

STEFAN GUMIŃSKI

## BIOCHEMICZNE ASPEKTY EWOLUCJI ROŚLIN

Zdajemy sobie dobrze sprawę z faktu, że morfologiczne zmiany, powstające w toku ewolucji gatunków, są zewnętrznym wyrazem zmian biochemicznych. Owe zmiany biochemiczne dotyczą w zasadzie genów, a przez nie najróżniejszych odchyień w przemianie materii, powodujących tworzenie się rozmaitych związków. Wynikają stąd zmiany ilościowe i jakościowe, pociągające za sobą zróżnicowanie materii żywej, nie tylko pod względem sensu stricto chemicznym, ale i fizyko-chemicznym. Inaczej mówiąc, konkretna zmiana jakiejś uchwytniej cechy morfologicznej powodowana jest długim szeregiem (łańcuchem) zmian biochemicznych, mających swe źródło w mutacji genu. Poznanie tego łańcucha przyczyn i skutków dałoby nam znakomity wgląd w zagadnienia pokrewieństwa gatunków i ich ewolucji. Niestety, od tego ideału jesteśmy dzisiaj bardzo odlegli i pozwolić sobie możemy jedynie na mgliste dociekania, oparte na bardzo skromnych danych faktycznych. Zaznaczyć należy, że tzw. fizjologia rozwoju, a zwłaszcza ta jej część, która traktuje o różnicowaniu się komórek, tkanek i organów rośliny, znajduje się w powijkach, a stan naszych biochemicznych wiadomości na ten temat jest wprost żenujący. W literaturze światowej istnieje bodajże jeden jedyny podręcznik botaniczny, w którym zagadnienia te są systematycznie roztrząsane, przy czym autor przy całej swojej systematyczności, a nawet pedantyczności, zdobył się jedynie na oprowadzenie czytelnika po dżungli domysłów. Mam na myśli podręcznik E. Bünninga pt. «Entwicklungs und Bewegungsphysiologie der Pflanzen». Wydaje mi się, że najbardziej obiecującą w tej dziedzinie badań jest metoda kultur tkankowych, opracowana przez White'a i Gauthereta i byłoby niezmiernie pożądane, aby w dyskusji te sprawy były poruszone.

Pomimo jednak bardzo słabej znajomości korelacji pomiędzy zmianami biochemicznymi i procesami różnicowania się tkanek i organów u roślin, pomimo — powtarzam — tej słabej znajomości istnieją próby syntez, obejmujących z punktu widzenia biochemicznego problemy pokrewieństwa i ewolucji gatunków roślinnych. Osobiście udało mi się znaleźć dwie takie monografie, a mianowicie «Pflanzenchemie und Pflanzenverwandschaft» Molischa i «Biochemisches osnowy ewolucjonno procjesa u rastienij» Błagowieszczenskigo.

Molisch, który napisał swą monografię w r. 1933, nie mógł znać oczywiście biochemicznych podstaw genetyki i ulegał niewątpliwie czarowi ówczesnych postępów histochemii, w których to badaniach sam brał żywy udział. W monografii swojej dosyć powierzchownie i ostrożnie poruszył zagadnienia ewolucji, natomiast zajął się jej podwalinami (jak mu się zdało), tj. sprawą podobieństw i różnic składu chemicznego roślin na tle ich morfologicznej systematyki.

Autor ten, opierając się głównie na wynikach histochemii, omówił w swej monografii występowanie u poszczególnych systematycznych grup roślin szeregu związków nieorganicznych i organicznych, następnie przedstawił ówczesne wyniki serologii roślinnej, rozpatrzył zależność udawania się transplantacji od pokrewieństwa (w domniemaniu filogenetycznego), przedstawił chemiczne różnice, występujące pomiędzy płciami u roślin, poruszył sprawę tzw. indywidualnych związków chemicznych (właściwych dla danego indywiduum, nie dla gatunku) i wreszcie w zakończeniu dotknął podstawy rzeczy, tj. zagadnienia związku pomiędzy materiałem chemicznym i kształtem organizmu.

Dlaczego punkt ostatni nazywam «podstawą rzeczy»? Wydaje mi się to konieczne ze względów logicznych. Autor zakłada milcząco słuszność systematyki, opartej na cechach morfologicznych, gdy powiada, że te a te gatunki są ze sobą spokrewnione, w cechach biochemicznych zaś szuka jedynie potwierdzenia owego pokrewieństwa. Ten sposób rozumowania doprowadzić może do powstania swoistego «circulus viciosus»: w pokrewnych, ze względu na cechy morfologiczne, gatunkach szuka się wspólnych cech biochemicznych, a znalazłszy je, mówi się, że przebadane gatunki są pokrewne. Oczywiście takie postępowanie jest niedopuszczalne. Należy raczej przeprowadzić konsekwentne badania chemiczne i na ich podstawie, nie oglądając się na morfologię, utworzyć od nowa systematykę roślin. (Tak właśnie postąpił Mez ze swymi uczniami, który utworzył nową systematykę roślin, opartą jedynie na serologii). Dopiero potem można porównywać wyniki z systemem opartym na morfologii. Różnice w systematyce wynikające ze stosowania różnych kryteriów (morfologicznych lub chemicznych), można by przedyskutować sensownie jednak jedynie wtedy, gdyby znana była istota korelacji pomiędzy składem chemicznym żywej materii i jej formą. Rozważania nad tego rodzaju korelacją ubogie w treści (ze względu na niedostateczność naszej wiedzy na ten temat) stanowią treść ostatniego rozdziału książki Molischa i dlatego treść poprzednich rozdziałów jest w istocie wymianieniem faktów, z których wniosków wyciągać nie należy. Autor jednak je wyciąga i dlatego często popada w sprzeczności, które nawet sam dostrzega. Tak np. omawiając występowanie inuliny (wielocukier zbudowany z fruktoz) powiada, że występuje ona pospolicie w rodzinie złożonych, a także w pokrewnych jej rodzinach *Campanulaceae*, *Lobeliaceae*, *Goodeniaceae*

i *Stylidaceae* i pisze dosłownie tak: «In diesen Familien ist das Inulin weit verbreitet, so dass sich hier die Verwandtschaft der Arten, Gattungen und Familien auch durch ihren Chemismus kundgibt». Jednakże dalej skrupulatnie podaje, iż inulinę znaleźć można również w gatunkach systematycznie odległych od rodziny *Compositae*, jak np. u *Iodinium commune*, u *Drosophyllum lusitanicum*, u *Galanthus nivalis*, a nawet u glonów jak *Acetabularia mediteranea*. Chcąc znaleźć wyjście z tej sytuacji autor wysuwa przypuszczenie, że owe «inuliny» w tych ostatnich roślinach nie są, być może, identyczne z inuliną, występującą w rodzinie złożonych. Omawiając zaś występowanie glikozydów cyjanowych w różnych grupach systematycznych autor konkluduje: «Wenngleich Bläusäureglykoside im Bereiche der Blütenpflanzen in sehr verschiedenen Familien auftreten, so erscheinen die Fälle des Vorkommens doch in gewissen Familien auffallend verdichtet». Czy nie można by tego zdania logicznie odwrócić? Spróbujmy powiedzieć tak: «Chociaż w niektórych rodzinach glikozydy cyjanowe występują szczególnie często, to jednak spotykamy je również w bardzo wielu różnych rodzinach roślin kwiatowych». Wydaje się, że oba zdania są merytorycznie w porządku, a jednak wnioski z nich wypływające będą wprost przeciwne.

Takich przykładów można z książki Molischa przytaczać bardzo wiele i dlatego sądzę, że nie należy z nagromadzonego przez niego materiału wyciągać daleko idących wniosków co do pokrewieństwa systematycznych grup roślin.

Łatwo dostrzec, na czym polega całe nieporozumienie. Jeżeli klasyfikujemy rośliny na podstawie ich cech morfologicznych, wówczas usiłujemy ustalić ważność systematyczną rozpatrywanych cech. W istocie, na podstawie cech morfologicznych można by stworzyć o wiele więcej mało wartościowych systemów, aniżeli ich dotąd stworzono. Jeżeli tak się nie dzieje, to dlatego, że morfologowie dysputują między sobą nad ważnością czy istotnością danych cech, a potem i tak pozostaje dosyć miejsca na rozbieżności zdań co do przynależności systematycznej nie tylko gatunków, ale i bardzo szerokich grup roślin. Biochemicy wkroczyli na arenę znacznie później i przypominają w swej działalności na polu systematyki i filogenezy dawnych, bezkrytycznych morfologów; znajdując podobieństwo w cechach chemicznych pewnych roślin myślą zaraz o ich pokrewieństwie, a zapominają o konwergencji i wszelkich innych możliwościach. Uderza też brak zestawienia wszystkich obserwowanych cech biochemicznych celem ustalenia zespołowych podobieństw i różnic cech u badanych roślin. Nowoczesny systematyk pomyślałby tu o zastosowaniu statystyki, ewentualnie o wykreśleniu jakiegoś dendrytu. Byłoby może interesujące porównanie takiego dendrytu chemicznego z dendrytem morfologicznym.

Co do różnicowania ważności cech biochemicznych w zastosowaniu do celów systematyki roślin, to dzisiejszy stan wiedzy dostarcza już dosyć silnych podstaw do ich oceny. Wychodząc z założenia, że poszczególne związki

chemiczne są produktami przemiany materii, katalizowanej przez enzymy i że do wytworzenia owych związków potrzebne są, oprócz obecności właściwych enzymów, związki wyjściowe, zwane pokarmami, oraz że konieczne jest istnienie pewnych określonych warunków reakcji — biorąc to wszystko pod uwagę — dochodzimy do wniosku, że garnitur enzymatyczny organizmu stanowi zbiór cech bezwzględnie wyższej rangi, aniżeli wytwarzane przy ich udziale związki. Enzymy zaś zawsze są białkami, choć niektórzy superostrożni biochemicy nie chcą tego wyraźnie powiedzieć (wypada przypomnieć, że niektórzy znowu przypisują wszystkim białkom własności enzymatyczne). Równocześnie stwierdzić należy, że białka stanowiąc mogą ważną cechą rozpoznawczą z uwagi na identyczność ich reprodukcji w obrębie jednego gatunku, czyli ze względu na ich wybitną specyficzność gatunkową.

Ten tok rozumowania naprowadza nas na zagadnienia serologiczne. Nie będę tu wygłaszał wykładu z zakresu serologii, gdyż nie czuję się do tego bynajmniej powołany; pragnę natomiast zastanowić się nad znaczeniem i wartością dociekań serologicznych dla systematyki i filogenii roślin.

Jak wiadomo, Mez podjął takie badania w latach dwudziestych i przeprowadził je na wielką skalę, tworząc wraz ze swymi uczniami szkołę systematyki roślinnej, opartej na serologii. W zasadzie nie można zaprzeczyć słuszności podstaw teoretycznych poglądom Meza. Białko jest w poszczególnych gatunkach reprodukowane w sposób specyficzny i może stanowić dobry wskaźnik dla systematyki (choć nie należy zapominać o pewnych modyfikacjach indywidualnych w obrębie danego gatunku). Co więcej — studia nad podobieństwem białek mogą stanowić realną podstawę do rozróżniania szerszych grup systematycznych, przy czym tytułem niezręcznego, bo nie wystarczająco jeszcze opracowanego przykładu, mogą przytoczyć, za Błagowieszceńskim, prolaminy, występujące bodajże jedynie u traw.

Wartość dociekań serologicznych szkoły Meza ocenia (na podstawie literatury) bardzo obiektywnie Molisch (1933), a bardziej nowoczesne omówienie tych zagadnień znajdujemy w artykule Moriza, umieszczonym w «Handbuch der Pflanzenphysiologie» Ruhlanda (1958). W świetle wnikliwej analizy tych autorów uznać musimy, że zasada poglądów Meza nie została podważona, że jednak metodyka jego badań nie pozbawiona była grubych błędów. Stosując badania serologiczne w botanice pamiętać trzeba o zachowaniu bardzo trudnych warunków, a mianowicie; 1) materiał pochodzić musi z identycznych organów i tkanek porównywanych roślin, 2) wiek fizjologiczny osobników, względnie ich organów, musi być jednakowy (Krenke), 3) musi to być czyste białko, w identyczny sposób wypreparowane. Główna trudność polega na tym, że z roślin nie można pobrać... surowicy.

Oczywiście porównywanie białek nie musi odbywać się wyłącznie na drodze serologicznej, chociaż przy obecnym stanie chemii białek serologia pozostaje jedną z najlepszych metod porównawczych.

Przy wszelkiego rodzaju porównywaniu białek roślinnych jako substancji specyficznych dla indywiduum, gatunku, czy też wyższej jednostki systematycznej stwierdzać będziemy mogli pokrewieństwo w razie obecności identycznych białek i różnice systematyczne przy występowaniu białek odmiennych, ale pozostanie problem, co sądzić o braku występowania pewnych białek u poszczególnych, porównywanych roślin, przy zgodności białek wykrywalnych? Weźmy przypadek teoretyczny — porównywane ze sobą okazy nie różnią się od siebie żadnymi wykrywalnymi białkami, ale u jednego z partnerów brak jest jednego, czy kilku białek paralelnych. Czy na tej podstawie można sądzić, że zachodzi tu różnica istotna dla systematyki roślin i czy wątpliwość tę można rozstrzygnąć przez hodowlę? Synteza białek, kierowana przez garnitur genów uzależniona jest niewątpliwie od obecności, względnie funkcjonowania tzw. realizatorów, podobnie zresztą jak synteza wszelkich innych związków chemicznych, a w konsekwencji i cech morfologicznych. Białka zajmują w tym szeregu pozycję uprzywilejowaną z powodów wyżej przytoczonych, nie można jednak twierdzić z całą pewnością, że przez konsekwentną hodowlę spowodujemy, iż dana usterka w realizacji cechy białkowej, tkwiącej potencjonalnie w genach, zostanie usunięta. Tego rodzaju wątpliwość szczególnie dokuczliwa jest w bakteriologii, jednakże nie dlatego, że zjawisko nierealizowania się cech występować miałyby szczególnie łatwo u tych rzekomo najniższych organizmów, lecz dlatego, iż przy szybkim następstwie pokoleń łatwiej jest dostrzegalne. Aby nie być gołosłownym, wymienię zjawisko adaptacji enzymów i przypomnę, że enzymy są białkami.

Otóż trudność w tym, że pojęcie realizatorów genowych na terenie biochemii jest niezmiernie mgliste, a szczerze mówiąc rozplywa się zupełnie. Jeżeli zatem mechanizm syntezy pewnych białek nie zrealizuje się w pełni u pewnych osobników, co jest teoretycznie do pomyślenia, to w hodowli otrzymywać będziemy pozornie różne pokolenia aż do momentu, kiedy przeszkoda zostanie usunięta, względnie brak zewnętrzny uzupełniony. Jeżeli tego rodzaju defekt często niełatwo jest znaleźć i usunąć w maszynie, to cóż dopiero mówić o usiłowaniu fizjologa, który ma do czynienia z niezmiernie skomplikowanym urządzeniem organizmu. Jeżeli genetycy, pracujący na materiale wyższych organizmów roślinnych i zwierzęcych, wyśmieją mnie za te wymysły z «zacinaniem się» ustroju w realizowaniu cech tkwiących potencjalnie w garniturze genowym, «zacinaniem się» nawet przez pokolenia — to sądzę, że mikrobiolodzy wezmą mnie w obronę. Jeżeli zaś moje rozumowanie jest słuszne, to czy brak w realizowaniu potencji genowych może prowadzić jedynie do niemożności syntetyzowania pewnych białek? Raczej przypuszczać należy, że prowadzi on do wypaczenia metabolizmu w szerszym zakresie i do pojawiania się pewnych, utrzymujących się okresowo, przez pokolenia, modyfikacji.

Tak więc cóż w tych niepewnościach pozostaje pewnego? Sądzę, że to samo,

co pozostaje morfologom, i że na tym podwórku się spotkamy. Pozostaje garnitur genów. Morfologowie badają je, obserwując przy pomocy skomplikowanej techniki chromosomy mitochondria, czy mikrosomy; biochemicy stosują wobec tych tworów również bardzo skomplikowane, sobie właściwe metody. Jedna i druga grupa uczonych dąży do tego samego: pragnie poznać strukturę kwasów nukleinowych i nukleoproteidów od poziomu drobinowego wzwyż oraz pragnie poznać mechanizm ich metabolizmu, które to pojęcie zlewa się z pojęciem zmian morfologicznych, obserwowanych przy pomocy najnowszej techniki cytologicznej.

Nie będę oczywiście wygłaszał wykładu o syntezie białek, ani o syntezie kwasów nukleinowych. Wskażę tylko na przedziwne, zaczarowane koło, w którym znalazła się obecnie biochemia. Oto synteza białek dokonuje się niewątpliwie na «matrycy» kwasów nukleinowych (stąd owa identyczność reprodukcji), a synteza samych kwasów nukleinowych dokonuje się z udziałem enzymów, które przecież są białkami. Tak więc pytanie, jakie związki organiczne stanowią istotne, pierwsze podścielisko życia wydaje się w obecnej chwili co najmniej przedwczesne, o ile nie w ogóle źle postawione.

Czas przejść do rozważań, podjętych przez Błagowieszczeńskiego w jego książce pt. «Biochemiczne podstawy procesu ewolucji u roślin».

Autór omawia w swym dziele ilościową zmienność cech biochemicznych u roślin, zastanawia się nad istotnością zmian ilościowych z punktu widzenia systematyki roślin, następnie omawia zmienność jakościową, biorąc pod uwagę związki białkowe, alkaloidy, olejki eteryczne, glikozydy, aminy oraz chlorofil; w dalszym ciągu autor omawia zmienność procesów kompleksowych, następnie szczegółowej rozpatruje znaczenie enzymów, analizuje problemy indywidualnego rozwoju rośliny oraz biochemicznej adaptacji, po czym na podstawie tak postawionych fundamentów buduje gmach teorii ewolucyjnej w rozdziale, zatytułowanym «Biochemia i filogenia».

Lektura rozdziałów stanowiących fundament teorii ujawnia, iż przedstawienie faktów i ich dyskusja są niejako kontynuacją omawianej przeze mnie poprzednio treści książki Molischa. Niewątpliwie Błagowieszczeński, który pisał swą książkę o 17 lat później niż Molisch, poszedł od niego głębiej i ujął zagadnienie szerzej, jednakże w istocie przedstawił podobne poglądy. Błagowieszczeński zastanawia się wprawdzie nad wahaniami ilościowymi danej, poszczególniej cechy biochemicznej w obrębie jednostki systematycznej (przy czym jednostka systematyczna definiowana jest u niego, podobnie jak u Molischa, na podstawie cech morfologicznych), ale nie stara się ująć przy pomocy metod statystycznych zbiorów cech biochemicznych i nie porównuje takich zbiorów. Nie próbuje też budować systematyki roślin na podstawie cech biochemicznych, abstrahując od morfologii.

Podobieństwa cech chemicznych w grupach systematycznych ustalonych przez morfologów przedstawia Błagowieszczeński bardziej sugestywnie



niż Molisch, nie dając czytelnikowi tyle okazji do refleksji, co autor austriacki. Wobec niekompletności materiału, przebadanego dotychczas w biochemii i wobec niestosowania metod statystycznych, względnie jedynie marginesowego jej zastosowania, czyni to wrażenie braku obiektywizmu.

Niewątpliwie znacznym pogłębieniem zagadnienia jest rozpatrywanie przez autora zmienności procesów biochemicznych: Błagowieszczeński ujmuje w ten sposób problem ze strony dynamicznej, co dla rozważań ewolucyjnych ma pierwszorzędne znaczenie. Stąd też duży nacisk kładzie autor na enzymy. Porównując efektywność działania enzymów w reakcjach biochemicznych wysuwa autor koncepcję ewolucyjną, polegającą na tym, iż w miarę rozwoju ewolucyjnego grup systematycznych efektywność ta się zwiększa, jednakże przy starzeniu się grup systematycznych znowu opada. Działanie katalityczne enzymów polega, jak wiadomo, na obniżaniu progu aktywacji reakcji biochemicznych; Błagowieszczeński podaje zestawienie liczbowe, przedstawiające efektywność katalazy w różnych grupach systematycznych, które to dane liczbowe istotnie potwierdzają jego hipotezę. Zważywszy jednak, że autor ogranicza się prawie wyłącznie do rozważań o katalazie i że przedstawiony materiał jest bardzo fragmentaryczny, przedstawiona koncepcja ma jedynie wartość interesującej hipotezy roboczej.

Ta właśnie hipoteza oraz myśl Engelsa, że każdy postęp w rozwoju organicznym połączony jest z cofaniem się, gdyż kryje w sobie jednostronność, wykluczającą możliwość rozwoju w innych kierunkach, stanowią podwaliny poglądów Błagowieszczeńskiego na ewolucję roślin. Autor zakłada, iż duża efektywność enzymów (czyt. katalazy) jest wskazówką co do młodzieńczości grupy systematycznej oraz jej zdolności do dalszego rozwoju; pojawianie się zaś produktów tzw. przez autora «specjalizowanej przemiany materii» (coś w rodzaju «sekundäre Pflanzenstoffe» w literaturze niemieckiej) ma być oznaką wyradzania się i utraty zdolności do dalszego rozwoju ewolucyjnego.

Oto szereg faktów, podanych przez Błagowieszczeńskiego dla udokumentowania tej teorii:

Pierwotne *Anonales* zawierają słabo aktywną katalazę. W porównaniu do filogenetycznie zaawansowanych *Leguminosae*, katalaza *Anonales* bardzo słabo obniża próg aktywacji (ale słaba aktywność katalazy *Trifolium pratense* bardzo psuje ten obraz). *Chenopodiaceae* stoją pod tym względem w pośrodku.

*Ranales* i *Anonales* bogate są w alkaloidy i inne produkty «wyspecjalizowanej» przemiany materii — u *Leguminosae* spotykamy takie produkty rzekomo tylko w niektórych grupach (alkaloidy łubinu). *Chenopodiaceae* zajmują i pod tym względem pośrednie stanowisko.

Alkaloidy spotykamy przede wszystkim u okrytozalążkowych. U *Thallophyta* znajdowano je wyjątkowo u niektórych grzybów (*Claviceps*, *Cordiceps* oraz w rodzinach *Agaricaceae* i *Polyporaceae*).

*Cycadineae*, *Equisetales*, *Lycopodiales*, *Gnetales* zawierają produkty «wy-

specjalizowanej» przemiany materii — zdaniem Błagowieszczeńskiego są to wyradzające się formy. U skrzypów i widłaków znaleziono alkaloidy, u cykasów dotychczas nie. Autor upatruje w tej grupie produkty «wyspecjalizowanej» przemiany materii w śluzach. (Referenta dziwi wobec tego fakt występowania podobnych związków, tzn. gum względnie śluzów w takich rodzinach, jak *Rosaceae* czy *Linaceae*, które chyba się nie «wyradzają»?). W przeciwieństwie do poprzednio wymienionych grup systematycznych, *Filicinae* nie zawierają tego rodzaju produktów przemiany materii i w związku z tym mają, według autora, lepsze perspektywy rozwoju filogenetycznego.

Błagowieszczeński opiera się w swym wykładzie na systematyce morfologicznej Grosheima i licznymi przykładami biochemicznymi stara się wykazać słuszność poglądów tego autora.

I tak: *Magnoliaceae* zawierają katalazę o niskiej aktywności w przeciwieństwie do zaawansowanych filogenetycznie rodzin *Rosaceae* i *Papilionaceae*. Efektywność katalazy *Anonaceae* i *Lauraceae* zajmuje, zgodnie z ich stanowiskiem filogenetycznym, miejsce pośrednie. *Anonales* posiadają bogactwo produktów «specjalizowanej przemiany materii», jak np. seskwiterpeny i alkaloidy izochinolinowe. U *Ranales* występuje dużo alkaloidów i saponin; równocześnie aktywność enzymatyczna roślin tego rzędu ma być niska. Podobnie jest u *Hamamelidophyta*, grupy rzekomo spokrewnionej z *Anonales*. Podobieństwo to jednak nie polega na występowaniu identycznych związków chemicznych, lecz na obecności seskwiterpenów, gumożywic i specyficznych garbników, które to wszystkie związki dadzą się podciągnąć pod nazwę produktów «specjalizowanej przemiany materii». Natomiast rzekomo brak tego rodzaju substancji u *Crassullaceae* czy *Saxifragaceae*, co świadczyłoby o ich zdolności do dalszego filogenetycznego rozwoju.

Jako szczególny przykład grupy o prężnym rozwoju filogenetycznym przytacza Błagowieszczeński rząd *Malvales*. Nie znaleziono u nich ani cyklicznych terpenów, ani saponin, ani alkaloidów.

Wszystko to brzmi bardzo sugestywnie i czytelnik oszołomiony licznymi przykładami może istotnie nabrać przekonania, że system Grosheima jest słuszny, natomiast niezgodny z nim system Hutchinsona pozbawiony jest podstaw. Przedstawione bowiem przez Błagowieszczeńskiego przykłady z dziedziny biochemii niewątpliwie system Grosheima popierają, a Hutchinsonowi przeczą. O ile oczywiście teoria Błagowieszczeńskiego opiera się na solidnych podstawach...

Zastanówmy się nad wartością dowodową podawanych przez tego autora przykładów.

Weźmy przede wszystkim pod uwagę związki zwane alkaloidami, o których u Błagowieszczeńskiego bardzo często jest mowa. Co nazywamy alkaloidami? Opierając się na szeregu znanych podręczników biochemii i chemii organicznej można by zaryzykować taką definicję: alkaloidy są to



związki organiczne o budowie heterocyklicznej, zawierające w pierścieniu azot, odznaczające się charakterem zasadowym (stąd nazwa) oraz wykazujące w stosunku do organizmu człowieka silne własności farmakodynamiczne.

W rzeczywistości dość znaczna liczba związków, nazywanych przez różnych autorów alkaloidami, nie chce się w tej obszernej definicji zmieścić. Tak np. niektóre z nich zawierają azot nie w pierścieniu, lecz w łańcuchu bocznym (proalkaloidy w terminologii Mothesa), inne nie wykazują charakteru alkalicznego, lecz przeciwnie — kwasowy, niektóre wreszcie swoje farmakodynamiczne własności w stosunku do organizmu człowieka wykazują w stopniu dosyć słabym (w każdym razie nie można ich nazwać truciznami). Pod względem budowy chemicznej różnią się poszczególne alkaloidy bardzo znacznie, a co ważniejsze, drogi ich biosyntezy są w ogóle niepodobne. Z drugiej strony, poszczególne ich grupy spokrewnione są pod względem budowy i biosyntezy w sposób oczywisty z innymi grupami biochemicznymi, jak np. z aminami, aminokwasami, witaminami, a nawet nukleotydami. Kretowicz wyróżnia w swej «Biochemii roślin» 5 typów alkaloidów: 1) pochodne pirydyny, 2) p. pirolidyny, 3) p. chinoliny, 4) p. indolu i 5) p. puryny. Brakuje w tym wykazie wyraźnie miejsca dla alkaloidów typu tropanowego, ale i to uzupełnienie nie wystarcza. Mothes i Romeike w «Handbuch der Pflanzenphysiologie» Ruhlanda wyróżniają 25 typów alkaloidów z licznymi podtypami. Biochemik przyznać musi, że podział Mothesa jest dobrze uzasadniony: odgraniczanie tych grup związków jest słuszne, natomiast łączenie ich razem pod wspólną nazwą alkaloidów ma sens nie tyle biochemiczny, co farmakologiczny, a może jedynie historyczny?

Tak więc pojęcie alkaloidów stanowi właściwie lamus, podobnie jak np. pojęcie glikozydów czy antybiotyków.

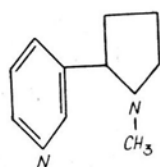
Weźmy dla przykładu trzy powszechnie znane związki, należące do alkaloidów: nikotyne, morfinę i kofeinę. Budowa nikotyliny (połączenie pirydyny z metylo-pirolidyną) jest stosunkowo prosta, a jej biosynteza biegnie przez kwas nikotynowy (witamin PP), z którego powstaje pierwszy pierścień i przez ornitynę (pospolity aminokwas), z której powstaje pierścień drugi.

Morfina ma budowę znacznie bardziej skomplikowaną, a jej biosynteza jest dotychczas nieznaną.

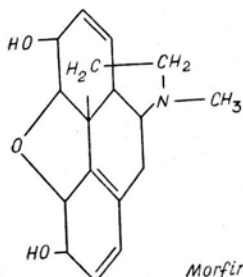
Kofeina wreszcie jest pochodną puryny, zupełnie podobną do puryn znajdujących w kwasach nukleinowych. Pierścienie purynowe zaś syntetyzowane są z kwasu asparaginowego (aminokwas) mrówczanu, glutaminy (amid aminokwasu), glicyny (aminokwasu) i dwutlenku węgla.

Co do występowania alkaloidów w poszczególnych grupach systematycznych, to niezmiernie pouczające zestawienie podają Mothes i Romeike w «Handbuch der Pflanzenphysiologie» (t. VIII, str. 1002). Wynika z niej niedwuznacznie, że poszczególne typy alkaloidów występować mogą w najróżniejszych rodzinach roślinnych, tak że systematyk nieuchronnie musi się

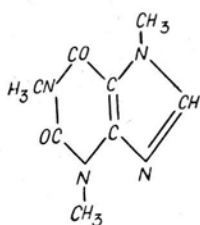
w tym chaosie zgubić. Aby położyć kropkę nad «i», dodam, że alkaloid bufoninę, występujący u *Amanita* znaleziono pierwotnie u... ropuchy (*Bufo*).



Nikotyna



Morfina



Kofeina

Rys. 1

Nie jest to jedyny wypadek występowania tego rodzaju związku u zwierząt, dla przykładu wspomnę o 2-metylocholinie, wytwarzanej przez śmierdźla, który to związek odpowiada w zupełności definicji alkaloidu i za taki jest uważany.

Mothes i Romeike w cytowanym powyżej artykule o alkaloidach, zwracają uwagę, że występowanie tych związków w roślinach zależne jest nie tylko od zdolności do syntezy danego związku, charakterystycznej dla gatunku, ale też i od odporności tego gatunku w stosunku do stężenia alkaloidu. Przy ewentualnych mutacjach musi się zatem brać pod uwagę nie tylko zmianę genów, prowadzącą do syntezy alkaloidu, lecz także dziedziczną cechę odporności, co filogenetycznie sprawę komplikuje.

Na str. 1000 Mothes i Romeike przytaczają interesujące przykłady konwergencji biochemicznej w odniesieniu do alkaloidów. Tak więc nikotyna występuje w rodzajach: *Nicotiana*, *Asclepias*, *Cannabis*, *Eclipta*, *Lycopodium*, *Equisetum*, *Sedum*, *Zinnia*. Autorzy ci *expressis verbis* odmawiają alkaloidom znaczenia wskaźnika filogenetycznego, z czym referent najzupełniej się zgadza.

Podobnie jak z alkaloidami przedstawia się sprawa z innymi produktami tzw. wtórnej, czy, jak powiada Błagowieszczenski, specjalizowanej przemiany materii. Wszystkie tego rodzaju związki służyć mogą jedynie jako uboczne sprawdziany pokrewieństwa w obrębie wąskich grup systematycznych, nigdy zaś jako podstawa do budowy gmachu teorii filogenetycznych. Wykorzystując zaś takie związki jak alkaloidy czy glikozydy do odróżniania małych grup systematycznych wystrzegać się należy posługiwania się całym «lamusem», biorąc pod uwagę jedynie konkretne związki, względnie grupy związków o rzeczywiście zbliżonej budowie i podobnej biosyntezie. Do tych właśnie skromniejszych celów z pożytkiem są wykorzystywane w systematyce tego rodzaju związki, jak np. opracowane przez Kleina aminy.

Jakież więc pozostają możliwości owocnych dociekań biochemicznych, na których można by oprzeć realnie teorię ewolucji roślin?

W pierwszym rzędzie przypomnę, że już w obecnym stanie wiedzy możemy wykorzystywać serologię, pamiętając oczywiście o zastrzeżeniach, które wniosła pozytywna krytyka. Na dalszą przyszłość natomiast rozpościera się przed

fizjologami i biochemikami olbrzymie pole badań nad biochemizmem morfogenezy w ogólności, a następnie nad ewolucją tych biochemicznych zjawisk w sensie filogenetycznym. Poznać trzeba dokładnie naturę biochemiczną genów, prześledzić ich biosyntezę, a następnie chemizm realizacji cech, tkwiących potencjalnie w genach, i wreszcie poszczególne etapy zmian tego biochemizmu, wywołanych przez mutacje genów. Daleka to droga, ale i wspinała możliwość rozwoju.

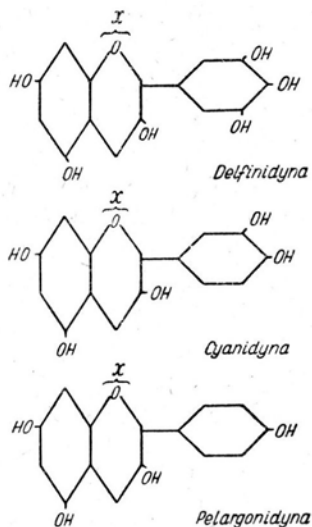
Należy tu zaznaczyć, że podobnie jak i w innych dziedzinach biochemii badania antropologiczne, zoologiczne i mikrobiologiczne wyprzedzają postęp w dziedzinie botaniki. Wymownym tego przykładem może być monografia Florikina, poświęcona zagadnieniom ewolucji biochemicznej w świecie zwierząt. Niewątpliwie biochemia roślin ma dzięki temu zadanie znacznie ułatwione, ponieważ w całym świecie ożywionym znajdujemy zdumiewającą jedność w zasadniczych schematach metabolizmu. Jednakże gdy chodzi o morfogenezę i ewolucję, interesują nas właśnie różnice i procesy różnicowania i dlatego mówiąc o ewolucji roślin musimy dopracować się celu sami.

E. Bünning zamieszcza w swym podręczniku «Entwicklungs-und Bewegungsphysiologie der Pflanzen» rozdział zatytułowany «Genwirkketten». Zaznaczając, że realizacja cech tkwiących potencjalnie w genach zależna jest od szeregu czynników i że badanie łańcucha reakcji, powodowanych przez dany gen polega jedynie na śledzeniu zmian fizjologicznych wywołanych obecnością względnie nieobecnością jakiegoś genu, podaje Bünning takie oto, między innymi, przykłady:

Przez szczepienie udało się Pirschlemu wykazać, że czynnik powodujący przedwczesny rozkład chlorofilu w rodzaju *Petunia* działa także na rośliny z rodzaju *Nicotiana*, *Solanum* i *Hyoscyamus*, jednakże normalne rośliny, należące do tych grup systematycznych, zachowują swój chlorofil aż do końca życia liści. Według Steina zraz pewnej rasy pomidorów, wyróżniającej się ubóstwem chlorofilu i równocześnie karłowatym wzrostem, zaszczepiony na normalnej podkładce zachował ubóstwo chlorofilu, podczas gdy cecha karłowatości zanikła. Przypadki takie wskazują na możliwość realizacji lub utajenia cech potencjalnych, tkwiących w genach; należy teraz szukać owych realizatorów.

Szczególniejszy wgląd w biochemizm działania genów uzyskaliśmy przez badania nad barwikami kwiatów. Jak wiadomo, barwy kwiatów powodowane są przez kombinacje barwików karotynoidowych, antocyjanidynowych i antoksyantynowych. Antocyjanidyny ulegają bardzo łatwo przemianom chemicznym, przy czym zmieniają barwę. Badania Scott-Moncrieffa, Lawrence'a i Price'a wykazały, że istnieje możliwość powiązania poszczególnych przemian chemicznych antocyjanu z pojedynczymi genami. Inne geny znowu zdają się być odpowiedzialne za tworzenie się barwików karote-

noidowych. Tak np. u *Lathyrus odoratus* wykryto 2 czynniki, które decydują o stopniu utlenienia antocyjanidyn, jeden czynnik, który reguluje *pH* soku komórkowego i 7 czynników, wpływających na wzajemne stosunki ilościowe antoksantyn i antocyjanidyn. Wpływ na zabarwienie, wywołany przez czynnik regulujący stopień utlenienia, łatwo pokazać na przykładzie delfinidyny, cyjanidyny i pelargonidyny. Delfinidyna jest najsilniej utleniona, pelargonidyna najsłabiej, przy czym pierwsza odznacza się barwą purpurową, druga czerwoną, trzecia łososiową.



Rys. 2

Sławne stały się dociekania nad biochemiczną zmiennością grzybów z rodzaju *Neurospora*. Jak powszechnie wiadomo, poszczególne rasy tych grzybów różnią się między sobą jedynie obecnością lub nieobecnością pewnych ustalonych enzymów. Tak więc obecność względnie nieobecność danego genu powoduje wytwarzanie się lub niewytwarzanie pewnego, określonego enzymu i w konsekwencji powoduje określoną zmianę metabolizmu.

Czy geny należy uważać zatem za enzymy, czy też za czynniki syntetyzujące enzymy? W świetle badań biochemicznych pytanie to wydaje się zbyt uproszczone. Jeżeli geny zlokalizujemy w kwasach dezoksyrybonukleinowych jąder komórkowych, to musimy im przypisać nie bezpośrednią, ale raczej pośrednią rolę w syntezie enzymów. Białka, a więc i enzymy syntetyzowane, są na matrycach kwasów rybonukleinowych, zlokalizowanych, w zasadzie w ziarnistościach cytoplazmy. Kwasy dezoksyry-

bonukleinowe jądra sprawują nad ich działaniem kontrolę, dotychczas bardzo słabo poznaną. Stosunki wzajemne pomiędzy kwasami dezoksyrybonukleinowymi i rybonukleinowymi nie są należycie wyjaśnione, stąd pojęcia genów, plazmagenów i ewentualnych genów plastydowych pozostają mgliste.

W każdym bądź razie to, co nazywamy genami, biochemicznie wchodzi w skład pojęcia kwasów nukleinowych. Na matrycy kwasów nukleinowych, właściwych dla danej jednostki systematycznej, produkowane są enzymatyczne białka, których rodzaj i kombinacja (podkreślam — kombinacja), decyduje o przemianie materii organizmu, której to przemiany wynikiem są spostrzegane przez nas cechy morfologiczne.

Mówimy stale o cechach dziedzicznych. Wiemy jednak, że owe cechy dziedziczne mogą być zmieniane przez niektóre, znane nam, a być może i inne, nie znane czynniki zewnętrzne. Tak więc naświetlanie promieniami Roentgena lub promieniami nadfioletowymi powoduje zmiany w kwasach nukleinowych, prowadzące, jak wiadomo, do powstawania mutacji. Dotychczasowe doświad-

czenia wykazują, że trwałe zmiany dziedziczne powstają jedynie i wyłącznie na drodze zmiany kwasów nukleinowych.

Każda komórka danego gatunku roślinnego posiada identyczny garnitur genów; w związku z tym potencjalnie może wytworzyć te cechy biochemiczne, a więc i morfologiczne, które są z owym garniturem genów związane. Powiadamy o totipotencji komórek roślinnych i wykazujemy tę totipotencję w doświadczeniach regeneracyjnych. Dlaczego jednak przy normalnym rozwoju rośliny poszczególne komórki rozwijają się tak odmiennie? Dlaczego powstają różne tkanki, różne organy roślinne, skoro każda komórka wyposażona jest w ten sam garnitur genów? Na ten temat wiemy bardzo niewiele.

Jak zaznaczyłem (na początku referatu), bardzo obiecującą metodą badań morfogenetycznych jest metoda kultur tkankowych. Przy pomocy tej metody przekonano się, że w organizmach roślinnych, w przeciwieństwie do zwierzęcych, czynnikami indukującymi organizację tkanek bywają związki łatwo dyfundujące (niskomolekularne).

Oto przykłady z sympozjum morfogenetycznego międzynarodowego kongresu biochemicznego, odbytego w 1958 r.

Skoog i współpracownicy odkryli, że potraktowanie tkanki kallusowej kinetyną (6-furfuryloaminopuryną) i kwasem indoliloctowym powodowało wytwarzanie korzeni i pędów z tkanki kallusowej, przy czym obserwowano nawet kwitnienie.

Steward i współpracownicy wyhodowali całą roślinę z pojedynczej komórki marchwi, która to komórka była wyizolowana z niezróżnicowanej kultury rdzenia. Na podstawie wielu przykładów można stwierdzić zadziwiająco totipotencję realizacji cech gatunkowych w komórkach roślinnych. Regeneracja, przeprowadzona z drobnych fragmentów, a nawet pojedynczych komórek tzw. tkanek stałych, wykazuje, że w odpowiednich warunkach i przy pomocy odpowiednich czynników indukujących organizację tkanek można doprowadzić do odtworzenia kompletnej rośliny.

Street opisał spontaniczne tworzenie się pąków z pędów korzeni *Isatis tinctoria* podczas pierwszych przeszczepień kultur. Kinetyna powiększała liczbę tych pąków i przedłużała okres ich wzrostu.

Materiały bielma, a w szczególności materiały płynne, którymi karmią się dojrzewające zarodki, bogate są w substancje stymulujące wzrost i rozwój roślin. Specjalnie wyróżniającym się materiałem jest płynny endosperm orzecha kokosowego; substancje w tym płynie zawarte stymulują podział komórek i powodują morfogenezę zarodka.

Eksplantaty floemu marchwi, składające się z nierozmnażających się komórek, przy dodatku 5—10% mleczka kokosowego ulegają stymulacji wzrostowej. Komórki początkowo gwałtownie się wydłużają, następnie zaś dzielą, nie dochodzi jednak do różnicowania się tkanek. Natomiast po rozbiciu

tkanki na poszczególne komórki w płynnym środowisku, a następnie po przeniesieniu na pożywkę stałą, otrzymuje się wzrost zorganizowany.

Przy analizowaniu mlecza znaleziono frakcję, która powodowała wzrost i różnicowanie się tkanek marchwi w środowisku bogatym w aminokwasy — we frakcji tej stwierdzono obecność 1,3-dwufenylo mocznika.

Eksplantaty merystemów wierzchołkowych, hodowane na podstawowej pożywce, tworzą jedynie niezróżnicowany kallus. Przy dodatku witaminów z grupy B, składników tiolowych i purynowych tworzą nienormalny pęd. Jeżeli ponadto dodać kwasu giberelinowego w stężeniu  $10^{-7}$  molarnym — powstają pędy, podobne do normalnych.

Oczywiście nie mogą tutaj referować całego sympozjum morfogenetycznego zeszłorocznego kongresu biochemicznego — podane przykłady mają być jedynie ilustracją myśli, że zebrano pewną ilość faktów, dających podstawę do systematycznych badań biochemicznych nad morfogenezą. Należy teraz dociekać, jak znalezione regulatory działają w przemianie materii, realizując cechy genetyczne oraz w jaki sposób dochodzi do syntezy owych regulatorów. W ten sposób będziemy mogli ustalić krok za krokiem owe «Genwirkketten», o których mówi Bünning w swym podręczniku.

Tworzona w ten sposób biochemia porównawcza morfogenezy da możliwość solidnego podbudowania systematyki roślin. Znikną wówczas wszystkie przypadkowe skojarzenia, a wartość i ranga cech systematycznych staną się oczywiste. Taka zaś systematyka z kolei dostarczy wartościowego materiału dla teorii ewolucji.

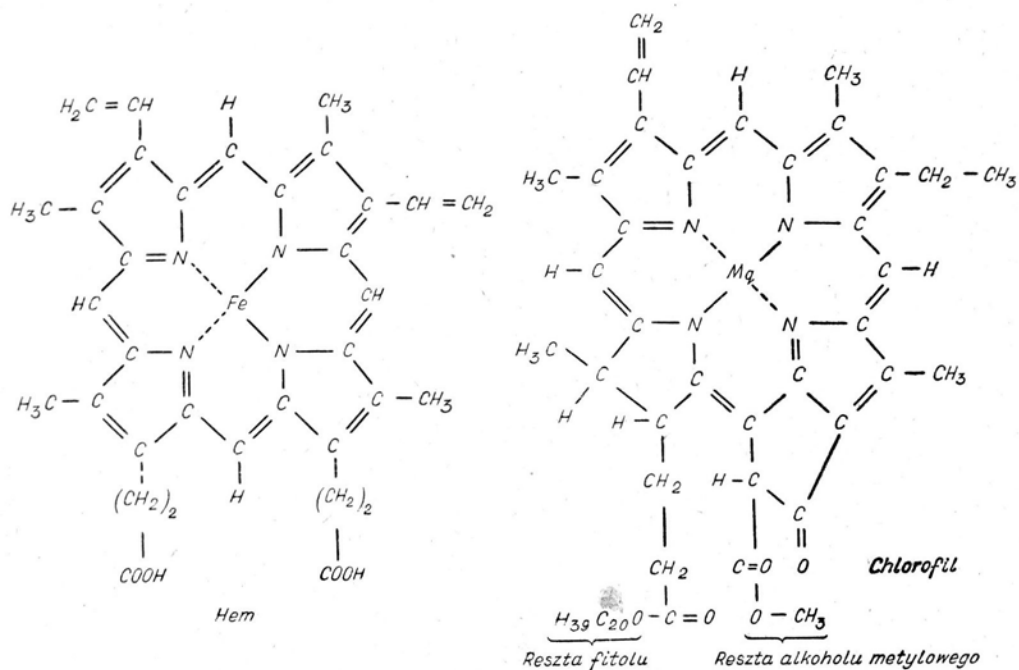
W obecnej chwili dla celów tejże teorii wykorzystać można bardzo skromny materiał z dziedziny biochemicznych badań ontogenezy roślin. Przykładowo podać tu mogę usiłowania Błagowieszczenskigo zestawiania sprawności enzymatycznej poszczególnych gatunków.

Materiał faktyczny jest wprawdzie jeszcze bardzo ubogi, ale można spoznać, że sprawność enzymatyczna danego organizmu maleje w miarę jego starzenia się. Zdaniem referenta należałoby na te zjawiska zwrócić uwagę z punktu widzenia teorii cyklicznego rozwoju, opracowanej przez Krenkego; dla filogenii mogłoby to mieć znaczenie.

W toku badań okazało się również, że w czasie rozwoju ontogenetycznego garnitur enzymów ulega zmianom jakościowym. Tak np. James odkrył że w kielkach jęczmienia oddychanie odbywa się początkowo przy pomocy oksydazy wielofenolowej (w każdym razie oksydazy, zawierającej miedź), następnie zaś rolę tę przejmuje oksydaza cytochromowa. Jest też rzeczą interesującą, że w merystemach wierzchołkowych korzeni traw znajdujemy oksydazę askorbinową w protoplaźmie, natomiast w starszych częściach korzeni oksydaza ta występuje jedynie w błonach komórkowych. Wspomnę tu także o wykryciu protochlorofilu w merystemach wierzchołkowych traw (Hejnowicz 1958).



Dużą uwagę w tego rodzaju badaniach należałoby poświęcić syntezie ligniny, warunkującej w znacznym stopniu istnienie roślin naczyniowych. Interesujące są badania nad produktami rozkładu różnych lignin, pochodzących z różnych systematycznie (pod względem morfologicznym) grup roślin. Podczas sympozjum biochemii drewna, odbywającym się w ramach ostatniego kongresu biochemicznego, Manskaja przedstawiła referat o filogenezie ligniny. Według autorki *Equisetinae*, *Lycopodinae*, *Pteridophyta*, *Gingkoales*, *Cycadales* i *Coniferales* wykazują typ ligniny, dający przy rozkładzie jedynie wanilinę, natomiast *Gnetales* i *Angiospermae* posiadają ligninę zawierającą, prócz szkieletu wanilinowego, również szkielet syringinowy oraz p-hydroksyfenylowy. Specjalnym badaniom poddany był mech torfowiec (*Sphagnum*) — jednakże zdania co do istnienia tych związków u tego rodzaju są podzielone. Kratzl sądzi, że nie ma u tego rodzaju żadnych ligninopodobnych substancji; Linberg i Thaender znaleźli rzekomo aldehyd p-hydroksybenzylowy, Manskaja zaś uważa, że chodzi tu o flawonopodobny glikozyd fenolowy. (Symp. bioch. drewna na IV Kongr. Bioch.) Być może, że tu (u *Sphagnum*) mamy do czynienia z jakimś prekursorem ligniny. Badania ontogenetyczne w tym zakresie byłyby bardzo pożądane — należałoby je przeprowadzić na roślinach należących do wielu gatunków.



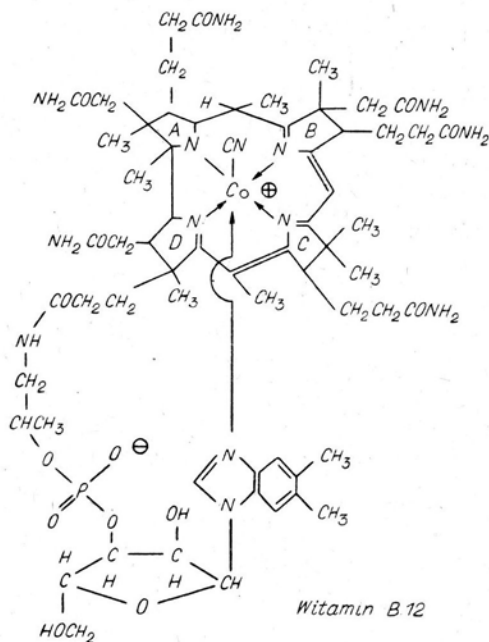
Rys. 3a

Specjalne zainteresowanie budzi filogeneza chlorofilu, a to ze względu na spór co do pierwotnego istnienia autotrofów, względnie heterotrofów. Po-

minąwszy już sprawę chemosyntezy, osobiście bynajmniej nie jestem przekonany, aby chlorofil miał być tworem filogenetycznie późniejszym aniżeli hem, a tym bardziej wytwarzany przez drobnoustroje witamin B<sub>12</sub>. Spojrzenie na wzory tych związków wymownie nas o tym przekonuje. Dopóki zatem biosynteza owych związków w sensie «łańcucha działania genów» nie zostanie ustalona, dopóty rozważania na ten temat będą miały charakter dyskusji przy czarnej kawie.

Najsłabszą stroną dociekań biochemicznych na polu teorii ewolucji jest niemożność sięgnięcia przy pomocy jej metod do form wymarłych. Bardzo nieliczne związki, wchodzące w skład organizmów żywych, mogą przetrwać w stanie kopalnym. Do nich należy np. lignina i przez to sta-

nowią cenny materiał dla interesujących nas badań. W ogólności jednak przy badaniu szczątków roślin biochemia schodzi na plan dalszy, ustępując miejsca naukom morfologicznym.



Rys. 3b