

ROCZNIK LIX.

1934

ZESZYT IV.

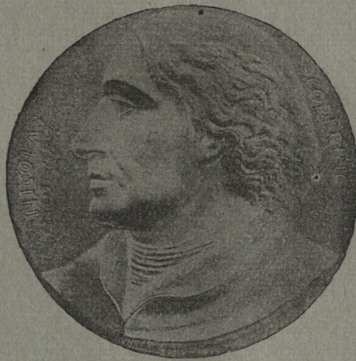
KOSMOS

Serja B.

PRZEGLĄD ZAGADNIEŃ NAUKOWYCH

POD REDAKCJĄ

D. SZYMKIEWICZA



WE LWOWIE

NAKŁADEM POLSKIEGO TOWARZYSTWA PRZYRODNIKÓW
IM. KOPERNIKA Z ZASIŁKIEM MINISTERSTWA W. R. i O. P.

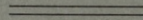
i FUNDUSZU KULTURY NARODOWEJ

PIERWSZA ZWIĄZKOWA DRUKARNIA WE LWOWIE, ULICA LINDEGO L. 4.

1934

TREŚĆ

	Str.
1. Anatol Listowski. — Zagadnienie wyradzania się u roślin	173
2. Władysław A. Becker. — Zarys badań nad hodowlą tkanki roślinnej in vitro	191
3. Roman Kuntze. — Problemy zoogeograficzne Pienin	217



Adres redakcji: Lwów, ul. Nabelaka 22.

KOSMOS

SERJA B.

PRZEGLĄD ZAGADNIEŃ NAUKOWYCH

POD REDAKCJĄ

D. SZYMKIEWICZA



WE LWOWIE

NAKŁADEM POLSKIEGO TOWARZYSTWA PRZYRODNIKÓW
IM. KOPERNIKA. Z ZASIŁKIEM MINISTERSTWA W. R. i O. P.

i FUNDUSZU KULTURY NARODOWEJ

PIERWSZA ZWIĄZKOWA DRUKARNIA WE LWOWIE, ULICA LINDEGO L. 4.

1934

SPIS RZECZY.

	Str.
1. Adolph W. — Problem ochronnego naśladownictwa mrówek . .	69
2. Becker W. A. — Zarys badań nad hodowlą tkanki roślinnej in vitro	191
3. Kemula W. — Reakcja chemiczna w świetle nowszych poglądów	47
4. Krzemieniewski S. — Michał Boym jako botanik (w 275 rocznicę jego skonu). — [<i>Michał Boym comme botaniste. A 275 anni- versaire de sa mort</i>]	1
5. Kuntze R. — Problemy zoogeograficzne Pienin	217
6. Listowski A. — Zagadnienie wyradzania się u roślin	173
7. Piech K. — O eksperymentalnej przemianie ziarn pyłku w woreczki zalążkowe	87
8. Poczter A. — Prawo szeregów homologicznych Wawiłowa	137
9. Smreczyński S. — Determinizm wczesnego rozwoju owadów	22
10. Szymkiewicz D. — W sprawie organizacji przyszłego Zjazdu przyrodników i lekarzy	171
11. Szymkiewicz D. — Szkice z morfologii roślin (IX.)	109
12. Szymkiewicz D. — Trochę humorystyki naukowej	107
13. Trzebiatowski W. — O przemianach fizyko-chemicznych w me- talach i ich stopach	145
—	
<i>Sprawy Towarzystwa</i>	63

KOSMOS

CZASOPISMO POLSKIEGO TOWARZYSTWA PRZYRODNIKÓW IM. KOPERNIKA

Serja B.

PRZEGLĄD ZAGADNIĘŃ NAUKOWYCH POD REDAKCJĄ D. SZYMKIEWICZA

ROCZNIK LIX.

ROK 1934

ZESZYT IV.

ANATOL LISTOWSKI

Zagadnienie wyradzania się u roślin.

I.

U wielu roślin, rozmnażających się wegetatywnie lub przez człowieka wegetatywnie rozmnażanych, zauważono już dawno występowanie zjawisk, jakby stopniowego zmniejszania się energii życiowej dalszych pokoleń wegetatywnych.

To osłabianie energii życiowej znajduje swój wyraz w progresywnym zmniejszaniu się siły kiełkowania, szybkości wzrostu, wyrównania wegetatywnego, zwiększaniu wrażliwości na choroby — a w wyniku: w zjawisku bardzo ujemnym, jeśli chodzi o rośliny uprawne — w progresywnym zmniejszaniu się plonu, a tem samem i wartości użytkowej danego klonu. Proces ten określamy mianem wyradzania się.

Objawy wyradzania się oddawna już były znane u drzew rozmnażanych sadzonkowaniem, że wymienię tu przykład najbardziej charakterystyczny — topoli włoskiej. Topole włoskie (*Populus italica*) pochodzą z Azji Mniejszej, skąd najprawdopodobniej wyłącznie jako sadzonki przywieziono je do Włoch. Z Włoch na początku XIX w. przedostały się do Europy środkowej i to pod postacią wyłącznie męskich osobników, dzięki czemu dalsze rozmnażanie mogło odbywać się wyłącznie sadzon-

kowaniem. W II połowie XIX wieku zauważono w Niemczech północnych i środkowych a również i u nas masowe usychanie topoli włoskich, przyczem młode egzemplarze również rosły słabo a przytem chorowały — w sumie wystąpiły u topoli typowe objawy wyradzania się.

Wierzby płaczące (*Salix babylonica*) pochodzą od jednej sadzonki żeńskiej, przywiezionej na początku ub. w. ze Wschodu. Otóż również wierzby te cechuje pewna ujemna właściwość, iż stosunkowo jeszcze młode drzewa chorują łatwo i często usychają.

Znanem jest również, że sadzonka ze starego drzewa zakwita i owocuje daleko szybciej, natomiast wykazuje powolniejszy wzrost i większą skłonność do chorób od sadzonki, pochodzącej z drzewa młodego, co w wyniku może wywołać procesy wyradzania u całej odmiany.

Benedicts (cytuje za Molischem 12), w ciekawych obserwacjach nad winoroślą, stwierdził występowanie u tej rośliny całego szeregu zjawisk, działających coprawda niezmiernie wolno, ale w których należy widzieć zjawisko wyradzania się. Okazało się przedewszystkiem, że unerwienie liści z wiekiem rośliny podlega pewnym zmianom, a mianowicie że siateczka nerwów u starszych roślin jest gęstsza, natomiast same nerwy są cieńsze i węższe. Jednocześnie zmniejszało się z wiekiem natężenie asymilacji, oddychania i ilość szparek oddechowych. Przytem właściwości te dały się utrwalić sadzonkowaniem, t. zn. przenosiły się na następne pokolenie vegetatywne. Podobne stosunki znalazł Benedicts i u innych roślin, jak *Tecoma radicans*, *Salix nigra*, *Castanea dentata*, *Quercus alba*.

Najbardziej typowo występują zjawiska wyradzania się u ziemniaka. Jest tu ono zjawiskiem powszechnem, natomiast bardzo niejednakową jest szybkość tego procesu, co zależy w dużej mierze od klimatu, następnie gleby, nawożenia, nawet warunków uprawy, a więc w sumie od tego, co określamy jako czynniki siedliska. Poza tem zaś zależy naturalnie i od odmiany samej, nie wszystkie bowiem odmiany mają jednakową skłonność do wyradzania się. Przykładem szybkiego wyradzania są np. dane podane przez Opitza (14) z Berlin - Dahlem:

Odmiana	Deodara	Pepo	Seydlitz
	względny plon		
oryginalne . . .	100	—	—
I. odsiew . . .	44,2	100	100
II. odsiew . . .	45,5	41,4	87,6
III. odsiew . . .	38,4	20,5	91,1
IV. odsiew . . .	48,8	—	—
V. odsiew . . .	30,8	18,1	—

(plon względny podany w % plonu oryginalnego lub I. odsiewu).

W Dahlem o szybkości wyradzania się decydowały najprawdopodobniej właściwości glebowe. Zwykle natomiast dominujący wpływ wywiera klimat. W krajach o klimacie kontynentalnym z jednej, a ciepłym i wilgotnym z drugiej strony wyradzanie przebiega szybciej. Dlatego też w przeciwieństwie do krajów śródziemnomorskich, a nawet Nadrenji, obszary północno-wschodniej i częściowo środkowej Europy, przedstawiają sobą najbardziej odpowiednie tereny do uprawy ziemniaka. Znanym jest fakt, że niektóre stare odmiany, jak Magnum bonum, Up to date, wycofane z uprawy dawno, zachowały się jeszcze w Szwecji i Szkocji i do dzisiaj są tam z powodzeniem uprawiane. Również krainy podgórskie przedstawiają sobą obszary słabego wyradzania się — takim jest w całości nasze Podkarpacie, i tam również zachowały się w uprawie różne stare odmiany, dawno już wycofane z uprawy na niżu.

Znane wreszcie są zjawiska wyradzania się u niższych roślin. Jeżeli kolonję pierwotniaków, wiciowców lub glonów rozmnażać trwale wegetatywnie w niedostatecznej dla ich normalnego rozwoju przestrzeni, to z czasem wystąpią typowe objawy wyradzania się, określane w danym wypadku jako depresje (cyt. za Molischem 12). W wyniku doświadczeń tego rodzaju (Maupas, Calkins, Hertwig) widziano najpewniejszy dowód na poparcie twierdzenia, że dłuższe wegetatywne rozmnażanie się działa szkodliwie, wywołując wyra-

*

dzanie się i wreszcie śmierć danych organizmów. Dopiero znacznie później Woodruff (cyt. 12) z jednej, a Hartmann (cyt. 12) z drugiej strony wykazali, że sprawa ma się zupełnie inaczej — jeśli bowiem hodować wymoczki lub wiciowce, dbając o to, aby każde kolejne pokolenie wegetatywne przeniesione było na świeżą pożywkę, to nawet przy najdłuższem rozmnażaniu wegetatywnem (Woodruff uzyskał 8000 kolejnych pokoleń *Paramecium*, Hartmann zaś ok. 3000 pokoleń *Eudorina elegans*), żadne objawy depresji nie wystąpią. Okazało się, że depresję wywołuje nie sam fakt rozmnażania się wegetatywnego, lecz nagromadzenie w nadmiernej koncentracji produktów wydzielniczych przemiany materji samej kolonji. Obecność tych wydzielin działa najsamprzód hamująco, następnie zaś wręcz trująco, na rozwój wegetatywny kolonji. Należy jeszcze wspomnieć o okrzemkach. Jak wiadomo glony te posiadają skrzemieniałą błonę komórkową. Przy podziale każda z komórek siostrzanych zachowuje $\frac{1}{2}$ szkieletu macierzystego jako większą połowę, druga połowa — mniejsza — natomiast zostaje założona na nowo. Ostatecznie w wyniku dalszych podziałów wegetatywnych następne pokolenia będą odznaczały się coraz mniejszą powierzchnią ciała. Siłą rzeczy więc musi nastąpić przerwa w podziale wegetatywnem, następuje akt płciowy, połączony z odrzuceniem błon przez komórki, biorące w nim udział i powrót do wielkości pierwotnej.

II.

Przebieg wyradzania się wskazuje na to, że jest to proces w swym ogólnym charakterze nieodwracalny, a różnorodność objawów świadczy o tem, że przyczyny tego zjawiska mogą być różnorakie.

Nieodwracalność wyradzania zaznacza się najwyraźniej, gdy proces ten jest silniej zaawansowany. Natomiast przy zaczynającym się dopiero wyradzaniu niema powodu wątpić, iż praktyczna przynajmniej odwracalność tego procesu jest najzupełniej możliwa.

Jeżeli na przykład odmianę ziemniaków, wyradzającą się szybko w niekorzystnych dla siebie warunkach, przeniesiemy w inne, lepsze, to dalszy proces wyradzania się może ulec stopniowo znacznemu zahamowaniu. Odmiana może nawet

powrócić do swej pierwotnej normy, jeżeli przy przenoszeniu jej z warunków gorszych na lepsze zwrócono uwagę na preselekcjonowanie materiału, tak aby wykluczyć potomstwo krzaków chorych z dalszego rozmnażania,

Przyczyny wyradzania się mogą być zasadniczo dwojakiej natury. Mogą tkwić w roślinie samej — czyli mieć charakter wewnętrznej, fizjologicznej natury, w takim wypadku oddziaływania świata zewnętrznego mogą proces ten tylko przyspieszyć lub opóźnić, nigdy zaś wywołać. Albo też źródła wyradzania się znajdują się będą poza rośliną, w otaczającym ją świecie zewnętrznym, w takim wypadku wyradzanie się byłoby jednym ze skutków oddziaływania tego świata na roślinę, oddziaływania naturalnie niekorzystnie skierowanego, wskazującego raczej na brak harmonii pomiędzy wymogami rośliny a warunkami środowiska. Naturalnie charakter tego oddziaływania może się zamykać w granicach procesów ekologicznej natury, ale może go przekroczyć i przybrać charakter patologiczny. Jak jest w istocie, rozpatrzemy w dalszych ustępach.

III.

Był czas, kiedy uważano rozmnażanie wegetatywne za proces, przebiegający niejako „contra naturam“ — sądzono więc, że wyradzanie się jest prostą i logiczną konsekwencją samego faktu wegetatywnego rozmnażania się. Doświadczenia Maupasa i inn., o których poniżej wspominałem, zdawały się dawać podstawy doświadczalne takiemu mniemaniu. Dzisiaj pogląd na wegetatywne rozmnażanie zmienił się radykalnie. Późniejsze doświadczenia Woodrufa i Hartmanna (p. niżej) w zasadniczo innym świetle postawiły wyniki starszych badaczy, obalając samo twierdzenie.

Oddawna jednak istnieje pogląd, szczególnie rozpowszechniony w kołach praktyków, że wyradzanie się jest w pierwszym rzędzie skutkiem naturalnego starzenia się rośliny, wzgl. klonu. Przytem należy odrazu dodać, że z punktu widzenia tej teorii ciągłość wzgl. jedność osobnicza nie doznaje przerwy, dzięki wegetatywnemu podziałowi tej całości albo dzięki oddzielaniu się pewnych części od tej całości i następnemu rozwinięciu w nową całość. Kres jednego a początek drugiego osobnika

osiągnięty być może natomiast jedynie na drodze płciowej. Konsekwencją takiego poglądu jest stwierdzenie, że ponieważ pojedyncze rośliny starzeją się i umierają, więc klon też starzeje się i umiera. Nie trzeba dodawać, że słuszność lub niesłuszność takiego poglądu pociąga za sobą ważne a wręcz odmienne wnioski nie tylko teoretycznej, ale i praktycznej natury.

Aczkolwiek może to brzmieć nieco fantastycznie, to jednak w zdaniu „roślina starzeje się i umiera“, tylko to drugie twierdzenie może być a priori przyjęte, jako oczywiste i to z zastrzeżeniem, że przyczyny śmierci pomijamy narazie milczeniem. Bowiem twierdzenie, iż rośliny starzeją się i umierają śmiercią naturalną, wbrew jego pozornej oczywistości wymaga dowodu. A to dlatego, że pogląd, iż śmierć jest koniecznym i nieuniknionym zakończeniem procesu rozwojowego osobnika, sformułowany został w pierwszym rzędzie na podstawie wniosków i obserwacji nad światem zwierzęcym i to zwierząt wyższych.

Po pierwsze nie ulega wątpliwości, że życie całego szeregu organizmów niższych jest właściwie nieograniczone, co zostało potwierdzone doświadczalnie u sinic, bakteryj, pierwotniaków, wiciowców, szeregu glonów.

Następnie zaś, dzięki pewnym zasadniczym różnicom konstrukcyjnym pomiędzy wyższymi roślinami a wyższymi zwierzętami, wnioski wydedukowane na podstawie obserwacji na tych ostatnich nie mogą być jako samo przez się zrozumiałe przenoszone na świat roślinny. Zwierzęta są to „formy zamknięte“, rośliny natomiast „otwarte“. Osobnik roślinny zwykle jest podzielny, poza tem w wielu wypadkach posiada trwałą tkankę embrjonalną (wierzchołki wzrostu). Tem samym roślina nie jest właściwie nigdy „skończoną“, a skończone w niej są tylko poszczególne organy (22). Ta pewna niczem nieograniczona możliwość rozwojowa wierzchołka wzrostu nasuwa przypuszczenie, iż jest to nieograniczoność istotna, a więc konstrukcyjnie właściwa organizmom roślinnym. Stąd roślina, jako taka, a ściśle mówiąc jej wierzchołki wzrostu, nie posiadają fizjologicznej konieczności śmierci. Życie ich potencjalnie nie podlega żadnym ograniczeniom, aczkolwiek wszystkie rośliny wyższe, u których podział na somę i część embrjonalną występuje, umierają, umierają dosłownie, bo pozostaje po nich „trup“,

którego brak skłania nas do obdarzenia jednokomórkowców nieśmiertelnością. Śmierć ta byłaby jednak tylko wynikiem oddziaływania czynników modyfikacyjnej natury, byłaby tem samem, co śmierć z zatrucia własnymi produktami przemiany materji kolonji nadmiernie rozrodzonych wymoczków czy wiciowców.

Śmierć roślin rocznych i dwuletich nie wydaje się być napewno śmiercią fizjologiczną, ale poprostu wyczerpaniem na skutek wydania nasion oraz dzięki przejściu wierzchołka wzrostu w kwiat (22). Zostało to doświadczalnie potwierdzone przez Klebsa, któremu udało się drogą uniemożliwienia kwitnienia roślinę roczną zamienić na trwałą.

Umierają jednak również byliny i drzewa, a więc rośliny opatrzone trwałemi wierzchołkami wzrostu. Otóż zdaniem większości botaników współczesnych (obszerniej poruszają to zagadnienie Baur, Monstatt, Miche, Mozbigis) śmierć tych roślin nie jest wynikiem jedynie czynników modyfikacyjnej natury. Wyrazem tego stanowiska jest negatywne przedstawienie zagadnienia starzenia się i śmierci naturalnej u roślin w klasycznym podręczniku fizjologii Beneckiego i Josta (2). Autorzy ci (2 t. II str. 125) piszą: „Jest mało prawdopodobnem, aby śmierć wierzchołka wzrostu wynikała z przyczyn wewnętrznej koniecznej natury. Im większe jest drzewo, tem większą przedstawia dla niego trudność dalszy wzrost: stosunki między korzeniami a koroną, podnoszenie wody do góry a schodzenie asymilatów w dół w miarę zwiększania się wysokości drzewa będą coraz trudniejsze. Dochodzą do tego gwałtowne nieraz wpływy atmosferyczne... pojawiają się rany, któremi mogą się dostać pasorzyty wgląb zdrowej jeszcze tkanki roślinnej... Rosnący z ziemi kłacz *Irisa* czy *Polygonatum* zachowuje pomimo ciągłego wzrostu ciągle tę samą wielkość. Trudności, jakie odczuwa drzewo, dlań nie istnieją i nie stoi na przeszkodzie przyjęciu twierdzenia, że wierzchołek wzrostu kłacza może rosnać nieograniczenie. To samo jednak możemy stosować do drzew, o ile będziemy w porę dane drzewo rozmnażać sadzonkowaniem“.

Otóż konsekwencją tego poglądu jest założenie, że wierzchołki wzrostu nie zmieniają się i nie różniczkują, tem samem więc i nie starzeją się. Występują jednak u wielu roślin objawy, które jakby się zdawało, powinny być skutkiem różniczkowania

się wierzchołków wzrostu i jako takie są rzeczywiście interpretowane przez zwolenników teorii starzenia się, jak Molisch (11, 12).

Należy tu wymienić występujący u wielu roślin dimorfizm postaciowy (przeważnie związany z wiekiem rośliny — Folge i Jugend-Formen Goebela), np. u bluszczu, *Ficus pumila* i t. d. Dimorfizm ten przytem daje się utrwalić sadzonkowaniem. Taką właśnie utrwaloną postacią (sadzonką części kwiatonośnej) jest *var. arborea* bluszczu. U *Sambucus racemosa* i wielu innych roślin (9 str. 320) pędy boczne górne wykazują krótszy cykl rozwojowy niż odpowiednie pędy boczne dolne. Ponieważ przytem właściwości te utrzymują się na sadzonkach, więc w pierwszym wypadku sadzonki zakwitną prędzej, niż w drugim. To samo zresztą ma miejsce, gdy użyjemy sadzonki ze starego drzewa, o czem już zresztą wspominałem. Wreszcie należy wspomnieć, że Benedicts również stwierdził, iż szereg zmian, zaobserwowanych przez niego u roślin starych, utrwalić się daje z sadzonkowaniem, z czego właśnie badacz ten wywnioskował o istnieniu starczej degeneracji u roślin i w obrębie odmian vegetatywnych. Zjawiska tego rodzaju (podałem tu tylko niektóre, obszerniejsze zestawienie u Molischa — 11 str. 256 i nast.) wyjaśnia Molisch tem, że pędy u wielu roślin w zależności od miejsca, w którym się znajdują, są mniej lub więcej zindywidualizowane, czego dowodzi również możliwość utrwalenia tych różnic sadzonkowaniem. Prowadzi to Molischa do stwierdzenia, że wobec tego należy przyjąć, iż wierzchołki wzrostu w zależności od miejsca swego na roślinie mogą być różne, skoro dają początek innym produktom niż te, które rozwijają się z pierwotnego wierzchołka wzrostu (11 str. 145). Dane Benedictisa według Molischa potwierdzają najwyraźniej, że wierzchołki wzrostu roślin młodych i starych również dają początek różnym produktom, czyli innemi słowy ulegają przemianom, a więc starzeją się. Konsekwentnie tem samem przyjmuje Molisch możliwość starzenia się odmian vegetatywnych. Zbliżone do Molischa stanowisko zajmuje również Krenke (9).

Otóż można zauważyć, że interpretacja przytoczonych powyżej faktów w myśl życzeń teorii starzenia się nie tylko nie jest jedyną, ale nie jest nawet najbardziej prawdopodobną.

W istocie gałązka, służąca następnie za sadzonkę, dopóki znajdowała się na roślinie macierzystej, była częścią organizmu, z innymi częściami tegoż stojąc w pewnych korelacjach fizjologicznych. Utrudnienia w dostarczaniu wody odbijały się niewątpliwie na danej gałązce w sposób zbliżony do tego, jak odbijają się niekorzystne warunki zewnętrzne, hamując lub utrudniając normalny rozwój i czynności. Po oddzieleniu od rośliny macierzystej ta ostatnia w stosunku do sadzonki jest już światem zewnętrznym, a dawny wpływ rośliny macierzystej można porównać z każdą inną modyfikacją, modyfikacją naturalnie silnie zaindukowaną, a więc niezmiernie trwałą. Cechą właśnie tych modyfikacji trwałych jest to, że trwają jeszcze długo po usunięciu przyczyn, które je wywołały. W doświadczeniach z *Paramaeciami*, Jollos przekonał się (5), że niektóre modyfikacje zostają tak silnie zaindukowane, iż nawet kopulacja, a więc akt płciowy, nie jest w stanie ich wpływu zupełnie przełamać, przy rozmnażaniu zaś wegetatywnym wywierają swój wpływ na dobrych kilka pokoleń. W doświadczalnictwie ziemniaczanem, w stosunku do rośliny jednorocznej, wyrównanie niekorzystnego wpływu środowiska wymaga 2—3 pokoleń wegetatywnych (6, 14, 24). Co się tyczy roślin drzewiastych, to zważywszy choćby długowieczność poszczególnych pokoleń wegetatywnych, można przypuszczać, że działanie trwale zaindukowanych modyfikacji rozciągać się może na znaczny okres czasu. Lekkomysłnością byłoby mierzyć je normalnym okresem naszej obserwacji, a to właśnie czynią Molisch i Benedicts, uważając to działanie za wyraz nieodwracalnych procesów starzenia się. Właśnie w odniesieniu do winorośli, która to roślina była przedmiotem badań Benedictsa, podaje Wermiszowa (9 str. 332), że na pewnej starej świątyni w Armenji wykute są girlandy z owoców i liści winogrodu, ładząco podobne do dzisiaj jeszcze w tych stronach uprawianych odmian. Jeśli zważyć, że dana świątynia liczy sobie ok. 1500 lat, to fakt ten świadczyłby raczej o zdolności zachowywania przez winorośl niemal że wiecznej młodości.

Bliżej określając charakter i kierunek tych wpływów modyfikacyjnych, możnaby powiedzieć (Baur 3, str. 58), że podane zjawiska dimorfizmu i t. p. są wynikiem różnic w układzie stosunków odżywczych danej rośliny. Nie ulega wątpli-

wości, że stosunki odżywcze stanowią jeden z najważniejszych czynników rozwojowych. Nie ulega również wątpliwości, że zmiana w układzie czynników odżywczych może zaidukować zmiany modyfikacyjne, częstokroć o charakterze trwałym, tem trwalszym, im z jednej strony szersza jest skala aklimatyzacyjna danej rośliny, z drugiej zaś im większe odchylenie w stosunku do optimum wymogów danej rośliny przedstawia sobą dany układ czynników odżywczych. Krenke (9 str. 325) czyni jednak w tem miejscu słuszną uwagę, że takie postawienie kwestji nie wyklucza jeszcze możliwości starzenia się. Mówiąc bowiem o stosunkach odżywczych, mamy wszak na myśli nie tylko ilościową obecność pokarmu, lecz z drugiej strony i stopień wykorzystania go przez roślinę, a więc pobieranie, jak również przyswajanie, a właśnie cały ten proces uzależniony jest również od wieku organizmu. Uwaga Krenkego nie jest pozbawiona pewnej słusności, należąc jednak do tych, które doświadczalnie jest zarówno trudno sprawdzić, jak i obalić.

Jeżeli u roślin drzewiastych obecność pewnych zjawisk mogło rodzić przypuszczenie, iż są objawem starzenia się, to nie ulega żadnej wątpliwości, że wyradzanie się ziemniaków nie jest procesem starzenia się odmiany. Brak bowiem zasadniczego momentu, któryby mógł na korzyść takiej interpretacji przemawiać — odmiana starzejąca się musiałaby się w pewnych granicach wyradzać wszędzie, tymczasem właśnie wyradzanie się ziemniaka ma miejsce zazwyczaj lokalnie. Odgrywa przytem dużą rolę klimat i wogóle stanowisko, o czem już wspominałem. Wreszcie możliwość pewnej odwracalności procesu wyradzania się u ziemniaka przemawia przeciwko starczemu charakterowi tego procesu.

Należy wreszcie zauważyć, że istnienie wielu roślin stale rozmnażających się wegetatywnie, jak *Acorus calamus*, *Ranunculus Ficaria*, *Lysimachia nummularia*, pewne gatunki *Poa* i *Festuca*, z uprawnych zaś banany i *Dioscorea batatans*, u których pomimo tego żadnych objawów wyradzania się nie zauważono, przemawia na niekorzyść teorii starzenia się. Trudno bowiem wyobrazić sobie, że jedne rośliny miałyby się starzeć, inne zaś nie. Przypuszczenie Krenkego (9 str. 327), że może i te rośliny ulegają starczemu wyradzaniu się, tylko w tempie tak powolnym, iż stwierdzenie tego nie jest dostępne naszemu

doświadczeniu, przenosi samo zagadnienie poza ramy doświadczenia.

Należy tu jeszcze dodać, że rozpatrywanie klonu jako czegoś identycznego z osobnikiem, jak to czynią zwolennicy teorii starzenia się, nie wydaje się właściwym. Pochodzi to głównie z niezupełnie ustalonego pojęcia osobnika. Należy zresztą przyznać, że u roślin następuje tak łatwy podział całości organizmu, że ustalenie tego pojęcia natrafia na specjalne trudności. Otóż wydaje się, że najsluszniejszym kryterjum osobnika jest kryterjum fizjologicznej całości. Część, oddzielona od rośliny macierzystej, czy to jako sadzonka, czy bulwa lub kłącze, rozwija się w oddzielną roślinę. Odłączona od wpływu, jaki na nią wywierała roślina macierzysta, podlega modyfikacyjnemu oddziaływaniu środowiska, reagując jako całość na wpływy świata zewnętrznego — jest osobnikiem.

Streszczając, można powiedzieć, że niema powodu przyjmować istnienia wyradzania się starczego u roślin vegetatywnie rozmnażających się dopóty, dopóki zwolennicy teorii starzenia się nie będą mogli dostarczyć niezaprzeczalnych ku temu dowodów.

IV.

Jeżeli więc przyczyny wyradzania się roślin, rozmnażających się vegetatywnie, są natury zewnętrznej a nie są wynikiem nieodwracalnego procesu starzenia się, to w takim razie źródła wyradzania się tkwić będą w oddziaływaniu czynników poza rośliną samą stojących. Temi czynnikami mogłyby być z jednej strony niekorzystnie dla rośliny układający się wpływ czynników siedliska, z drugiej procesy patologicznej natury. W pierwszym wypadku wyradzanie byłoby zagadnieniem ekologicznym, w drugim wchodziłoby w zakres patologii.

Korzystny dla danej rośliny układ czynników zewnętrznych odbija się naturalnie na jej rozwoju w sensie dodatnim i naodwrot. Zmiany te mieścić się będą w granicach zdolności modyfikacyjnej klonu, która to zdolność jest wyrazem tak rozpowszechnionych u roślin zjawisk przystosowania się. Ekologiczne wyradzanie się byłoby więc wyrazem niekorzystnego oddziaływania czynników siedliska na rozwój danego klonu, a wynikiem niedostatecznego jego przystosowania się. Można jednak słuszenie mniemać, że nawet w warunkach, w których

roślina może przystosować się do danych, a odrębnych od miejsca, w którym została wyhodowana, warunków, to jednak charakter tego przystosowania może przybrać charakter gospodarczo niepożądany.

Rośliny dzikie wykazują również częstokroć objawy ekologicznego wyradzania się: można tu przytoczyć chociażby górną lub polarną granicę lasu. Że jednak zjawiska wyradzania się u roślin uprawnych są częstsze, wypływa to z kilku przyczyn.

Przedewszystkiem odmiany roślin uprawnych przedstawiają sobą zazwyczaj czysty lub w dużym stopniu wyrównany materiał, a więc siłą rzeczy o dość wąskiej skali aklimatyzacyjnej, w porównaniu do roślin dzikich. Te ostatnie są bowiem zazwyczaj populacjami, a skala aklimatyzacyjna populacji, dzięki selekcyjnym procesom w obrębie biotypów, tworzących populację, zawsze będzie szersza od takiej skali w czystej linii. Bywają zresztą drobne gatunki (Jordanowskie), pomiędzy którymi, mimo nieznaczących różnic morfologicznych, mogą występować duże różnice fizjologiczne (21 str. 460 i nast.). Tem samym łudząco nawet do siebie podobne drobne gatunki mogą przedstawiać sobą i przedstawiają wręcz różne typy ekologiczne (ekotypy Turessona). Poznanie drobnych gatunków, z których składają się gatunki zbiorowe (linneony), ma podstawowe znaczenie dla ekologii roślin (21). Dopóki jednak nauka ta operuje gatunkami systematycznymi (zbiorowemi), dopóty naturalnie wykresy i granice żywotności poszczególnych gatunków systematycznych nie mogą być porównywane z stosunkami, panującymi pomiędzy odmianami roślin uprawnych. Te ostatnie zawsze będą miały węższą podstawę.

Następnie rośliny dzikie naogół rzadko dochodzą do granic naturalnych (klimatycznych) swego zasięgu (14). U roślin uprawnych stosunek jest odwrotny — zazwyczaj granice te w uprawie danej rośliny zostają przekroczone, co naturalnie sprzyja wyradzaniu się w tem większym stopniu, im warunki danego stanowiska bardziej są odległe od właściwego danej roślinie optimum siedliskowego.

Wreszcie należy mieć na uwadze fakt, że odmiany uprawne w pierwszym rzędzie są hodowane pod kątem widzenia ich

maksymalnej produktywności. Tego rodzaju maksymalna produktywność jest sama przez się *sui generis* stanem chorobowym (Winkler cyt. Klapp (8 str. 138), nie da się zatem osiągnąć bez zaburzeń w wewnętrznej równowadze rośliny (16 str. 82), jak i zaburzeń w rytmice rozwojowej rośliny (8), co pociąga za sobą mniejsze uodpornienie danej odmiany na działania czynników zewnętrznych, jak i większą łatwość w uleganiu chorobom. Tem tłumaczy się fakt (16 str. 82), że wyradzanie przebiega tem szybciej u danej odmiany, im jest ona bardziej wymagająca, im innymi słowy jej właściwość wydawania dużych plonów w większym stopniu uzależniona jest od korzystnego układu czynników zewnętrznych.

W pogoni za rekordowymi plonami, oceniając wartość poszczególnych odmian, opierano się przede wszystkim na plonie absolutnym (obojętnie czy wyrażanym w liczbach absolutnych, czy też względnych). W ocenie wartości odmian nie może decydować jedynie plon, ujmowany jako statyczny wynik końcowy, a nie jako dynamiczna sprawność w czasie całego okresu wzrostu (8 str. 136). Szczególnie jest to niesłuszne w odniesieniu do roślin, rozmnażających się wegetatywnie, takich jak ziemniaki, które są bardzo wrażliwe na działania czynników zewnętrznych i u których różnice rozwojowe w użytkowo nieużytecznych, ale dla rośliny ważnych organach, jak liście, kwiaty i t. p., mogą dać równie dobrze podstawy do oceny odmian, jak mechanicznie ujęty plon. Należałoby może wogóle zwracać uwagę nie tyle na maksymalny plon, co na wierność plonowania, którą to wiernością właśnie wyróżniałyby się najlepiej do warunków przystosowane odmiany, uprawa więc których łączyłaby się z najmniejszym ryzykiem.

W ekologii rolniczej, bardzo młodej jeszcze dyscyplinie, której zadania w odniesieniu do roślin uprawnych są te same, co ekologii wogóle, a więc zajęcie się życiem rośliny w związku z warunkami naturalnymi i społecznymi (21), ta ewolucja zakresu pojęciowego, jaki zamykamy w wyrazie „plon“, występuje wyraźnie (1, 8). Aczkolwiek plon pozostał podstawowym pojęciem wartościowania, to jednak nie jest on osądzany z punktu widzenia jego absolutnej wysokości, lecz jako wyraz możliwości produkcyjnej rośliny (wzgl. odmiany) i jej zdolności przeciwstawiania się niekorzystnym wpływom środowiska (1).

Na początku niniejszego ustępu zaznaczyłem, że jeżeli źródeł procesu wyradzania się należy szukać w działaniu czynników poza rośliną stojących, to mogą one mieć charakter bądź ekologiczny, bądź patologiczny, bądź jeden i drugi naraz. Pozostałoby jeszcze do rozważenia, jaki stosunek zachodzi pomiędzy występowaniem chorób a wyradzaniem się.

Teorja, upatrująca w chorobach (wirusowych) główną przyczynę wyradzania się, została postawiona przez Quanjera (17—19, dalsza literatura u Zaleskiego 23) głównie w oparciu o obserwacje wyradzania się, zachodzące u ziemniaka. Powszechność zjawisk wyradzania u tej rośliny, jej niezmierna plastyczność, fakt wreszcie, iż ziemniak jest rośliną jednoroczną, sprawiają, że ziemniak stanowi najbardziej odpowiednią roślinę do badań nad przyczynami wyradzania się w ogólności, a z drugiej strony właśnie dokładna analiza wyradzania u ziemniaka, ze względu na gospodarcze znaczenie tej rośliny, nabiera specjalnego znaczenia.

Przyczyny wyradzania się upatruje Quanjera (u nas poglądy Quanjera'ego podzielają Malinowski [10] i Zaleski [23]) w t. zw. chorobach wirusowych, ujmując je jako zakaźne, w których rolę przenośnika choroby (ultramikroskopowego zarazka zwanego wirusem) odgrywają mszyce. Z jednej strony dzięki mszycom następuje zakażenie zdrowych krzaków, z drugiej choroba „dziedziczy się“ przez kłęby.

Progresywność wyradzania się przy zakażeniu wirusem uwarunkowana jest po pierwsze tem, że coraz większa ilość roślin zostaje zakażona, a następnie tem, że przebieg choroby rozciąga się w zwiększającym nasileniu na kilka pokoleń wegetatywnych, doprowadzając do niedorozwoju i śmierci rośliny i jej wegetatywnego potomstwa. Według Quanjera wirus, wędrując naczyniami, niszczy te ostatnie. Schander i Es-march (4 i 16) podnieśli jednak, że nekroza naczyń występuje również przy innych chorobach, jak *Phytophthora*, czarna nóżka a nawet u zupełnie zdrowych krzaków pod koniec okresu wegetacyjnego. Badania te zresztą wymagałyby potwierdzenia, zanim możnaby na ich podstawie wyciągnąć wnioski przeciwne zapatrywaniom Quanjera.

Należy zaznaczyć, że tak jak sprawy obecnie stoją, to dowiedzionem i wykazaniem zostało: istnienie, zakaźność cho-

rób wirusowych oraz możliwość wywoływania przez nie u ziemniaka objawów progresywnego wyradzania się, czemu zresztą nie przeczy większość zwolenników teorii ekologicznego wyradzania się (Rémy — 16, Esmarch — 4, Klapp — 7, 8).

Natomiast wręcz błędem wydaje się być twierdzenie Quanjera i jego szkoły, upatrujące nietylko główną, lecz wręcz jedyną przyczynę wyradzania się w chorobach wirusowych. Cały szereg danych przeczy takiemu ujęciu. Brak równoległości pomiędzy spadkiem plonów odmian w pierwszym odsiewie a występowaniem chorób wirusowych (fakt stwierdzony przez Klappa w Turyngji [7]). Możliwość wyzdrowienia nawet silnie porażonych klonów, po przeniesieniu ich w odpowiedniejsze zdrowotne warunki rozwojowe (8). Znamiennym jest również fakt, że odpowiednim nawożeniem (potasowem) (19) można w znacznym stopniu zahamować rozwój chorób wirusowych. Ciekawym jest, iż właśnie charakter tego nawożenia, który hamująco działał na wirusy, naodwrot w najbardziej wyraźny sposób oddziaływał niekorzystnie na wartość produkcyjną (jakościową) sadzeniaka (20). Znanym jest również, iż warunki klimatyczne wywierają niezmiernie duży wpływ na stopień, w jakim ziemniaki wirusom podlegają. Wszystkie znane dotychczas fakty wskazują na wybitny wpływ czynników siedliska na ilościowe występowanie chorób wirusowych, co z dużym prawdopodobieństwem upoważnia do stwierdzenia, że w wyniku ostatecznym mechanizm ekologiczny wyradzania się wysuwa się jednak na pierwszy plan.

Morstatt (13), wpadając w przeciwną krańcowość, przeciwstawia sobie wyradzanie ekologiczne chorobom, jedynie w oddziaływaniu niekorzystnym czynników zewnętrznych widząc przyczyny wyradzania się wogóle, co również nie jest słuszne, a to z następujących powodów.

Aczkolwiek, ogólnie mówiąc, nie choroby, ale niekorzystny układ warunków zewnętrznych i stąd wytwarzający się brak harmonji pomiędzy wymaganiami rośliny a oddziaływaniem czynników zewnętrznych (siedlisko) (7, 8, 16) stanowi podstawowe źródło wyradzania się, to jednak w poszczególnych wypadkach niema powodu wątpić, że również choroby, szczególnie przy zaistnieniu warunków dla ich rozwoju odpowiednich a braku zabiegów selekcyjnych oraz przy możności prze-

noszenia się choroby na następne pokolenie wegetatywne, stać się mogą i stają się źródłem progresywnego wyradzania się.

Niekorzystne oddziaływanie czynników zewnętrznych osłabia organizm, tem samem zmniejsza jego odporność i wytwarza predyspozycje chorobowe. Im dłużej działają te niekorzystne dla rośliny układające się warunki zewnętrzne, im innemi słowy wyradzanie się ekologiczne jest bardziej zaawansowane, tem procentowo może zwiększać się ilość chorych roślin, szczególnie jeśli warunki klimatyczne rozwojowi danych chorób sprzyjają.

W wyniku więc można powiedzieć, że choroby mogą być zarówno przyczyną, jak i skutkiem, mogą być także zjawiskami, towarzyszącymi wyradzaniu się ekologicznemu. Należy jednak zaznaczyć, że ponieważ w praktyce występuje najczęściej mniej lub więcej wyraźnie zaznaczone zazębianie się obu procesów, więc słusznie można wątpić, czy w każdym z poszczególnych przypadków, dostępnych naszej obserwacji, ściśle rozgraniczenie zarówno w odniesieniu do przyczyn, jak i skutków pomiędzy wyradzaniem się ekologicznem a patologicznem jest wogóle możliwe.

Z innych jeszcze powodów takie rozgraniczenie przedstawia niezmiernie trudności. Krzywa ekologiczna określa nam punkty minimum i maksimum, w granicach których przebiegają normalne modyfikacje rośliny, określa tem samem granice możliwości „normalnego“ życia. Podstawa tej krzywej zawsze będzie węższa od podstawy krzywej fizjologicznej. Już nawet w granicach zmienności modyfikacyjnej mogą powstać procesy patologiczne, w przebiegu swym jednak (do pewnego czasu) odwracalne — wystarcza jednak bądź zbyt długie trwanie niekorzystnych warunków, bądź dalsze ich pogorszenie, aby proces ten stał się procesem nekrobiotycznym w stosunku do całego osobnika.

Z rolniczego, a więc utylitarystycznego punktu widzenia, wyradzanie się ekologiczne w wielu wypadkach może być ujmowane, jako „niekorzystne przystosowanie się“; należy sobie jednak zdawać sprawę, że niekoniecznie musi ono wyrażać coś niekorzystnego dla rośliny samej. Reagowanie rośliny na mniej korzystne (wzgl. inne) warunki zewnętrzne zmniejszaniem się plenności może być procesem o charakterze zachowawczo-re-

gulującym. W miarę jednak zbliżania się do ekologicznych punktów minimum i maksimum, coraz mniej staje się wyraźnym to, co ma być regulacją, od tego, co już jest wynikiem powstających zaburzeń o charakterze patologicznym. Stoimy tu na gruncie bardzo niepewnym, gdyż nawet samo pojęcie „patologizmu“ jest pojęciem bardzo względnym. Zamykamy w niem bowiem zarówno określenie szkodliwości, jak i anormalności. Z jednej strony zaś „normalne“ nie przedstawia sobą jakiegoś ustalonego punktu, lecz albo statystyczną średnią, albo pewną skalę zmienności, z drugiej zaś strony należy być bardzo ostrożnym w wyciąganiu wniosków o szkodliwości (22), popaść możemy bowiem zbyt łatwo w spekulatywne antropomorfizowanie.

Z Zakładu Genetyki i Hodowli Roślin P. L. w Dublinach.

L I T E R A T U R A.

1. Azzi. Le climat du blé dans le monde (znane mi z ref. Kowalewskiego w Socjal. Rasteniow. Nr. 5—6. 1933.
2. Beneke u. Jost. Pflanzenphysiologie. 1923.
3. Baur. Einführung in. d. exper. Vererbungslehre. 1923.
4. Esmarch. Die Blattrollkrankheit d. Kartoffel.
5. Hammerling. Dauermodifikationen. Handb. Vererb. 1929.
6. Klapp. Kartoffel u. Standort. Pflanzenbau. 1930. H. 4 i 5.
7. Klapp. Ökologie u. Abbau d. Kartoffel. Pflanzenbau.
9. VIII. 1932, 8. IX. 1933 (wspólnie z Speneemanem), 9. IX. 1933.
8. Klapp. Abbau d. Kartoffel als Folge d. Leistungsüberspannungen. Pflanzenbau. H. 4, 5. X. 1933.
9. Krenke. Wundkompensation, Transplantation u. Chimären b. Pflanzen. 1933.
10. Malinowski. Degeneracja ziemniaków. Gaz. Roln. 7, 8, 9. 1931.
11. Molisch. Pflanzenphysiologie als Theorie d. Gärtnerei. 1921.
12. Molisch. Die Lebensdauer d. Pflanzen. 1929.
13. Morstatt. Entartung, Alterschwäche u. Abbau. b. Kulturpflanzen insbesondere b. Kartoffel. 1925.
14. Opitz. Beobachtungen u. Versuchsergebnisse ü. d. Abbau d. Kartoffel in Dahlem. Pflanzenbau. 5. VII. 1930.
15. Paczowski. Podstawowe zagadnienia geografji roślin. 1933.
16. Rémy. Handbuch d. Kartoffelbaues. 1928.
17. Quanjer. Pflanzenpatologie auf anat.-phys. Grundlage. Angew. Bot. 6, 1924.

18. Quanjer. Zum Kartoffelabbau. Die Kartoffel. 1924.
19. Quanjer. Die Selection d. Kartoffel u. d. Einfluss äusserer Umstände insbes. d. Düngung auf das Selectionsergebnis. Die Ern. d. Pflanze. 1931. H. 1.
20. Świętochowski. Wpływ nawożenia mineralnego na plony ziemniaków i ich wartość jako sadzeniaków. Dośw. Roln. 1926. II. 30.
21. Szymkiewicz. Ekologia roślin. 1932.
22. Ungerer. Die Regulationen d. Pflanzen. 1926.
23. Zaleski. Choroby virusowe ziemniaków. 1933.
24. Ziegler. Beiträge z. Abbauproblem d. Kartoffel. 1927.
25. Ziegler. Weitere Gesichtspunkte zur Kartoffel. Pflanzenbau. H. 8. IX. 1933.

WŁADYSŁAW A. BECKER

Zarys badań nad hodowlą tkanki roślinnej in vitro.

I.

Wciąż jeszcze zdobycze, osiągnięte przez zoologów w dziedzinie hodowli in vitro tkanek zwierzęcych, stanowią dla botaników zachętę do wypracowania odpowiednich metod hodowli dla tkanki roślinnej. Jak wiadomo, z badań tych czerpie się szereg doniosłych faktów dla znajomości cytologii, fizjologii czy mechaniki rozwoju organizmu. Badania nad materiałem roślinnym nie dały dotychczas takich wyników, jakie osiągnięto przy hodowli niektórych tkanek zwierzęcych.

Wyniki prac zoologicznych, doprowadziły do następujących ogólnych wniosków: 1. wszystkie tkanki, które zachowują zdolności regeneracyjne, dadzą się hodować in vitro; 2. z kawałka danej tkanki wyrastają komórki tylko tej samej tkanki; 3. izolowana pojedyncza komórka utrzymuje się przy życiu z trudnością i tylko w wypadkach wyjątkowych. Mimo to, na zagadnienie hodowli in vitro tkanki roślinnej patrzy się często z innego punktu widzenia i stawia się jej o wiele większe wymagania, niżby do tego uprawniały wyniki, osiągnięte przez zoologów. Oto wielu badaczy patrzy na problem ten jak na ogólne zagadnienie regeneracji i wymaga, aby dowolna komórka roślinna, izolowana z dowolnego organu dowolnej rośliny, dzieliła się i regenerowała w cały organizm (patrz Miehle, 1928; Börger, 1926).

Znane są ogólne zjawiska regeneracji u roślin niższych. Izolowana mechanicznie, czy zapomocą plazmolizy komórka glonu wyrasta w całą nitkę, o czym wiemy już dawno dzięki badaniom Klebsa (1888), Mieh'e'go (1905), Toblera (1901, 1903) lub ostatnich Czaji (1930). Łatwo udaje się regeneracja u wątrobowców, na co wskazał już Vöchting (1885) i Kreh (1909). U mechów właściwych regenerują nietylko sporofity, ale i gametofity (Wettstein, 1924), jakkolwiek Correns (1899) stwierdził, że protonema nie może się tworzyć z dowolnych komórek listka, a tylko z pewnych komórek specjalnych, zwanych inicjalami. Wreszcie wśród paprotników dużą zdolnością regeneracyjną odznaczają się przedrośla (Isaburo-Nagai, 1914; Linsbauer, 1926). Linsbauer jest zdania, że regenerują tutaj i takie fragmenty, które nie zawierają wcale tkanek merystemalnych (twórczych). Jednak sporofity paproci nie posiadają już takich zdolności, podobnie jak i rośliny nasienne, u których zjawiska regeneracyjne w tych rozmiarach co u roślin niższych zachodzą tylko wyjątkowo (np. w znanym powszechnie przypadku begonji).

Musimy jednak zaraz na wstępie podkreślić, że nie mamy prawa ze zdolności regeneracyjnej organizmu sądzić o podatności jego tkanek do hodowli in vitro. Bowiern zdobyte przez zoologów doświadczenie uczy nas, że tkanki zwierząt takich jak np. *Planaria* — robaków, odznaczających się — jak wiemy — wielką zdolnością do regeneracji, właściwie nie dają się hodować in vitro. Zasadniczo więc i zdolność odtwórcza danej rośliny nic nam jeszcze nie mówi o możliwościach hodowania jej tkanek poza organizmem.

Jednak pierwsze próby botaników nad hodowlą tkanki roślinnej obrały sobie za cel przełamanie zagadnienia bardzo trudnego. Celem ich było odmłodzenie komórek tkanki wyrośniętej i przemienienie ich w tkankę embrjonalną. I tutaj tkwi w założeniu totipotencja dowolnej komórki organizmu.

W roku 1898 robił Haberlandt próby z hodowlą różnych tkanek roślinnych, a w roku 1902 mógł już programowo sformułować cele i korzyści planowych badań w tym kierunku. Doświadczenia swe rozpoczął odrazu od hodowli małych fragmentów tkanki lub nawet pojedynczych komórek z miękiszu asymilacyjnego liści. W doświadczeniach tych spotkał się

z przeszkodą, nad zwalczeniem której dziesiątki badaczy pracują dotychczas. Oto tkanki te, czy też komórki, dają się utrzymać długi czas przy życiu, rosną, wykazują ciekawe nie-raz zmiany morfologiczne, jednak nigdy nie występują w nich podziały. Wobec tego elementy te nie stają się nigdy typową tkanką embrjonalną. Późniejsze prace Haberlandta (od 1913 do 1922), oraz uczniów jego (Lamprecht, 1918, 1925; Reiche, 1924) poszły w innym kierunku. Skreśliły one ku zagadnieniu stymulacji podziału komórkowego zapomocą pewnych bodźców chemicznych. Badania wymienionych autorów przeprowadzane są w dużej części albo na całych roślinach, albo na większych fragmentach organów i z hodowlą in vitro pojedynczej tkanki niewiele mają wspólnego. Powstała — jak wiemy — teoria hormonów, która być może tłumaczy nam pewne zjawiska, zachodzące w organizmie roślinnym, nie daje się jednak zastosować do zagadnienia hodowli komórek roślinnych in vitro. Próby samego Haberlandta oraz jego współpracowników, dążące do zastosowania hormonów podziałowych do izolowanej tkanki, hodowanej poza organizmem, nie dały właściwie żadnych rezultatów.

Najbliższy okres po pracach Haberlandta wypełniają badania nad hodowlą komórek z tkanek wyrosniętych. Stosunkowo dość późno zabrali się botanicy do eksperymentów z tkanką merystemalną. Badania poszczególnych grup omówimy oddzielnie.

II.

Doświadczenia nad tkankami wyrosniętymi lub nad komórkami, braniami z tkanek wyrosniętych, prowadzili poza Haberlandtem i Lamprechtem jeszcze Bobilioff-Preisser (1917), Knudson (1919), Thielmann i Berżin (1924–1927), Börger (1926), Czech (1926), Kunkel (1927), Kemmer (1928), Küster (1928), Ulehla (1928) i Pfeiffer (1931 *a, b*, 1933). Zbytecznym byłoby szczegółowe omówienie każdej z wymienionych prac. Metodycznie były one podobne do siebie i doprowadziły do jednakowych wyników. W pracach tych skrawki przez różne organy roślin, jak liście, płatki, łodygi, korzenie lub też pojedyncze komórki (najczęściej z miększu liści lub z dojrzewających jagód), dalej włoski,

porastające różne części roślin, hodowane były bądź to w kroplach wiszących różnych pożywek mineralnych i organicznych, bądź też na stałym podłożu agarowym. Wyniki wszędzie były podobne: długie nieraz przeżywanie danych komórek, silny ich wzrost, zmiany postaci, przemieszczanie treści plazmatycznej, grubienie błon i t. p. Natomiast nigdzie nie wystąpiły podziały komórkowe. Z całego tego cyklu badań jedynie tylko w dwu krótkich pracach mamy wzmianki o wywołaniu *in vitro* podziału komórkowego. Pierwsza z nich to krótka notatka Winklera z roku 1902. Winkler, omawiając w referacie w *Botanische Zeitung* prace Haberlanda, dodaje od siebie, że udawało mu się wywoływać podziały w komórkach mięszowych korzeni bobu przez dodanie do pożywki Knopa 0,002% roztworu $CoSO_4$. Żadnych badań dalszych w tym kierunku Winkler, niestety, nigdy nie publikował. Druga notatka pochodzi od Schmuckera i jest co do daty znacznie późniejsza. Schmucker zaobserwował w roku 1929, że izolowane komórki mezofilu *Bocconia* dzieliły się, hodowane w stężonym soku z tejże rośliny. Z jednej komórki powstawały grupy komórek. Żadnej obszerniejszej pracy poza tą krótką notatką Schmucker nie ogłaszał. Same jego wyniki są tem dziwniejsze, że, jak to wykazał Prat (1927) i in., sok wyciśnięty z tkanek działa na komórki hodowane *in vitro* bardzo szkodliwie.

Niektóre z używanych tkanek czują się w sztucznych warunkach hodowli — zdawałoby się — bardzo dobrze. Zwłaszcza uwagę zwracają komórki zamykające aparatów szparkowych, których żywotność i odporność na różne czynniki zewnętrzne oddawna jest znana fizjologom (Leitgeb, 1888; Molisch, 1897; patrz Weber, 1926). W doświadczeniach pani Thielmann (1924, 1925, 1927) rosną one znacznie, odpychają się końcami od siebie, tworząc szerokie łuki. Przeżywanie trwa tutaj ponad 4 miesiące. Dobre również rezultaty dają komórki palisadowe z miękiszu liści. W doświadczeniach Haberlanda i Bobilioff-Preissera zwiększały one swą objętość 11-krotnie. Ciekawie również przedstawiają się obserwacje Kunkela, prowadzone nad płatkami różnych roślin. Te, jedne z najbardziej efemerycznych organów rośliny, żyją w hodowli znacznie dłużej niż w warunkach naturalnych. Żółte

listki kwiatu kaczęca żyły w tych hodowlach ponad 3 miesiące, płatki fioletka $3\frac{1}{2}$ miesiąca, zachowując całkowicie swą świeżość i barwę. Decydujące znaczenie ma w kulturach Kunkela temperatura. Doświadczenia prowadzone w temperaturze niższej dają o wiele lepsze rezultaty. Prawdopodobnie więc mamy tu poprostu pewne zwolnienie tempa procesów życiowych komórki. Bezbarwny płatek stokrotki żyje w kulturze sztucznej przy temperaturze pokojowej 8 dni, w lodowni zaś 100 dni. Naogół biorąc, lepiej przeżywają komórki, zawierające plastydy. Podobnie komórki, zawierające antocjan, hodują się Kunkelowi lepiej, aniżeli te ostatnie bez antocjanu. Już w roku 1879 Mer wskazał, że izolowane organy roślinne mogą przeżywać znacznie dłużej, niż w warunkach naturalnych. Izolowane liście bluszczu zakorzeniają się w piasku z pożywką i zachowują swą świeżość przez 7 lat, wydając w różnych punktach nowe tkanki.

Większe fragmenty tkanki hodują się lepiej, niż fragmenty małe (Burks, Kunkel, Chambers). Küster (1928) przypuszcza, że są to być może zjawiska analogiczne do tych, jakie już oddawna znają mykologowie. Kultury grzybów udają się lepiej przy bogatym zasiewie. Wildier (1901) wprowadził pojęcie „biosu“. Drożdże nie rosły na syntetycznych pożywkach, jeśli zaszczeplić ich małą ilością. Przy zasiewie bogatszym rozwijały się lepiej. Według Wildiera komórki drożdży tworzą sobie bios, sprzyjający ich rozwojowi.

Doświadczenia hodowlane z merystemalnemi tkankami roślinnemi są stosunkowo późniejsze. Dotyczą one przedewszystkiem stożków wzrostu korzeni. Badania te rozpoczął w roku 1922 (a, b) Kotte, hodując korzonki grochu, bobu, kukurydzy. Fragmenty używane przezeń zawierały oprócz czepeczka tylko tkankę tworzącą, albo też były to kawałki tkanki wyrosniętej bez merystemy. Pożywką był roztwór Knopa ze zmienną ilością węglowodanów. Źródłem azotu były zapasy tego ciała w samych komórkach. Izolowane stożki wzrostu rosły, komórki dzieliły się nawet przez pewien czas, potem jednak ulegały zróżnicowaniu, dając tkanki korzenia. Różnicowanie następowało zupełnie niezależnie od tego, czy fragment zawierał kawałek tkanki przewodzącej, czy też nie. Z czasem podziały ustawały, wzrost komórek kończył się.

Kotte konkluduje, że w pożywkach jego brak jest ciała, powodującego podział komórki. Ciała tego komórki w danych warunkach hodowli nie mogą sobie same wytworzyć.

W tym samym czasie próby z tkanką merystemalną korzeni robił w Ameryce Robbins (1922 *a, b*). Wyniki otrzymane przez niego są podobne do wyników Kotte'go. W dalszych pracach, wykonanych przez samego Robbinsa (1923) lub też wspólnie z Maneval'em (1923—1924), zbadano działanie różnych pożywek oraz różnych warunków hodowli. Dodanie wyciągu embrjonalnego, asparaginy, peptonu lub wyciągu z drożdży zwiększa żywotność komórek i powoduje lepszy i dłuższy rozwój hodowanych wierzchołków korzeniowych. Do tych badań dorzucił nieco spostrzeżeń Chambers (1923, 1924). Większe fragmenty korzeni zachowywały mu się podobnie, jak w kulturach Kotte i Robbinsa; z mniejszych natomiast, nie przekraczających wielkości 1 mm obserwował Chambers migracje komórek, opuszczających zespół tkanki i przeżywających poza nią 30 dni. Chambers przypisuje tym komórkom zdolność aktywnej migracji *in vitro*, analogicznej do właściwości komórek zwierzęcych.

Badania ostatnich lat, prowadzone również na tkance twórczej stożka wzrostu korzeni przez Scheitterer (1931), White'a (1932 *a, b*, 1933 *a, b*, patrz także 1931), Felber-Pisk (1931 *a, b*), Heidta (1931) i Gautheret'a (1932—33), potwierdziły dane wymienionych wyżej autorów, wzbogacając je ponadto w nowe szczegóły i ulepszyły samą metodę. W pracach tych jedno zwłaszcza zagadnienie rysuje się interesująco: zachowanie się fragmentów korzeni z wierzchołkiem, t. j. z komórkami inicjalnymi lub też bez nich. Dawniejszym badaczom w osobach Haberlandta, Rechingera, Lamprechta wydawało się, że do tego, aby fragment tkanki embrjonalnej mógł różnicować się w wyrosniętą część naczyniową, musi on zawierać przynajmniej mały kawałek tej tkanki, a zwłaszcza leptomy (elementy tkanki sitowej). Tymczasem White wykazał w sposób pewny, że różnicowanie następuje nawet w takich fragmentach tkanki twórczej, które zupełnie nie zawierają ani śladu komórek wyrosniętych. Jeszcze dalej poszły badania pani Scheitterer. Stwierdziła ona, że proces różnicowania się tkanek korzenia jest indukowany przez najzew-

nętrniejszą część punktu wzrostowego (archimerystema Linsbaura, 1916). Po odcięciu wierzchołkowych komórek merystemy, różnicowanie na tkankę przewodzącą nie następowało nigdy, pomimo silnego wzrostu komórek. Segmenty korzeni z tkanką już zróżnicowaną, ale bez wierzchołka wzrostowego, jedynie rosły znacznie, nie różnicując się dalej. Spostrzeżenia Scheitterer odnoszą się jednak tylko do tkanek przewodzących. Powstawanie włósników zdaje się być zupełnie niezależne od komórek inicjalnych a tylko od powierzchniowych warstw korzenia.

Podziały komórkowe nie zostały stwierdzone z całą pewnością ani przez Scheitterer, ani Gautheret'a. White dodaje tylko, że podziały takie mogą się trafiać, nie są jednak wcale zjawiskiem tak typowym, jak w naturalnych warunkach.

Hodowane in vitro korzonki zachowują wrażliwość geotropiczną oraz w tkankach swych wzajemne stosunki korelacyjne. Wzrost komórek i ich różnicowanie odbywa się zawsze w kierunku naturalnej osi korzenia. Jeśli zdarzy się, że centralna część korzenia (pleroma) zostanie zabita, wówczas komórki z warstw powierzchniowych rosną nie wzdłuż normalnej osi, ale w kierunku do niej prostopadłym (Scheitterer). Bardzo interesująco przedstawiają się doświadczenia Gautheret'a (1933 c) nad produkcją chlorofilu w korzonkach hodowanych in vitro. Korzonki, przetrzymywane w roztworach cukru lub glicerynie, tworzą po naświetleniu chlorofil. Też same korzonki, hodowane w płynach nieorganicznych, nie wytwarzają go zupełnie. Barwik powstaje w podłużnych chondrjokontach. Po ustaniu wzrostu hodowanego korzonka, chondrjokonty te mogą przyjmować postać plastydów. W ten sposób mogą się pojawiać chloroplasty w warstwach korowych korzenia (łubin), w cylindrze centralnym (słonecznik), a nawet w stożku wzrostu (owies) lub czepeczku korzeniowym (rzodkiew). Tak zazielnione korzenie, przetrzymywane nadal w roztworach cukru, zachowują swą barwę w ciemności przez parę miesięcy, tracą ją zaś szybko, jeśli przenieść je do pożywek mineralnych.

Wszystkie próby z hodowlą tkanki twórczej korzeni doprowadziły, najogólniej biorąc, do wyników odmiennych, aniżeli pewne doświadczenia z tkankami zwierzęcymi, np. z tk. łączną lub nabłonkową. Tam bowiem komórki dzielą się, mi-

grują, nie ulegając zróżnicowaniu wcale albo tylko w słabym stopniu (Weiss, 1928), zaś u roślin mamy do czynienia przede wszystkim ze wzrostem i różnicowaniem się tkanek. Możliwość aktywnej migracji komórek roślinnych, podaną przez Chambersa, a obserwowaną i przez Scheitterer, odrzuca jednak White, uważając zjawisko to za proste oddzielanie się poszczególnych komórek z zespołu wskutek zniszczenia blaszek środkowych w błonach oraz za bierne przenoszenie tych komórek w inne miejsca płynu hodowlanego.

Ostatnio przeprowadził White (1933 c) badania nad hodowlą *in vitro* stożków wzrostu tym razem nie korzeni, a łodygi. Wyniki otrzymane są co do swej istoty zupełnie analogiczne do wyników, osiągniętych nad korzonkami. Efekt, jaki udało się White'owi osiągnąć, jest tutaj bardzo znaczny. Małe fragmenty stożka wzrostu łodyżki *Stellaria media*, fragmenty tak małe, że nie zawierają ani śladu zróżnicowania, rozwijają się w sztucznych kulturach przez szereg tygodni. Komórki dzielą się tutaj, rosną, różnicują. Powstają zawiązki na listki boczne. Wśród komórek tych listków powstają typowe aparaty szparkowe. Dostajemy całkowity, prawidłowy stożek wzrostu rośliny, nieraz nawet nieduże pączki.

W hodowli *in vitro* merystemalnych tkanek roślinnych osobną grupę stanowią badania nad hodowlą izolowanych zarodków roślinnych. Biorąc z historycznego punktu widzenia, są to jedne z najstarszych badań (doświadczenia odnośnie robił już Pfeffer). W związku z tem bardzo ładne wyniki hodowlane otrzymał w roku 1904 Hannig. Młodziutki zarodki *Raphanus* i *Cochlearia*, długości około 1,2 mm, posiadające wszystkie zasadnicze organy t. j. korzonek, liścienie i piórko, izolował on z nasion i hodował na różnych pożywkach. Zarodki zamierały szybko w soku komórkowym danej rośliny, natomiast dobrze hodowały się w płynie Tollena z 10% roztworem glukozy. Dodatek asparaginy, leucyny, glikokolu, lub tyrozyny sprzyja rozwojowi w bardzo znacznym stopniu: Hannig doprowadzał zarodki do zupełnej dojrzałości. Otrzymywał rośliny normalnie kwitnące i owocujące do 1,4 m wysokie! Zupełnie podobne badania nad zarodkami roślinnymi przeprowadzali później Andronescu (1919), Dietrich

(1924), Yoshii (1925), Essenbeck i Suessenguth (1925). Wszyscy oni otrzymali wyniki podobne do Hanniga. Nie od rzeczy może będzie przytoczyć w tem miejscu pewne badania, które nie podpadają już ściśle pod zagadnienie hodowli in vitro, a dotyczą rozwoju zarodków poza tkanką nasienia. Ciekawe doświadczenia przeprowadził w roku 1907 Stingl, transplantuując zarodki zbóż na bielma innych zbóż. Okazało się, że zarodek pewnych gatunków pszenicy lepiej rozwija się na bielmie pewnych innych gatunków pszenicy, niż na własnym. Podobnie zarodek jęczmienia udaje się lepiej na bielmie pszenicy. Bielmo owsa nie nadaje się zupełnie do transplantowania nań innych zarodków. Analogiczne badania robił w roku 1925 na mchach Arnaudow. Sporofity jednych gatunków transplantował on na gametofity innych gatunków lub nawet rodzajów. Doświadczenia te raz jeszcze dowiodły niespecyficzności odżywiania się tych roślin i dużej ich odporności.

Omawiając badania nad hodowlą wyrosniętych i embrjonalnych tkanek roślinnych, pominęliśmy doświadczenia, jakie w roku 1932 robił White nad załączkami roślin. Ten typ tkanki zwie White pół-merystemalną tkanką, a doświadczenia jego zasługują na bliższą uwagę.

White wyjmował aseptycznie załączki z wykształconych ale nie otwartych jeszcze kwiatów *Antirrhinum* i umieszczał je w swoich płynach odżywczych. Po upływie 20 dni otrzymywał charakterystyczne postacie wzrostowe. Komórki okryw załączka rozrastają się bardzo silnie, tu i ówdzie poszczególne elementy wypadają z zespołu tkankowego. Wzrost komórek jest tak intensywny, że po pewnym czasie z całego załączka powstaje masa luźniej wyrosniętej tkanki. Zdaniem White'a kultury tego typu zbliżają się pod pewnymi względami do kultur tkanki zwierzęcej: komórki rozwijają się tu w masę zupełnie niepodobną do produktu wyjściowego. Bardzo możliwe, że w kulturach tych mają miejsce i podziały komórek. Tego jednak nie udało się White'owi stwierdzić z całą pewnością. Szkoda, że nie badał White tkanek tych histologicznie i nic nam nie mówi o zachowaniu się elementów woreczka załączkowego.

Tak więc przedstawia się w ogólnym zarysie dzisiejszy stan badań nad hodowlą in vitro tkanek roślinnych. Nie otrzy-

mano tu ani rzeczywistej regeneracji organizmu, ani też hodowli tego typu, co w pewnych tkankach zwierzęcych. Tkanka embrjonalna *in vitro* z tkanki wyrosniętej nie powstaje, a merystemy przeniesione do sztucznych pożywek tracą z czasem swe własności merystematyczne. Mimo wszystko wzrost korzonków, hodowanych poza organizmem jest b. znaczny. W jednej ze swych prac opisuje White wzrost do 266 mm (od 2 mm)! Korzenie boczne rozwijają się obficie. (Por. White, 1932 oraz 1933 a, ryc. na str. 360). Dużą ilość przedstawionych wyżej zjawisk wzrostu i różnicowania się *in vitro* traktować musimy nie jako zjawiska odmłodzenia tkanek, ich merystematyzacji, ale raczej jako patologiczną histogenezę. To samo możnaby powiedzieć i o pewnych podziałach komórkowych, obserwowanych *in vitro*. Zjawiska te, wywołane działaniem „hormonów“ (Haberlandt, Lamprecht, Reiche), nie mają z naszego punktu widzenia większego znaczenia. Po pierwsze nie dają się one wywoływać w małych kawałkach jednej tkanki, hodowanej *in vitro*, a tylko w większych zespołach tkanek, zdolnych częściowo do regeneracji. Po drugie nie mamy właściwie żadnych danych potemu, aby wszystkie podziały opisane i rysowane przez Haberlandta i jego uczniów uważać za normalne podziały i cytoplazmy i jądra komórki. Jak się zdaje, w wielu wypadkach jest to tylko odcinanie błonami bezjądrowych komórek, podobne zupełnie do tego, jakie sam Haberlandt wywoływał plasmolizą. Tego rodzaju zjawiska należy zaś zaliczyć również do rzędu pewnego rodzaju degeneracji.

III.

Wszystkie dotychczasowe niepowodzenia spowodowały skrytykowanie się w chwili obecnej dwu zasadniczych kierunków badań nad zagadnieniem hodowli *in vitro* tkanki roślinnej. Pierwszy, nazwałbym go kierunkiem raczej metodycznym, dąży drogą nieustających badań do wynalezienia i zdefiniowania takich warunków hodowlanych, któreby zezwoliły komórce na nieprzerwany rozwój *in vitro*. Drugi — nazwałbym go kierunkiem raczej teoretycznym — stara się sformułować te cechy wewnętrznej organizacji protoplastu, które warunkują jego zdolności do rozwoju i rozrodu.

Dlaczego komórki roślinne nie dają się w sposób ciągły hodować in vitro? Pytanie to stawiają Weber (1925), Börger (1926), Küster (1928), Miehe (1926—1928), Ulehla (1928), nie mówiąc już o badaczach paru ostatnich lat, jak Pfeiffer (1931—1933), Scheitterer (1931) czy White (1931—33).

Przeciwno wszystkim dotychczasowym badaniom można wytoczyć szereg ciężkich zarzutów natury metodycznej (Küster, Scheitterer, White, Pfeiffer, Ulehla).

Przedewszystkiem o wyniku badań zdecydować może wybór materiału. Z naszego krótkiego przeglądu wiemy już, jak różnorodne tkanki były badane, nie dając mimo to żadnych rezultatów. Zalecane przez Webera (1925) tkanki rakowate roślin i wszelkie galasy nie nadają się również do hodowli in vitro (Němec, 1928). Również tkanki kallusowe, tak pospolite na wielu organach roślinnych, nie odpowiadają celowi (Börger, 1926; por. Küster, 1928). Narzuca się możliwość, że zasadniczym błędem naszej techniki jest sama metoda otrzymywania tkanek do hodowli, t. j. ich izolacji z zespołu. Oddzielanie kawałków ciała rośliny jest zabiegiem bezwątpienia gwałtownym i szkodliwym, a więc może odbić się na dalszej żywotności komórek (Küster). Już w roku 1893 postawił sobie Reehinger pytanie, jakiej wielkości fragmenty roślinne zdolne są do regeneracji. Najmniejsze, zdolne do wzrostu kawałki otrzymywał on z rzepy. Były to kawałki grubości 1,5 mm. Całkowitą jednak regenerację otrzymywał dopiero z fragmentów o grubości 20 mm, zawierających ponadto tkanki przewodzące. Danych tych nie możemy jednak przyjmować bezkrytycznie, gdyż wiele zależy tu jeszcze od samej manipulacji i warunków hodowli. Timmel np. wykazał (1927), że kawałki korzenia *Taraxacum* o wadze 0,026 g są już zdolne do regeneracji. Tymczasem Reehinger wyznaczył im jako granicę długość dwa i pół centymetra. Wskazywaliśmy już wyżej na fakt, że fragmenty większe żyją in vitro dłużej i lepiej, niż mniejsze. Küster przypuszczał istnienie tu zjawisk analogicznych do „biosu“ drożdży. Musimy jednak wziąć pod uwagę i stanowisko White'a, który wskazuje, że przy wrywaniu małego kawałka tkanki powierzchnia zranienia w stosunku do powierzchni komórek zdrowych jest większa niż przy frag-

mentach dużych. Sam ten fakt może już być przyczyną gorszych wyników hodowli.

Najlepiej więc może byłoby brać do hodowli takie komórki, które z zespołu tkankowego izolują się spontanicznie. Mając to na uwadze, już Haberlandt i Bobilioff-Preisser stosowali w swych badaniach miękisz asymilujący liści. W tej samej myśli Küster (1928) i Pfeiffer (1931 b) przeprowadzali badania nad hodowlą pojedynczych komórek a nawet nagich protoplastów, jakie bez trudu otrzymać można z dojrzałych jagód (w jaki sposób najłatwiej otrzymywać nagie protoplasty patrz Küster, 1924, 1929). Nigdzie nie osiągnięto jednak lepszych rezultatów.

Zagadnieniu izolacji komórek poświęcają więcej uwagi Börger (1926) i Helena Czech (1926). Börger badał metodycznie wpływ dwu rodzajów izolacji: mechanicznej t. j. takiej, w której komórki lub tkanki otrzymuje się drogą rozrywania lub krajania, i plazmolitycznej, w której usiłował zmusić do podziału komórki całych organów rośliny, wyodrębnione z zespołu zapomocą plazmolizy. Sam Börger zdawał sobie jednak sprawę z tego, że plazmoliza jest dla komórek roślin wyższych zabiegiem bardzo szkodliwym. Z drugiej strony musimy także wziąć pod uwagę, że izolując komórki tkanek plazmolitycznie, wcale nie mamy pełnej gwarancji co do tego, czy pozbawione są one zupełnie wzajemnej łączności. Komunikacja między nimi odbywać się może i drogą diosmozy. W doświadczeniach Börgera ani jedna, ani druga metoda nie dały pozytywnych rezultatów hodowli.

Czech próbowała zastosować t. zw. izolację fizjologiczną. Oparła się ona na pracach Hansteen-Crannera, który stwierdził, że korzenie w słabych roztworach samych tylko soli *K*, *Mg* lub *Na* przestają rosnać, pęcznieją i śluzowacieją. Mikroskopowe badania pokazały, że zachorzenie polega tu na niweczeniu warstw granicznych protoplastów i rozpadzie tkanek na poszczególne komórki. Jeżeli w porę wyjąć takie korzenie z roztworu i umieścić je w płynie, zawierającym jony *Ca*, to choroba ustępuje, korzenie znowu poczynają rosnać. Niszczenie więc powierzchniowych warstw protoplastów jest w pewnych granicach procesem odwracalnym. Czech przetrzymywała korzenie łubinu do 26 godzin w N/100 roztworze

KCl lub $MgCl_2$ w temperaturze pokojowej. Taki czas pobytu wystarczał, aby następnie zapomocą lekkiego ucisku igiełką izolować pojedyncze komórki lub zespoły kilku do kilkunastu komórek. Fragmenty te przemywała Czech roztworami zbalansowanymi i przenosiła je do pożywek. W 272 doświadczeniach otrzymała wyniki negatywne, nie obserwując ani wzrostu, ani podziałów komórek. Samo ich przeżywanie trwało do 87 dni.

Jak z powyższego wynika, nie mamy do tej pory właściwie ani jednej metody izolacji tkanki, która byłaby wolną od zarzutów. Pod tym względem komórki roślinne, otoczone sztywną błoną, nie mogące migrować, ani rozpadać się bez większego uszkodzenia, stanowią być może materiał rzeczywiście mało podatny do badań (Ulehla).

Pfeiffer, biorąc pod uwagę te trudności, postawił sobie pytanie, czy czasem jedną z przyczyn niepowodzeń nie jest niezdolność komórek roślinnych do wędrowania in vitro. Naturalnie wyłączyć tu musimy zjawiska takie, jak pływanie zoospor, czy wiciowców, ruchy okrzemek lub nagich plasmodjów. W roku 1933 podjął Pfeiffer specjalne studia nad zdolnością migracyjną obłonionych komórek roślinnych in situ i in vitro. Przy pomocy aparatury Vonwillera z oświetleniem z góry bada Pfeiffer znamiona kwiatów, zwłaszcza storczyków, in situ. Organy te uważa za bardzo dogodny materiał do obserwacji za życia spontanicznej maceracji tkanki. Wyodrębnianie się z zespołu poszczególnych komórek można tu obserwować ze wszystkimi szczegółami. Zjawiska analogiczne obserwował Pfeiffer także na brzegach świeżo opadłych ogonków liściowych oraz w czepeczku korzeniowym. Wszystkie te tkanki mimo dużej zdolności komórek do spontanicznej izolacji i migracji, nie dzielą się wcale w hodowli in vitro. Z drugiej strony znalazł Pfeiffer ciekawą tkankę, wyrastającą z zewnętrznej strony młodych strąków roślin motylkowych. Można tu czasem napotkać wyrosty z masywnej, bujającej tkanki, wysokości 400—500 μ , przyczem komórki dzielą się intensywnie, choć nigdy nie oddzielają się i nie wędrują z zespołu. Strąki takie dają się dość dobrze hodować in vitro. Wspomniane wyrosty i tutaj wykazują obfite podziały w pierwszych okresach kultury. Z badań tych wynika,

że zdolności migracyjne komórek nie mogą być kwestją decydującą w zagadnieniach hodowli tkanki roślinnej *in vitro*.

Źródłem niepowodzeń hodowlanych mogą być również wzajemne stosunki korelacyjne pomiędzy komórkami i stosunek ich do środowiska. Nie ulega wątpliwości, że wyrwanie kawałka tkanki z organizmu i przeniesienie go na sztuczną pożywkę stwarza dla komórki zupełnie odmienne warunki bytowania. Zmiana ta może być przyczyną wszystkich negatywnych wyników badań. W takim jednak razie dokładne określenie warunków życiowych komórki w jej naturalnym otoczeniu i komórki tej po jej izolowaniu będzie nam dopiero mogło powiedzieć coś o potrzebie racjonalnych zmian w metodach hodowli. Badania odnośnie są ogromnie trudne, ze względu na skomplikowanie zagadnienia. Powstaje przed nami samodzielna, ogromna dziedzina badań — eksperymentalna ekologia komórki (Ulehla). Zadaniem tej ostatniej jest wyświetlenie stosunków korelacyjnych pomiędzy komórkami tkanki i tkanek oraz podanie należytych podstaw do znajomości atmosfery, otaczającej komórki zespołu tkankowego. Poza tem badania te mają wyświetlić panujące tu stosunki fizyko-chemiczne, wyjaśnić wreszcie całą fizjologję temperatury, oddychania, asymilacji i t. d.

Badania Ulehli z roku 1928 informują nas przynajmniej co do niektórych szczegółów. Zapomocą metody wyznaczania auksogramów komórek stwierdził Ulehla, że komórki parenchymy łądygi, stojące w normalnym zespole tkankowym, cierpią właściwie na deficyt wody. Deficyt ten daje się stwierdzić u wszystkich roślin: u kserofitów, jak i u roślin wodnych. Przeniesienie takiej komórki do sztucznej, płynnej pożywki powoduje szybkie wyrównanie tego deficytu, co stwarza dla komórki zupełnie inny stan, nie występujący w normalnym organie. Przez zwiększenie jednak ciśnienia osmotycznego środowiska możemy zmniejszyć owo wyrównanie deficytu wodnego, a tem samem osłabić szkodliwość tego środowiska dla danej tkanki. Koncentracje optymalne wynoszą w większości wypadków $\frac{1}{2}$ lub $\frac{1}{3}$ koncentracji plazmolizującej. Ulehla ze swych auksogramów przewiduje dla danej rośliny koncentrację optymalną, poczem doświadczenia hodowlane wykazują mu rzeczywiście najlepsze przeżywanie w tych właśnie kon-

centracjach. W przypadku kaktusa *Carnegiea gigantea* udało się Ulehli wywołać pojawianie się młodych, nowych błon komórkowych. Zdaniem Ulehli przyszłe badania nad hodowlą tkanki roślinnej in vitro winny przede wszystkim oprzeć się na stałych pożywkach. Zgodnie z tem Małyschew (1932) prowadzi kultury korzeni na podłożach agarowych, uważając, że płynne pożywki dają tu gorsze rezultaty. Jednakże White (1933 a) zdołał tu osiągnąć imponujące wyniki, pracując stale z płynną pożywką Uspienskiego.

W jakim stopniu zmiany innych warunków środowiska wpływać mogą na konstytucję komórki, na to zdają się wskazywać badania Calábek'a (1927). Przekonał się on, że pęcznienie agaru jest bardzo wrażliwe na naświetlenie promieniami krótkofalowymi. Płytki agarowe absorbują te promienie. Po naświetleniu pęcznienie płytek silnie opada. Zahamowanie pęcznienia stoi w stosunku logarytmicznym do czasu naświetlenia, t. zn., że bardzo krótkie naświetlenie jest już bardzo czynne, podczas gdy dłuższe nie jest proporcjonalnie większe. Należy podkreślić, że zahamowanie to jest zjawiskiem trwałym: nie ginie i po miesiącach, nawet wówczas, jeśli płytki przechowywać w ciemności. Calábek wyliczył, że jeśli błony komórkowe zachowują się pod względem absorbowania promieni krótkich podobnie jak agar, to już w 3 warstwie komórek działanie promieni tych wygasa zupełnie. Jeżeli badania te rzeczywiście dadzą się przenieść na grunt biologiczny, to musimy liczyć się z tem, że komórki parenchymatyczne z wnętrza organu nie dostają nigdy promieni krótkofalowych. Jeżeli naszą transplantację prowadzimy w świetle dziennem, to jest możliwem, że pęcznienie błon, ich rozciągliwość, zdolność wzrostu i t. p. zostają tą ekspozycją tak silnie zahamowane, że już nie pomaga umieszczenie kultur w ciemności. Podobne zjawiska mogą też zachodzić w samej protoplazmie.

Osobne i nie mniej trudne zagadnienie to sprawa wyboru pożywek i ich składu chemicznego. Nie sposób przytaczać tych wszystkich kombinacji płynów i podłoży stałych, organicznych i nieorganicznych, jakie dotychczas stosowano. Być może, iż rację ma Scheitterer, podkreślając, że jednym z największych braków metod hodowli tkanki roślinnej jest brak dla tych komórek takiego środowiska, jakie w postaci osocza mają

komórki zwierzęce. Dawniejsze próby z doprowadzaniem do organizmów, czy tkanek różnych ciał stymulujących w rodzaju hormonów Haberlanda, pod postacią wyciągu z tkanki, czy miazgi z komórek, nie były należycie uzasadnione. Němec wykazał, że wbrew klasycznym doświadczeniom Haberlanda, miazga ze zgniecionych tkanek, rozsmarowana na powierzchni zranionego organu rośliny, wcale nie powoduje podziałów, jeżeli pracujemy w warunkach aseptycznych. Wynika stąd potrzeba dokładnego zdania sobie sprawy z możliwego działania bakteryj oraz opracowanie metod kultur aseptycznych. Metody takie są znane. Stosują je z powodzeniem Pfeiffer, Scheitler, White, Gautheret i in.

W ostatnich czasach zagadnienie czynnika, powodującego podział komórki, zostało posunięte naprzód dzięki badaniom Hammeta i jego współpracowników. [Dokładne zestawienie zagadnienia czynników, stymulujących podziały komórkowe, znaleźć można w artykule Prata i Malkowsky'ego (1927)]. W roku 1928 i 1929 przekonał się Hammet, że tkanki roślinne, odznaczające się obfitością podziałami komórkowymi, są bardzo zasobne w związki, zawierające grupę —SH. Skoro grupę tę związać jonami Pb, podziały ustają. Pojawiają się one znowu, gdy grupę tę regenerować. Wreszcie dodatek ciał, zawierających grupę —SH, powoduje przyśpieszenie i zwiększenie ilości podziałów zarówno w organizmach roślinnych, jak i zwierzęcych. Na zasadzie szeregu badań i szczegółowych rozważań, których w tem miejscu nie mamy możności przytoczyć, stworzył Hammet teorię (1930), głoszącą, że grupa sulfohydrylowa jest stymulatorem mitoz, wszystkie zaś kolejne kroki jej utlenienia od —S.S— do SO_4 stopniowo zdolność tę tracą i stają się ciałami coraz bardziej hamującymi podziały. W ten sposób zdolność komórki do dzielenia się uwarunkowana jest równowagą chemiczną pomiędzy ciałami o grupie —SH i różnymi produktami ich utlenienia. Przesunięcie tej równowagi w kierunku —SH sprzyja podziałom, przesunięcie zaś w kierunku odwrotnym sprzyja wzrostowi komórek. Ogromna ilość publikacji samego Hammeta oraz szeregu jego współpracowników (Justice, Wallace, Sharpe, Reimann, Kahn, Goodridge i in.) stara się uzasadnić tę teorię na bogatym materiale roślinnym i zwierzęcym.

Poglądy Hammeta w zastosowaniu do zagadnień hodowli tkanki roślinnej in vitro znajdujemy w pracach Scheit-terer i przede wszystkim White'a (por. także pożywki dawniejszych badaczy, jak Robbinsa, Manevala, Hanniga i in.). Scheit-terer dodaje do pewnych kultur cysteiny. W kulturach tych stwierdza wzmożony wzrost korzonków, nie wie jednak, czy jest on spowodowany wydłużaniem się, czy podziałami komórek. Prócz cysteiny stosowała jeszcze Scheit-terer wyciąg z drożdży, plasmę zwierzęcą, kawałki nowotworów i t. p. We wszystkich tych doświadczeniach dostawała wzmożoną proliferację komórek. White we wszystkich swoich kulturach, które — jak to widzieliśmy — doprowadziły do znacznych rezultatów, stosuje nieorganiczną pożywkę Uspien-skiego, do której dodaje wyciągu z drożdży oraz *NaSH*. Cysteinę do pożywek dodaje również Gautheret (1933). Działaniu grupy —*SH* poświęcił White specjalną pracę, w której stwierdza, że stymuluje ona rozwój korzonków in vitro. Jest rzeczą interesującą, w jakim stopniu teoria Hammeta wiąże się z ogólnymi zagadnieniami „biosu“, „witamin“ i t. p. Bassalik i Neugebauer wykazali (1931), że czynnik, powodujący wzmożenie wiązania azotu w kulturach *Azotobacter chroococcum*, daje się właściwie sprowadzić do działania 2 lub 3 czynników. Pierwszy z nich, wrażliwy na temperaturę, należy do kategorii ciał, zwanych „biosem“ czy „witaminami“, drugi — to czynnik mineralny, prawdopodobnie molibden, i trzeci — czynnik lotny, o nieokreślonej naturze. Należy również pamiętać, że grupa —*SH* jest klasycznym katalizatorem utleniającym, stanowiąc w cysteinie i glutacjonie ważne systemy oksydo-redukcyjne (patrz Becker, 1932). Może więc tą właśnie drogą działa ona stymulująco na rozwój.

IV.

Na zakończenie wszystkich tych rozważań musimy powrócić do wstępu naszego przeglądu. Mówiliśmy tam, że w założeniach teoretycznych hodowli tkanki roślinnej in vitro leżała totipotencja komórki, względnie usiłowanie przeprowadzenia dowodu na tę totipotencję. Czy założenie to okazało się słusznem? Czy dowód taki udało się przeprowadzić?

*

Żadne właściwie z doświadczeń nad hodowlą *in vitro* tkanki roślinnej nie upoważnia nas do przyjęcia tych tez. Tem nie mniej sądzimy, że niepowodzenia nasze są spowodowane jedynie niedoskonałym stanem naszych metod oraz niezajomością warunków życiowych komórki. Takim jest pogląd większości badaczy, reprezentowanej przez Küstera, Scheitlerer, Ulehę, Webera czy Pfeifferra. Inaczej zapatrywał się na tę sprawę Miehe (1926—1928) oraz uczeń jego Börger (1926). Miehe stworzył spekulacyjną teorię archiplazmy. Przyjmuje on, że ciało wegetatywne rośliny wyższej składa się z komórek dwójakiego rodzaju: archontów, t. j. komórek zdolnych do embrjonalnego rozwoju, i ergoplastów, które zdolność tę całkowicie i nieodwracalnie utraciły. Ergoplastom brak jest plazmy pewnego rodzaju — archiplazmy, tej hipotetycznej formy protoplazmy, która posiada trwałe zdolności embrjonalne. Bezowocnemi są zdaniem Miehe'go wszystkie wysiłki, dążące do zmuszenia ergoplastów do rozwoju. Stanowisko to jest czysto deterministyczne i posiada wiele wspólnego z Weismanowską teorią plazmy zarodkowej. Różnica polega na tem, że termin archiplazma nie przesądza nic ani w sensie cytotopograficznym, ani pod względem dziedziczności. Według Miehe'go wszystkie znane wypadki regeneracji, nawet z komórek zdawałoby się całkiem wyrosniętych, sprowadzić należy na obecność w nich resztek przynajmniej archiplazmy. Teorię archiplazmy poddał krytyce Küster (1927, 1928). Zdaniem jego takie zjawiska, jak powstawanie nienormalnych merystem wtórnych, nowotworów i t. p., przemawiają raczej za totipotencją wszystkich komórek organizmu roślinnego. Dochodzą tu jedynie czynniki hamujące, będące wzajemnymi korelacjami pomiędzy komórkami. Dzięki „niejednakowym“ — jak się wyraża Küster — podziałom powstają komórki w zasadzie totipotencjalne, a tylko różniące się sposobem reagowania. Dalecy jeszcze jesteśmy od poznania, na czem owe czynniki hamujące polegają oraz czem powodowane są owe zmiany w zdolnościach reagowania żywej substancji. Chromozomowa teoria dziedziczności niewiele może nam, niestety, jeszcze powiedzieć o różnicowaniu się tkanek i organów. Dla badaczy jednak tego typu, co Küster, wciąż jeszcze istnieją możliwości badań i udoskonalania metod hodowli. Jest

to stanowisko twórcze, dające ciągły impuls do pracy i nowych poszukiwań. Jemu też pewno należy oddać pierwszeństwo.

Nie możemy w ramach tego artykułu rozważyć szczegółowo wszystkich tych fizyko-chemicznych stanów protoplazmy komórki, które być może warunkują jej stan „embrjonalny“ czy też „dojrzały“. W tej materji mamy obecnie dwa poglądy zasadniczo ze sobą sprzeczne.

Pierwszy z nich, sformułowany przez Pearsalla i Priestley'a (1923), znamy pod nazwą teorii fastigjalnej (termin Pfeiffera). Uczy on nas, że stan embrjonalny protoplazmy jest tym stanem, w którym koloidy plazmatyczne znajdują się w pobliżu swego punktu izoelektrycznego (IEP). Wszystkie czynniki, powodujące zbliżanie się do tego punktu, powodują jednocześnie merystematyzację protoplazmy. Według wspomnianych autorów plazma komórek tkanek twórczych jest gęsta, mało płynna, mało zwakuolizowana. Kondensacja plazmy i jej odwodnienie są pierwszym znakiem przejścia komórki w stan embrjonalny. Do poglądów tych zdaje się skłaniać i Weber (1924).

Całkiem odwrotnem jest stanowisko Mühlmanna (1910), Schade'go (1923), Rużički (1922—1926) i Pfeiffera (1929, 1930, 1931). Uważają oni, że właśnie uwodnienie koloidów plazmatycznych i oddalanie się ich od IEP stanowi proces merystematyzacji. Koloidy plazmatyczne byłyby w komórkach tkanek twórczych w stanie raczej uwodnionym, a zmniejszenie pęcznienia i stanu dyspersji powoduje zmniejszenie szybkości reakcji, zdolności adsorbcyjnej i t. p., prowadząc do starzenia się plazmy, jej — jak mówi Rużička — histerezy. Tam, gdzie Priestley i Pearsall, widząc w komórce dojrzałej duże wakuole, przyjmowali silne uwodnienie koloidów plazmatycznych, tam Pfeiffer wskazuje, że gromadzenie się płynu w obrębie wakuol komórki wcale jeszcze nie dowodzi zwiększenia upłynnienia samej protoplazmy. Przeciwnie nawet: gromadzenie się wody w wakuolach może być związane ze zmniejszeniem stanu dyspersji w protoplazmie.

W szeregu ciekawych prac nad odróżnicowaniem komórek tkanki wyrosniętej (1929, 1930) stara się Pfeiffer dowieść, iż rzeczywiście następuje tu oddalanie się od IEP. W komórkach listków moczarki, zmuszonych do podziału zapomocą

Haberlandtowskiej metody plazmolizy, stwierdził Pfeiffer zwiększenie przepuszczalności protoplazmy, co uważa za dowód jej pęcznienia i oddalania się od IEP. Istnieją bowiem dane, dowodzące, że w pobliżu IEP przepuszczalność plazmy wybitnie maleje (prace Pfeiffera). Pamiętajmy jednak, że podział komórki, o którym tu mowa, jest to znowu tylko tworzenie błony komórkowej bez żadnego podziału ze strony jądra.

Teorja, któraby nam chciała wytłumaczyć na podstawach fizyko-chemicznych zjawiska odróżnicowania tkanki, musi się liczyć z całym tym skomplikowanym mechanizmem, jakim jest mitoz, i musi dać wytłumaczenie nie tylko zjawisk podziału cytoplazmy, ale i jądra. Dokładna znajomość tych procesów w zwykłych embrjonalnych komórkach ułatwi nam napewno nie tylko rozstrzygnięcie pytania, czy odpowiednie zmiany w stanie koloidowym plazmy dadzą się wywołać eksperymentalnie, ale jednocześnie przyczyni się do zrozumienia, kiedy i w jakich warunkach procesy histerezy protoplazmy mogą być procesami odwracalnymi.

Ogólne wyniki badań, przedstawionych w tym artykule, można streścić w sposób następujący:

1. Dotychczasowe doświadczenia nad hodowlą *in vitro* wyrosniętej tkanki roślinnej, dążące do odmłodzenia jej komórek i zmuszenia ich do podziału, zawiodły całkowicie. Komórki takie dają się tylko utrzymać przy życiu przez czas dłuższy lub krótszy, wykazując nieraz znaczny wzrost i ulegając różnicowaniu.

2. Hodowle stożków wzrostu korzeni i i łodygi dają rezultaty pozytywne. Wszędzie jednak dostaje się tutaj jako produkt końcowy zróżnicowany stożek wzrostu lub rozgałęziony system korzeniowy. I tutaj różnicowanie się komórek stoi na pierwszym planie. Nie udało się dotychczas otrzymać hodowli nieograniczonej tego typu, co ze zwierzęcej tkanki nabłonkowej lub łącznej.

3. Współczesne badania nad hodowlą tkanki roślinnej *in vitro* idą w kierunku metodycznym albo też starają się określić fizyko-chemiczną konstytucję protoplastów dojrzałych i w stanie embrjonalnym.

Zakład Botaniki Ogólnej Uniwersytetu Warszawskiego.

LITERATURA.

1. Andronescu D. J. 1919. Germination and further development of the embryo of *Zea Mays* separated from the endosperm. *Am. Journ. of Bot.*, 6, p. 443.
2. Arnaudow N. 1925. Über Transplantieren von Moosembryonen. *Flora* 18/19 N. F. p. 17.
3. Bassalik K. i Neugebauer J. 1931. Bios, auksymony, witaminy i kolloidy w świetle badań nad wiązaniem azotu przez *Azotobacter chroococcum*. *Acta Sc. Bot. Poloniae*, 8, p. 213.
4. Becker W. A. 1932. Potencjał oksydo-redukcji i jego biologiczne znaczenie. *Czasopismo Przyrodn.*, rocznik 6, p. 6.
5. Bobilioff-Preisser W. 1917. Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen. *Beih. zum Bot. Centralbl.*, 33, I. Abt., p. 248.
6. Börger H. 1926. Über die Kultur von isolierten Zellen und Gewebsfragmenten. *Arch. f. exp. Zellf.* 2, p. 123.
7. Burks, 1924, patrz Küster. *Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle*, 1924.
8. Calabek J. 1927. The swelling of biocolloids. I. Ultraviolet rays and swelling of agar-agar. *Protoplasma* 3, p. 17.
9. Chambers W. H. 1923. Cultures of plant cells. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, 21, p. 71.
10. Chambers W. 1924. Tissue cultures of plants. *Journ. Missouri State Med. Assoc.*, 21, p. 55.
11. Correns C. 1899. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. *Jena, Fischer*, 472 p.
12. Czaja A. Th. 1930. Zellphysiologische Untersuchungen an *Cladophora glomerata*. Isolierung, Regeneration und Polarität. *Protoplasma*, 9. p. 601.
13. Czech H. 1926. Kultur von pflanzlichen Gewebszellen. *Arch. f. exp. Zellf.* 3, p. 176.
14. Dietrich K. 1924. Über die Kultur von Embryonen ausserhalb der Samen. *Flora*, 17 N. F., p. 379.
15. Essenbeck E. und Suessenguth K. 1925. Über die aseptische Kultur pflanzlicher Embryonen, zugleich ein Beitrag zum Nachweis der Enzymausscheidung. *Arch. exp. Zellf.* 1, p. 547.
16. Felber-Pisk I. 1931 a. Über das Wachstum isolierter Wurzeln. *Anz. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw. Kl.* 68, p. 32.
17. Felber-Pisk I. 1931 b. Über das Wachstum isolierter Wurzeln. *Sitzber-Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw. Kl. Abt. 1*, 140, p. 69.
18. Gautheret R. J. 1932. Sur la culture d'extrémités de racines. *C. Rend. Soc. Biol.* 109, p. 1236.
19. Gautheret R. J. 1933 a. Nouvelles recherches sur la culture des cellules de coiffe. *C. Rend. Soc. Biol.*, 112, p. 861.

20. Gautheret R. J. 1933 *b* Cultures de méristèmes de racines de *Zea Mays*. C. Rend. Acad. Sci., 197, p. 85.
21. Gautheret R. J. 1933 *c*. Nouvelles recherches sur la production de chlorophylle dans des racines exposées à la lumière. C. Rend. Soc. Biol., 112, p. 1321.
22. Haberlandt G. 1902. Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw. Kl. 111, p. 69.
23. Haberlandt G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 16, p. 318.
24. Haberlandt G. 1914. Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 16, p. 1095.
25. Haberlandt G. 1919 *a*. Zur Physiologie der Zellteilung. III. Mitt. Über Zellteilung nach Plasmolyse. *tamže*, 20, p. 322.
26. Haberlandt G. 1919 *b*. Zur Physiologie der Zellteilung. IV. Mitt., *tamže*, 39, p. 721.
27. Haberlandt G. 1920. Zur Physiologie der Zellteilung. V. Mitt. Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilung nach Plasmolyse. *tamže*, 11, p. 323.
28. Haberlandt G. 1921. Zur Physiologie der Zellteilung. VI. Mitt. Über Auslösung von Zellteilung durch Wundhormone. *tamže*, 8, p. 221.
29. Haberlandt G. 1922. Über Zellteilungshormone und ihre Beziehung zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Zentralbl., 42, p. 145.
30. Hannig E. 1904. Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen. 1. Über die Kultur von Cruciferenembryonen ausserhalb des Embryosackes. Bot. Ztg., 62, p. 45.
31. Hammet F. S. 1928. Studies in the biology of metals. I. The localization of lead by growing roots. Protoplasma, 4, p. 183.
32. Hammet F. S. 1929. The chemical stimulus essential for growth by increase in cell number. Protoplasma, 7, p. 297.
33. Hammet F. S. 1930. The natural chemical equilibrium regulative of growth by increase in cell number. Protoplasma, 11, p. 382.
34. Hammet F. S. and Justice E. 1928. Studies in the Biology of metals. V. The selective fixation of lead by root nuclei in mitosis. Protoplasma, 5, p. 543.
35. Heidt K. 1931. Über das Verhalten von Explantanten der Wurzelspitze in nährstofffreien Kulturen. Arch. f. exp. Zellf. 11, p. 693.
36. Isaburo-Nagai. 1914. Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora N. F. 6, p. 281.
37. Kemmer E. 1928. Beobachtungen über die Lebensdauer isolierter Epidermen. Arch. f. exp. Zellf., 7, p. 1.
38. Klebs G. 1888. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen, 2, p. 489.
39. Knudson L. 1919. Viability of detached root-cap cells. Am. Journ. of Bot. 6, p. 309.

40. Kotte W. 1922 *a*. Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen. Beitr. z. allg. Bot. 2, p. 413.
41. Kotte W. 1922 *b*. Wurzelmeristem in Gewebekultur. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 40, p. 269.
42. Kreh W. 1909. Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Leopold. Akad., 90, p. 218.
43. Kunkel W. 1927. Über die Kultur von Perianthgeweben. Arch. f. exp. Zellf. 3, p. 405.
44. Küster E. 1924. Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle. Abderhalden Handb. der biol. Arbeitsmeth. 11, Abt. 1.
45. Küster E. 1927. Bemerkungen zur Archiplasmatheorie. Ber. Oberhess. Ges. f. Natur- und Heilkunde, Giessen, N. F. Naturw. Abt. 11, p. 961.
46. Küster E. 1928 *a*. Das Verhalten pflanzlicher Zellen in vitro und in vivo. Arch. f. exp. Zellf., 6, p. 28.
47. Küster E. 1928 *b*. Über die Gewinnung nackter Protoplasten. Protoplasma 3, p. 223.
48. Küster E. 1929. Pathologie der Pflanzenzelle I. Pathologie des Protoplasmas. Berlin, Protoplasma-Monographien, 200 p.
49. Lamprecht W. 1918. Über die Kultur und Transplantation kleiner Blattstücken. Beitr. z. allg. Bot. 1, p. 353.
50. Lamprecht W. 1925. Über die Züchtung pflanzlicher Gewebe. Arch. f. exp. Zellf., 1, p. 412.
51. Leitgeb H. 1888. Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitt. aus dem bot. Inst. zu Graz. 24, p. 124.
52. Linsbauer K. 1916. Die physiologischen Arten der Meristeme. Biol. Zentralbl., 36.
53. Linsbauer K. 1926. Über Regeneration der Farnprothallen und die Frage der Teilungstoffe. Biol. Zentralbl., 46, p. 80.
54. Malyshev N. 1932. Das Wachstum des isolierten Wurzelmeristems auf sterilen Nährboden. Biol. Zentralbl., 52, p. 257.
55. Mer E. 1879. Des modifications de structures subies par une feuille de lierre. Bull. Soc. Bot. de France, 26, p. 18.
56. Miehle H. 1905. Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 23, p. 257.
57. Miehle H. 1926. Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers. Jena.
58. Miehle H. 1928. Die Archiplasmahypothese. Arch. f. exp. Zellf., 6, p. 366.
59. Molisch H. 1897. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena.
60. Mühlmann M. 1910. Das Altern und der physiologische Tod. Fischer Jena.
61. Němec B. 1928. Über Pflanzentumoren. Arch. f. exp. Zellf., 6, p. 172.
62. Pearsall W. H. and Priestley J. H. 1923. Meristematic tissues and protein isoelectric points. New Phytologist, 22, p. 185.

63. Pfeiffer H. 1929. Experimentelle und theoretische Untersuchungen über die Entdifferenzierung und Teilung pflanzlicher Dauerzellen. I. Der isoelektrische Punkt (IEP) und die aktuelle Azidität von meristematisierten Zellen. *Protoplasma*, 6, p. 377.
64. Pfeiffer H. 1930. Experimentelle und theoretische Untersuchungen über die Entdifferenzierung und Teilung pflanzlicher Dauerzellen. II, Verschieden gerichtete Permeabilitätsveränderungen während der Abgliederung kernloser Zellen aus Dauerelementen des Blattes von *Helodea densa* Casp. *Protoplasma*, 10, p. 253.
65. Pfeiffer H. 1931 a. Von den Eigenschaften meristematischer und differenzierten Pflanzenzellen. *Arch. f. exp. Zellf.* 11, p. 346.
66. Pfeiffer H. 1931 b. Beobachtungen an Kulturen nackter Zellen aus pflanzlichen Beerenperikarprien, *Arch. f. exp. Zellf.* 11, p. 424.
67. Pfeiffer H. 1933. Über das Migrationsvermögen pflanzlicher Zellen in situ und in vitro. *Arch. f. exp. Zellf.*, 14, p. 152.
68. Prát S. 1927. The toxicity of tissue juices for cells of the tissue. *Am. Journ. of. Bot.*, 14, p. 120.
69. Prát S. und Malkowský K. M. 1927. Ursachen des Wachstums und der Zellteilung. *Protoplasma*, 2, p. 312.
70. Reehinger C. 1893. Untersuchungen über die Grenzen der Teilbarkeit im Pflanzenreich. *Abh. der Zool.-Bot. Ges. Wien*, 43, p. 310.
71. Reiche H. 1924. Über Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. *Zeitschr. f. Bot.*, 16.
72. Robbins W. J. 1922 a. Cultivation of excised root tips and stem tips under sterile conditions. *Bot. Gazette*, 73, p. 376.
73. Robbins W. J. 1922 b. Effect of autolysed yeast and peptone on growth of excised corn root tips in the dark. *Bot. Gazette*, 74, p. 59.
74. Robbins W. J. 1923. An isoelectric point for plant tissue and its significance. *Amer. Journ. of Bot.*, 10, p. 412.
75. Robbins W. J. und Maneval W. E. 1923. Further experiments on growth of excised root tips under sterile conditions. *Bot. Gazette*, 76, p. 274.
76. Robbins W. J. und Maneval W. E. 1924. Effect of light on growth of excised root tips under sterile conditions. *Bot. Gazette*, 78, p. 424.
77. Ružička V. 1922. Über Protoplasmahysterese. *Pflügers Archiv*, 194, p. 135.
78. Ružička V. 1926. Altern und Verjüngung vom Standpunkt der allgemeinen Biologie, Praha.
79. Schade H. 1923. Die physikalische Chemie in der inneren Medizin. 3 Aufl. Dresden und Leipzig (Th. Steinkopff), 91 p.
80. Scheitterer H. 1931. Versuche zur Kultur von Pflanzengewebe. *Arch. f. exp. Zellf.*, 12, p. 141.
81. Schmucker Th. 1929. Isolierte Gewebe und Zellen von Blütenpflanzen. *Planta*, 9.

82. Stingl G. 1907. Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen. *Flora*, 97, p. 308.
83. Thielmann M. 1924. Über Kulturversuche mit Spaltöffnungszellen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 42, p. 429.
84. Thielmann M. 1925. Über Kulturversuche mit Spaltöffnungszellen. *Arch. f. exp. Zell* 1, p. 66.
85. Thielmann M. und Berziñ L, 1927. Über den osmotischen Wert kultivierter Pflanzanzellen. *Arch. f. exp. Zellf.*, 4, p. 273.
86. Timmel H. 1927. Über die anomale Bildung von Tracheiden im Phloem. *Flora* 122, p. 203.
87. Tobler F. 1901. Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 39, p. 256.
88. Tobler F. 1903. Über Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 21, p. 291.
89. Ülehla Vl. 1928. Vorversuche zur Kultur des Pflanzengewebes. I. Das Wasser als Faktor der Gewebekultur. Untersuchungen über die Konstitution des Wassers auf den freien Zelloberflächen und über den Einfluss des Eintauchens in wässrige Lösungen auf die Zellvitalität. *Arch. f. exp. Zellf.*, 6, p. 370.
90. Vöchting H. 1885. Über die Regeneration der Marchantien. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 10, p. 367.
91. Weber F. 1924. Theorie der Meristembildung. *Naturwissenschaften*, p. 8.
92. Weber F. 1925. Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle. *Arch. f. exp. Zellf.* 2, p. 67.
93. Weber F. 1926. Die Schliesszellen. *Arch. f. exp. Zellf.*, 3, p. 101.
94. Weiss P. 1928. Experimentelle Organisierung des Gewebewachstums in vitro. *Biol. Zentralbl.*, 48.
95. Wettstein F. von. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. *Zeitschr. f. idukt. Abst. und Vererbungslehre*, 38, p. 1.
96. White P. R. 1931. Plant Tissue Cultures. The history and present status of the problem. *Arch. f. exp. Zellf.* 10, p. 501.
97. White P. R. 1932 a. Plant tissue Cultures. A preliminary report of results obtained in the culturing of certain plant meristems. *Arch. f. exp. Zellf.*, 12, p. 602.
98. White P. R. 1932 b. Influence of some environmental conditions on the growth of excised root tips of wheat seedlings in liquid media. *Plant Physiol.*, 7, p. 613.
99. White P. R. 1933 a. Liquid media as substrata for the culturing of isolated root tips. *Biol. Zentralbl.*, 53, p. 359.
100. White P. R. 1933 b. Concentrations of inorganic ions as related to growth of excised root tips of wheat seedlings. *Plant Physiol.*, 8.

101. White P. R. 1933 c. Plant tissue cultures. Results of preliminary experiments on the culturing of isolated stem-tips of *Stellaria media*. Protoplasma, 19, p. 97.
102. White P. R. 1933 d. The —SH Radical and some other sources of sulfur as affecting growth of isolated root tips of wheat seedlings. Protoplasma 19, p. 132.
103. Wildier E. 1901. Nouvelles substances indispensables au développement de la levure. Cellule, 18, p. 311.
104. Winkler H. 1902. Besprechung der Arbeit von Haberlandt. Bot. Zeitung, 60, p. 262.
105. Yoshii J. 1925. Über die Reifungsvorgänge des Pharbitissamens mit besonderer Rücksicht auf die Keimfähigkeit des unreifen Samens. Journ. of the Fac. of. Sci. Imp. Univ. Tokyo. Sect. 3. Botany, 1, p. 1,

ROMAN KUNTZE

Problemy zoogeograficzne Pienin.

Fauna Pienin nie jest w takim stopniu poznana nawet pod względem samej inwentaryzacji gatunków, jak ich flora, — co zresztą jest wyrazem ogólnego stosunku badań faunistycznych do badań florystycznych na ziemiach polskich. Niemniej jednak znaleźć możemy sporo wiadomości o reprezentantach świata zwierzęcego Pienin z różnych grup systematycznych w najrozmaitszych przyczynkach i zestawieniach faunistycznych. Specjalnych regionalnych spisów faunistycznych dostarczyli: dla owadów bezskrzydłych J. Stach, dla ptaków i motyli Pienin L. Sito wski, a nadto drugi z wymienionych autorów dał próbę charakterystyki fauny tego obszaru dla uzasadnienia projektu utworzenia rezerwatu w Pieninach, który to projekt w ostatnich latach został zrealizowany. Ostatnio ogłosił ważne wiadomości o chrząszczach Pienin S. Tennenbaum.

Na podstawie tychże źródeł, jakoteż prac dotyczących terenów sąsiednich oraz własnych obserwacji, poczynionych w ciągu trzytygodniowego pobytu w Pieninach w lipcu 1934, podaję poniżej pewien pogląd na zoogeograficzny skład fauny pienińskiej i próbę wyjaśnienia go ze stanowiska ekologii i historii. Chociaż przebywałem w Pieninach tylko w ciągu jednego sezonu i w niedługim okresie czasu, nie waham się wypowiedzieć o ich faunie pewnych ogólniejszych koncepcyj ze względu na to, że moje spostrzeżenia terenowe jak i studjowanie odnośnej literatury prowadzone były w nawiązaniu do moich badań w południowo-wschodniej Polsce w ciągu ostatnich lat 14, opierają się więc na dostatecznym materiale faktów i na pewnym opanowaniu metod badań faunistycznych.

I. Skład fauny pienińskiej w stosunku do fauny południowej Polski.

Charakterystykę fauny Pienin przeprowadzam pod pewnym kątem widzenia. Ponieważ bowiem zrozumiałem jest, że wślad za swoją przynależnością do łuku Karpat muszą być Pieniny zamieszkane przez gatunki, charakteryzujące cały łuk karpacki lub pewne przynajmniej większe jego partje, nie uważam za specjalnie charakterystyczną cechę Pienin gatunków górskich w ściślejszem tego słowa znaczeniu i gatunków borealno-górskich, stwierdzonych w tem pasmie. Dopiero po odrzuceniu tego ogólno-karpackiego tła fauny pienińskiej, staje bowiem przed nami właściwy problem zoogeograficzny Pienin, polegający na różnicach między ich fauną, a fauną otaczających je łańcuchów górskich.

Aby objaśnić na przykładach zredagowanie problemu pienińskiego według takiego ujęcia, można wymienić szereg gatunków charakterystycznych dla łuku Karpat, występujących naturalnie i w omawianem pasmie. A więc z ptaków¹⁾: Drozd białobrzą (*Turdus torquatus* L.), Orzechówka (*Nucifraga caryocatactes* L.), Dzieciol trójpalczasty (*Picoides tridactylus* L.), Pliszka górską (*Motacilla boarula* Gm), — z płazów: Traszka alpejska (*Molge alpestris* Laur.), Traszka karpacka (*Molge Montandoni* Blgr.), Salamandra — z motyli: Niepylak Apollo (*Parnassius Apollo* L.), — z chrząszczy np. górskie gatunki rodzajów: Biegacz (*Carabus*), Szykoń (*Pterostichus*), Kluk (*Otiorrhynchus*), Podhalanka (*Chrysochloa*), Rozpucz *Liparus glabrirostris* Küst., — z szarańczaków: Bezskrzydlak (*Pezotettix pedestris* L.), w tem znaczeniu fauny Pienin nie charakteryzują. Wystarczy dalej wskazać, że z 5 gatunków motyli, wykrytych przez Sitowskiego w Pieninach jako nowych dla fauny Polski, 2 zostały stwierdzone w innych częściach łuku Karpat, dla jednego (*Agrotis decora* Hb.) uważam stwierdzenie w innych częściach Karpat za prawdopodobne, jako dla gatunku szeroko w górach europejskich rozsiedlonego, jeden z tych gatunków jako rzadki i lokalny (*Agrotis glareosa* Esp.),

¹⁾ Ponieważ w szkicu niniejszym nie wchodzi w rachubę kwestje systematyki podgatunkowej, nie podaję przy powyżej wymienionych ptakach nazw potrójnych.

nie nadaje się do charakterystyki zoogeograficznej. Nie bardzo również jaskrawo charakteryzują Pieniny gatunki, występujące w Tatrach i w nich wyłącznie (na ziemiach polskich), jak z ptaków Pomurnik (*Tichodromia muraria* Naum.).

Jeszcze mniej, niż gatunki górskie charakteryzować mogą faunę Pienin gatunki, wymierające pod wpływem człowieka, dla których Karpaty, stały się na ziemiach polskich pewną ostoją, jak Żbik (*Felis silvestris* L.), Ryś (*Lynx lynx* L.), Puhacz (*Bubo bubo* L.), a które to zwierzęta występują lub występowały do niedawna w tem pasmie.

Różnice zaś, nadające faunie pienińskiej charakterystyczne znamię w stosunku do fauny sąsiednich partyj Karpat, polegają jużto na występowaniu w nich pewnych gatunków, nie występujących poza Pieninami w łuku Karpat, jużto na braku pewnych gatunków mniej lub więcej w Karpatach rozpowszechnionych. Zrozumiałem jest jednak, że ze względu na sam charakter badań faunistycznych, a zwłaszcza wobec obecnego stanu tychże badań w Pieninach, cechy negatywne Pienin w stosunku do reszty Karpat nie mogą być jeszcze tak pewnie ustalone, jak cechy pozytywne. Zawsze bowiem niewystępowanie jakiegoś zwierzęcia na pewnym terytorjum, o ile nie wynika to z jego właściwości ekologicznych, jest o wiele trudniejsze do stwierdzenia, niż jego występowanie. Posługiwać się więc będziemy w naszej charakterystyce głównie cechami pozytywnymi fauny pienińskiej.

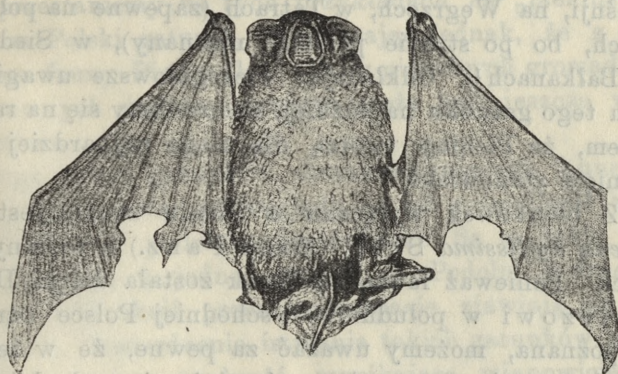
Najbardziej więc charakterystyczną cechą tej fauny byłby fakt istnienia endemitów pienińskich t. j. występowanie gatunków w swoim rozsiedleniu wogóle ograniczonych do Pienin. Otóż na podstawie obecnego stanu wiadomości możemy z daleko posuniętem prawdopodobieństwem stwierdzić, że endemity w faunie pienińskiej nie występują. Chociaż bowiem Stach opisał wśród owadów bezskrzydłych (*Apterygogenea*) Pienin 2 gatunki jako nowe, to jednak rozsiedlenie tej podgromady jest ciągle jeszcze za mało poznane, aby można było wysnuwać z niego jakieś wnioski zoogeograficzne. W grupach zaś, których rozsiedlenie jest lepiej poznane, gatunków endemicznych dla Pienin nie znamy i zjawisko to wobec istnienia aż 6 gatunków endemicznych wśród roślin kwiatowych Pienin jest wielce charakterystyczne.

Najbardziej natomiast dla fauny pienińskiej istotną cechą jest występowanie w niej takich gatunków, które w Polsce nigdzie poza Pieninami nie są znane. Naturalnie nad stwierdzeniem takichże faktów ciąży możliwość odkrycia ich z czasem w innych dzielnicach Rzeczypospolitej, jak to już przytoczyliśmy dla pewnych motyli. Wybrać więc musimy dla naszych rozważań gatunki z grup, których rozsiedlenie ogólne i rozsiedlenie w Polsce są już do pewnego stopnia poznane i dla których powyższe ograniczenie do Pienin posiada już za sobą cechę pewności lub przynajmniej dostatecznego prawdopodobieństwa. Do oświetlenia zaś charakteru tych gatunków pomóc nam może przegląd ich ogólnego rozsiedlenia.

Wśród ssaków posiadają Pieniny taką osobliwość w nietoperzu: Podkasańcu Schreibersa (*Miniopterus Schreibersi* Natt.). Jeżeli uwzględnimy jego całkowite rozsiedlenie według katalogu Trouessarta, to otrzymamy obraz tegoż o wiele obszerniejszy, niż to podają niektóre opracowania, omawiające występowanie tego gatunku w Pieninach. Trouessart bowiem podaje, że gatunek ten zamieszkuje południową Europę i Azję południową po Japonję, Afrykę z Madagaskarem, Archipelag Malajski i Australję. Północny jego kres w Europie według Schmiedeknechta i Millera biegnie przez południową Szwajcaryę i Węgry; Pieniny więc tworzą najbardziej na północ wysunięte stanowisko tego gatunku. Gdy jeszcze dodamy, że w strefie gorącej Starego Świata występują również inne gatunki tego rodzaju, to charakter tego gatunku jako wybitnie południowego elementu¹⁾ w naszej faunie będzie nader wyraźny. Najwymowniejszem zaś określeniem jego rozsiedlenia jest stwierdzenie, że jest to jedyne zwierzę ssące (naturalnie dzikie) wspólne faunie Polski i faunie Australji, gdyż jak wiadomo, fauna tego kontynentu jest od europejskiej zasadniczo różna, zwłaszcza w gromadzie ssaków.

¹⁾ Nazwa „elementy południowe“ stosowana jest w rozprawce niniejszej jedynie w znaczeniu ściśle regionalnem, t. j. dla gatunków, które na ziemiach polskich osiągnęły północny kres swego zasięgu. Ze stanowiska zoogeografji ogólnej mogą to być różne elementy zoogeograficzne fauny europejskiej, jak ponto-medytterrańskie, atlantycko-medytterrańskie, bałkańsko-karpackie, — *Miniopterus Schreibersi* Natt. zaliczyłbym do grupy tropikalno-medytterrańskiej.

Z ptaków¹⁾ tylko pewną analogią do „wyłącznie pienińskich“ na terytorjum Rzeczypospolitej gatunków mogłoby być podane przez Sito wskiego gniazdowanie w Pieninach Sępa płowego (*Gyps fulvus* L.). Dawniej bowiem był ten gatunek obserwowany także poza Pieninami, jako gniazdowy, tak że Pieniny chwilowo tylko tworzyły dla niego jedyną ostoję występowania na ziemiach polskich. Obecnie z wszelkiem prawdopodobieństwem zresztą ptak ten już na terenie Pienin nie gnieździ się.



Rys. 1.

Podkasaniec Schreibersa (*Miniopterus Schreibersi* Natt.). Na rysunku widoczne są cechy rodzaju *Miniopterus*: silne wydłużenie błon lotnych w następstwie bardzo długiego trzeciego członka palca dłoni, — trapezowaty kształt krótkiego i szerokiego ucha, szeroka, płaska czaszka. Według L. Sito wskiego. (Pyszczyk zwierzęcia otworzony, zapewne dla zbadania uzębienia, którem Podkasaniec różni się od innych nietoperzy gładkonosych: ilość zębów 36).

¹⁾ Na podstawie II. części pracy Sito wskiego o awifaunie Pienin, zwłaszcza jej niemieckiego streszczenia, mógłby czytelnik dojść do przekonania, że Pieniny są również jedynym miejscem występowania w Polsce Jaskółki skalnej (*Riparia rupestris* Scop.), gdyż autor w streszczeniu niemieckim podaje tylko łacińską nazwę tego gatunku, — w tekście zaś polskim obok nazwy polskiej Jaskółka brzegówka nazwę łacińską *Riparia rupestris* Scop., a nie *Riparia riparia* L. Zdaje się jednak nie ulegać wątpliwości, że autor ma na myśli Jaskółkę brzegówkę (= *Riparia riparia* L.), gdyż w razie odkrycia Jaskółki skalnej, jako nowej dla Polski, zapewne omówiłby ją obszerniej.

Z owadów możemy, jak już powyżej wyjaśniliśmy, podać przykłady na powyższe zjawisko tylko z rzędów i rodzin dobrze w Polsce poznanych. Z pośród szarańczaków mianowicie, błonkoskrzydłych i motyli znamy gatunki w Polsce ograniczone wyłącznie do Pienin.

Z szarańczaków takim gatunkiem jest *Pholidoptera aptera* F. Nie sądzę bowiem, aby tak łatwy do zauważenia i odróżnienia gatunek był gdzieś w południowej Polsce przeoczony. Według Zachera żyje on w południowej Francji, w Alpach szwajcarskich i austriackich, w Austrii Dolnej, w Bośni, na Węgrzech, w Tatrach (zapewne na południowych stokach, bo po stronie polskiej nieznanymi), w Siedmiogrodzie i na Bałkanach¹). Odkładając szczegółowsze uwagi o rozsieleniu tego gatunku na później, zadowolimy się na razie stwierdzeniem, że Pieniny tworzą dla niego najbardziej na północ wysunięte stanowisko.

Z błonkówek wyłącznie z Pienin znaną jest w Polsce *Andrena agilissima* Scop. (*flessae* Panz.) z rodziny Pszczołowatych. Ponieważ fauna żądłówek została dzięki Drowi Noskiewiczowi w południowo-wschodniej Polsce bardzo dokładnie poznana, możemy uważać za pewne, że w tej dzielnicy gatunek ten nie występuje, a również z innych dzielnic Polski posiadamy szereg prac w zakresie rodziny Pszczołowatych nigdzie go nie wykazujących. Pszczoła ta żyje w południowej Europie, z której dochodzi na północ po środkowe Niemcy, a również na niemiecką część Śląska, może więc jednak czasami znaleźć się i po naszej stronie granicy na Śląsku.

Z motyli zaś odkrytych przez Sitowskiego jedynie *Depressaria rotundella* Dgl. jest prawdopodobnie w Polsce wyłącznie ograniczona do Pienin. Spuler podaje, że gatunek ten występuje: w Anglii, w południowych Niemczech, w Austrii Dolnej, w Europie południowej i w Małej Azji.

Z pajaków wreszcie spotykamy w Pieninach łatwy do zauważenia i do odróżnienia w następstwie żywych barw

¹) L. Sitowski określa omawiany gatunek, jako „południowo-alpejską formę“. Na podstawie powyższych danych Zachera takie określenie nie daje jednak żadnego wyobrażenia o faktycznym rozsieleniu tego gatunku, jako za ciasne. Określenie Fruhstorffera „pontisch-alpin“ ma chyba to znaczenie, że poza Alpami zamieszkuje on część dorzecza Dunaju środkowego, więc i część zlewiska Morza Czarnego.

gatunek: *Philaeus chrysops* Poda¹⁾. Ponieważ Władysław Kulczyński zbadał pająki zachodniej Małopolski bardzo dokładnie, a nigdzie poza Pieninami tego gatunku nie znalazł, ponieważ dalej w Pieninach nietrudno na niego napotkać, sędzę, że pewnem jest, iż w zachodniej Małopolsce nigdzie nie żyje poza tem pasmem, a również za nieprawdopodobne uważam, aby jeszcze został gdzieś stwierdzony na ziemiach polskich. Poza Pieninami gatunek ten występuje w Europie południowej po środkowe Niemcy i Morze Kaspijskie, — poza Europą dochodzi do Algieru, Syrii i półwyspu Synajskiego.

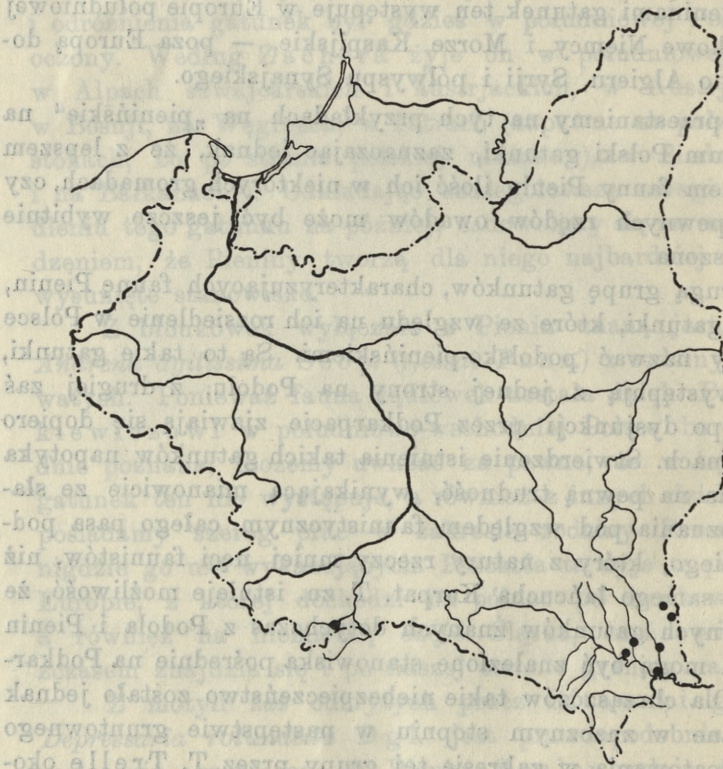
Poprzestaniemy na tych przykładach na „pienińskie“ na terytorjum Polski gatunki, zaznaczając jednak, że z lepszym poznaniem fauny Pienin ilość ich w niektórych gromadach, czy wśród pewnych rzędów owadów może być jeszcze wybitnie podwyższona.

Drugą grupę gatunków, charakteryzujących faunę Pienin, tworzą gatunki, które ze względu na ich rozsiadlenie w Polsce możnaby nazwać podolsko-pienińskimi. Są to takie gatunki, które występują z jednej strony na Podolu, z drugiej zaś strony po dysjunkcji przez Podkarpacie zjawiają się dopiero w Pieninach. Stwierdzenie istnienia takich gatunków napotyka coppersza na pewną trudność, wynikającą mianowicie ze słabego poznania pod względem faunistycznym całego pasa podkarpackiego, który z natury rzeczy mniej nęci faunistów, niż badanie samego łańcucha Karpat. T. zn. istnieje możliwość, że dla pewnych gatunków znanych dotychczas z Podola i Pienin czasami mogą być znalezione stanowiska pośrednie na Podkarpaciu. Dla chrząszczów takie niebezpieczeństwo zostało jednak zażegnane w znacznym stopniu w następstwie gruntownego wyeksploatowania w zakresie tej grupy przez T. Trelłę okolicy Przemyśla, co nam daje rękojmię dla kilku łatwych do zauważenia gatunków, że faktycznie stanowiska ich podolskie są dysjungowane od stanowisk pienińskich.

Za klasyczny przykład takiego gatunku uważam na podstawie własnych obserwacji mrówkę z rodzaju Hurtnica: *Lasius emarginatus* Latr. W literaturze coppersza poglądy na

¹⁾ Spotkałem go na skałach pomiędzy górami Flaki i Kąt. Oznaczenie zawdzięczam prof. drowi St. Kulczyńskiemu.

stanowisko taksonomiczne tej Hurtnicy ulegały znacznym wahanom, a nawet w następstwie tego należy oznaczenia pewnych Hurtnic jako *Lasius emarginatus* Latr. uważać za zasadniczo-błędne. Ja pojmuję ją — na podstawie interpretacji śp. prof. J. Łomnickiego — jako wybitny gatunek, różniący się od pokrewnego *Lasius niger* L. na pierwszy rzut oka nie-



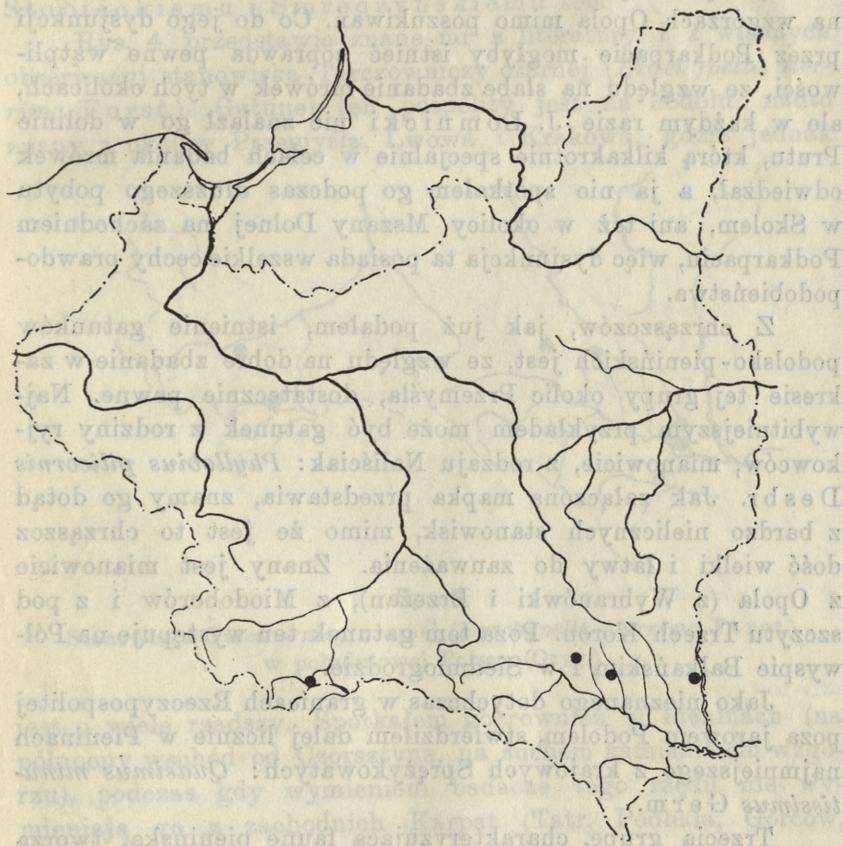
Rys. 2.

Stanowiska mrówki *Lasius emarginatus* Latr.
na ziemiach polskich. (Oryg.)

tylko barwą (wyraźnie czerwono-żółtym tułowiem), ale także odmienną ekologią. Jest to bowiem gatunek wybitnie naskalny, który od lat 12-tu obserwuję na Podolu, a miałem sposobność obserwować również w Austrii Dolnej i w południowej Szwajcarii. Otóż według poglądów śp. prof. J. Łomnickiego i moich obserwacji gatunek ten u nas znany był dotąd wy-

łącznie z jarowego Podola, a wszystkie inne dane z Polski zachodniej i północnej polegają na mylnem oznaczeniu nieco jaśniejszych na tułowiu okazów *Lasius niger* L.¹⁾

Otóż miałem sposobność stwierdzić omawiany gatunek na skałach pod zamkiem w Czorsztynie i między t. zw. Flakami a Kątem. O ogólnem rozszedleniu tej Hurtnicy na razie



Rys. 3.

Stanowiska Naliściaka *Phyllobius pilicornis* Desbr.
na ziemiach polskich. (Oryg.).

¹⁾ Wiem np. dzięki uprzejmości kol. St. jun. Smreczyńskiego, że przechowywane w Muzeum Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademji Umiejętności rzekome okazy *Lasius emarginatus* L. z okolic Krakowa i z Kieleckiego oznaczył J. Łomnicki jako *Lasius niger* L.

trudno coś pewnego podać ze względu na zaznaczone powyżej błędne dane starszej literatury, nie ulega jednak wątpliwości, że jest to gatunek pospolity w południowej Europie i że stanowiska w Polsce przedstawione na załączonej mapie należą do najbardziej na północ wysuniętych. Należy jeszcze dodać, że na Podolu ogranicza się *Lasius emarginatus* Latr. wyłącznie do części jarowej i Miodoborów, ale nie stwierdziłem go już na wzgórzach Opola mimo poszukiwań. Co do jego dysjunkcji przez Podkarpacie mogłyby istnieć co prawda pewne wątpliwości, ze względu na słabe zbadanie mrówek w tych okolicach, ale w każdym razie J. Łomnicki nie znalazł go w dolinie Prutu, którą kilkakrotnie specjalnie w celach badania mrówek odwiedzał, a ja nie spotkałem go podczas dłuższego pobytu w Skolem, ani też w okolicy Mszany Dolnej na zachodnim Podkarpaciu, więc dysjunkcja ta posiada wszelkie cechy prawdopodobieństwa.

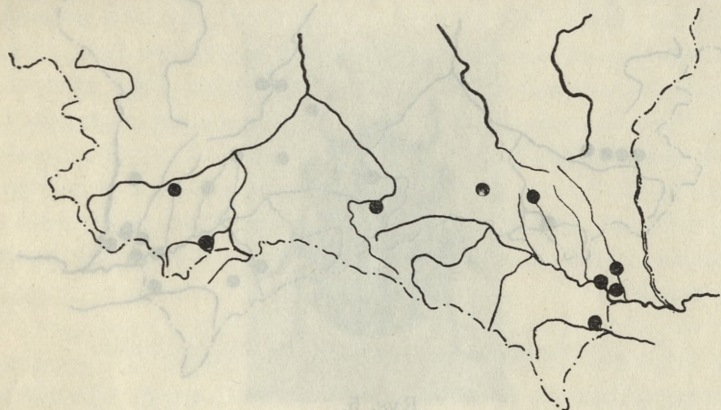
Z chrząszczów, jak już podałem, istnienie gatunków podolsko-pienińskich jest, ze względu na dobre zbadanie w zakresie tej grupy okolic Przemyśla, dostatecznie pewne. Najwybitniejszym przykładem może być gatunek z rodziny ryjkowców, mianowicie, z rodzaju Naliściak: *Phyllobius pilicornis* Desbr. Jak załączona mapka przedstawia, znamy go dotąd z bardzo nielicznych stanowisk, mimo że jest to chrząszcz dość wielki i łatwy do zauważenia. Znany jest mianowicie z Opola (z Wybranówki i Brzeżan), z Miodoborów i z podszczytu Trzech Koron. Poza tem gatunek ten występuje na Półwyspie Bałkańskim i w Siedmiogrodzie.

Jako nieznanego dotychczas w granicach Rzeczypospolitej poza jarowem Podolem, stwierdziłem dalej licznie w Pieninach najmniejszego z krajowych Sprężykowatych: *Quasimus minutissimus* Germ.

Trzecią grupę, charakteryzującą faunę pienińską, tworzą gatunki, które trudniej określić jednym wyrażeniem, jak poprzednie grupy: wyłącznie pienińską i pienińsko-podolską. Są to gatunki, które w Polsce południowej są szeroko rozsiedlone, jednak najpospoliciej występują na południowym wschodzie i na południowym zachodzie, poza tem zaś żyją w nielicznych izolowanych stanowiskach na niżu Polski środkowej i północnej. Znane również mogą być z niektórych okolic Podkarpacia,

zwłaszcza wschodniego i środkowego, nie wchodzi jednak głębiej w Karpaty. Moglibyśmy prowizorycznie nazwać je dla ułatwienia „południowo-polskimi niekarpackimi“. Za wybitnych reprezentantów tej grupy w Pieninach możemy uważać n. p. dwa pluskwiaki, a to nawet z bardzo daleko posuniętą pewnością ze względu na to, że pluskwiaki różnoskrzydłe w zachodniej Małopolsce zostały dokładnie poznane dzięki Stobieckiemu i Smreczyńskiemu sen.

Rys. 4 przedstawia znane mi z literatury i z własnych obserwacji stanowiska Tarczownicy czarnej (*Brachypelta aterrima* Forst.). Gatunek ten pospolity jest na Podolu, nadto znany z okolicy Przemyśla, Lwowa i Krakowa, gdzie jednak



Rys. 4.

Stanowiska Tarczownicy czarnej (*Brachypelta aterrima* Forst.)
w południowej Polsce. (Oryg.).

jest o wiele rzadszy. Spotkałem go również w Pieninach (na północny wschód od Czorsztyna, na suchym kamienistym wzgórzu), podczas gdy wymienieni badacze tego rzędu nie wymieniają go z zachodnich Karpat (Tatr, Podhala, Gorców, Babiej Góry).

Nieco odmienny, wskutek liczniejszych stanowisk posiada wygląd mapka pod l. 5, przedstawiająca rozsiadanie w południowej Polsce Strojnicy włoskiej (*Graphosoma italicum* Müll.). Gatunek ten wchodzi w Karpaty wschodnie nawet wzdłuż dolin rzecznych nieco w głąb gór według danych M. Łomnickiego, niemniej jednak charakterystycznym jest, że w za-

chodnich nigdzie nie był spostrzeżony z wyjątkiem Pienin, skąd podał go Stobiecki z Zamku św. Kingi, a ja znalazłem go na skałach na wschód od Czorsztyna. Nazwa *italicum* pochodzi stąd, że w Niemczech gatunek ten nie wchodzi dalej na północ i uważany jest za wybitny element południowy, np. w ostatniem opracowaniu fauny Badenji.

O rozszedzeniu obu omawianych gatunków pluskwiaków na niżu polskim trudniej podać dokładniejsze dane. Rozszedzenie ich na wschodnich kresach wyraźnie określił przed stu blisko laty Górski, pisząc o *Brachypelta aterrime* Forst.: habitat locis siccis sylvaticis ad terram, passim in Lithuania meridio-



Rys. 5.

Stanowiska Strojnicy włoskiej (*Graphosoma italicum* Müll.)
w południowej Polsce. (Oryg.).

nali, frequentior in Volhynia, — o *Graphosoma italicum* Müll. zaś: habitat rarius in Lithuania meridionali super plantas umbelliferas, — in Volhynia et Podolia frequens.

Z chrząszczów do tejże grupy zaliczam znalezione przeze mnie na nasłonecznionych skałach *Coptocephala rubicunda* Laich i *Licinus depressus* Payk.

Z mrówek do tej grupy geograficznej należy przedstawiciel rodzaju Koczowniczka: *Tapinoma erraticum* Latr. Występuje w Polsce południowej i dociera na północ do Warszawy i Kutna. Na Podolu jest bardzo pospolita, pod Lwowem już rzadka, — w Pieninach spotkałem ją na skałach między Flakami a Kątem.

Powyższe trzy grupy gatunków wyznaczają pozytywne różnice między fauną Pienin a fauną reszty łańcucha Karpackiego. Trudniejszą jest odpowiedź na pytanie, czy istnieją różnice negatywne, t. j. czy jakieś gatunki, charakteryzujące mniej lub więcej wyraźnie faunę większych odcinków Karpat, nie występują w Pieninach. Jak już powyżej wyjaśniliśmy bowiem, stwierdzenie, że jakiś gatunek zwierzęcy w danym terenie nie występuje, musi być oparte na bardzo dokładnych badaniach faunistycznych i na dokładnej znajomości jego ekologii. Zczasem bowiem mogą być odnalezione w Pieninach gatunki górskie, które dotychczas nie są znane z tego terytorjum, jak to np. miałem sposobność stwierdzić w okolicach



Rys. 6.

Strojnicza włoska (*Graphosoma italicum* Müll.).

Według fotogr. J. Strohma.

Czorsztyna względem chrząszcza z rodziny Stonkowatych, *Cryptocephalus carpathicus* Friv., gatunku endemicznego dla łuku Karpat, na naszym terytorjum znanego dotąd w trzech okazach: z Podhala (okolice Bukowiny), z Bieszczadów (Turze), z Gorganów (Mizuń Nowy). (Znalezienie tego gatunku w jakiejś okolicy karpackiej nie jest trudne, gdy wiemy, że łowi się go, strząsając z gałęzi świerka).

Naturalnie brak jest w Pieninach fauny wysokogórskiej, która w łuku Karpat może rozwinąć się głównie w Tatrach i na Czarnohorze, gdzie szczyty wykraczają poza górną granicę lasu, podczas gdy maksymalne wzniesienie w Pieninach

(Trzy Korony) wynosi tylko 982 m. Brak więc zespołów wysokogórskich w Pieninach nie stanowi jakiegos istotnego zagadnienia w zoogeografii tego pasma.

Że jednak takie różnice nawet w faunie niższych położen górskich między Pieninami a resztą łańcucha Karpat mogą istnieć, wskazuje mi na podstawie własnych obserwacji muchówka z rodziny *Syrphidae*: *Arctophila bombiformis* Fall.

Piękny ten borealno-górski gatunek znany jest z Tatr, a miałem również sposobność obserwować go w Karpatach wschodnich, jako nader charakterystyczny składnik fauny kwiecistych łąk, zarówno wyższych położen, jak i schodzący nieraz w doliny. Podczas trzytygodniowego pobytu w Pieninach nie mogłem mimo specjalnych poszukiwań nigdzie zauważyć tej muchówki, — bezpośrednio zaś potem spotkałem ją w okolicy Zakopanego, mając dowód, że nie była w roku 1934 specjalnie rzadką. Nie przesądzając więc kategoriycznie, czy z czasem ten gatunek nie zostanie gdzieś w Pieninach znaleziony, zadowolam się tym przykładem na to, że może da się w faunie Pienin stwierdzić brak pewnych gatunków pospolitych w innych odcinkach łąki Karpat lub może niektóre z nich są w tem pasmie bardzo rzadkie.

II. Rozważania i zagadnienia ekologiczne.

Stwierdziwszy w faunie Pienin jako cechę charakterystyczną występowanie trzech grup gatunków, które ze względu na ich rozsielenie w Polsce nazwaliśmy gatunkami: 1) wyłącznie pienińskimi, 2) podolsko-pienińskimi i 3) południowo-polskimi nie-karpackimi, możemy pokusić się o pewne naświetlenie ekologiczne w celu wyjaśnienia występowania ich właśnie w Pieninach, przy braku w pozostałych częściach łąki Karpat.

Te rozważania ekologiczne ułatwia nam wielce ogólne rozsielenie geograficzne podanych gatunków. Bez względu bowiem na to, do której z trzech powyżej wydzielonych grup należą i do jakich elementów geograficznych w faunie europejskiej wypadnie je zaliczyć, jest to ich ogólną cechą, że w południowej Polsce (często właśnie na odcinku Pienin) czy to osiagają kres swego rozsielenia geograficznego ku północy, czy też tylko w tej dzielnicy są liczniejsze, podczas gdy w Polsce

środkowej czy północnej występują już tylko na nielicznych izolowanych stanowiskach.

Daje to zasadniczą wskazówkę co do charakteru ekologicznego tych składników fauny pieninńskiej, jako gatunków ciepłolubnych, które osiągają w naszych warunkach klimatycznych naturalną granicę rozsiedlenia z powodu zbliżenia się do minimalnej temperatury życia gatunku.

Ten wniosek znajduje silne poparcie przede wszystkim w rozważeniu warunków siedliskowych życia powyższych gatunków. Na podstawie własnych obserwacji mogę przytoczyć fakty następujące:

Mrówka *Lasius emarginatus* Latr. występuje na Podolu na ściankach skalistych i na skałach miodoborskich, znanych ze swego silnego nasłonecznienia i z wysokich temperatur.

Tylko ze ścianek Podola znam chrząszcza z rodziny sprężkowatych (*Quasimus minutissimus* Germ), a w Pieninach podobnie, jak podaną powyżej Hurtnicę, spotkałem go tylko na skałkach pokrytych skąpą roślinnością.

O pająku *Philaeus chrysops* Poda pisze Wł. Kulczyński: „zbierany najczęściej na suchych kamienistych zboczach...“.

Pluskwiaka Strojnicę włoską (*Graphosoma italicum* Müll) spotyka się w Pieninach tylko na miejscach wybitnie wystawionych na nasłonecznienie: Stobiecki spotkał ją ze Zamku św. Kingi, ja złowiłem ją na pewnej skałce na wschód od Czorsztyna.

Również skąpo porośniętą roślinnością, silnie nagrzaną i suche miejsca zamieszkują nieco szerzej w Polsce rozsiedlone chrząszcze: *Licinus depressus* Payk., *Coptocephala rubicunda* Laich., mrówka *Tapinoma erraticum* Latr. i pluskwiak *Brachypelta aterrima* Forst., a na Podolu należą te owady do mieszkańców wybitnie gorących ścianek.

Wszystkie więc powyższe gatunki należą do t. zw. fauny kserotermicznej, gdyż siedliska przez nie zamieszkane są nie tylko wybitnie ciepłe, lecz równocześnie dzięki nachyleniu do poziomu i dzięki skalnemu podłożu wybitnie suche.

Odmienne nieco stanowisko zajmują chrząszcz z rodziny ryjkowców: *Phyllobius pilicornis* Desbr. i szarańczak: *Pholidoptera aptera* F.

Wymienionego ryjkowca znam naocznie z dwu stanowisk na Opolu: z Wybranówki pod Bóbrką i z Brzeżan. Zamieszkuje tam wzgórze porośnięte krzewami, żyjąc na leszczynie (*Corylus avellana* L.) i na grabie (*Carpinus betulus* L.), — w Pieninach został odkryty przez Tenenbauma pod Trzema Koronami. Sądzę, że żyje tam w warunkach bardzo podobnych, bo zapewne w licznych tam zaroślach leszczynowych. W każdym razie jednak osiągnięcie przez ten gatunek granicy północnej w Pieninach i na Opolu każe nam widzieć w nim element ciepłolubny, jakkolwiek mikroklimatycznie nie tak związany z suchem siedliskiem, jak inne powyżej omówione zwierzęta.

Pholidoptera aptera F. wchodzi zaś w Alpach co prawda dość wysoko w góry, najliczniej jednak występuje tylko poniżej 1400 m i zamieszkuje siedliska przeważnie suche, dobrze nasłonecznione, nie należy więc do gatunków górskich, lubiących cień i wilgoć. Więć brak tego szarańczaka w znacznych częściach łuku Karpat da się również wytłumaczyć jego bardziej ksero-termicznym charakterem.

Oprócz rzeźby terenu, t. j. stromych skalistych zboczy, ułatwiają gatunkom ksero-termicznym życie w Pieninach również warunki petrograficzne, t. j. skały wapienne, analogiczne do skał wapiennych kredy podolskiej, czy Jury w pasmie Krakowsko-Wieluńskim, stąd wspólność występowania pewnych gatunków określonych jako „południowo-polskie niekarpackie“ na Podolu, w Polsce południowo-zachodniej i w Pieninach, tak wyraźnie zaznaczona na mapkach l. 4 i 5.

Pragnę jednak zwrócić uwagę, że przynajmniej w dzisiejszym stanie ekologii zwierząt trudno nam stwierdzić wśród gatunków, określanych jako ksero-termiczne, gatunki przywiązane wyłącznie do podłoża wapiennego (poza niektórymi ślimakami). Wystarczy wspomnieć, że stanowiska omawianych powyżej gatunków znajdują się na Podolu również na całkiem odmiennym podłożu petrograficznym, bo na piaskowcach i łupkach paleozoicznych, że niektóre z nich żyją również na Niżu Polskim na piaszczyskach. Wyłącznie więc własności fizyczne tych różnych gatunków podłoża mineralnego skupiają na nich tę grupę zwierząt o charakterze ksero-termicznym. Zgodnie z powyższymi obserwacjami możemy np. przytoczyć pogląd Friederichsa na znaczenie wapienia w ekologii zwierząt: „Kalkboden wird

schon deswegen von einer besonderen Tiergemeinschaft bewohnt, weil er die Wärme speichert und so im Süden Deutschlands gewissermassen warme Inseln bildet, wo warmstenotherme südliche Arten ihre bei uns sonst nicht mögliche Existenz finden...“ Sądzę, że powyższe określenie w zupełności da się zastosować zarówno do siedlisk fauny pienińskiej, jak do pewnych stanowisk w Miodoborach, na Opolu i w południowo-zachodniej Polsce.

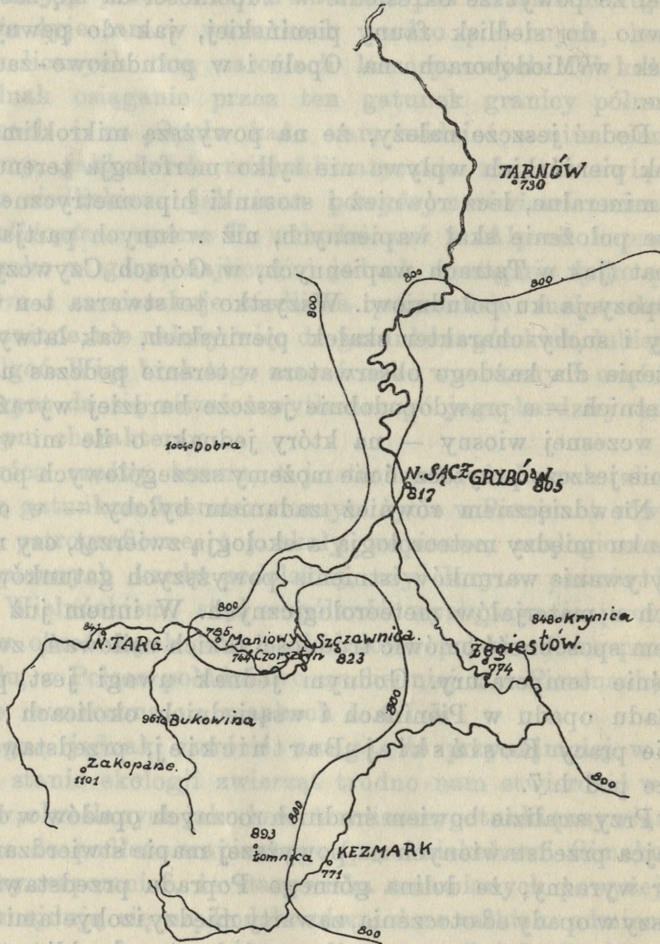
Dodać jeszcze należy, że na powyższą mikroklimatologję skałek pienińskich wpływa nie tylko morfologja terenu i podłoże mineralne, lecz również i stosunki hipsometryczne, a więc niższe położenie skał wapiennych, niż w innych partjach łuku Karpat (jak w Tatrach wapiennych, w Górach Czywczyńskich) i ekspozycja ku południowi. Wszystko to stwarza ten wybitny ciepły i suchy charakter skałek pienińskich, tak łatwy do zauważenia dla każdego obserwatora w terenie podczas upalnych dni letnich — a prawdopodobnie jeszcze bardziej wyraźny podczas wczesnej wiosny — na który jednak, o ile mi wiadomo, obecnie jeszcze przytoczyć nie możemy szczegółowych pomiarów.

Niewdzięcznem również zadaniem byłoby — w obecnym stosunku między meteorologją a ekologją zwierząt, czy roślin — odczytywanie warunków istnienia powyższych gatunków w Pieninach z materiałów meteorologicznych. W innym już miejscu miałem sposobność omówić trudności takich usiłowań, zwłaszcza odnośnie temperatury. Godnym jednak uwagi jest przegląd rozkładu opadu w Pieninach i sąsiednich okolicach na podstawie pracy Kosińskiej-Bartnickiej, przedstawiony na mapce pod l. 7.

Przy analizie bowiem średnich rocznych opadów w dorzeczu Dunajca przedstawionych na powyższej mapie stwierdzamy fakt nader wyraźny, że dolina górnego Popradu przedstawia teren uboższy w opady od otoczenia, zawarty między izohyetami 800 *mm*, i że od tego suchszego pod względem makroklimatycznym obszaru rozciąga się od ujścia Popradu w górę doliny Dunajca półwysep, obejmując znaczną część Pienin. Wystarczy więc wskazać na wartość rocznego opadu w Czorsztyńcu (744 *mm*), Maniowach (785 *mm*), podczas gdy w Nowym Targu wynosi on 841 *mm*, w Krynicy 848 *mm*, w Bukowinie 961 *mm*, w Zakopanem 1101 *mm*. Opady zatem na obszarze Pienin nie są

o wiele wyższe od opadów wielu miejscowości poza łukiem Karpat, jak Tarnów (730 mm) czy Lwów (około 700 mm).

Zasługuje na uwagę również fakt, że nawet w lipcu 1934, a więc w miesiącu fenomenalnych opadów, Pieniny i dolina



Rys. 7.

Rozkład opadów rocznych w dorzeczu Dunajca.
Według Kosińskiej-Bartnickiej.

Popradu okazały wybitnie małą ich sumę w stosunku do otoczenia: Maniowy (na zachód od Czorsztyna) podały wtedy za ten miesiąc 270 mm, Czerwony Klasztor 284 mm, Żegiestów

181 mm — podczas gdy Zakopane 422 mm, Limanowa 482 mm, Tarnów 373 mm. Mimo więc wielkiej rezerwy, z jaką należy odnosić się do wyzyskania dat meteorologicznych do celów zoogeografii, sędzę, że z dużym prawdopodobieństwem możemy w niskim stanie opadów w Pieninach widzieć jeden z czynników, pozwalających na istnienie w nich fauny kserotermicznej, złożonej z licznych gatunków obcych dla reszty Karpat, obfitującej w bogate opady. Naturalnie czynnik ten działa w połączeniu z omówionymi już powyżej szczegółami mikro-klimatu, wzniesienia nad poziom morza, rzeźby terenu, podłoża mineralnego i temperatury.

Stwierdziwszy jednak w ten sposób warunki ekologiczne występowania w Pieninach pewnych gatunków kserotermicznych, musimy zaznaczyć, że ilościowo w stosunku do innych terenów, zamieszkałych przez analogiczne zespoły, fauna ta jest uboga. Chociaż bowiem istnieje grupa powyżej określona, jako „wyłącznie pienińska“ (w obszarze Rzeczypospolitej), to życie na skałkach pienińskich nie da się porównać z bogactwem ścianek jarowego Podola, wzgórz Opola, czy też Jury Krakowsko-Wieluńskiej. Jakkolwiek w razie dokładniejszej eksploatacji, zwłaszcza w okresie wiosny i wczesnego lata, liczba mieszkańców skałek pienińskich może być bardzo znacznie podwyższona, to nawet aspekt lipcowy, jaki miałem sposobność obserwować, przedstawia się ilościowo ubogo. Wystarczy wskazać, że z mrówek Podola tylko jeden jarowy gatunek, *Lasius emarginatus* Latr. i jeden szerzej rozsiadły kserotermiczny, *Tapinoma erraticum* Latr. mogłem stwierdzić w Pieninach, podczas gdy ścianki Podola charakteryzują reprezentanci południowych rodzajów *Plagiolepis*, *Messor*, *Bothriomyrmex* — że wśród szarańczaków nie mogłem spotkać *Oedipoda coerulea* L. ani *Caloptenus italicus* L. — wśród ślimaków zwraca uwagę brak rodzaju *Helicella (xerophila)*, którego gatunki występują tak obficie na suchych i ciepłych wzgórzach południowej Polski. Te braki gatunków, kserotermicznych w zakresie mrówek, szarańczaków i ślimaków jako łatwe do skonstatowania w okresie, w którym zwiedzałem Pieniny, uważam za rzeczywiście stwierdzone i nader charakterystyczne.

W tem ilościowym ubóstwie kserotermicznej fauny Pienin w stosunku do Podola czy wzgórz Polski południowo-zachodniej

musimy więc widzieć jednak gorsze warunki dla niektórych przynajmniej zwierząt, jak np. gatunków rodzaju *Helicella*. W stosunku do Podola wystarczy wskazać, że jednak opady w Pieninach są wyższe od podolskich (744 mm w Czorsztynie, 565 mm w Zaleszczykach). Na nader jednak skomplikowany splot stosunków ekologicznych i historycznych fauny kserotermicznej wskazuje to, że nie można uszeregować równolegle jakościowo i ilościowo fauny tego charakteru z Podola, Pienin i Polski południowo-zachodniej. T. zn. mimo tego, że Podole jest ilościowo w te gatunki najbogatsze, posiadają jednak Pieniny takie, których niema na Podolu (gatunki „wyłącznie pienińskie“), podczas gdy z gatunków kserotermicznych Podola niektóre są wspólne zarówno Pieninom, jak Polsce południowo-zachodniej (jak *Graphosoma italicum* Müll. *Brachypelta aterrima* Forst.), niektóre jednak jako grupa „pienińsko-podolska“ nie żyją na Jurze Krakowsko-wieluńskiej, wreszcie niektóre, jak *Helicella obvia* Hartm., rozsiedlone w południowej Polsce od zachodu po zachodnie kresy Podola, nie występują w Pieninach.

Podobnie jak warunki makroklimatyczne i mikroklimatyczne Pienin pozwalają nam rozumieć do pewnego stopnia ich różnice pozytywne w stosunku do reszty Karpat, tak i różnice negatywne, jak np. brak w Pieninach muchówki *Arctophila bombiformis* Fall., mogą być tłumaczone wyższymi temperaturami tego obszaru i małymi opadami, więc stosunkami niepomysłnymi dla gatunków górskich i borealno-górskich.

III. Rozważania i zagadnienia historyczne.

Zapatrywania na wiek fauny pienińskiej muszą być odzwierciedleniem tych poglądów, które walczą o siebie w historii fauny kserotermicznej Europy. Można je ująć jako trzy różne poglądy: teoria reliktywów trzeciorzędowych, teoria reliktywów polodowcowych i teoria migracji nowoczesnych.

Do niedawna skłonni byli biogeografowie, zwłaszcza fitogeografowie, przyjmować dość prymitywnie trzeciorzędowy wiek pewnych zespołów na wszystkich terytorjach, leżących w niewielkich nawet odległościach od czoła lądolodu północnego, czy lokalnych zlodowaceń górskich. Pieniny, zarówno jak Podole, odgrywały w tejże literaturze rolę klasycznych

przykładów na tereny ostojowe, które zachowały w niezmiennym składzie swoją florę od czasów plioceńskich aż po dni dzisiejsze. Jeżeli chodzi o Pieniny specjalnie, to istnienie w tem pasmie wśród roślin gatunków endemicznych silnie popierało pogląd o trzeciorzędowym wieku ich flory ze względu na to, że jesteśmy skłonni do przyjmowania niezmienności gatunków od trzeciorzędu.

Jak jednak przy analizie fauny zaznaczyłem, wśród zwierząt nie mamy przykładu na endemity pienieńskie. Wszystkie gatunki w tem pasmie występujące należą do mniej lub więcej szeroko rozsielonych, więc ten argument za trzeciorzędowym wiekiem tej fauny nie może posiadać silniejszej podstawy.

Nie wydaje się więc koniecznem dla nas przyjmowanie aż trzeciorzędowego wieku stanowisk gatunków kserotermicznych w Pieninach. Owszem, o wiele prostszą jest w tym wypadku teoria o ich polodowcowem pochodzeniu. Za pewnik już bowiem, zbudowany na podstawie paleontologii, geologii i olbrzymiej ilości prac z analizy pyłkowej torfowisk, można przyjąć, że w okresie polodowcowym nastąpił w klimatycznych stosunkach Europy nader urozmaicony szereg zmian, wśród których dla fauny kserotermicznej istniały w pewnych okresach warunki bardzo pomyślne. W okresie nazywanym przez analizę pyłkową, jako subborealny, który jest w pewnej mierze równoznaczny z okresem litorynowym geologii bałtyckiej i epoką hallstadzką prehistorji, więc odpowiada mniej więcej latom 2000—1000 przed erą chrześcijańską, istniał w Europie klimat cieplejszy i suchszy od współczesnego. Wiele gatunków dzisiaj ograniczonych do Europy południowej lub południowo-wschodniej sięgało wtedy daleko na północ, czy północny zachód od dzisiejszej granicy swoich zasięgów. Po zmianie warunków klimatycznych w kierunku klimatu chłodniejszego i wilgotniejszego gatunki te cofnęły się ku południowi i południowemu-wschodowi, przyczem niektóre przetrwały do dzisiaj w izolowanych kolonjach reliktowych na Nizinie Polskiej i Niemieckiej i w głębi Alp. Wiele z nich w południowo-wschodniej Polsce zajmuje obecnie pewne granice swego rozsiedlenia, które w myśl powyższego poglądu można porównać z linjami, na których zatrzymują się wojska w czasie ogólnego odwrotu.

Sądzę, że tak należy pojmować również dzieje fauny pienińskiej. Równocześnie jednak z powyższego przedstawienia wynika alternatywa, wymagająca określenia jej stanowiska w obecnych warunkach życia gatunków kserotermicznych. Można się bowiem zapytać, czy bytowanie fauny kserotermicznej w Pieninach jest analogją kolonij izolowanych na Niżu północnym lub w głębi Alp, czy też analogją granicznego odcinka dzisiejszego rozsiadlenia, jaki widzimy na Podolu lub w Austrii Dolnej?

Odpowiedź na tę alternatywę może być dana tylko na podstawie badań poza granicami Pienin i wiąże się z drugą kwestją historyczną, dotyczącą ich fauny, ze sprawą drogi którą fauna ta przybyła na dzisiejsze stanowiska pienińskie.

Jeżeli rzucimy okiem na mapy, ilustrujące rozsiadlenie w Polsce gatunków pienińsko-podolskich i południowo-polskich niekarpackich, to moglibyśmy przypuszczać, że Pieniny są kolonją, która niegdyś była w łączności ze stanowiskami tychże gatunków na Podolu czy w południowo-zachodniej Polsce, i że charakter wyspowy tychże stanowisk pienińskich nie ulega wątpliwości.

Inaczej natomiast przedstawia się sprawa, gdy przyjrzymy się mapie hipsometrycznej Karpat i gdy uwzględnimy stosunki zoogeograficzne południowych ich stoków, położonych bezpośrednio na południe od Pienin i Tatr.

Mapa hipsometryczna wykazuje bowiem obniżenie się grzbietu karpackiego i zwężenie jego szerokości na przestrzeni od Pienin po źródła Osławy, a część doliny Popradu, zbliżająca się do górnego biegu Topli, a więc zatoki niziny Węgierskiej tworzy jakby doskonałą bramę dla gatunków południowych, mogących tedy przekroczyć grzbiet Karpat i znaleźć się na ich północnych zboczach.

Stosunki zaś zoogeograficzne południowych zboczy Karpat charakteryzują się nader bogatym występowaniem licznych gatunków, ze względów geograficznych podpadających pod pojęcie południowych, ze względów ekologicznych pod pojęcie kserotermicznych. Dzieło J. Roubala o chrząszczach Słowaczyny i Rusi podkarpackiej podaje niektóre nader charakterystyczne dla fauny Podola gatunki, osiagające na Słowaczczyźnie odcinek swej północnej granicy (jak *Agriotes litigiosus* Rossi,

Aphthona semicyanea All.). Ze zwierząt kręgowych dociera tam od południa Jaszczurka murowa (*Lacerta muralis* Laur.).

Sądzę więc, że mamy dane do przypuszczenia, że gatunki przynależne do trzech grup specjalnie charakteryzujących Pieniny i osiagające w nich częściowo swoją północną granicę, występują również na południowych stokach Karpat. Dokładniejsze badania mogą dopiero wykazać, czy ich stanowiska pienińskie są odległe od najbliższych na Słowaczczyźnie, czy też łączą się z takimiż mniej więcej bezpośrednio. Wtedy dopiero będzie można ustalić pogląd, czy w dzisiejszych warunkach „pienińskich“ są one wyspą reliktową, czy też odcinkiem granicy zasięgu zwartego. Wtedy też możnaby dla niektórych przewidzieć możliwość zagłady w razie lokalnych wahań meteorologicznych w kierunku zimniejszym i wilgotniejszym, dla innych łatwość regeneracji zasięgu przez nowe immigracje z południa. Wielce jest wreszcie prawdopodobnem, że wśród fauny kserotermicznej Pienin dałyby się wydzielić według powyższej alternatywy dwie grupy: izolowana relikтова i grupa o zasięgu granicznym. Takie zaś odróżnienie miałyoby nader doniosłe znaczenie dla sprecyzowania naszych poglądów na ekologję fauny kserotermicznej wogóle.

Przedstawiony powyżej pogląd przesądza więc kwestję drogi migracji z południa fauny pienińskiej, za którą wypadnie nam uznać najprościej obniżenie wzdłuż dolin Ondawy, Topli i Popradu na wschód od Pienin. Poprzeć tę hipotezę możemy — wobec braku dokładnych danych o faunie tych obszarów po czesko-słowackiej stronie Karpat — bardzo wymownymi faktami, dotyczącymi fauny doliny Popradu na wschód od Pienin. Znane tam są bowiem gatunki charakteru wybitnie południowego, których na razie nie znamy w Pieninach. Są to z kręgowców Wąż Eskulapa (*Coluber longissimus* L.), z szarańczaków *Caloptenus italicus* L. i *Celes variabilis* Pall., odnalezione przez Schillego, motyl *Hesperia sao* Hb. znaleziony przez Grolle'go w Muszynie, ważka *Agrion scitulum* Ramb. znaleziona przez Zaćwilichowskiego w okolicy Piwnicznej. Sądzę, że wraz z przedstawionym powyżej poglądem na zoogeografję Pienin, gatunki te potwierdzają hipotezę o migracji elementów południowych przez doliny przełomowe Karpat, że być może występowały niegdyś w Pieninach, lecz tamże wymarły, zatrzy-

*

mując się w okolicach położonych bardziej na wschodzie. Nie-wykluczonym również jest, że nawet po okresie cofnięcia się z dzisiejszych stanowisk w dolinie Popradu mogły dzięki łatwemu dostępowi z południa łatwiej zregenerować swój zasięg w tym odcinku, niż w Pieninach.

To ostatnie przypuszczenie kryje już w sobie nawiązanie do trzeciego poglądu o faunie kserotermicznej, nazywanego teorią wędrówek nowoczesnych. W innym już miejscu wykazałem, że teoria ta w odniesieniu do stanowisk niektórych gatunków południowych na północy nie może mieć uzasadnienia i sądzę, że wobec analizy pyłkowej wzmacniającej fundamenty teorii reliktywów polodowcowych może pozostać tylko jako możliwość pewnych niewielkich ruchów na granicy zwartego zasięgu gatunków kserotermicznych, jak np. w powyższym przykładzie występowania takichże gatunków w dolinie Popradu. Stwierdzenie jednak takiegoż przypuszczenia wymaga bardzo dokładnych badań prowadzonych przez dłuższy okres, aby uchwycić te drobne wahania, którym ulegają zapewne stale zasięgi poszczególnych gatunków.

Urywając nasze rozważania na nawiązaniu do sprawy stałości, czy wahania rozsiedlenia gatunków w czasach współczesnych, jeszcze uważamy za stosowne wskazać, do jakich zagadnień prowadzą powyższe poglądy na skład fauny pienin-skiej, jej ekologię i historję.

Pod względem faunistycznym wiadomości o faunie Pienin jako dalekie od wykończenia wymagają uzupełnienia początkowych prac, dotyczących z inventaryzowania gatunków zwierzęcych, występujących w tem pasmie, ze szczególnem uwzględnieniem zespołów kserotermicznych, bez zaniedbania jednak również gatunków górskich.

Dla zdania zaś sobie sprawy ze stanowiska fauny Pienin w stosunku do fauny reszty Karpat koniecznem jest rozszerzenie badań na Podkarpacie przy specjalnem zwracaniu uwagi na występowanie gatunków ciepłolubnych wzdłuż niższych położeń Karpat. Nadto dopiero dokładne zbadanie fauny doliny Popradu i fauny południowych stoków Karpat pozwolić nam może, z większą, niż to dotychczas jest możliwem pewnością, wyrobić sobie sąd o historycznem znaczeniu występowania szeregu gatunków w Pieninach i o ich rozklasyfikowaniu ekologicznem.

LITERATURA.

1. Friederichs K. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der forst- und landwirtschaftlichen Zoologie, Berlin 1930.
2. Fruhstorfer H. Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer. Archiv für Naturgeschichte, Bd. 87, 1921.
3. Górski S. B. Analecta ad entomographiam provinciarum occidentali-meridionalium Imperii Rossici. Fasciculus I., Berolini 1852.
4. Kotula B. Spis pluskiew z okolic Przemysła i po części Lwowa. Sprawozd. Kom. Fizjograf. T. XXV. 1886.
5. Kulczyński St. Rezerwat w Czorsztynie. Ochrona Przyrody. Roczn. 2. 1922.
6. Kulczyński St. Die Pflanzenassotiationen der Pieninen. Bulletin de l'Acad. Polon. d. Sc. et d. Letr. Cl. d. sc. mathem. et natur. Serie B. 1927.
7. Kulczyński Wł. Przegląd krytyczny pajaków z rodziny *Attoideae* żyjących w Galicji. Rozprawy i sprawozdania Wydz. matem.-przyrodn. Akad. Umiej. T. XII. 1884.
8. Kuntze R. Studja porównawcze nad fauną kserotermiczną na Podolu, w Brandenburgji, Austrii i Szwajcarji. Archiwum Tow. Nauk. we Lwowie, Wydział III., T. V., 1931. — Uw. Praca ta, jak i cytowane poniżej jej streszczenie niemieckie zawierają obszerny spis literatury odnoszącej się do fauny kserotermicznej.
9. Kuntze R. Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die xerotherme Fauna in Podolien, Brandenburg, Österreich und der Schweiz. Zeitschr. f. Morphologie und Ökologie d. Tiere, Bd. 21, 1931.
10. Łomnicki J. Spis mrówek Lwowa i okolicy. Księga pamiątkowa 50-lecia Gimnazjum IV. im. J. Długosza we Lwowie, Lwów 1928.
11. Łomnicki M. Pluskwy różnoskrzydłe znane dotychczas z Galicji. Sprawozd. Kom. Fizjograf. T. XVI. 1882.
12. Matakiewicz M. Ochrona przed powodzią na tle ostatnich katastrof powodziowych w świecie i tegorocznej w dorzeczu Wisły. Czasopismo Techniczne 1934.
13. Miller G. Catalogne of the Mammals of western Europe. London 1912.
14. Romaniszyn J. i Schille F. Fauna motyli Polski, Prace monograficzne Komisji Fizjograficznej Pol. Akad. Umiej. T. VI.—VII. 1929—31.
15. Roubal J. Katalog Coleopter (Broúku) Sloveńska a Podkarpatska na zaklade bionomičkem a zoogeografičkem. Dil I. Praha 1930. Nakladem Učene Společnoste Safarikovy v Bratislave.
16. Schille F. Materjały do fauny owadów siatkoskrzydłych i szarańczaków doliny Popradu. Sprawozd. Kom. Fizjograf. T. XXXVI., 1902.
17. Schmiedeknecht O. Die Wirbeltiere Europas, Jena 1906.

18. Sitowski L. Motyle Pienin, Sprawozd. Kom. Fizjograf. T. XXXIX., 1906. Cz. II., Tamże, XLIV., 1910.
19. Sitowski L. Ptaki Pienin. Tamże, T. L. 1916 Cz. II., T. LXV., 1931.
20. Sitowski L. i Kulczyński St. Charakter i osobliwości przyrody pienińskiej. Ochrona Przyrody, Roczn. 3, 1923.
21. Smreczyński St. sen. Zbiór pluskwiaków prof. dra St. Zaręcznego. Sprawozd. Kom. Fizjograf. T. XL., 1907.
22. Smreczyński St. sen. Dodatek do spisu pluskiew śp. prof. B. Kotuli. Tamże, T. XLIII., 1909.
23. Smreczyński St. sen. Spis pluskwiaków zebranych w Górcach w r. 1909. Tamże, T. XLIV., 1910.
24. Stach J. Vorarbeiten zur Apterygotenfauna Polens II. Apterygoten aus den Pieniny. Bull. Internat. d. Acad. Pol. d. sc. Class. d. sc. mathem.-natur. Serie B., 1919.
25. Stobiecki St. Do fauny Babiej Góry. Sprawozd. Kom. Fizjograf. T. XVII., 1883.
26. Stobiecki St. Pluskwiaki (*Rhynchota*) Podola galicyjskiego i północnej Bukowiny. Tamże, T. XLIX., 1915.
27. Stobiecki St. Wykaz pluskwiaków (*Rhynchota*) zebranych w Galicji zachodniej i środkowej. Tamże.
28. Stöckhert S. Die Bienen Frankens. Deutsche Ent. Zeitschr. 1932, Beiheft.
29. Stroh K. Die Tierwelt des Kaiserstuhls. — w dziele „Der Kaiserstuhl“ Freiburg im Br. 1933. — Nakładem: Badischer Landesverein für Naturkunde.
30. Tenenbaum Sz. Nowe dla Polski gatunki i odmiany chrząszczy. Pol. Pismo Entom. III. 1924.
31. Tenenbaum Sz. Kilkadziesiąt nowych dla Polski chrząszczy. Tamże, IV., 1925.
32. Tenenbaum Sz. Nowe dla Polski gatunki i odmiany chrząszczy, Tamże, V., 1926.
33. Trouessart E. L. Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquennale supplementum. Berolini, 1904.
34. Zacher F. Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung, Jena 1917.
35. Zaćwilichowski J. Nowy dla Polski gatunek ważki *Agrion scitulum* Ramb. i nowe w Polsce stanowiska kilku innych rzadszych gatunków, Pol. Pismo Ent. VI., 1927.

