesis in *Amaranthus* seedlings.* [W:] *Signals in Plant Development*, wyd. J. Krekule, F. Seidlová, Academic Publishing, The Netherlands, s. 11–24, 1989.
33. Enspahr K.J., Thompson G.A. Jr — *Transmembrane signaling via phosphatidylinositol-4,5-bisphosphate hydrolysis in plants.* *Plant Physiol.* 93: 361–366, 1990.
34. Felle H. — *Cytoplasmic free calcium in *Riccia fluitans L.* and *Zea mays L.*: interaction of  $Ca^{2+}$  and pH?* *Planta* 176: 248–255, 1988.
35. Fucumoto M., Venis M.A. — *ATP-dependent calcium transport in tonoplast vesicles from apple.* *Plant Cell Phys.* 27: 491–497, 1986.
36. Giannini J.L., Gildensoph L.H., Reynolds-Niesman I., Briskin D.P. — *Calcium transport in sealed vesicles from red beet (*Beta vulgaris L.*) storage tissue. Characterization of a  $Ca^{2+}$  — pumping ATP-ase associated with the endoplasmic reticulum.* *Plant Physiol.* 85: 1129–1136, 1987.

37. Gilroy S., Hughes W.A., Trewavas A.J. — *The measurement of intracellular calcium levels in protoplasts from higher plant cells*. FEBS Letters 199: 217–221, 1986.
38. Gross J., Marmé D. — *ATP-dependent  $Ca^{2+}$  uptake into plant membrane vesicles*. Proc. Natl. Acad. Sci. 75: 1232–1236, 1978.
39. Hager A., Hermsdorf P. — *A  $H^+$ / $Ca^{2+}$  antiporter in membranes of microsomal vesicles from maize coleoptiles, a secondary energized  $Ca^{2+}$  pump*. Z. Naturforsch. 36c: 1009–1012, 1981.
40. Hedrich R., Neher E. — *Cytoplasmic calcium regulates voltage-dependent ion channels in plant vacuoles*. Nature 329: 833–836, 1987.
41. Hepler P.K. — *Restricting calcium prolongs metaphase in dividing stamen hair cells of Tradescantia*. J. Cell Biol. 97: 40a, 1983.
42. Hepler P.K. — *Calcium and development*. [W:] *Proceedings of the XIV Int. Botanical Congress*, Berlin 1987, wyd. W. Greuter, B. Zimmer, Koeltz, Königstein/Taurus, s. 225–240, 1988.
43. Jaffe L.F. — *Control of plant development by steady ionic currents*. [W:] *Plant Membrane Transport: Current Conceptual Issues*, wyd. R.M. Spanswick, W.J. Lucas, J. Dainty, Elsevier North-Holland, Amsterdam, New York, Oxford, s. 381–388, 1980.
44. Jaffe M.J. — *Calcium as a messenger in the thigmoperception of tendrils*. Plant Physiol. 86 Suppl.: 41, 1988.
45. Kiss H.G., Evans M.L. — *Cytoplasmic calcium measurements of root cell protoplasts of Zea mays using fura and indo*. Plant Physiol. 93 Suppl.: 39, 1990.
46. Kretsinger R.H. — *The informational role of calcium in the cytosol*. Adv. Cycl. Nucl. Res. 11: 1–26, 1979.
47. Kropf D.L., Quatrano R.S. — *Localisation of membrane-associated calcium during development of furoid algae using chlorotetracycline*. Planta 171: 158–170, 1987.
48. Kubowicz D. — *Wpływ zeatyny na transport  $Ca^{2+}$  przez membrany komórek liścieni rzodkiewki*. [W:] *Mechanizmy regulacji morfogenezy układów roślinnych*, IV Ogólnopolska Konferencja, Rogów, Wyd. SGGW, s. 131–132, 1988.
49. Kubowicz D. — *Fitohormony a regulacja poziomu wapnia w komórce*. (W przygotowaniu).
50. Kubowicz D., Vanderhoef L.N., Hanson J.B. — *ATP-dependent calcium transport in plasmalemma preparations from soybean hypocotyls*. Plant Physiol. 69: 187–191, 1982.
51. Lew R.R., Briskin D.P., Wyse R.E. —  *$Ca^{2+}$  uptake by endoplasmic reticulum from zucchini hypocotyls. The use of chlorotetracycline as a probe for  $Ca^{2+}$  uptake*. Plant Physiol. 82: 47–53, 1986.
52. Lonergan T.A. — *Steps linking the photosynthetic light reactions to the biological clock require calcium*. Plant Physiol. 93: 110–115, 1990.
53. Lützelshwab M., Asard H., Ingold U., Hertel R. — *Heterogeneity of auxin-accumulating membrane vesicles from Cucurbita and Zea: a possible reflection of cell polarity*. Planta 177: 304–311, 1989.
54. Lynch J., Polito V.S., Läuchli A. — *Salinity stress increases cytoplasmic  $Ca^{2+}$  activity in maize root protoplasts*. Plant Physiol. 90: 1271–1274, 1989.
55. Mac Robbie E.A.C., Banfield J. — *Calcium influx at the plasmalemma of Chara corallina*. Planta 176: 98–108, 1988.
56. Marmé D. — *Calcium transport and function*. [W:] *Inorganic Plant Nutrition: Encyclopedia of Plant Physiology: New Series*, vol. 15, wyd. A. Läuchli, R.L. Bielecki, Heidelberg-Springer, s. 599–625, 1983.
57. Marmé D. — *The role of calcium and calmodulin in signal transduction*. [W:] Op. cit. 4, s. 57–80, 1989.
58. McFadden J.J., Poovaiach B.W. — *The effect of calcium on protein synthesis in light induced gravitropism in corn roots*. Plant Physiol. 83 Suppl.: 19, 1987.

59. Mettler I.J., Leonard R.T. — *Ion transport in isolated protoplasts from tobacco suspension cells. I. General characteristics.* Plant Physiol. 63: 183–190, 1979.
60. Miller A.J., Sanders D. — *Depletion of cytosolic free calcium induced by photosynthesis.* Nature 326, 397–400, 1987.
61. Morré D.J. — *Stimulus-response coupling in auxin-regulation of plant cell elongation.* [W:] Op. cit. 4, s. 81–114, 1989.
62. Muto S., Shimogawara K. — *Calcium and phospholipid-dependent phosphorylation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase small subunit by chloroplast envelope-bound protein kinase in situ.* FEBS Letters 193: 88–92, 1985.
63. Nguen T.D., Siegenthaler P.-A. — *Calmodulin-stimulated Mg-Ca ATPase from chloroplast envelope of spinach.* B.B.A. 840: 99–106, 1985.
64. Nobiling R., Reiss H.D. — *Qualitative analysis of calcium gradients and activity in growing pollen tubes of Lilium longiflorum.* Protoplasma 139: 20–24, 1987.
65. Oláh Z., Kiss Z. — *Occurrence of lipid and phorbol ester activated protein kinase in wheat cells.* FEBS Letters 195: 33–37, 1986.
66. Paliyath G., Thompson J.E. — *Senescence-related changes in ATP-dependent uptake of calcium into microsomal vesicles from carnation petals.* Plant Physiol. 88: 295–302, 1988.
67. Pierce W.S., Sze H. — *Calmodulin stimulation of calcium transport in carrot microsomal vesicles.* Plant Physiol. 83 Suppl.: 53, 1987.
68. Pohlman-Nepveu J., Kähr M., Kylin A., Stuiiver B., Kuiper P.J.C. — *Uptake and translocation of Ca<sup>2+</sup> and Mg<sup>2+</sup> ions in seedlings of oak and wheat, and its correlation with Ca<sup>2+</sup> — and Mg<sup>2+</sup> — activated ATPases from the roots.* Physiol. Plant. 45: 347–350, 1979.
69. Poovaiah B.W., Veluthambi K. — *The role of calcium and calmodulin in hormone action in plants.* [W:] Abstracts, 12th Int. Conference on Plant Growth Substances, Heidelberg, 1985, wyd. M. Bopp, B. Knoop, W. Rademacher, s. 57, 1985.
70. Ranjeva R., Boudet A.M. — *Phosphorylation of proteins in plants: regulatory effects and potential involvement in stimulus/response coupling.* Annu. Rev. Plant Physiol. 38: 73–93, 1987.
71. Ranjeva R., Carresco A., Boudet A.M. — *Inositol trisphosphate stimulates the release of calcium from intact vacuoles isolated from Acer cells.* FEBS Letters 230: 137–141, 1988.
72. Rasi-Caldogno F., Pugliarello M.C., De Michelis M.I. — *The Ca<sup>2+</sup>-transport ATPase of plant plasma membrane catalyzes a nH<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> exchange.* Plant Physiol. 83: 994–1000, 1987.
73. Rasi-Caldogno F., Pugliarello M.C., Olivari C., De Michelis M.I. — *Identification and characterization of the Ca<sup>2+</sup>-ATPase which drives active transport of Ca<sup>2+</sup> at the plasma membrane of radish seedlings.* Plant Physiol. 90: 1429–1434, 1989.
74. Rasmussen H. — *Calcium and cAMP as Synarchic Messengers*, wyd. J. Wiley and Sons, New York, 1981.
75. Reiss H.-D. — *Distribution and role of calcium in growing pollen tubes.* [W:] Abstracts, XIV Int. Botanical Congress, Berlin (West), s. 96, 1987.
76. Rincon M., Boss W.F. — *Myo-inositol triphosphate mobilizes calcium from fusogenic carrot (Daucus carota L.) protoplasts.* Plant Physiol. 83: 395–398, 1987.
77. Rincon M., Hanson J.B. — *Voltage-regulated Ca<sup>2+</sup> channels in corn roots.* Plant Physiol. 77 Suppl.: 20, 1985.
78. Robinson C., Buckhout T.J. — *Identification of a calmodulin-stimulated, (Ca<sup>2+</sup> + Mg<sup>2+</sup>)-ATPase in a plasma membrane fraction from maize leaves.* Plant Physiol. 83 Suppl.: 58, 1987.
79. Robinson K.R., Jaffe L.F. — *Polarizing fucoid eggs drive a calcium current through themselves.* Science 187: 70–72, 1975.



80. Robinson C., Larson C., Buckhout T.J. — *Identification of a calmodulin-stimulated ( $Ca^{2+} + Mg^{2+}$ )-ATPase in a plasma membrane fraction isolated from maize (*Zea mays*) leaves.* *Physiol. Plant.* 72: 177–184, 1988.
81. Sandelius A.S., Morré D.J. — *Characteristics of a phosphatidylinositol exchange activity of soybean microsomes.* *Plant Physiol.* 84: 1022–1027, 1987.
82. Saunders M.J. — *Plasma membrane ionic currents fluctuate during cytokinin — induced and normal cell division.* *Plant Physiol.* 77 Suppl.: 21, 1985.
83. Saunders M.J. — *Cytokinin activation and redistribution of plasmamembrane ion channels in *Funaria*.* *Planta* 167: 402, 1986.
84. Saunders M.J., Hepler P.K. — *Calcium antagonists and calmodulin inhibitors block cytokinin-induced bud formation in *Funaria*.* *Dev. Biol.* 99: 41–49, 1983.
85. Schäfer A., Bygrave F., Matzenauer S., Marmé D. — *Identification of a calcium and phospholipid-dependent protein kinase in plant tissues.* *FEBS Letters* 187: 25–28, 1985.
86. Schumaker K.S., Sze H. — *A  $Ca^{2+}/H^{+}$  antiport system driven by the proton electrochemical gradient of a tonoplast  $H^{+}$ -ATPase from oat roots.* *Plant Physiol.* 79: 1111–1117, 1985.
87. Schumaker K.S., Sze H. — *Solubilization and reconstitution of the oat root vacuolar  $H^{+}/Ca^{2+}$  exchanger.* *Plant Physiol.* 92: 340–345, 1990.
88. Siebers B., Gräf P., Weiler E.W. — *Calcium fluxes across the plasma membrane of *Commelina communis* L. assayed in a cell-free system.* *Plant Physiol.* 93: 940–947, 1990.
89. Simons T.J.B. — *Calcium-dependent potassium exchange in human red cell ghosts.* *J. Physiol.* 256: 227–244, 1976.
90. Stroobant P., Scorbrough G.A. — *Active transport of calcium in *Neurospora* plasma membrane vesicles.* *Proc. Natl. Acad. Sci.* 76: 3102–3106, 1979.
91. Tanimoto S., Harada H. — *Involvement of calcium in adventitious bud initiation in *Torenia* stem segments.* — *Plant Cell Physiol.* 27: 1–10, 1986.
92. Vincenzi F.F., Hinds T.R. — *Calmodulin and plasma membrane calcium transport.* [W:] *Op. cit.* 3, tom I, s. 127–165, 1980.
93. Wayne R.O., Hepler P.K. — *The role of calcium ions in phytochromemediated germination of spores of *Onoclea sensibilis* L.* *Planta* 160: 12–20, 1984.
94. Williams L.E., Schueler S.B., Briskin D.P. — *Further characterization of the red beet plasma membrane  $Ca^{2+}$ -ATPase using GTP as an alternative substrate.* *Plant Physiol.* 92: 747–754, 1990.
95. Williamson R.E., Ashley C.C. — *Free  $Ca^{2+}$  and cytoplasmic streaming in the alga *Chara*.* *Nature* 296: 647–651, 1982.
96. Wrona A.F., Spanswick R.M., Aist J.R. — *Calcium transport in protoplasts isolated from ml-o barley isolines resistant and susceptible to powdery mildew.* *Plant Physiol.* 88: 1157–1162, 1988.
97. Zocchi G., Hanson J.B. —  *$Ca^{2+}$  transport in microsomal vesicles from corn roots.* *Plant Physiol.* 69 Suppl.: 45, 1982.



KRYSTYNA ZUŻEWICZ

Pracownia Chronofizjologii  
Lotniczej i Klinicznej  
Wojskowego Instytutu Medycyny Lotniczej  
Warszawa

## CHARAKTERYSTYKA OKOŁODOBOWYCH RYTMÓW BIOLOGICZNYCH CZŁOWIEKA W WYSOKICH SZEROKOŚCIACH GEOGRAFICZNYCH (77°-80°N)

U zdrowego człowieka obserwuje się charakterystyczne uporządkowanie czasowe faz rytmów okołodobowych czynności psychicznych i fizjologicznych. Ponadto zachodzi zgodność fazowa rytmów okołodobowych z synchronizatorami środowiska. Dla człowieka najważniejszymi synchronizatorami są synchronizator socjalny i naprzemienność faz „światło — ciemność”\*. Poszukiwania i opis układu anatomicznego zdolnego do generowania okołodobowych rytmów biologicznych było poprzedzone udowodnieniem, że rytmika biologiczna jest natury endogennej, nie zależy od zmienności czynników środowiskowych. Jeszcze w latach 70. sugerowano, że rytmy biologiczne są skutkiem oscylacji dobowych w natężeniu naturalnych pól elektrycznych.

Zgodnie ze współcześnie znanymi faktami, rozrusznik okołodobowych rytmów biologicznych u ssaków i człowieka ma być zlokalizowany w strukturach anatomicznych podwzgórza, przede wszystkim w jądrze nadskrzyżowaniowym (nucleus suprachiasmaticus SCN) [10]. SCN połączony jest z siatkówką szlakiem nerwowym, stąd istnieje możliwość synchronizacji czynności SCN z fazami synchronizatora fotoekologicznego. Dla czynności SCN niezwykle ważne wydaje się także połączenie nerwowe jądra z szyszynką. Informacja o fazie oświetlenia dociera do szyszynki szlakiem siatkówkowo-podwzgórzowym, a następnie połączeniem nerwowym z SCN. W szyszynce zachodzi synteza jej hormonu — melatoniny. W warunkach ciemności w szyszynce stwierdza się blisko 30-krotny, w stosunku do fazy jasnej, wzrost aktywności *N*-acetyltransferazy serotoninowej, tj. enzymu kluczowego w syntezie melatoniny. Wiadomo także, że nocną syntezę melatoniny u ludzi można zahamować ekspozycją człowieka na światło o dużym natężeniu (co najmniej o wielkości 2 500 luksów). Produkt szyszynki — melatonina — może pełnić rolę biochemicznego przekaźnika informacji o zmianach fazy jasnej i ciemnej w ciągu doby. Czas trwania fazy ciemnej w ciągu doby jest informacją o sezonie, która dalej jest „tłumaczona” dla poszczególnych tkanek i komórek całego organizmu czasem utrzymywania się wysokiego stężenia melatoniny w płynach biologicznych [15].

\* Terminy i definicje stosowane w chronobiologii zostały zebrane w słowniku chronobiologicznym [22].

Synchronizator powoduje zgodność faz różnych rytmów okołodobowych, zaś jego brak może wywoływać dryf fazy lub (i) zmianę długości okresu rytmu. Organizm człowieka wykazuje pewną elastyczność w dopasowywaniu się do aktualnie działających synchronizatorów, co umożliwia m.in. wykonywanie przez człowieka pracy zmianowej, nocnej lub w nietypowych i nieregularnych porach doby [11].

Przeniesienie zwierząt, także człowieka do warunków izolacji od środowiskowych dawców czasu, powoduje wystąpienie rytmów biologicznych swobodnie biegnących (ang. free running rhythms). Rytmu swobodnie biegnące są przejawem rytmów endogennych, są one sterowane przez składowe centralnego rozrusznika rytmów (zlokalizowanego zapewne w SCN). Potwierdzeniem tej hipotezy są m.in. badania przeprowadzone w czasie lata polarnego na Spitsbergenie [17]. Wykazały one różnice w zachowaniu się rytmu temperatury głębokiej, wielkości diurezy, rytmu wydalanego z moczem potasu przy sztucznie narzuconym czasie trwania doby na 21 godzin. Polarnicy w tym eksperymencie podczas lata polarnego otrzymali zegarki, które odmierzały dobę jako 21 godzin, o czym wiedzieli tylko organizatorzy badań w trakcie trwania ekspedycji naukowej. Tylko rytmy temperatury ciała i diurezy przystosowały się do wymuszonego czasu trwania doby, podczas gdy rytm wydalania potasu pozostał nadal 24 godzinny.

Dla zwierząt, których życie w ogromnym stopniu podporządkowane jest wpływom środowiska naturalnego, najważniejszy dawca czasu to zmiana faz oświetlenia. Przesunięcia czasowe cyklu dzień–noc, lub całkowita eliminacja jednej z faz prowadzą do zaburzeń rytmów biologicznych. Obserwowane wówczas zmiany w charakterze rytmów okołodobowych polegają na skracaniu lub wydłużaniu okresu wahań, zmianie amplitudy, czy średniego dobowego poziomu, a nawet zaniku rytmiki. W warunkach ciągłego oświetlenia u zwierząt i ludzi obserwuje się zmiany okresu poszczególnych oscylacji prowadzącej do zaburzenia spójności fazowej między rytmami, określanej jako desynchronizacja wewnętrzna [1, 19].

Polarne regiony Ziemi, z uwagi na charakterystyczne warunki fotoekologiczne, stwarzają dla chronobiologa doskonałe możliwości poznania mechanizmów kontroli okołodobowych i sezonowych rytmów biologicznych człowieka. Podczas lata polarnego czy zimy, gdy jest stała iluminacja lub ciemność, światło przestaje odgrywać rolę dominującego synchronizatora rytmiki dobowej. Pobyt w strefach polarnych uczestników wypraw do Antarktyki i Arktyki związany jest zwykle ze znaczną zmianą szerokości geograficznej.

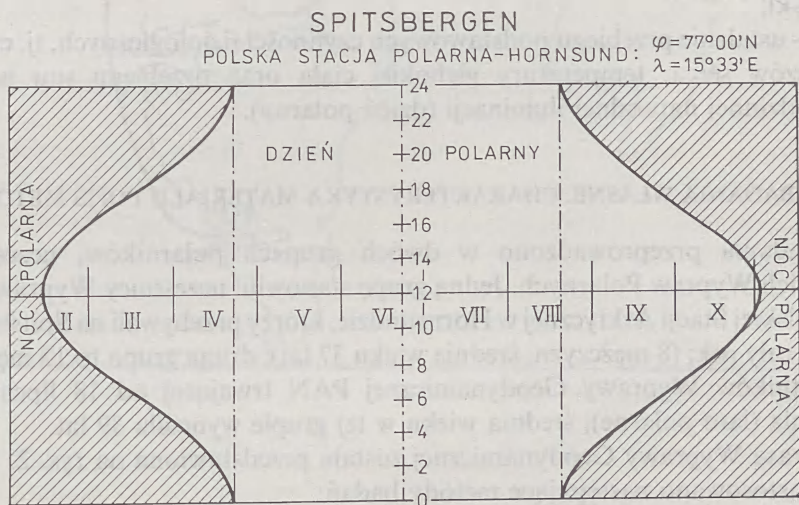
Pierwsze doniesienia o zjawisku wydłużania się doby w warunkach ciągłego oświetlenia (lato polarne) pochodzą z pamiętników uczestników ekspedycji arktycznych. Lekarz wyprawy na Biegun Północny w 1909 r. dr Frederick Cook zimując w Devon Island (76°N) „stracił” wg własnych obliczeń 3 doby. O utracie poczucia upływu czasu podczas lata polarnego informują także bardziej współczesne nam relacje. Kronikarz norweskiej wyprawy do Svalbardu — Per O. Sundman\*

\* Per O. Sundman, Ocean Lodowaty, Iskry, Warszawa 1989, 59.

wspomina: „rozdzielenie godzin stało się bardzo trudne, co szczególnie dało się zauważyć podczas postojów, kiedy naukowcy pracowali do białej nocy i kiedy przemierzaliśmy krótkie odcinki. Stałe punkty „programu” — lunch i obiad — niewiele ułatwiały. Spało się po parę godzin przed albo po lunchu, nocnego spoczynku bynajmniej nie cechował spokój. Słońce krążyło wokół nas, widoczne lub ukryte w chmurach i taakie. Nie zawsze wiedzieliśmy czy zegarek wskazuje 8<sup>00</sup> czy 20<sup>00</sup>”.

Spostrzeżenia z życia Eskimosów, nim dotarli do nich zdobycze cywilizacji (przede wszystkim sztuczne oświetlenie, centralne ogrzewanie pomieszczeń, komunikacja itp.) wskazywały na istnienie różnic w zachowaniu, trybie pracy — wypoczynku i snu zależnie od pory roku. W okresie zimy dochodziło do zaniku libido, zaburzeń w miesiączkowaniu u kobiet. Nadejściu wiosny towarzyszyły, zwłaszcza u kobiet, ataki hysterii połączone z silnymi reakcjami seksualnymi (*furoor sexualis*). W okresie lata polarnego opisywano również u Eskimosów zanik rytmu wydalania sodu z moczem, zmiany rytmu częstości skurczów serca w ciągu doby.

Prezentowane wyniki badań dotyczą dwóch Polskich Wypraw Arktycznych na Spitsbergen. Stacja Polarna PAN na Spitsbergenie kierowana przez Instytut Geofizyki PAN jest położona nad Zatoką Białego Niedźwiedzia w fiordzie Hornsund na Ziemi Wedel Jarlsberg. ( $\varphi$  77°00'N;  $\lambda$  15°33'E). Przeciętna temperatura dla najcieplejszego miesiąca roku nie przekracza +6°C. Nad Hornsundem huraganowy, południowo-wschodni wiatr wieje średnio przez 12 dni w miesiącu. Oprócz zdecydowanie surowszego klimatu panują tam inne niż w Polsce warunki oświetlenia naturalnego. Przeszło 4 miesiące trwa na Spitsbergenie zima z towarzyszącymi jej często zorzami polarnymi. Od 3. dekady kwietnia do 3. dekady maja trwa całodobowy dzień (rys. 1).



Rys. 1. Charakterystyka warunków fotoekologicznych Polskiej Stacji w Hornsundzie (Spitsbergen) (podajemy za zgodą J. Jasnorzewskiego)

Jedynie wiosną i jesienią występuje naprzemiennosc faz światło — ciemność. Ze względu na podobne warunki fotoekologiczne, wyniki badań w tych miesiącach są porównywalne z uzyskanymi w średnich szerokościach geograficznych. Podczas całorocznego pobytu w Arktyce człowiek narażony jest na działanie surowych czynników klimatycznych, czynników stresowych na zakażenia chorobami odzwierzęcymi (trychinoza, wścieklizna) oraz na bezpośredni kontakt ze zwierzętami drapieżnymi. Okres lata i zimy stwarza warunki umożliwiające ocenę wpływu braku synchronizatora świetlnego na rytmy okołodobowe człowieka i roli synchronizatora socjalnego [8, 9]. Zimą i okresowi lata polarnego towarzyszą odpowiednio zaburzenia nastroju psychicznego, snu oraz desynchronizacja wewnętrzna rytmów okołodobowych [9, 16, 17]. Szczególnie interesujące dla chronobiologa są warunki lata polarnego. Istnieją trudności w odtworzeniu warunków całodobowego naturalnego oświetlenia w laboratoriach z zabezpieczeniem wielu potrzeb, gdy obiektem badań jest człowiek [5]. Sztuczne oświetlenie różniące się od naturalnego natężeniem oraz rozkładem widma może wpływać na wyniki przeprowadzanych eksperymentów, co wykazano w badaniach na zwierzętach [1, 14] i ludziach [2, 12].

Polarne regiony Ziemi uważa się obecnie za naturalne laboratorium w zakresie biologii człowieka, ze względu m.in. na możliwość obserwowania wpływu niezwykłych warunków fotoekologicznych i klimatycznych na czynność organizmu człowieka.

Celem podjętych badań własnych, w których posłużono się danymi uzyskanymi od personelu lekarskiego wypraw do Arktyki, było:

— dokonanie charakterystyki czynności fizjologicznych zależnie od pory doby, czasu trwania ekspedycji (sezonu) u uczestników polskich wypraw do Arktyki;

— ustalenie przebiegu podstawowych czynności fizjologicznych, tj. częstości skurczów serca, temperatury głębokiej ciała oraz przebiegu snu w czasie 24-godzinnej naturalnej iluminacji (dzień polarny).

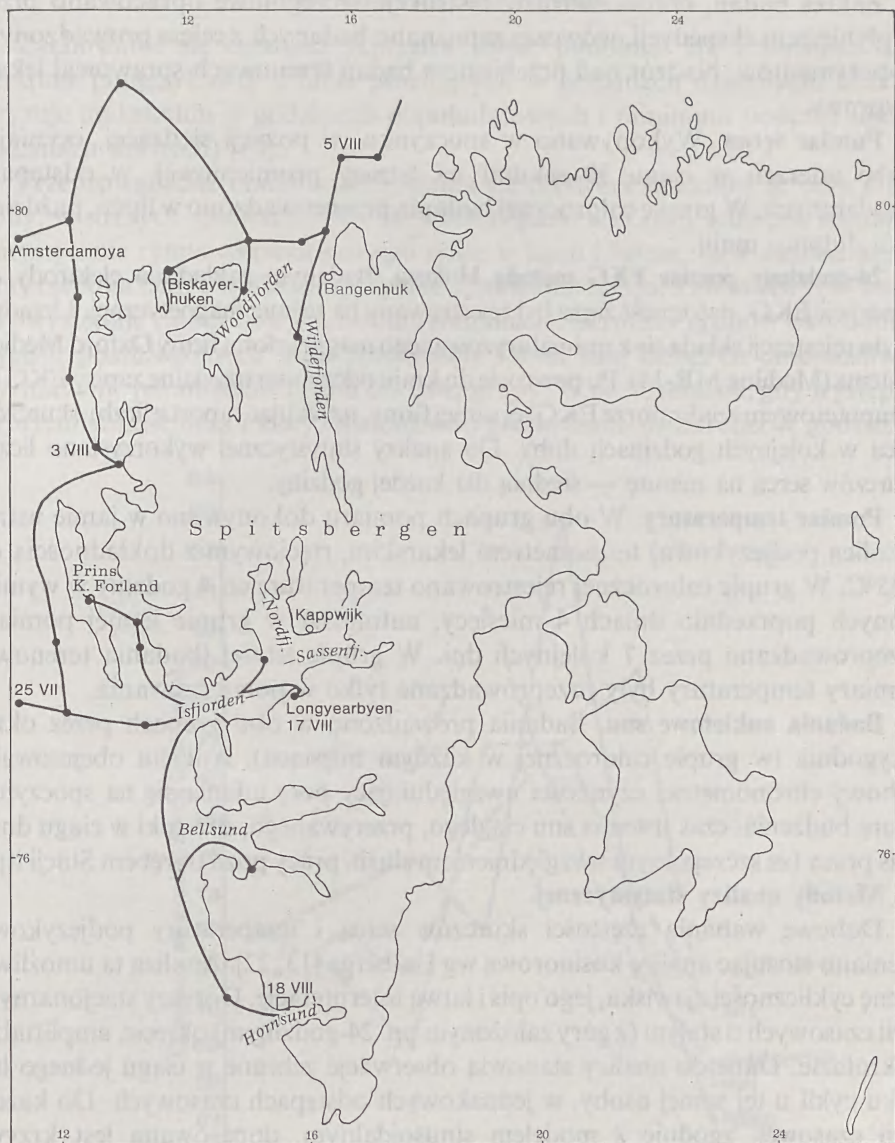
#### BADANIA WŁASNE. CHARAKTERYSTYKA MATERIAŁU I OPIS METOD

Badania przeprowadzono w dwóch grupach polarników, uczestników Polskich Wypraw Polarnych. Jedną grupę stanowili: uczestnicy Wyprawy PAN do Polskiej Stacji Arktycznej w Hornsundzie, którzy przebywali na Spitsbergenie przez cały rok; (8 mężczyzn, średnia wieku 37 lat); druga grupa to 13 mężczyzn, uczestników Wyprawy Geodynamicznej PAN trwającej od 18 lipca do 19 sierpnia (lato polarne); średnia wieku w tej grupie wynosiła 39 lat.

Trasa Wyprawy Geodynamicznej została przedstawiona na rys. 2.

Zastosowano następujące metody badań:

— autorytmometryczne, tj. wypełnianie ankiet samooceny wybranych parametrów fizjologicznych, samopoczucia, przebiegu i charakterystyki snu; pomiary temperatury jamy ustnej oraz częstości tętna;



Rys. 2. Schematyczna mapa Spitsbergenu z zaznaczonymi miejscami i czasem pobytu uczestników letniej wyprawy oraz stałą siedzibą Polskiej Stacji Arktycznej PAN (Hornsund)

— rejestrację 24-godziną EKG metodą Holtera (badania przeprowadzono tylko podczas lata polarnego).

Zakres badań, chronometrażę, instrukcje szczegółowe opracowano przed wypłynięciem ekspedycji, wówczas zapoznano badanych z celem prowadzonych eksperymentów. Nadzór nad przebiegiem badań terenowych sprawował lekarz Wyprawy.

**Pomiar tętna.** Wykonywano w spoczynku, w pozycji siedzącej, oceniając liczbę uderzeń w ciągu 30 sekund na tętnicy promieniowej, w odstępach 4-godzinnych. W grupie całorocznej badania przeprowadzono w lipcu, październiku, lutym i maju.

**24-godzinny pomiar EKG metodą Holtera.** Badanym zakładano elektrody do rejestracji EKG, natomiast zapis był rejestrowany na taśmie magnetycznej. Urządzenie do rejestracji składa się z zminiaturyzowanego magnetofonu firmy Oxford Medical Systems (Medilog MR-14). Po powrocie do kraju odczytano uzyskane zapisy EKG na komputerowym analizatorze EKG tej samej firmy, uzyskując raport z liczby skurczów serca w kolejnych godzinach doby. Do analizy statystycznej wykorzystano liczbę skurczów serca na minutę — średnią dla każdej godziny.

**Pomiar temperatury.** W obu grupach pomiaru dokonywano w jamie ustnej (okolica podjęzykowa) termometrem lekarskim, rtęciowym z dokładnością do  $0,05^{\circ}\text{C}$ . W grupie całorocznej rejestrowano temperaturę co 4 godziny w wymienionych poprzednio dniach 4 miesięcy, natomiast w grupie letniej pomiary przeprowadzano przez 7 kolejnych dni. W grupie letniej (badania terenowe) pomiary temperatury były przeprowadzane tylko w porze czuwania.

**Badania ankietowe snu.** Badania prowadzono w obu grupach przez okres 1 tygodnia (w grupie całorocznej w każdym miesiącu). Ankieta obejmowała: dobowy chronometraż czynności uwzględniający porę udania się na spoczynek i porę budzenia, czas trwania snu ciągłego, przerywanego, drzemki w ciągu dnia, czas pracy (ze szczególnym uwzględnieniem służb, pracy poza obrębem Stacji itp.)

#### Metody analizy statystycznej.

Dobowe wahania częstości skurczów serca i temperatury podjęzykowej oceniano stosując analizę kosinorową wg Halberga [13, 22]. Analiza ta umożliwia ocenę cykliczności zjawiska, jego opis i łatwą interpretację. Dotyczy stacjonarnych serii czasowych o stałym (z góry założonym np. 24-godzinnym) okresie, amplitudzie i akrofazie. Dane do analizy stanowią obserwacje zebrane w ciągu jednego lub kilku cykli u tej samej osoby, w jednakowych odstępach czasowych. Do każdej serii czasowej, zgodnie z modelem sinusoidalnym, dopasowana jest krzywa uzyskana metodą „najmniejszych kwadratów” opisana równaniem:

$$f(t) = M + A \cos(\omega t + \Phi)$$

gdzie  $M$  — średnia dobowa (zwana także mezorem),  $A$  — amplituda czyli maksymalne odchylenie od średniej dobowej;  $\omega$  — częstość kątowna (dla rytmu dobowego  $15^{\circ}/\text{godz.}$ );  $\Phi$  — akrofaza (czas wystąpienia maksimum analizowanego parametru),  $t$  — czas.

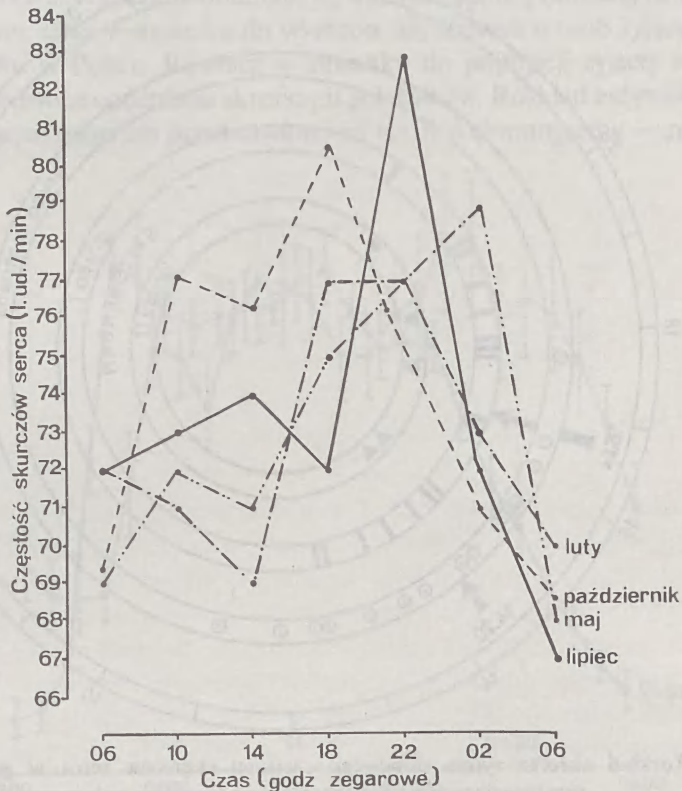


Do każdej dobowej serii czasowej zastosowano test amplitudy umożliwiający ocenę istotności statystycznej rytmu dobowego [13].

### WYNIKI I ICH OMÓWIENIE

Zachowanie się częstości skurczów serca, podobnie jak i wartości temperatury podjęzykowej u ludzi pracujących w godzinach dziennych, charakteryzuje maksimum w godzinach popołudniowych i minimum podczas snu (w godzinach nocnych) [10].

Przeprowadzone badania zachowania się częstości skurczów serca w ciągu doby, w różnych sezonach roku na Spitsbergenie wykazały istnienie istotnego statystycznie rytmu okołodobowego tylko w lipcu i lutym, tj. w okresie końca zimy i środka lata. Uzyskane wyniki przedstawiono na rys. 3 i w tabeli 1. W maju, gdy występuje całodobowa naturalna iluminacja, akrofazy rytmów okołodobowych u poszczególnych osób rozciągnęły się na całą dobę, co uniemożliwiło wyznaczenie parametrów rytmu dla całej grupy. W październiku, gdy występuje naprzemienność dnia i nocy, stwierdzono grupowanie się akrofaz w godzinach



Rys. 3. Dobowe wahania częstości skurczów serca u polarników grupy całorocznej w różnych miesiącach pobytu na stacji polarnej

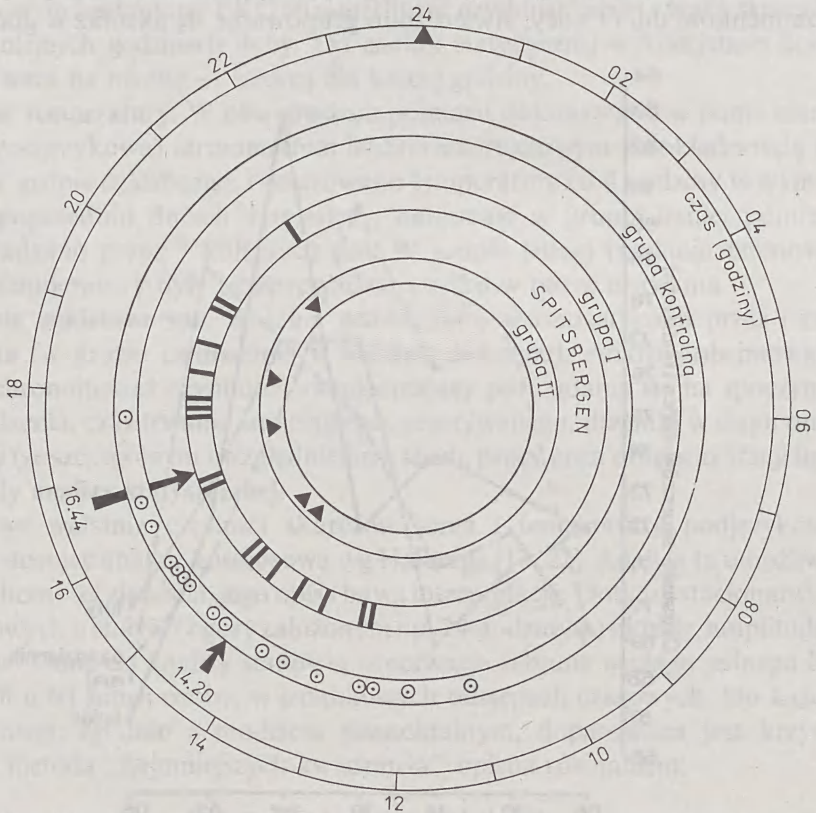
TABELA 1

Charakterystyka rytmu okołodobowego częstości skurczów serca w grupie 8 uczestników całorocznej wyprawy na Spitsbergen, w różnych miesiącach roku

Miesiąc	Średnia dobowa		Amplituda		Akrofoza (godz., min)
	liczba uderzeń/min				
	M ± SE		$\bar{A} \pm SE$		% (95% CI)
Lipiec	73,5	2,1	4,9	0,8	20,08 (16,41-02,27)
Październik	75,0	2,1	5,7	0,9	16,39 —
Luty	72,8	1,9	4,2	0,4	21,09 (17,16-00,01)
Maj	73,7	2,7	5,4	1,3	22,15 —

14.00–20.00 z wartością wypadkową o godz. 16.39, tj. blisko 4 godziny wcześniej niż obserwowano w poprzednich miesiącach.

Warunki całodobowego oświetlenia towarzyszyły letniej wyprawie na Spitsbergen oraz uczestnikom wyprawy całorocznej w lipcu i maju.



Rys. 4. Rozkład akrofaz rytmu dobowego częstości skurczów serca w grupie polarników przebywających na Spitsbergenie podczas lata polarnego.

Grupa I — osoby z normalną aktywnością dobową; Grupa II — osoby wykonujące nocną pracę zmianową; Grupa kontrolna — osoby badane w Polsce

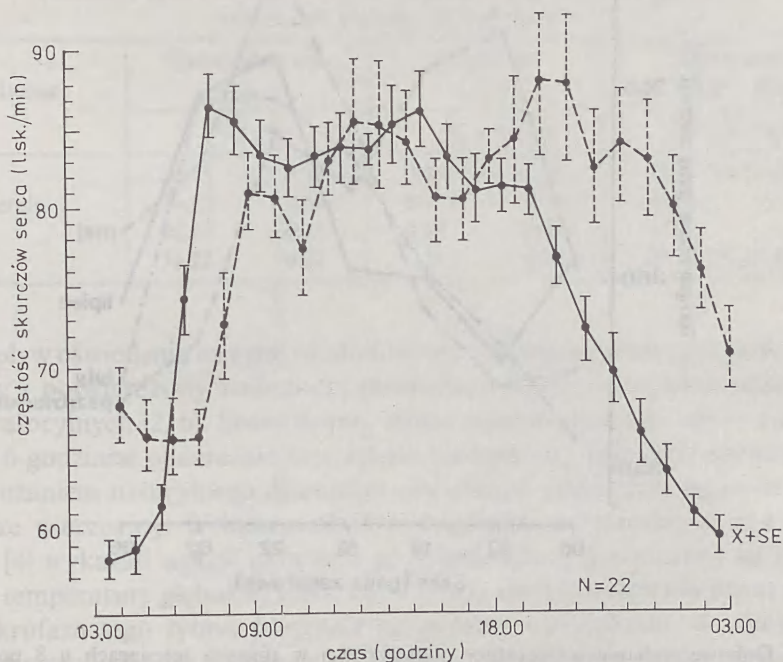
TABELA 2

Parametry opisujące rytm dobowy częstości skurczów serca w dwóch grupach: u zdrowych mężczyzn w Polsce i w grupie uczestników Polskiej Wyprawy Arktycznej w okresie lipiec-sierpień Grupa I — polarnicy o normalnej dziennej aktywności dobowej Grupa II — osoby pełniące nocne wachty

Grupa	Liczebność	Średnia dobowa (liczba uderzeń/min)	Amplituda (liczba uderzeń/min)	Akrofaza (godz., min)
		$M \pm SD$	$\bar{A} \pm SD$	$\bar{\theta}$ ( $\theta$ min, $\theta$ max)
Zdrowi mężczyźni w Polsce	16	$82, 7 \pm 6,03$	$14,59 \pm 4,76$	14,20 (11,00 — 17,42)
Polarnicy (Spitsbergen)	Gr. I	$79,22 \pm 8,37$	$9,89 \pm 4,77$	(12,43 — 21,46)
	Gr. II	$72,22 \pm 4,84$	$12,62 \pm 4,99$	(14,42 — 20,54)
	Razem:	$78, 3 \pm 8,14$	$10,3' \pm 4,83$	16,44 (12,43 — 21,46)

$N^*$  — liczba przeanalizowanych zapisów dobowych

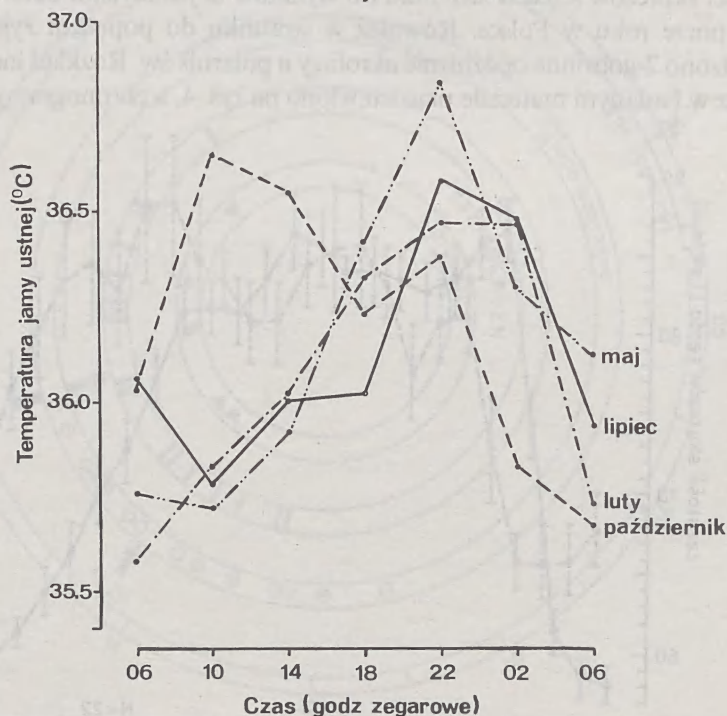
Wyniki badań częstości skurczów serca wśród uczestników wyprawy letniej zestawiono w tabeli 2. Wykazano obniżenie się wartości średniej dobowej i amplitudy częstości skurczów serca w stosunku do wyników uzyskanych u osób żyjących o tej samej porze roku w Polsce. Również w stosunku do populacji żyjącej w Polsce stwierdzono 2-godzinne opóźnienie akrofazy u polarników. Rozkład indywidualnych akrofaz w badanym materiale przedstawiono na rys. 4, a chronogramy — na rys. 5.



Rys. 5. Chronogramy częstości skurczów serca dla grupy badanej w Polsce (linia ciągła) i uczestników wyprawy polarnej na Spitsbergen (linia przerywana)

W podobnych badaniach przeprowadzonych w Arktyce (Svalbard — 79°) na przełomie lipca i sierpnia Reinberg i wsp. [16] wykazali istnienie związku akrofazy rytmu częstości skurczów serca u człowieka z 24-godzinną naturalną iluminacją. Podobnie do badań własnych, wykazali oni opóźnienie akrofazy tego rytmu w Arktyce o 2–4 godzin w porównaniu z wartościami wyjściowymi we Francji. W badaniach prowadzonych na personelu naukowym stacji polarnych, zatrudnionym w trybie stałych godzin pracy, stałych pór posiłków nie wykazano jednoznacznych związków między wartościami akrofazy a porą roku [4, 7]. W badaniach Kowalskiego [7] personel Stacji nie przebywał w warunkach 24-godzinnej iluminacji naturalnej (Stacja PAN w Antarktyce im. H. Arctowskiego położona jest poniżej południowego koła podbiegunowego). Przyczyną różnic w wynikach własnych i Reinberga i wsp. [16] i w badaniach Deryapy i wsp. [4] i Kowalskiego [7] może być brak sztywnego przestrzegania regulaminu Stacji na Spitsbergenie, bez precyzyjnego określania pory posiłków, pory udawania się na spoczynek nocny. W naszych badaniach doszło zapewne do osłabienia roli synchronizatora socjalnego.

Dobowe wahania wartości temperatury podjęzykowej w różnych porach doby i różnych sezonach zestawiono na rys. 6 i w tabeli 3.



Rys. 6. Dobowe wahania temperatury podjęzykowej w różnych miesiącach u 8 polarników, uczestników całorocznej wyprawy na Spitsbergen

Istnienie okołodobowego rytmu temperatury podjęzykowej, istotne statystycznie, wykazano w miesiącach letnich przy 24-godzinnej naturalnej iluminacji.

Rytm temperatury głębokiej jest jednym ze stosunkowo dobrze poznanych rytmów okołodobowych człowieka. Cechuje go powolny, a zatem łatwy do obserwacji kierunek przystosowania do nowych warunków fotoekologicznych. U ludzi pracujących w godzinach dziennych temperatura głęboka ciała wykazuje maksimum w godzinach popołudniowych, a minimum nocą i we wczesnych godzinach rannych. Charakterystyczne zachowanie się temperatury głębokiej ciała towarzyszy okresowi snu [3]. Rytm okołodobowy temperatury głębokiej ciała jest charakterystyczny dla różnych szerokości geograficznych, podobne są akrofazy, różnice natomiast dotyczą amplitudy rytmu [18]. Na równiku amplituda temperatury głębokiej ciała wynosi  $0,17^{\circ}\text{C}$ , zaś w strefach polarnych ziemi  $0,31^{\circ}\text{C}$ . Ci sami autorzy stwierdzają, że w ciągu lata polarnego czy też stałej ciemności podczas nocy polarnej okres rytmu temperatury głębokiej może ulegać zmianie, zwykle wydłużeniu i stawać się rytmem swobodnie biegnącym (free-running rhythms). W badaniach własnych u osób przebywających cały rok na Spitsbergenie stwierdzono wyższe wartości amplitudy rytmu temperatury podjęzykowej niż obserwowane u osób w kraju.

TABELA 3

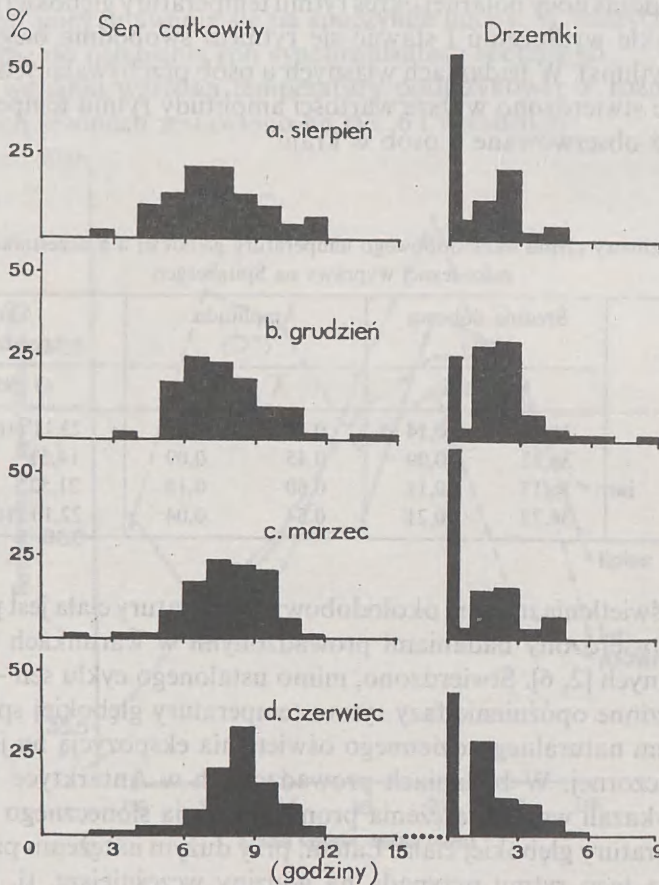
Parametry rytmu okołodobowego temperatury głębokiej u 8 uczestników całorocznej wyprawy na Spitsbergen

Miesiąc	Średnia dobowa ( $^{\circ}\text{C}$ )		Amplituda ( $^{\circ}\text{C}$ )		Akrofaza (godz., min)
	$M \pm SE$		$\bar{A} \pm SE$		$\bar{\emptyset}$ (95% CI)
Lipiec	36,13	0,14	0,44	0,06	23,11 (18,11–04,31)
Październik	36,22	0,09	0,45	0,09	14,51 –
Luty	36,17	0,11	0,60	0,15	21,52 –
Maj	36,22	0,21	0,54	0,04	22,10 (16,48–00,59)

Wpływ oświetlenia na rytm okołodobowy temperatury ciała jest powszechnie uznany i potwierdzony badaniami prowadzonymi w warunkach naturalnych i laboratoryjnych [2, 6]. Stwierdzono, mimo ustalonego cyklu sen — czuwanie, około 6-godzinne opóźnienie fazy rytmu temperatury głębokiej spowodowane przedłużaniem naturalnego dziennego oświetlenia ekspozycją na jasne światło w porze wieczornej. W badaniach prowadzonych w Antarktyce *De Ryppa* i wsp. [4] wykazali wpływ natężenia promieniowania słonecznego na akrofazę rytmu temperatury głębokiej ciała. Latem, przy dużym natężeniu promieniowania, akrofaza tego rytmu przypada na godziny wcześniejsze, tj. około godz. 15.00, przesuując się następnie na godziny późniejsze w miarę obniżania się natężenia światła.

Badania subiektywne snu polarników obu grup opierały się na dobrowolnie dostarczonych ankietach. Na rysunku 7 przedstawiono histogram ilustrujący charakterystyki snu całkowitego i czasu trwania drzemek w różnych porach roku. Porównując długość snu całkowitego w środku lata polarnego (czerwiec) i w środku zimy polarnej (grudzień), można stwierdzić w porze letniej znaczny spadek procentowy snu trwającego do 7 godzin. W czerwcu przeważał sen całkowity o długości 8–9 godzin (33%). Sen trwający 6–7 godzin stanowi w czerwcu jedynie 7,9%, natomiast sen o tej długości dominuje w grudniu (24,3%). Skracaniu długości snu całkowitego zimą towarzyszy wzrost procentowego udziału 2-3-godzinnych drzemek. Drzemki krótkie, do 30 minut są

## SPITSBERGEN

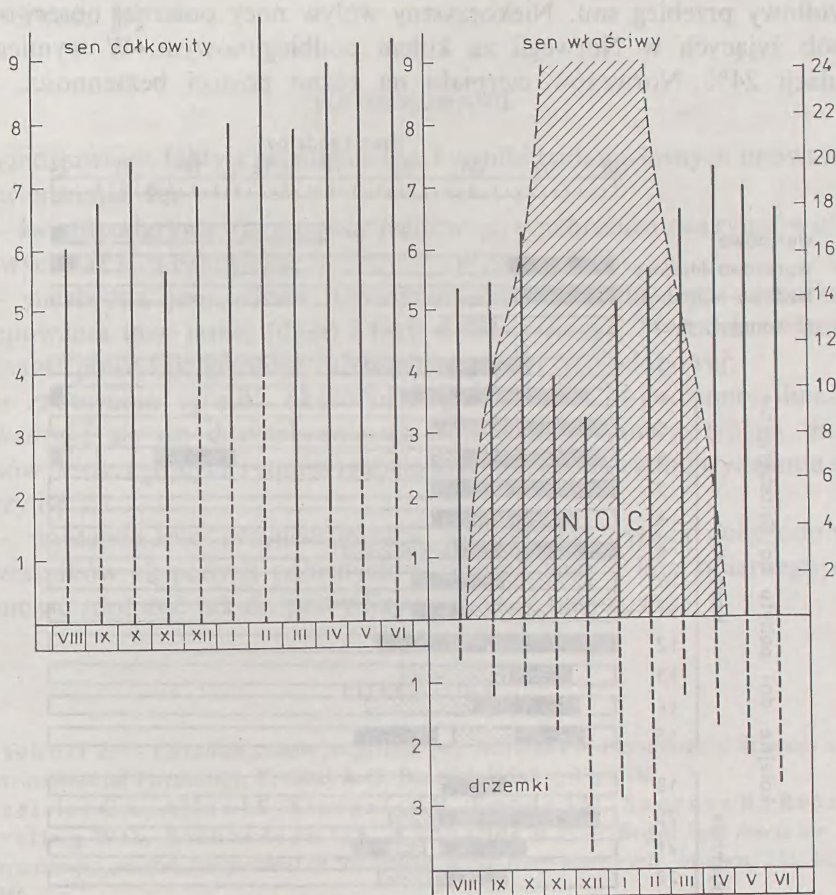


Rys. 7. Wyniki badań snu polarników wyprawy całorocznej przebywających w Polskiej Stacji Arktycznej PAN w Hornsundzie

charakterystyczne dla wiosny i lata. Przykładem zimowego skrócenia czasu snu właściwego i wydłużenia czasu drzemek może być pokazane na rys. 8 zachowanie się snu polarnika w poszczególnych miesiącach pobytu na Spitsbergenie. W subiektywnej ocenie badanych czas zasypiania (czas latencji) był najkrótszy w miesiącach przejściowych, tj. w marcu i wrześniu, trwał on średnio 25 minut.

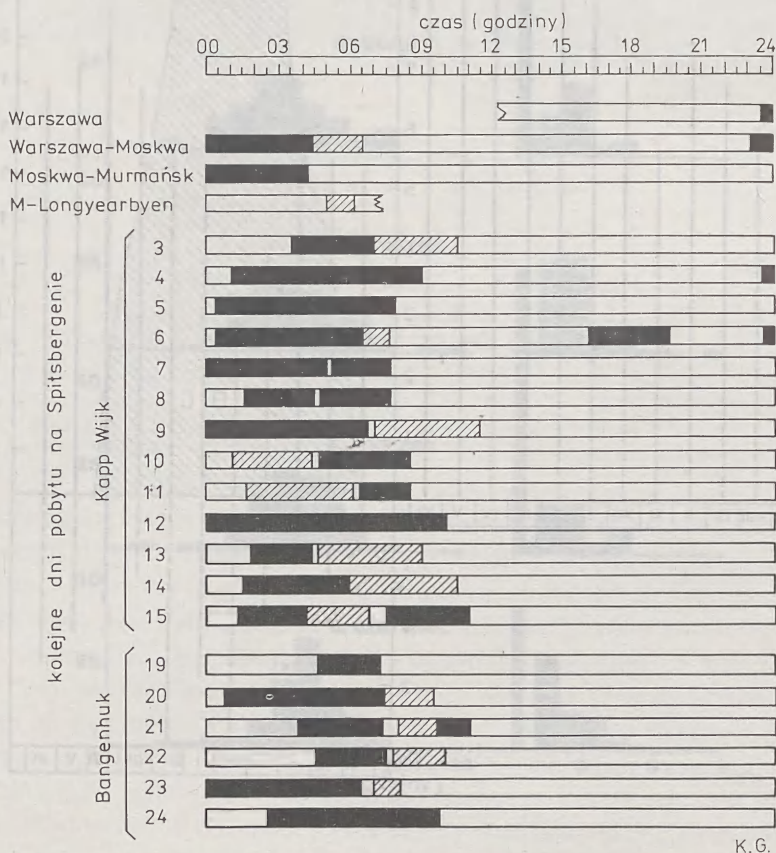
Interesujące wydają się wyniki badań snu wśród uczestników grupy letniej, którzy przez kilkanaście dób prowadzili szczegółowy chronometraż czynności podczas badań terenowych w Kapp Wijk i Bangenhuk. Wyniki ankiety snu u jednego z członków dwuosobowego zespołu przedstawiono na rys. 9.

W górnej części rysunku przedstawiono wartości dotyczące czasu trwania snu ciągłego, przerywanego w Warszawie, w Moskwie (gdzie odbyła się przerwa w podróży lotniczej do Longerbyen (stolica Spisbergenu), w dolnej zaś za-



Rys. 8. Roczne wahania długości snu całkowitego, właściwego i drzemek u jednego z uczestników wyprawy całorocznej

chowanie się snu ciągłego i przerywanego w pierwszych 2 tygodniach pobytu na Spitsbergenie oraz w kolejnych 19–24 dniu trwania ekspedycji. W pierwszym tygodniu pobytu na Spitsbergenie sen charakteryzuje się odpowiednio długim trwaniem snu ciągłego, wybudzenia są rzadkie. Poczynając od 9 dnia pobytu w drugiej części snu pojawia się sen przerywany, opisywane są wybudzenia. Ponieważ wypełnianie ankiet obejmuje okres przed wyjazdem, wyraźnie widoczne jest przesunięcie pory udawania się na spoczynek nocny na Spitsbergenie i odpowiednio wybudzanie się na godziny późniejsze w porównaniu ze zwyczajowymi porami w Polsce. Przy normalnej aktywności życiowej człowieka, sen wiąże się z porą nocną (ciemną). Zmiany warunków fotoekologicznych, np. 24-godzinna naturalna lub sztuczna iluminacja, wymuszanie snu w porze dnia (fazie jasnej) u osób pracujących w godzinach nocnych, mogą zaburzać prawidłowy przebieg snu. Niekorzystny wpływ nocy polarnej obserwowano u osób żyjących w Norwegii za kołem podbiegunowym. W wymienionej populacji 24% Norwegów cierpiało na różne postaci bezsenności, które



K.G.

Rys. 9. Przebieg snu u pracownika naukowego, prowadzącego badania terenowe na Spitsbergenie podczas lata polarnego



samoistnie ustępowały z nadejściem wiosny, powrotem Słońca i dnia [21]. Analiza raportów lekarzy ocenianych wypraw polarnych nie potwierdza występowania klinicznych postaci zaburzeń snu, zaburzeń nastroju itp. Obserwowane skracanie czasu snu, czy też przesuwanie pory udawania się na spoczynek na godziny późniejsze w grupie letniej, może być spowodowane wielodniową, powolną reakcją organizmu na gwałtowną zmianę warunków fotoekologicznych (przemieszczenie z warunków lata w Polsce do surowych warunków lata polarnego na Spitsbergenie). W szczegółowych badaniach neurofizjologicznych, obejmujących sporządzanie hypnogramów i oceny procentowego udziału poszczególnych faz snu w całym hypnogramie podczas lata polarnego na Antarktyce, wykazano skrócenie czasu trwania snu wolnofalowego (fazy 3 i 4); w okresie zimy polarnej zmiany w widmie gęstości mocy EEG polegające na przesunięciu się częstotliwości zapisu w kierunku wolnych częstotliwości [4].

#### PODSUMOWANIE

Przedstawione fakty z piśmiennictwa i wyniki badań własnych upoważniają do stwierdzenia, że:

— światło odgrywa rolę pierwszorzędowego synchronizatora rytmów okołodobowych także u człowieka;

— niezbędna jest jednak naprzemiennosc działania tego czynnika, tj. występowania fazy jasnej (dnia) i fazy ciemnej (nocy), 24 godzinna bowiem iluminacja powoduje głębokie zaburzenia rytmiki okołodobowej;

— zaburzenia rytmiki okołodobowej w czasie 24-godzinnej iluminacji prowadzą się do desynchronizacji wewnętrznej rytmów (różna długość okresów poszczególnych rytmów) lub do arytmiki (zanik rytmu wydalania sodu, diurezy itp.);

— występowanie desynchronizacji wewnętrznej rytmiki okołodobowej u uczestników ekspedycji polarnych w okresie zimy i lata polarnego może ograniczać zdolność tak do pracy fizycznej, jak i umysłowej.

#### LITERATURA

1. Aschoff J. — *Circadian system properties*. [w:] *Advances in Physiological Sciences* vol. 18. Environmental Physiology, F. Obal & G. Benedek (eds.) 1, 17, 1980.
2. Czeisler C.A., Allan I.S., Strogatz S.H., Ronda J.M., Sanchez R., Rios C.D., Freitag W.O., Richardson G.S., Kronauer R.E. — *Bright light resets the human circadian pacemaker independent of the timing of the sleep-wake cycle*. *Science*, 233: 667–671, 1986.
3. Davies D.R., Horne I.A. — *Human sleep. Measurement, characteristics and individual differences*. [w:] *Sleep disturbance and hypnotic drug dependence*. A.D. Clift (red.) Excerpta Medica, Amsterdam, Oxford, N.Y., 43–68, 1975.

4. Deryapa N.R., Mashkin M.P., Posniy W.S. — *Problemy myeditsinskoj bioritmologii*. Meditsina Moskwa, 114–144, 1985.
5. Griffiths R.A. — *Natural environmental cues and circadian rhythms of behaviour — a perspective*. Chronobiol. Int. 3(4), 247–253, 1986.
6. Halberg F., Frank G., Harner R., Matthews J., Aaker H., Gravem H., Melby J. — *The adrenal cycle in men on different schedules of motor and mental activity*. Experientia 17: 282–284, 1961.
7. Kowalski W. — *Adaptacja człowieka do pobytu w Antarktyce*. Praca habilitacyjna, Wojskowy Instytut Medycyny Lotniczej, Warszawa 1981.
8. Kwarecki K. — *Problemy biomedyczne pobytu człowieka w strefach polarnych ze szczególnym uwzględnieniem Antarktyki*. Medycyna Lotnicza 69, 1–13, 1980.
9. Kwarecki K. — *Adaptacja i zdrowie człowieka w strefach polarnych*. [w:] *Antarktyka — przyroda i człowiek*. S. Rakusa-Suszczewski i K. Kwarecki. PAN Ossolineum, Wrocław, Warszawa, Kraków, Gdańsk, Łódź, 115–150, 1987.
10. Kwarecki K. — *Wprowadzenie do chronobiologii człowieka i chronomedycyny*. Kosmos 40 (1): 31–52, 1991.
11. Kwarecki K., Zużewicz K. — *Zespół „długu czasowego” — skutki naglej zmiany strefy czasu*. Postępy Astronautyki (w druku).
12. Lewy A.J., Sack R.L., Mills S., Hoban T.M. — *Antidepressant and circadian phase-shifting effects of light*. Science 235: 352–354, 1987.
13. Nelson W., Tong Y.L., Halberg F., Lee I.K. — *Method for cosinor rhythmometry*. Chronobiologia, 6 (4), 406–423, 1979.
14. Pittendrigh C.S. — *Circadian oscillations in cells and the circadian organization of multicellular systems*. [w:] *The neurosciences 3rd study program*. F.O. Schmitt, F.G. Worden (red.) MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 437–458, 1974.
15. Reiter R.J. — *Comparative aspects of pineal melatonin rhythms in mammals*. ISI Atlas of Science, 1: 111–116, 1988.
16. Reinberg A., Brossard T., Andre M.F., Joly D., Malaurie J., Levi F., Nicolai A. — *Interindividual differences in a set of biological rhythms documented during the high Arctic summer (79°N) in three healthy subjects*. Chronobiol. Int. 1(2), 127–138, 1984.
17. Simpson H.W., Lobban M.C., Halberg F. — *Urinary near 24-hour rhythms in subjects living on 21-hour routine in the Arctic*. Arctic Anthropology, 7–1, 144–164, 1970.
18. Simpson H.W., Bohlen I.G. — *Latitude and the human circadian system*. [w:] *Biological aspects of circadian rhythms*. I.N. Mills (red.) Plenum Press, London. N.Y., 85–120, 1973.
19. Wever R. — *The circadian system of man. Results of experiments under temporal isolation*. Springer Verlag N.Y., Heidelberg, Berlin 1–276, 1979.
20. Wever R. — *Phase shifts of human circadian rhythms due to shifts of artificial Zeitgebers*. Chronobiologia 7: 303–327, 1980.
21. Yoshimura H. — *Studies on acclimatization and the circadian rhythm related with the pattern activity in the Antarctic*. [w:] *Polar Human Biology*, O.G. Edholm, E.K.E. Gunderson (red.) William Heinemann Medical Books Ltd. 317–321, 1973.
22. Zużewicz K. — *Słownik podstawowych terminów i pojęć stosowanych w chronobiologii*. Kosmos 40 (1): 111–116, 1991.

JANUSZ NAWRAT

Zakład Fizjologii Zwierząt  
Instytut Zoologii  
Uniwersytet Jagielloński  
Kraków

## ELEKTROFIZJOLOGICZNE I FARMAKOLOGICZNE WŁAŚCIWOŚCI JĄDER NADSKRZYŻOWANIOWYCH — NUCLEI SUPRACHIASMATICI (SCN) PODWZGÓRZA SSAKÓW

Generowanie rytmiki okołodobowej, zwanej rytmiką circadiálną, jest integralną własnością każdego poziomu biologicznej organizacji materii żywej. Ekspresja rytmiki zachodzi już na poziomie komórkowych przemian biochemicznych.

Rytmu okołodobowe u kręgowców są generowane przez specjalne zegary biologiczne. Stanowią je grupy neuronów zorganizowane w spójny, hierarchiczny system. Przykładem zegara biologicznego u ssaków są jądra nadskrzyżowaniowe — *nuclei suprachiasmatici* (SCN) — dwie małe grupy komórek zlokalizowane w przedniej części podwzgórza, tuż ponad skrzyżowaniem nerwów wzrokowych. Każde jądro zawiera około 10 000 małych, gęsto upakowanych neuronów [1].

SCN odpowiedzialne są za czasową koordynację procesów fizjologicznych organizmu. Jest to możliwe dzięki istnieniu licznych połączeń nerwowych SCN z innymi częściami mózgu, czy też np. z gruczołami wydzielniczymi. SCN nie są prawdopodobnie jedynymi strukturami odpowiedzialnymi za rytmikę u ssaków, jednakże stanowią one niewątpliwie główny generator rytmiki oraz synchronizator poszczególnych rytmów biologicznych organizmu. Empirycznym poparciem tej hipotezy są liczne doświadczenia, polegające na leżkach czyli chirurgicznej, całkowitej izolacji SCN od innych części mózgu. Skutkiem lezji SCN jest zniesienie rytmów aktywności lokomotorycznej, rytmów picia, przyjmowania pokarmów, snu/czuwania, poziomu nadnerczowego kortykosteronu, szyszynkowej N-acetylotransferazy, cykliki owulacji oraz aktywności rozrodczej szczura [5]. Zachowana zostaje jednak cykliczność zmian temperatury ciała, a u naczelników również sekrecji kortyzolu. Dowodzi to faktu, iż oscylatory okołodobowe odpowiedzialne za rytmikę zmian temperatury ciała leżą na zewnątrz SCN. Ich lokalizacja pozostaje jednak dotąd nie poznana.

Istnienie w organizmie rytmów swobodnie bieżących, niezależnie z różnym okresem, jak np. u człowieka rytmu snu/czuwania i temperatury ciała nazwane zostało „wewnętrzną desynchronizacją” [8].

W normalnych warunkach system wielu oscylatorów działa synchronicznie, a jego ekspresja może sprawiać wrażenie istnienia tylko jednego zegara biologicznego.

Hierarchiczna organizacja wspomnianego systemu charakteryzuje się wzajemnymi zależnościami funkcjonalnymi i przypomina model systemu rozruszników serca [12]. Uszkodzenie w sercu np. węzła Keith-Flacka sprawia, iż rytmiczne skurcze serca generowane są przez dotąd podrzędny węzeł przedsionkowo-komorowy Aschoffa-Tawary. Analogia ta jest jednak dla systemu oscylatorów okołodobowych wciąż niepełna, brak bowiem konkretnych danych na temat lokalizacji poszczególnych oscylatorów.

Ważnym czynnikiem synchronizacji rytmów biologicznych organizmu są periodyczne zmiany w środowisku. Cykle światło/ciemność środowiska synchronizują rytmy SCN za pośrednictwem połączeń między SCN a receptorami światła. Takim połączeniem jest droga nerwowa siatkówkowo-podwzgórzowa — retinohypothalamic projection (RHP).

#### RYTMIKA OKOŁODOBOWA AKTYWNOŚCI JĄDER NADSKRZYŻOWANIOWYCH

Rytmy okołodobowe generowane przez SCN mają charakter endogenne. W stanie całkowitej izolacji (przy braku połączenia z siatkówką) rytm circadianny aktywności elektrofizjologicznej SCN utrzymuje się jeszcze przez 34 cykle, jak wykazali Inoué i Kawamura (za [4]). Wyizolowane jądra nadskrzyżowaniowe nadal posiadają własną endogenną rytmikę zużycia glukozy, co wykazano metodami autoradiograficznymi z wykorzystaniem 2-deoksy-[C<sup>14</sup>]-glukozy [2].

Rytm zużycia glukozy SCN cechuje duża zbieżność z rytmiką aktywności lokomotorycznej szczura [4].

SCN wydają się obecnie jedynymi mózgowymi strukturami zdolnymi jednocześnie do utrzymywania rytmiki dobowej zużycia glukozy i aktywności elektrofizjologicznej [4]. Wykazano, że oprócz SCN również kora mózgowa posiada własność cyklicznych zmian zużycia glukozy podobnie jak SCN, jednakże nie wykryto w niej endogennej cyklicznej aktywności elektrofizjologicznej neuronów. Obszary przedwzrokowe podwzgórza wykazują natomiast wyraźny rytm aktywności elektrofizjologicznej, ale za pomocą badań autoradiograficznych zużycia znakowanej radioaktywnie dezyksyglukozy nie wykryto tam rytmiki metabolicznej [4].

Nie jest jednak wykluczone, że w peryferyjnie względem SCN położonych obszarach podwzgórza, cechujących się wysokim poziomem metabolizmu i małą jednorodnością organizacji, rytmy takie mogą istnieć. Poszukiwano rytmiki metabolicznej i elektrofizjologicznej w wielu strukturach mózgu przez chirurgiczne odizolowanie od SCN. Udowodniono, iż rytm aktywności elektrofizjologicznej SCN utrzymywał się zarówno w warunkach cyklicznych zmian światło/ciemność, jak również w warunkach stałej ciemności lub stałego oświetlenia [10].

Jądra nadskrzyżowaniowe nie wymagają więc dla podtrzymania rytmiki okołodobowej doprowadzania sygnałów ze środowiska drogą połączeń nerwowych z receptorami, czy też regularnych cykli światło/ciemność. Autonomiczność SCN pod tym względem stanowi wyjątek na tle innych części mózgu, wymagających połączeń aferentnych z generatorem rytmu (np. SCN) dla podtrzymania własnej rytmiki elektrofizjologicznej.

Podkreślenia wymaga fakt, iż badania rytmów okołodobowych SCN przeprowadzone na skrawkach podwzgórza inkubowanych *in vitro* dają zbieżne rezultaty z badaniami *in vivo*.

#### ODPOWIEDŹ NA ŚWIATŁO NEURONÓW JĄDER NADSKRZYŻOWANIOWYCH

Podstawową funkcją SCN jest regulacja stałej, pod względem fazy, relacji między ich własnym endogennym rytmem a cyklem zmian światło/ciemność środowiska. Pośrednikiem w przekazywaniu odpowiednich informacji na temat warunków świetlnych środowiska do SCN jest RHP. Jednakże wykazano, iż nawet uszkodzenie tego szlaku nerwowego nie powoduje utraty możliwości synchronizacji rytmu z zewnątrz. Stan ten sugeruje możliwość istnienia drugiego, alternatywnego, multisynaptycznego szlaku wzrokowego do SCN. Udowodniono istnienie połączenia SCN z brzuszno-bocznym ciałem kolankowatym — ventral lateral geniculate nucleus (vLGN) u chomika. Ta projekcja odgrywa prawdopodobnie rolę pomocniczą w regulacji rytmiki dobowej.

Dwa opisane szlaki projekcji wizualnej do SCN są funkcjonalnie równoważne, tym niemniej ich integracja nie jest warunkiem niezbędnym w celu synchronizacji rytmiki SCN z rytmiką środowiska. RHP w zupełności wystarcza do pełnienia tych funkcji.

Znaczna większość odpowiadających na światło komórek SCN zmienia swoją aktywność elektrofizjologiczną wraz ze zmianą warunków świetlnych środowiska. Stosując powyższe kryterium, sklasyfikowano komórki SCN na dwie subpopulacje (typy) [6].

1) aktywowanych światłem neuronów SCN

2) hamowanych światłem neuronów SCN

Aktywność elektrofizjologiczna komórek pierwszego typu wzrasta wraz z natężeniem światła monotonicznie, aż do poziomu całkowitego „wysycenia” światłem ( $> 1000 \text{ cd} \cdot \text{m}^{-2}$ ). Komórki drugiego typu wywierają efekt supresyjny w stosunku do komórek pierwszego typu, przeciwdziałając efektowi ich „wysycenia” światłem [10].

Charakterystyczne jest to, że ich odpowiedź na światło zachodzi tylko na wysokim poziomie intensywności oświetlenia przekraczającym  $1/10 \text{ cd} \cdot \text{m}^{-2}$ . Aby wyjaśnić mechanizm działania systemu dwóch wspomnianych typów komórek, sugeruje się istnienie w SCN odpowiednich pól receptywnych odpowiedzialnych za kodowanie informacji o oświetleniu [6]. Takie pola receptywne składałyby się z komórek o jednakowych funkcjach i jakkolwiek ich

granice nie są znane, byłyby one odpowiednio rozległe i dobrze dopasowane do przestrzennej organizacji przeniesienia informacji o oświetleniu z szerokich obszarów siatkówki.

W celu potwierdzenia słuszności tego modelu prowadzi się badania na szczurach. Duża subpopulacja komórek vLGN wykazuje podobne właściwości do aktywowanych i hamowanych światłem komórek SCN. Co najmniej część tych komórek vLGN posiada połączenia z SCN.

Elektryczna stymulacja SCN prowadzi u szczurów do antydromowej aktywacji neuronów w vLGN.

Argumentem o wystarczalności połączenia siatkówki z SCN przez RHP do synchronizowania rytmów organizmu z rytмами środowiska są wnioski płynące z doświadczeń z obustronną leżą vLGN [11]. Po izolacji vLGN komórki SCN odpowiadają na światło normalnie a dostosowanie fazy rytmu SCN do warunków świetlnych środowiska jest możliwe w obecności RHP jako jedynego nieuszkodzonego wejścia do SCN.

#### ELEKTROFIZJOLOGIA JĄDER NADSKRZYŻOWANIOWYCH Z UWZGLĘDNIENIEM ASPEKTÓW ROZWOJOWYCH

Neurony SCN tworzą ze względu na specyfikę swych własności elektrofizjologicznych trzy subpopulacje (typy):

Pierwszy typ — neurony o regularnym modelu impulsów

Drugi typ — neurony o nieregularnym modelu impulsów

Trzeci typ — neurony pracujące w powtarzających się seriach impulsów.

Typ pierwszy charakteryzuje stałość interwałów między impulsami. Ich rozkład da się opisać funkcją Gaussa, a wariancja w takim rozkładzie nie przekracza wartości 0,2. Powyżej tej wartości neurony klasyfikuje się jako przynależne do drugiej subpopulacji o nieregularnym modelu impulsów. W trakcie rozwoju zmieniają się proporcje poszczególnych typów neuronów w SCN. Siódmego dnia po urodzeniu pulę neuronów SCN tworzą w około 50% komórki pierwszego typu i w około 50% komórki drugiego typu. Liczebny udział neuronów trzeciego typu jest znikomy. Do 21 dnia typ pierwszy wzrasta do 73%, a typ drugi spada do 25%. Populacja neuronów grupy trzeciej pozostaje w przybliżeniu na stałym niskim pułapie w trakcie rozwoju. U dorosłych szczurów rozkład przedstawia się następująco: 80, 19, 1% odpowiednio dla neuronów pierwszego, drugiego i trzeciego typu aktywności elektrofizjologicznej. W innych jądrach podwzgórza stosunki te przedstawiają się inaczej i nie wykazują tak dużej rozbieżności między typem pierwszym i drugim.

Przeprowadzono również badania częstości impulsów neuronów SCN oraz okolicy bocznej podwzgórza (LHA — lateral hypothalamic area) i brzuszno-przyśrodkowej części podwzgórza (VMH — ventromedial hypothalamus) [4]. Zainteresowanie LHA i VMH bierze się stąd, iż te rejony mózgu mogą posiadać połączenia z SCN i wskutek tego modyfikować okres danego rytmu

biologicznego np. rytmu aktywności lokomotorycznej.

Częstość impulsów neuronów mierzona między 7 a 14 dniem po urodzeniu wynosi ok. 3 Hz. W 14 dniu częstość ulega gwałtownemu podwyższeniu do ok. 5 Hz, a w 21 dniu osiąga wartość ok. 6 Hz. U dorosłych szczurów średnia częstość impulsów wynosi 6,3 Hz. Dla LHA i VMH wzrost ten odbywa się wolniej i w przybliżeniu jednostajnie w czasie pierwszych 21 dni rozwoju postnatalnego. Jeżeli uwzględni się różne typy neuronów SCN, o których była mowa wyżej, to zestawienie częstości pracy tych neuronów prezentuje się następująco:

typ pierwszy	*	7–11 dzień — 5 Hz
	*	14 dzień — 6,5 Hz
typ drugi	*	7–11 dzień — 1,8 Hz
	*	14 dzień — 3 Hz

Badania anatomiczne i elektrofizjologiczne [4] dowodzą, że więcej włókien szlaku siatkówkowo podwzgórzowego (RHP) kończy się w brzuszno-bocznej części SCN (VL-SCN) niż grzbietowo-przyśrodkowej (DM-SCN). W konsekwencji dojrzewanie RHP ułatwia i przyspiesza rozwój neuronów VL-SCN. Częstość impulsów neuronów VL-SCN jest wyższa niż DM-SCN, począwszy od czternastego dnia życia postnatalnego.

Skutkiem enukleacji oczu jest zahamowanie rozwoju neuronów VL-SCN, podczas gdy fakt ten pozostaje praktycznie bez wpływu na rozwój neuronów DM-SCN.

Rola tych dwóch rejonów SCN nie jest równoważna, o czym można się przekonać uszkadzając jeden z nich. Okazuje się, że zniszczenie DM-SCN eliminuje rytm circadianny przyjmowania pokarmów i płynów u szczurów. Zniszczenie VL-SCN pozostaje bez wpływu na wymienione rytmy. Wydaje się więc, że DM-SCN jest ważniejszy od VL-SCN w regulacji rytmów circadiannych aktywności elektrofizjologicznej neuronów SCN rytmów przyjmowania płynów i pożywienia.

#### FARMAKOLOGICZNE WŁASNOŚCI SCN

Celem badań farmakologicznych SCN jest zbadanie, jakie neuroprzebieżniki i neuromodulatory zaangażowane są w funkcjonowanie SCN jako zegara biologicznego. Badano wpływ różnych substancji modyfikujących lub znoszących działanie neuromediatorów na takie parametry rytmów okołodobowych jak czas ich trwania oraz przesunięcie fazowe rytmu.

Synaptyczne interakcje między komórkami SCN, jak również między włóknami aferentnymi a komórkami SCN, są prawdopodobnie istotne dla generowania i podtrzymywania rytmów circadiannych. Rośnie liczba dowodów na udział neuropeptydów w funkcjonowaniu SCN jako zegarów biologicznych [8]. Za pomocą metod immunohistochemicznych zidentyfikowano w SCN wazopresynę, somatostatynę, wazoaktywny peptyd jelitowy i enkefalinę. Mikroinjekcja do SCN chomika trzustkowego peptydu ptasiego lub podobnego

peptydu Y wywołuje przesunięcie fazy rytmu okołodobowego ze skutkiem analogicznym do przesunięcia fazy rytmu wywołanego światłem.

Jest prawdopodobne, że peptydy pełnią rolę sygnałów wtórnych względem światła na drodze od receptorów światła do jąder nadskrzyżowaniowych. Poczynione badania [3] sugerują istnienie peptydowych mechanizmów kontroli rytmiki, a szczególnie neuromodulacyjną rolę aminokwasów i peptydów w regulacji fazy rytmiki okołodobowej.

Jednym z neuroprzekaźników zaangażowanych w działanie SCN jest acetylocholina. Wykazano obecność w SCN acetylocholinesterazy [4]. W SCN są również obecne receptory *alfa*-bungarotoksyn, które mogą być jednocześnie receptorami acetylocholiny. Nikotynowy mechanizm cholinergiczny na poziomie SCN bierze udział w przenoszeniu do szyszynki informacji o oświetleniu w środowisku.

Karbachol — cholinergiczny agonista, obniża wysoki nocny poziom aktywności szyszynkowej serotonino-N-acetylotransferazy (SNAT). Działanie karbacholu może być zablokowane przez substancje z grupy nikotynowych, lecz nie muskarynowych antagonistów cholinergicznych. Wpływ karbacholu na przesunięcie fazowe rytmu jest jakościowo równoważny przesunięciu fazy rytmu przez impulsy światła. Jest wciąż niejasne, czy acetylocholina jest neuroprzekaźnikiem między zakończeniami RHP i komórkami SCN, czy też raczej między komórkami w obrębie SCN. Wydaje się mało prawdopodobne, by acetylocholina odgrywała decydującą rolę w mechanizmie generowania rytmów, bowiem lokalna iniekcja *alfa*-bungarotoksyny — silnego i nieodwracalnego cholinergicznego antagonisty nie znosi rytmiki aktywności SNAT.

W SCN wykryto wysoki poziom koncentracji 5-hydrokсыtryptaminy (5-HT) w zakończeniach neuronów pochodzących z jąder szwu (*nucleus raphe complex*). Stwierdzono w tych zakończeniach obecność także hydroksylazy tryptofanu i monoaminooksydazy — enzymów zaangażowanych w metabolizm 5-HT. Badania biochemiczne wykazują również, że serotonina może działać jako neuroprzekaźnik pomiędzy szwem (*raphe*) a komórkami SCN. Hipotezę tę potwierdza mikrojonoforeza 5-HT do SCN, co powoduje zahamowanie aktywności elektrofizjologicznej ok. 3/4 komórek SCN szczura. Jednoczesne zastosowanie impraminy wzmacnia i przedłuża efekt działania serotoniny. Wstrzyknięcie samej impraminy do SCN wywołuje obniżenie aktywności większości neuronów tych jąder przez wpływ na podniesienie presynaptycznego poziomu 5-HT. Również clorgylina — inhibitor monoaminooksydazy, powoduje zależną od dawki supresję aktywności elektrofizjologicznej w 90% neuronów SCN. Wpływa też na modulację częstotliwości generatora rytmiki. Zahamowanie syntezy 5-HT przez systematyczne podawanie *p*-chlorofenyloalaniny lub przez utrzymywanie zwierząt na diecie beztryptofanowej powodują arytmiczność circadianą.

Projekcja serotonergiczna do SCN może modulować fazę rytmu SCN. Wskazują na to badania farmakologiczne *in vivo* z użyciem niespecyficznego



agonisty serotoniny — kwipazyny [9]. Kwipazyna wprowadzona do SCN podczas dnia przyspiesza wystąpienie szczytu aktywności elektrofizjologicznej neuronów SCN. Podanie kwipazyny nocą opóźnia fazę rytmu. Natomiast zaaplikowanie tego związku do SCN na pograniczu okresu jasności i ciemności nie wywołuje istotnych, dających się zaobserwować przesunięć fazy rytmiki. Znaczenie serotoniny polega jednak raczej na determinowaniu ekspresji rytmiki circadijalnej bardziej niż na generowaniu rytmów.

Badanie wpływu różnych środków farmakologicznych na rytmy biologiczne organizmu ma bardzo istotne znaczenie kliniczne, otwiera się więc tym samym szerokie pole badań dla farmakologów i neurofizjologów.

Udoskonalenie obecnie stosowanych w elektrofizjologii metod badawczych, a także zastosowanie nowych technik badań zarówno *in vivo*, jak i *in vitro*, pozwoli na lepsze poznanie mechanizmów generowania rytmiki okołodobowej.

Odkrycie brakujących elementów multiscylatorowego systemu circadijalnego utworzy jasny obraz jego działania oraz pozwoli powiązać rytmy okołodobowe różnych funkcji fizjologicznych z działaniem poszczególnych części tego ważnego dla organizmu systemu.

#### LITERATURA

1. Card J.P. and Moor R.Y. — *The Suprachiasmatic Nucleus of the Golden Hamster: Immunohistochemical Analysis of Cell and Fiber Distribution* Neuroscience v. 13, no. 2, 415–431, 1984.
2. Davis F.C. — *Development of the Suprachiasmatic Nuclei and other Circadian Pacemakers. Melatonin Rhythm Generating System*, Int. Symp., Bethesda, Md., 1–19, 1981.
3. Glotzbach S.F., Randall T.L., Radeke C.M. and Heller H.C. — *Absence of Circadian Rhythm of Protein Synthesis in the Rat Suprachiasmatic Nucleus*. Neuroscience Letters 76, 113–118, 1987.
4. Groos G., Mason R., Meijer J. — *Electrical and Pharmacological Properties of the Suprachiasmatic Nuclei*. Federation Proceedings, vol. 42, no. 11, 2790–2795, 1983.
5. Jacklet J.W. — *Newobiology of Circadian Rhythm Generations*. TINS — February 1985.
6. Kita H., Shibata S., Oomura Y., Ohki K. — *Excitatory Effect of the Suprachiasmatic Nucleus on the Ventromedial Nucleus in the Rat Hypothalamic Slice*. Brain Research 235, 137–141, 1982.
7. Margraf R.R., Zlomanczuk P., Liskin L.A., Lynch G.R. — *Circadian Differences in Neuronal Activity of the Suprachiasmatic Nucleus in Brain Slices Prepared from Photo — responsive and Photo — nonresponsive Djungarian Hamsters*. Brain Research 544, 42–48, 1991.
8. Moore-Ede M.C., Sulzman F.M., Fuller C.A. — *The Clock That Time Us — Physiology of the Circadian System*. Harvard University Press, London 1982.
9. Prosser R.A., Miller J.D., Heller H.C. — *A Serotonin Agonist Phase-shifts the Circadian Clock in the Suprachiasmatic Nuclei in vitro*. Brain Research 534, 336–339, 1990.
10. Shibata S., Oomura Y., Yuh Liou S., Ueki S. — *Electrophysiological Studies of the Development of Suprachiasmatic Neuronal Activity in Hypothalamic Slice Preparations*. Developmental Brain Research 13, 29–35, 1984.
11. Shibata S., Yuh Liou S., Ueki S. — *Development of the Circadian Rhythm of Neural Activity in Suprachiasmatic Nucleus of Rat Hypothalamic Slices*. Neuroscience Letters 43, 231–234, 1983.
12. Takahashi J.S., Zatz M. — *Regulation of Circadian Rhythmicity*. Science 217, 1104–1111, 1982.



LECH STEMPNIEWICZ

Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców  
Uniwersytet Gdański  
Gdynia

## Z EKOLOGII PTAKÓW MORSKICH

## WSTĘP

Ptaki morskie należą wraz z niektórymi gadami (węże morskie — *Hydrophiidae*, żółwie — *Chelonia*, legwan czarny — *Amblyrhynchus cristatus*) i ssakami (walenie — *Cetacea*, płetwonogie — *Pinnipedia*, syreny — *Sirenia*, wydra morska — *Enhydra lutris*, niedźwiedź polarny — *Ursus maritimus*) do kręgowców wtórnie przystosowanych do życia w morzu. Rekolonizacja oceanu podjęta została przez kręgowce lądowe już wkrótce (w skali ewolucyjnej) po opuszczeniu wód przez płazy (ponad 300 mln lat temu).

Oddziedziczone po przodkach, lądowe „zdobycze ewolucyjne” są w morzu na ogół obciążeniem i część z nich (np. kończyny waleni, płetwonogich, pingwinów) ulega redukcji lub silnym modyfikacjom. Inne zaś trwale uzależniają zwierzęta od środowiska powietrznego (oddychanie) bądź lądu (rozmród). To ostatnie ograniczenie pokonały jedynie wieloryby i syreny (żyworodność) oraz część węży (jajożyworodność). Ptaki jako latające zwierzęta stałocieplne skazane są na jajorodność i inkubację na lądzie. Zatem utrata zdolności do lotu (alka olbrzymia *Alca impennis*, pingwiny) może być uważana za preadaptację do rozwoju jajożyworodności.

Wiele przystosowań ptaków morskich — organizmów co najmniej dwuśrodowiskowych — ma charakter kompromisowy. Klasycznym przykładem są ptaki nurkujące, których skrzydła są za duże do napędu podwodnego, a zbyt małe do ekonomicznego lotu w powietrzu (różnice w gęstości ośrodka). Optymalną lokomocję pod wodą mogły osiągnąć pingwiny, nie mając jednak zdolności lotu, natomiast najefektywniejszymi lotnikami są te grupy, które nie potrafią nurkować (większość rurkonosych).

Ptaki morskie, chociaż słabiej niż ssaki przystosowane do życia w wodzie, osiągnęły na tej drodze większy sukces, jeśli mierzyć go liczbą gatunków — około 280, przy ok. 115 gatunkach ssaków i ok. 55 gat. gadów żyjących w morzu [9].

Do typowych ptaków morskich zalicza się na ogół przedstawicieli 17 rodzin z rzędów, w tym wszystkie gatunki pingwinów i rurkonosych. Z pozostałych rzędów jako morskie określić można jedynie niektóre rodziny bądź tylko gatunki (liczba morskich gatunków w nawiasie).

- Sphenisciformes* — pingwiny (18 gat.);  
*Procellariiformes* — albatrosy (13), burzyki (62), nawałniki (21), petrele nurkujące (4);  
*Pelecaniformes* — faetony (3), pelikany (6), kormorany (29), fregaty (5), głuptaki (9);  
*Charadriiformes* — alki (22), mewy (45), rybitwy (32), wydrzyki (5), brzytwodzioby (3), płatkonogi (3);  
*Anseriformes* — edredony (4).

Ponadto, jako ptaki morskie czasami klasyfikowane są także nury — *Gaviidae*, perkozy — *Podicipedidae*, wiele gatunków kaczek nurkujących, niektóre łabędzie i gęsi — *Anatidae* [6].

Ptaki morskie stanowią nie więcej niż 3% ogólnej liczby około 8600 gatunków. Jest to uderzająco mało, szczególnie jeśli weźmie się pod uwagę rozległość środowiska (prawie 70% powierzchni Ziemi) i jego zasoby pokarmowe.

Stopień uzależnienia ptaków od środowiska morskiego jest zróżnicowany gatunkowo i sezonowo. W okresie lęgowym wiele gatunków kaczek, perkozy, łyski — *Fulica atra*, nury, a także część mew, rybitw i kormoranów związanych jest niemal wyłącznie z wodami śródlądowymi. Natomiast biegusy, brodzie i niektóre wydrzyki (np. *Stercorarius longicaudus*) są w tym czasie gatunkami zasadniczo lądowymi. Dopiero podczas wędrówek i zimowania wszystkie te grupy ptaków w mniejszym bądź większym stopniu eksploatują środowisko morskie. Dla typowych ptaków morskich kontakt ze środowiskiem lądowym jest tylko epizodem związanym z rozrodem i ogranicza się jedynie do wizytowania kolonii lęgowej.

Rozległość oceanu i jego przestrzenne zróżnicowanie pod względem zasobów i dostępności pokarmu przyczyniają się do bardzo nierównomiernego rozmieszczenia ptaków morskich. Skupiska ptaków, często ogromne, związane są z lokalną, wysoką produktywnością wód morskich. Są to zazwyczaj strefy frontów oceanicznych, gdzie kontakt odmiennych pod względem hydrologicznym mas wodnych powoduje ich przemieszanie, a tym samym natlenienie i zaopatrzenie w pierwiastki i związki biofilne.

Obszary te są bardzo zróżnicowane co do rozmiarów. Mogą to być niewielkie estuaria rzek czy strefy czołowe łodowców, ale także Wielka Ławica Nowofundlandzka, Prąd Peruwiański czy strefa graniczna lodu pakowego. W takich regionach zlokalizowane są największe kolonie rozrodcze ptaków morskich oraz skupiska połęgowe.

Bentofagi, które żerują na organizmach dennych, mają swe rozmieszczenie ograniczone zasięgiem nurkowania, z reguły do płytkich wód przybrzeżnych. Gatunki pelagiczne eksploatują wody powierzchniowe oceanu. Ich rozmieszczenie nie ma bezpośredniego związku ani z głębokością, ani z bliskością ładu.

W niniejszym artykule przedstawiono strategię życiową, ekologię gniazdowania i żerowania oraz znaczenie ptaków morskich dla gospodarki rybackiej.

Większość podawanych przykładów dotyczy gatunków arktycznych, najlepiej znanych autorowi. Miejsce i rolę ptaków morskich w ekosystemie arktycznym opisano w oddzielnej pracy [58].

## ZNACZENIE GNIAZDOWANIA KOLONIJNEGO

### WPROWADZENIE

Prawie 98% spośród 274 gatunków ptaków morskich gniazduje kolonijnie. Dlatego też uważa się się, że ten sposób rozrodu jest bardzo ważny i korzystny dla tej grupy ptaków. Są jednak również określone, związane z tym zjawiska niekorzystne.

### ŻEROWANIE

Ptaki morskie żerują na pokarmie charakteryzującym się plamistością rozmieszczenia i zmienną, nieprzewidywalną w czasie i przestrzeni dostępnością. Lokalizacja takiego pokarmu ma zatem znaczenie zasadnicze, a kolonie lęgowe mogą służyć jako centra informacji o aktualnym położeniu żerowisk. Wystarczy podążać za osobnikami, które odnalazły atrakcyjne źródło pożywienia [62].

Cechą niekorzystną gniazdowania grupowego jest silna konkurencja pokarmowa w rejonie kolonii. Po przekroczeniu określonego progu wielkości kolonii obserwuje się spadek tempa karmienia, wzrostu i rozwoju piskląt, związany z przeeksploatowaniem lokalnych zasobów pokarmowych [66].

### DRAPIEŻNICTWO

Grupa zwierząt ma większe szanse wczesnego spostrzeżenia, zespołowej obrony aktywnej bądź nękania i przepędzenia drapieżnika niż pojedynczy osobnik. Behawior stadny ofiar często utrudnia lub uniemożliwia drapieżcy wybór obiektu ataku [25]. Prawdopodobieństwo padnięcia łupem drapieżcy jest mniejsze w dużej kolonii niż w małej, a dotyczy to szczególnie osobników (gniazd) zlokalizowanych w pobliżu centrum. Dzieje się tak zwłaszcza w przypadku drapieżników chwytających pojedynczą ofiarę i opuszczających rejon kolonii [42].

W związku z tym, że liczebność drapieżników jest ograniczana w okresie najmniejszej dostępności pożywienia (np. zimą), duże skupiska lęgowe ptaków morskich oferują „nadmiar” pokarmu nielicznym drapieżcom. Synchronizacja lęgów przyczynia się do kumulacji w krótkim czasie bardzo dużej ilości łatwego dostępnego pokarmu (np. jaj, piskląt, wylotów). Daje to w rezultacie efekt „zalania” drapieżników nadmiarem ofiar (ang. swamping effect), przyczyniając się do istotnego spadku śmiertelności wśród „bezbronnych” stadiów roz-

wojowych ptaków [42]. Zjawisko to bardzo wyraźnie daje się zaobserwować u traczyka lodowego.

Do niekorzystnych cech gniazdowania grupowego należy łatwość dostrzeżenia ofiary przez drapieżce i ich przyciąganie w poblizę kolonii lęgowych. Jest to szczególnie istotne, gdy drapieżnik zabija wiele ofiar jednorazowo i magazynuje pożywienie (np. piesiec) [27, 51].

Bardzo groźne są gatunki drapieżców nowo przybyte (np. lis europejski — *Vulpes vulpes*), introdukowane (np. norka amerykańska — *Mustela vison*) bądź zawleczone (np. szczur wędrowny — *Rattus norvegicus*). Potrafią one zdziesiątkować populację ptaków morskich, a nawet spowodować całkowite zniszczenie lęgów i opuszczenie terenów rozrodczych. Dzieje się tak szczególnie na wyspach pozbawionych rodzimych drapieżników lądowych, gdzie ptaki morskie zazwyczaj gniazdują na odkrytej, płaskiej powierzchni [48].

Do drapieżników ptasich związanych pokarmowo z arktycznymi ptakami kolonijnymi należą białozór *Falco rusticolus*, sokół wędrowny *Falco peregrinus*, kruk *Corvus corax*, duże gatunki mew *Larus* sp., oraz w mniejszym stopniu wydryki *Stercorarius* sp. i sowa śnieżna *Nyctea scandiaca*. Presja drapieżnicza i tym samym jej wpływ na liczebność populacji ptaków morskich są zazwyczaj niewielkie. Śmiertelność w okresie lęgowym powodowana drapieżnictwem mieści się w granicach 5% liczebności populacji [35]. W latach z minimalną liczebnością lemingów presja drapieżnicza na ptaki morskie, jako alternatywne źródło pokarmu, rośnie [48].

Obserwuje się także pośrednie skutki drapieżnictwa w koloniach lęgowych ptaków morskich. Odnotowany w ostatnich latach wzrost liczebności i presji drapieżniczej sokoła wędrownego przyczynił się do spadku liczebności jego najczęstszych ofiar (w przypadku badanej kolonii, dwóch gatunków niewielkich alek), ale także do wzrostu liczebności dwóch innych gatunków ptaków o dużych rozmiarach nie będących obiektem polowań (*Uria lomvia*, *Phalacrocorax pelagicus*). Autorzy [37] tłumaczą ten fakt znacznym ograniczeniem liczby i aktywności wron *Corvus caurinus*, dotychczas czyniących spustoszenie wśród jaj nurzyków i kormoranów. Wrony bowiem są atakowane i prześladowane przez sokoły wędrowne.

Chociaż presja drapieżnicza nie ma na ogół istotnego znaczenia dla liczebności populacji ptaków morskich, to może przyczyniać się do wzrostu synchronizacji poszczególnych etapów sezonu lęgowego. Najwyższe straty obserwuje się w obrębie najwcześniejszych i najpóźniejszych lęgów traczyka lodowego. Okres składania i klucia się jaj jest przeciętnie dwukrotnie dłuższy na Grenlandii (Horse Head Island), gdzie presja drapieżnicza mew jest nikła, w porównaniu ze Spitsbergenem, gdzie jest ona znacznie silniejsza.

## KONSEKWENCJE SOCJALNE

Do korzystnych cech natury socjalnej, wynikających z gniazdowania zespołowego, należy niewątpliwie łatwość odnajdywania i wyboru partnerów płciowych, a także stymulacja zachowań, przyczyniająca się do ważnej ekologicznie synchronizacji rozrodu (efekt Fräsera-Darlinga) [12]. Niektóre gatunki ptaków (np. mewa trójpalczasta) wymagają określonego poziomu bodźców stymulujących i nie są w stanie przystąpić do rozrodu poniżej pewnej progowej liczby i zagęszczenia osobników [13]. Kolonie lęgowe to także miejsce uczenia się zachowań socjalnych przez osobniki młodociane [12].

Do minusów gniazdowania w kolonii o dużym zagęszczeniu trzeba zaliczyć ryzyko:

- wzrostu konkurencji w zdobywaniu pokarmu, miejsca i materiału na gniazdo oraz o partnera do rozrodu;
- ułatwionego rozprzestrzeniania się chorób i ektopasożytów;
- skierowanie opieki rodzicielskiej na obce lęgi;
- kanibalizmu;
- wzrostu agresji;
- wzrostu częstotliwości kopulacji „pozamałżeńskich” i stąd wychowywania przez monogamiczne samce potomstwa nie noszącego ich genów. Może to osłabiać więź w obrębie pary i obniżać jej sukces lęgowy [7, 12, 42, 57, 62].

Istnieje charakterystyczne dla gatunku optymalne zagęszczenie gniazd, dające najwyższy sukces lęgowy. Zagęszczenia skrajnie niskie i wysokie, jak również peryferia kolonii lęgowych są niekorzystne dla efektów rozrodu [14, 38].

## STRATEGIE ŻYCIOWE

## WPROWADZENIE

Na osi łączącej dwie hipotetyczne strategie życiowe, typu r i typu K, ptaki morskie plasują się blisko tej ostatniej. Cechuje je długowieczność, niska śmiertelność osobników dorosłych, a względnie wysoka młodych, oraz silna konkurencja wewnątrzgatunkowa. Sprzyja to doborowi preferującemu większe nakłady czasu i energii dorosłych ptaków na potrzeby własne w porównaniu z nakładami na rozród. Wynika stąd tendencja do inwestowania tylko w bardzo ograniczoną liczbę dobrze „wyposażonego” potomstwa, którego zdolności konkurencyjne i szanse na przeżycie są wysokie. Jest to więc strategia preferująca dobrą jakość, a nie dużą liczbę [24].

Wśród ptaków morskich, które jako cała grupa realizują strategię typu K, obserwuje się spore zróżnicowanie międzygatunkowe. Gatunki pelagiczne, ponoszące większe nakłady związane z zasięgiem żerowania, mają relatywnie niższy wysiłek rozrodczy (np. *Procellariiformes*) w porównaniu z gatunkami żerującymi w strefie przybrzeżnej (większość *Laridae*, *Sternidae*, część *Alcidae*, np. *Cephus* sp.).

Poszczególne elementy kształtujące budżet energetyczny ptaków mają tym samym określony wpływ na realizowaną strategię życiową. Wspomnieć tu można o rozmiarach ciała (mniejsze gatunki muszą przeznaczać więcej nakładów na termoregulację), typie lotu (lot szybowcowy jest energetycznie tani w porównaniu z trzepoczącym), sposobie zdobywania pożywienia („lot” podwodny np. alek jest znacznie bardziej energochłonny niż zbieranie pokarmu z powierzchni wody). Istotne znaczenie ma okołodobowy rytm aktywności ptaków, a także pokrewieństwo taksonomiczne (bardzo podobne strategie obserwuje się w obrębie rodzin ptaków morskich) [3, 26, 28, 31, 41].

#### SYSTEMY KOJARZENIA

Ptaki morskie są niemal wszystkie monogamiczne. Ten system wymuszają wysokie nakłady czasu i energii związane z rozrodem (objęcie i utrzymanie miejsc lęgowych, inkubacja, karmienie piskląt), w warunkach gdy pokarm rozmieszczony jest przypadkowo, ale z reguły daleko lub bardzo daleko od kolonii lęgowej. Jego lokalizacja, zdobycie i transport do kolonii są czasowo- i energochłonne, praktycznie nie do pogodzenia przez jednego ptaka z pozostałymi obowiązkami rozrodczymi. Stąd konieczność udziału (bardzo podobnego) obu ptaków z pary w tych obowiązkach.

Z tych samych powodów nie jest popierana przez dobór naturalny poligynia (stosunkowo częsta wśród ptaków lądowych). Przypadki bigamii, odnotowane u niektórych ptaków morskich, obniżają ich sukces lęgowy. Tym należy tłumaczyć obserwowaną tendencję do optymalizacji wyboru partnera. Bardziej istotne znaczenie ma jakość jedyne go partnera, niż liczba partnerów [12, 21].

Partner lęgowy może być oceniony podczas bardzo skomplikowanego ceremoniału zalotów, poprzez rytuał karmienia samicy przez samca, po jakości miejsca na gniazdo jakie zdobył, oraz po wcześniejszych (w poprzednich sezonach) efektach rozrodczych. Częste wśród ptaków morskich są „zdrady małżeńskie”, czemu sprzyja wysokie zagęszczenie ptaków i brak możliwości strzeżenia samicy przez samca z pary w okresie jej płodności (konieczność zerowania z dala od kolonii i, na zmianę, pilnowania gniazda) [7, 57, 64].

Pary lęgowe tworzone są najczęściej przez ptaki w podobnym wieku i gdy rezultaty (sukces lęgowy) są zachęcające, para utrzymuje się w następnych sezonach. Przy braku sukcesu lęgowego, para zwykle rozlatuje się, a ponadto zmieniane jest miejsce na gniazdo. Długotrwałe pary z reguły wcześniej przystępują do rozrodu i mają przeciętnie wyższy sukces rozrodczy. Tłumaczy się to ich doświadczeniem, dobrą jakością i lepszym bilansem czasu i energii. Nie muszą one odbywać co roku tak długotrwałych i skomplikowanych zalotów, tracić czasu i energii na poszukiwanie i wybór partnera, ani tłumić wzajemnie wzbudzonej agresji, co ma miejsce w przypadku nie znających się osobników [8, 14, 33].



## DŁUGOŚĆ ŻYCIA I WIEK PRZYSTĘPOWANIA DO ROZRODU

W porównaniu z gatunkami lądowymi ptaki morskie są długowieczne. Średnia długość ich życia waha się od 7,2 do 24,5 roku, przy śmiertelności rocznej od 4,0 do 13,0%, zależnie od gatunku. Do rozrodu przystępują bardzo późno, od 3 do 12 roku życia [14].

Gatunki pelagiczne przystępują do rozrodu średnio później niż żerujące przy brzegu, co wiąże się m.in. z koniecznością wieloletniej nauki efektywnego żerowania na bardzo rozproszonym, trudnym do lokalizacji i schwywania pokarmie. Dopiero odpowiednie opanowanie technik łowieckich umożliwia wyżywienie nie tylko siebie, ale i potomstwa. Efektywność żerowania ptaków morskich rośnie wraz z wiekiem [12].

Zwiększenie liczby lęgów przypadających na życie osobnika (tzn. wcześniejsze przystąpienie do rozrodu) nie rekompensuje związanej z tym podwyższonej śmiertelności. Daje to w sumie niższy ogólny sukces reprodukcyjny takich osobników [36].

## WIELKOŚĆ LĘGU

Pelagiczne ptaki morskie przeważnie składają tylko jedno jajo i — jak wskazują eksperymenty — nie są na ogół w stanie wychować większej liczby piskląt. Te, którym się to udaje, przypłacają ten wysiłek spadkiem sukcesu lęgowego w sezonie następnym i zwiększoną śmiertelnością. Oczywiście ta skrajna redukcja lęgów wynika z bardzo dużych odległości żerowisk od kolonii lęgowych i tym samym wysokimi „kosztami” żerowania i transportu pokarmu [21, 26].

Gatunki zdobywające pokarm w wodach przybrzeżnych (większość *Laridae*, *Sternidae*, *Sulidae*, niektóre *Alcidae*) składają od 2 do 3 jaj w zniesieniu. W złych warunkach pokarmowych, na skutek konkurencji w obrębie lęgu, agresji i zabijania słabszego rodzeństwa, często ostaje się tylko jedno pisklę w gnieździe [12, 31].

## ROZWÓJ PISKŁĄT I OPIEKA RODZICIELSKA

Typowym dla arktycznych ptaków morskich wzorcem rozwoju piskląt jest półzagniazdownictwo. Składają one wysokoenergetyczne i relatywnie bardzo duże jaja (do 30% ciężaru dorosłego ptaka) z dużym udziałem żółtka. Pisklęta wykluwają się w znacznie zaawansowanym rozwoju, pokryte są gęstym puchem o dobrych właściwościach termoizolacyjnych i po kilku dniach ogrzewania przez rodziców osiągają zdolności termoregulacyjne. Pisklęta są sprawne lokomotorycznie (chodzenie, bieganie), lecz na ogół pozostają w gnieździe lub okolicy przez długi czas i karmione są przez rodziców [45, 46].

Inwestycje związane z rozrodem (określone strategią życiową realizowaną przez dany gatunek) przejawiają się najwyraźniej w tempie karmienia potomstwa. Zapotrzebowanie pokarmowe piskląt związane jest m.in. z wielkością lęgu, wiekiem piskląt, tempem ich wzrostu i rozwoju, zapasami zgromadzonego tłuszczu, kosztami termoregulacji i aktywnością ruchową [17, 47].

Krzywe wzrostu ciężaru ciała piskląt ptaków morskich są z reguły logistyczne, z dość często zaznaczonym, wyraźnym przedwylotowym spadkiem ciężaru. Spadek ten powodowany jest maturyzacją tkanek (obniżenie udziału wody) i niekorzystnym bilansem energetycznym piskląt. Wzrostowi zapotrzebowania na energię (koszty wzrostu, rozwoju i aktywności ruchowej) nie towarzyszy odpowiedni wzrost tempa karmienia przez rodziców (u części gatunków obserwuje się jego spadek lub wręcz zaprzestanie karmienia — niektóre alki i rurkonose) [46, 49, 52]. Przedwylotowy spadek ciężaru ciała młodych osobników przyczynia się do poprawy ich parametrów lokomotorycznych (np. wskaźnika obciążenia skrzydeł), co jest szczególnie ważne podczas opuszczania kolonii lęgowej [54].

Pisklęta gatunków pelagicznych, karmione zwykle w odstępach 2-3-dniowych, rosną wolniej i mają odpowiednio wydłużony okres gniazdowy, w porównaniu z pisklętami gatunków przybrzeżnych, karmionymi kilkakrotnie w ciągu doby. Częstotliwość karmienia (u niektórych gatunków ograniczona rytmem aktywności dobowej, np. gatunki nocne) może się zmieniać z wiekiem piskląt, dostępnością pokarmu, warunkami pogodowymi i ryzykiem drapieżnictwa dla ptaków rodzicielskich [47, 59]. Pisklęta gatunków żerujących z dala od kolonii mają zazwyczaj spore zapasy tłuszczu, które umożliwiają im przetrzymanie okresów załamania się pogody i braku pokarmu [61, 63].

Dla zminimalizowania kosztów transportu pokarmu niektóre gatunki (*Alca* sp., *Uria* sp.) przyspieszają opuszczanie kolonii lęgowej przez „niedorozwinięte” pisklęta [26]. Po wylocie z kolonii młode ptaki morskie zazwyczaj stają się niezależne od rodziców. Jednak u wielu gatunków mew, głuptaków i alek ptaki dorosłe kontynuują karmienie potomstwa przez wiele tygodni po opuszczeniu gniazda [12].

#### DYSPERSJA POŁĘGOWA I WĘDRÓWKI

Krótkotrwałość arktycznego lata i obfitość pożywienia umożliwiają ptakom morskim przeprowadzenie lęgów, czasem także kosztowne energetycznie pierzenie się, ale wymuszają opuszczenie terenów lęgowych w związku z nadejściem jesieni i gwałtownym załamaniem się warunków pogodowych i pokarmowych.

Niemal wszystkie gatunki ptaków morskich podejmują wędrówki sezonowe, chociaż, wobec braku stałych tras i zmieniających się rejonów przebywania, nie są to typowe migracje. Należałoby mówić raczej o dyspersji połęgowej, czyli rozpraszaniu się po morzach i oceanach w poszukiwaniu pożywienia. Przeloty te

mogą być bardzo dalekie, czego przykładem jest rybitwa popielata *Sterna paradisaea*, gniazdująca w Arktyce, a „zimująca” (podczas polarnej zimy) w Antarktyce. Także szybkość przelotów bywa zadziwiająca, jak w przypadku burzyka popielatego *Puffinus puffinus*, schwytanego w płd. Brazylii po 17 dniach od zaobraczkowania w Walii. Ptak ten przebył dystans 9500 km w linii prostej, co daje prędkość lotu równą 650 km/24h, przy nierealnym założeniu nieprzerwanego lotu po linii idealnie prostej [50].

Zarówno dorosłe jak i młode, nielęgowe osobniki wykazują silne przywiązanie do kolonii macierzystej i zdecydowana większość wraca do niej każdego roku (filopatrya). Doświadczone pary lęgowe zakładają gniazda dokładnie w tym samym miejscu przez wiele lat [36]. Osobniki nielęgowe wykazują tendencję do większego zasięgu podczas dyspersji pólęgowej i zimowania niż ptaki dorosłe. Te ostatnie bowiem muszą pojawić się w kolonii lęgowej tak wcześnie na wiosnę jak to tylko jest możliwe, aby zająć i utrzymać miejsca do rozrodu [21].

## EKOLOGIA ŻEROWANIA

### WPROWADZENIE

W okresie pozalęgowym ptaki morskie penetrują olbrzymie obszary w poszukiwaniu pokarmu, dla zaspokojenia własnych potrzeb, a ponadto muszą zgromadzić zapasy energii niezbędne dla odbycia wiosennej wędrówki do Arktyki. Na terenach lęgowych, na ograniczonym obszarze, zwykle eksploatowanym przez tysiące bądź nawet miliony innych osobników, muszą one zdobyć pożywienie dla siebie, a samice muszą wyprodukować jaja. Po wykluciu się piskląt trzeba je wykarmić, dostarczając regularnie (w odpowiednich odstępach czasu, pokarm wysokiej jakości (przyswajalność, kaloryczność) i w stosownej ilości (wielkość jednorazowej porcji pokarmowej, liczba porcji na jednostkę czasu).

### TRANSPORT POKARMU DO KOLONII

Bardzo duże znaczenie ma opłacalność transportu pokarmu dla piskląt. Jako że odległości pomiędzy kolonią lęgową a żerowiskami są zwykle duże (szczególnie u gatunków pelagicznych), a wydatki związane z lotem są wysokie, ptaki morskie transportują jednorazowo znaczne porcje pokarmu (gatunki o dużych rozmiarach ciała mogą przemieścić odpowiednio mniej pożywienia) (Pennycuik 1987, Prince i Harris 1988).

Najbardziej prymitywny sposób to transport pożywienia w dziobie, z czym wiąże się ograniczenie porcji pokarmu i narażanie się na piractwo powietrzne wydrzyków, niektórych mew czy fregat. Do grupy tej należy wiele gatunków alek o dużych i średnich rozmiarach ciała (*Uria* sp., *Alca* sp., *Cephus* sp., *Fratercula*

sp.). Wyszczególnionym gatunkiem z tej grupy jest maskonur, potrafiący złowić i przynieść do nory jednorazowo kilkanaście ryb, upchniętych w poprzek dzioba.

Większość gatunków połyka zdobycz, a następnie zwraca podczas karmienia piskląt (np. mewy, wydrzyki). Małe, planktonożerne gatunki alek (np. traczyk lodowy) mają specjalny uchyłek jamy gębowej (worek podjęzykowy), w którym transportują jednorazowo znaczne ilości pokarmu o bardzo niewielkich rozmiarach jednostkowych.

Ptaki rurkonose rozwinęły chyba najbardziej energooszczędny sposób, polegający na połykaniu zdobyczy, trawieniu i transporcie jedynie wysokoenergetycznego oleju, którym karmią pisklęta [3, 32].

#### SKŁAD POKARMU

Ptaki morskie eksploatują różnorodne źródła pokarmu, które najogólniej można podzielić na dwie grupy. Pierwsza grupa, to naturalny pokarm pochodzenia morskiego, czyli kręgowce i bezkręgowce łowione w warstwach powierzchniowych, litoralu i strefie pływowej morza. Grupa druga, to pokarm antropogeniczny, na który składają się przede wszystkim odpadki przemysłu rybnego i wysypiska śmieci.

Część gatunków jest konserwatywna pokarmowo (np. alki), inne zaś wykazują ogromną plastyczność (oportunizm) w diecie, dostosowują się do lokalnych i czasowych zmian w dostępności pożywienia (mewy, wydrzyki, niektóre rurkonose). Różnice w składzie pokarmu związane są z gatunkiem, rozmiarami ciała, techniką łowiecką i miejscem żerowania [34, 60].

Główne grupy ryb zjadane przez ptaki morskie to gatunki ławicowe szelfu kontynentalnego, z rodziny *Clupeidae* (śledź, szprot, sardynka), *Osmeridae* (gromadnik), *Ammodytidae* (dobijak, tobiasz) i *Gadidae* (dorszyk polarny).

Bardzo ważne znaczenie mają skorupiaki (*Copepoda*, *Amphipoda*, *Euphausiacea*, *Mysidacea*, *Decapoda*), głowonogi, mięczaki, wieloszczety i lokalnie niektóre inne bezkręgowce morskie. Istotnym składnikiem pokarmu wielu ptaków morskich (*Laridae*, *Stercorariidae*, *Procellariidae*) jest padlina i odpadki organiczne [1, 3, 15, 60].

#### SPOSOBY ŻEROWANIA

Większość ptaków morskich żeruje w powierzchniowych warstwach morza (*Procellariidae*, *Laridae*, *Sternidae*, *Stercorariidae*, niektóre *Alcidae*). Część wyspecjalizowanych gatunków (*Spheniscidae*, *Alcidae*, *Anatidae*) zdobywa pokarm nurkując do 100 i więcej metrów. Pokarm lokalizowany jest zwykle wzrokowo, chociaż niektóre ptaki kierują się zmysłem dotyku (*Rynchopidae*) lub węchu (*Procellariidae*) [34]. Bardzo częste jest żerowanie stadne, będące pochodną kolonijnego gniazdowania i przepływu informacji o zmiennej w czasie i przestrzeni dostępności pokarmu [23].

Można wyróżnić kilka najważniejszych sposobów zdobywania pokarmu.

a) **Ściganie ofiar pod wodą.** Polega ono na nurkowaniu z powierzchni morza (alki, pingwiny) lub z powietrza (burzyki). Do napędu pod wodą mogą służyć wyłącznie nogi zaopatrzone w błony płwne (kormorany), jednak większość ptaków nurkujących używa krótkich i wąskich skrzydeł jako wiosel (pingwiny, alki). Duże alki nurkują na głębokość przynajmniej 100 m, a pingwiny 260 m [43, 44].

b) **Nurkowanie poprzedzone pikowaniem z powietrza.** Ptaki nie przystosowane do aktywnego nurkowania, pozbawione możliwości napędu pod wodą, o lekkiej konstrukcji (mały ciężar właściwy, silnie spneumatyzowane kości) mają poważne problemy z żerowaniem pod wodą. Aby pokonać siłę wyporności, muszą z rozpędu wbić się w wodę, osiągając głębokości od kilkunastu centymetrów (rybitwy, mewy) do kilku metrów (głuptaki, pelikany) [3].

c) **Żerowanie z powierzchni morza.** Polega na zbieraniu pokarmu z lub tuż spod powierzchni wody przez ptaki siedzące i pływające na wodzie (mewy, fulmary, albatrosy). Bardzo drobny pokarm (zooplankton) może być odcedzany (petrele). Niektóre nawałniki zbierają pokarm stosując tzw. hydroplaning, polegający na ślizganiu się po powierzchni wody z zanurzoną piersią i rozpostartymi skrzydłami, odpychając się nogami od powierzchni [3].

d) **Żerowanie z powietrza.** Rybitwy, brzytwodzioby i niektóre mewy (*Rissa* sp.) potrafią chwycić pokarm z powierzchni morza, nie siadając na wodzie, a jedynie obniżając lot.

e) **Żerowanie w strefie brzegowej i padlinożerstwo.** Wiele gatunków dużych mew (*Larus* sp.) często penetruje strefę brzegową morza, brodząc w płytkiej wodzie i chwytając ryby i bezkręgowce odsłonięte przez odpływ. Łupem ich pada też padlina i odpadki organiczne wyrzucane przez morze bądź też splukiwane z łądu.

f) **Piractwo pokarmowe.** Polega ono na długotrwałym nękanii innych gatunków ptaków i kradzeniu im bądź zmuszaniu do porzucenia niesionego przez nie pokarmu. Jest to specjalność wydrzyków, fregat i niektórych gatunków mew. Warunkiem opłacalności tego behavioru jest obecność dużej liczby osobników gatunku prześladowanego (kolonie lęgowe). Zachowanie to wymaga ogromnej sprawności lotu prześladowcy. Gatunki eksploatowane najczęściej to alki i rybitwy, transportujące pokarm w dziobie, oraz mewa trójpalczasta, przenosząca pożywienie w przelyku i żołądku [2, 18, 20].

Ekstremalnym przykładem plastyczności pokarmowej mew jest towarzyszenie przez mewy blade wydrzykom pasożytnym, nękanym mewy trójpalczaste i kradzenie pokarmu zwróconego przez te ostatnie [55].

g) **Drapieżnictwo.** Duże gatunki mew i wydrzyków powszechnie polują na jaja i pisklęta wszystkich dostępnych gatunków ptaków, a także na młode i dorosłe osobniki mniejszych gatunków alek (traczyk lodowy, maskonur) [35, 56].

## ŻEROWISKA

Generalnie, ptaki morskie żerują tam gdzie jest dużo łatwo dostępnego pokarmu. Jako że dostępność pokarmu zmienia się wraz z porą doby, roku, miejscem itp., również zmianie ulegają rejony żerowania. Ptaki morskie nie mają pod tym względem ograniczeń w okresie pozalęgowym. W sezonie rozrodczym natomiast zmuszone są do żerowania w obrębie energetycznie opłacalnego zasięgu lotów z kolonii lęgowej.

Ptaki dobrze nurkujące, tzn. o stosunkowo dużym ciężarze ciała i małych skrzydłach (np. alki), mogą gniazdować wyłącznie w pobliżu obfitych żerowisk. Nie mogą one latać zbyt daleko po pożywienie, gdyż lot ich jest energetycznie kosztowny, a zysk z takiej odległej wyprawy po pokarm mógłby się okazać nikły bądź żaden. Z tych między innymi powodów alki, pingwiny (transport wodny) i burzyki nurkujące to gatunki polarne, zdobywające pożywienie w wysoko-produktywnych wodach Arktyki i Antarktyki.

W rejonach tropikalnych i subtropikalnych, gdzie pokarm w morzu jest znacznie bardziej równomiernie rozmieszczony, zdecydowaną przewagą ilościową zyskują doskonale latające grupy ptaków morskich (np. *Diomedidae*).

Największe skupiska ptaków morskich (kolonie lęgowe i żerowiska) pokrywają się z rejonami intensywnego mieszania się odmiennych hydrologicznie mas wodnych. Są to rejony „upwellingów” (prądy wstępujące wynoszące na powierzchnię związki biofilne z warstw przydennych), strefy kontaktu ciepłych i zimnych prądów morskich (masowe wymieranie planktonu) i na mniejszą skalę czoła lodowców, estuaria rzek (kontakt wód słonych i słodkich), obrzeża pól lodowych, komórki Langmuira, itp. [10, 12, 44, 60].

Istotny wpływ na efektywność żerowania mają rozmiary ciała. Ilość czasu poświęcanego na żerowanie spada wraz ze wzrostem rozmiarów ptaka, zgodnie z odwrotną zależnością pomiędzy wielkością endotermów i tempem ich metabolizmu (głównie kosztów termoregulacji). Małe gatunki (np. rybitwy) spędzają bardzo wiele czasu żerując i gdy pojawiają się ograniczenia pokarmowe, są one znacznie bardziej narażone na niepowodzenie lęgowe niż gatunki duże. Nie są one bowiem już w stanie bardziej zintensyfikować żerowania [28, 40].

Mewy potrafią efektywnie wykorzystywać lądowe źródła pożywienia (pola uprawne, porty, wysypiska śmieci). Szczególnie podczas sztormowej pogody porzucają morze i lecą żerować na ląd [21].

## WIEK PTAKÓW A EFEKTYWNOŚĆ ŻEROWANIA

U większości badanych pod tym kątem ptaków morskich stwierdzono wzrost efektywności żerowania z wiekiem ptaków [11, 12]. Jest to z jednej strony rezultat uczenia się i nabywanego z wiekiem doświadczenia, a z drugiej strony, pozycji w strukturze społecznej stada. Ranga społeczna związana jest dość ściśle z wiekiem i osobniki młodociane (jako podporządkowane) spychane są na suboptymalne żerowiska [12, 30, 39].

Im bardziej złożona jest technika łowiecka danego gatunku, tym więcej wymaga czasu jej opanowanie, co opóźnia wiek osobników przystępujących po raz pierwszy do rozrodu. Młodsze ptaki mają z reguły niższy sukces rozrodczy niż starsze, co wiąże się częściowo z ich niższą efektywnością żerowania [33].

#### ZESPOŁY PTAKÓW MORSKICH

Gniazdowanie w wielkich mieszanych koloniach i tym samym żerowanie bardzo dużej liczby osobników kilku gatunków w tym samym rejonie musi prowadzić do konkurencji o pokarm. Osłabieniu bądź nawet unikaniu konkurencji międzygatunkowej sprzyja podział niszy ekologicznej, często obserwowany w obrębie zespołów ekologicznych, tworzonych przez ptaki morskie.

Różnice w rozmiarach i proporcjach ciała, typie lotu i technice żerowania umożliwiają rozdział dostępnych zasobów pokarmowych. Przejawia się to w zróżnicowaniu rodzaju zjadanego pokarmu (gatunki i rozmiary ofiar), zasięgu żerowania, głębokości nurkowania po pokarm, pory doby i sezonu. Takiego zawężenia niszy pokarmowej nie obserwuje się, gdy te same ptaki morskie gniazdują w koloniach jednogatunkowych [4, 5, 40, 44, 60].

#### PTAKI MORSKIE A GOSPODARKA RYBACKA

Ocean dostarcza człowiekowi rocznie ok. 60 mln ton ryb. Rozwój technik połowowych umożliwia dziś eksploatację bardzo drobnych, masowo występujących gatunków ryb (np. gromadnik), stanowiących podstawę pożywienia wielu gatunków ptaków morskich. Tradycyjnie łowione duże i średnie gatunki ryb z najwyższych poziomów troficznych są przeeksploatowane. Doprowadziło to do drastycznego spadku wielkości ich populacji i przeciętnych rozmiarów ciała. Panuje przekonanie, że ptaki i ssaki morskie mają istotny wpływ na spadek połowów ryb użytkowych i w związku z tym należy ograniczyć ich liczebność. Dlatego tak ważnym obecnie problemem jest rzetelna ocena ilościowa wpływu ptaków morskich na populacje ryb, co może dać podstawy do opracowania sensownej gospodarki zasobami morza [22, 34].

Ptaki morskie mogą lokalnie ograniczać wielkość połowów ryb. Jest to uzależnione od liczebności i rozmieszczenia populacji ptaków, składu ich diety (gatunek i rozmiary ofiar), produkcji populacji ryb i stopnia ich eksploatacji przez człowieka. W rejonach dużych koncentracji ptaki morskie mogą „konsumować” do 30% rocznej produkcji ryb (Wiens i Scott 1975, Furness 1982).

Nowoczesne techniki połowów umożliwiają na tyle efektywną eksploatację zasobów drobnych ryb, że ptaki są bez szans w tej konkurencji. Konsekwencje przełowienia ryb będących podstawą diety ptaków mogą być dwojakie. Albo prowadzi to do drastycznego spadku populacji ptaków, albo do zmiany ich diety.

Masowe połowy gromadnika *Mallotus vilosus* w półn.-zach. Atlantyku spowodowały m.in. przejście maskonurów na dietę z ryb dorszowatych. W efekcie stwierdzono bardzo silny spadek tempa karmienia, wzrostu i rozwoju piskląt i ogólnego sukcesu lęgowego. Ryby dorszowate są trudniej dostępne (nie tworzą zwartych ławic), mniej kaloryczne i przeciętnie znacznie większe od gromadnika (często zbyt duże jako pokarm dla piskląt) [34].

Odmienne konsekwencje dało przeekspluatowanie stąd śledzia *Clupea harengus* i makreli *Scomber scombrus* w półn.-wsch. Atlantyku. Spowodowało ono bardzo silny wzrost populacji tobiasza morskiego *Ammodytes marinus*, stanowiącego optymalny pokarm dla wielu ptaków morskich. Ta poprawa bazy pokarmowej przyczyniła się do wzrostu liczebności populacji wielu gatunków ptaków w tym rejonie [34]. Prowadzona od wieków eksploatacja przez człowieka dużych gatunków ryb i wielorybów doprowadziła do silnego spadku ich liczebności, a w przypadku waleni niemal do eksterminacji wielu gatunków. Z punktu widzenia ekologii, grupy te, podobnie jak i ptaki morskie, znajdują się na tym samym poziomie troficznym i zajmują zbliżone nisze pokarmowe. Są więc w stosunku do siebie konkurentami.

Ingerencja człowieka, przejawiająca się w znacznym ograniczeniu ilościowym dwu pierwszych grup, powiększyła w istotnym stopniu zasoby pokarmowe dostępne dla ptaków morskich. Rezultatem był wyraźny wzrost liczebności awifauny. Zgodny z tą interpretacją przebieg wydarzeń odnotowano w Morzu Północnym [19], a także, na o wiele większą skalę, w Antarktyce [29].

Od roku 1900 biomasa wielorybów (na skutek polowań) spadła tu o ok. 36,5 mln ton. Uwolnione zostały w ten sposób olbrzymie ilości pokarmu, głównie kryla *Euphausia superba*, ale także głowonogów i ryb. Ta „nadwyżka” została „zagospodarowana” przez ssaki płetwonogie *Pinnipedia* i ptaki morskie. Od początku wieku obserwuje się stały wzrost ich liczebności (w przypadku ptaków o 3–9% rocznie) [16, 29].

Podobny scenariusz miał prawdopodobnie miejsce w Arktyce. Eksterminacja wala grenlandzkiego *Balaena mysticetus*, jedyne go spośród fiszbinowców spędzającego w Arktyce cały rok i odżywiającego się drobnym planktonem skorupiakowym (dzięki bardzo gęstym fiszbinom), musiała doprowadzić do powstania potężnych „rezerw pokarmowych”, wykorzystanych następnie przez planktonożerne ptaki morskie (np. traczyka lodowego).

Rozwijający się przemysł rybacki i wprowadzenie nowych technik przetwórstwa (np. bazy przetwórcze pracujące na morzu) doprowadziło do powstania nowych, bogatych i łatwo dostępnych dla ptaków morskich zasobów pokarmowych. Chodzi tu oczywiście o odpadki przetwórstwa rybnego, wykorzystywane jako pokarm przez wiele gatunków ptaków. Ten wzrost nowej jakościowo bazy pokarmowej odpowiedzialny jest za zwiększenie zasięgu i liczebności m.in. fulmara w półn. Atlantyku i kilku dużych gatunków mew w różnych rejonach świata [21].



## PODSUMOWANIE

Niemal wszystkie gatunki ptaków morskich (98%) gniazdują kolonijnie. Przynosi to zarówno korzyści (informacja o pokarmie, znaczenie antydrapieżnicze, stymulacja i synchronizacja rozrodu), jak i pewne problemy (silna konkurencja wewnątrz- i międzygatunkowa, łatwość lokalizacji przez drapieżców, transmisji chorób i pasożytów, kłopoty z upilnowaniem partnera z pary, itp.).

Z reguły monogamiczne ptaki morskie realizują strategię typu K, są długowieczne i późno przystępują do rozrodu. Wielkość zniesienia nie przekracza zwykle 3 jaj, a u wielu ulega skrajnej redukcji do jednego (*Procellariiformes*, większość *Alcidae*). Jaja są stosunkowo duże i wysokoenergetyczne. Półzniazdownikowe pisklęta wykluwają się w zaawansowanym stadium rozwoju, są aktywne ruchowo i wcześniej osiągają zdolność termoregulacji. Karmione są jednak przez rodziców długo. Tempo ich wzrostu i rozwoju uzależnione jest m.in. od wielkości lęgu i odległości między kolonią lęgową a żerowiskiem.

Liczne adaptacje umożliwiają ptakom morskim transport do kolonii stosunkowo dużych porcji łatwo przyswajalnego i wysokokalorycznego pokarmu. Jako pożywienie największe znaczenie mają masowo występujące organizmy planktonowe (np. kryl, *Copepoda*), drobne ryby ławicowe oraz padlina i odpadki przetwórstwa rybnego. W zależności od gatunku, rodzaju pokarmu i strefy żerowania ptaki morskie rozwinęły wiele, często bardzo specyficznych (np. piractwo pokarmowe) technik łowieckich. Zdecydowana większość gatunków odbywa w okresie połęgowym dalekie wędrówki w poszukiwaniu akwenów obfitujących w pokarm.

W rejonach dużych koncentracji ptaki morskie konsumować mogą znaczące ilości ryb, sięgające 30% rocznej produkcji. Prowadzona przez człowieka na masową skalę eksploatacja morskich zasobów zwierzęcych prowadzić może, przynajmniej lokalnie do ilościowej i jakościowej przebudowy struktury troficznej morza. Ma zatem różnorodne konsekwencje m.in. dla ptaków morskich.

Drastyczne przełowienie wielorybów uwolniło z sieci troficznej mórz polarnych olbrzymie rezerwy pokarmowe, wykorzystane w dużym stopniu przez ptaki morskie. Przyczyniło się to do znacznego wzrostu ich liczebności w ostatnim stuleciu. Natomiast podjęte niedawno intensywne połowy drobnych ryb ławicowych (np. gromadnika) spowodowały dramatyczny spadek pogłowia rybożernych ptaków w kilku rejonach Atlantyku. Z kolei rozwijające się przetwórstwo rybne na morzu stworzyło nowe, obfite źródło pokarmu dla gatunków żywiących się odpadkami. Interakcje pomiędzy ptakami morskimi a gospodarką rybacką są dość skomplikowane, a ich pośrednie efekty nie zawsze łatwe są do przewidzenia.

## LITERATURA

1. Ainley D.G., Sanger G.A. — *Trophic relations of seabird in the Northwestern Pacific Ocean and Bering Sea*. W: *Conservation of Marine Birds of Northern North America* (J.C. Bartonek, D.N. Nettleship, red.). US Dept. Int. Wildl. Res. Rep. 11: 95–112, 1979.
2. Arnason E., Grant P.R. — *The significance of kleptoparasitism during the breeding season in a colony of Arctic Skuas Stercorarius parasiticus in Iceland*. Ibis 120: 38–54, 1978.
3. Ashmole N.P. — *Seabird ecology and the marine environment*. W: *Avian Biology*, Vol. 1 (D.S. Farner, J.K. King, K.C. Parkes, red.), Academic Press, New York, 224–286, 1971.
4. Bedard J. — *Adaptive radiation in Alcidae*. Ibis 111: 187–198, 1969.
5. Belopolski L.O. — *Ekologija morskich kolonialnych ptic Barenceva Morja*. Nauka, Moskva, Leningrad, 1957.
6. Belopolski L.O., Suntov W.P. 1980. *Pticy moriej i okeanov*. Nauka, Moskva, 1980.
7. Birkhead T.R., Atkin L., Moller A.P. — *Copulation behaviour of birds*. Behaviour 101: 101–138, 1987.
8. Breitwisch R. 1989. *Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds*. W: *Current Ornithology*, vol. 6 (D.M. Power, red.), Plenum Press, New York-London 1989.
9. Brown R.G.B. — *Birds and the sea*. Oceanus 26: 3–10, 1983.
10. Brown R.G.B. — *Zooplankton patchiness and seabird distribution*. Acta XIX Congr. Intern. Ornith., Ottawa, 1988, 1001–1009.
11. Burger J. — *Effects of age on foraging in birds*. Acta XIX Congr. Intern. Ornith., Ottawa, 1127–1141, 1988.
12. Burger J., Olla B.L., Winn M.E. (red.) — *Behaviour of Marine Animals*, vol. 4, Marine Birds, Plenum Press, New York, 1980.
13. Coulson J.C., Dixon F. — *Colonial breeding in seabirds*. W: *Biology and systematics of colonial organisms* (G. Larwood, B.R. Rosen, red.), Academic Press, New York, pp. 445–458, 1979.
14. Coulson J.C., Thomas C. — *Differences in breeding performance of individual Kittiwake Gulls Rissa tridactyla (L.)*. W: *Behavioural Ecology* (R.M. Sibly, R.H. Smith, red.), Blackwell, London, pp. 489–506, 1985.
15. Croxall J.P., Prince P.A. — *Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia*. Biol. J. Linn. Soc. 14: 103–131, 1980.
16. Croxall J.P., Ricketts C., Prince P.A. — *Impact of seabirds on marine resources, especially krill, of South Georgia waters*. W: *Seabird Energetics* (G.C. Whittow, H. Rahn, eds.), Plenum Press, Cambridge, 1984.
17. Dunn E.H. — *Time-energy use and life history strategies of northern seabirds*. W: *Conservation of Marine Birds of Northern North America* (J.C. Bartonek, D.N. Nettleship, red.), US Dept. Int. Wildl. Res. Rep. 11: 141–166, 1979.
18. Furness R.W. — *Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model*. J. Anim. Ecol. 47: 39–53, 1978.
19. Furness R.W. — *Competition between fisheries and seabird communities*. Adv. Mar. Biol. 20: 225–307, 1982.
20. Furness R.W. — *Kleptoparasitism in seabirds*. W: *Seabirds, feeding ecology and role in marine ecosystems* (J.P. Croxall, red.), Cambridge Univ. Press, Cambridge 1987.
21. Furness R.W., Monaghan P. — *Seabird ecology*. Blackie, Glasgow, 1987.
22. Hempel G. — *North Sea fisheries and fish stocks — a review of recent changes*. Rapp. et p.v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 173: 145–167, 1978.
23. Hoffman W., Heinemann D., Wiens J.A. — *The ecology of seabird feeding flocks in Alaska*. Auk 98: 439–456, 1981.

24. Horn H.S., Rubenstein D.I. — *Behavioural adaptations and life history*. W: *Behavioural Ecology* (J.R. Krebs, N.B. Davies, eds.), Blackwell, London, 279–300, 1984.
25. Krulik M. — *Predators and anti-predatory behaviour of the Black-headed Gull *Larus ridibundus**. L. Behaviour, Suppl. 11: 1–130, 1964.
26. Lack D. — *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London, 1968.
27. Larson S. — *On the influence of the Arctic Fox *Alopex lagopus* on the distribution of Arctic birds*. Oikos 11: 276–305, 1960.
28. Lustick S. — *Thermoregulation in adult seabirds*. In: *Seabird Energetics* (C.C. Whittow, H. Rahn, red.), Plenum Press, New York-London, 183–202, 1984.
29. May R.M., Beddington J.R., Clark C.W., Molt S.J., Laws R.M. — *Management of multispecies fisheries*. Science 205: 267–277, 1979.
30. Monaghan P. — *Dominance and dispersal between feeding sites in the Herring Gull (*Larus argentatus*)*. Anim. Behav. 28: 521–527, 1980.
31. Nelson J.B. — *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford Univ. Press, Oxford, 1978.
32. Nelson J.B. — *Seabirds, their biology and ecology*. Hamlyn, London-Toronto, 1980.
33. Nelson J.B. — *Age and breeding in seabirds*. Acta XIX Congr. Intern. Ornith., Ottawa, pp. 1081–1097, 1988.
34. Nettleship D.N., Sanger G.A., Springer P.F. (red.) — *Marine Birds: their Feeding Ecology and Commercial Fisheries Relationships*. Proc. Pacific Seabird Group Symp. 1982 (1984).
35. Nettleship D.N., Birkhead T.R. (red.) — *The Atlantic Alcidae*. Academic Press, London-Toronto, 1985.
36. Ollason J.C., Dunnet G.M. — *Age, experience and other factors affecting breeding success of the fulmar *Fulmarus glacialis* in Orkney*. J. Anim. Ecol. 47: 961–976, 1978.
37. Paine R.T., Wootton J.T., Boersma P.D. — *Direct and indirect effects of Peregrine Falcon predation on seabird abundance*. Auk 107: 1–9, 1990.
38. Parsons J. — *Nesting density and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus**. Ibis 118: 537–547, 1976.
39. Partridge L., Green P. — *Intraspecific feeding specializations and population dynamics*. W: *Behavioural Ecology — Ecological consequences of adaptive behaviour* (R.M. Sibly, R.H. Smith, red.), Blackwell, Oxford-Melbourne, 1985.
40. Pearson T.H. — *The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Island, Northumberland*. J. Anim. Ecol. 37: 521–551, 1968.
41. Pennycuik C.J. — *Flight of seabirds*. In: *Seabirds, feeding ecology and role in marine ecosystems* (J.P. Croxall, red.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1987.
42. Perrins C.M., Birkhead T.R. — *Avian Ecology*. Blackie, Glasgow, London, 1983.
43. Piatt J.F., Nettleship D.N. — *Diving depths of 4 Alcids*. Auk 102: 293–297, 1985.
44. Prince P.A., Harris M.P. — *Food and feeding ecology of breeding atlantic alcids and penguins*. Acta XIX Congr. Intern. Ornithol., Ottawa, 983–993, 1988.
45. Ricklefs R. — *On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort*. Am. Nat. 111: 453–478, 1977.
46. Ricklefs R. — *Adaptation, constraint, and compromise in avian postnatal development*. Biol. Rev., Cambridge Phil. Soc. 54: 269–290, 1979.
47. Ricklefs R., Day C.H., Huntington C.E., Williams J.B. — *Variability in feeding rate and meal size of Leach's Storm-petrel at Kent Island, New Brunswick*. J. Anim. Ecol. 54: 883–898, 1985.
48. Sage B. — *The Arctic and its Wildlife*. Facts On File Publ., New York, Oxford, 1986.
49. Sealy S.G. — *Adaptive significance of post-hatching developmental patterns and growth rates in the Alcidae*. Ornith. Scand. 4: 113–121, 1973.
50. Spencer R. — *Report in bird-ringing for 1965*. Brit. Birds 59: 441–491, 1966.
51. Stempniewicz L. — *Niektóre konsekwencje życia ptaków w strefie wysokoarktycznej (na przykładzie Spitsbergenu)*. Kosmos 2: 159–164, 1979.

52. Stempniewicz L. — *Factors influencing the growth of Little Auk *Plautus alle* (L.) nestlings on Spitsbergen*. Ekol. Pol. 28: 557–581, 1980.
53. Stempniewicz L. — *Breeding biology of the Little Auk, *Plautus alle* in the Hornsund region, SW Spitsbergen*. Acta Ornithol, 18: 141–165, 1981.
54. Stempniewicz L. — *Body proportions in adults and fledglings of the Little Auk*. Acta Zool. Cracov. 26: 149–158, 1982.
55. Stempniewicz L. — *Glaucous Gulls stealing spoil from the Parasitic Jaegers*. Journ. Field Ornith. 54: 331, 1983.
56. Stempniewicz L. — *Hunting methods of the Glaucous Gull and escape manouvers of its prey, the Dovekie*. Journ. Field Ornith. 54: 328–331, 1983.
57. Stempniewicz L. — *Życie intymne ptaków*. Wiad. Ekol. 35: 219–234, 1990.
58. Stempniewicz L. — *Ptaki morskie w ekosystemie arktycznym*. Wiad. Ekol. (w druku).
59. Stempniewicz L., Jezierski J. — *Incubation shifts and chick feeding rate in the Little Auk *Alle alle* in Svalbard*. Ornis Scand. 18: 152–155, 1987.
60. Stempniewicz L., Węśławski J.M. — *Outline of trophic relationships in Hornsund Fiord, SW Spitsbergen (with special consideration of seabirds)*. W: Spitsbergen 84, Landscape, Life, and Men in High Arctic (K.W. Opaliński, R.Z. Klekowski, red.), PAN, Warszawa (w druku).
61. Taylor J.R.E., Konarzewski M. — *On the importance of fat reserves for the Little Auk (*Alle alle*) chicks*. Oecologia 81: 551–558, 1989.
62. Ward P., Zahavi A. — *The importance of certain assemblages of birds as „information centres” for food finding*. Ibis 115: 517–534, 1973.
63. Wasilewski A. — *Ecological aspects of the breeding cycle in the Wilson’s Storm Petrel, *Oceanites oceanicus* (Kuhl.), at King George Island (South Shetland Island, Antarctica)*. Pol. Polar Res. 7: 173–216, 1986.
64. Westneat D.F., Sherman P.W., Morton M.L. — *The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds*. In: Current Ornithology, vol. 7 (D.M. Power, red.), Plenum Press, New York-London, 1990.
65. Wiens J.A., Scott J.M. — *Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations*. Condor 77: 439–452, 1975.
66. Wittenberg J.F., Hunt G.L. — *The adaptive significance of coloniality in birds*. In: Avian Biology, Vol. 8, (D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes, red.), Academic Press, New York, pp. 1–78, 1985.

TERESA GABRYELAK

Katedra Biofizyki  
Uniwersytet Łódzki  
Łódź

## ŹRÓDŁA ZANIECZYSZCZEŃ WÓD POWIERZCHNIOWYCH

W poprzedniej pracy przeglądowej [4] dotyczącej zanieczyszczeń wód powierzchniowych skoncentrowano się na ściekach przemysłowych, komunalnych i rolniczych jako najpoważniejszych źródłach zanieczyszczeń tych wód. W niniejszej pracy omówiono wpływ odpadów komunalnych i przemysłowych, wód kopalnianych, skażeń energetycznych oraz rekreacji i turystyki na stan czystości wód powierzchniowych w Polsce.

### ODPADY KOMUNALNE I PRZEMYSŁOWE

Prawidłowe zagospodarowanie odpadów przemysłowych i komunalnych stanowi ważny i nadal niestety nie rozwiązany problem wszystkich aglomeracji. Nie wykorzystane gospodarczo odpady to nie tylko ciągle znaczne szkody w otoczeniu, np. niszczenie upraw czy zatrucie wód powierzchniowych i gruntowych [13, 18, 16].

Każda działalność powodująca szkody w środowisku naturalnym jest nawet prawnie zabroniona. Ustawa z dnia 31.01.1980 o ochronie i kształtowaniu środowiska (Dz. U. nr 3 poz. 6) za naruszenie tych przepisów nakłada określone sankcje. Tym samym zmusza zakłady przemysłowe do stosowania technologii bezodpadowych oraz odzysku surowca z odpadów.

Ze względu na sposób zagrożenia, odpady dzielimy na toksyczne, radioaktywne i zaraźliwe, a ze względu na stan ich skupienia — na stałe i płynne.

Odpady ze względu na pochodzenie podzielono na: przemysłowe, rolnicze i komunalne. Natomiast ze względu na charakter (właściwości chemiczne i strukturę) odpady dzieli się na:

- a) abiotyczne — nie nadające się do przetwarzania (rozpraszania), lecz w nie naruszonej formie poddaje się je dalszej obróbce (żelazo, miedź, aluminium, itp.)
- b) biotyczne — nadają się do przetwarzania czyli podlegające przed wykorzystaniem zasadniczym zmianom [21].

Większość odpadów to substancje nieorganiczne, które są niestety nie wykorzystane i składowane na wysypiskach. Elektrownie oraz kopalnie rud i węgla są największymi producentami nieorganicznych odpadów. Dla przykładu: przy produkcji 1 tony cynku powstaje 12 ton odpadów. Przy wzbogacaniu

rud metali nieżelaznych aż 95% stanowią odpady. Około 9 m<sup>3</sup> odpadowego szlamu sodowego otrzymuje się przy produkcji 1 tony sody. Produkcja 1 tony kwasu fosforowego związana jest z powstawaniem 5 ton odpadów fosfogipsów [11]. Do przerobu 1 tony wydobytej rudy w zależności od rodzaju i technologii od 4,5 do 8 m<sup>3</sup> wody, która wynosi od 300 do 450 kg substancji rozpuszczalnych [21]. Substancje te są osadzone na osadnikach i zupełnie nie wykorzystane, nawet gdy pochodzą z przerobu węgla. Szacuje się, że osady z płuczek węgla zawierają nadal 40% materiału palnego. Elektrownie magazynują na wysypiskach ogromne ilości żużlu i popiołu. I tak np. w Łodzi w 1988 r. odpady przemysłowe stanowiły 970 tysięcy ton. Największy w nich udział wynoszący 81% miał Zespół Elektrociepłowni. Z tego ponad 60% żużlu i popiołu wykorzystano tylko do utwardzania dróg i ulic [12].

Przemysł górniczy i energetyczny w Polsce jest w stanie wykorzystać wtórnie w celach gospodarczych 484 729 ton stałych odpadów mineralnych w ciągu roku. Stanowi to zaledwie około 62% ogólnej ilości odpadów tego przemysłu. W czasie przetwarzania rud powstają również produkty nie nadające się do gospodarczego wykorzystania. Są to między innymi hałdy płonnej skały, zawierające również ubogą w metale rudę. Hałdy są źródłem metali ciężkich, tj. Zn, Cu, Pb, Cd, Fe, Mn, oraz arsenu, siarczanów i chlorków. Wszystkie ww. toksyczne pierwiastki są przenoszone z hałd przez wodę deszczową, wody płynące i ścieki nawet na znaczne odległości [16].

W tabeli 1 podano przykładowo średnie zawartości metali ciężkich w odciekach wysypiskowych, wodach gruntowych i stawie rybnym za okres 1982–1985 [17]. Z badań wynika, że wody podziemne tego wysypiska są bardzo zanieczyszczone związkami cynku. Należy tu zaznaczyć, że amfoteryczny charakter cynku sprzyja powstawaniu połączeń z łatwo migrującymi chlorkami. Przy stężeniach ok. 0,01 mola Cl<sup>-</sup>/dm<sup>3</sup> tworzą się rozpuszczalne związki typu ZnCl<sup>+</sup>, ZnCl<sub>2</sub>, ZnCl<sup>-</sup>, ZnCl<sub>2</sub><sup>-</sup>, które uważa się za szczególnie toksyczne [1]. Średnią zawartość tych metali w badanych środowiskach wodnych można przedstawić wg kolejności:

— odcieki wysypiskowe Zn > Fe > Mn > Cu > Pb > Ni > Cr > Cd > Hg,

— wody podziemne Fe > Zn > Mn > Cu > Pb > Ni > Cr > Cd > Hg,

— wody stawu rybnego Fe > Mn > Zn > Pb > Cu > Ni > Cr > Cd > Hg.

Odpady komunalno-bytowe (odpadki) stanowią szczególnie problem w naszym kraju. Miliony ton tych odpadów, zawierających znaczne ilości makulatury, złomu metali, tworzyw sztucznych, odpadków konsumpcyjnych, włókienniczych, szkła itp., gromadzone są na ponad 800 dużych wysypiskach. Metale ciężkie stanowią również podstawowy składnik toksyczny odpadów komunalnych [5]. Liczbę wysypisk kontrolowanych ocenia się tylko na około 20 [10]. Ponadto z badań wynika, że w 1990 roku średnio na jedną osobę przypadało od 300 do 550 kg stałych odpadów [21].

TABELA 1

Wyniki badań pH i ChZT oraz średnia zawartość metali ciężkich w odciekach wysypiskowych, wodach podziemnych i powierzchniowych w latach 1982-1985 (mg/dm<sup>3</sup>) [17]

Oznaczenie	Ocieki wysypiskowe			Wody podziemne			Staw rybny					
	średnia	odchylenie standardowe	min.	max	średnia	odchylenie standardowe	min.	max.	średnia	odchylenie standardowe	min.	max.
Cu	2,29	2,17	0,186	5,09	0,27	0,38	0,005	0,92	0,0043	0,0016	0,002	0,006
Zn	10,57	12,00	1,300	26,84	1,74	3,67	0,009	10,75	0,0237	0,0141	0,006	0,011
Mn	6,85	6,30	1,300	15,60	0,45	0,44	0,090	1,13	0,0985	0,0254	0,065	0,133
Cr	0,29	0,05	0,210	0,32	0,03	0,04	0,001	0,09	0,0022	0,0011	0,0010	0,0015
Pb	1,45	8,03	0,220	4,15	0,11	0,11	0,007	0,31	0,0188	0,0129	0,002	0,032
Cd	0,06	0,07	0,003	0,14	0,0026	0,0025	0,00001	0,0045	0,0011	0,0011	0,0001	0,030
Hg	< 0,0005	—	—	—	< 0,0005	—	—	—	< 0,0005	—	—	—
Ni	0,83	0,43	0,200	1,11	0,0331	0,030	0,0032	0,052	0,0060	0,0075	0,002	0,020
Fe	8,08	2,05	5,66	10,49	2,98	1,54	0,29	5,30	0,565	0,296	0,240	0,940
ChZT	5236,0	2399,0	3075,0	8090,0	151,0	134,0	20,0	349,0	30,55	13,97	16,90	48,40
pH	7,41	0,07	7,32	7,47	7,55	0,21	7,20	7,90	8,01	0,19	7,80	8,30

Organiczne części odpadów stanowią dodatkowo potencjalny materiał zakaźny. Wysypiska penetrują gryzonie, które stają się nosicielami bakterii i pasożytów wywołujących wiele chorób zakaźnych. Obecne w odpadach zarazki chorobotwórcze mogą przedostawać się do wód powierzchniowych i gruntowych, a także drogą powietrzną mogą być przenoszone na dalsze odległości. Dodatkowo powietrze w pobliżu składowisk jest zanieczyszczone tlenkiem węgla i dwutlenkiem siarki powstających przy rozkładzie zwykłych śmieci komunalnych. Z kilku sposobów pozbywania się śmieci najlepszym wydaje się spalanie. Jeżeli śmieci zawierają również tworzywa sztuczne, to oprócz popiołów i sadzy podczas ich spalania wydziela się chlorowodór.

Ocenia się, że już w 1980 roku w Anglii ilość odpadów polichlorku winylu wynosiła około ćwierć miliona ton, co po spaleniu daje przeciętnie 30 000 ton chlorowodoru [6]. Możliwe, że radykalnym rozwiązaniem pozostaje wysokotemperaturowe spalanie śmieci w odpowiednich piecach [3]. Takie rozwiązanie stosowane jest w Szwecji, gdzie do likwidacji odpadów chemicznych z całego kraju wykonano centralną instalację. Spala się w niej przypuszczalnie około 500 tys. ton odpadów rocznie, w tym około 175 tys. ton odpadów ropy naftowej, 80 tys. ton różnych kwasów, 75 tys. ton rozpuszczalników i 50 tys. ton substancji powierzchniowo czynnych oraz 35 tys. ton barwników. Ponadto neutralizuje się odpady rtęciowe, cyjankowe i przeterminowane środki owadobójcze [22].

Bardzo poważnym problemem w naszym kraju są odpady toksyczne. W ciągu ostatnich dwóch lat w sprawę związaną z przetrzucaniem do Polski szkodliwych odpadów włączonych było 13 państw, 113 firm, w tym aż 43 nasze rodzime przedsiębiorstwa. Według obliczeń w różnych częściach Polski, na dnie rzek, nabrzeżach i wielu innych miejscach bez należytego zabezpieczenia znajduje się ponad 15 tys. beczek (w sumie ponad 5200 ton) wypełnionych toksycznymi odpadami [15]. Liczby te mają uzmysłwić nam, jak wiele jest źródeł zagrożenia środowiska naturalnego, w tym wód powierzchniowych.

Gospodarcze wykorzystanie odpadów daje określone korzyści, niezależnie od tak istotnego zmniejszenia zagrożenia ekologicznego środowiska. Tymi gospodarczymi korzyściami są:

- surowce wtórne (metale żelazne i kolorowe, makulatura, szkło, itp.),
- środki do mineralnego wzbogacania gleb (np. nawozy mineralne, komposty z odpadów miejskich),
- surowce przydatne do produkcji półfabrykatów — m.in. żużel, popioły lotne, odpady przemysłu drzewnego, ceramicznego, tworzyw sztucznych itp.,
- materiały przydatne do budowy dróg i rekultywacji terenów (odpady z przerobu kruszyw, odpady górnicze itp.).

Problem składowania odpadów przemysłowych, wśród których są najgroźniejsze toksyczne, zagospodarowanie i unieszkodliwianie ich jest ciągle zagadnieniem o szczególnym znaczeniu w problematyce ochrony środowiska.



## ODPADY BIOTYCZNE

Użyteczność odpadów ocenia się również na podstawie ich wartości nawozowej lub paszowej. Na przykład pyły kominowe zawierają wapno, azot, potas, fosfor, magnez, a także pierwiastki śladowe. Wymienione związki są niezbędnymi składnikami kompostu i mogą być wykorzystywane bezpośrednio na łąkach, podnosząc odżywczą wartość paszy. Powstający przy produkcji cementu pył cementowy zawiera średnio 45–50% CaO i około 1,5–2,5% potasu i tym samym może być przydatny do polepszenia fizycznych właściwości gleb.

Wapienne odpady z kamieniołomów i przemysłu chemicznego wykorzystuje się do wapnowania glebowych, w dawkach odpowiednich do zawartości tlenu wapna i potrzeb gleby. Z przemysłu spożywczego (cukrownie) w taki sam sposób wykorzystywane jest wapno saturacyjne i szlam gorzelniany. Przy produkcji acetyleny powstaje wapno karbidowe. Dodawane jest ono do kompostu w postaci proszku albo wykorzystuje się je do bezpośredniego wapnowania łąk i gleb zakwaszonych. Podobnie jak wapno karbidowe wykorzystuje się wapno fenolowe. Szczególnie użyteczne jako nawóz mogą być ścieki amoniakalne z gazowni, zawierające od 0,4 do 1,2%  $\text{NH}_3$ . Ścieki niektórych fabryk chemicznych dostarczają osadów zawierających od 10%  $\text{NH}_3$ .

Odpady organiczne powstają w fabrykach papieru i celulozy oraz we wszystkich zakładach przemysłu spożywczego. Znaczna część odpadów przemysłu spożywczego może być wykorzystana jako pasza. W kompostowniach wykorzystywane są odpady i pyły z fabryk papieru i celulozy oraz z fabryk przemysłu włókienniczego. Źródłem substancji organicznych jest przede wszystkim bawełniany kurz.

W zakładach przemysłu spożywczego najbardziej odpowiednie do kompostowania są odpady z młynów i browarów, wytwórni konserw, rzeźni i przetwórni mięsnych itp. Mączka kostna (śruta) zawiera duży procent fosforu niezbędnego do rozwoju drobnoustrojów w kompostach. Do kompostowania wykorzystuje się również przesortowane odpady z gospodarstw domowych oraz odpady, śmieci uliczne i wysypiskowe. Materiały te zawierają 5–18% materii organicznej, 0,3–0,6% azotu, 0,5–0,8% kwasu fosforowego, 0,5–0,7% potasu, 4–6% wapnia, 1% magnezu i wiele mikroelementów. Najbardziej zmienna jest zawartość fosforu, zależna zwłaszcza od ilości kości w odpadach [21].

Szczególną grupę odpadów komunalnych tworzą osady z oczyszczalni ścieków, które mogą być wykorzystane jako nawóz także w procesie nawadniania ściekami. Ścieki miejskie przeznaczone do nawadniania muszą być nieszkodliwe dla zdrowia, poddawane są więc mechanicznemu bądź biologicznemu oczyszczaniu w oczyszczalniach ścieków. Następnie osady z oczyszczalni ścieków miejskich są najczęściej stabilizowane przez fermentację beztlenową, podczas której zniszczeniu ulega ponad 90% wszystkich organizmów patogennych [21].

Rolnicze wykorzystanie ścieków jest jednym ze sposobów ich utylizacji, ale zakres stosowania tej metody jest ograniczony zawartością substancji szkod-

liwych czy toksycznych (siarczki, siarkowodór, fenole i ich pochodne, związki metali ciężkich itp.).

#### WODY KOPALNIANE

Szczególnym rodzajem zanieczyszczeń są ścieki z kopalni soli, w których część nieużytecznej solanki odprowadza się bezpośrednio do wód powierzchniowych. Wody kopalniane charakteryzują się dużą zawartością jonów chlorokowych ( $\text{Cl}^-$ ) i siarczanowych ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). Tak na przykład ładunek soli wprowadzony w 1980 roku do rzek Rybnickiego Okręgu Węglowego (ROW) wyrażony sumą chlorków i siarczanów wynosił 1110,95 ton/doba, przy czym 616,71 ton/dobę przypada na wody o zawartości soli poniżej 42 000 mg/dm<sup>3</sup>, które to można jeszcze poddać procesowi oczyszczania w celu gospodarczego wykorzystania [9]. Natomiast z jednej tylko kopalni w Bogdance (Lubelskie Zagłębie Węglowe) przy jej zgłębianiu na początku lat osiemdziesiątych wypompowano w ciągu doby 8,5 tys. m<sup>3</sup> wody z rozpuszczonymi w niej ok. 6 tonami chlorków [20]. W ostatnim ćwierćwieczu stwierdzono znaczny wzrost stężenia chlorków w wodzie rzeki Odry na wysokości Wrocławia. I tak w latach 1908-1911 średnie roczne stężenie chlorków wahało się w granicach 35-40 mg/dm<sup>3</sup>, a w latach 1977-1980 wynosiło 120-180 mg/dm<sup>3</sup>. W podobny sposób zmienia się zasolenie wód rzeki Wisły. Zasolenie niektórych rzek na Śląsku sięga 6-7 g/dm<sup>3</sup>, co odpowiada poziomowi zasolenia wody w Bałtyku [9]. W tym miejscu należy zaznaczyć, że maksymalne stężenie jonów  $\text{Cl}^-$  w wodzie przeznaczonej do picia określone wg normy Ministerstwa Zdrowia i Opieki Społecznej wynosi 300 mg/dm<sup>3</sup>. Sole mineralne znajdują się również w dużych ilościach w miejskich ściekach, do których przedostają się one z nawierzchni odśnieżanych przez posypywanie solą.

W górnictwie naftowym, wody kopalniane (złożowe) wydobywane podczas eksploatacji złóż ropy naftowej i gazu ziemnego stwarzają również wiele problemów dla środowiska. Spośród ich głównych zanieczyszczeń należy wymienić: chlorki, siarczki, oleje, rozpuszczalniki organiczne (metanol, fenole) i zawiesiny mineralne. W tych wodach największe obciążenie stanowią również chlorki. Ich ilość waha się od 0,5 do 200 mg/dm<sup>3</sup> przy dopuszczalnej ilości 0,4 mg/dm<sup>3</sup> [7].

Oczyszczanie wód zasolonych można prowadzić różnymi metodami jak zateżanie, destylacja, odwrotna osmoza, wymiana jonowa.

Do bardzo uciążliwych zanieczyszczeń wód złożowych należy również metanol. W zespole kopalni w rejonie Zabrze stwierdzono w wodach kopalnianych zawartość metanolu w ilościach od 0,2 do 19,5% (dopuszczalna ilość 1,5%) [7]. Najbardziej efektywne jest oczyszczanie takich wód metodą destylacyjną, pozwalającą na odzyskanie metanolu.

Wody złożowe mogą być zanieczyszczone ponadto węglowodorami, które występują w postaci warstwy cieczy, emulsji lub w formie zaabsorbowanej na

powierzchni ciał opadłych i zawieszonych. Zawartość ropy w wodzie już powyżej  $0,5 \text{ mg/dm}^3$  powoduje wyczuwalny smak. Przekroczenie tej zawartości ma zgubny wpływ na florę i faunę. Do usuwania zanieczyszczeń węglowodorowych stosuje się metodę koagulacyjną z  $\text{FeSO}_4$ ,  $\text{Al}(\text{SO}_4)$  lub  $\text{Ca}(\text{OH})_2$ , prowadzącą do obniżenia zanieczyszczeń o 70%. Pełne oczyszczenie do 98% można uzyskać stosując metody biologiczne. Ochrona wód akwenów morskich wymaga oczyszczania wód złożowych do zawartości frakcji ropnej nie przekraczającej 50 ppm [7].

#### ENERGIA CIEPLNA A SKAŻENIE WÓD

Jedną z form degradacji wód jest także wprowadzanie energii cieplnej do ekosystemów.

Największe ilości ciepła do wód powierzchniowych wprowadzają elektrownie cieplne. Przeciętnie elektrownia cieplna o mocy 600 MW zużywa w ciągu doby około 130 tys.  $\text{m}^3$  wody. Wpływ zrztu wód podgrzanych z elektrowni dotyczy nie tylko roślin i zwierząt, ale również właściwości fizyko-chemicznych wód powierzchniowych, do których dostają się tzw. wody pochłonicze (czyli podgrzane). Podwyższenie temperatury wody szczególnie w warstwach naddennych i w osadach może spowodować przewagę procesów wydzielania fosforu i substancji toksycznych (metale ciężkie) nad procesami gromadzenia ich na dnie. Nastąpić może również zwiększenie tempa rozkładu materii organicznej i mineralizacji osadów. Procesy te mogą spowodować spadek zawartości tlenu w warstwach przydennych, co w konsekwencji może prowadzić do zaniku fauny dennej. Gdy zostanie przekroczona pewna granica temperatury wody, często następuje zmniejszenie biomasy i produkcji pierwotnej glonów planktonowych. Przy bardzo wysokiej temperaturze wody (np.  $36^\circ\text{C}$  i wyższa) może nastąpić zmniejszenie ilości gatunków glonów, a mogą także pojawić się ciepłolubne gatunki glonów. W Wiśle na odcinku Warszawy, gdzie woda jest wzbogacona azotową pożywką z Puław, a także podgrzewana przez elektrownię w Kozienicach, maksymalne wartości biomasy glonów przekraczają obecnie  $250 \text{ g/m}^3$ . Wartość ta na początku lat pięćdziesiątych nie przekraczała  $27 \text{ g/m}^3$  [20].

Plankton zwierzęcy zachowuje równowagę zespołu do temperatury około  $25^\circ\text{C}$ . Bardzo często w wodach podgrzanych maleje ilość gatunków zooplanktonu.

Stwierdzono, że podwyższona temperatura wody wpływa na ryby. Zmianie ulega tempo ich rozwoju, wzrost, śmiertelność, odżywianie się, dojrzewanie płciowe, a nawet zachowanie. W tych warunkach bardzo często obserwuje się również silny wpływ zanieczyszczeń na ichtiofaunę, bowiem wodom podgrzanim przeważnie towarzyszą zanieczyszczenia nieorganiczne i organiczne.

Niewielkie podgrzanie wody powoduje wzrost glonów i rozwój zwierząt. Ale już dalsze podgrzewanie eliminuje gatunki ryb zimnolubnych. Wraz ze wzrostem temperatury wody spada intensywność produkcji glonów oraz dalszym zmianom ulegają zespoły planktonu zwierzęcego, fauny dennej i ichtiofauny.

W Polsce zaproponowano temperaturę 28,5–29°C w ciekach i zbiornikach jako dopuszczalną dla prawidłowego rozwoju ichtiofauny. Ten zakres temperatur nie bierze pod uwagę naszych gatunków ryb zimnolubnych, takich jak: troć, łosoś, pstrąg i strzelba. Tolerancja termiczna ryb łososiowatych wynosi tylko 20–21°C. W Polsce odnotowano maksymalną temperaturę wody 45°C [14].

Z punktu widzenia negatywnych wpływów wód podgrzanych na środowisko wodne i na organizmy tam żyjące bardziej niebezpieczne są jednak wahania temperatury niż temperatury maksymalne. Przy dużych wahaniami może nastąpić tzw. szok termiczny, pod wpływem którego następuje śmierć organizmów roślinnych i zwierzęcych.

Oceniając skutki oddziaływań termicznych i wpływ zanieczyszczeń przemysłowo-komunalnych wykazano, że skutki pracy elektrowni atomowej o mocy 500 MW można porównać z oddziaływaniem ścieków czterdziestopięciotysięcznego miasta latem i stutysięcznego miasta zimą [14].

Należy zaznaczyć, że elektrownie atomowe zużywają do chłodzenia dwa- do czterokrotnie więcej wody na jednostkę mocy niż elektrownie ciepłne.

#### PROMIENIOTWÓRCZE SKAŻENIE WÓD

Praca elektrowni jądrowych wiąże się z uwalnianiem do środowiska wodnego pewnej ilości substancji promieniotwórczych (radioaktywnych), które są produktami rozszczepiania i aktywacji pierwiastków chemicznych. Podobnie zresztą do środowiska wodnego dostają się substancje promieniotwórcze z opadu promieniotwórczego, który jest następstwem prób z bronią jądrową czy awarii elektrowni atomowej, a czego negatywne skutki mogą być bardzo odległe w czasie. Mimo upływu dziesięcioleci od wybuchów atomowych w Japonii i na Pacyfiku (1945–1955), w tamtym rejonie okazuje się niekiedy konieczne niszczenie całych połowów ryb z powodu ich wysokiej radioaktywności [20].

Elektrownia atomowa powoduje zanieczyszczenie substancjami promieniotwórczymi zarówno środowiska wodnego, jak i lądowego oraz atmosfery. W ściekach promieniotwórczych, które są usuwane do wód powierzchniowych, dominuje tryt  $^3\text{H}$ . Z pozostałych radionuklidów największe znaczenie mają izotopy kobaltu  $^{58}\text{Co}$  i  $^{60}\text{Co}$ , izotop jodu  $^{131}\text{J}$ , izotop strontu  $^{90}\text{Sr}$  oraz dwa izotopy ceszu:  $^{137}\text{Cs}$  i  $^{134}\text{Cs}$ . Średnio aktywność substancji promieniotwórczych usuwanych rocznie ze ściekami (na każde 1000 MW) wynosi 2,6 Ci\*. Niektóre z radionuklidów mają krótki okres półtrwania i praktycznie nie wchodzi do trwałego obiegu w środowisku wodnym, a tym samym do łańcuchów pokarmowych. W większości przypadków następuje jednak nagromadzenie ich w tkankach roślinnych i zwierzęcych. Znaczny wpływ na procesy gromadzenia substancji promieniotwórczych ma temperatura i odczyn wody. Zaobserwowano również, że rośliny kumulują silniej radionuklidy i produkty aktywacji (np.

\* Ci (Curie) — jest to aktywność ciała promieniotwórczego, w którym w czasie 1 sekundy zachodzi  $3,7 \times 10^{10}$  przemian jądrowych.

metale ciężkie) niż zwierzęta. Bezkręgowce i ryby mogą gromadzić radionuklidy przez swoje łańcuchy pokarmowe.

Ludzie narażeni są na promieniowanie wewnętrzne spożywając żywność (ryby) z terenów nawadnianych oraz korzystając z wody pitnej. Ponieważ radionuklidy dostają się do wód powierzchniowych, ustalono tzw. „limity wchłonięć” izotopów dla wody pitnej:

$$^{137}\text{Cs} — 8 \cdot 10^4 \text{ Bq*/rok}$$

$$^{90}\text{Sr} — 2 \cdot 10^4 \text{ Bq/rok}$$

$$^{134}\text{Cs} — 6 \cdot 10^4 \text{ Bq/rok}$$

$$^{131}\text{J} — 2 \cdot 10^4 \text{ Bq/rok}$$

Odrębny problem stanowi usuwanie radioaktywnych odpadów, takich jak np. wyeksploatowane elementy paliwowe z reaktorów atomowych, ich chłodziwo czy pozostałe po badaniach próbki znakowane izotopami. Wszystkie stosowane sposoby likwidowania odpadów radioaktywnych okazują się niestety niebezpieczne dla środowiska naturalnego.

Zagrożenie radiacyjne ekosystemów wodnych wynika nie tylko z militarne-go, energetycznego, naukowego i medycznego wykorzystania energii jądrowej, ale pojawia się również w procesach powodujących zagęszczenie naturalnej radioaktywności. Najpowszechniej stosowanymi procesami tego typu jest wysokotemperaturowe spalanie węgla w elektrowniach i elektrociepłowniach oraz przetwórstwo fosforytów w zakładach chemicznych. Te procesy technologiczne powodują, iż w odpadach produkcyjnych (popioły lotne, fosfolipidy) stężenia naturalnych pierwiastków promieniotwórczych przekraczają wartości spotykane w surowcach wyjściowych, nieraz wielokrotnie (tab. 2 i 3) [8].

TABELA 2

Stężenia naturalnych radionuklidów w próbkach typowych skał i minerałów

Rodzaj próbki	Aktywność w Bq · kg <sup>-1</sup>		
	<sup>238</sup> U	<sup>232</sup> Th	<sup>40</sup> K
granit	59	81	999
bazalt	11	11	241
wapień	28	7	89
piaskowiec	19	11	370
typowa gleba	25	25	370
	(10–50)	(7–50)	(100–700)
węgiel kamienny	38	30	290
	(2–140)	(7–110)	(37–760)
fosforyty	390–1500	25–30	200–230

\* Bq (Bekereł) — jest to aktywność ciała promieniotwórczego, w którym 1 przemiana jądrowa zachodzi w czasie 1 sekundy.

TABELA 3

Stężenia naturalnych radionuklidów w próbkach odpadów produkcyjnych

Rodzaj próbek	Aktywność w Bq $\times$ kg <sup>-1</sup>		
	<sup>238</sup> U	<sup>232</sup> Th	<sup>40</sup> K
Popiół lotny (śr. światowa)	200	200	500
Popiół lotny Polska	97	74	730
Odpady z przeróbki fosforytów	670	25	110
Fosfogips	600-800	5-20	70-110

## REKREACJA I TURYSTYKA

Nierozważna rekreacja i turystyka to jeszcze jedno źródło zanieczyszczeń (w tym biogenami) wód powierzchniowych. Użytkowanie turystyczne jezior wpływa nieznacznie na pogarszanie się jakości wód pod wpływem wskaźników chemicznych i fizycznych. Natomiast zawsze pogarszają się warunki sanitarne [2].

Na 130 jezior, objętych oceną stanu czystości w latach 1974–1980, 71 zbiorników było w mniejszym lub większym stopniu wykorzystywanych na potrzeby turystyki i rekreacji. Stanowi to 54,6% liczby badanych jezior. Pozostałe 59 jezior nie zostało zagospodarowanych turystycznie [2].

Wśród różnych form zagospodarowania rekreacyjnego jezior i ich obrzeży należy wymienić: ośrodki wczasowe i sportowe, wsie letniskowe, dacje, campingi, pola namiotowe, miejsca biwakowe, zorganizowane plaże i kąpieliska, stacje wodne, przystanie dla statków, łodzi i kajaków. Gospodarka ściekowa ośrodków wczasowych i campingowych jest rozwiązana w dwojaki sposób — ścieki (w różnym stopniu oczyszczane) są odprowadzane do jeziora, albo też gromadzone w zbiornikach bezodpływowych, skąd usuwane są okresowo.

Wśród jezior objętych badaniami znalazło się co najmniej 15 jezior będących odbiornikami ścieków z ośrodków wczasowych. Natomiast tylko nad 28 jeziorami zlokalizowane są ośrodki wypoczynkowe wyposażone w szamba.

Rekreacja, zwłaszcza przy nadmiarze zagęszczenia, przyczynia się do przyspieszenia eutrofizacji oraz powoduje sanitarne i epidemiologiczne skażenie wód. Należy tu podkreślić, że dorosły człowiek wydała w ciągu doby w kale i moczu 1–2,7 g fosforu (średnio 1,85 g) i 10–16 g azotu (średnio 13,25 g). Wskutek wzrostu stężenia martwej materii organicznej i produktów jej redukcji, w zanieczyszczonych tą drogą wodach wzrasta ilość i różnorodność saprofagicznych, często chorobotwórczych mikroorganizmów. Na przykład chorobotwórczymi saprobiontami okazały się niedawno pełzaki z grupy „limax” (rodzaje *Naegleria*, *Hartmannella* i *Acanthamoeba*), które są szeroko rozpowszechnione

w wodach słodkich, słonych i w glebie, uczestnicząc w procesach samooczyszczania, ale mogą też wywoływać kończące się śmiercią pelzakowe zapalenie opon mózgowych i mózgu u zwierząt i ludzi. Zakażenie pelzakami następuje najczęściej podczas kąpieli [20].

Wyniki badań nad efektami poruszania się łodziami motorowymi po płytkich jeziorach (głębokość 1,8–4 m) dotyczą głównie pogorszenia się jakości wód jezior [2]. Wymieszanie bowiem wód, zmącenie warstwy wody leżącej nad osadami oraz naruszenie struktury osadów dennych w jeziorach płytkich, wywołuje wzmożone uwalnianie z osadów dennych fosforanów i wzrost ich zawartości w wodzie o 16–73%, co odpowiada 24–105 mg fosforu uwolnionego z 1 m<sup>2</sup> powierzchni dna. Wzrost zawartości fosforu ogólnego wyniósł 28–55%, co odpowiada 58–249 mg fosforu uwolnionego z 1 m<sup>2</sup> powierzchni dna. Czyli można stwierdzić, że działalność rekreacyjna w pewnych warunkach wzmagą tempo recyrkulacji substancji biogenych. Wniosek jest jednoznaczny, należy ograniczyć masowe poruszanie się łodziami motorowymi po płytkich jeziorach.

Ochrona walorów krajobrazowych ma wielostronne znaczenie zarówno naukowo-gospodarcze, jak i społeczno-zdrowotne. W tym kontekście turystyka spełnia ważną rolę jako istotny czynnik profilaktyki i ochrony zdrowia oraz regeneracji sił współczesnego coraz bardziej uprzemysłowionego społeczeństwa. Tak więc zaspokajanie stale rosnących potrzeb społeczeństwa w zakresie turystyki i wypoczynku staje się bardzo ważnym problemem z punktu widzenia ochrony i kształtowania środowiska człowieka, środowiska jego życia, pracy, wypoczynku.

#### LITERATURA

1. Bachura L. — *Rozważania nad stopniem zanieczyszczenia środowiska emisjami przemysłowymi i wynikającymi z tego implikacjami ekologicznymi*. Postępy Mikrobiologii. TXXII: 31–64, 1984.
2. Cydzik D., Soszka H. — *Stan czystości jezior użytkowanych rekreacyjnie*. Człowiek i Środowisko. 9: 119–135, 1985.
3. Falińska J. — *Jeszcze o odpadach — Co dalej ze śmieciami?*. Aura 12: 19, 1990.
4. Gabryelak T., Gondko R. — *Zanieczyszczenia wód powierzchniowych ze szczególnym uwzględnieniem jezior*. Kosmos 39: 431–446, 1990.
5. Greinert H., Jędrzcak A., Drab M. — *Wpływ wysypiska odpadów komunalnych Zielonej Góry na wybrane elementy środowiska*. Archiwum Ochrony Środowiska 3–4: 155–173, 1988.
6. Gutorski K. — *Świat tworzyw sztucznych*. KAW, Warszawa 1969.
7. Lubas J., Martynek M. — *Wybrane zagadnienia z dziedziny ochrony środowiska w górnictwie naftowym i gazownictwie*. Gaz, Woda i Technika Sanitarna 7–8: 151–154, 1987.
8. Niewiadomski T., Wąsiołek P. — *Naturalne promieniowanie jonizujące*. Aura 7: 24–26, 1986.
9. *Ochrona i kształtowanie środowiska*. Opr. zb. pod red. R. Olaczek. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź, 1988.
10. Płodniewski Z. — *Zagrożenie i zanieczyszczenie wód podziemnych*. Kosmos 1: 95–107, 1985.
11. *Podstawy ochrony środowiska*. Opr. zb. pod red. E. Kempy. Wyd. Politechniki Wrocławskiej, Wrocław, 1976.

12. Przybiński J., Wojnarowski A. — *Analiza ilości i rodzajów odpadów przemysłowych wytwarzanych na terenie miasta Łodzi*. Gaz, Woda i Technika Sanitarna 10: 212–214, 1987.
13. Przyworska R., Augustyniak-Apińska E. — *Badania wpływu odpadów komunalnych w Raciborzu na wody powierzchniowe i gruntowe*. Zesz. Nauk. Politechniki Śląskiej; seria Inż. Sanitarna 25: 209–221, 1984.
14. Soszka G. — *Utracone bogactwo*. Nasza Księgarnia, Warszawa 1988.
15. Szymańska J. — *Niebezpieczne odpady — Na własnym podwórku*. Aura 4: 22, 1991.
16. Szymański K. — *Migracje metali ciężkich w ośrodku porowatym a ochrona wód gruntowych*. Gospodarka Wodna 7: 158–162, 1987.
17. Szymański K., Thomas O., Martin-Boyer M. — *Wpływ odcieków wysypiskowych na zawartość metali ciężkich w wodach podziemnych*. Gospodarka Wodna 8: 177–181, 1988.
18. Ugglą H., Ugglą Z. — *Gleboznawstwo leśne*. PWRiL, Warszawa 1979.
19. Wasiak G. — *Gospodarka odpadami komunalnymi w środowisku przyrodniczym*. IKŚ, Warszawa 1983.
20. Wojciechowski J. — *Ekologiczne podstawy kształtowania środowiska*. PWN, Warszawa 1987.
21. *Zasoby glebowe i roślinne — użytkowanie, zagrożenia, ochrona*. Opr. zb. pod red. R. Olaczek. PWRL, Warszawa 1988.
22. Żukowski P. — *Współczesne problemy ochrony środowiska i człowieka*. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Szczecińskiego, Szczecin 1985.



*ANDRZEJ GREGORCZYK*

Katedra Fizjologii Roślin

Akademia Rolnicza

Szczecin

## WYMIANA CIEPŁA MIĘDZY ROŚLINĄ A JEJ OTOCZENIEM

### WSTĘP

Metabolizm komórek roślinnych, jak wiadomo, obejmuje przemiany biochemiczne oraz przemiany energii. Organizm roślinny z punktu widzenia termodynamiki stanowi więc otwarty układ, mogący wymieniać z otoczeniem masę i energię. Roślinę można jednocześnie traktować jako biologiczny układ niestacjonarny, którego funkcjonowanie jest możliwe, gdyż procesy pobierania energii przewyższają procesy jej dyspacji [14]. Komórki mogą przez pewien ograniczony czas spełniać swoje czynności życiowe bez pobierania energii ze środowiska, ale dokonuje się to kosztem rozkładu obecnych w nich substancji organicznych. Energia może być dostarczona z otoczenia do komórek roślinnych w różnej formie — jako energia wiązań chemicznych, energia elektryczna, energia świetlna i energia w postaci ciepła. Przyjmuje się, że niemal połowę energii słonecznej docierającej do Ziemi stanowi długofalowe promieniowanie cieplne [5, 9]. Ciepło nie jest jednak odrębnym rodzajem energii, lecz sposobem przekazywania energii wewnętrznej.

Transport ciepła między rośliną a jej środowiskiem odbywa się różnymi sposobami: przez promieniowanie, przewodzenie i konwekcję oraz na skutek transpiracji. Rzadko w transporcie ciepła wchodzi w rachubę wyłącznie jeden mechanizm. Zwykle wszystkie te sposoby występują jednocześnie i wtedy ma się do czynienia z ich szeregową lub równoległą kombinacją.

### PROMIENIOWANIE TERMICZNE

Podczas ogrzewania ciał zwiększa się oscylacja atomów w cząsteczkach, które następnie emitują fale elektromagnetyczne o bardzo szerokim zakresie częstotliwości. Energia cieplna przekształca się więc w energię promieniowania, które przebywa określoną przestrzeń z prędkością światła, aby w innym miejscu przetransformować się całkowicie lub częściowo ponownie w energię cieplną. Ten sposób przenoszenia ciepła nazywany jest promieniowaniem termicznym (cieplnym) i nie wymaga pośrednictwa ośrodka materialnego.

Wszystkie ciała, w tym i rośliny emitują i absorbują promieniowanie cieplne. Energia tego promieniowania zależy tylko od temperatury i właściwości ciała,

a nie zależy od temperatury innych obiektów w sąsiedztwie. W temperaturach panujących na powierzchni Ziemi większość ciał naturalnych (gleba, rośliny, woda) emituje promieniowanie w zakresie długości fal 3–100  $\mu\text{m}$  [6].

Energia promieniowania słonecznego docierającego w jednostce czasu do atmosfery ziemskiej wynosi ok. 1400 W/m<sup>2</sup> (stała słoneczna) [4, 5]. Do powierzchni Ziemi dochodzi jednak tylko połowa tej energii ze względu na zjawiska absorpcji, odbicia i rozproszenia promieni. Długości fal promieniowania słonecznego, które docierają do Ziemi, zawierają się w przedziale ok. 310–3000 nm. Słońce emituje również krótsze fale (nadfiolet), szkodliwe dla wielu żywych organizmów; są one pochłaniane przez ozon w stratosferze. Promieniowanie podczerwone jest w znacznym stopniu absorbowane przez parę wodną i dwutlenek węgla — zawarte w powietrzu atmosferycznym.

Ciało, które pochłania całkowicie (tzn. w zakresie wszystkich długości fal) promieniowanie padające, nazywane jest ciałem doskonale czarnym. Jednocześnie ciało doskonale czarne jest idealnym źródłem promieniowania, emituje bowiem maksymalną ilość energii. W praktyce spotyka się ciała tzw. szare, które można scharakteryzować współczynnikiem  $\varepsilon$ , zwanym zdolnością emisji lub stopniem czarności. Zdolności emisji określa stosunek energii wypromieniowanej przez ciało rzeczywiste do ilości energii wyemitowanej przez ciało doskonale czarne. Współczynnik  $\varepsilon$  przybiera wartość z przedziału 0–1 [3].

Stefan i Boltzmann sformułowali prawo mówiące, że ilość energii wypromieniowanej jest proporcjonalna do czwartej potęgi temperatury bezwzględnej:

$$q_r = \varepsilon \sigma T^4, \quad (1)$$

gdzie:

$q_r$  — strumień energii promienistej,

$\varepsilon$  — zdolność emisji,

$\sigma$  — stała Stefana-Boltzmannna równa  $5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{K}^{-4}$ ,

$T$  — temperatura bezwzględna.

Energia promieniowania emitowanego przez ciała bardzo silnie zależy od temperatury. Wraz z jej spadkiem zmniejsza się oczywiście strumień energii, a także następuje przesunięcie maksimum energii w stronę fal dłuższych zgodnie z prawem Wiena:

$$\lambda_{\text{max}} \cdot T = 2,89 \cdot 10^{-3}, \quad (2)$$

gdzie:

$\lambda_{\text{max}}$  — maksymalna długość fali w widmie (m),

$T$  — temperatura bezwzględna (K).

Na przykład temperaturze 289 K (16°C) odpowiada  $\lambda_{\text{max}} = 10 \mu\text{m}$  (z zakresu podczerwieni).

Liście roślin pod względem zdolności absorpcyjnej znacznie odbiegają od właściwości ciała doskonale czarnego. Ocenia się, że około 10% światła widzialnego i 30-40% promieniowania podczerwonego ulega odbiciu (refleksji) przez liście [5], a ponadto część energii zostaje przepuszczona. Stąd ułamek

dziesiąty wskazujący, w jakiej części dostarczona energia promienista jest pochłonięta przez liść, waha się w granicach 0,44–0,88 [9]. Oprócz energii słonecznej rośliny absorbują również promieniowanie emitowane przez elementy swojego środowiska, takie jak inne rośliny, gleba, atmosfera.

W temperaturach fizjologicznych liście wysyłają praktycznie całą energię promienistą w zakresie długości fal  $> 3 \mu\text{m}$ . Dlatego też liść można uważać (w tych temperaturach) pod względem zdolności emisyjnej za ciało doskonale czarne, o współczynniku  $\varepsilon = 0,94\text{--}0,99$  [6].

Ilość ciepła wymienionego na drodze promieniowania ( $Q_r$ ) między liściem (o temperaturze  $T_1$ ) i drugą powierzchnią (o temperaturze  $T_2$ ) można obliczyć w sposób przybliżony ze wzoru [1, 3]:

$$Q_r = \left( \frac{1}{1/\varepsilon_1 + 1/\varepsilon_2 - 1} \right) \varnothing F \sigma (T_1^4 - T_2^4) \tau, \quad (3)$$

gdzie:

$\varepsilon_1$  — zdolność emisji liścia,

$\varepsilon_2$  — zdolność emisji drugiego ciała,

$\varnothing$  — współczynnik konfiguracji (uwzględniający geometryczne ustawienie powierzchni),

$F$  — powierzchnia liścia,

$\tau$  — czas.

#### PRZEWODZENIE CIEPŁA

Przewodzenie ciepła jest związane z przekazywaniem energii kinetycznej od jednej cząsteczki danej substancji do drugiej za pośrednictwem zderzeń między tymi cząsteczkami. Jest to więc molekularne przenoszenie ciepła, analogiczne do procesu dyfuzji.

Ruch ciepła przez przewodzenie uważa się za ustalony, gdy temperatura w każdym punkcie badanego ciała jest niezmienna w czasie, tzn. pole temperatur jest tylko funkcją położenia  $T = f(x, y, z)$ .

Wielkością charakteryzującą ruch ciepła jest gęstość strumienia ciepła, zdefiniowana jako stosunek ilości ciepła ( $Q$ ) przenoszonego w jednostce czasu ( $\tau$ ) przez jednostkę powierzchni ( $F$ ) prostopadłej do kierunku przenoszenia, nazywana w skrócie — strumieniem ciepła [2, 3]:

$$q = \frac{dQ}{F \cdot d\tau}. \quad (4)$$

Jeśli założymy ustalony transport ciepła, to wówczas strumień przewodzonego ciepła można opisać równaniem Fouriera:

$$\vec{q} = -\lambda \left( \frac{\partial T}{\partial x} \vec{i} + \frac{\partial T}{\partial y} \vec{j} + \frac{\partial T}{\partial z} \vec{k} \right) = -\lambda \cdot \text{grad } T, \quad (5)$$

gdzie stała proporcjonalność  $\lambda$  nazywana jest współczynnikiem przewodzenia ciepła lub przewodnością cieplną. Znak minus przed prawą stroną równania (5)

wynika z faktu, iż strumień ciepła i gradient temperatury mają przeciwne zwroty. Jeżeli przyjąć, że ruch ciepła odbywa się tylko w jednym kierunku, to równanie (5) upraszcza się do zależności:

$$q = -\lambda \frac{dT}{dx} \quad (6)$$

lub

$$Q = -\lambda \cdot F \frac{dT}{dx} \cdot \tau \quad (7)$$

Współczynnik przewodzenia ciepła  $\lambda$  (wymiar W/(m·K)) jest wielkością charakterystyczną dla danego ośrodka i zależną od temperatury i ciśnienia. Największą przewodnością cieplną odznaczają się metale, a najmniejszą gazy. Przykładowo współczynniki  $\lambda$  dla wody (w temp. 0°C) wynosi 0,555 W/(m·K), a dla powietrza w tej samej temperaturze  $\lambda = 0,0237$  W/(m·K) [8, 10]. W próżni  $\lambda = 0$ .

W praktyce często bardziej interesujące jest, jak szybko ciało się nagrzewa (zmienia swoją temperaturę) niż jaka ilość ciepła przez nie przepływa. Proces rozprzestrzeniania się temperatury nosi nazwę przewodnictwa temperaturowego. Prędkość rozchodzenia się zmian temperatury w ośrodku nieruchomym opisuje prawo Fouriera:

$$\frac{\partial T}{\partial \tau} = a \left( \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 T}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 T}{\partial z^2} \right). \quad (8)$$

Wielkość  $a$  jest charakterystyczna dla danego ciała i nazywa się współczynnikiem przewodzenia temperatury lub współczynnikiem dyfuzji cieplnej [3, 7, 10]:

$$a = \lambda / (c \cdot \rho), \quad (9)$$

gdzie:

$\lambda$  — przewodność cieplna,

$c$  — ciepło właściwe,

$\rho$  — gęstość.

Jeśli przewodzenie ciepła przejdzie w proces ustalony, wtedy temperatura przestanie zmieniać się w czasie i otrzyma się  $T/\tau = 0$ . Wówczas dla jednokierunkowego przewodzenia ciepła równanie (8) przybierze postać:

$$a \frac{d^2 T}{dx^2} = 0. \quad (10)$$

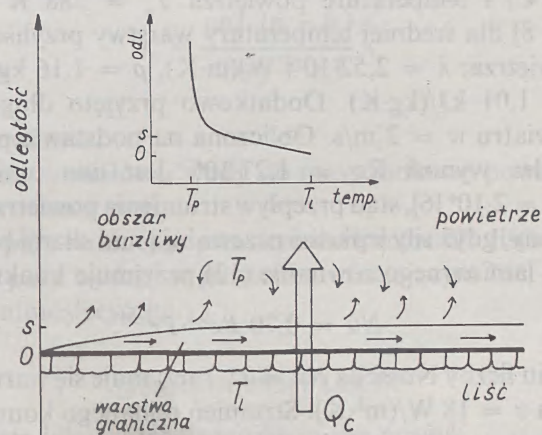
Równanie (10) po scałkowaniu daje  $dT/dx = \text{const.}$ , czyli liniową zależność temperatury od drogi.

Molekularne przewodzenie ciepła ma duże znaczenie w badaniach przemian energetycznych w glebie i w skórze zwierząt. W życiu roślin ruch ciepła przez przewodzenie jest ściśle związany z procesem konwekcji.

## KONWEKCJA CIEPŁA

Ten rodzaj wymiany ciepła dotyczy wyłącznie płynów i wiąże się z masowym przepływem gazów lub cieczy wywołanym różnicą gęstości lub gradientem ciśnienia. W ten sposób ciepło jest przenoszone mechanicznie przez prądy czynnika. W konwekcji swobodnej ruch warstw płynu wywołany jest różnicą temperatur powodującą zmiany gęstości płynu w różnych punktach układu. Natomiast wymuszona konwekcja jest spowodowana strumieniem czynnika opływającym daną powierzchnię, np. blaszkę liściową. W rzeczywistości mechanizm konwekcyjnego przenoszenia ciepła okazuje się bardziej skomplikowany ze względu na istnienie przy analizowanej powierzchni laminarnej warstwy granicznej płynu. Niekiedy cały ten proces nazywany jest wnikaniem ciepła [1, 3].

Na rysunku 1 przedstawiono schemat wymuszonej konwekcji ciepła wywołanej ruchem powietrza opływającego liść. Przy powierzchni liścia o temperaturze  $T_l$  wyższej od temperatury otaczającego powietrza  $T_p$  ruch przepływającego powietrza jest laminarny (warstwowy). Bezpośrednio przy blaszce liściowej powstaje zatem warstewka powietrza o grubości  $s$ , w której rozkład temperatur pokazuje wykres na rys. 1. Warstewka ta stawia opór wnikaniu ciepła (stanowi przeszkodę dla procesu konwekcji). W pewnej odległości od liścia powietrze porusza się w sposób niezakłócony przez oddziaływanie jego powierzchni, a często przemieszcza się w tym obszarze burzliwie, co powoduje wyrównanie składu chemicznego powietrza i temperatury. Tak więc, główny spadek temperatury ma miejsce w warstwie laminarnej, ponieważ występuje tam tylko czyste przewodzenie ciepła, znacznie mniej efektywne w porównaniu z konwekcją w obszarze burzliwym.



Rys. 1 Konwekcja ciepła na powierzchni blaszki liściowej (objaśnienia w tekście)

Ilość ciepła, jaka może być wymieniona na drodze rzeczywistej konwekcji ( $Q_c$ ) przedstawia równanie Newtona:

$$dQ_c = \alpha (T_l - T_p) \tau dF. \quad (11)$$

Współczynnik  $\alpha$  nosi nazwę współczynnika wnikania ciepła (wymiar  $W/(m^2 \cdot K)$ ) i może wahać się w szerokich granicach. Określenie jego wartości w konkretnych procesach jest jednym z kluczowych zadań nauki o wymianie ciepła.

Rozpatrując wnikanie ciepła z liścia do atmosfery (lub odwrotnie) posłużono się modelem wymiany ciepła między płaską płytą a otaczającym ją płynem [1, 3, 6, 10]. Na wartość współczynnika wnikania ciepła wpływają: szybkość wiatru ( $w$ ), długość blaszki liściowej ( $l$ ), gęstość ( $\rho$ ) i przewodność cieplna powietrza ( $\lambda$ ), lepkość dynamiczna powietrza ( $\eta$ ) i jego ciepło właściwe ( $c$ ) oraz temperatura liścia ( $T_l$ ) i powietrza ( $T_p$ ).

Analiza zjawiska transportu ciepła jest znacznie uproszczona dzięki zastosowaniu teorii podobieństwa i wprowadzeniu do obliczeń bezwymiarowych kryteriów (liczb). Proces wymiany ciepła między liściem i równoległym do niego strumieniem powietrza opisuje zależność:

$$Nu = C \cdot Re^A \cdot Pr^B, \quad (12)$$

gdzie:

$Nu = \alpha l / \lambda$  — liczba Nusselta,

$Re = wl\rho/\eta$  — liczba Reynoldsa,

$Pr = c\eta/\lambda$  — liczba Prandtla,

$A, B, C$  — stałe współczynniki.

Poniżej przedstawiono przykładowy sposób obliczania wartości współczynnika wnikania ciepła z liścia do atmosfery. Przyjmując temperaturę liścia  $T_l = 298$  K ( $25^\circ C$ ) i temperaturę powietrza  $T_p = 288$  K ( $15^\circ C$ ) znaleziono w tablicach [3, 8] dla średniej temperatury warstwy przyliściennej następujące parametry powietrza:  $\lambda = 2,52 \cdot 10^{-2}$  W/(m·K),  $\rho = 1,16$  kg/m<sup>3</sup>,  $\eta = 1,82 \cdot 10^{-5}$  kg/(m·s),  $c = 1,01$  kJ/(kg·K). Dodatkowo przyjęto długość liścia  $l = 0,1$  m i prędkość wiatru  $w = 2$  m/s. Obliczona na podstawie powyższych danych liczba Reynoldsa wynosi  $Re = 1,27 \cdot 10^4$ . Jest ona mniejsza od wartości krytycznej  $Re_{kr} = 2 \cdot 10^4$  [6], stąd przepływ strumienia powietrza należy traktować jako uwarstwiony, gdyż siły lepkości przeważają nad siłami bezwładności płynu. Dla przepływu laminarnego równanie (12) przyjmuje konkretną postać [6]:

$$Nu = 0,70 \cdot Re^{0,5} \cdot Pr^{0,33}. \quad (13)$$

Po obliczeniu liczby Nusselta  $Nu = 71$ , otrzymuje się wartość współczynnika wnikania ciepła  $\alpha = 18$  W/(m<sup>2</sup>·K). Strumień oddanego konwekcyjnie przez liść ciepła jest równy (na podstawie równań (4) i (11))  $q_c = 180$  W/m<sup>2</sup>, co stanowi ok. 25% ilości ciepła pobranego przez roślinę na drodze promieniowania przy założeniu, że dociera do niej połowa energii radiacji słonecznej.

## TRANSPIRACJA JAKO FORMA PRZENOSZENIA CIEPŁA

Ze względu na znaczną intensywność wymiany pary wodnej między rośliną a atmosferą i duże ciepło parowania wody, transpiracja stanowi ważną pozycję w bilansie cieplnym liścia. Dominującym rodzajem transpiracji jest transpiracja szparkowa, polegająca na wyparowywaniu i dyfuzji wody w postaci pary przez aparaty szparkowe. Strumień dyfuzji pary wodnej  $I$  (kg/(m<sup>2</sup>s)) można określić zależnością [11, 12, 13]:

$$I = \Delta c / r, \quad (14)$$

gdzie:  $\Delta c$  — różnica stężeń pary wodnej powodująca dyfuzję (kg/m<sup>3</sup>),  
 $r$  — opór dyfuzji (s/m).

Miarą oporu dyfuzji jest czas potrzebny do przedyfundowania jednostkowej masy przez jednostkę powierzchni przy jednostkowej różnicy stężeń [13].

Na opór dyfuzji pary wodnej podczas transpiracji szparkowej składa się opór warstwy granicznej powietrza ( $r_p$ ) i opór aparatów szparkowych ( $r_s$ ):

$$r = r_p + r_s. \quad (15)$$

Opór warstwy przyliściennej dla niewielkich ilości wynosi średnio 50 s/m. Duże znaczenie ma opór szparek, który może być czynnie regulowany przez rośliny; na ogół waha się on w granicach 100–300 s/m [6, 13].

Transpiracja, jak wiadomo, jest procesem bardzo dynamicznym. Intensywność tego procesu zależy od gatunku rośliny i jej wieku oraz od warunków zewnętrznych. Przeciętnie natężenie transpiracji zawiera się w przedziale 10–300 g H<sub>2</sub>O/(m<sup>2</sup>·h).

Ciepło parowania wody jest znaczne: w temp. 273 K (0°C) wynosi ono 2501 kJ/kg, a w temp. 313 K (40°C) ma wartość 2406 kJ/kg.

Strumień ciepła związany z transpiracją ( $q_v$ ) opisuje wzór Penmana [6]:

$$q_v = \frac{\rho n L (p_l - p_p)}{P(r_p + r_s)}, \quad (16)$$

gdzie:

- $\rho$  — gęstość powietrza,
- $n$  — stosunek masy molowej wody do masy molowej powietrza (0,622),
- $L$  — ciepło parowania wody,
- $p_l$  — prężność pary wodnej w przestrzeniach mezofilu liścia,
- $p_p$  — prężność pary wodnej w powietrzu otaczającym liść,
- $P$  — ciśnienie atmosferyczne.

## BILANS CIEPLNY LIŚCIA

Ogólne równanie bilansu cieplnego liścia ma postać:

$$q_r + q_c + q_v + q_m + q_a = 0. \quad (17)$$

Trzy pierwsze składniki powyższego równania, zgodnie z wcześniejszymi oznaczeniami, symbolizują odpowiednio strumienie ciepła związane z promieniowaniem netto, konwekcją i parowaniem wody (lub jej kondensacją). Wielkość

$q_m$  oznacza strumień ciepła powstały w wyniku przemian metabolicznych, głównie zaś ciepło pochodzące z procesów fotosyntezy i oddychania. Strumień  $q_a$  opisuje akumulację energii cieplnej wywołaną pojemnością cieplną liścia.

Dodatnie wartości strumieni cieplnych oznaczają, że liść otrzymuje ciepło, a ujemne, że je traci.

Proces fotosyntezy jako reakcja endoergiczna wymaga doprowadzenia energii. Jej strumień jest jednak niewielki (kilkanaście  $W/m^2$ ). Jeszcze mniejszy jest strumień energii uwalnianej podczas oddychania roślin (ok.  $0,5 W/m^2$ ). Dlatego też czynniki wpływające na wartość energii metabolicznej można zazwyczaj pominąć i przyjąć  $q_m = 0$ .

Wchodząca do równania (17) składowa  $q_a$  dotyczy zmian ilości zmagazynowanego przez liść ciepła:

$$q_a = \frac{d(K_F T)}{d\tau}, \quad (18)$$

gdzie  $K_F$  jest równe pojemności liścia przypadającej na jednostkę powierzchni. W bilansie cieplnym całego dnia parametr  $q_a$  jest niezwykle mały. Ponadto badania wymiany ciepła na ogół prowadzi się przy stałej temperaturze liścia; stąd często zakłada się  $q_a = 0$ .

Przyjmując powyższe uproszczenia, równanie bilansu cieplnego (17) zredukuje się do formy:

$$q_r + q_c + q_v = 0. \quad (19)$$

Części nadziemne roślin (w odróżnieniu od ich korzeni) często mają temperaturę różną od swojego otoczenia. Temperatura liści w dzień podczas napromieniowania ( $q_r > 0$ ) na ogół przewyższa temperaturę otoczenia. Wówczas liście tracą ciepło w drodze konwekcji i transpiracji. W nocy, gdy temperatura liści spadnie poniżej temperatury powietrza, strumień promieniowania netto jest ujemny ( $q_r < 0$ ), a  $q_c > 0$  i  $q_v > 0$  (wskutek kondensacji lub resublimacji pary wodnej). Przy niebie pochmurnym temperatura roślin różni się nieznacznie od temperatury otoczenia; również silny wiatr powoduje wyrównanie temperatur liścia i powietrza.

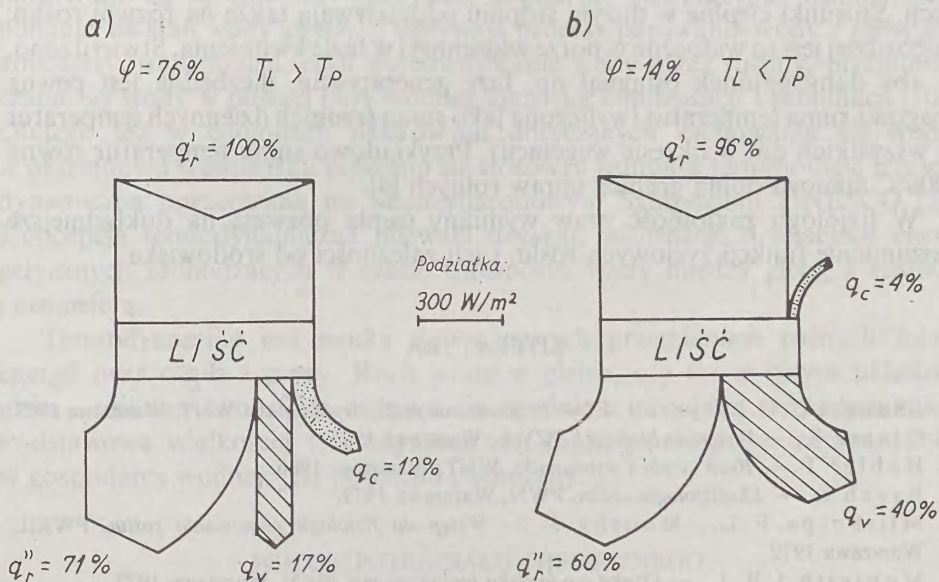
W literaturze [4] przytacza się przykłady, kiedy temperatura liści *Carex firma* przewyższała o 29 K temperaturę powietrza, a także gdy temperatura liści *Citrullus colocynthis* była niższa o 14,5 K od temperatury otoczenia. Ogólnie można wyróżnić dwa typy gospodarki cieplnej roślin: gatunki odznaczające się odpornością protoplastu na ogrzewanie oraz gatunki potrafiące obniżyć temperaturę swoich liści poniżej temperatury bezpośredniego środowiska.

Wymiana ciepła i masy najszybciej przebiega na krawędziach liścia, gdzie warstwa graniczna powietrza jest najcieńsza. Stąd też rosa i szron najszybciej pojawiają się na brzegach blaszek liściowych.

Wzajemny udział trzech głównych składowych ( $q_r$ ,  $q_c$ ,  $q_v$ ) równania bilansu cieplnego (19) jest zmienny i uzależniony od wielu czynników: temperatury rośliny i powietrza, kształtu i wielkości liścia, szybkości wiatru, wilgotności powietrza i innych. Na podstawie danych zawartych w pracy [9] autor



niniejszego opracowania wykonał dwa wykresy Sankeya bilansu cieplnego liścia rzepienia *Xanthium strumarium* (rys. 2). Badania [9] prowadzone były w strefie umiarkowanej podczas jasnego, ciepłego dnia, szybkość wiatru była równa 2,25 m/s. W pierwszym przypadku (rys. 2a) temperatura liścia  $T_l = 306,1$  K ( $33,1^\circ\text{C}$ ) przewyższała temperaturę powietrza  $T_p = 302$  K ( $29^\circ\text{C}$ ), a wilgotność względna powietrza wynosiła  $\varphi = 76\%$ . Rysunek 2b przedstawia bilans dla następujących danych:  $T_l = 302,2$  K ( $29,2^\circ\text{C}$ ),  $T_p = 303,6$  K ( $30,6^\circ\text{C}$ ) i  $\varphi = 14\%$ . Strumień promieniowania netto  $q_r$  jest równy różnicy promieniowania zaabsorbowanego przez liść  $q_r'$  i promieniowania wyemitowanego  $q_r''$ . Diagram pokazuje jak wilgotność atmosfery wpływa na wielkość strumienia transpiracji  $q_v$  oraz jak wzajemna relacja temperatur  $T_l$  i  $T_p$  oddziałuje na kierunek strumienia konwekcji  $q_c$ . Dodatkowo na podstawie szerokości strumieni można określić ilości wymienionego ciepła w  $\text{W}/\text{m}^2$  (patrz rys. 2 — podziałka).



Rys. 2 Wykresy bilansu cieplnego liścia rzepienia w różnych warunkach środowiska (objaśnienia w tekście)

#### ZAKOŃCZENIE

Transport ciepła między rośliną a jej otoczeniem jest procesem złożonym, ponieważ odbywa się on kilkoma sposobami, różniącymi się mechanizmem przekazywania energii ruchu cieplnego cząstek. Ponadto w układzie liść — atmosfera kierunek strumieni cieplnych jest zmienny i uzależniony silnie od

warunków środowiska. Oprócz tego na procesy przenoszenia ciepła u roślin nakłada się zjawisko wymiany gazowej.

Ciepło stanowi prostą formę przekazywania energii wewnętrznej i znajduje zastosowanie w wielu urządzeniach technicznych. Rośliny nie można traktować jako maszyny cieplnej (w sensie technicznym), w której ciepło przemienia się w pracę mechaniczną, gdyż tkanki roślinne są w zasadzie izotermiczne. Praca użyteczna w komórkach roślinnych jest wykonywana głównie pod wpływem innych bodźców niż różnica temperatur. Bodźcami tymi są gradienty: stężeń, potencjałów chemicznych, potencjałów elektrycznych. Niemniej nie można wyobrazić sobie życia roślin pozbawionych możliwości wymiany ciepła z otoczeniem. Zmiany w dopływie lub odpływie ciepła wpływają na stopień nagrzania rośliny, czyli na jej temperaturę. Wiadomo, że systemy enzymatyczne organizmów są aktywne w zakresie temperatury optymalnej. Wówczas energia ruchu cieplnego może być wykorzystana jako energia aktywności reakcji biochemicznych. Stosunki cieplne w dużym stopniu oddziałują także na rozwój roślin; najbardziej jest to widoczne w porze wiosennej i w fazie kwitnienia. Stwierdzono, że aby dany gatunek osiągnął np. fazę generatywną, niezbędna jest pewna progowa suma temperatur (wyliczona jako suma średnich dziennych temperatur ze wszystkich dni w okresie wegetacji). Przykładowo suma temperatur równa 1000°C stanowi dolną granicę upraw rolnych [4].

W fizjologii znajomość praw wymiany ciepła pozwala na dokładniejsze zrozumienie funkcji życiowych roślin i ich zależności od środowiska.

#### LITERATURA

1. Bennett C. O., Myers J. E. — *Przenoszenie pędu, ciepła i masy*. WNT, Warszawa 1967.
2. Glaser R. — *Wstęp do biofizyki*. PZWŁ, Warszawa 1975.
3. Hobler T. — *Ruch ciepła i wymienniki*. WNT, Warszawa 1986.
4. Kreeb K. — *Ekofizjologia roślin*. PWN, Warszawa 1979.
5. Milthorpe F. L., Moorby J. — *Wstęp do fizjologii plonowania roślin*. PWRiL, Warszawa 1979.
6. Monteith J. R. L. — *Fizyka środowiska biologicznego*. PWN, Warszawa 1977.
7. Petela R. — *Przepływ ciepła*. PWN, Warszawa 1983.
8. *Poradnik fizykochemiczny*. WNT, Warszawa 1974.
9. Salisbury F. B., Ross C. — *Fizjologia roślin*. PWRiL, Warszawa 1975.
10. Serwiński M. — *Zasady inżynierii chemicznej*. WNT, Warszawa 1976.
11. Strebeyko P. — *Wymiana gazowa u roślin*. PWRiL, Warszawa 1970.
12. Strebeyko P. — *Procesy biofizyczne w roślinie*. PWN, Warszawa 1976.
13. Zelitch I. — *Fotosynteza, fotoodychanie a produktywność roślin*. PWRiL, Warszawa 1977.
14. Żelawski W., Galiński W. — *Termodynamiczne aspekty ontogenezy roślin*. *Wiad. Bot.*, t. 27, z. 2, s. 121–129, 1983.

ANDRZEJ GREGORCZYK

Katedra Fizjologii Roślin  
Akademia Rolnicza  
Szczecin

## TERMODYNAMICZNA INTERPRETACJA STOSUNKÓW WODNYCH W GLEBIE

### WSTĘP

O ruchu wody glebowej i jej dostępności dla roślin decyduje wiele sił i zjawisk fizycznych. Są to m.in. siły grawitacji, kapilarne, hydratacyjne, osmotyczne; ponadto na stan wody glebowej wpływają procesy parowania wody z gleby do atmosfery, transpiracja, czyli wyparowywanie wody przez rośliny, przemieszczanie się wody w postaci pary wodnej, zjawiska kondensacji i sublimacji [10]. Dlatego też w badaniach naukowych dotyczących zachowania się wody w określonym środowisku powinno się stosować jednolitą terminologię termodynamiczną opracowaną na Międzynarodowym Sympozjum UNESCO [7]. Koncepcja termodynamiczna pozwala uzyskać informacje o relacjach energetycznych zachodzących w czasie transportu wody między glebą a rośliną i atmosferą.

Termodynamika jest nauką o wzajemnych przemianach różnych form energii oraz ciepła i pracy. Ruch wody w glebie, czy też w całym układzie gleba—roślina—atmosfera, odbywa się zgodnie z zasadami termodynamiki. Podstawową wielkością termodynamiczną, mającą praktyczne zastosowanie w gospodarce wodnej, jest potencjał chemiczny.

### POJĘCIE POTENCJAŁU CHEMICZNEGO

Uwzględniając I i II zasadę termodynamiki, w przypadku układu jednoskładnikowego można napisać:

$$dU = dF + TdS, \quad (1)$$

gdzie:  $U$  — energia wewnętrzna układu,  $F$  — energia swobodna,  $T$  — temperatura bezwzględna,  $S$  — entropia.

Równanie to jest słuszne w warunkach izotermicznych. Energia swobodna określa tę część energii wewnętrznej, która w każdym układzie może być zamieniona na pracę. Iloczyn  $TdS$  oznacza energię związaną, nieużyteczną, wynikającą z ograniczenia odwracalności przemian ciepła w inną formę energii. Energia swobodna wyznacza także kierunek procesu w warunkach stałej temperatury i objętości.

Warunek izochoryczności w procesach biologicznych na ogół nie jest spełniony. Z tego względu biolodzy posługują się częściej pojęciem entalpii:

$$dH = dG + TdS, \quad (2)$$

gdzie:  $H$  — entalpia,  $G$  — entalpia swobodna.

Rolę, jaką w procesach izotermiczno-izochorycznych odgrywa energia swobodna, w przemianach izotermiczno-izobarcznych spełnia entalpia swobodna.

Entalpia swobodna, zwana również energią swobodną Gibbsa, stanowi część energii, która może być zamieniona na pracę w układach biologicznych. Zmiana entalpii swobodnej ( $\Delta G$ ) określa kierunek przebiegu reakcji biochemicznej i procesu biofizycznego (przy  $p, T = \text{const.}$ ). Jeżeli  $\Delta G$  jest ujemne, to proces jest samorzutny i egzoergiczny; jeżeli  $\Delta G$  jest dodatnie, to mamy do czynienia z procesem endoergicznym. W układzie znajdującym się w stanie równowagi, w którym nie zachodzą żadne przemiany, entalpia swobodna nie zmienia się ( $\Delta G = 0$ ). Tak więc entalpia swobodna (potencjał termodynamiczny) jest funkcją stanu wyrażającą siłę napędową procesów biologicznych [8].

W układzie wieloskładnikowym, jakim jest np. roztwór glebowy czy sok komórkowy, energia wewnętrzna  $U$  i entalpia swobodna  $G$  zależą również od ilości danych substancji. Analogicznie do równania w układzie jednoskładnikowym:

$$dU = TdS - pdV, \quad (3)$$

gdzie:  $p$  — ciśnienie,  $V$  — objętość,

różniczka zupełna energii wewnętrznej w układzie wieloskładnikowym przybierze postać:

$$dU = \left(\frac{\partial U}{\partial S}\right)_{V,n} dS + \left(\frac{\partial U}{\partial V}\right)_{S,n} dV + \left(\frac{\partial U}{\partial n_i}\right)_{S,V,n_j} dn_i, \quad (4)$$

gdzie:  $n_i$  — liczba moli składnika "i",  $n_j$  — liczba moli wszystkich składników oprócz "i",  $n$  — liczba moli wszystkich składników.

Tak więc w układach wieloskładnikowych każdy ze składników ma swoją cząsteczkową energię wewnętrzną wpływającą na zmianę energii wewnętrznej całego układu. Wielkość

$$\mu_i = \left(\frac{\partial U}{\partial n_i}\right)_{S,V,n_j} \quad (5)$$

określa się jako cząstkową molową energię wewnętrzną składnika "i" i nazywa się potencjałem chemicznym tego składnika [1, 3]. Przez analogię można wyrazić potencjał chemiczny jako pochodną cząstkową entalpii swobodnej względem liczby moli składnika "i" ( $\bar{G}_i$ ).

$$\mu_i = \left(\frac{\partial G}{\partial n_i}\right)_{p,T,n_j} = \bar{G}_i, \quad (6)$$

Tak określony potencjał chemiczny wyraża udział jednego mola danej substancji w zmianie entalpii swobodnej całego wieloskładnikowego układu przy ustalonych: ciśnieniu, temperaturze i liczbie moli wszystkich składników oprócz "i". Potencjał chemiczny jest wielkością intensywną, niezależną od masy układu; jego jednostką w układzie SI jest  $J \cdot mol^{-1}$ .

Potencjał chemiczny każdego składnika, a więc i wody, określa zdolność tego składnika do wykonania pracy w danym układzie. Różnica wartości potencjałów chemicznych wody w różnych punktach układu powoduje, że zachodzą w nim procesy fizyczne lub reakcje chemiczne zmieniające skład układu, związane z transportem tego związku. Zmiana entalpii swobodnej w wyniku zmiany liczby moli danego składnika nosi często nazwę pracy chemicznej [5].

Zmiany potencjału chemicznego, podobnie jak i inne wielkości intensywne, można mierzyć w dowolnym punkcie układu. W praktyce potencjał chemiczny może być czynnikiem determinującym ruch wody w glebie, roślinie i atmosferze.

#### POTENCJAŁ CHEMICZNY W ROZTWORZE

Gleboznawców zajmujących się gospodarką wodną interesuje potencjał chemiczny w układzie wieloskładnikowym. Może on być określony w układzie o dowolnym stanie skupienia.

Na podstawie pewnych przekształceń matematycznych można wyprowadzić równanie określające zmianę potencjału chemicznego składnika "i" w roztworze doskonałym:

$$\mu_i - \mu_{oi} = RT \ln(p_i/p_{oi}). \quad (7)$$

Wielkość  $\mu_{oi}$  oznacza potencjał chemiczny czystego składnika (tzw. potencjał standardowy),  $p_{oi}$  — ciśnienie pary nasyconej składnika "i", a  $R$  jest uniwersalną stałą gazową.

Do roztworów idealnych odnosi się prawo Raoula. Podaje ono zależność pomiędzy ciśnieniem cząstkowym danego składnika w fazie gazowej  $p_i$  i jego ułamkiem molowym w cieczy  $x_i$ :

$$p_i = x_i \cdot p_{oi}. \quad (8)$$

Wówczas równanie (7) przybierze postać:

$$\mu_i - \mu_{oi} = RT \ln x_i. \quad (9)$$

W roztworach rzeczywistych, jakimi są sok komórkowy i roztwór glebowy, istnieją wzajemne oddziaływania cząsteczek lub jonów. Objawem tych oddziaływań jest nieliniowa zależność parametrów fizykochemicznych od stężenia danych składników [2]. Dlatego w przypadku roztworów rzeczywistych w miejsce ułamka molowego wprowadza się aktywność  $a_i$ :

$$\mu_i - \mu_{oi} = RT \ln a_i. \quad (10)$$

Jeżeli za składnik "i" przyjmiemy wodę, to równanie (10) obrazować będzie zależność pomiędzy potencjałem chemicznym wody a jej aktywnością:

$$\mu_w = \mu_{ow} + RT \ln a_w. \quad (11)$$

Potencjał chemiczny wody może być także funkcją innych wielkości, np. sił adsorpcyjnych czy grawitacji.

### POTENCJAŁ WODY

Ponieważ nie można wyznaczyć bezwzględnych wartości potencjału chemicznego wody z równania (11), w praktyce operuje się różnicą potencjałów  $\mu_w - \mu_{ow}$ . Symbol  $\mu_w$  oznacza potencjał chemiczny wody w konkretnym punkcie układu (rośliny, gleby). Zakładając, że potencjał chemiczny czystej wody  $\mu_{ow}$  pod normalnym ciśnieniem atmosferycznym wynosi 0, różnicę  $\mu_w - \mu_{ow}$  można zawsze obliczyć.

Wyrażenie  $\mu_w - \mu_{ow}$  jest miarą zdolności wody w danym punkcie układu do wykonania pracy w porównaniu ze zdolnością, jaką posiada czysta woda. Różnicę potencjałów chemicznych wody w danym miejscu i w czystej wodzie przypadającą na jednostkę cząstkowej molowej objętości wody  $\bar{V}_w$  przyjęto nazywać potencjałem wody  $\psi_w$ :

$$\psi_w = \frac{\mu_w - \mu_{ow}}{\bar{V}_w} \quad (12)$$

Wartość potencjału wody można podawać w jednostkach energii na jednostkę objętości (np.  $\text{Jm}^{-3}$ ), czyli w jednostkach ciśnienia (Pa), lub też w  $\text{Jkg}^{-1}$ , czy  $\text{Jmol}^{-1}$ .

Potencjał wody jest termodynamiczną wielkością powszechnie stosowaną przez fizjologów i gleboznawców w opisie stosunków wodnych w roślinie i glebie. Transport wody odbywa się zawsze w kierunku niższych wartości potencjału wody  $\psi_w$ . W stanie równowagi istnieje w układzie równość potencjałów wody ( $\Delta\psi_w = 0$ ). Tak więc gradient potencjału wody jest ostatecznym wyznacznikiem ruchu wody w glebie, roślinie i atmosferze lub pomiędzy tymi układami.

### POTENCJAŁ WODY W GLEBIE

Według ustaleń Międzynarodowego Komitetu Gleboznawczego, potencjał wody glebowej jest to ilość pracy, którą należy wykonać na jednostkę ilości czystej wody w celu przemieszczenia odwracalnego i izotermicznego nieskończenie małej ilości czystej wody ze zbiornika z czystą wodą, będącego pod ciśnieniem atmosferycznym i na określonej wysokości, do wody glebowej w rozpatrywanym punkcie [9]. Potencjał ten wyraża zdolność wody glebowej do wykonania pracy w porównaniu ze zdolnością wody czystej, przy czym wartość potencjału czystej wody przyjęto umownie równą zeru.

W praktyce wartość potencjału wody glebowej informuje o wielkości pracy, jaką musi wykonać roślina, aby pobrać z gleby niezdbdną ilość wody.

Dawniej często energetyczny stan wody charakteryzowano w jednostkach

ciśnienia, np. atmosferach, lub za pomocą wskaźnika pF:

$$pF = \log h, \quad (13)$$

gdzie:  $h$  — ekwiwalentna wysokość słupa wody w cm.

Obecnie wartość potencjału wody podaje się, zgodnie z układem jednostek SI, w paskalach (Pa) lub w  $J \cdot kg^{-1}$ . Przeliczając jednostki należy uwzględnić następujące zależności:

$$1 \text{ atm} = 1,013 \cdot 10^5 \text{ Pa} = 0,1013 \text{ MPa}$$

$$1 \text{ MPa} \equiv 10^3 \text{ J} \cdot \text{kg}^{-1}$$

$$1 \text{ MPa} = 9,87 \text{ atm} \equiv 1,02 \cdot 10^4 \text{ cm H}_2\text{O}$$

Na stan wody glebowej wpływają przede wszystkim: ciśnienie hydrostatyczne, temperatura i stężenie roztworu glebowego oraz działanie sił adsorpcyjnych i sił pól zewnętrznych (np. pola grawitacyjnego). Wobec tego całkowity potencjał wody w glebie będzie sumą kilku potencjałów obrazujących działanie tych sił. Zakładając warunki izotermiczne można napisać:

$$\psi_w = \psi_o + \psi_p + \psi_m + \psi_g, \quad (14)$$

gdzie  $\psi_w$  — oznacza potencjał wody glebowej,  $\psi_o$  — potencjał osmotyczny,  $\psi_p$  — potencjał ciśnienia,  $\psi_m$  — potencjał macierzysty,  $\psi_g$  — potencjał grawitacyjny.

Potencjał osmotyczny  $\psi_o$  jest komponentem całkowitego potencjału wody, powstającym dzięki obecności cząstek substancji rozpuszczonych w wodzie [6]. Jest on zawsze ujemny, ponieważ zgodnie z umową czysta woda pod ciśnieniem atmosferycznym ma wartość potencjału równą zero, a obecność cząstek substancji rozpuszczonych obniża zdolność wody do wykonania pracy. Jego wartość w glebach niezasolonych jest na ogół mała i może być pominięta. Poczynając od wartości  $\psi_o = -1,5 \text{ MPa}$ , składową osmotyczną należy już uwzględniać, a w glebach zasolonych jest ona główną częścią potencjału wody.

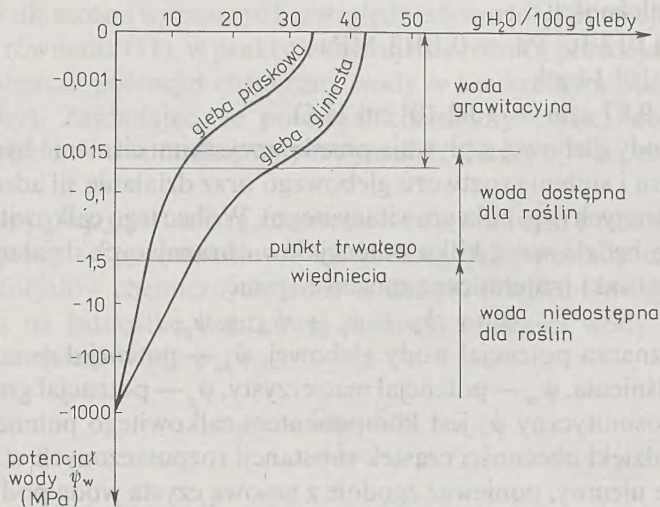
Potencjał ciśnieniowy  $\psi_p$  wynika z ciśnienia hydrostatycznego wywieranego przez poziom wody gruntowej. Jest on dodatni poniżej poziomu wody w glebach nasyconych oraz ujemny w glebach w stanie nienasywienia. Bardzo często wartości potencjału ciśnieniowego są pomijane.

Potencjał macierzysty  $\psi_m$  uwzględnia wpływ sił sorpcyjnych na granicy faz: ciało stałe — ciecz i ciecz — gaz. Najsilniej adsorbowana jest woda z cząstkami gleby siłami molekularnymi (woda higroskopowa i błonkowata). Ponadto większe ilości wody w glebie mogą być wiązane siłami kapilarnymi. W glebach nasyconych potencjał macierzysty jest równy zero, a w glebach nienasyconych jest ujemny. Woda silnie związana z cząstkami glebowymi jest niedostępna dla roślin. Dopiero gdy jej zawartość przekracza tzw. wilgotność trwałego wędnięcia, woda glebowa może być pobierana przez system korzeniowy roślin. W punkcie trwałego wędnięcia u większości gleb wartość potencjału wody glebowej wynosi około  $-1,5 \text{ MPa}$  [4].

Wpływ pola grawitacyjnego uwzględnia potencjał grawitacyjny  $\psi_g$ . Potencjał grawitacyjny wynika ze zmiany w położeniu masy wody względem określonego poziomu odniesienia, a jego interpretacja opiera się na zasadach mechaniki. W glebach nasyconych wodą  $\psi_g$  odgrywa znaczną rolę.

Potencjał wody w glebach nasyconych zawiera się w przybliżonym przedziale  $-1,0 \div -0,01$  MPa, a w przypadku zjawiska suszy glebowej od  $-3,0$  MPa do  $-1,5$  MPa [4].

Na rysunku 1 przedstawiono krzywe sorpcji w zależności od stanu nasycenia gleby wodą.



Rys. 1 Zależność między potencjałem, wody glebowej  $\psi_w$  a zawartością wody w glebie

#### PODSUMOWANIE

Zadaniem niniejszego opracowania było krótkie przedstawienie zagadnień związanych z upowszechnieniem terminologii termodynamicznej w gospodarce wodnej gleby, gdyż w literaturze polskiej nie spotyka się zbyt wielu wyczerpujących publikacji na ten temat [9]. Autorowi tej pracy chodziło przede wszystkim o wyprowadzenie z zasad termodynamiki nowych terminów i definicji mających zastosowanie w gleboznawstwie i fizjologii roślin oraz o podkreślenie zalet termodynamicznego ujęcia stosunków wodnych.

Koncepcja termodynamiczna, oprócz ujednoczenia definicji i symboli, pozwala badaczom przyrody zrozumieć prawidłowości rządzące ruchem wody oraz ułatwia wnioskowanie o zaopatrzeniu roślin w tę substancję, której znaczenie dla żywych organizmów jest przecież decydujące.

#### LITERATURA

1. Brdička R. — *Podstawy chemii fizycznej*. PWN, Warszawa 1970.
2. Glaser R. — *Wstęp do biofizyki*. PZWL, Warszawa 1975.
3. Meidner H., Sheriff D. — *Water and plants*. Blackie, Glasgow and London 1976.
4. Milthorpe F.L., Moorby J. — *Wstęp do fizjologii plonowania roślin*. PWRiL, Warszawa 1979.



5. Pilawski A. (red.) — *Podstawy biofizyki*. PZWL, Warszawa 1981.
6. Salisbury B., Ross C. — *Fizjologia roślin*. PWRiL, Warszawa 1975.
7. Slatyer R.O. — *Absorption of water by plants*. Bot. Rev., s. 332–392, 1960.
8. Strebeyko P. — *Procesy biofizyczne w roślinie*. PWN, Warszawa 1976.
9. Ślusarczyk E., Kośmider E. — *Potencjał wody w glebie i roślinie oraz metody jego oznaczania*. Ossolineum, Wrocław 1978.
10. Trybała M. — *Zagadnienia gospodarki wodnej w rolnictwie*. PWRiL, Warszawa 1978.



David B. Weishampel, Peter Dodson, Halszka Osmólska (red.) — *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford 1990, 375 s., 300 ryc., 250 poz. bibl.

Książka *The Dinosauria* stanowi pierwsze ściśle naukowe opracowanie monograficzne tej szeroko znanej grupy gadów kopalnych będącej przedmiotem wielu opracowań popularno-i półpopularnonaukowych również z ostatnich lat.

Tylko jako dzieło zbiorowe mogło powstać tak wyczerpujące kompendium współczesnej wiedzy o tak rozległej grupie jak dinozaury, której rola i zróżnicowanie w mezozoiku porównywalne są z rolą i zróżnicowaniem ssaków w erze następczej. Grono autorów książki to dwudziestu trzech obecnie działających specjalistów z dziewięciu krajów. Udział autorów z krajów azjatyckich, równoznaczny z pełnym wykorzystaniem najnowszych materiałów z tej części świata, jest jedną z wielu zalet tego podręcznika. Z dumą odnotowuję ogromną rolę autorek polskich w integrowaniu wiedzy o dinozaurach, pochodzącej ze wschodniej i zachodniej półkuli, stanowiącą chwalebny przykład pozytywnego wykorzystania naszej sytuacji geopolitycznej. Uderza brak autorów południowoamerykańskich, z czym wiąże się pewne rozmycie znaczenia bardzo specyficznej fauny tego regionu.

Postawy wiedzy o dinozaurach zostały stworzone jako podsumowanie prac wykopaliskowych i badawczych prowadzonych w drugiej połowie XIX i pierwszej połowie XX w., w Europie, Ameryce pn., następnie w pd. Afryce, Azji i Ameryce pd. Wypracowany wówczas model dinozaura jako olbrzymiego, powolnego gada należącego do jednej z dwóch grup różniących się od siebie budową miednicy i w określony sposób grupujących roślinieżerców, zazwyczaj czworonożnych i dwunożnych drapieżców, został szeroko spopularyzowany i wchłonięty przez społeczną wiedzę zbiorową. Intensywne prace wykopaliskowe prowadzone w różnych regionach świata od lat 60., w tym polsko-mongolskie, radziecko-mongolskie, chińskie i chińsko-kanadyjskie wykopaliska w centralnej Azji, a także prace argentyńskie, południowoafrykańskie, australijskie i kanadyjskie uzupełniły znany dotąd zestaw rodzajów dinozaurów o całe bogactwo form i grup (segnozaury, heterodontozaur, większość pachycefalozaurów i oviraptorozaurów). Dość powiedzieć, że w ciągu ostatnich 20 lat liczba znanych rodzajów uległa podwojeniu, co, zważywszy poznaną dla każdego taksonu wielką liczbę cech morfologicznych, stworzyło olbrzymi materiał faktograficzny i zarazem palącą potrzebę zastosowania bardziej wyrafinowanych niż tradycyjne metod taksonomicznych. Wprowadzenie w latach osiemdziesiątych kladystyki do badań dinozaurowych pozwoliło na zrewidowanie wszystkich wcześniejszych hipotez o pokrewieństwach tej grupy i w jej obrębie, a także stworzyło podstawy do obiektywnej dyskusji między specjalistami i osiągnięcia konsensu w wielu kwestiach, a więc stworzenia nowej wiedzy zbiorowej. Taką wiedzę zbiorową proponuje podręcznik *The Dinosauria*, a różnorodność szkół uczestniczących w jego tworzeniu nadaje światowy standard tej syntezie.

Tworem ostatniego dwudziestolecia jest ogromna, odrębna treściowo i metodologicznie dziedzina, paleobiologia dinozaurów, obejmująca problematykę anatomii funkcjonalnej, paleofizjologii, różne aspekty behawioru związane m.in. z rozrodnością i interakcjami wewnątrz- i międzygatunkowymi, a także różnorodne związki między zespołami dinozaurowymi a ewoluującymi ekosystemami oraz problematykę wymierania.

Wreszcie osobną dziedzinę stanowią biostratygrafia, zoogeografia i tafonomia, ta ostatnia obejmująca zagadnienia kompletności zapisu paleontologicznego rzutujące na wiarygodność wszelkich wniosków na tym zapisie opartych.

Przedstawienie tak rozległej problematyki w postaci spójnej całości było zadaniem trudnym. Zostało ono rozwiązane z powodzeniem dzięki przyjęciu przez redaktorów jasnych, nowoczesnych założeń metodologicznych i zgrabnemu rozplanowaniu tekstu.

Książka składa się z dwóch części, z których pierwsza, wstępna, traktuje o pochodzeniu i pokrewieństwach dinozaurów z innymi grupami gadów, ich paleobiologii, rozprzestrzenieniu w czasie i przestrzeni. Druga, obejmująca prawie 80% tekstu, zawiera rozdziały systematyczne, poświęcone dobrze wyodrębnionym grupom monofiletycznym, grupom bliskich sobie rodzajów o nie rozwiązanych pokrewieństwach albo wręcz zagadnieniom z zakresu pleobiologii konkretnych grup (*Carnosauria* i *Sauropoda*), które ze względu na stopień poznania na to zasługują. Zagadnień paleobiologicznych dotyczy ponadto licząca 31 stron część ogólnego wstępu oraz osobne paragrafy w większości pozostałych rozdziałów części systematycznej. W sumie paleobiologii poświęcono ok. 16% objętości tekstu.

Około 14% tekstu przypada na część stratygraficzną. Składa się na nią 76 stron części wstępnej, które poświęcono na katalog stanowisk z fauną dinozaurów, z podaniem ich lokalizacji geograficznej, wieku stratygraficznego i składu taksonomicznego, oraz 24 tabele zawierające niezwykle cenne informacje na temat występowania geograficznego i stratygraficznego, synonimikę oraz zestaw materiałów reprezentujących wszystkie gatunki należące do poszczególnych taksonów, a także spis taksonów uznanych za *nomina dubia*.

Zamiarem redaktorów było oparcie części taksonomicznej na zasadach kladystyki. Starano się więc narzucić pewną kolejność rozumowania, przechodzącą od rekonstrukcji pokrewieństw do rekonstrukcji filogenezy, i pewien typ argumentacji — natury anatomiczno-porównawczej nie zaś stratygraficznej, i to poddanej określonym rygorom. Zestawienie kladogramów z danymi stratygraficznymi pozwala na wskazanie ewentualnych niezgodności między nimi jako rejonów przyszłych badań. Pozwala to także na osadzenie procesów ewolucyjnych w czasie i rekonstrukcję przypuszczalnych linii filogenetycznych, które wraz z oceną adaptatywnego sensu tych procesów i związków z koewoluującymi elementami ekosystemów składają się na tzw. scenariusz. Ten w mniejszej lub większej mierze spekulatywny etap prac pozostawiają autorzy poza zakresem swojej książki, odsyłając zainteresowanego czytelnika do literatury popularnonaukowej. Przyczyną tego jest poczucie odpowiedzialności za przekazywane treści założone przez metodę kladystyczną, połączone z wciąż bardzo niekompletną dokumentacją paleontologiczną stanowiącą podstawę tych stwierdzeń.

Narzuć konwencji kladystycznej nie we wszystkich częściach równie dobrze się udało. W klasycznej formie ten typ rozumowania prezentują rozdziały 1, 5, 8, 21–23, 27–29 autorstwa Bentona, Rowe'a i Gauthiera, Barsbolda i Osmólskiej, Galtona, Coombsa, Maryańskiej, Weishamp-la i Witmera, Dodsona i Currie. Natomiast w rozdziale 16 (McIntosh) problemy pokrewieństw i filogenezy *Sauropoda* zostały przedstawione w konwencji scenariusza, w którym znana z każdego z kolejnych pięter fauna zauropodów charakteryzowana jest w kategoriach różnic, dla których autor próbuje zaproponować kolejność pojawiania się w czasie. Rozumowanie kladystyczne byłoby oparte przede wszystkim na wspólnocie cech nowych zwanych synapomorfiami (takich jak np. wspomniane w tym kontekście diplodokowe szewrony u szuonozaurów), a dopiero ze zbudowanego na tej podstawie kladogramu wynikałoby następstwo pojawiania się cech w czasie, które następnie można by testować przez zestawienie z danymi stratygraficznymi. Powodem tych i innych trudności w dostosowaniu się do stylu podręcznika może być fakt, że chociaż metoda kladystyczna wkroczyła nieodwołalnie w dziedzinę paleontologii dinozaurów, to nie zawsze daje się tak łatwo stosować jak w odniesieniu do grup reprezentowanych współcześnie (np. *Squamata*), gdzie znane są pełne macierze danych dla wielkiej liczby współczesnych przedstawicieli. Macierze cech dinozaurów są wciąż bardzo niekompletne, a dynamiczny rozwój tej dziedziny paleontologii powoduje różnorodność i zmienność opinii co do grup zewnętrznych właściwych dla każdego szczebla. Dotyczy to m.in. właśnie tak pozornie dobrze poznanej grupy jak *Sauropoda*, których zachowane szkielety są jednak zwykle niekompletne, przy czym braki dotyczą różnych ich części, czyniąc je trudno porównywalnymi. Podnieść więc raczej należy wartość rewizji olbrzymiego materiału faktycznego tu zgromadzonego dla przyszłych badań niż krytykować styl rozdziału. Zresztą i w tym, i w innych rozdziałach; pisanych przez niekladystów (Molnar, Kurzanov, Zhiming, Ostrom) wspólnota cech pochodnych przywoływana jest często w charakterze argumentacji na rzecz pokrewieństwa. Styl ten jest wymuszany nie tylko przez redaktorów i przez konieczność odniesień do nowoczesnej literatury, lecz

bywa po prostu nowoczesną formą tradycyjnej argumentacji anatomiczno-porównawczej.

Ilustracje do dyskusji na temat filogenezy stanowią niezmiennie kladogramy czyli schematy ilustrujące pokrewieństwa na podstawie wspólnoty cech pochodnych. Wyjątek stanowi schemat w rozdziale 16, mający raczej charakter drzewa rodowego, w którym występują grupy wyjściowe i potomne.

Stosownie do rangi nadanej morfologii przez kladystykę, część opisową potraktowano bardzo poważnie. Opisy morfologiczne zajmują ponad 40% tekstu i stanowią wartość samą w sobie jako zapis aktualnego stanu wiedzy na ten temat i punkt wyjścia dla wszystkich badań dinozaurowych, które nastąpią w przyszłości. Opisy te oparto na zweryfikowanych materiałach, z których część zdyskwalifikowano jako nieoznaczałne, wiele zaś przeinterpretowano dokonując rewizji olbrzymiej literatury i oryginalnych materiałów. Część ta jest również bogato ilustrowana. Warto tu odnotować sposób podejścia redaktorów do kontrowersyjnej sprawy układu systematycznego. Lawinowy wzrost liczby nazwanych taksonów nie jest wyłącznie konsekwencją stosowania kladystyki, lecz wynikiem wzrostu informacji, jednak przyjęcie założeń kladystycznych tym bardziej zmusza redaktorów do wprowadzenia rozdrobnionej systematyki z pominięciem grup poli- i parafiletycznych typu gradów. Chociaż do konwencji „hanbucha”, której odpowiada styl recenzowanej książki, pasowałoby wpisanie treści w układ systematyczny, pozostaje on w części wstępnej jako informacja o aktualnym stanie wiedzy na temat hierarchii grup podstawowych, omawianych w kolejnych rozdziałach. Czyni to tekst lżejszym, zmniejszając do koniecznego minimum przykry formalizm tekstów kladystycznych. Ceną jaką się za to płaci jest brak natychmiastowej orientacji w lokalizacji omawianej właśnie grupy w całym świecie dinozaurów.

Na współczesną wiedzę o dinozaurach prezentowaną w recenzowanej książce składa się przekonanie o monofiletymie takich grup jak *Archosauria*, *Dinosauria*, *Saurischia*, *Ornithischia*, *Theropoda*, *Sauropodomorpha* i in., zgoda na stanowisko ptaków wśród *Theropoda* oraz nowe spojrzenie na stanowisko dinozaurów w obrębie *Archosauria* i propozycje rozwiązań pokrewieństw w obrębie większości grup.

Tradycyjna dwudzielność dinozaurów właściwych oparta na budowie miednicy doznała pewnego wstrząsu w momencie odkrycia miednic typu ptasiego u pewnych przedstawicieli dinozaurów gadziomiednicowych (*Saurischia*), a mianowicie u kredowych segnosauridów i dromaeosauridów. Uświadomienie sobie faktu, że warianty te powstały z pierwotnie a nie wtórnie gadziej miednicy oraz faktu, że do *Saurischia* należą także ptaki, czyni to odkrycie mniej zaskakującym, a monofetyzm *Saurischia* podtrzymuje 10, innych niż budowa miednicy, synapomorfii.

Rewizja spójności morfologicznej dotychczas wyróżnianych taksonów doprowadziła do usunięcia poza nie przedstawicieli dzielących z nimi tylko niewielką ilość cech, które stają się odtąd ich grupami zewnętrznymi. I tak *Ornithosuchidae*, lokowane dawniej wśród *Saurischia* (R o m e r 1966), zostały uznane za grupę zewnętrzną w stosunku do dinozaurów i pterozaurów. W analogiczny sposób spośród dinozaurów właściwych wyłączono, lokowane dotąd różne *Herreresauridae* i *Staurikosaurus*, które z dinozaurami łączy tylko rozwój kości krzyżowej zapowiadający doskonałe funkcjonowanie funkcji lokomotorycznych. Podobny los spotyka *Theropoda*, wśród których rozpoznano *Theropoda* właściwe o nowej nazwie *Tetanurae*, obejmujące *Carnosauria* i *Coelurosauria*, oraz prymitywną pod wieloma względami grupę zewnętrzną w stosunku do nich — *Ceratosauria*. Na zewnątrz właściwych *Ornithischia* pozostaje kilka prymitywnych rodzajów (*Lesothosaurus*, *Pisanosaurus* i *Technosaurus*), a wewnątrz nich kilka grup zdecydowanie monofiletycznych, wśród nich grupa obejmująca *Ankylosauria*, *Stegosauria* i *Scelidosaurus*, a z drugiej strony *Ornithopoda*. Na zewnątrz właściwych hadrozaurów pozostają rodzaje *Telmatosaurus* i *Gilmoresaurus*.

Te regulacje taksonomiczne ujawniają pewne prawidłowości filogenezy. W wyniku kolejnych radiacji powstają liczne grupy, z których tylko pewne dochodzą do silnego zróżnicowania, wyraźnych specjalizacji i rozkwitu (potocznie zwane crown-groups), inne, łączone dawniej na podstawie symplezjomorfii w parafiletyczne stem-groups, mimo pewnych specjalizacji (np. konwergencji z ptakami u *Ceratosauria*) pozostają ogólnie biorąc prymitywne i szybko wymierają. W dużej skali następstwo stratygraficzne na ogół pokrywa się z pozycją w kladogramie. Kolejne grupy

zewewnętrzne wspomniane wyżej: dawne tekodonty, *Ornithosuchidae* i *Lagosuchus*, *Herrerasauridae* i *Staurikosaurus*, *Ceratosauria*, *Lesothosaurus*, *Pisanosaurus* i *Technosaurus* a także *Prosauropoda* to grupy w przeważającej części triasowe, niektóre sięgające do jury, podczas gdy „crown-groups” na ogół nie znane są przed jurą, a za to trwają do końca kredy. Ta ogólna prawidłowość następstwa form wyspecjalizowanych po prymitywnych zachowuje jednak sens tylko przy założeniu, że te pierwsze wywodzą się od tych ostatnich, a nie, że są one względem siebie siostrzane, jak wynika z niektórych kladogramów. Grupy siostrzane powinny bowiem pojawiać się równocześnie w czasie geologicznym. Różnice w rozprzestrzenieniu stratygraficznym stawiają pod znakiem zapytania albo kompletność zapisu paleontologicznego, albo prawdziwość kladogramu.

W kwestii wielu grup zdania specjalistów pozostają podzielone. Taką grupą są *Prosauropoda*, które dla jednych (Gauthier 1986, Benton rozdział I) są nadal grupą wyjściową dla *Sauropoda*, dla innych (Galton rozdział 5) względem nich siostrzaną. W tym przypadku dane stratygraficzne przemawiają na korzyść pierwszej z tych hipotez. Mimo to pozostawienie tej kontrowersji jako rzeczywistego stanu wiedzy na dzień dzisiejszy wydaje się dobrym wyborem redaktorów. Obszerność i klarowność argumentacji z obu stron stanowi dobrą podstawę do przyszłych weryfikacji i materiał stymulujący przyszłe badania.

W rozdziale 2, P. Dodson, W.P. Coombs, Jr. i J.O. Farlow stworzyli wyczerpujące podsumowanie aktualnego stanu paleobiologii dinozaurów. Wynikającą z analizy funkcjonalnej sprawność ruchową zwykło się wiązać z przyspieszonym tempem przemiany materii. Na szybkie tempo wzrostu, nie znane u zmiennocieplnych, wskazuje obecność w kościach dinozaurów tkanki fibrolamellarnej. Duże rozmiary wiąże się ze strategią termoregulacyjną polegającą na bezwładności cieplnej ciała ograniczonego stosunkowo małą powierzchnią zewnętrzną. Tak zwane endotermiczne strategie termoregulacyjne oparte na wysokim poziomie przemiany materii przypisuje się małym i młodocianym osobnikom. Przypuszczalnie znaczne wahania poziomu przemiany materii (heterometabolizm), międzygatunkowe, ontogenetyczne i sezonowe, różniły dinozaury zarówno od ektotermicznych gadów, jak i od endotermicznych ssaków i ptaków, stanowiąc swoistą dla nich, zapewne dość skuteczną, strategię. Dla wielu dinozaurów zakłada się życie stadne i skomplikowane zachowania wewnątrzgatunkowe związane z komunikowaniem się (wydawanie głosu, demonstrowanie ubarwienia oraz fałdów, grzebieni i skostnień skórnych itp.), rozrodem i opieką nad potomstwem oraz konkurencją między osobnikami.

Dawne przekonanie o gigantyzmie dinozaurów okazało się przesadzone. Jednak, mimo odkrycia szeregu niewielkich przedstawicieli (ok. 1 m długości), dinozaury pozostają nadal grupą zwierząt o ogólnie biorąc dużych rozmiarach. Świadczą o tym nawet kryteria wielkości mające tu zastosowanie. Jako małe określa się czasem zwierzęta o całkowitej długości mniejszej niż 3,5 m (s. 477), a z zasady zwierzęta 2,5-metrowej długości. Sądząc po wielkości przedstawicieli grup zewnętrznych, już przedkowi dinozaurów osiągnęli rozmiary co najmniej średnie (ok. 2 m dł.). W tej sytuacji małe rozmiary jurajsko-kredowych celurozaurów (ok. 20 cm *Avimimus*, ok. 50 cm *Compsognathus*) ze zróżnicowanej grupy *Maniraptora* obejmującej ptaki są przypuszczalnie wtórne. *Ornithischia* startowały jako zwierzęta małe (wtórnie?) i wiele z nich nie przekroczyło wymiarów krowy. Gigantyzmem dotknięta była większość *Saurischia* (*Sauropoda* i *Carnosauria*), a wśród *Ornithischia* kredowe ankylozaury i niektóre, również kredowe, grupy *Iguanodontia*. Informacje te zaczerpnięte są rzecz jasna z recenzowanego podręcznika, jednak jako pewien jego mankament można odnotować brak podsumowania informacji o rozmiarach dinozaurów w rozdziale 2, a co gorsza brak takich informacji w niektórych rozdziałach systematycznych (np. w rozdziale 6) i częsty brak skali przy rysunkach.

Potwierdza się dawny pogląd o wtórnym charakterze czworonożności u tych dinozaurów (zauropodów i wielu ptasiomiedniczych), które tę postawę wykazują, ponieważ dwunożność co najmniej fakultatywną prezentują najprymitywniejsze grupy dinozaurów (*Staurikosaurus* i *Herrerasauridae*) i ich najbliżsi krewniacy (rodzaj *Lagosuchus*), a także najprymitywniejsze *Ornithischia* (Wishampel i Witmer, s. 416).

Problematykę wymierania dinozaurów podsumowano w części III rozdziału 2 (Dodson

i Tatarinow). Zjawisko wymarcia dinozaurów na przełomie kredy i trzeciorzędu pozostaje niezaprzeczalnym faktem, lecz jego tempo i przyczyny pozostają wciąż kwestią otwartą. Wobec doniesień o obecności dinozaurów w paleocenie, przy równoczesnym braku dostatecznej ilości danych o faunach lądowych tej epoki i istniejących kłopotach z chronostratygrafią tych utworów, tempo procesu wymierania pozostaje wciąż nie znane. Nie ma też zgody, co do tego, czy przyczyny wymierania były specyficzne dla dinozaurów, czy wspólne dla innych grup organizmów lądowych i morskich, które wygasły pod koniec mezozoiku, czy też podlegały prawom obowiązującym wszystkie masowe wymierania, które zaszły w historii ziemi. Koncepcja wyparcia dinozaurów przez jakoby lepiej przystosowane ssaki uważana jest dziś za nieaktualną, a nowe hipotezy sięgają raczej po czynniki abiotyczne, ziemskie lub nawet kosmiczne. Najbardziej prawdopodobne jest, że były to czynniki złożone działające na granicy obu er, która to granica musi być przedmiotem dalszych badań.

Zachodzi pytanie, jak dalece nowy model dinozaura, wyłaniający się z prezentowanego w książce aktualnego stanu wiedzy, różni się od tradycyjnego. Wydaje się, że różnice polegają tylko na znacznym uściśleniu i wzbogaceniu informacji i dotyczą raczej poziomu profesjonalnego wiedzy, który nie ulega natychmiastowemu przełożeniu na popularny obraz świata. Świadczy to o tym, że nasza wiedza, mimo że złożona z wymagających ciągłego testowanie hipotez, stanowi jednak pewne przybliżenie prawdy o świecie. Pozwała to żywić nadzieję, że treść książki *The Dinosauria* nie nazbyt szybko ulegnie dezaktualizacji.

Magdalena Borsuk-Białynicka

A.J. Boucot : Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo 1990, XXIII + 725 s., 419 ryc.

Wydawałoby się, że materiały paleontologiczne wyjątkowo mało nadają się do badań nad ewolucją zachowania się zwierząt i koewolucją. Autor, pracujący w dziale zoologii stanowego uniwersytetu Oregon w Corvallis, stara się wykazać, że jest inaczej. Z podziwu godną znajomością bardzo rozległej literatury przedmiotu, korzystając ze współpracy wielu badaczy całego świata, z których część opracowała nawet autorsko poszczególne rozdziały książki, zgromadził on ogromny materiał dotyczący śladów behawioru i koewolucji dających się obserwować w materiałach paleontologicznych.

Najczęstszym źródłem informacji o paleobehaviorze są dane z zakresu anatomii funkcjonalnej. Jest oczywiste, że stwierdziwszy obecność skrzydeł u kopalnego zwierzęcia możemy przypuszczać, że elementem jego zachowania się był lot, a stwierdziwszy obecność płetw — że było nim pływanie. Tego rodzaju dane autor książki uważa słusznie za najmniej cenne, bo w wielu przypadkach interpretacja funkcji znalezionych struktur może być trudna, a nawet prowadzić do błędów.

Innym źródłem paleontologicznym dla poznania zachowania się zwierząt są różnego rodzaju ślady, np. ślady stóp zwierząt, ślady pełzania, ale także zachowane nory, gniazda, chodniki wydrążone pod korą drzew i in.

Najcenniejsze jednak znaleziska to te, które autor określa jako „frozen behavior”. Są to przypadki znajdowania np. w bursztynie bałtyckim owadów *in copula*, w czasie składania jaj czy pożerania zdobyczy. Znane są zachowane w osadach morskich zwierzęta utrwalone w czasie rodzenia młodych. Odkryto nawet czaszki mastodontów, które najwyraźniej zginęły w czasie walki godowej wskutek zaklinowania się wzajemnego ich ciosów.

Książka poświęcona jest głównie paleozoologii, tam jednak, gdzie mowa jest o koewolucji, uwzględniono także materiały paleobotaniczne.

Za najciekawszą część książki uważam przegląd materiałów kopalnych zajmujący przeważającą część dzieła. Ilustruje on, jak wiele można wyczytać z warstw skalnych, jeśli we właściwy sposób prowadzi się ich badania.

Kolejne rozdziały tej części książki omawiają m.in. zjawiska mutualizmu i pasożytnictwa (łącznie z pasożytowaniem na roślinach). Omówiono zagadnienia gęstości zasiedlenia i odstepu między osobnikami np. w morskich zespołach dennych, co jest również wynikiem określonego zachowania się zwierząt dorosłych, a w przypadku form osiadłych — zachowania się ich swobodnych larw.

Cała grupa przykładów mówi o zjawiskach związanych z drapieżnictwem i w ogóle z odżywianiem się. Otwory wywiercone w muszklach przez gatunki drapieżne, zachowana zawartość żołądków, niestrawione resztki wydalane przez niektóre ptaki w formie zrzutek, a u wielu zwierząt zawarte w odchodach, mówią także o rodzaju pokarmu i sposobach jego zdobywania. Niemało też można znaleźć materiałów ilustrujących zachowania seksualne, rozród i opiekę nad potomstwem. Nawet tak trudne do wyobrażenia sobie w stanie kopalnym zjawiska jak życie socjalne owadów pozostawiły ślady np. w bursztynie czy też w formie zachowanych w wyjątkowych okolicznościach gniazd. Nie można też zapominać, że warunkiem pojawienia się dużych ssaków owadożerczych, takich jak np. mrówkojady, było istnienie społeczeństw owadzych — przy tych rozmiarach drapieżców polowanie na rozproszone owady byłoby energetycznie nieopłacalne.

Wiele ze wspomnianych poprzednio zjawisk dających się obserwować w materiale kopalnym mówi również o koewolucji: jest oczywiste, że drapieżnictwo, pasożytnictwo i mutualizm to zjawiska obejmujące parę czy więcej gatunków często z bardzo odległych grup systematycznych organizmów.

Mimo że autor starał się uwzględnić wszelkie materiały paleontologiczne, dominują dane o faunie morskiej, a przede wszystkim o dennych zespołach bezkręgowców przybrzeżnych. Wynika to w części z osobistych zainteresowań autora, a w części stąd, że morza w ogóle były głównym miejscem akumulacji osadów, podczas gdy na lądach generalnie dominuje erozja, niszczenie osadów wraz z zawartymi w nich szczątkami. Niemniej jednak wydaje się, że autor pominął sporo dobrych przykładów z zakresu fauny lądowej, zwłaszcza kręgowców, które warto byłoby omówienia.

Niemal każdy opis przykładu danych paleontologicznych dotyczących zachowania kończy się komentarzem, że ten typ behawioru powstał w krótkim okresie ewolucji i zachował się następnie bez zmian w ciągu bardzo długich okresów geologicznych. Jest to zapewne po części słuszne, chociaż zazwyczaj informacje wyciągane z materiału kopalnego są dość fragmentaryczne i trudno chyba wyrokować, czy ewolucja nie zachodziła przez tak długie okresy. Zdolność do lotu nietoperzy powstała zapewne dość szybko i oczywiście zachowała się do dziś, co wcale nie wyklucza, że poszczególne gatunki nie rozwinęły w procesie dalszej ewolucji wielu specjalizacji np. do lotu szybującego, do wielkiej zwrotności wśród gałęzi drzew itp., co pozwoliło im wykorzystywać bez konkurencji różne nisze ekologiczne. Wydaje się więc, że mówienie o niezwykłej trwałości behawioru nie jest całkowicie udowodnione, przynajmniej w części opisywanych przypadków. Ustawienie owadów w czasie kopulacji zachowane w bursztynie może być identyczne jak u spokrewnionych z nimi gatunków dziś żyjących, nie wyklucza to jednak ewolucji np. w zakresie szczegółów zachowania poprzedzającego ten akt, nie mówiąc już o tym, że inne grupy zachowań w tej linii rozwojowej mogły ulegać ewolucji.

Końcowe rozdziały poświęcone są zagadnieniu teoretycznym wynikającym z zaprezentowanego materiału. Jest w nich wiele cennych uwag krytycznych, ale w całości nie tworzą jakiegoś bardziej jednolitego poglądu na zjawiska ewolucyjne. Autor podkreśla, że zespoły zwierzęce (a ma głównie na myśli zespoły dennych gatunków płytkich mórz jako najlepiej poznane) utrzymują się bez większych zmian przez długie okresy czasu geologicznego. Ewolucja następuje w nich jedynie na poziomie poszczególnych gatunków bez zasadniczej zmiany struktury zespołu. Taki zespół jest jego zdaniem czymś więcej niż przypadkowym nagromadzeniem gatunków, ale czymś mniej niż hipotetycznym „superorganizmem”. Po długim okresie względnej stabilizacji następuje zasadnicza przebudowa zespołu w stosunkowo krótkim czasie, po czym drogą radiacji adaptatywnej powstaje nowy zespół, bardzo odmienny od poprzedniego i znów zaczyna długotrwały byt bez istotnych zmian struktury. Autor jest zdania, że takie zjawiska skokowej przebudowy zespołów następują w różnych zespołach w różnym czasie (np. niezależnie od raf koralowych, dla zespołu danych bezkręgowców morskich i in.). Tym bardziej niesynchroniczne są okresy wymierania fauny lądowej i fauny morskiej. Autor jest zdecydowanym przeciwnikiem koncepcji „równowagi przerywanej” (*punctuated equilibrium*).



Opanowanie tak ogromnej dziedziny jak ta, która jest przedmiotem omawianego dzieła, wydaje się już prawie niemożliwe dla jednego badacza, mimo że opiera się on nie tylko na publikacjach, ale i na współpracy z wieloma kolegami, choćby w formie korespondencji, na którą często się powołuje. Stąd też omawiana książka, choć bardzo instruktywna dla paleontologa, bo wskazująca mu jak należy gromadzić i wykorzystywać inne informacje niż te, które dotyczą morfologii szczątków kopalnych, nie jest zbyt łatwą lekturą dla zainteresowanych ogólniejszymi aspektami ewolucji. Widoczne jest to zwłaszcza, gdy porównamy ją z wydaną w tym samym roku pod redakcją D.E.G. Briggs i P.R. Covert'a książką *Paleobiology*, będącą pracą zbiorową i dającą o wiele bardziej syntetyczny przegląd także m.in. zjawisk będących tematem omawianego tu dzieła.

Kazimierz Kowalski

Adam Bochenek, Michał Reicher — Anatomia człowieka, wyd., X. PZWL, Warszawa 1990, t. I-V.

Podręcznik anatomii człowieka Adama Bochenka, rozbudowany w kolejnych wydaniach przez Michała Reichera, stanowi fundamentalne źródło wiedzy o budowie anatomicznej człowieka, z którego korzystają już liczne pokolenia studentów medycyny i antropologii. Od kilku pokoleń podręcznik ten stanowi nieocenione źródło wiedzy, jest on w kolejnych wydaniach systematycznie uzupełniany i poszerzany. Sądzę, że tylko nieliczne podręczniki na świecie posiadają tak wysoką rangę. Dla antropologów najcenniejsze wiadomości zawarte są w pierwszym tomie dzieła, który jest poświęcony problemom ogólnym anatomii, omówieniu układów: kostnego, więzadłowo-stawowego oraz mięśniowego. Tom ten napisał Michał Reicher, a współautorami byli: T. Bilikiewicz, St. Hiller i E. Stołyhkowa. W stosunku do poprzednich wydań uzupełnienia wnieśli E. Sienkowski, T. Dzierżykray-Rogalski, W. Łasiński, S. Zawistowski i Z. Zegarska. Redaktorem obecnego wydania jest Wiesław Łasiński. Kolejne tomy, które będą wydawane sukcesywnie, poświęcone są następującym układom: t. II — trzewa, t. III — układ naczyniowy, t. IV — układ nerwowy ośrodkowy, t. V — układ nerwowy obwodowy i autonomiczny oraz powłoka wspólna i narządy zmysłów. Przy dużym braku i małej dostępności podręczników akademickich w Polsce, co nie tylko dotyczy nauk medycznych, podręcznik ten wypełnia w dużym stopniu odczuwalne od kilku lat braki w zakresie podręczników anatomii. W stosunku do wydań z 1957 r. i 1980 tom pierwszy uzupełniono nowymi danymi. Uzupełniono m.in. rys historii anatomii, miejsce człowieka w świecie istot żyjących i jego pochodzenie. Wzbogacono też piśmiennictwo o niektóre nowsze pozycje. Prof. M. Reicher, z wykształcenia antropolog, w sposób niezwykle trafny rozbudował dzieło A. Bochenka. Włączył szereg podstawowych kwestii antropologicznych, które opracowała w większości E. Stołyhkowa, a obecnie uzupełnił T. Dzierżykray-Rogalski. Zagadnienia antropologiczne znajdują się w licznych częściach tego dzieła w postaci uwag rozwojowych czy opisów zmienności oraz w wydzielonych rozdziałach. Niemniej dokładniejsze przejrzenie I tomu podręcznika skłania mnie do przedstawienia kilku krytycznych uwag, które mogą być uwzględnione w czasie prac nad kolejnym XI wydaniem. W rozdziale „Historia anatomii”, który uzupełniony jest przez Eugeniusza Sienkowskiego, znajdują się dość nierówno napisane teksty dotyczące anatomii polskiej od końca drugiej wojny światowej do czasów współczesnych. Na s. 48 jest omówienie Katedry Anatomii Wydziału Lekarskiego UJ w Krakowie, w którym wymieniono też obsadę kierowników Katedry Antropologii UJ. Znajdujemy tam błędną informację, że po prof. B. Jasickim Katedrą tą kierował Czesław Maśkiewicz, gdy faktycznie kierownikiem był kolejno Paweł Sikora, a następnie K. Kaczanowski. Czesław Maśkiewicz, a nie (Maśkiewicz), nie pracował nigdy w Katedrze Antropologii i był docentem w Katedrze Anatomii, którą kierowała prof. J. Sokołowska-Pituchowa. Przy omawianiu ośrodka poznańskiego warto było nadmienić, że S. Różycki zorganizował m.in. wspaniałe muzeum anatomiczne. Niestety zostało ono zniszczone nie w wyniku działań wojennych, lecz już po wojnie w wyniku ścieśniania pomieszczeń Katedry Anatomii, co w moim przekonaniu obciąża ówczesne

władze Akademii Medycznej w Poznaniu. Zgodnie z historyczną prawdą należało również wspomnieć, że w okresie II wojny światowej znany niemiecki anatom prof. H. Voss czynił w tej Katedrze zbrodnicze eksperymenty na ludności polskiej, rozbudował krematorium i wykonywał badania na Polakach, które stanowiły podstawę dla jego podręcznika anatomii, który niestety był przetłumaczony na język polski i wydany przez PZWL. Szkoda, że środowisko anatomiczne Polski nie dostrzegło pracy prof. S. Różyckiego, który po wojnie opublikował części pamiętnika prof. Vossa. Moim zdaniem fakty te są ważniejsze od niektórych opisów czasu II wojny, w tym zwłaszcza stwierdzenie o litewsko-faszystowskiej okupacji Wilna. Z historycznego punktu widzenia mowa o okupacji Wilna przez Litwinów wydaje się dość dyskusyjna. Omawiając ośrodek poznański należało również wymienić obecnego kierownika Zakładu Anatomii AWF — B. Mareckiego. Braki dotyczą również Katedry Anatomii Akademii Medycznej. U prof. J. Kołaczowskiego habilitował się bowiem R. Zimny, który kieruje Zakładem Anatomii Wydziału WF w Gorzowie. Podano również, że doc. M. Zabel pracuje w Zakładzie Histologii i Embriologii, choć był on pracownikiem Katedry Anatomii. Należało też w kilku zdaniach potraktować poznański Zakład Antropologii, wymieniając nie tylko A. Wrzoska, lecz również J. Czekanowskiego i M. Ćwirko-Godyckiego. Nie jest łatwo w nadmiarze wiadomości faktograficznych satysfakcjonująco przedstawić dzieje wszystkich ośrodków, jednak nie można traktować ich z różną dokładnością. Można też mieć pewne zastrzeżenia do sposobu przedstawienia metod kraniologicznych w podrozdziale „Uwagi kraniologiczne”. Uwzględniono w nim opisową charakterystykę podstawowych punktów antropometrycznych. Sądzę, że lokalizacja tych punktów na czaszce byłaby dla odbiorcy łatwiejsza, gdyby w podręczniku były stosowne ryciny z zaznaczonymi punktami, tak jak to ma miejsce w podręczniku T. Marciniaka.

Sądzę, że poczynione uwagi mogą być uwzględnione przy pracach nad kolejnym wydaniem tego najbardziej liczącego się w Polsce podręcznika anatomii.

*Andrzej Malinowski*

Heinrich Meier (red.) — Die Herausforderung der Evolutionsbiologie. MünchenZürich 1989, Piper Verlag, ss. 294. Veröffentlichungen der Carl Friedrich von Siemens Stiftung.

Rozwinięta ponad 130 lat temu teoria ewolucji uchodzi obecnie za podstawową teorię biologii i jedno z największych osiągnięć naukowych. Żadna teoria naukowa nie zmieniła w tak zasadniczy sposób dotychczasowego obrazu człowieka jak Darwin i jego następcy. Obecnie teoria ewolucji jest przedmiotem powszechnego nauczania i stanowi ważny składnik podręczników biologii. Przed stu trzydziestu laty, a także później, wywoływała ona gwałtowny opór instytucji państwowych, kościelnych, a także naukowych, wynikający stąd, że teoria ewolucji zmieniła całkowicie miejsce człowieka w obrębie przyrody ożywionej. W przeciwnieństwie do pozostałych odkryć naukowych teoria ewolucji miała bezpośrednie skutki światopoglądowe i ideologiczne. Dopiero około 1940 roku, a więc 80 lat po opublikowaniu dzieła „O pochodzeniu gatunków” ukształtowała się tzw. syntetyczna teoria ewolucji, która została powszechnie zaakceptowana przez środowisko naukowe, a dobór naturalny przyjęto jako główną siłę sprawczą ewolucji. W ujęciu E. Mayra Darwin był też założycielem całkowicie odmiennej filozofii, której walory zostały uznane dopiero w XX wieku (m.in. przez polskich autorów Leszka Nowaka i Krzysztofa Łastowskiego). Powstanie teorii ewolucji było kluczowe do ukształtowania się naukowej biologii pomiędzy 1828 a 1865 rokiem (w wyniku badań K.E. von Baera, Schwanna, Schleidena, Liebiga, C. Bernarda, Virchowa, Darwina i Mendla).

Pojawia się obecnie pytanie: Czy biologia ewolucyjna stanowi nadal wyzwanie wobec świata naukowego i pozanaukowego? Minęło przecież już wiele lat od ukazania się podstawowego dzieła K. Darwina. Polemiki wokół rozwoju etologii, socjologii i biopolityki wskazują jednak, że koncepcje biologii ewolucyjnej wywołują nadal ożywione kontrowersje naukowe, polityczne a nawet religijne. Przekonuje o tym książka „Wyzwania biologii ewolucyjnej” wydana przez Heinricha Meiera w ramach renomowanych publikacji Fundacji Carla Friedricha von Siemens w Monachium. Jej

pobieżna nawet lektura prowadzi do wniosku, że biologia ewolucyjna stanowi nadal wyzwanie naukowe o pierwszorzędym znaczeniu.

Książka wydana przez H. Meiera obejmuje wykłady wygłoszone w Fundacji Carla Friedricha von Siemens'a przez czołowych biologów ewolucjonistów. Starają się oni naświetlić wyzwania biologii ewolucyjnej wobec różnych dziedzin biologii i życia ludzkiego. H. Meier szkicuje krótko współczesny charakter wyzwań biologii ewolucyjnej oceniając negatywnie próby rzekomego „podważenia” teorii ewolucji przez tzw. naukowców kreacjonistów w Stanach Zjednoczonych. Wskazuje on też na konieczność oddzielenia rozważań religijnych i naukowych na zasadzie rozdziału kompetencji (*Itio in partes*). Bardzo poważne są skutki wyzwań biologii ewolucyjnej wobec nauk społecznych i całej sfery życia społeczno-politycznego. Przyjęto bowiem obecnie koncepcję filogenetycznie nabytego dziedzictwa człowieka a odrzucono behawiorystyczną ideę tabula rasa. Człowieka nie można więc dowolnie socjalizować i kształtować, co stanowi już ważne wyzwanie polityczne. Świadczą o tym m.in. dwie ostatnie — w ciągu dwudziestu pięciu lat — poważne polemiki naukowe wokół porównawczych badań nad zachowaniem (etologia) i socjobiologią. Polemiki te powiązane były z namiętnymi debatami politycznymi.

I. Prigogine zajmuje się fizyczno-chemicznymi korzeniami życia. W ujęciu I. Prigogine'a dialog pomiędzy fizyką a biologią ma już długą historię, chociaż teoria ewolucji doprowadziła do punktu zwrotnego w ich wzajemnych stosunkach. Współcześnie zjawiska życia nie rozpatruje się już w sposób statyczny, ale w trakcie „stawania”. Badania fizykochemiczne prowadzą do sformułowania minimalnych warunków dla zaistnienia ewolucji biologicznej. Prowadzi to także do „uhistorycznienia” fizyki i chemii przy wyjaśnieniu genezy życia. Jest bowiem niezbędna znajomość fizyczno-chemicznej aktywności materii w przeszłości Ziemi.

R. Dawkins zajmuje się jednostkami doboru naturalnego. W swoich poszukiwaniach nawiązuje R. Dawkins do rozwoju biologii ewolucyjnej w XIX i XX wieku. Najważniejsze odkrycia to: koncepcja Weismanna, która umożliwiła ścisłe rozdzielenie genotypu i fenotypu, a także rozwój genetyki populacyjnej zapoczątkowany w XX wieku. W ujęciu R. Dawkinsa spór czy organizm, czy też gen jest jednostką ewolucji ma — przynajmniej częściowo — charakter semantyczny, gdyż organizm jest „wehikułem swoich genów” albo „maszyną do rozpowszechniania własnych genów”. W ewolucji rozpowszechniają się bowiem geny związane z cechami jakościowymi swoich „wehikulów” maksymalizując ogólną wartość przystosowawczą (*inclusive fitness*). Przy wyjaśnianiu mechanizmu doboru naturalnego R. Dawkins posługuje się dwoma pojęciami: replikator i wehikuł. Funkcję replikatorów przejmują geny a funkcję wehikulów organizmy.

N. Bischof zajmuje się koncepcją porządku i organizacji jako heurystycznymi zasadami redukcyjnego myślenia. Heurystyczne zasady umożliwiają podejście do badań empirycznych prowadząc do wielu ciekawych odkryć naukowych, chociaż same mogą się później okazać niesłuszne. Przykładowo idee pierwotnej materii generującej formy i kosmicznej harmonii były tak przekonywujące, że uniemożliwiły rozwój odmiennych poglądów. N. Bischof omawia szczegółowo kilka heurystycznych idei charakterystycznych dla nauk przyrodniczych, a powstałych już często w starożytności. Zwrócono przy tym szczególną uwagę na sens i granice redukcji w biologii i fizyce. Kluczowe pojęcia w rozważaniach to: „porządek” i „organizacja”. Przyjmuje się przy tym rozróżnienie, że porządek ma charakter „wewnętrzny”, a organizacja wykazuje sens „zewnętrzny”. Biologiczne badanie systemów różni się od badań fizykalnych heurystyczną orientacją na sens zewnętrzny. Fizyka i biologia okazują się być komplementarne i o tyle nie są wzajemnie redukowalne. Stanowią one niejako kontynuację dwóch „prototypów” badań przyrodniczych: badania kosmosu i organizmu. Przy tym fizyka zajmuje się porządkiem, a biologia organizacją przyrody ożywionej.

R.D. Alexander zajmuje się zależnością pomiędzy interesami człowieka a ewolucją przebiegu procesów życiowych (zwłaszcza w ontogenezie). W jego ujęciu cechą wspólną „moralności” jest próba rozwiązywania konfliktów interesów pomiędzy ludźmi lub ich grupami. Do tej pory brak jest generalnej teorii ludzkich interesów, która byłaby powszechnie akceptowana. Według Alexandra ogólna teoria ludzkich interesów wyjść musi od teorii przebiegu procesów życiowych. Teoria ta wyjaśnia, dlaczego owe procesy życiowe przebiegają w określonej formie rozwojowej. Nowoczesną

teorię historii życia (Life History Theory) biologii ewolucyjnej próbuje się obecnie zastosować do wyjaśnienia ludzkiego życia. W ujęciu tej teorii organizmy żywe ewoluowały jedynie po to, aby reprodukować swój materiał genetyczny, a więc aby maksymalizować swoje geny. Dlatego też przeżycie jednostki i jej wzrost, rozwój i uczenie się są bezpośrednimi (proximale) mechanizmami sukcesu w rozmnażaniu. Ten ostatni stanowi bezpośredni mechanizm przeżycia genów. Z punktu widzenia przyjętej tutaj teorii rozpatruje R.D. Alexander problem bezsilności nowonarodzonych dzieci, długość wieku młodzieńczego, ewolucyjne wyjaśnienie menapauzy u kobiet. W przypadku wymienionych zjawisk preferuje on hipotezę „lepszego dorosłego” („Better Adult Hypothesis”). Cele wychowania dzieci można ująć w jednej dyrektywie: „Powinny być one dorosłymi odnoszącymi sukcesy” (s. 161). Natomiast indywidualne akty wzajemności rozumieć trzeba jako kosztowne inwestycje społeczne.

H. Kummer omawia mało znany problem przewodzenia grupie u zwierząt i ludzi z punktu widzenia biologii ewolucyjnej. Kładzie się tutaj główny nacisk na naturalne systemy przewodzenia u dziko żyjących naczelnych. Proces decyzyjny polega w tym przypadku na długotrwałym uzgadnianiu społecznym, które odbywa się wśród dorosłych samców. Młode samce są — np. w przypadku pawianów płaszczowych — stopniowo włączane w proces podejmowania decyzji. Najbardziej wpływowe są samce w średnim wieku, a tylko w szczególnych okolicznościach stare osobniki. Podobne sposoby podejmowania decyzji istnieją również u ludzi, w warunkach gdy odbywa się intensywna komunikacja pomiędzy jednostkami, zwłaszcza spokrewnionymi. U naczelnych istnieją dwie hierarchie — oparta na gotowości do walki (hierarchia dominacji) i hierarchia przywódcza. Obie te hierarchie wcale się ze sobą nie pokrywają. W przypadku człowieka dużą rolę odgrywa podział pracy związany z pojawieniem się konfliktów interesów. Wzajemne stosunki stają się oparte bardziej na komplementarności zdolności i działań, a nie tylko na pokrewieństwie i wzajemnych upodobaniach.

Ch. Vogel — znany antropolog niemiecki — stawia podstawowe pytania: Czy przyroda ma charakter „moralny”? „Czy wiele elementów przyrodniczych znajduje się jeszcze w naszej moralności?” Chcąc uzyskać odpowiedź na te dwa pytania Ch. Vogel zajmuje się poglądami „klasycznej etologii” (K. Lorenz, I. Eibl-Eibesfeldt) i socjobiologii. Ta pierwsza wyróżniała „zachowania analogiczne do moralności” u zwierząt (moralanaloges Verhalten) jako zachowania w służbie utrzymania gatunku. Lorenz podkreślał funkcjonalną analogię pomiędzy zachowaniami zwierząt a racjonalno-moralnym zachowaniem się człowieka. Natomiast socjobiologia przyjęła inny punkt widzenia, mianowicie punkt widzenia rozprzestrzeniania się genów (inclusive fitness). „Genetycznie samolubne zachowanie” prowadzi — w ujęciu socjobiologii — do powstania zachowań altruistycznych i społecznych. Proces ewolucji nie posiada więc charakteru moralnego wykazując całkowitą moralną obojętność. W toku filogenezy ukształtowały się „premoralne wyposażenia”, które posiadają znaczenie dla działań moralnych: społeczna i w ograniczonym zakresie altruistyczna natura człowieka, preferowanie krewnych, wzajemny altruizm, zróżnicowanie według kryteriów „in-group” i „out-group”. Do ukształtowania się moralności duże znaczenie ma też zdolność do świadomego działania, możliwość swobodnego decydowania przy alternatywie działań, postrzeganie osobowej identyfikacji niezależnie od czasu, sytuacji i potrzeb. Brak natomiast „naturalnej moralności” opartej na zasadzie „utrzymania gatunku”, jak również biogenetycznie powstałej „odpowiedzialności” za pozostałe organizmy na Ziemi.

E. Mayr przedstawił istotę rewolucji darwinowskiej i główne przyczyny oporu wobec koncepcji doboru naturalnego. Teoria ewolucji zmieniła bowiem miejsce człowieka w przyrodzie, prowadząc też do odrzucenia przekonania o stałości świata, przyjmowanego wieku Ziemi, tradycyjnych wyobrażeń o naturze ludzkiej. Stąd też spotkała się z gwałtownym sprzeciwem ze strony różnych instytucji politycznych i kościelnych, a także naukowców. Dopiero w latach dwudziestych upowszechniło się przekonanie o podstawowej roli doboru naturalnego w ewolucji. Przyjęcie teorii ewolucji utrudniał także panujący wówczas typologizm czyli esencjalizm. Przypisywał on trwałość i brak ciągłości pomiędzy różnymi gatunkami. Późniejszy populacjonizm i nowe rozumienie gatunku potwierdziły intuicję Darwina w tym zakresie. Według E. Mayra dużą przeszkodą w szybkim

upowszechnieniu się teorii ewolucji było przyjmowanie celowości w przyrodzie. Współcześnie „celowość” organizmów żywych tłumaczy się jako skutek procesów adaptacyjnych (używa się tutaj pojęcia „teleonomia”). Jak zauważa E. Mayr: „Darwinizm stanowi więc nie tylko wyzwanie dla nauki i filozofii, ale dla każdego myślącego człowieka. Takie osobiste wyzwanie jest częścią dziedzictwa, które pozostawił nam Darwin” (s. 247–248).

R.D. Masters zajmuje się wpływem biologii ewolucyjnej na rozważania społeczne, zwłaszcza na koncepcje natury ludzkiej i filozofię polityczną. Współcześnie mówi się nawet o wieku biologii, gdyż wpływ tej nauki staje się coraz bardziej wszechstronny. Obecnie wyjaśniono — dzięki badaniom etologicznym i socjobiologii — genezę i rozwój zachowania u zwierząt. Znana jest rola ewolucji w ich ukształtowaniu. Nauki biologiczne doprowadziły też do utrwalenia przekonania o społecznym charakterze natury ludzkiej a także wyjaśniły przesłanki genety i rozwoju wyższych kultur. Biologia ewolucyjna stawia też na porządku dziennym problem rozumienia sprawiedliwości i praw człowieka. Trzeba jednak zauważyć, że obecnie nie nastąpiła jeszcze pełna percepcja wiedzy biologicznej w naukach społecznych i humanistyczne.

Książka „Wyzwanie biologii ewolucyjnej” zasługuje na uwagę polskich biologów, a także humanistów. Pokazuje ona wyzwania naukowe i polityczne pojawiające się w wyniku szybkiego rozwoju biologii ewolucyjnej. Przedstawiono tutaj wyczerpująco najbardziej kontrowersyjne problemy wynikające z jej rozwoju. Także dzisiaj stanowi ona wyzwanie pod adresem tradycyjnych poglądów, prowadząc do nowych poszukiwań badawczych.

Eugeniusz Kośmicki

Bernhard Verbeek — *Die Anthropologie der Umweltzerstörung. Die Evolution und der Schatten der Zukunft*, Darmstadt 1990, Wissenschaftliche Buchgesellschaft, ss. 279

Współcześnie uważa się — w krajach rozwiniętych gospodarczo — niszczenie środowiska jako prawdopodobnie największe niebezpieczeństwo dla przyszłości gatunku ludzkiego. Wymienia się tutaj zagrożenia ekologiczne: marnotrawstwo zasobów, zniszczenie elementarnych podstaw życia (gleba, woda, powietrze), wprowadzenie nowych substancji chemicznych do biosfery, masowe wymieranie gatunków roślin i zwierząt, czy w końcu zagrożenie dotychczasowego klimatu ziemi. Pojawia się podstawowy problem: Skąd się bierze takie postępowanie człowieka? Dlaczego gatunek ludzki niszczy biologiczne podstawy swojej własnej egzystencji?

Do tej pory ukazało się wiele szczegółowych opracowań poświęconych problematyce ekologicznej. Rzadko jednak próbuje się całościowo przedstawić mechanizm ludzkich działań, który prowadzi do globalnego niszczenia biosfery, a tym samym środowiska życia człowieka. Próbę wyjaśnienia mechanizmów ludzkiego zachowania, które wywołuje globalny kryzys ekologiczny, podjął profesor Bernhard Verbeek — autor książki *Antropologia niszczenia środowiska. Ewolucja a cień przyszłości*.

Książka B. Verbeeka składa się z wprowadzenia, trzech głównych części („Właściwości ewolucji”, „Właściwości człowieka”, „Ewolucja na metapłaszczyźnie”) oraz z bibliografii i skorowidza rzeczowego i osobowego. Autor już we wprowadzeniu zadaje podstawowe pytanie: Jakie mechanizmy sterowania zachowaniem lub kulturą przeszkadzają człowiekowi w utrzymaniu biosfery, a tym samym i własnego gatunku? Odpowiedzią na to pytanie jest książka B. Verbeeka, której celem jest wykazanie różnorodnych źródeł destrukcyjnego zachowania się człowieka wobec przyrody. W ujęciu autora jedynie przyczynowa analiza może stworzyć konieczne przesłanki głębszej wiedzy o motywach i prawidłowościach ludzkich działań w środowisku. B. Verbeek zajmuje się tylko antropogenicznym niszczeniem środowiska. Swoje rozważania przeprowadza on z punktu widzenia teorii ewolucji, która uważa za najważniejszą koncepcję naukową. Jak wyjaśnić trochę zagadkowy podtytuł: *Ewolucja a cień przyszłości?* Według autora teoria ewolucji odnosi się także do współczesnego człowieka, a jego działania powinny uwzględniać także bardziej odległe skutki, a więc

„cień przyszłości”. Antropologia niszczenia środowiska łączy więc problematykę społeczną i przyrodniczą, charakteryzując się zintegrowanym sposobem rozważań.

W części pierwszej B. Verbeek zajmuje się właściwościami procesów ewolucji i ogólnymi warunkami funkcjonowania biosfery. Człowiek rozwinął się także w procesie ewolucji. Dotyczy to również jego aparatu poznania i podstaw zachowania. Jest też charakterystyczne, że anatomia i fizjologia organizmów umożliwia przyjmowanie pożywienia zawierającego energię i składniki budulcowe. Jedynie w ten sposób organizmy żywe zabezpieczają się przed entropią i nieubłaganymi prawami termodynamiki. Organizmy żywe rozwijają struktury zdolne do reprodukcji, zbierają one użyteczne informacje, pomnażają je i tworzą coraz bardziej nieprawdopodobne stany istnienia. Nawiązując do J. Monoda ewolucję charakteryzuje się „przypadkiem” i „koniecznością” (s. 34). W toku ewolucji przetrwają jednak tylko te organizmy, które maksymalizują informację o środowisku i które rozwinęły najbardziej efektywne metody zdobywania ograniczonych zasobów. Mówiąc językiem antropomorficznym życie charakteryzuje się „egoizmem” albo „wyzyskiem”. Zasadzie tej nie przeczą rozwinięte w przyrodzie liczne przypadki kooperacji. Pojawia się ona wszędzie tam, gdzie jest ona korzystna w ewolucji, nie eliminując wcale zasady egoizmu, która oparta jest na dążeniu do własnej korzyści. Strategia współdziałania opiera się na założeniu „jak ty mnie, tak ja tobie”, co w języku angielskim przyjmuje znaną formę „Tit for tat”. W przyrodzie nie jest wcale rzadkością, że z jednostronnego pasywnictwa rozwija się później korzystna dla obu stron symbioza. Dzięki procesom ewolucji z triady entropii, przypadku i egoizmu rozwija się porządek, informacja i miłość. Mówiąc metaforycznie językiem Goethego ewolucja „stanowi część tych sił, które chcą zawsze zła, chociaż tworzą jednocześnie zawsze dobro” (s. 62).

Najbardziej obszerną częścią książki B. Verbeeka jest część druga (s. 67–207) poświęcona szczegółowo antropologii niszczenia środowiska. W ujęciu B. Verbeeka cechą człowieka jest szczególna cecha — pielęgnowania przyjemnych dla siebie iluzji (s. 74). Znajduje to wyraz nawet w określeniu naszego gatunku jako „człowieka rozumnego”. Skłonność do iluzji prowadzi do uproszczonego spojrzenia na rzeczywistość społeczną, przeceniania własnej grupy, własnych przyjaciół, własnych poglądów, co doprowadzało już niejednokrotnie do okrutnych czynów w imię własnych wartości politycznych i religijnych. Wielka zdolność do iluzji jest często przesłanką do pomyślnej kariery, szczególnie polityków i strategów wojskowych. Takie czynności magiczne, jak: magia łowiecka, tańce deszczu czy wyrocznie uchodzą jako próby wpływu na zdarzenia przyrodnicze i społeczne albo próby otrzymania wskazówek do działania. Co więcej, kult magiczny uchodzi w antropologii jako najpewniejsze świadectwo człowieczeństwa. Z punktu widzenia niszczenia środowiska znacznie bardziej niebezpieczna jest jednak iluzja czy zabobon w racjonalnym przebraniu. Posiadanie władzy nad „nierozumną przyrodą” uchodziło za podstawowe dążenie — przynajmniej w europejskim kręgu kulturowym — materialistycznych praktyków i idealistycznie nastawionych moralizatorów. F. Bacon uważał władzę nad naturą jako najwyższą w hierarchii władzy — głosił przy tym pogląd, że „wiedza to władza”. B. Verbeek cytuje znanego socjologa A. Gehlena, według którego wiara w możliwość kierowania przyrodą ma charakter prawie „instynktowny”, a magia, nauka i technika mają wspólne korzenie. Co więcej, racjonalna technika i magia są tak stare jak sam człowiek (s. 95). Stąd też: „Bez iluzji i zabobonów nie może funkcjonować żadna kultura. Właściwości te należą w końcu do dziedzictwa nabytego z wielkim trudem przez człowieka” (s. 97).

W życiu człowieka dużą rolę odgrywają wartości społeczne, które są niekiedy bardzo stabilne. Występuje często przekonanie o „wiecznych” wartościach i trwałym porządku społecznym. Obecnie działania człowieka ulegają jednak tak dużym zmianom, że wiele dotychczasowych wartości społecznych zamiast do przeżycia prowadzi dzisiaj do śmierci. W wyniku utrzymywania się wielu tradycyjnych wartości świat zmienia się szybko w pokrytą odpadami i zatrutą planetę. W kontekście zniszczeń ekologicznych B. Verbeek rozpatruje krytycznie takie „uświęcone” wartości społeczne, jak: wzrost gospodarczy, porządek i czystość, higienę, utopię jako motywację do działania, pilność i konsekwencję osiągania celu, dobrobyt, troskę o przyszłość. Pokazuje on na wybranych przykładach, że dążenie do zachowania zdrowia, czystości czy ochrony życia w warunkach

współczesnej cywilizacji prowadzi do swojego przeciwieństwa: chorób, brudu, zanieczyszczeń i śmierci. Ogromnie ceniony jest obecnie wzrost gospodarczy jako podstawowa wartość społeczna. Często widzi się w nim panaceum na wszystkie współczesne problemy społeczne. W przyrodzie jednak oprócz praw wzrostu występuje również samoregulacja systemów i prawa stabilizacji wynikające z ograniczonej zasobów.

Współczesna sytuacja ekologiczna jest tak trudna, gdyż brak jest wytycznych jak ma wyglądać nowy system wartości społecznych, a dotychczasowy system wartości jest zawsze zaciekle broniony jako rzekomo ustalony raz na zawsze. Wiadomo bowiem, że konserwatywne zachowanie przynosi duże korzyści w świecie, który zmienia się bardzo powoli. Przyjmowanie wartości odbywa się we wczesnym etapie socjalizacji, a raz przyjęte i zinternalizowane są później zaciekle broniące. B. Verbeek twierdzi, że przyjęcie wartości ma charakter „wpojenia”, które zostało odkryte przez etologów (m.in. K. Lorenza). „Nadjażn” — w ujęciu Z. Freuda — która jest internalizacją wartości społecznych może wykazywać często „niebezpieczny kierunek działania” (s. 161). Wobec współczesnych problemów ekologicznych zawodzi więc „głos sumienia” albo nawet wcale nie występuje.

W przypadku nowego systemu wartości nadrzędne znaczenie ma utrzymanie gatunku ludzkiego. Jest to wartość społeczna przyjęta niejako *a priori*. Wydaje się, że obok niej najwyższą rangę mają takie wartości jak: minimalizacja zużycia nieodnawialnych zasobów, utrzymanie genetycznego potencjału w globalnym ekosystemie, a także zachowanie regionalnych i globalnych cykli przyrodniczych.

Cechą charakterystyczną jest również ludzka skłonność do posłuszeństwa autorytetom. W kulturze ludzkiej brak jest zahamowań w działaniach, jeśli przepiszą je uznane i poważane autorytety, a wiadomo przecież, że autorytety myślą się lub wyznają przestarzałe wartości. Ślepe posłuszeństwo wobec autorytetów stanowi śmiertelne niebezpieczeństwo dla ludzkości (wykazały to liczne eksperymenty psychologiczne m.in. S. Milgrama). Współcześnie „autoryzowani” eksperci działają we wszystkich dziedzinach społeczeństwa broniąc istniejącego *status quo*, a kierownictwo kraju ponosi — jak się twierdzi — ogólną odpowiedzialność polityczną. Często dochodzi do nieprawdopodobnych wprost rzeczy, jeśli przepisze je polityczny czy religijny autorytet.

Badania biologiczne i społeczne wykazały istnienie skłonności do zwiększania swojego znaczenia i prestiżu w grupie. Współcześnie wykształcił się „*Homo consumens*”, a więc człowiek, którego celem jest coraz większa konsumpcja. Kupuje on wiele rzeczy, których właściwie nie potrzebuje, jedynie po to, aby imponować innym ludziom. Postulowany przez L. Erharda popęd do konsumpcji stanowi raczej przejaw ludzkiego dążenia do dominacji, a masowa produkcja ciągle oferuje nowe towary i usługi. E. Fromm wskazywał, że człowiek skłonny jest coraz bardziej do umiłowania rzeczy martwych — nekrofilii. Podsumowując swoje rozważania B. Verbeek wskazuje, że nekrofilia wynika z charakterystycznych — omówionych poprzednio — skłonności człowieka do iluzji, podległości autorytetom, czy w końcu z różnych form dążenia do władzy i większego znaczenia.

B. Verbeek wskazuje na ścisły związek pomiędzy ewolucją kosmiczną a biologiczną. Jedynie warunki stworzone przez tę pierwszą gwarantowały rozwój ewolucji biologicznej. Obejmuje ona płaszczyznę genów, płaszczyznę organizmów, płaszczyznę biocenoz i ekosystemów, globalną ewolucję całej planety, a w końcu płaszczyznę kulturową opartą na nowych prawidłowościach, chociaż funkcjonują nadal wszystkie prawa biologiczne. Kultura ludzka pozostaje wciąż „na długiej linii biologicznego imperatywu *fitness*” (s. 215). W przypadku człowieka rozwijają się „memy”, a więc idee czy myśli jako jednostki informacyjne związane z mózgiem. Memy podobnie jak geny dążą do zabezpieczenia swojej egzystencji, co prowadzi do powstania quasi-organizmów — osób prawnych, przede wszystkim spółek kapitałowych. Organizmy żywe i powstałe kulturowo organizacje chcą przeżyć, wzrastać, wyszukiwać optymalnych warunków środowiska i zabezpieczyć ich wyłączne wykorzystanie. W wysoko rozwiniętej cywilizacji pojawił się specyficzny typ memów — potencjalnie nieśmiertelnych organizacji, których witalności, egoizmu, oportunistycznego i zdolności przemian nie można opanować przez zwykłe indywidualne działania.

W tej sytuacji potrzebujemy rozumu na wyższej płaszczyźnie nie związanego z określonym mózgiem. Konieczne jest „przekształcenie naszej maszyny cywilizacyjnej według wymogów ekologi-

cznych przy uwzględnieniu historycznego rozwoju przyrodniczego. Jej wprowadzenie jest jednak żeglowaniem pod wiatr — wbrew naszym psychicznym dyspozycjom” (s. 237). Przykładowo M. Friedman twierdzi, iż „jedynym społecznym zadaniem przedsiębiorcy jest maksymalizowanie zysku” (s. 241). Dopiero jednak ustalenie warunków rynkowych zgodnych z wymogami ekologicznymi umożliwi egoizmowi jego użyteczną rolę. Jedynie wtedy wskazany już „cień przyszłości” zostanie odpowiednio zagwarantowany. Obecnie potrzeba nowych reguł działania, a nie tylko państwowej ochrony przed destrukcyjnymi działaniami.

Nowa podstawowa reguła działania to ochrona zasobów, unikanie odpadów, minimalizacja ingerencji ludzkich w przyrodzie. Skuteczna zmiana zachowania w zakresie ochrony środowiska może się dokonać jedynie przez stworzenie ekonomicznych warunków ramowych do działania zgodnych z wymogami ochrony środowiska. Społeczeństwo ludzkie może z ograniczonym sukcesem sterować procesami społecznymi. Stąd też istnieje uzasadniona nadzieja na zmianę kursu „demonicznej maszyny cywilizacyjnej”.

Książka B. Verbeeka zasługuje na uwagę polskich czytelników. Przedstawia ona mechanizm niszczenia środowiska przez człowieka, wykazując na złożoność tego procesu. Jednocześnie wskazuje na możliwości uratowania ludzkości i całej przyrody przed totalną zagładą. Wyjściem jest stworzenie nowego systemu wartości, a przede wszystkim stworzenie nowych reguł ekonomicznych dla funkcjonowania gospodarki społeczeństwa. Książka B. Verbeeka może być użyteczna nie tylko dla specjalistów, zwłaszcza ekologów i antropologów, ale także ogółu czytelników zainteresowanych problematyką ochrony środowiska. Na uwagę zasługuje głęboka znajomość problemów ochrony środowiska i interdyscyplinarny sposób podejścia do tych trudnych problemów.

Eugeniusz Koźmicki

Cytherissa — the Drosophila of paleolimnology. Bulletin de l'Institut de Geologie du Bassin d'Aquitaine, no. 47/48, Bordeaux 1990, ss. 310.

Jest to zbiór artykułów prezentujących rezultaty badań multidyscyplinarnego projektu dotyczącego małżoraczka *Cytherissa lacustris* (*Ostracoda*, *Cytherideidae*) oraz gatunków pokrewnych. „Projekt Catherissa” zainicjował w 1983 roku austriacki zoolog Dan L. Danielopol i dwóch francuskich geologów — P. Carbonel i J.-P. Colin. W projekcie udział wzięli również specjaliści z innych ośrodków Francji, Rumunii, Polski, Brazylii, Jugosławii i Niemiec.

Tom ten prezentuje nowoczesne, kompleksowe podejście w biologii oraz jest wyrazem obecnego wzrostu zainteresowania paleolimnologią. Chociaż utwory powstałe w wyniku istnienia zbiorników słodkowodnych stwierdzono już w środkowym paleozoiku, większość paleolimnologów zajmuje się badaniem czwartorzędowych osadów jeziornych, które wykazują ścisłe związki z współczesnymi jeziorami. Jedną z możliwości odtwarzania warunków panujących w dawnych środowiskach słodkowodnych jest wykorzystanie informacji uzyskanych z fosylnych szczątków organizmów. Wyspecjalizowane *Ostracoda* jeziorne stają się pod tym względem jedną z ważniejszych grup meiozoobentosu.

*Cytherissa lacustris* jest przedstawicielem rodzaju znanego od trzeciorzędu po współczesność. Obecnie zasięg występowania tego gatunku ograniczony jest do sublitoralu i profundalu stosunkowo zimnych, głębokich i mało żyznych jezior Holarktyki, gdzie pędzi mało ruchliwy tryb życia drążąc kanaliki w powierzchniowych warstwach osadów. Chociaż w jeziorach Europy i Ameryki Pn. można go uważać za relikw połodowcowy, nie znaczy to, że jest on gorzej przystosowany niż inne gatunki zasiedlające podobne środowiska. Wykazuje specyficzną strategię życiową typu A (sensu Greensland, Am. Nat. 1983) — strategia nabywania i utrzymywania cech wyselekcjonowanych w niesprzyjających warunkach. Jest to strategia zupełnie odmienna od strategii r i K McArthur'a i Wilsona. *Cytherissa* charakteryzuje się dość dużą tolerancją na zmiany temperatury i zasolenia, wolnym tempem metabolizmu (niska konsumpcja tlenu), obligatoryjną partenogenezą (poza jeziorem



Bajkał), długim, trwającym ponad dwa lata rozwojem z nieokreślonym ściśle sezonem produkcji jaj, oraz dość wysokim zróżnicowaniem genetycznym i morfologicznym. Niezmiernie interesujący jest sposób transportu, który pozwolił na opanowanie przez *Cytherissa*, gatunek niezdolny do aktywnego rozprzestrzeniania się, tak dużego obszaru. Jednakże postępująca eutrofizacja jezior powoduje wymieranie tego wąsko wyspecjalizowanego gatunku.

Uczestnikami projektu byli morfologowie, taksonomowie, genetycy, biogeografowie, ewolucjoniści, fizjologowie, embriologowie, ekolodzy i paleoekolodzy. Starali się między innymi wyjaśnić sposoby ewolucji gatunków z rodzaju *Cytherissa* oraz określić czynniki determinujące częściowe lub całkowite wymieranie niektórych gatunków co pozwoli wykorzystać je w monitoringu środowiska oraz umożliwi odtwarzanie ewolucji dawnych środowisk limnetycznych. Dokonali również próby oszacowania wpływu określonych czynników środowiska na morfologię karapaksu. Pewne parametry kształtu, wielkości i ornamentacji skorupki ściśle zależne od konkretnych warunków zewnętrznych mogą być również indykacyjnymi w rekonstrukcji paleośrodowisk.

Przedstawione w tej monografii artykuły, w zasadzie autonomiczne, jednak w szczególności sposób połączone wspólną, nadrzędną tematyką badawczą, zostały pogrupowane w 3 rozdziały: a) Morfologia i filogeneza, b) Biogeografia historyczna i c) Ekologia i paleoekologia. Dodatkowo podano też aneks poświęcony opisowi technik pobierania prób, sprzętu laboratoryjnego jak również nowym metodom opracowywania materiału badawczego.

Szczegółowe badania wzorcowych organizmów są nowoczesnym podejściem w biologii. Znaczny postęp został dokonany właśnie przez intensywne badania takich zwierząt jak *Drosophila* czy *Caenorabditis* (*Nematoda*). *Cytherissa lacustris* zdaje się być również takim organizmem. Z pewnością ten osobliwy gatunek małżoraczka przyczyni się w najbliższej przyszłości do rozwiązania szeregu problemów w paleolimnologii oraz pomoże w wielokierunkowym rozwoju tej i innych dziedzin biologii. Autorzy wyrażają więc nadzieję, że byli wystarczająco przekonujący dla wszystkich tych, którzy raczej sceptycznie patrzą na metaforyczny tytuł zbioru ich prac.

Na koniec warto dodać, że na przykładzie *Cytherissa lacustris* autorzy wskazują na istotny argument na rzecz ochrony różnorodności gatunkowej. Wielu pragmatycznych konserwatystów utrzymuje, że gatunki wymierały w ciągu całej historii naszej biosfery. Dlaczego więc powinniśmy martwić się lokalnym, współczesnym znikaniem kilku gatunków drobnych skorupiaków z naszych jezior. Małżoraczek, jak *Cytherissa lacustris* nie ma przecież znaczenia ekonomicznego dla ludzi, nie stanowi nawet zasadniczego pokarmu ryb, nie jest też podstawowym gatunkiem w bentosie jeziora. Gatunek ten „opowiada” jednak w szczególnie sugestywny sposób historię jeziora, szybko reaguje na pierwsze symptomy antropogenicznej eutrofizacji, stąd może być osobliwym bioindykatorem „zepsucia środowiska”. Pomaga również w rozwiązywaniu serii ogólnobiologicznych problemów stając się organizmem wzorcowym. Dlaczego więc nie pozostawić dla następnej generacji odkrywców natury podobnych, intelektualnych doznań, jakie dają badania żywych populacji *Cytherissa*?

Tom ten z pewnością zainteresuje nie tylko specjalistów ostrakodologów, ale także wszystkich zajmujących się środowiskiem słodkowodnym, a szczególnie sedymentologów, ekostatygrafów i paleoklimatologów.

Tadeusz Namiotko

P. A. Krawczuk — Географический kalejdoskop. Wyd. Radianskaja szkoła, Kijew 1988, s. 143.

Proces przyswajania wiedzy napotyka niejednokrotnie na poważne trudności i dlatego wymaga szczególnych zabiegów dydaktycznych. Chęć dokładniejszego poznania wybranej dziedziny nauki zaczyna dostrzegalnie wzrastać wówczas, gdy otrzymujemy wiadomości w formie łatwej do zapamiętania i urozmaiconej różnymi ciekawostkami. Potrafimy wtedy nie tylko szybciej zrozumieć omawiany problem, lecz również zaczynamy ukierunkowywać się. Tym tłumaczymy między innymi lepsze opanowanie jakiegoś przedmiotu w szkole, wybór kierunku studiów wyższych i wzrastającą

pasję ustawicznego doksztalcania się. Biorąc powyższe aspekty pod uwagę, należy z tym większym uznaniem powitać książkę Piotra Krawczuka „Kalejdoskop geograficzny”. Warto przy tym zaznaczyć, że przymiotnik „geograficzny” trzeba wymienić na „przyrodniczy”, ponieważ biologia została tam również szeroko uwzględniona. W omawianej pracy autor zebrał i zestawiał interesujące, a zarazem zadziwiające dane o 500 „rekordzistach” globu ziemskiego. Każdemu z nich poświęcono krótką informację zaczynającą się od takich określeń, jak: „pierwszy”, „najbardziej”, „największy”, „najmniejszy”, „najwyższy”, „najszybszy”, „najpowolniejszy” itd. Dobór materiału nastęrczał wiele nieoczekiwanych trudności, bo w literaturze przedmiotu spotykamy niejednokrotnie kontrowersyjne wartości liczbowe. Jest to uzasadnione nowymi odkryciami i dokładniejszymi badaniami. W trakcie studiowania treści książki nasuwa się pytanie, czy przytoczone stwierdzenia można uważać za kompletne i niezienne. Odpowiedź będzie przecząca, a jej uzasadnienie warto poprzeć przykładami. Wystarczy przypomnieć, że w 1885 roku wielką sensacją wywołał fakt odnotowania w Wierchojańsku temperatury powietrza — minus 67,8°C. Od tego czasu przez dziesiątki lat obszar ten okreśłano mianem „bieguna zimna”. Niedawno szczególne zainteresowania uczonych zwróciły się ku Antarktydzie, gdzie w 1983 r. na radzieckiej stacji badawczej „Wostok” zarejestrowano najniższą ciepłotę na świecie — minus 89,2°C. Kto wie, jak długo utrzyma się ten rekord?

Poziom wody w morzach ulega również zmianom. W czasach historycznych obniżył się on w Morzu Martwym o 12 m, a w Kaspjskim od końca XIX wieku o ponad 2,5 m. Z powodu obniżenia o 11 m poziomu wody w jeziorze Tarawera na Nowej Zelandii, przestał egzystować w 1904 roku największy na naszej planecie gejzer Waimangu.

Powoli „rośnie” najwyższy na Ziemi łańcuch górski — Himalaje. Poszczególne szczyty podniosły się po trzęsieniu ziemi w 1965 r. prawie o 30 m, podczas gdy wulkan Bezimiennyj na Kamczatce obniżył się o 200 m, w następstwie katastrofalnego wybuchu w 1956 r. Nie możemy jednak wyrażać w tych przypadkach zdziwienia, skoro nawet całe kontynenty znajdują się w ustawicznym ruchu.

Widoczne zmiany zauważamy również w biosferze. Badania wykazały, że każdego roku ginie w świecie zwierzęcym jeden gatunek, a wymieranie trwa już od wielu tysiącleci. Według opinii paleontologów, w ciągu istnienia życia na Ziemi zniknęło najprawdopodobniej około 95% istniejących dawniej gatunków, a pojawiło się więcej niż wymarło. Rabunkowa gospodarka człowieka oraz globalne zmiany naturalnych warunków egzystencji przyspieszyły znacznie zagładę. W ubiegłym stuleciu wyniszczono ponad 100 gatunków ssaków, a obecnie sporo przedstawicieli świata roślin i zwierząt jest bardzo zagrożonych.

Recenzowana praca składa się z ośmiu rozdziałów. W pierwszym zgromadzono informacje o najstarszych mapach i globusach, jak również o wielu ważnych wyprawach podejmowanych od czasów antycznych. Dowiadujemy się też o zdobywcach najwyższych szczytów górskich, największych morskich głębin i kosmosu.

Rozdział drugi obejmuje zestaw pewnych najbardziej charakterystycznych cech poszczególnych kontynentów i wysp, najtragiczniejsze w skutkach trzęsienia ziemi i wybuchy wulkanów. Podano tam również wysokość szczytów górskich we wszystkich częściach świata, uwzględniono największe zapadliska i depresje oraz pustynie, pieczary krasowe, jak też wielkość samorodków złota, meteorytów i diamentów.

W rozdziale trzecim odnotowano najgłębsze i najpłytsze oceany i morza, największe przypiływy morskie, wielkość gór lodowych i fal powstałych na skutek trzęsień podmorskich, zaś w czwartym najważniejsze arterie wodne, wodospady, jeziora, lodowce i kanały.

Z treści rozdziału piątego możemy zaczerpnąć pewne wybrane wiadomości z meteorologii i klimatologii. Przytoczono m.in. najniższe i najwyższe temperatury powietrza na globie ziemskim, a poza tym wymieniono obszary o największej ilości dni słonecznych i najobfitszych opadach atmosferycznych.

W rozdziale szóstym zaprezentowano najbardziej oryginalne „rekordy” dostrzeżone wśród roślin. Znajdujemy tam informację o maksymalnej wielkości glonów morskich oraz o najwyższych i najstarszych drzewach. Oprócz tego wyeksponowano taksony posiadające największe liście, kwiaty

i owoce, jak również te, które wytwarzają rekordową ilość nasion i zachowują najdłużej zdolność kiełkowania.

Tematem rozdziału siódmego są zwierzęta, począwszy od bezkręgowców a skończywszy na ssakach. Omówiono je w sposób analogiczny, posługując się różnymi, mało znanymi ciekawostkami. Któż bowiem pamięta, że ślimak nagi może mieć do 30 tys. drobnych ząbków chitynowych, a pewna ryba żyjąca w rzekach Półwyspu Czukockiego i na wybrzeżach Alaski potrafi przetrwać zimę w lodzie lub zamarzniętym mule?

Rozdział ósmy dotyczy wyodrębnionego ssaka naczelnego, jakim jest człowiek. Dostarczone dane o tempie przyrostu naturalnego, o gęstości zaludnienia i o regionach najbardziej zurbanizowanych. Poza tym wyszczególniono i zwięźle opisano największe i najmniejsze państwa kuli ziemskiej, miasta-giganty i miejscowości położone najwyżej nad poziomem morza. Wspomniano też w wroście Pigmejów (140 cm) i o niektórych plemionach z Afryki Wschodniej osiągających wysokość 185 cm.

Prezentowana książka została zredagowana rzetelnie i z dużą erudycją. Jest tym bardziej cenna, że dotychczas było brak podobnych oryginalnych opracowań. Pełna zgodność z obecnym stanem wiedzy, ładny styl i umiejętne przedstawienie wszystkich tematów w prostej i zrozumiałej formie zwiększają poważnie jej atrakcyjność. Ciekawy i nowoczesnie ujęty obfity materiał zaabsorbuje bez wątplenia najszersze rzesze czytelników, a zwłaszcza młodzież szkolną.

W następnym wydaniu tej interesującej pracy należałoby uwzględnić spis wykorzystanej literatury oraz nazwy łacińskie cytowanych roślin i zwierząt, bo trudno zorientować się, o jakie taksony chodzi. Tur (*Bos primigenius* Bojanus) został wytopiony w roku 1627, zaś krowa morska (*Hydrodamalis gigas* Zimmermann) w drugiej połowie XVIII wieku, a nie jak podaje autor w dziewiętnastym stuleciu. Zastrzeżenie budzi również wyolbrzymiona długowieczność drzew. Nie wiem skąd pochodzą informacje, że macrozamia z Australii osiąga wiek 15 tys. lat, a cedr znaleziony w Japonii oceniono na 7200 lat, zaś baobab żyje ponad 5500 lat?

Obecne poglądy na ten temat różnią się diametralnie od dotychczasowych ocen zawartych w różnych podręcznikach i encyklopediach. Badania wykazały, że baobab ma wprawdzie bardzo gruby pień, ale rozrasta się na grubość niezwykle szybko, bo od dwóch do trzech centymetrów rocznie i już po 50 latach jest potężnym drzewem. Niektórzy nasi autorzy, m.in. prof. Karol Ermich, podają, że baobab żyje tylko 200 lat. Natomiast najstarszym drzewem na naszej planecie jest sosna oścista (*Pinus aristata* Engelm.) z Ameryki Północnej — Góry Skaliste, od Kolorado do północno-wschodniej Kalifornii. Warto zaznaczyć, że w 1945 roku została ona odkryta również w Górach Białych w Arizonie. Jej wiek oszacowano na 3 tys. lat, a niektóre okazy nawet na 4600 lat.

Długość życia niektórych zwierząt wydaje się też zawyżona. Chodzi tu zwłaszcza o psa, którego maksymalną długość życia oceniono na 34 lata i konia — 60 lat?

Mimo tych drobnych krytycznych uwag książka zasługuje na zapoznanie się z nią.

Roman Karczmarczyk



# ZEBRANIA, ZJAZDY I KONFERENCJE NAUKOWE

---

## PIERWSZE LETNIE SEZONY NA STACJI HYDROBIOLOGICZNEJ W MIKOŁAJKACH\*

SZANOWNI PAŃSTWO,

Wierzę, że Stacja Hydrobiologiczna w Mikołajkach doczeka się w przyszłości równie pełnej monografii jak Stacja Hydrobiologiczna na Wigrach (Gabriel Brzęk, 1988). Był to główny powód, który skłonił mnie do nakreślenia moich spostrzeżeń dotyczących działalności Stacji w sezonach letnich 1952, 1953, 1954 i 1956. W ciągu tych czterech lat spędziłem na Stacji Hydrobiologicznej w Mikołajkach około 9 miesięcy, niestety w tym okresie nie prowadziłem żadnej kroniki, tak więc wspomnienia czerpię przede wszystkim z pamięci.

Stacja Hydrobiologiczna w Mikołajkach swoje powstanie zawdzięcza Andrzejowi Szczepańskiemu i Janowi Dembowskiemu. Pierwszy był wielkim pasjonatem limnologii i nie wyobrażał sobie życia osobistego i naukowego poza obszarem wielkich Jezior Mazurskich, drugi uważał, iż rozwinięta naukowa placówka biologiczna nie może istnieć bez stacji hydrobiologicznej. Dembowski wielokrotnie też podkreślał, że każdy rasowy biolog, niezależnie od specjalności, powinien odbyć staże na stacjach hydrobiologicznych, najlepiej zarówno śródlądowych, jak i morskich. Było więc sprawą oczywistą, że odradzający się po zniszczeniach wojennych Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego powinien, podobnie jak przed 1939 rokiem, obejmować również stację hydrobiologiczną. Przed samą wojną były aż trzy: na Wigrach, Na Helu i w Pińsku. Wyraz temu dążeniu dał Jan Dembowski w przemówieniu wygłoszonym w listopadzie 1948 roku podczas oficjalnego otwarcia Instytutu w jego tymczasowej siedzibie w Łodzi przy ul. Południowej 66. Mam wątpliwości, czy zamiary prof. Dembowskiego zostałyby szybko urzeczywistnione, gdyby nie jego pozycja w nauce i osoba Andrzeja Szczepańskiego, który dla zrealizowania swojej pasji życiowej działał na terenie Wielkich Jezior Mazurskich również od 1948 roku. Nie jest moim zamiarem szczegółowe odtwarzanie kolejnych perypetii, które każdy z nich osobno, jak również razem, musieli pokonać dla realizacji tego celu. Mogę natomiast podać dokładnie datę, kiedy usłyszałem, uczestnicząc przy rozmowie między Janem Dembowskim i Andrzejem Szczepańskim, że Stacja działa, a wszystkie formalności związane z przejściem budynków i terenu zostały pokonane. Było to 2 lipca 1951 r. w hallu Auli Politechniki Warszawskiej, w ostatnim dniu I Kongresu Nauki Polskiej. Rozmówcy ustalali również szczegóły dotyczące przyjazdu do Mikołajek Dembowskiego wraz z współpracownikami na wspólne badania. Podczas tego spotkania na zawsze utrwalił mi się obraz Andrzeja, jego ciężka sylwetka, zbójcka uroda, silny męski głos i miły ciepły uśmiech. Człowiek sympatyczny, ale jednocześnie stanowczy, wzbudzający respekt.

W roku 1951 nie wyjechałem do Mikołajek. Z Janem Dembowskim udali się żona Wiktoria Stanisława Dembowska, Jadwiga Dąbrowska, Barbara Fedeczka i Andrzej Grębecki. Był to ostatni sezon, w którym port, budynek eksploatowali wspólnie pracownicy Instytutu im. Nenckiego oraz nauczyciele akademicy i studenci AWF. Z licznych, w tym również i humorystycznych, opowiadań można było wnosić, że były to stosunki bezkonfliktowe, a nawet wręcz zażyłe. Mój osobisty kontakt ze Stacją Hydrobiologiczną w Mikołajkach rozpoczął się w ostatnich dniach czerwca 1952 r. Wraz z Andrzejem Grębeckim i Włodzimierzem Kinastowskim tworzyliśmy trójkę, wówczas jeszcze

---

\* Wystąpienie odczytane podczas uroczystości 40-lecia Stacji Hydrobiologicznej w Mikołajkach (Instytut Ekologii PAN), 5 września 1991 r.

z Zakładu Biologii Eksperymentalnej Uniwersytetu Łódzkiego, która miała realizować letni program badawczy zaprogramowany przez Dembowskiego. Uzupełniała nas w niektórych tygodniach Władysława Chodorowska, hydrobiolog z Zakładu Hydrobiologii tworzonoego przez Romualda Klekowskiego.

Jan Dembowski, który był pierwszym w Polsce nowoczesnym etologiem, miał od początku lat dwudziestych do końca życia dwa ukochane obiekty badawcze: orzęski — głównie *Paramecium caudatum* oraz chruścika *Molanna angustata*. W II Rzeczypospolitej zachowanie się *Paramecium* badał do roku 1934 w Instytucie im. Nenckiego w Warszawie, a do 1939 w Zakładzie Biologii Ogólnej Uniwersytetu Stefana Batorego w Wilnie, natomiast *Molanna* pozostawała obiektem badanym przede wszystkim na Stacji Hydrobiologicznej na Wigrach. Ten tryb pracy badawczej zamierzał również zastosować po wojnie. Głównym zadaniem sezonu letniego naszej trójki miały być dalsze prace dotyczące etologii larwy *Molanna*. Jak wiadomo, zwierzę to buduje domki z piasku, które, czy to po odwróceniu na grzbiet w wyniku falowania, czy przez człowieka lub jakieś zwierzę, stara się nie wychylając się z domku przywrócić do położenia normalnego. Dembowski postanowił sprawdzić, czy w możliwie jednolitych warunkach (jednorodnie rozproszone oświetlenie, ten sam charakter podłoża) istnieją indywidualne preferencje i sekwencje zachowań po odwróceniu na grzbiet. Pracowaliśmy w pokoju o szczelnie zastąpionych oknach, przy jednorodnym świetle padającym z góry, śledząc i notując zachowanie larw umieszczonych na przesianym piasku w środku kryształizatora. Larwę odwracało się delikatnie na grzbiet i zapisywało kierunek udanych i nieudanych wychyleń — prawa, lewa, środek. Dla każdej larwy sporządzało się protokół, który obejmował określoną liczbę wychyleń. Wyniki uzyskane w ten sposób analizował prof. Dembowski, a następnie dokonywał ich opracowania statystycznego prof. z UMCS Mikołaj Olekiewicz. Eksperymenty te były dla nas ciężką katorgą. Pogoda była piękna, poza nami wszyscy miejscowi i przyjezdni prowadzili prace terenowe, życie tętniło, za oknami maślaki, a później inne grzyby wysypały obficie, okonie jeden po drugim brały przy pomoście. Co gorsza, prace te nie przyniosły spodziewanych wyników. Rozkład wychyleń larw *Molanna angustata* przy odwracaniu był przypadkowy. Larwy, które podczas budowy domków, czy też ich częściowej odbudowy, wykazywały dużą zmienność zachowania, a więc plastyczność instynktu, sposób odwracania miały szablonowy.

Po tych niepowodzeniach zdołaliśmy namówić prof. Dembowskiego, aby w sezonie letnim 1953 wyraził zgodę na przeprowadzenie przez naszą trójkę (Andrzej Grębecki, Włodzimierz Kinastowski i Leszek Kuźnicki) badań terenowych, dotyczących ilościowych badań rozmieszczenia *Molanna* w strefie brzegowej Jeziora Mikołajskiego, Beldany, Śniardwy i jezior do Śniardw przyległych. Badania te zajęły nam prawie cały sezon letni. Związane to było z chorobą Włodzimierza Kinastowskiego, który pozostawał na Stacji, ale nie był w stanie przebywać wiele godzin na łodzi i w wodzie. Efektem tych naszych badań ilościowych było doniesienie zamieszczone w *Ekologii Polskiej* (1954) oraz obszerna publikacja w *Archiwum Hydrobiologii Polskiej* pt. „Uwagi o ekologii larwy chruścika *Molanna angustata* w związku z jej rozmieszczeniem w jeziorach” (nr 2, 1954, 191–235). Larwy *Molanna* występowały w osłoniętych trzciną i sitowiem zatoczkach, unikały stanowisk otwartych, w szczególności na Śniardwach. Domek z piasku nie stanowi żadnego przystosowania wobec silnego falowania, co potwierdzało się również w warunkach eksperymentalnych. Istniała natomiast wyraźna korelacja w wyborze materiału. Na stanowiskach osłoniętych ziarnami piasku, z których zbudowany był domek, były mniejsze, na bardziej otwartych — większe. Była to moja jedyna terenowa praca ekologiczna, jaką opublikowałem. Sezon letni 1954 miał inny charakter. Nasza trójka przebywała na Stacji tylko dwa miesiące, a nie jak poprzedni przez trzy miesiące. Prof. Dembowski jesienią przygotowywał sesję naukową dotyczącą zastępczości ruchowej, poświęconą głównie problematyce medycznej związanej z porażeniami po wylawach i innych uszkodzeniach mózgu. Wstępem do sesji miał być jego wykład o różnych przykładach zastępczości ruchowej u stawonogów i kręgowców. Informacje do wykładu czerpał z piśmiennictwa, ale niektóre z podawanych przykładów nasuwały pewne wątpliwości. Naszym zadaniem było ich sprawdzenie. U stawonogów zastępczość ruchowa ma zawsze charakter automatyczny i jeśli występuje pojawia się bez żadnego procesu uczenia, natychmiast po uszkodzeniu. U kręgowców, np. ryb, występują

elementy uczenia, ale sprowadzają się przede wszystkim do unikania takich ruchów, które mogą prowadzić do zaburzeń równowagi.

Lato 1956 roku zapowiadało zmiany polityczne, które wkrótce rzeczywiście nastąpiły. Prof. Dembowski tym razem wystąpił z inicjatywą zorganizowania w Mikołajkach w sierpniu dla studentów kursu poświęconego problematyce regeneracji i etologii. Część pierwszą mieliśmy przygotować i poprowadzić w dwójkę, wspólnie z Włodzimierzem Kinastowskim, część etologiczną przede wszystkim doc. Rasza Szlep i prof. Dembowski. Kurs, jak mi się wydawało, bardzo przypadł do gustu jego uczestnikom. Organizacja była sprawna, wyżywienie znakomite, a zajęć niezbyt wiele. Z nieznanym mi przyczyn prof. Dembowski w trakcie trwania kursu przestał się nim interesować, a doc. Szlep miała dość ograniczony program. Wyjeżdżając z Mikołajek w ostatnich dniach sierpnia, nie miałem wątpliwości, że zakończyłem pewien etap w moim życiu naukowym, nastąpił trwały, co muszę podkreślić z żalem, rozwód ze Stacją Hydrobiologiczną. Po roku 1956 w Instytucie im. Nenckiego zaczęła narastać opozycja wobec samej Stacji. Wpływowi członkowie Rady Naukowej i wicedyrektorzy Jerzy Konorski i Włodzimierz Niemierko podnosili sprawę dużych dla Instytutu obciążeń administracyjnych, a w szczególności finansowych, ich zdaniem nie równoważonych dorobkiem naukowym. Jesienią 1960 roku Jan Dembowski wraz z liczną grupą profesorów został decyzją rządu przeniesiony na emeryturę. W roku 1961 Instytut im. M. Nenckiego przekazał Stację Hydrobiologiczną Zakładowi Ekologii PAN.

Od chwili powstania Stacja Hydrobiologiczna w Mikołajkach była miejscem, w którym spotykało się liczne grono naukowców różnych specjalności. Stało to w kontraście do stałej kadry naukowej, która była nieliczna. Początkowo (1951–1952) stanowiły ją dwie pary — Andrzej i Wanda Szczepańscy oraz Adam i Maria Synowcowie. Synowcowie byli geografami, którzy gościnnie przebywali na terenie Stacji. Do czasu wybudowania ośrodka po przeciwnej stronie jeziora Mikołajskiego, Stacja Hydrobiologiczna stanowiła jednak stały punkt oparcia dla badań limnologicznych prowadzonych przez geografów i była miejscem organizacji ich konferencji i kursów szkoleniowych. Od roku 1953 grupa biologów powiększyła się o Stanisława i Albinę Kosickich.

W latach pięćdziesiątych Andrzej Szczepański zajmował się przede wszystkim studiami porównawczymi składu chemicznego i własnościami optycznymi wód jeziornych należących do zlewni rzeki Krutynia, Wanda Szczepańska — chruścikami, Stanisław Kosicki — nartnikami i wrotkami, zaś Albina Kosicka — trzcina. Kosiccy opuścili Stację w 1959 roku. To, co najmocniej utrwaliło mi się w pamięci, to zapał Kosickiego do wędkarstwa i jego aresztowanie latem 1954 roku pod zarzutem zastrzelenia w czasie wojny partyzanta AL. Rzeczywiście, Kosicki był w AK, uczestniczył w jakiejś raczej przypadkowej strzelaninie, ale sprawa wyjaśniła się i został zwolniony po paru tygodniach.

W czasie drugiej wojny światowej straty wśród polskich hydrobiologów były szczególnie dotkliwe, a losy wielu z nich tragiczne.

Dembowski uważał, że to przede wszystkim Instytut im. Nenckiego jest predysponowany do odbudowy badań podstawowych z zakresu hydrobiologii. W jego planach jeszcze z lat czterdziestych Stacja Hydrobiologiczna miała być przyczółkiem, głównym zaś ośrodkiem — Zakład Hydrobiologii Eksperymentalnej ulokowany w nowo wybudowanym gmachu Instytutu w Warszawie. W Łodzi na zrealizowanie tych planów nie było fizycznie miejsca. Podobnie jak w wypadku Stacji w Mikołajkach, ten zamiar powiódł się Dembowskiemu w pełni dzięki odkryciu właściwego człowieka do realizacji tego celu. Był nim Romuald Klekowski — starszy asystent Uniwersytetu Łódzkiego — do roku 1953 pracujący u prof. Tadeusza Wolskiego. Romuald Klekowski, o niebywałej energii, temperamencie, ostrym języku i znakomitym poczuciu humoru. Został mianowany kierownikiem Zakładu Hydrobiologii Eksperymentalnej, z podstawowym zadaniem na lata pięćdziesiąte — zbudowanie od zera kadry naukowej tej placówki. Romek, jak wszyscy od początku Go nazywaliśmy, wykorzystywał Stację w Mikołajkach do realizacji tych celów. Tu rozpoczęli w pierwszej połowie lat pięćdziesiątych swoją karierę naukową Andrzej Chodorowski i Władysława Chodorowska, i Ewa Styczyńska-Jurowicz. Dla Chodorowskich teren Stacji był tylko punktem wypadowym centrum uzupełnień, gdyż większość czasu spędzali pod namiotem. Romuald Klekowski był organizatorem kursów z zakresu hydrobiologii, propagatorem Stacji jako wyjątkowego miejsca do prowadzenia

praktyk studenckich. Z tych to powodów Stacja Hydrobiologiczna w Mikołajkach była w rzeczywistości otwartym terenem wszechstronnego kształcenia młodych kadr naukowych z całego kraju, niezależnie od uczelni na której studiowali, czy miejsca pracy. Nie będę wymieniał długiej listy nazwisk studentów, czy najwyżej asystentów, którzy w latach 1951–1956 przebywali na Stacji, a którzy dziś, Iza się w oku kręci, są seniorami w nauce tak w kraju, jak i za granicą.

Wszyscy więc Stacji Hydrobiologicznej w Mikołajkach wiele zawdzięczamy, a z pobytem na jej terenie wiąże się wiele silnych przeżyć. Niechaj to pierwsze czterdziestolecie istnienia wyznacza Jej dalszy znamienity rozwój.

*Leszek Kuźnicki*

### SESJA NAUKOWA POŚWIĘCONA PAMIĘCI LILIANY LUBIŃSKIEJ — WYBITNEGO POLSKIEGO NEUROBIOLOGA

19 listopada 1991 roku, w pierwszą rocznicę śmierci Liliany Lubińskiej, odbyła się Sesja Naukowa poświęcona Jej pamięci. Sesja została zorganizowana przez Komisję Historii Nauk Neurologicznych (przewodniczącą jest Hanna Jędrzejowska) oraz przez Zakład Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego, w którym Liliana Lubińska pracowała pół wieku. Na sesji mówiliśmy o roli, jaką odegrały jej badania w nauce i w klinice układu nerwowego oraz o wpływie jaki wywarła jej niezwykła osobowość na tych, którzy się z nią stykali przez lata. Jedną z jej wyrazistych cech było, że dążyła w swoich badaniach do perfekcjonizmu i wymagała bezwzględnie tego samego od swoich uczniów, współpracowników i kolegów. Stella Niemierko, koleżanka szkolna Liliany Lubińskiej i współautorka kilku jej ważnych prac, mówiła obszernie i bardzo pięknie o jej życiu i pracy naukowej w Paryżu, Warszawie, Suchumi i ponownie w Warszawie. Jirina Zelená z Pragi, która również współpracowała z Lilianą Lubińską, mówiła o jej fundamentalnym odkryciu, że strumień aksoplazmy płynie nie tylko od ciała neuronu do jego zakończeń na obwodzie, ale również z obwodu do ciała neuronu. Odkrycie to jest jednym z ważniejszych w neurobiologii ostatnich dziesięcioleci, jak każde zaskakujące odkrycie zostało przyjęte z dużym oporem i w końcu przyniosło Lubińskiej wielkie międzynarodowe uznanie. Dla przykładu, należy ona do bardzo wąskiego grona honorowych członków International Brain Research Organization (IBRO). Jan Haftek, który wykonał przed laty pracę doktorską u Liliany Lubińskiej, mówił o bezpośrednim wpływie wyników jej badań nad wpływem różnych czynników na regenerację nerwów obwodowych, na rehabilitację chorych w klinice neurochirurgicznej. Widzieliśmy, że uszkodzone nerwy kończyny górnej u pacjenta regenerują parokrotnie szybciej, jeżeli kończyna znajduje się w ogrzewanym rękawie. Autorami drugiego klinicznego referatu byli Hanna Drac, Jarosław Pniewski i Janina Rafałowska. Sesja przypominała wiele z tego, co o Lilianie Lubińskiej pamiętać należy.

*Bogusław Żernicki*

### SYLWETKA LILIANY LUBIŃSKIEJ\*

Zebrałiśmy się, by uczcić pamięć Liliany Lubińskiej. Wśród obecnych na tej sali większość znała Ją dobrze, niektórzy przez bardzo wiele lat, głównie jako wybitnego neurofizjologa, czy może lepiej neurobiologa. Osiągnięcia Jej w zakresie tej dziedziny wiedzy są niezaprzeczalne i niektóre z nich

\* Wystąpienie Pani Profesor Stelli Niemierko na Sesji Naukowej poświęconej pamięci Prof. dr Liliany Lubińskiej, zorganizowanej przez Zakład Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego oraz Komisję Historii Nauk Neurologicznych Komitetu Nauk Neurologicznych PAN w dniu 19 listopada 1991 r.



będą omówione w ciągu tej Sesji. Mój dzisiejszy udział ma jednak zupełnie inny charakter. Chciałabym Państwu przybliżyć sylwetkę Liliany jako niezwykle bogatej indywidualności, bardzo skomplikowanej, dla niektórych być może nawet kontrowersyjnej, lecz niewątpliwie pod wieloma względami osobowości wyjątkowej. Pragnę od razu, na wstępie zaznaczyć, że moje wystąpienie ma charakter osobistych wspomnień, częściowo refleksji. Bardzo mi trudno o jakieś obiektywne spojrzenie — być może ze względu na długą przyjaźń. Nie wykluczam, że gdyby ktoś inny przedstawiał charakterystykę Liliany, to podkreśliłby inne cechy Jej osobowości. Najgorsze, że nie jestem wcale pewna, czy moje oceny byłyby przez Lili akceptowane, raczej wydaje mi się, że powiedziałyby, łagodnie z uśmiechem: „Czy naprawdę nie masz nic lepszego i ciekawszego do roboty niż się tym zajmować?”

Lilianę znałam prawie „od zawsze”, poznałyśmy się bowiem w czasach, dla większości tu obecnych — przedhistorycznych — bo w roku 1919 i nasza przyjaźń przetrwała do końca Jej życia, a może mego? W tym właśnie 1919 roku Lili wstąpiła w Warszawie do V klasy Gimnazjum Związku Zawodowego Nauczycieli Polskich Szkół Średnich, do którego ja już uczęszczałam od roku. Na marginesie chciałabym przypomnieć, że w tych dawnych latach klasą maturalną była VIII. Chodziłyśmy więc do szkoły razem przez cztery lata. Kilka słów o naszej szkole, która na pewno miała znaczny wpływ na rozwój osobowości Lili. Jest więc rok 1919, rok po uzyskaniu Niepodległości przez Polskę, rok po powrocie z Moskwy, gdzie obydwie spędziłyśmy 4 lata, chodząc do najmłodszych klas w rosyjskiej szkole (w Rosji nie znałyśmy się).

Czym się wyróżniała nasza szkoła, którą wspominałyśmy z dużą przyjemnością, a nawet pewnym rozrzewnieniem. Po pierwsze szkoła miała dobry zespół nauczycielski który — za małymi wyjątkami — umiał zachęcić do nauki. Po drugie — była to szkoła postępową, o zabarwieniu wyraźnie lewicowym. Tyczyło się to zarówno grona nauczycielskiego, jak i wielu rodziców młodzieży. Dla przykładu przytoczę kilka nazwisk nauczycieli: Jan Hempel, znany działacz PPS-lewicy, publicysta; Roman Jabłonowski — fizyk, Wiktoria Rajchmanowa, Stefania Sempołowska — postać prawie legendarna, Natalia Gąsiorowska. Wielu naszych nauczycieli, jak i szkolnych koleżanek odegrało dość znaczną rolę w okresie okupacji niemieckiej, niektórzy, jak np. Joasia Kunicka, przypłacili to życiu.

Chociaż szkoła nasza nosiła nazwę „Gimnazjum Filologiczne” (uczyłyśmy się łaciny i dwóch języków nowożytnych, francuskiego i niemieckiego), to duży nacisk był położony na nauki matematyczno-przyrodnicze. Dyrektorka była z wykształcenia biologiem, ponadto miałyśmy jeszcze jedną przyrodniczkę, absolwentkę słynnego Uniwersytetu w Heidelbergu. Chyba właśnie w V czy w VI klasie obudziły się w Lili zainteresowania przyrodnicze. Sprzyjały temu dość dobre jak na owe czasy pracownie, zoologiczna i chemiczna, w których przeprowadzałyśmy samodzielnie, w cudzo-słowie, doświadczenia. Lili brała również udział, i to bardzo czynny, w międzyszkolnych biologicznych kółkach samokształceniowych, w wycieczkach biologicznych, prowadzonych przez młodych zapalonych przyrodników. Bardzo interesowała się fizyką, chodziłyśmy do Pracowni, która należała do wyższej Szkoły Technicznej, chyba Rotwanda i Wawelberga, gdzie wykonywałyśmy doświadczenia, które sprawiały wiele przyjemności. Liliana entuzjasmowała się wówczas teorią względności. Starła się dobrze ją zrozumieć i nawet bardzo przez siebie lubianą nauczycielkę zapędzała w kozi róg zbyt dociekliwymi pytaniami. Lili chłonęła wiedzę, była wszystkiego ciekawa. Ta cecha charakteryzowała ją przez całe życie. Jej zainteresowania bynajmniej nie ograniczały się do nauk ścisłych: literatura piękna, poezja były dla Niej bardzo ważne i pozostały takimi na zawsze. Jej wypracowania, nawet na tzw. tematy dowolne, często odczytywano w klasie, co było najwyższą pochwałą. Jeżeli natomiast czymś się nie interesowała, to nie było siły, która by potrafiła ją zmusić do uczenia się np. gramatyki niemieckiej. Ciekawe zresztą, że ogromne zainteresowania lingwistyczne (zwłaszcza w zakresie anglistyki) obudziły się w Lilianie później, prawdopodobnie źródłem tego była konieczność pisania prac po angielsku, chęć brania udziału w zagranicznych konferencjach naukowych. Już nawet w Paryżu, w okresie gdy tam studiowała, znając bardzo słabo angielski, z wielkim wysiłkiem rozpoczęła, ze względów zarobkowych, pisanie angielskich streszczeń z francuskich prac dla referatowego czasopisma angielskiego. Jeżeli zaś Liliana postanawiała czegoś się

nauczyć, to robiła to niesłychanie porządnie, od podstaw. Tak było, w znacznie późniejszych okresach, ze statystyką, gdy była Jej potrzebna, z zasadami wyższej matematyki, czy też różnych metod badawczych, które mogły jak sądziła pomóc Jej w rozwiązywaniu jakiegoś problemu. Nawet na wakacjach, które spędzałyśmy wielokrotnie wspólnie, trudno było czasem namówić Lili na wycieczkę, gdy rozwiązywała zadanie matematyczne.

W szkole Liliana była ogólnie lubiana przez koleżanki, choć nie należała do tzw. przywódczyń. Pomagała natomiast bardzo chętnie tym, które miały jakieś trudności w nauce. W VII–VIII klasie Lili miała już chyba bardo skryształizowane poglądy społeczne o wyraźnym zabarwieniu lewicowym. Zorganizowała m.in. kółko samokształceniowe na temat historii ruchów robotniczych. Brała udział w nielegalnych demonstracjach 1-majowych. Przed egzaminami maturalnymi Liliana powzięła już decyzję studiowania biologii. Z naszej klasy tylko my dwie wybrałyśmy tę dziedzinę wiedzy. Pamiętam, że na pożegnalnym zebraniu maturzystek nasza dyrektorka starała się przepowiedzieć przyszłość niektórym swoim wychowankom. W dwóch przypadkach udało się to jej niewątpliwie: karierę naukową Lili i artystyczną Zosi Małynicz, kilka lat temu zmarłej wybitnej artystce scen warszawskich.

Jesienią 1923 r. wstąpiłyśmy obydwie na biologię UW. Dla Lili był to rok przełomowy, powzięła bowiem decyzję, że chce być samodzielna i nie chce mieszkać w domu rodzinnym, a już we wczesnej młodości cechowała ją nieustępliwość i upór w przeprowadzaniu swoich zamiarów. Pamiętam, że na moje pytanie czy da sobie radę materialnie, odpowiedziała, że utrzyma się albo z korepetycji, albo znajdzie inną pracę, a ostatecznie może być tzw. pomocą przy pracy murarzy, bo tam jest, jak mówiła, bardzo przyjemna atmosfera koleżeńska. Do tego nie doszło, Lili rozpoczęła samodzielne życie, mieszkając i pracując w bibliotece miejskiej wraz z koleżankami i dając korepetycje. Po I roku studiów w Warszawie Lili zdecydowała się na wyjazd do Paryża, aby tam kontynuować studia na Wydz. Nauk Ścisłych na Sorbonie. Wiem od samej Lili, że dość szybko zaklimatyzowała się w Paryżu, początkowo klepała biedę, odżywiając się głównie bananami, ale miała wówczas 20 lat i perspektywę wspaniałych studiów. W 1927 r. otrzymała licencjat w zakresie Fizjologii Ogólnej, Chemii Biologicznej i Biologii Ogólnej. Marzenia Jej ziściły się, zaproponowano Jej bowiem stanowisko młodszej asystentki w Zakładzie Fizjologii Ogólnej kierowanym przez prof. L. Lapicque'a, specjalistę od chronaksji. Otrzymała także stypendium na badania naukowe. Uwieńczeniem ich było opracowanie dysertacji, poświęconej szczegółowej analizie odruchu językowo-szczękowego i odruchu mrugania. Za pracę tę otrzymała nagrodę im. Coëmme Paryskiej Akademii Medycznej, na podstawie tej tezy otrzymała tytuł Docteur ès Sciences Sorbony z najwyższym wyróżnieniem.

Okres Paryski bardzo ważny w życiorysie Lili, zarówno ze względów naukowych, jak i na ukształtowanie się Jej niektórych postaw życiowych, jest mi właściwie najmniej znany. Wiedziałam, że utrzymywała bliskie stosunki z koleżankami i kolegami pochodzącymi z Polski. Niektórych znałam, jak np. Jankę Ujazdowską, wówczas studentkę socjologii, a naszą szkolną koleżankę, Jadwigę i Henryka Jędrzejewskich (rodziców obecnej tu prof. Hanny Jędrzejewskiej). Pani Jadwiga studiowała geografję, p. Henryk był fizykiem, pracował pod kierunkiem Marii Curie-Skłodowskiej (Lili też uczęszczała na wykłady M. Curie-Skłodowskiej, ale wcale, jak mi mówiła, nie zachwycała się nimi). Niestety żadna z wymienionych osób nie żyje. Chcąc uzupełnić moje bardzo fragmentaryczne informacje zwróciłam się do p. Stacha Brauna, jednego z serdecznych przyjaciół Lili z Paryża. Jest to ekonomista, mieszkający od bardzo wielu lat w Nowym Yorku, odwiedzał on po wojnie Polskę i wówczas poznałam go. Przesłał mi swoje wspomnienie, które za jego zgodą i w pewnym wyborze cytuję: „Pierwszy raz spotkałem się z Lilką w 1925 r. w Paryżu. Lili studiowała wówczas na Faculté des Sciences. W tym okresie i Lili, i ja byliśmy związani z grupą młodych studentów z Polski, przeważnie komunistów, spośród których większość zaliczała się do sympatyków i tylko niektórzy byli aktywnymi członkami Polskiej Sekcji Komunistycznej Partii Francji. Był to okres wiele lat poprzedzający rozpętanie terroru Stalina, procesów moskiewskich i sowieckiej dominacji w krajach Europy Wschodniej. Sądzę, że ludziom, którzy przeżyli panowanie komunistów w Polsce po wojnie, trudno sobie wyobrazić, że w 1925 r. młodzi zwolennicy tego kierunku składali się z idealistów. Dla

nich decydującym kryterium, od którego było uzależnione ich stanowisko wobec działaczy różnych kierunków politycznych, była nie narodowość, pochodzenie lub obywatelstwo, ale wyłącznie ich stosunek do walki o usunięcie nierówności społecznej, ekonomicznej i kulturalnej. Takie były nastroje w tym okresie znacznej grupy studentów, z którymi Lili była związana. Lili nie należała do jakiegokolwiek partii lub młodzieżowej organizacji politycznej. Wiem natomiast, że sympatyzowała z francuską organizacją młodzieży uniwersyteckiej „Union Fédérale des étudiants”, której Oddział Paryski był pod wpływem komunistów. Między nimi była pewna liczba studentów z Polski, których nazwiska stały się głośne w Polsce po 20 latach (Hilary Minc, Stefan Wierbłowski, Zygmunt Modzelewski). Lili nie utrzymywała bliższych stosunków osobistych z większością członków tej organizacji, m.in. dlatego, że nigdy nie była zdolna tolerować dogmatycznego podejścia zarówno do spraw politycznych, jak i osobistych. Większość czasu Lili spędzała w laboratoriach, ale poza tym bardziej ją interesowały sprawy humanistyczne niż czysta polityczna ideologia. W tym okresie Lili spędzała godziny na rozmowach o literaturze głównie rosyjskiej i francuskiej ze znajomymi, z którymi łączyły ją podobne doświadczenia życiowe, gdy w dzieciństwie, nie znając się, przebywali ze swymi rodzicami w Rosji podczas rewolucji. Lili znajomość rosyjskiej literatury była zdumiewająca, częściowo pochodziła z czasów, gdy miała 13 lat i gdy pochłaniała książki. Wraz z emocjami związanymi z obydwiema rewolucjami literatura rosyjska miała ogromny wpływ na Lilę. Przejawiało się to w tym, że miała zawsze poczucie solidarności z ludźmi, których spotkała krzywda polityczna, społeczna czy osobista. Bardzo ją oburzało traktowanie ludzi tzw. „niższego pochodzenia” za coś gorszego przez przedstawicieli inteligencji, przemysłu czy ziemiaństwa zarówno w krajach kapitalistycznych, jak i komunistycznych. Można by przytoczyć wiele przykładów, gdy Lili zrywała wszelkie osobiste kontakty z ludźmi, których zachowanie w stosunku do tzw. niższych sfer nie odpowiadało jej.

W latach 1925–1930 Lili działalność polityczna, podobnie jak wielu innych studentów, ograniczała się do chodzenia na protestacyjne wiece przeciwko polityce stosowanej przez różne kraje europejskie wobec krajów semi-kolonialnych i kolonialnych. Pamiętam, że Lili brała np. udział razem z wieloma innymi studentami w proteście przeciw polityce belgijskiego rządu wobec Konga. Występować miał przedstawiciel Rządu Belgijskiego, socjalista Vandervelde, ale studenci na wiecu nie dopuścili do tego, zagłuszając jego głos okrzykami „Congo pas belge” na znak protestu przeciw mordowaniu przez armię belgijską Kongijczyków walczących o niepodległość. Wobec tego, że frekwencja na wiecu nie była zbyt duża, głos Lili był dobrze słyszany.

Zupełnie niezwykłym w tym środowisku był zdecydowanie negatywny stosunek Lili do politycznych i społecznych dogmatów, które panowały wśród radykalnej młodzieży w tym okresie. Przejawiało się to m.in. w jej bardzo krytycznym stosunku do filozofii w ogóle, a do dialektyki marksistowskiej w szczególności. Pamiętam z jakim sarkazmem mówiła Lili o różnych szeroko rozpowszechnianych dogmatach, o rozwoju w sprzecznościach, o formie pochodzenia tezy w antytezie i syntezę, o przechodzeniu ilości w jakość itd, itd. Uznawała tego rodzaju poglądy za szkodliwe. Bez wątpienia jej krytyczny stosunek do tych dogmatów przyczynił się poważnie do rosnących zastrzeżeń młodzieży do polityki komunistów.

Nie wiem dobrze, kiedy nastąpiła decydująca zmiana w Lili politycznych poglądach, ale wiem, że gdy wróciła do Polski w 1932 r. stosunek jej do komunistów był bardzo wrogi. Odrzucała całkowicie ich politykę „wymierzoną przeciwko wspólnemu frontowi socjalistów i liberałów w stosunku do faszyzmu”.

Liliana miała wszelkie możliwości pozostania w Paryżu, zdecydowała się jednak powrócić do kraju. W 1932 r. rozpoczęła pracę w Instytucie im. M. Nenckiego w Zakładzie Fizjologii kierowanym przez prof. K. Białaszewicza. Otrzymała stanowisko st. asystentki, zajęła się zagadnieniem tzw. narkozy magnezowej, starając się wyjaśnić wpływ magnezu na reakcje nerwowo-mięśniowe. Liliana w tym przedwojennym okresie zupełnie nie zajmowała się polityką, całą jej energię pochłaniała praca naukowa w nowym środowisku, udział w zebraniach naukowych Instytutu, a później w nowo powstałym Polskim Towarzystwie Fizjologicznym. Nadal obracała się wśród ludzi o poglądach lewicowych, m.in. Wiktoria i Aleksander Rajchmanowie, matematycy; Andrzej Stawar, znany literat

i eseista; Władysław Broniewski. Już tych kilka nazwisk wskazuje, że Liliana nadal interesowała się poezją, literaturą. Zawsze mnóstwo czytała beletrystyki polskiej, francuskiej, angielskiej, rosyjskiej. Bardzo lubiła Szekspira, czytała go nawet w oryginale. Puszkini był jej ulubionym poetą. Chodziła na wystawy do Zachęty, do teatrów, teatrzyków literackich. W tym okresie poznała Jerzego Konorskiego i Stefana Millera. Z nimi wykonała kilka prac, częściowo w zakresie odruchów warunkowych. Jednakże ta tematyka nigdy jej w pełni nie odpowiadała. Mówiła mi często, że skomplikowana budowa morfologiczna mózgu Ją przeraża i przestrzega przed własnymi badaniami z tej dziedziny. „Zupełnie co innego, gdy się ma do czynienia z nerwami obwodowymi, człowiek wie, co bada” — mówiła.

Przerażający rozwój faszyzmu, a następnie wybuch wojny pokrzyżował plany również i Liliany. Końcowy okres oblężenia Warszawy Liliana i Konorski spędzili ze mną i moją najbliższą rodziną w naszym mieszkaniu położonym w bardziej spokojnej dzielnicy niż ich na Ochocie. W związku z szybkimi postępami armii niemieckiej Lili i Konorski zdecydowali opuścić Warszawę, nie chcąc pod żadnym pozorem pozostać pod okupacją hitlerowską. Po różnych trudnościach dotarli ostatecznie do Suchumi (Kaukaz), gdzie dzięki pomocy kolegów z Instytutu Pawłowa oboje pracowali w Zakładzie Fizjologii Instytutu Medycyny Eksperymentalnej. W tych trudnych czasach prowadzili badania w zakresie regeneracji nerwów obwodowych — problem ten był jednym z głównych, które interesowały Lilianę przez wiele lat. Okres pobytu w Związku Radzieckim Lili przeżyła bardzo ciężko, po powrocie do Polski w 1945 r. opowiadała o stosunkach, które tak strasznie utrudniały nie tylko pracę, ale odbijały się na życiu osobistym, na elementarnym poczuciu bezpieczeństwa. Chyba wówczas krytyczny stosunek Lili do komunizmu osiągnął swoje apogeum. Posłużę się tu cytatami z nadesłanych mi wspomnień p. Stacha Brauna. Cytuje: „Wobec tego, że Lili wbrew rozsądkowi nie ukrywała zbyt swoj opozycji do sowieckiego reżimu, to sądzę, że uniknęła prześladowań dzięki Jurkowi, z którym jako uczniem Pawłowa liczone się. Jeden z epizodów był wywołany pogardliwym stosunkiem Lili do publicznego czytania „Krótkiej Historii Komunistycznej Partii” Stalina; udział w tym był obowiązkowy dla wszystkich członków instytutów naukowych. Po czytaniu miały miejsce pytania i odpowiedzi. W pewnej chwili kierownik tych kursów powiedział Lili, że ona nie nie rozumie i nie chce zrozumieć i wobec jej niskiego poziomu intelektualnego niech więcej nie przychodzi na te wykłady. Drugi epizod to oświadczenie politruka, że zauważono, że pierwszą rzecz, którą Lili czyta, gdy przychodzi gazeta, to nie są wiadomości ze Związku Radzieckiego, ale wiadomości międzynarodowe, co jest oczywiście wyrazem braku zainteresowania najważniejszymi sprawami i może wywołać niepożądane konsekwencje”. — Nie będę tych „epizodów” pomnażać, o niektórych Lili wspominała mi sama.

W okresie powojennym początkowo wspólna praca przy reaktywacji Instytutu w Łodzi, następnie ściśła współpraca naukowa przez wiele lat w Warszawie, wspólne mieszkanie w Łodzi i przez dłuższy czas w Warszawie pozwoliły mi zorientować się, czy młodzieńcze ideały Liliany uległy zmianie. Stosunek Lili do komunizmu, zwłaszcza po doświadczeniach w Związku Radzieckim, a także i w Polsce powojennej, pozostał ten sam. Metody stalinowskie przenoszone do Polski przerażały Ją. Ani razu nie była po wojnie w Związku Radzieckim, choć miała tam przyjaciół, z którymi utrzymywała kontakty. Wszelkie objawy odwilży przeżywała z ulgą. Bardzo krytycznie odnosiła się do sformalizowanych wymogów związanych z planowaniem badań naukowych, wręcz odmawiała wykonywania „tej niepotrzebnej, pozorowanej i szkodliwej pseudopracy”, jak ją nazywała. Faktycznie planów badawczych na swój własny użytek miała tyle, że nie starczyło jej nawet życia na ich wykonanie. Stosunek Liliany do pracy naukowej nie tylko był taki sam jak za Jej młodych lat, lecz jeszcze się ugruntował. Była to sprawa dla Niej najważniejsza, której starała się wszystko inne podporządkować. Uważała, że praca naukowa wiąże się z wielką odpowiedzialnością. Największy sukces to doświadczalne wykazanie trafności założonej hipotezy. Jeśli ktoś tego nie wyczuwa, to po co ma się zajmować pracą naukową, można mieć inne mniej wyczerpujące, a może bardziej intratne zajęcie. Liliana uważała, że praca naukowa jest tak fascynująca, że jeśli się za nią otrzymuje pieniądze, to właściwie powinno się mieć poczucie pełni szczęścia. W młodości wyrażała pogląd, że mieć warsztat pracy, to bardzo wiele i dlatego wynagrodzenie nie powinno być duże.

Chciałabym zaznaczyć, że w latach trzydziestych właśnie w naszym Instytucie pracowali ludzie tak oddani nauce, że pracowali bez wynagrodzenia, zarabiając na życie w różny sposób. Nie przytaczam nazwisk bo nie sądzę, żeby tu obecnym wiele one mówiły. Po wojnie, gdy tak bardzo wzrosła liczba placówek naukowych, a tym samym zapotrzebowanie na pracowników naukowych — stosunek do spraw finansowych uległ zmianie. Poglądy Liliany nie były też już tak skrajne, niemniej zawsze uważała, że praca nudna, której sama nie lubiła, powinna być lepiej opłacana. Dlatego też osoby zatrudnione przez Nią jako tzw. pomoc domowa nazywała „świętymi”.

Często w Instytucie i nie tylko w Instytucie uważano Lilianę za osobę „trudną” i temu przypisywano fakt, że nie wykształciła swych następców, mimo, że miała tak duże osiągnięcia naukowe. Taki pogląd nie wydaje mi się słuszny: „trudną” była Lili przede wszystkim dla siebie samej, ze względu na swoje mocne zasady życiowe. Ponadto sądzę, że wiele osób z Instytutu i spoza skorzystało bardzo dużo z kontaktów z Lilianą w zakresie szeroko pojętej techniki badań naukowych. W sposób nie formalny, lecz faktyczny przyczyniła się Ona do podwyższenia kultury badań naukowych, do uświadomienia co powinno cechować pracownika naukowego. Każdemu kto się do Niej zwrócił o pomoc, nie mówiąc o bliższych współpracownikach, udzielała wszelkich najbardziej szczegółowych wskazówek, danych z piśmiennictwa, nigdy nie szczędząc na to swego czasu. Pomagała przy pisaniu prac. Natomiast bardzo dużo wymagała zarówno od siebie, jak i od innych w zakresie zaangażowania do pracy naukowej, precyzji w wykonywaniu doświadczeń, jasnego stawiania pytań, na które miało odpowiedzieć doświadczenie, pełnego opracowania wyników, nie odkładania tego na później. Nie tolerowała obojętnego stosunku do własnych rezultatów, ale nigdy nie było to podyktowane osobistymi animozjami. Pisanie prac było mocną stroną Liliany, jednakże wspólne pisanie nie było sprawą łatwą, wiem to z własnego doświadczenia, ale gdy doszło już do uzgodnienia, to miało się prawdziwą satysfakcję. Dla Liliany nie istniał problem: czy prace słabsze powinny być drukowane w czasopiśmie, które takie przyjmuje, a lepsze w zagranicznych czasopiśmie specjalistycznych, bardziej poczytnych. Jej zdaniem prace słabe w ogóle nie powinny być publikowane.

Podobnie do tego jak Lili nie uznawała dogmatów np. w filozofii marksistowskiej, to i w nauce nie istniały dla Niej nietykalne autorytety. Cechowała ją niezależność poglądów. Nie znaczy to bynajmniej, że nie miała szacunku dla dawniejszych badaczy, wprost przeciwnie — bardzo interesowała się historią nauki. Jednym z jej ulubionych autorów był Ramon y Cajal, dzieła jego leżały na podręcznej półce w pokoju Liliany. Zachwycała się jego osiągnięciami dokonanymi za pomocą prymitywnych, wg naszych obecnych poglądów, metod. Była bardzo dociekliwa, jeśli chodziło o sprawdzenie, czy własny wynik rzeczywiście jest nowy, czy wcześniej ktoś tego nie stwierdził. Natomiast jeśli Lili miała własną koncepcję, to nie tylko jej nie przeszkadzało, że ktoś o uznanym nazwisku wypowiadał inny pogląd, lecz nawet, jak mi się wydaje, ją to podniecało. Lubiła dyskusje naukowe, zjazdy. Często brała udział w zagranicznych konferencjach, gdzie się cieszyła dużym uznaniem. Liliana miała zawsze referaty dobrze przygotowane i świetnie udokumentowane. Nie miała szczególnego daru słowa, natomiast Jej wystąpienia w dyskusji były nie tylko trafne, interesujące, lecz często zabarwione swoistym humorem. Miała też dużo przyjaciół za granicą. Dla przykładu kilka nazwisk: Joseph Needham, świetny biochemik i sinolog, wielki przyjaciel Polski w okresie międzywojennym, Jego żona Dorothy Needham — wybitny badacz biochemii mięśni; M. Abercrombie — słynny biolog; Ernest Gutman — dobrze znany nam fizjolog z Pragi; Catherine Hebb i Ann Silver z Cambridge, oczywiście i Jiřina Zelena, i wielu, wielu innych.

Przyjaźń, koleżeństwo były to pojęcia, które dla Lili znaczyły bardzo wiele. W trudnych, ciężkich chwilach można było zawsze liczyć na Jej prawdziwą pomoc, udzielaną z wyjątkową delikatnością.

Wydaje mi się, że odznaczenia, nagrody itp. zaszczyty nie odgrywały dla Liliany większej roli. Dlatego nie będę o tym wspominała. Powiem tylko o jednym: kilka tygodni czy miesięcy temu znalazłam w raporcie IBRO za rok 1991 nazwisko Lili wśród zaledwie 12 członków honorowych tego Towarzystwa od momentu jego powstania. Sądzę, że Lili nawet o tym nie wiedziała, dlatego przytaczam to na zakończenie mego wystąpienia.

## PIŚMIENICTWO

- Niemierko S. — In memory of Liliana Lubińska. *Acta Neurobiol. Exp.* 51: 3–6, 1991.
- Niemierko S., Silver A. — Obituary: Liliana Lubińska (1904–1990). *Neuroscience*, 46: III–IV 1992.
- Niemierko S. — My sixty years in Physiology and Biochemistry. *Acta Biochim. Polon.* 14: 239–252, 1987.
- Zelená J. — In memoriam of Liliana Lubińska. *Acta Neurobiol. Exp.* 51: 7–9, 1991.

V OGÓLNOPOLSKA KONFERENCJA CHIROPTEROLOGICZNA  
(DZIEKANÓW LEŚNY, 28 IX 1991 R.)

Dnia 28 IX 1991 roku w Dziekanowie Leśnym pod Warszawą odbyła się V Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna. Organizatorem jej był Zakład Ekologii Kręgowców Instytutu Ekologii PAN (G. Lesiński, E. Pieczara), współorganizatorem — Pracownia Naukowo-Badawcza Kampinoskiego Parku Narodowego (M. Kowalski). W obradach uczestniczyło 31 osób, zarówno pracowników naukowych (PAN, wyższych uczelni i parków narodowych), jak i amatorów. Gośćmi konferencji byli: dyrektor Instytutu Ekologii PAN prof. dr hab. Kazimierz A. Dobrowolski, kierownik Zakładu Ekologii Kręgowców IE PAN prof. dr hab. Jan Pinowski oraz dyrektor Kampinoskiego Parku Narodowego mgr inż. Jerzy Misiak.

Podczas konferencji zaprezentowano 12 referatów. Trzy z nich były sprawozdaniami z: 4 lat działalności Centrum Informacji Chiropterologicznej (B.W. Wołoszyn), badań i ochrony nietoperzy prowadzonych przez Lubuski Klub Przyrodników (Z. Urbańczyk) oraz prac Grupy do Badań Zagrożonych Gatunków Nietoperzy w Polsce (T. Kokurewicz). Członkowie tej Grupy pragną poznać aktualny stan i trendy występujące w populacjach dwu najbardziej zagrożonych gatunków, tj. podkowca małego (*Rhinolophus hipposideros*) i nocka orzęsionego (*Myotis emarginatus*). W sezonie zimowym 1990/91 skontrolowali oni 47 potencjalnych zimowych kryjówek podkowców (jaskinie), w których znaleźli tylko 47 osobników tego gatunku i zaledwie dwa (!) nocka orzęsionego. W sezonie letnim spenetrowali ponad 80 potencjalnych letnich kryjówek (strychy) i zlokalizowali 20 kolonii podkowców (łącznie 274 os.). Obserwacje te potwierdziły bardzo niską obecnie liczebność tych gatunków oraz fakt, że populacja nocka orzęsionego jest w Polsce na granicy wymarcia! Warto dodać, że jeszcze w latach pięćdziesiątych obecnego stulecia stwierdzano w niektórych jaskiniach do 300 podkowców i 30 nocków orzęsionych.

R. Bernard omówił aktualny stan wiedzy na temat północnych granic zasięgów kilku gatunków nietoperzy. Ostatnio były stwierdzone na wielu nowych stanowiskach — nocek duży (*Myotis myotis*) w Szczecinie, Gdańsku-Oliwie, Kołobrzegu; gacek szary (*Plecotus austriacus*) w okolicach Łomży i w Kostrzynie (woj. gorzowskie), mopek (*Barbastella barbastellus*) w Szczecinie i Kostrzynie oraz nocek Bechsteina w Strzalinach koło Tuczna. Zarówno referent, jak i dyskutanci, zgodni byli co do tego, iż w większości przypadków wykryte stanowiska nie są spowodowane zasiedlaniem przez nietoperze nowych terenów, lecz intensyfikacją badań w tych rejonach Polski.

M. Kowalski i G. Lesiński podsumowali wyniki dotychczasowych badań nad występowaniem nietoperzy w skrzynkach lęgowych dla ptaków i nietoperzy w Polsce. Dominowały w tych kryjówekach: nocek Natterera (*Myotis nattereri*), gacek brunatny (*Plecotus auritus*) i karlik większy (*Pipistrellus nathusi*). Zauważono, iż niektóre gatunki, uważane za bardzo rzadkie w naszym kraju (zwłaszcza borowiaczek — *Nyctalus leisleri*), w budkach są spotykane relatywnie częściej i liczniej. W porównaniu z innymi państwami, w których tego typu kryjówki były kontrolowane, w Polsce zwraca uwagę brak w budkach nocka rudego (*Myotis daubentonii*) (w Rosji i Niemczech stanowił on ok. 10% zgrupowania nietoperzy zasiedlających budki) oraz b. liczna obecność nocka Natterera (w innych państwach stwierdzany był tylko sporadycznie lub nie spotykano go w ogóle).

W. Harmata przedstawił referat dotyczący znajdowania martwych nietoperzy w warunkach naturalnych. Największą śmiertelność stwierdzono u podkowców małych, nocków dużych, gacków

brunatnych i gacków szarych.

Wybrane zagadnienia z biologii i ekologii mopka zaprezentował Z. Urbańczyk. Badania prowadzone były w rezerwacie „Nietoperek”, jednym z największych zimowisk nietoperzy w Europie. Rezerwat ten znajduje się w podziemiach byłego Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Zimuje tu corocznie ok. 30 000 osobników, należących do 12 gatunków. Zapoczątkowane w końcu lat siedemdziesiątych badania wykazały, że 70% zimujących mopków przylatuje do podziemi w ciągu listopada, a w końcu stycznia osiągają one szczyt liczebności. Zauważono, że liczebność nietoperzy w tym okresie zależy od temperatury — po zimnym styczniu stwierdzono wyraźnie mniej mopków niż po ciepłym. Ponadto w 1976 roku oznakowano tu liczne osobniki tego gatunku. Coroczne obserwacje umożliwiły wyznaczenie krzywej przeżywalności dla mopków. Wyliczono również średnią długość życia, która wynosi poniżej dwóch lat. Przypomnijmy, że nietoperze są potencjalnie bardzo długowieczne — w Europie rekordowa długość życia u wolnożyjącego nietoperza wynosi 30 lat!

T. Kokurewicz przedstawił hipotezę dotyczącą przyczyn wzrostu liczebności nocka rudego w Europie. Stwierdził on, że osiągają one dojrzałość płciową już w pierwszym roku życia, podczas gdy inne gatunki najczęściej dopiero w drugim. Czas osiągania przez nietoperze dojrzałości płciowej zależy od obfitości bazy pokarmowej. Nocek rudy odławia ofiary (głównie muchówki z rodziny *Chironomidae*) tuż nad powierzchnią wody. Eutrofizacja wód spowodowała wzrost liczebności tych owadów przy jednoczesnym ograniczeniu liczebności ich naturalnych drapieżników.

Kolejne dwa referaty były krótkimi szkoleniami przeznaczonymi dla amatorów. G. Lesiński przedstawił uwagi o oznaczaniu nietoperzy z rodzaju *Myotis* (nocek) bez zdejmowania ich ze ścian kryjówki. Znaczenie diagnostyczne posiadają: zabarwienie pyszczka, kształt koziółka oraz kształt, wielkość i barwa ucha, a znaczenie jedynie pomocnicze mają wielkość ciała i barwa futerka na grzbiecie. W dyskusji zwracano uwagę na konieczność sporządzania przez amatorów opisów rzadkich gatunków i weryfikowania ich przez osoby mające duże doświadczenie w oznaczaniu nietoperzy.

M. Kowalski omówił możliwości oznaczania nietoperzy za pomocą detektorów ultradźwiękowych. Są to urządzenia odbierające ultradźwięki wydawane przez nietoperze i emitujące je w paśmie słyszalnym przez ludzi. Ponieważ różne gatunki nietoperzy wydają dźwięki na różnych częstotliwościach, a ponadto ich układ i brzmienie są również zróżnicowane między gatunkami, możliwe jest oznaczanie przynależności gatunkowej nietoperzy za pomocą detektorów. W krajach Europy Zachodniej badania z użyciem tych urządzeń są bardzo popularne, jednakże w Polsce, ze względu na ich wysokie koszty, nie były one dotąd prowadzone. Ostatnio jednak, dzięki pomocy udzielanej polskim badaczom przez fundację wspierającą badania nad nietoperzami w Europie Wschodniej, do Polski dotarło już kilka detektorów i badania takie są rozpoczynane. Dowodem na to był referat A. Rachwałda, prezentujący wstępne wyniki badań nad aktywnością borowców wielkich (*Nyctalus noctula*) w różnych środowiskach Puszczy Białowieskiej (zwarty las, ekoton las-polana, tereny nadrzeczne i wsie puszczańskie). Najatrakcyjniejsze okazały się dwa ostatnie środowiska (w nich stwierdzano najwięcej nietoperzy i najczęściej odnotowywano ich żerowanie).

Ostatni referat, autorstwa M. Kowalskiego, G. Lesińskiego i E. Pieczary, omawiał wstępne wyniki letniego monitoringu liczebności nietoperzy zasiedlających strychy w centralnej Polsce. Odnaleziono 26 kryjówek sześciu gatunków nietoperzy. Najczęstszymi gatunkami były: mroczek późny (*Eptesicus serotinus*), gacek brunatny i nocek duży, przy czym ten ostatni gatunek tworzył największe kolonie — powyżej 100 osobników. Najciekawszym odkryciem było stwierdzenie w północnej części woj. ostrołęckiego pierwszej w Polsce kolonii rozrodzkiej mroczka poźlocistego (*Eptesicus nilssoni*). Planuje się przeprowadzanie analogicznych kontroli w kolejnych latach w celu poznania zmian liczebności populacji najpospolitszych gatunków nietoperzy.

Następnie zaprezentowano 7 sprawozdań z monitoringowej akcji „Dekada Spisu Nietoperzy”. Jest to coroczne liczenie nietoperzy zimujących w podziemiach, odbywające się w pierwszej połowie lutego. W roku 1991 wzięło w nim udział 49 obserwatorów, którzy skontrolowali 143 zimowiska. Zliczono ponad 34,5 tys. nietoperzy. Najliczniejsze były nocek rudy (52%), nocek duży (32%), nocek

Natterera (6%), mopek (5%) i gacek brunatny (3%). Z przedstawionych danych wynikało, że liczebność niektórych gatunków w ostatnich pięciu latach wzrosła. Warto w tym miejscu zauważyć, że w latach 1940–1980 liczebność wielu gatunków w Europie spadła.

Pod koniec konferencji odbyła się dyskusja nad przyszłością badań oraz rozwojem ruchu na rzecz ochrony nietoperzy w Polsce. Ważnym jej punktem było omówienie stanu ochrony jedynej w Polsce rezerwatu nietoperzy — rez. „Nietoperek”, największego zimowiska nietoperzy w Europie Środkowej. Uczestnicy konferencji wystosowali apel do Ministra Ochrony Środowiska, Zasobów Naturalnych i Leśnictwa w sprawie powiększenia rezerwatu i objęcia ochroną całości podziemi.

Liczni amatorzy proponowali, aby w przyszłym roku zorganizowane zostało dla nich szkolenie, mające na celu zapoznanie z najważniejszymi metodami badań nietoperzy, jak również naukę oznaczania tych zwierząt. Biorący udział w dyskusji poparli ten wniosek, jednakże nie ustalono żadnych szczegółów przyszłego spotkania (wpływ na to będzie miała, nieznaną jeszcze, liczba jego uczestników).

Ustalono, że przyszłoroczna konferencja odbędzie się w Krakowie.

Marek Kowalski



## SPIS TREŚCI

<i>Stanisław Szala</i> — Nowotwory i geny . . . . .	311
<i>Władysław Golinowski, Grażyna Grymaszewska</i> — Reakcja tkanek korzenia na porażenie nicieniami z rodzaju <i>Heterodera</i> . . . . .	319
<i>Władysław Golinowski, Barbara Łotocka</i> — Charakterystyka układu symbiotycznego: rośliny motylkowate — rizobia . . . . .	331
<i>Dorota Kubowicz</i> — Transport jonów wapnia przez błony komórek roślinnych . . . . .	347
<i>Krzyszyna Zużewicz</i> — Charakterystyka okołodobowych rytmów biologicznych człowieka w wysokich szerokościach geograficznych (77°–80° N) . . . . .	357
<i>Janusz Nawrat</i> — Elektrofizjologiczne i farmakologiczne właściwości jąder nadskrzyżowa- niowych — nuclei suprachiasmatici (SCN) podwzgórza ssaków . . . . .	373
<i>Lech Stempniewicz</i> — Z ekologii ptaków morskich . . . . .	381
<i>Teresa Gabrylak</i> — Źródła zanieczyszczeń wód powierzchniowych . . . . .	399
<i>Andrzej Gregorczyk</i> — Wymiana ciepła między rośliną a jej otoczeniem . . . . .	411
<i>Andrzej Gregorczyk</i> — Termodynamiczna interpretacja stosunków wodnych w glebie . . . . .	421

### RECENZJE

<i>Magdalena Borsuk-Białynicka</i> — David B. Weishampel, Peter Dodson, Halszka Osmólska: The Dinosauria . . . . .	429
<i>Kazimierz Kowalski</i> — A. J. Boucot: Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution . . . . .	433
<i>Andrzej Malinowski</i> — Adam Bochenek, Michał Reicher: Anatomia człowieka . . . . .	435
<i>Eugeniusz Kośmicki</i> — Heinrich Meier (Hrsg.): Die Herausforderung der Evolutionsbiologie . . . . .	436
<i>Eugeniusz Kośmicki</i> — Bernhard Verbeek: Die Anthropologie der Umweltzerstörung. Die Evolution und der Schatten der Zukunft . . . . .	439
<i>Tadeusz Namiotko</i> — Cytherissa — the Drosophila of paleolimnology . . . . .	442
<i>Roman Karczmareczuk</i> — P.A. Krawczuk: Geograficzeskij kalejdoskop . . . . .	443

### ZEBRANIA, ZJAZDY, KONFERENCJE NAUKOWE

<i>Leszek Kuźnicki</i> — Pierwsze letnie sezony na Stacji Hydrobiologicznej w Mikołajkach . . . . .	447
<i>Bogusław Żernicki</i> — Sesja Naukowa poświęcona pamięci Liliany Lubińskiej wybitnego polskiego neurobiologa . . . . .	450
<i>Stella Niemierko</i> — Sylwetka Liliany Lubińskiej . . . . .	450
<i>Marek Kowalski</i> — V Ogólnopolska Konferencja Chiropterologiczna . . . . .	456





Tylko prenumerata zapewnia  
regularne otrzymywanie  
kwartalnika

# KOSMOS

Wpłaty na prenumeratę przyjmowane są na okresy kwartalne. Informacji o cenach udzielają urzędy pocztowe oraz oddziały Przedsiębiorstwa Upowszechniania Prasy i Książki w miastach.:

- na teren kraju — jednostki kolportażowe „Ruch” i urzędy pocztowe właściwe dla miejsca zamieszkania lub siedziby prenumeratora,
- na zagranicę — Zakład Kolportażu Prasy i Wydawnictw, 00-958 Warszawa, konto PBK XIII Oddział Warszawa 37004-1195-139-11.

Prenumerata ze zleceniem dostawy za granicę jest o 100% wyższa od krajowej.

#### Dostawa zamówionej prasy następuje:

- przez jednostki kolportażowe „Ruch” — w sposób uzgodniony z zamawiającym,
- przez urzędy pocztowe — pocztą zwykłą na wskazany adres, w ramach opłaconej prenumeraty z wyjątkiem zlecenia dostawy za granicę pocztą lotniczą do odbiorcy zagranicznego, której koszt w pełni pokrywa prenumerator.

#### Terminy przyjmowania wpłat na prenumeratę:

- krajową i zagraniczną — do 20 XI na I kw. roku następnego
- do 20 II na II kw.
- do 20 V na III kw.
- do 20 VIII na IV kw.

**Bieżące i wcześniejsze numery** można nabyć w Księgarni Wydawnictwa Naukowego PWN sp. z o.o., ul. Miodowa 10, Warszawa. Również można je nabyć, a także zamówić (przesyłka za zaliczeniem pocztowym) we Wzorcowni Ośrodka Rozpowszechniania Wydawnictw Naukowych PAN, Pałac Kultury i Nauki, 00-901 Warszawa.

Subscription orders for all the magazines published in Poland available through the local press distributors or directly through the

Foreign Trade Enterprise

ARS POLONA

00-068 Warszawa, Krakowskie Przedmieście 7, Poland

Our bankers:

Bank Handlowy S.A. 201061-710-13100