

JANINA PIETRYKOWSKA

## PROBLEM POLARNOŚCI KIELKOWANIA ZARODNIKÓW

### 1. Określenie polarności

Problem polarności jest zagadnieniem mającym zasadnicze znaczenie w świecie zarówno roślinnym jak i zwierzęcym. Zdeterminowana polarność (biegunowość) wprowadza pewien wysoko zorganizowany porządek, umożliwia harmonijny rozwój całego organizmu, funkcjonowanie poszczególnych jego organów i organizmu jako całości.

Polarność pojawia się już w pierwszym etapie rozwoju organizmów żywych w postaci asymetrycznego rozkładu treści komórkowej zapłodnionych komórek jajowych. Następnie zachodzą zdeterminowane asymetrią komórki podziały komórkowe. Dalszy wzrost organizmów, różnicowanie się poszczególnych tkanek odbywa się z ściśle zachowaną biegunowością. Formy apolarne o wzroście tumowatym są zjawiskiem rzadkim i raczej o charakterze patologicznym.

U roślin wyższych i paprotników — zapłodniona komórka jajowa rozpoczyna rozwój w organie macierzystym (woreczek zalążkowy, rodnia). Asymetria otaczających tkanek jest głównym czynnikiem decydującym o kierunku polarności, z drugiej strony otaczające tkanki tłumią lub hamują wpływ kierunkowych czynników zewnętrznych, które by ewentualnie miały znaczenie dla zdeterminowania tego kierunku. Dlatego do badań nad powstawaniem polarności szczególnie nadają się wolne komórki (kuliste), zdolne do wytworzenia całego organizmu — komórki takie, jak np. zarodniki grzybów i paprotników, względnie zygoty glonów.

Prawidłowo przebiegający proces polarnego kielkowania zarodników w stosunku do światła, które jest czynnikiem o bardzo wyraźnym wpływie na polarność, przebiega w następujący sposób: pierwsze anatomicznie możliwe do rozpoznania oznaki polarności przejawiają się w odrębnym położeniu chloroplastów i jądra (Haupt 1957). Na stronie zarodnika zwróconej do światła powstaje następnie uwypuklenie, odcinające się ścianą poprzeczną od pozostałej zawartości. Jest to pierwsza komórka nitki przedroślowej zawierająca liczne chloroplasty. Na apikalnym biegunie nitki gromadzi się większość cytoplazmy i jądro komórkowe. Z apikalnym nagromadzeniem cytoplazmy związany jest intensywny wzrost. Po stronie odwróconej od światła powstaje pierwszy rhizoid, prawie pozbawiony

chloroplastów. Czasem komórka rhizoidu (chwytніка) może być nieco bocznie umieszczona w stosunku do bazalnego bieguna nitki w zależności od położenia szwu, wzdłuż którego pęka egzosporium zarodnika. Pierwszy podział zarodnika jest więc podziałem różnicującym (Mohr 1956 — zarodniki paproci).

Z obszernej problematyki dotyczącej zagadnienia polarności wysuwa się kilka zagadnień, którym warto poświęcić trochę więcej uwagi:

1. Pierwsze z nich dotyczy genezy polarności zarodników; sformułowano tu dwie alternatywy. W myśl pierwszej, zarodnik «apolarny» morfologicznie jest «apolarny» fizjologicznie — w tym wypadku czynniki zewnętrzne indukowałyby polarność, a w razie ich braku przypadek decydowałby o kierunku wzrostu.

Według drugiej alternatywy, w dojrzałym zarodniku istnieje polarność fizjologiczna, co jednak nie wyklucza możliwości zmiany polarności pod wpływem czynników zewnętrznych.

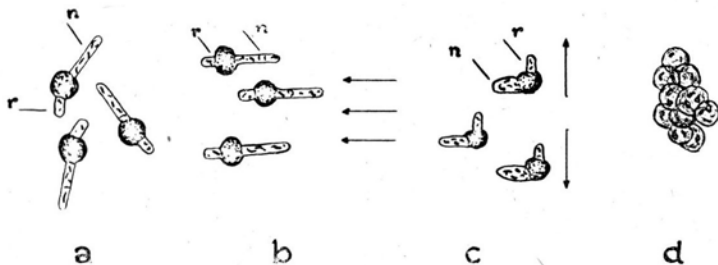
2. Jaki jest mechanizm powstawania lub ustalania polarności.

## 2. Geneza polarności

Terminem polarności kiełkowania zarodników paprotników i mszaków wielu badaczy obejmuje dwa zjawiska, które naszym zdaniem należy rozróżnić. Często przez polarność rozumie się fakt wyrastania nitki przedroślowej na jednym biegunie komórki zarodnika, a rhizoidu na biegunie przeciwnym. W tym wypadku nitka i rhizoid mają wspólną oś. Taki rodzaj polarności można określić terminem polarności osiowej. Natomiast w innych wypadkach przez polarność rozumie się wyrastanie nitek przedroślowych i rhizoidów w określonych kierunkach, zdeterminowanych przez jakieżś czynniki kierunkowe. W tym wypadku należałoby mówić o polarności tropicznej. Ten rodzaj polarności zostanie dokładniej omówiony w dalszych rozdziałach pracy.

Powyższe różnice objaśniają rys. 1a—d, przedstawiające różne typy kiełkowania zarodników mchu *Funaria* i paproci *Athyrium filix-femina* (rys. 1c). Zarodniki *Funaria* wysiane na pożywce agarowej w świetle padającym z góry, kiełkują w płaszczyźnie agaru w dowolnych kierunkach — zachowują jednak polarność osiową (rys. 1a). Jeżeli zaś zarodniki wysiane na agarze poddamy działaniu czynnika kierunkowego, np. światła jednostronnego, kiełkowanie następuje w ten sposób, że nitki skierowują się w stronę światła, rhizoidy odwrotnie (Heitz 1942). W tym wypadku do osiowej polarności kiełkowania dołącza się polarność tropiczna (rys. 1b). Osiowa polarność kiełkowania nie jest jednak bezwzględną regułą — jak to wynika z doświadczeń nad wpływem światła spolaryzowanego na kiełkowanie zarodników paproci. W tych warunkach nitka i rhizoid tworzą kąt 90°, przy czym nitka ustawia się prostopadle do kierunku drgań światła, a rhizoid równolegle (Pietrykowska 1963). W tym wypadku można mówić jedynie o polarności tropicznej (rys. 1c).

Pełne zahamowanie wszelkiej polarności można otrzymać dodając do pożywki witaminę B<sub>1</sub>. Zarodniki *Funaria* kiełkują wtedy w polarne grupki niezróżnicowanych komórek (rys. 1d — Wettstein 1953).



Rys. 1. Przykłady kiełkowania zarodników mchu *Funaria* (a, b, d) i paproci *Athyrium filix-femina* (c). a — w świetle podającym z góry, b — w świetle bocznym, jednokierunkowym, c — w świetle spolaryzowanym, d — na pożywce z dodatkiem witaminy B<sub>1</sub> (światło jak w 1a). n — nitka przedroślowa, r — rhizoid. Strzałkami oznaczono kierunek padania światła lub kierunek drgań wektora elektrycznego (dla światła spolaryzowanego)

Dla stwierdzenia czy polaryzacja następuje też w zupełnie symetrycznych warunkach Nakazawa 1956 (Haupt 1962) przeprowadził doświadczenie, w którym zarodniki *Equisetum* utrzymywane były w płynnej pożywce dzięki przepuszczanym pęcherzykom powietrza w stałym nieuporządkowanym ruchu. Zarodniki wykazały wyraźną osiową polarność kiełkowania. Jeżeli polaryzacja ta może nastąpić bez działania jednostronnych czynników, to prawdopodobnie symetria zarodników jest pozorna.

U zygot *Fucus* miejsce wyrastania rhizoidów jest zdeterminowane miejscem wtargnięcia plemnika, zmienia się wtedy lokalnie napięcie powierzchniowe i zwiększa się przepuszczalność (Nakazawa 1957 wg Haupta 1962). Jednak we wczesnych stadiach rozwoju komórki jajowe *Fucaceae* nie są apolarne (Nakazawa 1950 wg Haupta 1962). U *Coccophora Langsdorfii* oś polaryzacji ustalona jest już wcześniej, a miejsce, w którym następuje zapłodnienie decyduje o tym, który z biegunów będzie biegunem rhizoidalnym (Nakazawa 1959).

Przed kiełkowaniem i ewentualnym zadziałaniem kierunkowego czynnika istnieje prawdopodobnie labilna polarność związana z procesami, które zachodziły podczas dojrzewania zarodników, np. z podziałem redukcyjnym, ułożeniem w tetradzie (Bünning 1957 wg Haupta 1962). Również Weber 1960 (wg Haupta 1962) podaje, że u karmo- i tetraspor *Ceramiales* polarność jest określona przez ich pierwotne położenie w sporangium — choć na zewnątrz nie stwierdza się asymetrii.

Z opisanych obserwacji można by wyciągnąć wniosek, że istnieje prawdopodobnie w zarodnikach jakiś z góry ustalony wzór rozwojowy, który w bardzo wczesnych stadiach kiełkowania jest labilny i może być zmieniony przez pewne czynniki kierunkowe. Jeżeli przyjmiemy takie rozwiązanie, wtedy czynniki zewnętrzne nie indukują, lecz zmieniają już istniejącą oś polaryzacji.

### 3. Wpływ czynników zewnętrznych na polarność kiełkowania

#### a) czynniki chemiczne

Czynnikiem wywołującym kierunkowe kiełkowanie okazały się substancje wzrostowe. Olson i de Buy (1937) umieścili zapłodnioną komórkę jajową *Fucus* u wylotu mikro-kapilary napelnionej roztworem substancji wzrostowych o odpowiednim stężeniu. Rhizoid wyrasta do kapilary, czyli w kierunku wyższego stężenia auksyn, podczas gdy tworzenie się rhizoidów w komórkach jajowych w kontrolnej kapilarze było przypadkowe.

Wettstein (1953) podaje, że można wstrzymać polarność w kiełkujących zarodnikach *Funaria hygrometrica* za pomocą wyższych stężeń kwasu  $\beta$ -indoloctowego — otrzymuje się duże, apolarne kule. Chloroplasty rozmnażają się i wypełniają całą komórkę, lecz zdolność do podziałów jest wstrzymana. Bardzo podobnie zachowują się zarodniki pod działaniem kolchicyny. Formy kuliste miały objętość 20—25-krotną w stosunku do zarodników kontrolnych. Witamina B<sub>1</sub> wywołuje podziały komórkowe, ale podziały te są nieuporządkowane i wyrastają również twory apolarne, hamuje więc polarność wzrostu i podziałów komórkowych. Taki apolarny stan może być utrzymany przez 50 pokoleń komórek, co prowadzi do utworzenia niezróżnicowanej, tumorowatej tkanki (rys. 1c).

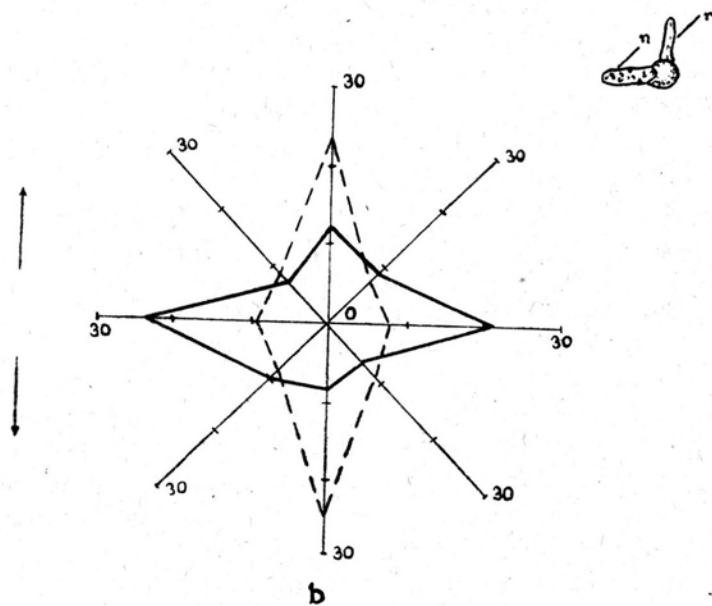
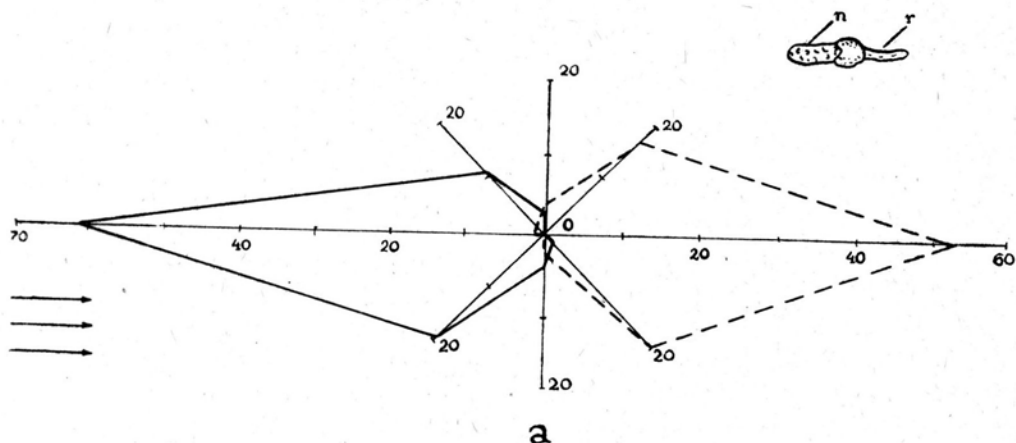
Na polarność kiełkowania wpływa również obecność w pobliżu innych zarodników. Rhizoidy wyrastają w kierunku sąsiednich zarodników lub do środka grupy. Zygoty *Fucus* wpływają na siebie z odległości 0,2—0,3 mm, czasem nawet z odległości 0,5 mm. To działanie pochodzi niewątpliwie od jakichś substancji wydzielonych z zygot. Ten chemiczny bodziec jest silniejszy niż światło jednostronne (Hurd, 1920).

#### b) czynniki świetlne

Rola czynników świetlnych jest stosunkowo lepiej poznana, gdyż większość badań nad polarnością kiełkowania przeprowadzono nad wpływem światła na zarodniki.

W świetle jednostronnym o określonym kierunku zarodniki np. paproci *Athyrium filix-femina* i *Matteucia struthiopteris* wykazują bardzo wyraźną polarność; nitki wyrastają w kierunku światła, rhizoidy w przeciwnym kierunku. Najwyższy procent nitek i rhizoidów o podanym kierunku zanotowano u zarodników *Athyrium filix-femina* dla średniej intensywności światła (194,4 lux) — ryc. 2a (Pietrykowska 1963). Również w obserwacjach Mosbacha (1943) niezbyt silne naświetlenie zarodników *Equisetum* wywołało najwyraźniejsze kierunkowe ustawienie rhizoidów. Nitki wykazują większą wrażliwość fototropiczną i reagują nawet na niskie intensywności światła (Pietrykowska 1963).

W dalszych badaniach okazało się, że również światło o uporządkowanym kierunku drgań padające z góry, tzn. światło liniowo spolaryzowane ma zasadniczy wpływ na polarność kiełkowania np. zarodników *Equisetum* (Haupt, Meyer



Rys. 2. a. Wpływ światła bocznego, jednokierunkowego na polarność kiełkowania zarodników paproci *Athyrium filix-femina* (intensywność światła 194,4 lux). Linia ciągła oznacza liczebność nitek przedroślowych, linia przerywana — rhizoidów. Strzałkami oznaczono kierunek padania światła. Na wszystkich osiach oznaczono procenty (Pietrykowska 1963). Sposób kiełkowania w podanych warunkach przedstawiono na schemacie: n — nitka przedroślowa, r — rhizoid

b. Wpływ światła spolaryzowanego na kiełkowanie zarodników paproci *Athyrium filix-femina* (intensywność światła 416 lux). Strzałkami oznaczono kierunek drgań wektora elektrycznego. Pozostałe oznaczenia jak w 2a (Pietrykowska 1963)

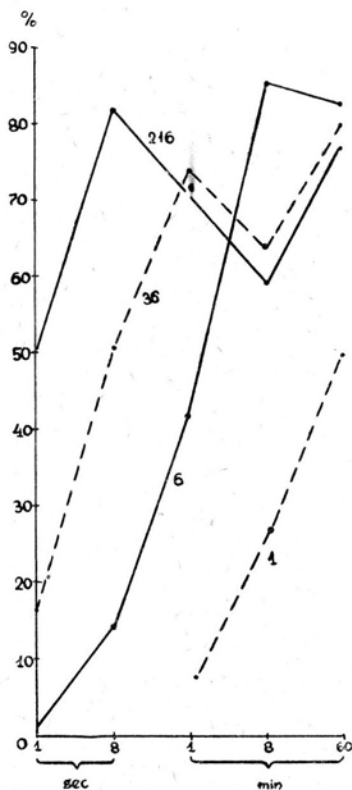
zu Bentrup 1961), paproci — *Athyrium filix-femina*, *Matteucia struthiopteris* (Pietrykowska 1963), *Osmunda* (Jaffe, Etzold 1961, 1962), grzybów *Botrytis* (Bünning, Etzold 1958), zygoty *Fucus* (Jaffe 1956, 1958). U zarodników paproci *Athyrium* i *Matteucia* nitki jak i rhizoidy wyrastają w kierunku zdeterminowanym przez płaszczyznę polaryzacji; mianowicie rhizoidy wyrastają równolegle do kierunku drgań światła, nitki prostopadle tworząc kąt  $90^\circ$  — rys. 2b (Pietrykowska 1963). Jak podaje Jaffe (1956) zygoty *Fucus* kiełkują w świetle spolaryzowanym równolegle do płaszczyzny polaryzacji. Również równolegle do płaszczyzny drgań w podobnych warunkach kiełkują zarodniki *Equisetum* (Meyer zu Bentrup 1963), *Botrytis cinerea* i *Osmunda* (Jaffe, Etzold 1961, 1962).

Inaczej przebiega polaryzacja zarodników przez światło jednokierunkowe niespolaryzowane lub światło spolaryzowane o wysokich intensywnościach stosowane w postaci silnych, krótkich impulsów (rys. 3). Kierunkowe kiełkowanie wzrasta ze wzrastającą ilością światła, jednak tylko do pewnego maksimum. Przy dalszym przedłużaniu czasu naświetlania stopień uporządkowania kiełkowania znowu maleje. Można to wytłumaczyć w ten sposób, że pewne procesy powodujące kierunkowe kiełkowanie, a zachodzące na stronie oświetlonej zarodnika potęgują się w miarę dalszego naświetlania także i na stronie ocienionej, ponieważ zarodnik przepuszcza w obrębie skutecznych długości fali około 5% promieni. Ze wzrastającym naświetlaniem w zasadzie wzrasta tylko reakcja na stronie ocienionej, ponieważ reakcja na stronie oświetlonej osiągnęła już stan wysycenia; wskutek tego zmniejsza się różnica fizjologiczna wynikająca z nierównego oświetlenia komórki, decydująca o kierunkowym kiełkowaniu (Haupt 1957). Przy jeszcze dalszym przedłużaniu czasu naświetlania zarodników silnym światłem stwierdza się ponowny wzrost kierunkowego kiełkowania (rys. 3). Prawdopodobnie tą powtórą reakcję powoduje nowy proces fotochemiczny o 2—3-krotnie większym zapotrzebowaniu energetycznym (Haupt 1958b). Ten drugi wzrost kierunkowego kiełkowania jest niezależny w pewnych granicach od intensywności światła — zaczyna się dla różnych intensywności w tym samym czasie (dla *Equisetum* po 8 min naświetlania — rys. 3, dla *Fucus* po 16 min w świetle niespolaryzowanym — Meyer zu Bentrup 1963).

Prawdopodobnie zbyt silne naświetlanie oprócz zmniejszenia gradientu oświetlenia zarodnika powoduje jeszcze fotoinaktywację odpowiednich barwników po stronie oświetlonej i czas potrzebny do ponownego wywołania reakcji wykorzystany jest na reaktywowanie lub utworzenie odpowiedniego barwnika. W doświadczeniach nad spektrum czynnym obu reakcji okazało się, że za pierwszy proces odpowiedzialne są prawdopodobnie karotenoidy w formie chromoproteidu (silna absorpcja w obrębie UV). Energia z karotenoidów zostaje przeniesiona prawdopodobnie na ryboflawinę, którą można przyjąć jako aktywny barwnik drugiego procesu — maksimum absorpcji 350—400  $\mu$  (Meyer zu Bentrup 1963).

Dla pełnego ujęcia wpływu światła na polarność kiełkowania należałoby omówić jeszcze wpływ światła monochromatycznego. W polaryzacji zarodników czynne jest promieniowanie krótkofalowe, np. dla *Equisetum* 430—445—462  $\mu$  (Haupt 1957), *Cystosira* 490—520  $\mu$  (Mosbach 1943). Również światło spolaryzowane jest

czynne w zakresie krótkofalowym — *Fucus* 435—490 m $\mu$  (Jaffe 1958), *Botrytis* do 500—550 m $\mu$  (Bünning, Etzold 1958). Co do działania długofalowego zakresu widma wyniki nie są jednolite. Jedynie Bünning i Etzold (1958) podają, że światło czerwone spolaryzowane wywiera kierunkowy wpływ na kiełkowanie zarodników *Dryopteris filix-mas*.



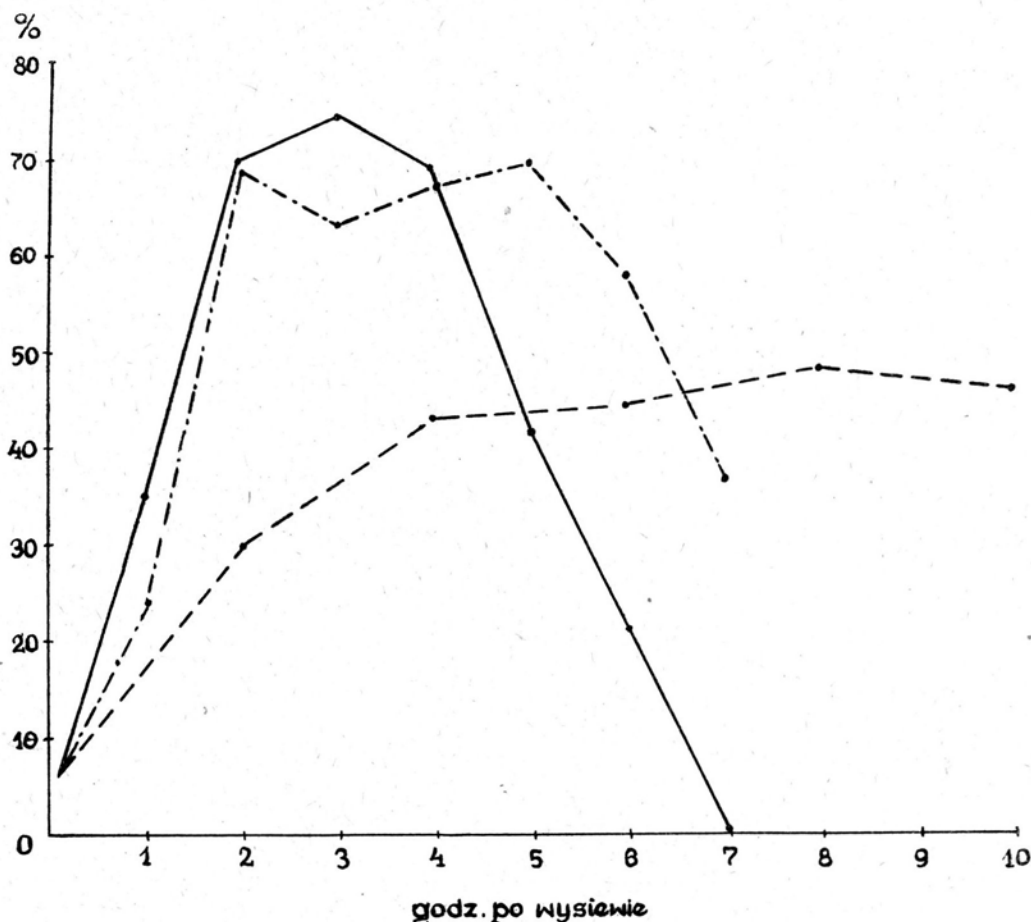
Rys. 3. Przebieg kiełkowania zarodników *Equisetum* w świetle o różnych intensywnościach (długość fali 439 m $\mu$ ). Cyfry przy krzywych oznaczają intensywności w jednostkach  $I = 4 \times 10^{13}$  q/cm<sup>2</sup>sec. Na osi y podano wartości procentowe względnej miary kierunkowości tzw. wektora indukcyjnego, na osi x czasy indukcyjnego naświetlania (Meyer zu Bentrup 1963)

Zarodniki poddane działaniu czynnika indukującego polarność przechodzą przez następujące fazy: faza niewrażliwa — faza wrażliwa — ustabilizowana polarność (Haupt 1957, 1962). Zarodniki różnych gatunków w jednakowych warunkach wykazują znaczne różnice w czasie trwania tych poszczególnych faz. Zarodniki *Equisetum* osiągają maksimum fazy wrażliwości stosunkowo wcześnie, do 3 godz. po wysiewie, kiedy nie ma jeszcze mowy o morfologicznej polarności (Mosbauch 1943, Haupt 1957). U zygot *Fucus* faza wrażliwa następuje po 10—15 godz. (Haupt 1958a) po zapłodnieniu i w temperaturze 20° trwa około 7 godz.



(Meyer zu Bentrup 1963). Zarodniki paproci (*Athyrium*) osiągają fazę wrażliwości po dość długim czasie ponad 1 dobę (Pietrykowska 1963).

Nie można dokładnie odgraniczyć fazy wrażliwości. Jej maksimum może być krótkotrwałe lub przeciągnąć się. Jest to zależne od obiektu i warunków zewnętrznych (Haupt 1957) — rys. 4a. Skuteczna absorbcja świetlna przebiega niezależnie



a

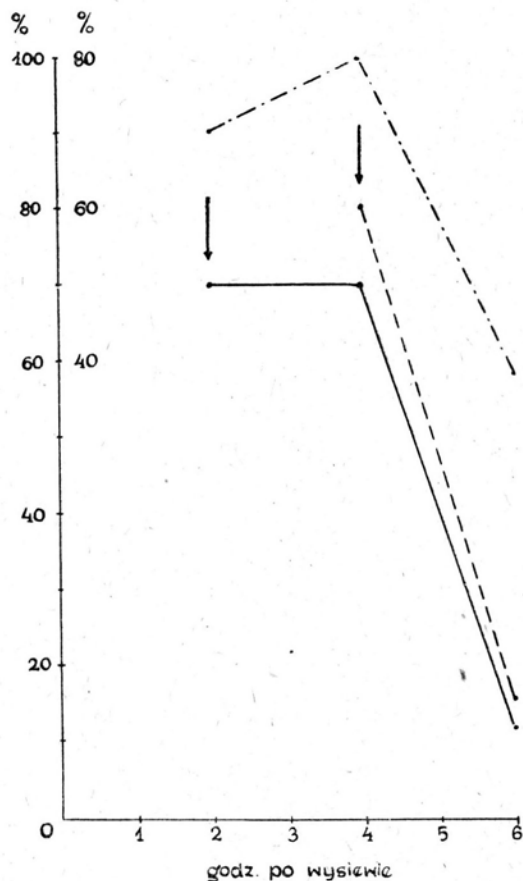
Rys. 4. a. Przebieg fazy wrażliwości u zarodników *Equisetum*. Na osi y podano wartości procentowe tzw. wektora indukcji zarodników, których kierunek kiełkowania został zdeterminowany przez stałe, krótkie naświetlanie, w różnych czasach po wysiewie (oś x). Warunki przed naświetlaniem: (—·—) ciemność 5°, (—·—·—) ciemność 25°, (——) światło czerwone (Haupt 1957, 1962)

od uzyskanego stopnia wrażliwości, jednak zmiana absorbowanej energii świetlnej jest czynnikiem ograniczającym przy braku wrażliwości (Haupt 1958b). Faza fotowrażliwości odpowiada fazie wrażliwej na siłę ciężkości (Mosbach 1943).



Faza wrażliwości pojawia się w niższej temperaturze dużo później i zanika dużo wolniej. Tak samo narkoza chloroformowa lub działanie KCN opóźnia silnie jej zanikanie (Haupt 1957, Meyer zu Bentrup 1963). Gdy podczas fazy wrażliwej naświetlamy krótko światłem jednostronnym powstaje polarność labilna, możemy działanie światła cofnąć lub zmienić przez naświetlanie z innego kierunku (Meyer zu Bentrup 1963).

Labilna polarność ustala się w następnym okresie — w fazie stabilizacji. Procesy stabilizacji następują w określonej fazie rozwoju, obojętnie kiedy zarodniki zostały naświetlone (Haupt 1957, 1962) — rys. 4b. Jeżeli zarodniki są poddane



b

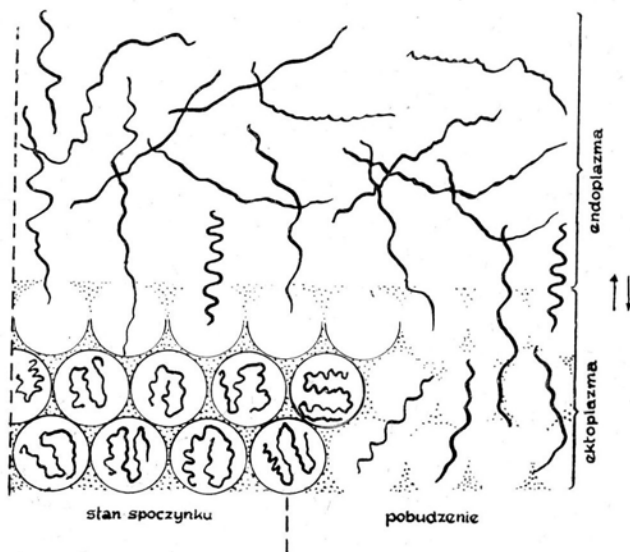
Rys. 4. b. Przebieg stabilizacji polarności w porównaniu z zanikaniem fazy wrażliwości u zarodników *Equisetum*. Linie (—) i (---) oznaczają zarodniki, u których zaindukowano kierunek kiełkowania przez krótkie naświetlanie po 2 lub 4 godz. po wysiewie (strzałki). Następnie przeniesiono zarodniki do atmosfery nasyconej chloroformem. Na osi y podano w procentach wartości wektora indukcji zarodników, u których wskutek narkozy zanikła poprzednio zaindukowana polarność. Linia (-.-.-) dla porównania podaje reakcję zarodników na krótkie naświetlanie w różnych czasach (por. rys. 4a). Na osi y wartości procentowe dla ostatniej krzywej zostały przesunięte dla jasności obrazu (Haupt 1957, 1962)

działaniu kierunkowego czynnika zbyt krótko na początku fazy wrażliwości lub faza stabilizacji jest opóźniona, wytworzona polarność jest nietrwała i może zanikać. Stabilizacja polarności polega prawdopodobnie na pojawieniu się trwałych struktur submikroskopowych, które determinują w przebiegu dalszego rozwoju morfologiczne, polarne zróżnicowanie, między innymi doprowadza do wystąpienia pierwszego podziału o charakterze różnicującym (Haupt 1957).

Polarność zarodników paproci *Athyrium filix-femina* wywołana jednostronnym naświetlaniem stabilizuje się mniej więcej po 3 dobach od wysiewu. Wcześniej stabilizuje się polarność rhizoidów, związana prawdopodobnie z wcześniejszym ich wyrastaniem u tego gatunku. Nitki dla uzyskania stabilnej polarności wymagają dłuższego działania światła — ponad 4 doby (Pietrykowska 1963). U zygot *Fucus* natomiast stabilizacja polarności następuje już 17 godz. po zapłodnieniu (Meyer zu Bentrup 1963).

#### 4. Procesy cytologiczne i cytochemiczne wczesnych stadiów kiełkowania

Protoplast komórki roślinnej zróżnicowany jest w zewnętrzną warstwę ektoplazmy o konsystencji żelowej i wewnętrzną, bardziej płynną endoplazmę. Arens (1960) sugeruje, że ektoplazma składa się z globularnych białek z umieszczonymi pomiędzy nimi fosfolipidami, podczas gdy endoplazma zbudowana jest z wyprostowanych fibrylarnych łańcuchów polipeptydowych. Pomiędzy ekto- i endoplazmą



Rys. 5. Schemat ektoplazmy i endoplazmy komórki. Na lewo: w stanie spoczynku. Ektoplazma w postaci żelu zbudowana z globularnych białek, pomiędzy nimi fosfolipidy (kropkowane). Na prawo: w stanie pobudzenia. Białka globularne przechodzą w wyprostowane fibrylarnie łańcuchy polipeptydowe. Endoplazma w postaci zolu (Arens 1960)

znajduje się strefa dynamicznej równowagi obu formacji molekularnych. Jeżeli pofałdowane makrodrobiny ektoplazmy zostają wyprostowane, przesuwa się strefa równowagi do najbardziej zewnętrznej warstwy komórki. Ten proces jest równoznaczny z maksymalnym pobudzeniem komórki. Jest to proces odwracalny. W oparciu o fizjologię mięśni Arens przyjmuje, że równowaga pomiędzy dwoma stanami molekularnymi białek w ekto- i endoplazmie zostaje utrzymana przez energię wyzwoloną przy hydrolizie makroergicznych polifosforanów — rys. 5.

Należy przypuszczać, że z powstaniem polarności związane jest przemieszczenie się pewnej morfogenetycznej substancji. Przemieszczenie to jest aktywne i prowadzi wbrew siłom dyfuzji do lokalnej akumulacji, wskutek czego powstaje specyficzny gradient stężeń. Przemieszczenie tej hipotetycznej substancji w obrębie zarodnika następuje pod działaniem warunków zewnętrznych, jak np. jednostronne naświetlanie, pole elektryczne itp. Czynniki zewnętrzne powodują zmiany w pewnych kierunkowych strukturach protoplazmy, które wtedy biorą bezpośrednio główny udział w akumulacji lub w transporcie morfogenetycznych substancji. Z tego wynika, że akumulacja substancji morfogenetycznej opiera się głównie na polaryzacyjnych właściwościach protoplazmy — polarności protoplazmatycznej (Nakazawa 1960b).

## 5. Lokalizacja procesów polaryzacji w komórce

Dla rozstrzygnięcia zagadnienia, czy procesy polaryzacyjne zlokalizowane są rzeczywiście w części protoplazmatycznej komórki przeprowadzono liczne doświadczenia. Nienburg (1922, 1924 wg Mosbacha 1943) podaje, że światło polaryzuje najpierw protoplazmę, a ta reakcja warunkuje ułożenie jądra. Zarodniki *Equisetum* można polaryzować przez dostateczne naświetlanie tylko części komórki (zewnętrznej cytoplazmy) — Mosbach 1943. Ani jądro ani geny nie mają wpływu na protoplazmatyczną polarność (Nakazawa 1960b). Mosbach (1943) podaje, że jeżeli zarodniki *Equisetum* wiruje się krótko przed podziałem, jądro przemieszcza się. Ten zabieg nie ma jednak wpływu na polaryzację, ponieważ jądro po wirowaniu wraca do pierwotnego położenia i tam się dzieli. Decydują więc cechy cytoplazmy, gdzie i w jakim kierunku dzieli się jądro (Haupt 1962). U komórek, które są od początku zdeterminowane morfologicznie i fizjologicznie, nie można przez wirowanie zmienić położenia osi polarności, np. u *Coccophora*, *Fucus*, *Sargassum* (Nakazawa 1951 wg Haupta 1962). Otrzymano przemieszczenie treści komórkowej bez zmian polarności. Z tego wynika, że tylko ta część cytoplazmy może brać udział w polarności, która najtrudniej zmienia się w czasie wirowania — jest nią zewnętrzna ektoplazmatyczna część korowa (Mosbach 1943, Haupt 1962).

Poprzez zbadanie wewnętrznej struktury zarodników przez usunięcie grubego, nieprzeźroczystego exosporium można jeszcze przed kiełkowaniem określić miejsce, z którego wyrosnie rhizoid. Ośrodek ten charakteryzuje się zgrubieniem błony. W roztworach stężonego NaOH, który rozpuszcza błony, część rhizoidalna barwi się selekcyjnie na czerwono. Ta substancja barwiąca, nierozpuszczalna w H<sub>2</sub>O

ma zasadniczą rolę w tworzeniu się rhizoidu. W dalszych badaniach ustalono, że plazmoliza w NaOH zaczyna się od części apikalnej zarodnika (Kato 1957). Gradient plazmatyczny jest objawem stabilnej polarności. Kato (1957) podaje, że polarna okolica gęstszej protoplazmy tworzy się w wyniku polarnego tworzenia nowej protoplazmy a nie zgrupowania już istniejącej.

## 6. Auksynowy charakter polarności

Polarność związana jest z bardziej zestalonymi peryferycznymi warstwami protoplazmy i dla uzyskania stabilności musi być uwarunkowana strukturalnie.

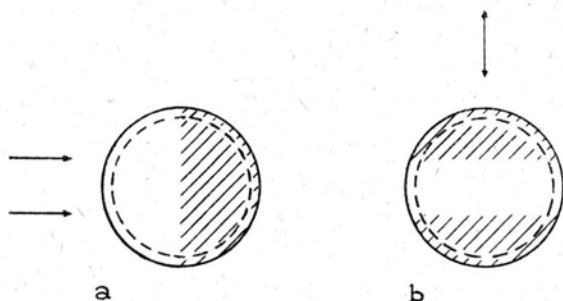
W wypadku polaryzującego działania światła różny rozkład treści cytoplazmatycznej musi być poprzedzony wstępnym łańcuchem reakcji rozpoczynających się absorpcją światła, prowadzących do powstania odpowiedniego gradientu fizykochemicznego w obrębie zarodnika. Ponieważ w badaniach nad kiełkowaniem zarodników *Equisetum* (Mosbach 1943), *Botrytis* i *Osmunda* (Jaffe, Etzold 1962) stwierdzono, że indukcja polarności nie zachodzi przez aparat chlorofilowy, przyjęto istnienie fotoreceptorów zlokalizowanych w cytoplazmie i to w jej najbardziej zewnętrznej warstwie kortikalnej (Haupt 1960). Przyjmuje się, że drobin tych fotoreceptorów pochłaniają światło w różnym stopniu zależnie od pozycji, którą zajmują w stosunku do kierunku światła. Kierunek w drobinie, który zapewnia najsilniejsze pochłanianie energii świetlnej nosi nazwę osi maksymalnej absorpcji.

U grzyba *Botrytis cinerea* strzępki jako fotododatnie muszą wyrastać z miejsc zarodnika o najsilniejszej absorpcji światła, w przeciwieństwie do rhizoidów paproci *Osmunda*, które (jako fotoujemne) wyrastają z miejsc o słabszej absorpcji. Ponieważ z drugiej strony zarodniki obu gatunków kiełkują równolegle do płaszczyzny drgań światła spolaryzowanego należy przypuszczać, że drobin fotoreceptorów są ustawione swoimi osiami absorpcji albo równolegle (*Osmunda*) albo prostopadle (*Botrytis*) do powierzchni zarodnika (Jaffe, Etzold 1961, 1962).

Przy naświetlaniu światłem jednokierunkowym niespolaryzowanym o niższej intensywności następuje kiełkowanie rhizoidu u *Fucus* nie na biegunie zacienionym, tylko pod kątem 100—110° do kierunku światła (Jaffe 1958) — dla zarodników *Equisetum* tej reakcji nie stwierdzono (Meyer zu Bentrup 1963). Jeżeli fotoreceptory są ułożone regularnie peryklinalnie i peryferycznie, to śledząc bieg promieni można stwierdzić, że właśnie miejsce, z którego wyrasta rhizoid otrzymuje mniej światła niż biegun zacieniony.

Przyjmując równoległe ułożenie drobin fotoreceptora do powierzchni komórki i jej kulisty kształt stwierdzamy, że światło jednokierunkowe lub o uporządkowanym kierunku drgań zostaje przede wszystkim absorbowane w pewnych określonych miejscach zarodnika — w świetle jednokierunkowym po stronie zwróconej do światła (rys. 6a). Oświetlenie zarodników światłem spolaryzowanym powoduje, że kierunek drgań światła jest w obszarze przy obwodzie komórki równoległy, a w dwu obszarach na biegunach prostopadły do kierunku układu drobin. Rezul-

tatem tego są wyraźne różnice w absorpcji — rys. 6b (absorbpcja silna w przypadku pierwszym, znikoma w drugim — Jaffe 1956, Pietrykowska 1963). W partiach zarodnika, w których następuje silna absorpcja światła obniża się również stężenie auksyn. W ten sposób wytworzony gradient warunkuje strukturalną asymetrię komórki. Przy wyższej produkcji auksyn, gradient wykształcony jest optymalnie, co uwidacznia się w wyraźnej polarności i intensywnym wzroście na długość.



Rys. 6. Schemat rozmieszczenia stężenia substancji wzrostowych i fotoreceptorów w zarodniku: a — w świetle bocznym jednokierunkowym, b — w świetle liniowo spolaryzowanym. Strzałkami oznaczono kierunek padania światła lub kierunek drgań wektora elektrycznego (dla światła spolaryzowanego). Zakreskowane partie zarodników oznaczają słabszą absorpcję światła i wyższe stężenie substancji wzrostowych, linią przerywaną oznaczono położenie drobin fotoreceptora (Pietrykowska 1963)

Inaktywację auksyn powodującą spadek gradientu i zakłócenie polarności wywołać można przez stosowanie światła niebieskiego, które np. u przedrośli paproci wywołuje trójwymiarowy wzrost (Mohr 1956). Rozbicie polarności uzyskać można również przez doprowadzenie substancji wzrostowych w nadmiarze, np. u zarodników mchów powstają formy apolarne (Wettstein 1953).

Należy przypuszczać, że światło działa na powstanie gradientu auksyn prawdopodobnie za pośrednictwem barwików żółtych (ryboflawiny) powodując zmniejszanie stężenia auksyn po stronie oświetlonej. Niższy poziom auksyn na biegunie oświetlonym stymuluje wyrastanie nitek, natomiast rhizoidy tworzą się przy wyższym stężeniu auksyn. Stężenie ponad optymalne hamuje tworzenie się rhizoidów (Mohr 1956). Potwierdzeniem poprzedniego spostrzeżenia są obserwacje Olson'a i du Buy'a (1937) nad zygotami *Fucus*, u których rhizoid tworzy się w kierunku wyższego stężenia auksyn. Podobnie zachowują się zarodniki mchów (Heitz 1942), paproci w świetle jednokierunkowym i spolaryzowanym (Pietrykowska 1963). Przedrośla paproci *Dryopteris varia*, hodowane w wyższym stężeniu auksyn tworzą na apikalnej komórce dodatkowy rhizoid (Nakazawa 1960a).

Hipotetyczne tłumaczenie polarności kiełkowania działaniem światła wywołującego powstanie gradientu stężenia auksyn byłoby słuszne, gdyby w procesie tym czynne były tylko promienie krótkofalowe, jak to ma miejsce np. dla zarodników *Equisetum* (Mosbach 1943, Haupt 1957), dla zygot *Fucus* (Jaffe 1958). Jednakże Mohr (1956) podaje, że kiełkowanie kontrolowane jest przez system fitochromowy i światło czerwone działa na ten proces stymulująco. Również obserwacje Bünninga

i Etzolda (1958) wykazują, że światło czerwone spolaryzowane wywołuje determinowanie kierunku kiełkowania u zarodników *Dryopteris filix-mas*. W obecnym stanie badań zagadnienie to jeszcze nie może być rozstrzygnięte.

Katedra Fizjologii Roślin  
Uniwersytetu Jagiellońskiego  
w Krakowie

## LITERATURA

- Arens K., 1960. Ein Polaritätsmechanismus der Zelle. *Protoplasma* 52. 26—30.
- Bünning E., Etzold H., 1958. Über die Wirkung von polarisiertem Licht auf keimende Sporen von Pilzen, Moosen und Farnen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 71 (7). 304—306.
- Haupt W., 1957. Die Induktion der Polarität bei der Spore von *Equisetum*. *Planta* 49. 61—90.
- Haupt W., 1958a. Beobachtungen zur Polaritätsinduktion bei keimenden Fucuseiern. *Naturv. rekke* 13. 3—9.
- Haupt W., 1958b. Über den Primärvorgang bei der polarisierenden Wirkung des Lichtes auf keimende *Equisetum*-Sporen. *Planta* 51. 74—83.
- Haupt W., 1960. Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia*. II. Die Induktion der Schwachlichtbewegung durch linear polarisiertes Licht. *Planta* 55. 465—479.
- Haupt W., Meyer zu Bentrup F. W., 1961. Versuche zur Polaritätsinduktion durch Licht bei *Equisetum*-Sporen und *Fucus*-Zygoten. *Naturwiss.* 23. 723.
- Haupt W., 1962. Die Entstehung der Polarität in pflanzlichen Keimzellen. Insbesondere die Induktion durch Licht. *Ergebnisse der Biol.* 25. 1—32.
- Heitz E., 1942. Die keimende *Funaria*-Spore als physiologisches Versuchsobjekt. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 60. 17—27.
- Hurd A. M., 1920. Effect of unilateral monochromatic light and group orientation on the polarity of germinating *Fucus* spores. *Bot. Gaz.* 70. 25—50.
- Jaffe L. F., 1956. Effect of polarized light on polarity of *Fucus*. *Science* 123. 1081—1082.
- Jaffe L. F., 1958. Tropistic response of zygotes of the *Fucaceae* to polarized light. *Exp. Cell Res.* 15 (2). 282—299.
- Jaffe L. F., Etzold H., 1961. Orientation of cell growth by polarized radiation. *Progress in Photobiology.* 365—367.
- Jaffe L. F., Etzold H., 1962. Orientation and locus of tropic photoreceptor molecules in spores of *Botrytis* and *Osmunda*. *J. of Cell Biology* 13 (1). 13—31.
- Kato Y., 1957. Some experiments on the polarity of spores in *Dryopteris erythrosora* and *Equisetum arvense*. *Cytologia* 22 (3—4). 328—336.
- Meyer zu Bentrup F. W., 1963. Vergleichende Untersuchungen zur Polaritätsinduktion durch das Licht an der *Equisetum*-Spore und der *Fucus*-Zygote. *Planta* 59. 472—491.
- Mohr H., 1956. Die Abhängigkeit des Protonemawachstums und der Protonemapolarität bei Farnen vom Licht. *Planta* 47. 127—158.
- Mosbach G., 1943. Über die Polarisierung der *Equisetum*-Spore durch das Licht. *Planta* 33. 340—387.
- Nakazawa S., 1959. Developmental mechanics of *Fucaceae* algae. XIII. Polarity determination in *Coccophora* eggs relating to the position of jelly stalk. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* 4th Ser. 25 (3). 231—238.
- Nakazawa S., 1960a. Morphogenesis of the Fern Protonema. *Protoplasma* 52 (1). 1—4.
- Nakazawa S., 1960b. Nature of the Protoplasmic Polarity. *Protoplasma* 52 (2). 274—294.
- Olson R. A., du Buy H. G., 1937. The role of growth substance in the polarity and morphogenesis of *Fucus*. *Amer. J. Bot.* 24. 611—615.
- Pietrykowska J., 1963. Investigations on the action of light on the germination polarity of fern spores. *Act. Soc. Bot. Pol.* 32 (4). 677—691.
- Wettstein D., 1953. Beeinflussung der Polarität und undifferenzierte Gewebebildung aus Moossporen. *Zeitschr. f. Bot.* 41. 199—226.