

L. RAKOCZY

## Z FIZJOLOGII ŚLIZOWCÓW

### CZĘŚĆ III. MYKSAMEBY

Niniejsza trzecia część artykułu dotycząca fizjologii śluzowców obejmuje omówienie następnego stadium rozwojowego, jakim są myksameby. Ogólna metodyka badań, jak również problemy terminologiczne aktualne dla badań nad myksamebami zostały podane w części II przy omawianiu podobnych problemów dotyczących pływek.

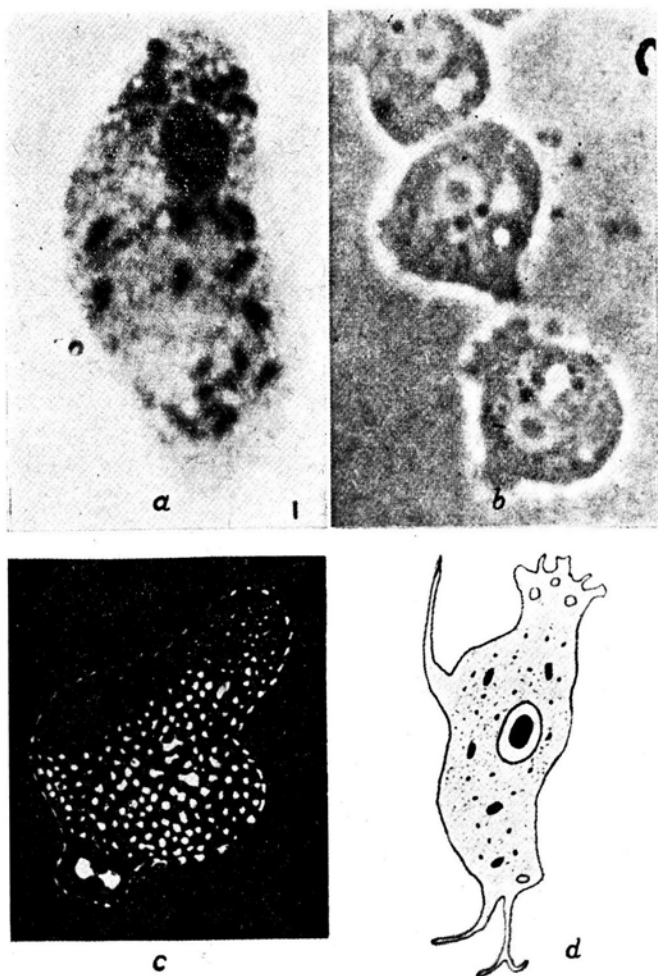
#### Budowa i fizjologia myksameb

Wygląd myksameb według obrazów uzyskanych różną techniką przedstawia ryc. 1. Myksameby są nieobłonionymi komórkami o nieustalonym, zmiennym kształcie. Przeciętne ich rozmiary wahają się w granicach 10—12  $\mu$ . Zmiany kształtu dochodzą do skutku dzięki zdolności myksameb do wytwarzania nibynózek w dowolnej strefie powierzchni ciała. Wyróżnić można przy tym 2 rodzaje pseudopodiów: szerokie, będące organami lokomocyjnymi (lobopodia) i trudniej dostrzegalne bardzo delikatne i cienkie, tzw. filopodia, niekiedy imitujące witki (Kerr 1960). Obserwacje Gaidukowa (1910) przeprowadzone przy zastosowaniu ciemnego pola widzenia wykazały, że pseudopodia tworzą się początkowo jako wypustki zewnętrznej hialinowej protoplazmy, a ziarnista protoplazma może wpływać w późniejszym stadium do powiększających się szerokich lobopodiów. W cienkich filopodiach nie spotykamy w ogóle ziarnistości protoplazmatycznych (rys. 1). Wewnątrz komórki znajduje się jądro o średnicy 3—4  $\mu$  położone mniej lub bardziej centralnie, ponadto w protoplazmie znajduje się kilka małych wodniczków tętniących i zwykle liczne wakuole trawiące.

Myksameby odżywiają się przez amebocytozę, o czym świadczy obecność wodniczków trawiących. Brak jest bliższych danych dotyczących tego procesu dla myksameb.

Ruch myksameb jest typowym ruchem amebowatym polegającym na pełzaniu komórki po podłożu, dzięki wytwarzaniu wypustek pseudopodialnych. Charakter

ruchu nie wskazuje przy tym na jakiegokolwiek zróżnicowanie polarne komórki czy aparatu lokomocyjnego. Myksameba może poruszać się w dowolnym kierunku wytwarzając w tym właśnie kierunku lobopodia (Skupieński 1928). Ruch pełzakowaty może być okresowo przerywany. Myksameba przechodzi wówczas w fazę



Ryc. 1. Budowa myksameby: a) myksameba *Didymium squamulosum* utrwalona i zabarwiona (wg Rossa 1957), b) myksameby *Didymium nigripes* w mikroskopie fazowym (wg Kerra 1960), c) myksameba *Chondrioderma* w ciemnym polu (wg Gaidukowa 1910), d) schemat myksameby wg Kerra 1960

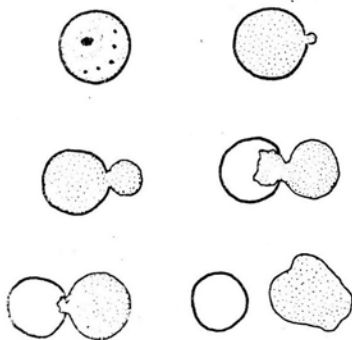
spoczynkową — wciąga nibynóżki, zaokrągla powierzchnię swego ciała. Podziały myksameb odbywają się w sposób analogiczny jak podziały pływek. Po podziale mitotycznym następuje podział komórki przez przewężenie. Brak jest bliższych danych dotyczących tempa podziałów i zależności rozmnażania myksameb od warunków hodowli. Skupieński (1928) opisał interesującą formę podziału myksa-

meb, którą określił jako autofragmentację. Zjawisko to występuje wówczas kiedy myksameby zostają przeniesione z pożywki o znacznej koncentracji węglowodanów do pożywki ubogiej. Dookoła komórki myksameby powstaje wówczas kilka (3—4) kulistych utworów protoplazmatycznych, co przypomina pączkującą komórkę drożdży. Utwory te odrywają się od ciała macierzystego i po kilkunastominutowym okresie spoczynku zaczynają się poruszać ruchem amebowatym. Oderwane fragmenty nie posiadają jądra, natomiast zawierają wodniczki i mogą chwycić i trawić bakterie. Bezjądrowe fragmenty giną po pewnym czasie (do 4 dni). Przy życiu pozostaje fragment zawierający jądro. Zjawisko autofragmentacji wykazuje pewną analogię do tworzenia tzw. sferul w sklerotach śluzowców, w procesie tym mogą powstawać również fragmenty bezjądrowe (Jump 1954).

### Formy przetrwalne

Zarówno pływki jak i myksameby (a także zygoty) mogą tworzyć formy przetrwalne w przypadku powstania niesprzyjających warunków. Zjawisko to stwierdził po raz pierwszy Cienkowski (1863) i on to nadał utworzonym przetrwalnikom nazwę «mikrocysty». Mikrocysta jest zaokrągloną kulistą komórką, bez witek czy pseudopodiów, otoczoną delikatną błoną o nieznanym bliżej charakterze chemicznym. Mikrocysty powstają przy niekorzystnej dla śluzowca zmianie warunków zewnętrznych, np. zbyt wysokie temperatury (Smart 1938), wysychanie kultury względnie naświetlanie silnym światłem (Cienkowski 1863, Skupieński 1928, Howard 1931). Zaistnienie takich warunków powoduje najpierw ustanie ruchu i zaokrąglenie komórki, a o ile szkodliwy czynnik działa przez czas dłuższy, następuje otoczenie komórki błoną encystującą.

Mikrocysty są typową formą spoczynkową i mogą przetrwać wiele miesięcy bez utraty zdolności do kiełkowania (Skupieński 1928). Jeżeli czynnik, który wywołał encystację zostanie usunięty następuje proces kiełkowania cysty i odtworzenia aktywnej formy komórki. Proces ten trwa np. u *Physarum polycephalum* 1—6 godzin (Howard 1931) i przebiega w ten sposób, że w pewnym punkcie na



Ryc. 2. Kiełkowanie mikrocyst *Physarum polycephalum* (wg Howarda 1931).

powierzchni błony pojawia się uwypuklenie protoplastu, po czym w ciągu około 5 minut protoplast uwalnia się z błony (ryc. 2). Podobnie jak przy kiełkowaniu zarodników protoplast pozostaje przez czas około 10 minut nieruchomy, a następnie przyjmuje postać pływki lub myksameby (Howard 1931).

Jak podaje Skupieński (1928) encystacja pływek jest u *Didymium difforme* stałym zjawiskiem rozwojowym i następuje regularnie przy przekształcaniu się pływek w myksameby. Mikrocyty tworzą się, mimo że warunki zewnętrzne nie uległy istotnej zmianie, a po około 12 godzinach następuje ich kiełkowanie. Wyswobodzony z błony protoplast przekształca się już nie w pływkę a w myksamebę. Obserwacja ta nie została potwierdzona.

## Syngamia

Pływki względnie myksameby po pewnym czasie i na ogół po przejściu pewnej liczby podziałów stają się gametami i łączą się parami. Dawniejsze obserwacje były przeprowadzane zwykle na jednym tylko gatunku, a wyniki były tak rozbieżne, że nie pozwalały na stworzenie obrazu zmienności zjawiska syngamii. Dopiero wnikliwe studia Rossa (1957) wykazały, że proces syngamii może przebiegać u różnych grup śluzowców w różny sposób.

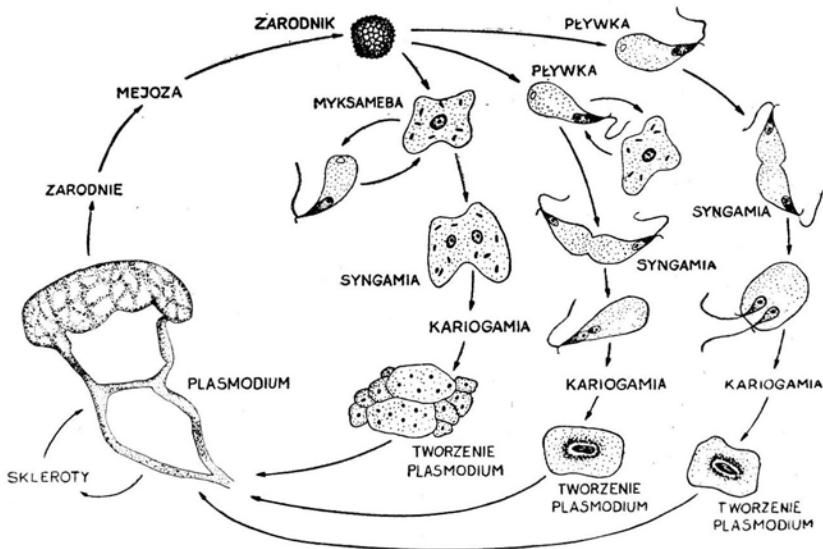
I. U gatunków należących do typu o krótkim okresie trwania form witkowych (typ I) po około 30 godzinach (najpóźniej) wytwarzają się myksameby, a te po 3—5 dniach dokonują syngamii. Dwie myksameby poruszają się przez pewien czas w pobliżu siebie, po czym pojawia się między nimi cienkie łączące pseudopodium (Howard 1931). Myksameby łączą się w jakimkolwiek miejscu swej powierzchni. Obie myksameby zlewają swoją protoplazmę — następuje plazmogamia. Jak podaje Ross (1957) proces ten przebiega bardzo szybko, natomiast Howard (1931) ocenia czas trwania tego procesu na około 1 godzinę. Wkrótce po plazmogamii jądra obu połączonych protoplastów zlewają się (kariogamia).

II. W typie o średnim okresie trwania form witkowych już po 48 godzinach spotyka się kopulujące pływki. Dwie pływki zaczynają pływać wokół siebie, wreszcie łączą się swymi tylnymi częściami, początkowo bardzo delikatnym połączeniem, później nieco grubszym, wreszcie tylne części obu pływek zlewają się zupełnie. Powstaje wydłużony twór zakończony z obu stron jądrem i aparatem witkowym. Z jednej strony witki zostają wciągnięte, a jądro leżące z tej strony przemieszcza się poprzez protoplazmę w stronę drugiego, nieruchomego jądra. W tym czasie tylny koniec komórki ulega zaokrągleniu — powstaje twór o typowym kształcie pływki zawierający dwa jądra w pobliżu siebie. Następuje kariogamia i wkrótce po tym aparat witkowy zostaje wciągnięty w głąb komórki. W powstałej zygocie po kilku godzinach następuje podział mitotyczny.

III. W typie o wyłącznej fazie witkowej pływki stają się gametami po 3—8 dniach. Pływki łączą się tylnymi odcinkami jak w typie II, ale w przeciwieństwie do omówionych poprzednio przemian jedna z par witek nie ulega likwidacji. Jedno jądro wraz z aparatem witkowym przesuwa się wzdłuż brzegu komórki w sąsiedztwo drugiego

nieruchomego jądra. Po pewnym czasie komórka przyjmuje postać pływki posiadającej na jednym końcu dwa jądra leżące obok siebie i dwa aparaty witkowe z nimi związane. Następuje kariogamia, po czym witki są na ogół jeszcze utrzymane, a ich likwidacja następuje dopiero po 3—4 godzinach później, w okresie gdy zygota przyjmuje formy ameboidalne.

Opisane przemiany ilustruje schematycznie ryc. 3. W świetle nowych bezpośrednich obserwacji kariogamii występującej zawsze wkrótce po fuzji gamet można na pewno twierdzić, że w wyniku fuzji powstaje zygota, która jest już formą diploidalną w cyklu rozwojowym śluzowców. Dzięki tym obserwacjom rozstrzygnięty

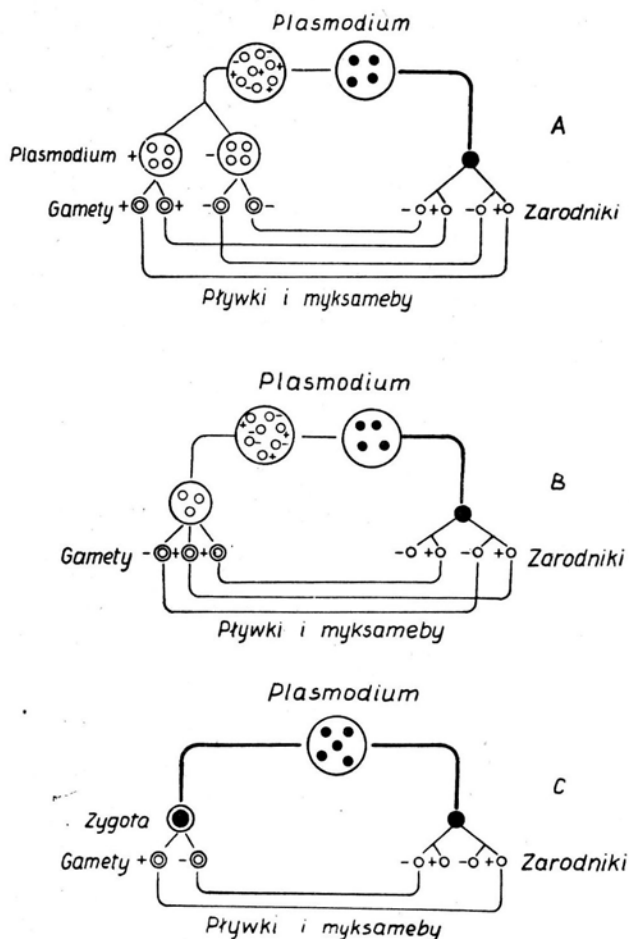


Ryc. 3. Cykl rozwojowy śluzowców. Objaśnienie w tekście. (Wg Rossa 1957)

został problem, przemiany pokoleń w cyklu rozwojowym śluzowców, który, jak wiadomo, był przedmiotem wielu dyskusji.

Zasadnicze różnice w dawnych poglądach na następstwo faz polegały na określeniu momentu kariogamii. I tak Pinoy (1908) uważał, że z pływki równoimiennej + lub — powstają dwa typy plasmodiów + i —, które zlewają się dając plasmodia o mieszanym charakterze jąder. Dopiero w tego rodzaju plasmodium dochodzi do kariogamii.

Skupieński (1928) uważa, że pływki względnie myksameby + i — zlewają się w plasmodium bez kariogamii, a proces ten następuje dopiero w późniejszej fazie rozwojowej śluzni. Dzisiejsze dane potwierdziły poglądy Jahn'a (1911), Cayley (1929) i innych wskazujące, że po fuzji gamet następuje kariogamia i tworzy się diploidalna zygota dająca początek plasmodium. Ryc. 4 przedstawia schematy faz rozwojowych śluzowców, w których schematy Pinoy i Skupieńskiego mają dziś tylko znaczenie historyczne.



Ryc. 4. Przemiana pokoleń: a) wg Pinoy 1908, b) wg Skupieńskiego 1928, c) wg dzisiejszych poglądów (oryg.)

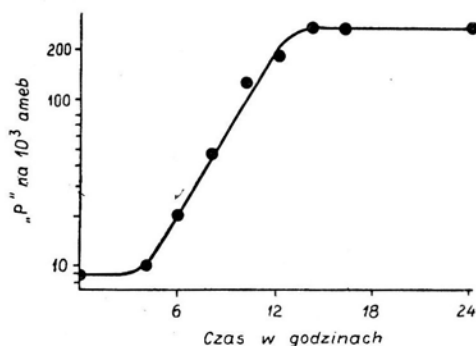
### Czynniki wywołujące syngamię

Bardzo istotnym dla procesu syngamii a wciąż jeszcze niezupełnie wyjaśnionym problemem jest przyczyna, dzięki której pływka czy myksameba żyjąca i rozmnażająca się przez pewien czas wegetatywnie, w pewnym momencie uzyskuje cechy gamety i przejawia tendencję do kopulacji. W dotychczasowych badaniach stwierdzono, że okres syngamii jest mniej więcej stały i powtarzalny dla danego gatunku tylko w konkretnych warunkach stosowanych w doświadczeniu, a może być zupełnie różny w innym układzie warunków. Tak np. dla *Physarum polycephalum* stwierdził Howard (1931), że już w dwie godziny po kiełkowaniu zarodników występują formy kopulujące, a okres najaktywniejszej syngamii przypada na 6—24 godzin

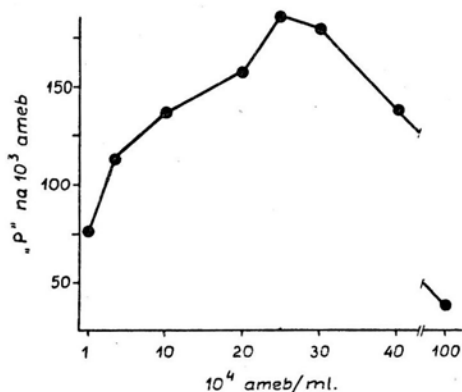
hodowli. Ten sam gatunek w warunkach stosowanych przez Rossa (1957) wykazuje syngamię jedynie po czasie 40—90 godzin hodowli. Większość dawniejszych obserwacji została wykonana w jednym układzie warunków i dlatego wyniki tych obserwacji dały podstawę jedynie do wysunięcia przypuszczeń co do przyczyn syngamii. I tak Skupieński (1920) twierdził początkowo, że pływki i myksameby nie są różnicowane płciowo (+ i —) i dopiero podczas jednego z podziałów mitotycznych (!) następuje rozdział czynnika plus od minus, co stwarza warunki kopulacji. Cayley (1929) sugeruje, że pewna liczba podziałów pływki lub myksameby jest momentem koniecznym do ich przekształcenia się w gamety. Wilson i Cadman (1928) uważają, że obecność substancji odżywczych w środowisku jest koniecznym warunkiem syngamii, natomiast Howard (1931) uzyskał syngamię stosując wysiew zarodników w wodzie destylowanej. Bruck (1907) zwrócił uwagę na rolę odpowiedniego stężenia pływek lub myksameb, którego osiągnięcie jest warunkiem wystąpienia syngamii. Na rolę tego czynnika zwraca również uwagę Ross (1957), wysuwając przy tym przypuszczenie, że dla syngamii niezbędna może być jakaś substancja hormonalna produkowana przez pływki czy myksameby analogiczna do akrazyny wykrytej przez Bonnera (1949) dla grupy *Acrasieae*, przy czym warunkiem koniecznym do rozpoczęcia syngamii jest przekroczenie pewnego granicznego stężenia tej substancji. Osiągnięcie optimum tej koncentracji byłoby oczywiście zależne od stężenia myksameb.

Ścisłejsze dane dotyczące omawianego problemu przynosi dopiero praca Kerra (1961) dzięki zastosowaniu kontrolowanych warunków doświadczalnych i opracowaniu metody ilościowego określenia syngamii. Pływki *Didymium nigripes* hodowano wraz z *Aerobacter aerogenes* na specjalnej pożywce, na której, jak stwierdził Kerr i Sussman (1958), syngamia nie następuje w ogóle (1 g ekstraktu drożdżowego, 10 g glukozy, 10 g bacto peptonu, 1 g  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ , 0,96 g  $K_2HPO_4$ , 1,46 g  $KH_2PO_4$ , 2,5 g brucyny, 20 g agaru na litr wody destyl.). Pod koniec fazy wzrostu logarytmicznego pływki splukiwano z agaru, przemywano i po określeniu ich stężenia poddawano 12 godzinnej inkubacji w 1/200 M roztworze buforu fosforanowego (pH 6,2). Po okresie inkubacji wysiewano znaną liczbę (1000) ameb wraz z dodatkiem bakterii na podłoże agarowe. Inkubacja w środowisku płynnym nie zawierającym brucyny jest bodźcem wywołującym tworzenie plasmodiów. Okresowe obserwacje wykazują, że po 4 godzinach pojawiają się nieliczne plasmodia, których liczba wzrasta logarytmicznie do około 14 godzin, po czym utrzymuje się na stałym poziomie (ryc. 5). Ostateczna liczba plasmodiów utworzonych w wyniku syngamii musi być określona w czasie nie przekraczającym 48 godzin, gdyż później następuje zlewanie się plasmodiów.

Liczbę utworzonych w tym czasie plasmodiów przypadającą na 1000 wyjściowych myksameb lub pływek oznacza Kerr (1961) symbolem P/1000. Liczba P/1000 jest zatem miarą zdolności do syngamii. Operując tą metodą stwierdził Kerr (1961), że istotnie stężenie ameb w okresie inkubacji wywiera wyraźny wpływ na późniejszą syngamię (ryc. 6), przy czym optymalne stężenie wynosi  $2,5 \times 10^5$  ameb/ml. Najlepsze wyniki w syngamii dają ameby zebrane w fazie wzrostu logarytmicznego.



Ryc. 5. Tworzenie plasmodium u *Didymium nigripes* po inkubacji pływek w stężeniu  $2,5 \times 10^5$ /ml. Odcięte: czas w godzinach, rzędne: P/1000. Wg Kerra 1961



Ryc. 6. Wpływ stężenia pływek w okresie inkubacji (odcięte) na tworzenie plasmodiów (rzędne: P/1000). Kerra 1961

Po osiągnięciu stanu stacjonarnego zdolność do syngamii wyraźnie się zmniejsza. Warunki odżywcze w czasie inkubacji nie wywierają wpływu na późniejszą syngamię (inkubacja bez bakterii lub z bakteriami odżywczymi), natomiast szczelne zamknięcie naczyń w czasie inkubacji utrudnia syngamię. Stwierdzono również, że jony  $Sr^{++}$  i  $Ca^{++}$  stosowane w okresie inkubacji w stężeniu optymalnym ( $10^{-3}$  M) zwiększają procent utworzonych plasmodiów.

Dodatek soli	P/1000	Dodatek soli	P/1000
Kontrola	40	BaCl <sub>2</sub>	25
SrCl <sub>2</sub>	96	FeCl <sub>2</sub>	1
CaCl <sub>2</sub>	69	ZnSO <sub>4</sub>	0



Obecność szeregu innych jonów w okresie inkubacji powstrzymuje syngamię. Jak uprzednio wykazali Kerr i Sussman (1958), o ile myksameby hodowane na pożywce mineralnej zestalonej agarem dają po 3 dniach plasmodia, o tyle dodatek do pożywki 2% glukozy lub 0,2% brucyny powstrzymuje syngamię; myksameby rozwijają się wyłącznie wegetatywnie aż do zupełnego wykorzystania pożywienia. Kerr (1960) przypuszcza, że rola brucyny polega na chelatynowym wiązaniu jonów dwuwartościowych, których obecność jest koniecznym warunkiem tworzenia plasmodiów. Pogląd ten opiera na fakcie, że szereg innych związków chelatynowych (0,1 M cytrynian sodu,  $10^{-3}$  M wersenian tj. kwas etylenodiamino-tetraoctowy) wywiera podobny efekt, przy czym dodatek chlorku Mg lub Fe znosi efekt tego ostatniego związku. Przedstawione dane wskazują na to, że o syngamii decyduje złożony zespół czynników i jakkolwiek ich ściśle określenie nie jest dziś jeszcze możliwe, stworzona została droga do opracowania omawianego problemu.

### Homo czy heterotalizm?

Innym wciąż jeszcze otwartym problemem jest zagadnienie zróżnicowania płciowego kopulujących gamet. Pinoy (1908) wysunął przypuszczenie, że u śluzowca *Didymium nigripes* występuje dimorfizm płciowy. Wysiewając pojedyncze zarodniki uzyskiwał plasmodia żółte i czarne, które nie owocowały dopóki kultury nie zostały połączone razem (ryc. 4). Ponieważ jednak, jak stwierdził później (1915), zabarwienie plasmodiów jest bardzo zmienne i zależne od gatunku bakterii, obecnych w kulturze, wycofał swój pogląd na istnienie barwnego zróżnicowania płciowego, utrzymując jednak pogląd na istnienie zróżnicowania innego rodzaju. Wszystkie pozostałe obserwacje wykazują, że nie istnieje morfologiczne zróżnicowanie między pływkami czy myksamebami zdolnymi do syngamii.

Pozostaje jednak zagadnienie czy kopulujące gamety są identyczne (homotalizm), czy też istnieje nie morfologiczne wprawdzie, ale fizjologiczne zróżnicowanie, a syngamia odbywa się między gametami + i — (heterotalizm).

Problem ten usiłowano rozwiązać dwoma drogami: a) badając reakcje pływek czy myksameb na szereg czynników chemicznych i fizycznych i poszukując ewentualnych różnic w reagowaniu, które dowodziłyby istnienia typu + i —, oraz b) badając zachowanie się klonów myksameb uzyskanych z jednego zarodnika (monosporowych) i ich zdolność do tworzenia plasmodiów.

Pierwszy kierunek reprezentują prace Abe (1934 i Kambly (1939). Abe 1934 stwierdził na podstawie reakcji pływek na indykatory barwne i inne związki chemiczne, że gamety, które nazywa «męskimi» (male) mają wyższy potencjał oksydo-redukcyjny w porównaniu z «żeńskimi» (female) oraz są mniej odporne na  $\text{CuSO}_4$  i że ich ładunek elektryczny jest ujemny w porównaniu do dodatniego ładunku gamet żeńskich. Krytyczne studia Kambly (1939) nie potwierdziły tych danych. Pływki *Reticularia lycoperdon* nie wykazały mierzalnych różnic w pH, w potencjale redox, czy różnic w znaku ładunku: W pewnych warunkach część

plywek wykazywała wprawdzie inny stopień zabarwienia barwikami przyżyciowymi niż pozostała, jednak różnice te należy raczej przypisać zmienności indywidualnej związanej ze stanem czynnościowym.

Metoda kultur monosporowych opiera się na założeniu, że jeżeli między gametami istnieje fizjologiczne zróżnicowanie płciowe, to rozdział alleli + i — odbywa się w trakcie mejozy; wynika stąd, że zarodnik jest już zdeterminowany fizjologicznie. Klon plywek czy myksameb powstałych z jednego zarodnika nie powinien zatem utworzyć plasmodium, o ile do syngamii konieczne jest złączenie gamety + i —, natomiast powinien przekształcić się w plasmodium, o ile zróżnicowanie genetyczne nie istnieje.

Prace nad kulturami monosporowymi prowadzone od czasów Jahn'a (1911) dostarczyły jednak różnych danych, czasem nawet dla tego samego gatunku. Rezultaty badań zestawiono w postaci tabeli, w której brak zróżnicowania gamet określono symbolem «0», natomiast istnienie zróżnicowania znakiem «+» i «—».

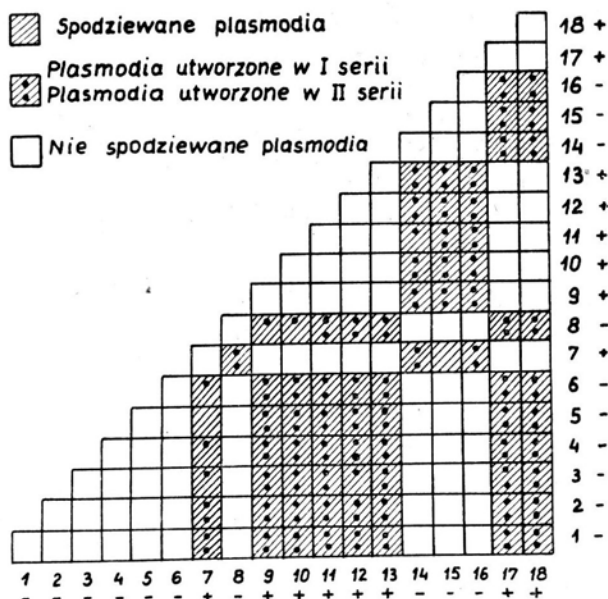
Autor	Gatunek śluzowca	Charakter gamet
Jahn 1911	<i>Didymium effusum</i>	0
Skupieński 1928	<i>Didymium difforme</i>	+, —
Cayley 1929	<i>Didymium difforme</i>	0
„	<i>Didymium xanthopus</i>	0
Schüneman 1930	<i>Didymium nigripes</i>	0
„	<i>Didymium difforme</i>	0
„	<i>Physarum leucopus</i>	0
Von Stosch 1935	<i>Didymium nigripes</i> var. <i>euni-gripes</i>	+, —
Gehenio i Luyet 1950	<i>Physarella oblonga</i>	0
Dee 1960	<i>Physarum polycephalum</i>	+, —
Collins 1961	<i>Didymium iridis</i>	+, —
„	<i>Fuligo cinerea</i>	0
Collins 1962	<i>Physarum pusillum</i>	+, —

Jak wynika z zestawionych w tabeli wyników badań istnieją wśród śluzowców gatunki homotaliczne, jak np. *Fuligo cinerea*, których kultury monosporowe dają w 100% plasmodia oraz gatunki heterotaliczne nie wytwarzające plasmodiów w kulturach monosporowych. Ostatnie prace Dee (1960) i Collinsa (1961, 1962) przeprowadzone na większym materiale wykazują jednak, że pewien procent wyników odbiega od przewidywań, których należałoby oczekiwać z prostego schematu krzyżowania gamet. I tak np. Collins (1961) uzyskał plasmodia w 21,7% na 101 wyizolowanych klonów monosporowych (większość z nich owocowała); natomiast w pozostałych klonach nie następowała syngamia.

Skrzyżowanie 18 wybranych klonów nie tworzących plasmodiów dało wyniki dokładnie takie jakich należało oczekiwać przy założeniu zróżnicowania + i —

(ryc. 7). Kiedy wyizolowano zarodniki z uzyskanych z krzyżówek zarodni ( $F_1$ ) na 44 uzyskanych klonów tylko 9, tj. 20,4% utworzyło plasmodia, natomiast reszta dawała wyłącznie płytki i myksameby, które dopiero po skrzyżowaniu dały rezultaty zgodne z oczekiwaniem.

Wyniki badań Collinsa (1961) wskazują na bardziej złożony charakter procesu determinacji płci u śluzowców i częściowo tłumaczą rozbieżności występujące w dawniejszych badaniach, gdzie sporadyczne odstępstwa przypisywano błędom

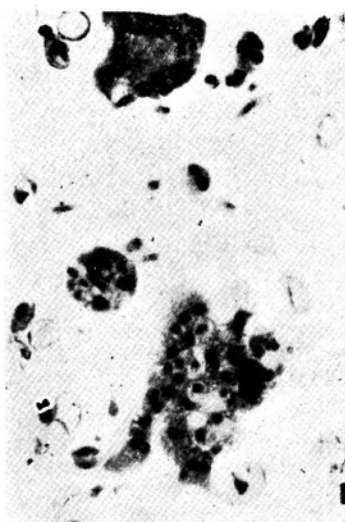


Ryc. 7. Rezultat krzyżówek klonów «++» i «—» u *Didymium iridis* (wg Collins'a 1961)

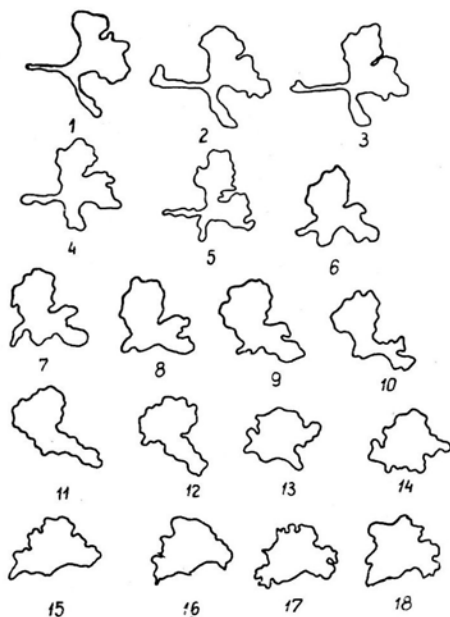
metodycznym. Dla wyjaśnienia stwierdzonych faktów wysuwa Collins (1961) przypuszczenie, że albo niektóre spory zawierają jądra, które nie przeszły podziału redukcyjnego, a więc zawierają czynnik + i —, albo allele + i — są genetycznie nieustabilizowane i łatwo ulegają mutacyjnym przemianom. Zarówno jedna jak i druga z tych hipotez wyjaśniałaby sporadyczne pojawianie się syngamii i powstawanie plasmodiów w kulturach monosporowych gatunków heterotalicznych.

### Powstawanie plasmodiów

Zygota powstała w wyniku plazmo i kariogamii początkowo nie różni się wyglądem od myksameby. Według Rossa (1957) dalsze jej losy są różne u różnych typów śluzowców. W typie I, gdzie zygoty powstają w wyniku fuzji myksameby szereg zygot łączy się razem tworząc młode, wielojądrowe plasmodium. Zjawisko to obserwował także Skupieński (1928) przypuszczając, że zlewaniu ulegają



Ryc. 8. Młode plasmodia *Stemonitis axifera*: 2, 4, 8, 32 jądrowe (wg Rossa 1957)



Ryc. 9. Ruchy plasmodielli (wg Vouka 1913)

myksameby, a nie zygoty. Kerr (1960) natomiast ustosunkowuje się krytycznie do powstawania plasmodium z kilku zygot.

W typie II i III, według Rossa (1957), już w kilka godzin po kariogamii następuje podział jądra, po którym następują dalsze podziały, tak że z jednej zygoty powstaje najpierw 2, potem 4, 8 itd., jądrowe plasmodium (ryc. 8). Młode plasmodia

dopiero w stadium wielojądrowym łączą się w większe agregaty. Młode plasmodia poruszają się ruchem amebowatym (ryc. 9) i w dużym stopniu przypominają myksameby.

Jakkolwiek wielojądrowe skupienie plazmatyczne można już nazwać plasmodium, niektórzy autorzy termin ten rezerwują dla większych agregatów, w których występują już typowe prądy plazmatyczne (Cz. IV); natomiast młode plasmodia, wykazujące jedynie ruch amebowaty i ruchy protoplazmatyczne podobne do ruchów protoplazmy w myksamebach, określają jako «plasmodielle» (Vouk 1913).

Szczegółowe dane dotyczące plasmodium zostaną przedstawione w części IV artykułu.

*Zakład Fizjologii Roślin PAN, Kraków*

#### LITERATURA

- Abe S., 1934, On the syngamy of some Myxomycetes. Scientific Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku; **2**, 193—202.
- Bary A. de, 1864, Die Myxomyceten: ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Organismen. II. Aufl. Leipzig.
- Bonner J. T., 1949, The demonstration of acrasin in the later stages of the slime mold *Dictiostelium discoideum*. Journ. Exp. Zool. **110**: 259—272.
- Bruck W. F., 1907, Beiträge zur Physiologie der Mycetozoen. Zeitschrift f. Allgem. Physiol. **7**:
- Cayley D. M., 1929, Some observations on Mycetozoa of the genus *Didymium*. Trans. Brit. Myc. Soc. **14**: 227—248.
- Cienkowski L., 1863a, Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Jahrb. wissensch. Bot. **3**: 325—337.
- Cienkowski L., 1863b, Das Plasmodium. Jahrb. wissensch. Bot. **3**: 400—441.
- Cohen A. L., 1960, The reporter visits Oglethorpe University. Norelco Reporter, **7**: 44—54.
- Collins O. R., 1961, Heterothalism and homothalism in two myxomycetes. Am. Journ. Bot. **48**: 674—683.
- Collins O. R., 1962, Mating types in the slime mold *Physarum pusillum*. Abstr. Am. Journ. Bot. **49**: 659.
- Dee J., 1960, A mating — type system in an acellular slime — mould. Nature, **185**: 780—781.
- Elliot W., 1949, The swarm cells of myxomycetes. Mycologia, **41**: 141—170.
- Fawcett D. W., 1961, Cilia and Flagella. The Cell. Ed. by J. Brachet and A. E. Mirsky, **2**: 217—297.
- Gaidukow, 1910, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in Biologie und Medizin. Dresden. (Cyt. wg Lundegardt 1922).
- Gehenio P. M., Luyet B. J., 1950, Complete development of a Mycetozoon from a single spore or a single myxamoeba. Biodynamica, **7**: 11—23.
- Gilbert F. A., 1928a, Feeding habits of the swarm cells of the myxomycete *Dictydiaethalium plumbeum*. Am. Journ. Bot. **15**: 123—130.
- Gilbert F. A., 1928b, Observations on the feeding habits of the swarm cells of Mycomycetes. Am. Journ. Bot. **15**: 473—484.
- Gilbert F. A., 1927, On the occurrence of biflagellate swarm cells in certain Myxomycetes. Mycologia, **19**:
- Gilbert F. A., 1929, Spore germination in the Myxomycetes. A comparative study of spore germination by families. Am. Journ. Bot. **16**: 421—432.
- Heitzmanówna W., 1922, Z życia pływek. Kosmos, **47**: 531—537.
- Howard F. L., 1931, The life history of *Physarum polycephalum*. Am. Journ. Bot. **18**: 116—132.
- Jahn E., 1904, Myxomycetenstudien. 3. Kernteilung und Geißelbildung beiden Schwärmen von *Stemonitis flaccida* Lister. Ber. Deutch. Bot. Ges. **22**: 84—92.

- Jahn E., 1905, Myxomycetenstudien. 4. Die Keimung der Sporen. Ber. Deutch. Bot. Ges. **23**: 489—497.
- Jahn E., 1911, Myxomycetenstudien. 8. Der Sexualakt. Ber. Deutch. Bot. Ges. **29**: 231—247.
- Jump J. A., 1954, Studies on sclerotisation in *Physarum polycephalum*. Am. Journ. Bot. **41**: 561—567.
- Kambly P. E., 1939, Some physiological characteristics of Myxomycete swarm cells. Am. Journ. Bot. **26**: 88—92.
- Kerr N. S., 1960, Flagella formation by myxamoebae of the true slime mold *Didymium nigripes*. Journ. Protozool. **7**: 103—108.
- Kerr N. S., 1961a, The initiation of flagella formation by streptomycin. Am. Zoologist, **1**: 364.
- Kerr N. S., 1961b, A study of plasmodium formation by the true slime mold *Didymium nigripes*. Exper. Cell Research, **23**: 603—611.
- Kerr N. S., 1961c, Effect of chelating agents on plasmodium formation by the true slime mould, *Didymium nigripes*. Nature, **188**, 1206.
- Kerr N. S., Sussman M., 1958, Clonal development of the true slime mould *Didymium nigripes*. Journ. Gen. Microbiol. **19**: 173—177.
- Kusano S., 1909, Studies on the chemotactic and other related reactions of the swarm spores of myxomycetes. Journ. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, **2**: 1—103.
- Lister A., 1890, Notes on the ingestion of food-material by the swarm cells of Mycetozoa. Journ. Linn. Soc. (Bot.), **25**: 435—441.
- Lundegårdh H., 1922, Zelle und Cytoplasma. Ab. der Pflanzenanatomie I Abt. 1 teil. Bd. I. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- Martin G. W., 1940, The Myxomycetes. Bot. Rev. **6**: 356—388.
- Pinoy E., 1908, Sur l'existence d'un dimorphisme sexuel chez un Myxomycete *Didymium nigripes*. C. R. Soc. Biol. **64**: 630—631.
- Pinoy E., 1915, Nutrition et coloration des Myxomycetes. Comp. Rend. Soc. Biol. **78**: 172—174.
- Pinoy E., 1921, Sur la germination des spores, sur la nutrition et sur la sexualité chez les Myxomycetes. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris, **173**: 50—51.
- Plenge H., 1899, Ueber die Verbindung zwischen Geißel und Kern u. s. w. — Verhandl. nat. med. Ver. Heidelberg, 4 (Cyt. wg Jahn 1904).
- Rakoczy L., 1962, Z fizjologii śluzowców. Cz. I. Kielkowanie zarodników. Wiad. Bot. z. **4**: 277—296.
- Ross I. K., 1957, Syngamy and plasmodium formation in the Myxogastres. Am. Journ. Bot. **44**: 843—850.
- Rostafiński J., 1875, Śluzowce. Monografia. Paryż.
- Schüenemann E., 1930, Untersuchungen über die Sexualität der Myxomyceten. Planta, **9**: 645—672.
- Smart R. F., 1937, Influence of external factors on spore germination in the Myxomycetes. Am. Journ. Bot. **24**: 145—149.
- Smart R. F., 1938, The reactions of myxomycetous swarm-cells to temperature. Am. Journ. Bot. **25**: 679—682.
- Smith E. C., 1929, Some phases of spore germination of Myxomycetes. Am. Journ. Bot. **16**: 645—650.
- Skupieński F. X., 1920, Recherches sur le cycle évolutif de certains Myxomycetes. Paris 1920 (These).
- Skupieński F. X., 1926, Sur le cycle évolutif chez une espèce de Myxomycete endospore, *Didymium difforme* (Duby). Comp. Rend. Acad. Sci. Paris, **182**: 150—152.
- Skupieński F. X., 1928, Badania bio-cytologiczne nad *Didymium difforme*. Cz. I. Acta Soc. Bot. Pol. **5**: 255—336.
- Skupieński F. X., 1929, Sur la coloration vitale de *Didymium nigripes* (Fr.). Acta Soc. Bot. Pol. **6**: 203—213.
- Stange B., 1890, Ueber chemotaktische Reizbewegungen. 1. Zoosporen der Saprolegniaceae. 2. Die Myxamoben der Myxomyceten. Bot. Zeitg. **48**: 107—111, 124—127, 138—142, 155—159, 161—166.
- Stosch H. A. von, 1935, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Sexualität und Apogamie bei Didymiaceen. Planta, **23**: 623—656.
- Vouk V., 1913, Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II Teil. Studien über die Proto-plasmastromung. Denksdr. der Akad. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. **88**: 652—692.