

# O tworzeniu się zygot u *Basidiobolus ranarum* Eidam. II.

(Sur la formation des zygospores chez *Basidiobolus ranarum* Eidam. II).

Napisał

ZYGMUNT WÓYCICKI.

(Tablica I).

Kiedy po pracy Karstena z roku 1908 wyszła w roku 1911 praca A. Tröndlego p. t „Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* etc.“, uważałem za konieczne zrewidowanie materiałów mych, dotyczących *Basidiobolus ranarum* Eidam. Prace rozpoczętą zmuszony byłem wszakże przerwać i dopiero artykuł G. Lako na, ogłoszony w II zeszycie tomu 65 z roku 1926 czasopisma „Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik“, zniewolił mnie do ponownego zajęcia się tą sprawą.

Nie mając bynajmniej zamiaru i nie czując się powołanym do szczegółowej analizy rozważań Lako na na temat przynależności *Basidiobolus* do grupy *Entomophoraceae*, chciałbym tylko na tem miejscu poruszyć niektóre momenty rozwoju zygospor, rzucające pewne nowe światło na to zagadnienie. Ogłaszaając w roku 1903 wyniki swych spostrzeżeń nad rzecznym grzybkiem stałem na stanowisku powszechnie naówczas podzielanem a mianowicie, że tworzenie dziubków t. zw. „Schnabelfortsätze“ związane jest z aktem różnicowania się jąder (Chmielowski, 1890). W mojem przekonaniu wszakże akt różnicowania („generative Kernteilung“<sup>1)</sup>) nie mógł się na tem tylko ograniczać i winien był, jak każdy akt redukcyjny, posiadać i następną swą fazę<sup>2)</sup>. Dopatrywałem się jej przeto w cztero-

<sup>1)</sup> Loewenthal, W. Arch. f. Protistenkunde, 1902.

<sup>2)</sup> „...bei *Basidiobolus*, ebenso wie bei *Spirogyra*, in die Zygote geschlechtlich noch nicht völlig differenzierte Kerne eintreten, dass der Differenzierungsprozess sich noch in der Zygote selbst vollzieht“ (Z. Wóycicki, 1904, p. 93).

jądrowej zygotie, która tracąc dwa jądra, dwa inne przechowywała wręcz do kiełkowania, lub, jak wówczas twierdziłem, przed kiełkowaniem była terenem ich kopulacji<sup>1)</sup>. W ten sposób rozumując uważałem, że grzybnia stanowi, jak mówiono wówczas, pokolenie 2 x, podczas gdy pokolenie x ogranicza się do momentów redukcyjnych, jako też do tych, które kopulację poprzedzają. Na tem stanowisku stałem i w roku 1907<sup>2)</sup>, broniąc go przed zarzutami Lotsego<sup>3)</sup>.

Przestudjowawszy wszakże raz jeszcze preparaty moje, pochodzące z roku 1903, jako też i te, które przygotowałem w roku 1911, przychodzę do przekonania, że proces tworzenia zygospor u *Basidiobolus ranarum* Eid am rozgrywa się tak, jak u *Spirogyra*<sup>4)</sup>. Albowiem znalazłem teraz kopulację jąder w bardzo młodych zygotach (fig. 1, tabl. I)<sup>5)</sup>. Zygoty te posiadają błonę delikatną, treść obfitującą w większe i mniejsze kropelki silnie załamujące światło (tłuszcze) i jądra zlewające się szeroką płaszczyzną. Prócz jąderka lub inaczej karyosomu (Loeventhal, l. c.), barwiącego się zazwyczaj bardzo silnie, pozostała karyotynowa treść jądra barwi się dość słabo i ma charakter nikłych strumyczków, biegących od jąderka ku błonie<sup>6)</sup>. Nigdy zaś nie udało mi się otrzymać obrazów, któreby ściśle odpowiadały figurom 13 lub 14 t. XIV Fairchilda. Zdaniem rzeczonego autora obydwa jądra przed kopulacją .... „haben... fast ihr ursprüngliche Grösse erreicht und zeigen auf das deutlichste ein oder mehrere gewundene gleichmässige dicke Fädchen, an welchen in ziemlich grossen Entfernungen von einander, die Chromatinscheiben als stärker sich färbende Körner leicht zu erkennen sind“<sup>7)</sup>. Na preparatach moich rzecz ma się nieco inaczej, albowiem dwa jądra kopulujące wysoce różnią się od jąder grzybni wegetatywnej; kiedy te ostatnie są duże ( $5 \times 5$  ew.  $5 \times 7$   $\mu$ ), co zresztą widać i z ry-

<sup>1)</sup> Guilliermond zrozumiał mnie błędnie, przytaczając moje spostrzeżenia w publikacji swej, ogłoszonej w „Progressus“; pisze on: „Wóycicki a constaté cependant que le noyau des cellules copulantes de *Basidiobolus ranarum* subit non pas une mais plusieurs divisions... Après le passage du noyau mâle dans la cellule femelle, les deux noyaux sexuels subissent encore une ou plusieurs division directes cette fois...“ (L. c., p. 432).

<sup>2)</sup> Wóycicki, Z. 1907. Ber. d. D. b. 9. T. 25.

<sup>3)</sup> Lotsy, J P. 1907. „Vorträge über Bot. Stammesgeschichte“. Jena.

<sup>4)</sup> Karsten, G. Flora, 1908. Tröndle, A. Zeitschr. f. Botanik. 1911.

<sup>5)</sup> Brak tej właśnie fazy był przyczyną odmiennego rozumienia przeze mnie całego procesu z roku 1903.

<sup>6)</sup> Wszystkie rysunki zostały wykonane przy zastosowaniu aparatu rysunkowego Abbego, homog. immersji Zeissa  $1/12$  i okul. Nr. 5 przez stypendystkę Z. B. O. p. A. Smołską, której na tem miejscu składam serdeczne podziękowanie.

<sup>7)</sup> Fairchild, D. G. l. c., 292.

sunków (1, 2, tabl. XIII) Fairchilda i z figur (1, 2, 3, 4 tabl. I) Raciborskiego<sup>1)</sup>, jądra kopulujące są o wiele drobniejsze ( $2 \times 3$  ew.  $2.5 \times 3 \mu$ ). Wymiary karyosomów jąder generatywnych wynoszą przecięciowo  $1 \times 1$  ew.  $1 \times 1.5 \mu$ , zaś karyosomów jąder wegetatywnych (fig. 1, tabl. I) około  $3 \times 3$  ew.  $3 \times 3.7 \mu$ .

Jądra kopulujące na preparatach moich przypominają raczej te jądra, które widzimy na fig. 10 tabl. XIII Fairchilda, lub też te, które podaje H. Loewenthal na fig. 67 tabl. XI. Zresztą i Loewenthal również kładzie nacisk na to, że „jądra pochodne w młodych zygotach i na skrawkach nie odpowiadają obrazom i opisom Fairchilda“<sup>2)</sup>. Następny moment kopulacji widzimy na fig. 2, tabl. I. Nie ulega przeto wątpliwości, że spostrzeżenia Chmielewskiego (1890), Raciborskiego (1896) i Fairchilda (1897), dotyczące kopulacji jąder w pierwszych chwilach tworzenia się zygoty, były zupełnie słuszne. Przypomnieć też warto, że Raciborskiemu udawało się nawet kopulację rzeczoną znacznie przyspieszyć. „Durch Austroknen“, mówi on „kann man das Process der Kopulation der Zellkerne etwas beschleunigen; schon in drei Tagen haben manche Zygoten nur einen Kern“<sup>3)</sup>. Tu wszakże nasuwa się przypuszczenie, że wysuszanie przyspieszyło nietylko kopulację jąder, lecz i dalsze procesy, tak, że jednojądrowa zygota Raciborskiego miała po 3 dniach inną prawdopodobnie wartość, niż on sądził.

Jak wiemy z prac G. Karstena (1908) i A. Tröndlego (1911) w rodzaju *Spirogyra* istnieją duże różnice co do momentów aktu redukcyjnego. U *Sp. jugalis* np., Karsten stwierdził redukcję dopiero przed samem kiełkowaniem zygoty, natomiast u *Sp. calospora*, *Sp. longata*, *Sp. neglecta* akty rzeczone rozgrywają się w zygocie bezpośrednio po kopulacji jąder (Tröndle, 1911). Coś zupełnie podobnego dzieje się w zygocie u *Basidiobolus ranarum* Eidam. I tu bowiem w zygotach młodych jeszcze, których błony nie są grubsze nad  $0.5-1 \mu$ , jądro dzieli się i elementy pochodne są zwyczaj (Fig. 3, tabl. I) połączone ze sobą mostkami, przypominającymi nieco stosunki charakterystyczne dla *Entomophthora* (L. W. Riddle 1906) lub jeszcze może więcej dla *Cladophora* (de T.'Serclaes, J., 1922) i nawet specjalnych wypadków u *Spirogyra* (van Wisselingh, 1921, fig. 77)<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> Raciborski, M. 1893.

<sup>2)</sup> Loewenthal, W. l. c., p. 411.

<sup>3)</sup> Raciborski, M. 1896, p. 130.

<sup>4)</sup> Figura ta ilustruje podział jądra u *Spirogyra triformis*, traktowanej rocznym eteru.

Dwa te jądra, zachowujące rysy strukturalne jąder przedkopulacyjnych, wkrótce znów się dzielą, wydając jądra tetradowe. Podział dyad jądrowych na tetrady jądrowe jest tak prymitywny, że wysoce przypomina amitozę, na co już w roku 1903 zwróciłem uwagę. Zaznaczyć również należy, że rzecz cała rozgrywa się u *Basidiobolus* na bardzo ograniczonym terenie zygoty, mianowicie w jej strefie głębiowej, która zawiera znacznie mniej ciał tłuszczowych<sup>1)</sup>, niż strefa obwodowa.

Ten właśnie prymitywny charakter kinezji stanowi nieprzebyty dotychczas szkopuł dla obliczenia liczby chromosomów, a więc pozbawia on nas możliwości matematycznego stwierdzenia podziału redukcyjnego. Sam jednak przebieg procesu i odmienny charakter jąder zarówno dyadowych, jako też i tetradowych, są wysoce dla aktu rzeczonego znamienne.

W miarę dojrzewania zygoty jądra wyrodniją po kolej, co, jak sądzę z fig. 19 tekstu Tröndlego (1911), zdarza się również i u *Spirogrya*; kiedy jednak u *Spirogrya* jądra wyrodnijące stale zmniejszają swe wymiary, u *Basidiobolus* początkowo pozostają one w mierze (fig. 5, tabl. I), lub też nawet nieco pęcznią (fig. 4, tabl. I). Zwyrodnienie zaś przedewszystkiem zaznacza się: 1) w zaniku prawidłowych konturów kulistych, 2) zmniejszeniu się wymiarów karyosomów i 3) znacznie słabszem barwieniu zarówno karyosomu, jako też pozostałej treści jądra wraz z jego błoną. W ten sposób stopniowo zygota staje się trójjądrową, dwujądrową (fig. 6, tabl. I), aż wreszcie jednojądrową. Można przeto powtórzyć na tem miejscu słowa A. Tröndlego: „Damit ist die Reifung der Zygote vollendet und das Einkernstadium erreicht“<sup>2)</sup>.

Dojrzała zygota posiada jądro (ew. jądra) niewielkie, a gruba ściana zygosporu wyraźne wskazuje warstwy (fig. 6, tabl. I). I taka jednak zygota zawiera jeszcze mnóstwo ciał silnie załamujących światło, które, jak i poprzednio, najbardziej występują w płytowych warstwach protoplastu.

Niezawsze wszakże podział na tetrady rozgrywa się tak wcześnie. Może on odbywać się i później, kiedy błony zygoty są już dość grubie<sup>3)</sup>. Niezawsze również jądra mają taki charakter, jaki widzimy na fig. 4 i 5, tabl. I. Albowiem zdarzają się od czasu do czasu

<sup>1)</sup> Fairchild, D. G. mówi o nich: „Eigentümliche, stark lichtbrechende nicht näher bestimmte Körper“... (L. c., p. 293).

<sup>2)</sup> Tröndle, A. 1911, p. 608.

<sup>3)</sup> I to właśnie, jak sądzę, objaśnia w dostatecznej chyba mierze odmienne tłumaczenie przeze mnie fig. 7 i fig. 11, tab. I w mojej pracy z roku 1904.

zygospory z jądrami, w których karyosom jest wprost olbrzymi, a obwód definitywnego jądra usiany bywa kłaczkami substancji, barwiącej się równie silnie, jak i karyosom. Słowem, sprawy rozgrywające się w okresie tworzenia się zygot u *Basidiobolus* należy rozumieć bezwątpienia w sposób następujący: 1) jądra gamet zlewają się ze sobą (jak u *Spirogyra*); 2) następnie bez okresu spoczynku powstają jądra dyadowe, a dalej tetradowe, czyli, podobnie, jak u *Spirogyra* w zygocie odbywa się akt redukcji; 3) trzy jądra zygoty z reguły wcześnie wyrodniają (czasami jednak spotyka się stare zygoty z 4-ma jeszcze wyraźnymi jądrami), jedno natomiast, jak się to dzieje i u *Spirogyra*, trwa nadal i stanowi właściwe jądro zygospory. Zygota więc u *Basidiobolus*, mówiąc słowami Tröndlego: „Sporenmutterzelle und Spore zugleich ist“<sup>1)</sup>.

Grzybnia przeto *Basidiobolusa* jak i nici *Spirogyry* stanowi długotrwałą fazę  $x$ , faza zaś  $2x$  jest efemeryczną i ogranicza się w zygocie do momentu istnienia jądra, stanowiącego produkt kopulacji. Z tego punktu widzenia łatwo zrozumiałem staje się też spostrzeżenie Eidama, sprawdzone w dziesięć lat potem przez Raciborskiego. Zdaniem ich w młodych zygotach kiełkujących obserwować można po 2 jądra, przenoszące się do strzępki i oddzielające się następnie od siebie, jak twierdzi Eidam, przeciągającą komórkową. Jest to w mojem zrozumieniu rzeczy nic innego, jak tylko zjawisko szczątkowego tworzenia 2 zarodników<sup>2)</sup> produkujących, jak i jednojądrowa normalna zygota dojrzała, grzybinię fazy  $x$ .

Natomiast z punktu widzenia Eidama i Raciborskiego grzybni, powiedzmy „normalna“, stanowiłaby fazę  $2x$ , pochodząca zaś z zygoty, w której, jak się wyraża W. Loewenthal, „...hat... eine Befruchtung gar nicht stattgefunden“<sup>3)</sup>, posiadałaby wartość fazy  $x$ . Co więcej, gamety byłyby również różnofazowe a i dalsze znów procesy zupełnie niewytłumaczalne.

Pozostawałyby jeszcze do wyjaśnienia znaczenie i charakter t. zw. „Richtungszellen“ tak bardzo charakterystycznych dla *Basidiobolus*. Sądzę, że rację miał Loewenthal, pisząc: „Auffällig ist, dass ebenso wie die Gameten, so auch die Richtungszellen zusammenliegen; vielleicht ist das ein Hinweis darauf, dass auch die Richtungszellen, den beiden anderen gleichwertig ursprünglich Gameten waren“<sup>4)</sup>.

Kończąc, podkreślić z naciskiem muszę słuszność teoretycznego

<sup>1)</sup> Tröndle, A. 1911, p. 613.

<sup>2)</sup> Po zaniku 2 innych jąder.

<sup>3)</sup> Loewenthal, W. l. c., p. 414.

<sup>4)</sup> Loewenthal, W. l. c., p. 413.

stanowiska, które zajął Lotsy w 1907 r., mówiąc z racji prac Overtona i Chmielewskiego o sprawach, rozgrywających się w zygotach u *Spirogyra*; pisał on: „Aus theoretischen Gründen wäre es wahrscheinlicher, wenn 3 zu Grunde gingen und nur einer übrig bliebe“<sup>1)</sup>). I oto już w następnym roku Karsten (1908), a w 4 lata później Tröndle (1911) całkowicie przewidywanie to potwierdzają. Co do *Basidiobolus*, to Lotsy przypuszczał, że: „vielleicht hat er (Wóycicki) Teilungen, welche nach der Kopulation stattfanden als präkonjugale aufgefasst“<sup>2)</sup>). Że tak było w istocie — stwierdza to rzecz niniejsza w niczem nietylko nie podważająca, lecz przeciwne, całkowicie popierająca stanowisko zajęte przez H. Schenka<sup>3)</sup> w roku 1923.

Wreszcie jeszcze krótkie sprostowanie. Lakoń podaje, że ustalenie specyficznego sposobu tworzenia się błony stanowi zasługę Olive (1906). Otóż przypomnieć muszę, że pierwsze spostrzeżenie zrobił w tej mierze Raciborski (1899), ja zaś słuszność jego całkowicie potwierdziłem w roku 1903<sup>4)</sup>), a więc na lat 3 przed publikacją Olive'a.

Warszawa. Zakład Botaniki Ogólnej Uniw. Warsz.

#### Literatura.

- Eidam, Ed. 1886. Cohn's Beitr. z Biol. d. Pfl., T. 4, z. 2.  
 Chmielewskij, F. 1888. Trudy Noworos. Obszcz. Jestiest., T. 13.  
 Chmielewskij, F. 1890. Trudy O. J. Pr. J. Ch. Un., T. 25.  
 Raciborski, M. 1896. Flora. T. 82.  
 Fairchild, D. G. 1897. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 30, z. 1.  
 Raciborski, M. 1899. Rozpr. Ak. Umiej. T. 14. S. 2.  
 Loewenthal, W. 1902. Arch. f. Protistenkunde. T. 2.  
 Wóycicki, Z. 1904. Flora. T. 93.  
 Olive, E. W. 1906. Bot. Gaz. Vol. 41.  
 Riddle, L. W. 1906. Prel. comm. Rhodora, Vol. 8.  
 Olive, E. W. 1907. Annal. Mycol. T. 5.  
 Lotsy, J. P. 1907. Vorträge über Botanische Stammesgeschichte. Jena.  
 Tröndle, A. 1907. Bot. Zeit. T. 65. I.

<sup>1)</sup> Lotsy, J. P. l. c., p. 199.

<sup>2)</sup> Lotsy, J. P. l. c., p. 201.

<sup>3)</sup> Rzecznego autor pisze o zjawiskach, rozgrywających się w zygotach u *Basidiobolus*: „In diesen Vorgängen und auch in der Struktur der Zellkerne zeigen sich Ähnlichkeiten mit Konjugaten“. (Lehrbuch der Botanik, Jena, 1923, p. 383).

<sup>4)</sup> Pisząc o tem wyraziłem się, jak mniemam, zupełnie jasno: „Die Querscheidenwand der Zelle bildet sich von der Peripherie aus nach dem Zentrum zu, in Gestalt eines Diaphragmas welches allmählich seine Öffnung verengert“ (l. c., p. 96).

- Wóycicki, Z. 1907. Ber. d. D. b. G. T. 25.  
 Karsten, G. 1908. Flora. T. 99.  
 Tröndle, A. 1911. Zeitschr. f. Bot. T. 3.  
 Guilliermond, A. 1913. Progr. Rei Bot. T. 4, z. 3/4.  
 Weismann, A. 1913. Votr. über Descendenztheorie, Jena.  
 Carter, N. 1919. Ann. of Bot. V. 34.  
 van Wisselingh, C. 1921. Beih. z. Bot. Centrbl. T. 38. I.  
 de T'Serclaes, J. 1922. La Cellule. T. 32.  
 Schenk, H. 1923. Lehrbuch der Bot. (Fitting, Schenk, Jost u. Karsten), Jena.  
 Lacon, G. 1926. Jahrb. f. wiss. Bot. T. 65, z. 2.

### Objaśnienie tablicy.

Fig. 1. Młoda zygota *Basidiobolus ranarum* Eidam w okresie kopulacji jąder płciowych.  $\times 1500$ .

Fig. 2. Młoda zygota *Basidiobolus ranarum* Eidam z jądrem, pochodzącem z kopulacji dwóch jąder płciowych. W głębi jądra dwa karyosomy.  $\times 1500$ .

Fig. 3. Młoda zygota *Basidiobolus ranarum* Eidam w okresie podziału jądra na dyady.  $\times 1500$ .

Fig. 4. Młoda zygota *Basidiobolus ranarum* Eidam z 4 tetradami. Dwa jądra mają strukturę normalną, dwa drugie wykazują już oznaki zwyrodnienia.  $\times 1500$ .

Fig. 5. Dojrzewająca zygota *Basidiobolus ranarum* Eidam z jądrami-tetradami. Jedno z jąder mocno zwyrodniałe. Blona zygoty dość gruba zlekka brązowa.  $\times 1500$ .

Fig. 6. Stara dwujądrowa zygota *Basidiobolus ranarum* Eidam.  $\times 1440$ .

### Résumé.

L'auteur décrit les résultats, qu'il a obtenus dans ses nouvelles recherches sur la formation des zygospores chez *Basidiobolus ranarum* Eidam. Il constate, que les résultats qu'il avait déjà obtenus en 1904, ont été interprétés avec justesse par Lotsy en 1907 et que le point de vue théorique de celui-ci dans cette question ainsi que dans celle de la formation des zygotes chez *Spirogyra* a été extrêmement clairvoyant. Ainsi l'auteur a constaté qu'après le passage du noyau mâle dans la cellule femelle les deux noyaux sexuels se fusionnent aussitôt (comme l'a décrit Fairchild, 1907) sans aucune division précédente. Le noyau provenant de cette copulation ne tarde pas à se diviser et les deux noyaux-fils encore une fois répètent la division. La division qui donne naissance aux tétrades est très primitive et nous rappelle beaucoup l'amitose. Trois noyaux se résorbent peu à peu et il n'en reste qu'un seul intact qui forme un noyau définitif de la zygosпорe. Les phénomènes, d'abord observés, pendant la formation des zygospores chez *Basidiobolus* sont analogues à ceux qui ont lieu chez *Spirogyra*. Le mycélium chez *Basidiobolus* appartient à la phase  $x$ , tandis que la phase  $2x$  est éphémère et

n'est représentée que par la courte période de la copulation des noyaux. La division du noyau provenant de la copulation des deux noyaux sexuels ne s'opère pas toujours dans les premiers moments de la formation de la zygospore. L'auteur a trouvé les dyades en division dans la zygote entourée déjà par des membranes assez épaisses. Ce retard de la division des dyades ainsi que l'impossibilité de trouver la copulation opportune des noyaux sexuels a été la cause d'une opinion différente, soutenue par lui dans l'année 1904 et 1907.

Les faits, observés plus récemment ont permis à l'auteur de préciser les découvertes de Fairchild et Raciborski, qui touchent aux noyaux sexuels non fusionnés. Selon lui, ces deux noyaux ne sont pas des noyaux copulateurs, mais les deux noyaux qui restent encore intacts, après la dégénérescence d'autres noyaux des tétrades. Le mycelium, alors „normal“ pour ainsi dire, provenant de la zygote avec un noyau, ainsi que le mycelium produit par le zygospore à deux noyaux, appartiennent d'après l'auteur, à la phase  $x$  et ont la même valeur caryologique.

Enfin l'auteur confirme que, la première observation sur le mode de formation de la membrane entre les deux cellules-filles, appartient à Raciborski (1899) et non à Olive (1906). L'observation de Raciborski a été vérifiée et confirmée par l'auteur en 1903, deux ans avant la publication du travail d'Olive.

(Wpłynęło do redakcji 2 stycznia 1927).

---

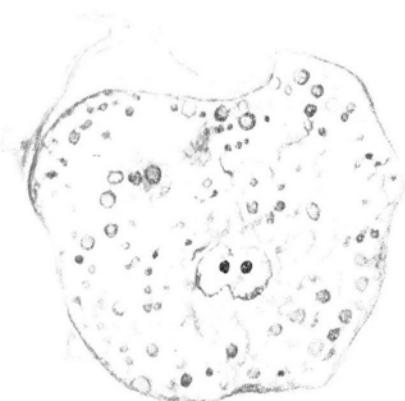


Fig. 1

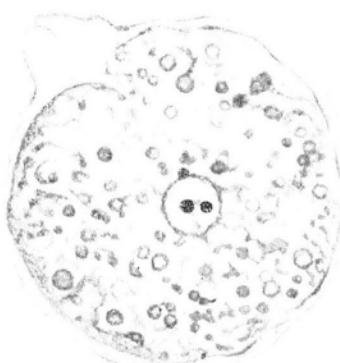


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

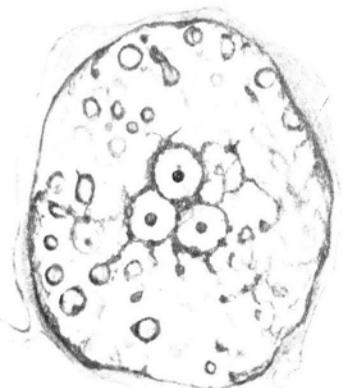


Fig. 5



Fig. 6.