

ST. GRZESIUK

O FIZJOLOGICZNYCH WŁAŚCIWOŚCIACH ROZWOJU NASION

Wstęp

Na przestrzeni ostatniego dziesięciolecia ukazało się kilka dużych monografii z dziedziny embriologii (19, 23, 40, 25, 7), które mniej lub więcej systematycznie przedstawiają całość wiedzy z tej dziedziny. Pojawiające się w porządku chronologicznym prace były coraz to bardziej przesycone treścią fizjologiczną. Współczesna embriologia nie może bowiem ograniczać (jak 19) przedmiotu swoich badań tylko do porównywania rozwoju proembrionalnego różnych grup okrytozależkowych. Zrozumienie istoty embriogenezy wymaga zbadania fizjologicznej więzi pomiędzy zarodkiem i otaczającymi go tkankami, tworzącymi swoiste środowisko (7, 17, 23, 40).

Do wzbogacenia embriologii przyczyniło się przede wszystkim opracowanie w ostatnim dwudziestoleciu nowych metod badawczych jak: chromatografia, izotopy, kultura tkanek (zarodków) «in vitro», histochemia. Ta ostatnia nie należy wprawdzie do nowości, jednak dzięki rozwojowi chemii przechodzi obecnie swój rozkwit (7, 10, 11, 30, 31). Zastosowanie jej w botanice daje nieocenione usługi, umożliwiając nie tylko poznanie składu chemicznego komórek, tkanek i organów, lecz również ich metabolizmu. Dzięki swojej selektywności histochemia znalazła także zastosowanie w embriologii. Pozwala ona zlokalizować na bardzo małej przestrzeni wielką liczbę związków chemicznych oraz śledzić ich dynamizm (7). W badaniach fizjologii rozwoju nasion jest to metoda pierwszoplanowa.

Celem niniejszego artykułu jest przedstawienie w ogólnych zarysach fizjologii rozwoju nasion. Dane takie zostały uzyskane głównie za pomocą wspomnianej metody histochemicznej (7). Wielka różnorodność typów nasion (8, 9, 17) uniemożliwia omawianie szczegółów, pozwala jedynie zwrócić uwagę na zasadnicze cechy fizjologiczne kształtowania się nasion.

Istnieje wprawdzie szereg prac z zakresu fizjologii nasion, jednak z reguły traktują one o fizjologii nasion dojrzałych (2, 8, 7), w znikomym zaś stopniu o nasionach dojrzewających. Badania nad fizjologią tych ostatnich były raczej fragmentaryczne (13, 14, 21). Pierwszą monografią z tego zakresu jest praca Cinger (7). Autorka na podstawie bogatych materiałów własnych oraz wnikliwej analizy piśmiennictwa daje obraz powstawania nasienia. Niniejszy artykuł w znacznej mierze został oparty o wspomnianą pracę.

Zapylenie i zapłodnienie

Przed zapyleniem aktywność fizjologiczna sformowanego woreczka zalążkowego jest minimalna. Z tego swoistego spoczynku budzi go dopiero zapylenie oraz zapłodnienie. Obydwa procesy wywierają zbliżone skutki, są bowiem początkiem i zakończeniem tego samego aktu (7). Zapylenie jest pierwszym bodźcem wzmagającym aktywność fizjologiczną słupek i woreczka zalążkowego. Łagiewka pyłkowa wydziela do tkanek słupek enzymy, witaminy, substancje wzrostowe i inne związki o dużej aktywności fizjologicznej. Związki te z kolei przyczyniają się do zwiększenia potencjału oksydacyjno-redukcyjnego, elektrostatycznego, gradienta adsorpcji, *pH* itp. (27, 40). Prowadzi to w konsekwencji do spolaryzowania tkanek i zwiększonego dopływu związków organicznych do zalążni. «Polaryzacja» organów generatywnych jest więc bezpośrednią przyczyną rozwoju nasienia i owocu (27, 40). Jakkolwiek jest ona wywołana czynnikami metabolicznymi, to jednak mogą ją niekiedy znacznie modyfikować warunki ekologiczne. Nierzadko wywołują one zaburzenia w normalnym rozwoju nasienia.

Samo zapłodnienie, będące wzajemną asymilacją gamet, jest drugim stopniem mobilizacji woreczka zalążkowego do przyjęcia zygot. Wspomagającą rolę w procesie zapłodnienia odgrywa chemotropizm łagiewki pyłkowej. Sekrecje komórek kanału mikropylarnego oraz synergid mają złożony skład; przypuszcza się jednak, że decydującą rolę w procesie zapłodnienia spełniają karotenoidy (7, 40).

U okrytozalążkowych zasadniczo ma miejsce monospermia, lecz zdarza się też polispermia (23). Charakter tego zjawiska ma istotny wpływ na elektrofizjologiczne właściwości zygoty. Po zapłodnieniu woreczek zalążkowy staje się centrum wzmoczonego dopływu związków organicznych. Przemieszczają się one wiązkami przewodzącymi, wnikać aż do zalążka. Zazwyczaj ich bieg kończy się w chalazie, a dalsze przemieszczanie odbywa się poprzez ośrodek oraz przy pomocy różnych tworów haustorialnych. Te ostatnie mogą powstawać z synergid, antypod lub samego woreczka (7). Poza tym sam woreczek zalążkowy wydziela na zewnątrz cały kompleks hydrolaz i innych związków fizjologicznie czynnych «trawiących» tkanki ośrodka i osłonek (por. niżej: Fizjologiczne właściwości ośrodka i okryw nasiennych). Natomiast wewnątrz woreczka zachodzą bardzo intensywne procesy syntezy związków konstytucyjnych. To maksymalne natężenie przemiany materii zachodzące po zapłodnieniu w woreczku zalążkowym jest dodatkowym czynnikiem zwiększającym polarną wędrówkę związków organicznych. W późniejszym okresie w miarę rozwoju zygot natężenie przemiany materii maleje. Towarzyszy temu zmiana systemów oksydacyjnych. Początkowo występuje cytochrom-oksydaza i dehydrazy, następnie peroksydaza i w końcu polifenolo-oksydaza (13, 21). Rzecz ciekawa, że nawet sam woreczek zalążkowy wykazuje biegunowe zróżnicowanie omawianych systemów oksydacyjnych (7). Część

mikrotylarną cechuje zazwyczaj aktywność dehydraz, natomiast antypody i chalazę aktywność peroksydazy.

W woreczku zalążkowym gromadzą się poza tym witaminy, substancje wzrostowe, związki sulfohydrylowe i szereg innych o wielkiej aktywności fizjologicznej. W przeważającej mierze dopływają one z rośliny macierzystej, a tylko w znikomym stopniu powstają na miejscu. Ta wielka aktywność fizjologiczna woreczka zalążkowego uwidacznia się w burzliwych ruchach jego protoplazmy, maksimum której przypada na okres zapłodnienia i bezpośrednio po nim.

Podwójne zapłodnienie prowadzi do powstania zygoty jajowej i bielmowej. Ta ostatnia powstająca z dwukrotnego połączenia się jąder uzyskuje początkowo przewagę fizjologiczną nad zygotą jajową. Wyraża się to w krótszym okresie «spoczynku» i szybszych podziałach jądrowych. Aktywność fizjologiczna rozwijających się zygot narasta stopniowo w miarę następujących podziałów jądrowych.

Podane wyżej krótkie uwagi wskazują, w jaki sposób zapylenie, a następnie zapłodnienie daje woreczkowi zalążkowemu przewagę nad innymi tkankami i umożliwia rozwój zarodka i bielma.

Fizjologiczne cechy rozwijającego się zarodka

Bezpośrednio po zapłodnieniu zygota jajowa przechodzi okres przygotowawczy (spoczynku), którego wielkość waha się u różnych gatunków od kilku godzin do kilku miesięcy. W okresie tym zygota zwiększa swoje rozmiary, zmienia formę, a zawartość komórkowa równomiernie rozmieszcza się w całej objętości. Następnie zygota przechodzi szereg podziałów, które prowadzą do wytworzenia proembrionu i dojrzałego zarodka. Przyczyny bezpośrednie, wywołujące określone podziały komórkowe są przedmiotem licznych dociekań. Soueges (33) przypuszczał, że plemnik przenikając do komórki jajowej wywołuje powstawanie hormonów dzielenia, natomiast inni badacze przypuszczają, że funkcje te wypełniają karotenoidy (40). Wydaje się jednak, że największe perspektywy odpowiedzi na to pytanie mają badania nad fizjologiczną rolą kwasów R. N. i D. R. N., t. j. badania fizjologii związków mających ścisły związek z dziedzicznością (40).

W rozwijającym się zarodku zachodzi bardzo intensywny proces syntezy białek, początkowo wyłącznie konstytucyjnych, później zaś także zapasowych. Te ostatnie skupione są głównie w postaci ziarn aleuronowych. Synteza białek odbywa się kosztem aminokwasów dopływających głównie z rośliny macierzystej. Niektóre z nich mogą jednak powstawać w samym zarodku (15). Oprócz białek w zarodkach w dużej ilości występują tłuszczoce oraz w mniejszej ilości cukrowce (22). Zazwyczaj związki te są nierównomiernie rozmieszczone i skupiają się w określonych organach, np. wolne aminokwasy, cukrowce i witaminy skupione są głównie w korzonku i tkankach przyległych. Zwią-

zane to jest prawdopodobnie z działalnością rozwijającego się korzonka jako organu haustorialnego.

O fizjologicznej aktywności rozwijającego się zarodka świadczą jednak nie tłuszczowce czy cukrowce, lecz związki o wysokiej aktywności, jak: enzymy, witaminy, substancje wzrostowe oraz związki sulfohydrylowe i fosforowe. Te ostatnie biorą udział w fosforylowaniu węglowodanów, w oddychaniu, tworzeniu struktur jądrowych itd., toteż w 90% są one skupione w zarodku (22). Podobnie związki sulfohydrylowe (glutajon, cystyna) skupiają się głównie w zarodku i największe ich ilości towarzyszą kwasom nukleinowym (21). Również aktywność enzymów oraz substancji wzrostowych jest największa w zarodku (13, 21, 22). Jedynie maksymalna koncentracja witamin z grupy B nie przypada na zarodek, lecz na warstwę aleuronową.

Wielka aktywność zarodka wyróżnia go spośród innych elementów rozwijającego się nasienia. Zarodek posiada kilkakrotnie większą hydrofilność niż pozostałe tkanki, zawiera też więcej wody (35). Jego oddychanie niemal dziesięciokrotnie przewyższa bielmo (22). W samym zarodku największą aktywność przejawia (u większości gatunków) korzonek. W nim skupia się większość związków czynnych, on też pierwszy wychodzi ze spoczynku. W rodzinie *Leguminosae* taką rolę mogą odgrywać liścienie.

Cechą charakterystyczną rozwijającego się zarodka jest wysoka aktywność omawianych związków w pierwszym okresie (do wytworzenia podstawowych organów) oraz systematyczny jej spadek w dalszym rozwoju. W tym czasie niektóre witaminy (kwas askorbinowy) lub substancje wzrostowe (kwas β -indoliloctowy) zupełnie zanikają lub są inaktywowane (13, 21). Często na ich miejsce pojawiają się inhibitory (36), jakkolwiek miejscem ich koncentracji nie jest zasadniczo zarodek. Zadaniem ich jest zahamowanie aktywności fizjologicznej dojrzałego zarodka.

Początkowo zarodek jest w ścisłym kontakcie z tkankami otaczającymi, później jednak wykształca się epiderma, okryta warstwą kutikuli. Ta anatomiczna bariera nie stanowi jednak przegrody fizjologicznej, bowiem epiderma zarodka przystosowuje się do funkcji chłonno-sekrecyjnych (np. epidermalna tarczka w ziarnie zbóż (26)). Taki charakter epidermy w dalszym ciągu umożliwia wymianę materii pomiędzy zarodkiem i otaczającymi tkankami. W procesach tych przeważa «trawienie» tkanek przez zarodek. Skutkiem tej działalności jest wytworzenie się pomiędzy zarodkiem i endospermą szczeliny, wypełnionej różnorodnymi związkami (przeważnie prostymi), które powstają z rozpadu «trawionych tkanek».

U licznych gatunków zarodek w początkowym okresie rozwoju zawiera chloroplasty. Przypuszcza się (7), że w wypadku bardziej przezroczystego owocnika zachodzi słaba fotosynteza, a więc ma miejsce częściowy autotrofizm.

Względną fizjologiczną «samodzielność», tj. możliwość rozwoju na pożywkach sztucznych uzyskuje zarodek dopiero po sformowaniu pąka wierzchoł-

kowego. Hodowla takiego zarodka «in vitro» wymaga jednak stosowania złożonych pożywek (39,8). W miarę rozwoju zarodka pożywki mogą być coraz to uboższe (21).

Pomimo ogromnej różnorodności typów nasion, w rozwoju zarodka i całego nasienia wyróżnić można trzy zasadnicze etapy (13, 14, 21): 1) etap przeważającego formowania bielma, 2) etap przeważającego rozwoju zarodka i 3) etap gromadzenia substancji zapasowych. Wymieniona etapowość występuje nie tylko w zmianach cech morfologiczno-anatomicznych, lecz także w kształtowaniu się procesów fizjologicznych.

Fizjologiczna rola endospermy

Pomijając różnorodne interpretacje istoty podwójnego zapłodnienia, należy chyba stwierdzić, że u podstaw połączenia się drugiego jądra plemnikowego z wtórnym jądrem woreczka zalążkowego leżą te same procesy fizjologiczne co i przy zapłodnieniu komórki jajowej (7). Wokół wtórnego jądra woreczka zalążkowego, podobnie jak i komórki jajowej (w większym stopniu) gromadzą się przed zapłodnieniem kropelki tłuszczu z dużą zawartością karotenoidów. Zygota bielmowa powstająca z połączenia trzech jąder uzyskuje w pierwszym okresie rozwoju nasienia przewagę fizjologiczną nad zarodkiem. Przewagę tę zwiększa następnie lepsze zaopatrywanie dzielącej się zygoty w związki pokarmowe oraz wtórne łączenie się jąder bielmowych w duże twory poliploidalne. Powstawanie jąder poliploidalnych możliwe jest dzięki temu, że podziałom jądrowym bielma nie zawsze towarzyszą od razu (a niekiedy i wcale) podziały komórkowe. Następstwem zlewania się jąder jest z reguły wzmoczenie aktywności fizjologicznej (7, 3, 4, 23, 32). Zdaniem innych autorów (37) krótszy spoczynek zygoty bielmowej oraz jej początkowa przewaga fizjologiczna wynika z jednej strony z jej triploidalności, z drugiej zaś z niezbyt głębokiego zespolenia elementów łączących się jąder.

Z punktu widzenia kariologii endosperma jest tworem bardzo oryginalnym. W zasadzie powstaje ona w wyniku połączenia się dwóch jąder biegunowych z plemnikiem. Jest więc tworem trioploidalnym. Zdarza się jednak, często, że w procesie tym bierze udział większa liczba jąder i wtedy powstaje bielmo poliploidalne, bądź oddzielne komórki wielojądrowe. Ta kariologiczna mozaika kształtuje specyfikę bielma (3, 4, 7). Niektórzy badacze (7) przypuszczają, że wtórne zlewanie się jąder bielmowych zachodzi pod wpływem hypotrofii wywołanej odciąganiem związków odżywczych przez zarodek. Łączenie się jąder ma na celu kontrakcję zmierzającą do powstrzymania hypotrofii tkanek. Odżywianie zarodka poprzez tkankę bielmową (mieszańcową) zwiększa w pewnym sensie «mieszańcowość» zarodka.

Omawiane wyżej procesy prowadzą w konsekwencji do znacznie szybszego rozwoju bielma w pierwszym okresie niż zarodka (2, 3, 23, 32). Zarodek osiąga

maksymalne natężenie procesów rozwojowych dopiero na początku różnicowania swoich organów, tj. wówczas, gdy krzywa natężenia rozwoju bielma już zdecydowanie spada. Umożliwia to zarodkowi korzystanie z materiałów zapasowych bielma.

Różnice w czasie pomiędzy pierwszym podziałem zygoty bielmowej i jajowej mogą wynosić od kilku godzin do kilku miesięcy (np. *Colchicum*), najczęściej mierzone są w godzinach. Niekiedy podziały te zachodzą równocześnie lub, jak u niektórych roślin wodnych, zygota jajowa dzieli się pierwszą.

Z powyższych rozważań wynika, że bielmo spełnia rolę raczej drugorzędną. Potwierdza to fakt, że około 15% gatunków zupełnie go nie tworzy (82).

Gromadzenie materiałów zapasowych zaczyna się w bielmie dość wcześnie. Powstają one z tych samych związków wyjściowych co i ciała konstytucyjne. Toteż w bielmie podobnie jak w zarodku w początkowych okresach jego rozwoju występują bardzo duże ilości wolnych aminokwasów, mono- i oligosacharydów, a także tłuszczowców i innych związków. Lokalizacja tych związków nie wykazuje jednolitości u różnych gatunków. Przeważnie jednak wolne aminokwasy skupiają się w centralnej strefie bielma, natomiast cukrowce raczej na peryferiach. Magazynowaniu skrobi rzadko towarzyszą tłuszczowce i odwrotnie. Pod wpływem gromadzących się materiałów zapasowych jądra komórkowe są spychane pod ścianki i często (w nasionych skrobionośnych) ulegają degeneracji (25, 26). Degeneracja ta jest szczególnie silna w we wewnętrznych partiach bielma (np. u zbóż). Struktura bielma pomimo pewnej mozaiczności w rozmieszczeniu związków zapasowych jest raczej jednorodna. Wyróżnia się w niej morfologicznie i fizjologicznie jedynie zewnętrzną warstwę aleuronową. W niej skupiają się ważniejsze związki zapasowe (białkowe) oraz związki czynne (7).

Rozwój bielma cechuje stały spadek potencjału życiowego, który pod koniec dojrzewania nasion jest niemal nieuchwytny. Często jest to przyczyną traktowania bielma jako tkanki martwej. Taki kierunek kształtowania się fizjologii bielma odbiega od rozwoju zarodka, którego «potencjał życiowy» początkowo rośnie, a następnie maleje. Zdania o przyczynach spadku żywotności bielma są podzielone. Jedni (7) uważają, że jest to wynik niezbyt głębokiego zespolenia jądra plemnikowego z wtórnym jądrem woreczka załączkowego, inni (20) natomiast twierdzą, że przyczyną jest hipertrofia bielma przechwytyjącego związki organiczne dążące do zarodka. Bardziej słuszny wydaje się sąd pierwszy, bowiem tego rodzaju hipertrofia zarodka nie przyczynia się bynajmniej do gaśnięcia jego aktywności fizjologicznej.

Z fizjologicznego punktu widzenia cykl rozwojowy bielma podzielić można na 3 etapy: 1) szybki wzrost i budowa elementów konstytucyjnych, 2) gromadzenie związków zapasowych, 3) likwidacja bielma przez zarodek. Jakkolwiek trzeci etap przebiega najczęściej dopiero podczas kiełkowania nasienia, to jednak pobieranie pokarmów przez zarodek ma miejsce już w pierwszym etapie.

W trakcie swojego rozwoju bielmo korzysta nie tylko ze związków dopływających z rośliny macierzystej, lecz także z materiałów rozkładanej przezeń tkanki ośrodka (lub innej). Przy pomocy metod histochemicznych udaje się stwierdzić, że szczelina pomiędzy bielmem i ośrodkiem zapełniona jest płynem zawierającym enzymy i inne związki czynne. Równocześnie komórki tkanek otaczających ulegają rozpadowi jakby pod wpływem, «trawienia».

W rozwoju bielma różnych gatunków istnieją niekiedy duże różnice, jednak ogólne tendencje są jednakowe. Wyrażają się one w stale malejącej aktywności enzymów oksydacyjnych, hydrolitycznych oraz innych związków czynnych. Aktywność ta w zarodku jest zawsze kilkakrotnie wyższa. Istnieją przypuszczenia (16), że w bielmie tworzą się także substancje, które stymulują następnie rozrost zalążka po zapłodnieniu. W dojrzałym bielmie enzymy, auksyny, witaminy, związki sulfohydrylowe i fosforowe skupione są głównie w warstwie aleuronowej. Aktywność fizjologiczna tej warstwy zbliżona jest do aktywności tkanek zarodka. U zbóż jest to jedyny rezerwuuar substancji wzrostowych (7). To wielkie nagromadzenie różnorodnych związków w warstwie aleuronowej jest przede wszystkim wynikiem jej położenia i bezpośredniego kontaktu z chalazą i wiązkami przewodzącymi.

Opisane wyżej właściwości zewnętrznej warstwy bielma odgrywają ważną rolę podczas kiełkowania nasion. Tkanka ta wydziela wówczas do wnętrza szereg enzymów rozczeplających, z drugiej zaś strony zaopatruje rosnący zarodek w całą gamę związków czynnych.

W warunkach kultury «in vitro» endosperma wykazuje jednak wielkie zdolności regeneracyjne (tworząc niekiedy kallus i korzonki (24)). Biorąc to pod uwagę należy przyznać, że przyczyną gaśnięcia fizjologicznej aktywności bielma mogą być jakieś związki inhibitorowe.

Stosunki pomiędzy bielmem i zarodkiem są wielce złożone i różnorodne. Efektem tego są najczęściej odpowiednie proporcje w wielkości tych elementów w nasieniu. Na tej zaś podstawie wyróżnia się dwa typy nasion: 1) nasiona z dużym bielmem i małym zarodkiem, oraz 2) nasiona z dużym zarodkiem i pozbawione (w stanie dojrzałym) bielma. Oczywiście pomiędzy tymi typami istnieje cały szereg form pośrednich i przejściowych. W każdym jednak wypadku widoczna jest synchronizacja procesów rozwojowych zarodka i bielma.

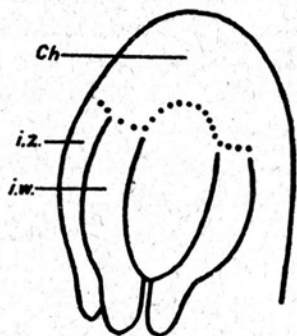
Rola ośrodka i chalazy

Ośrodek (*nucellus*, rys. 1) jest pierwszym tworem łożyska i w nim zachodzą wszystkie procesy prowadzące do wytworzenia nasienia, toteż pobieżne chociażby przedstawienie jego funkcji wydaje się pożądane. Troficzny charakter ośrodka oraz jego późniejsze losy (ewentualna perisperma) określają skład chemiczny tej tkanki. O ile ośrodek spełnia funkcje odżywcze tylko chwilowo, wówczas gromadzą się w nim związki proste, łatwo przyswajalne; natomiast

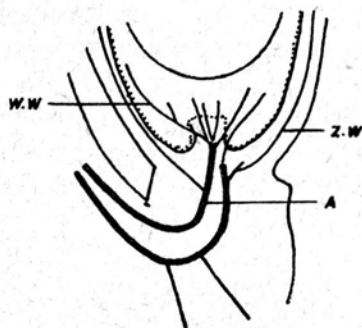
w wypadku przemiany ośrodka w perispermę wykazuje ona wielkie podobieństwo do bielma w gromadzeniu materiałów zapasowych.

Początkowo ośrodek jest organem fizjologicznie dość aktywnym, przy czym odznacza się wysoką i równoczesną aktywnością dehidraz i peroksydazy. Aktywność ośrodka chwilowo wzmagają zlewania się jego jąder (por. bielmo), jednak w całości szybko ustępuje ona wzrastającej aktywności woreczka zalążkowego, który wydzielając kompleks enzymów rozpoczyna «trawienie» ośrodka. Również zapylenie wzmacnia aktywność ośrodka, ułatwiając większy dopływ związków organicznych. Rzecz ciekawa, że niektóre gatunki kończą proces sporogenezy dopiero po zapyleniu.

Poza tym we wczesnych stadiach rozwojowych nasienia ośrodek spełnia bliżej nieokreślone funkcje w przewodzeniu związków azotowych. Stwierdzono, że cukrowce przenikają do woreczka zalążkowego bezpośrednio



Rys. 1. Schemat zalążka okrytozalążkowych. Linia kropkowaną oznaczono granicę pomiędzy chalazą oraz ośrodkami i integumentami. *Ch* — chalaza, *i. z.* — osłonka zewnętrzna; *i. w.* — osłonka wewnętrzna. Według N. W. Cinger.



Rys. 2. Wiązki przewodzące nasion. *A* — wiązka główna; *w. w.* — wiązki wewnętrzne; *z. w.* — wiązki zewnętrzne. Według K. Schnarfa.

przez chalazę, natomiast związki azotowe przez ośrodek i dopiero po jego zaniku wędrują poprzez chalazę (7).

W ośrodku wyróżnia się swoją budową i funkcją epiderma. Jest ona tworem analogicznym do warstwy aleuronowej bielma i spełnia też zbliżoną funkcję.

Chalaza natomiast jest ogniwem pośredniczącym pomiędzy ośrodkiem i sznureczkiem (funiculus) w zaopatrywaniu nasienia w związki odżywcze. W niej też kończą swój bieg wiązki przewodzące, posiadające charakterystyczne pędzelkowate zakończenia (rys. 2). Naprzeciwko tych wiązek w ośrodku u licznych gatunków wykształca się tzw. hypostaza. Organ ten odgrywa poważną rolę w odżywianiu woreczka zalążkowego. Wypełniając funkcje haustorium jest on przedłużeniem wiązek przewodzących. Poza tym hypostaza jest organem o dużej zdolności sekrecyjnej (7).

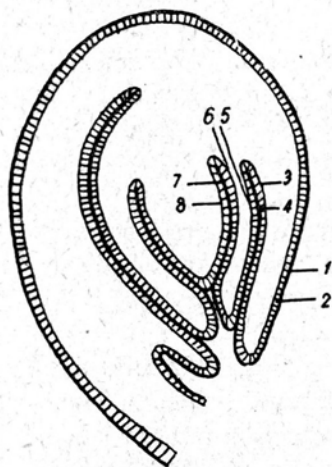
W dojrzałym nasieniu wiązki przewodzące pozostają jednak poza elementami chalazy (wchodzącymi w skład nasienia). Rzecz ciekawa, że nasiona niezdolne do dalszego rozwoju (np. powstałe w wyniku nieodpowiednich krzyżówek, czy przy sztucznym samozapyleniu) posiadają nieodpowiednio rozwinięte wiązki przewodzące w chalazie i sznureczku (3, 4).

Histochemiczne analizy chalazy pozwalają stwierdzić, że znaczna ilość związków o wysokiej aktywności fizjologicznej nie powstaje w nasieniu, lecz dopływa z organizmu macierzystego.

W nasionach niektórych gatunków roślin omówione dotychczas organy (zarodek, bielmo, ośrodek) rozwijają się równomiernie. W większości wypadków takiej równomierności nie spotykamy. Najczęściej dominującym organem jest bielmo. Z ewolucyjnego punktu widzenia wydaje się to najbardziej celowe, ponieważ potencjał życiowy endospermy jest z reguły wyższy oraz bliższy aktowi zapłodnienia niż perisperma powstała z ośrodka. Te ostatnie pozostają u tych gatunków, które w początkowym okresie rozwoju nasienia wymagają intensywnego żywienia związkami azotowymi.

Fizjologiczna rola okryw nasiennych

Z punktu widzenia anatomii przez pojęcie «okryw nasiennych» należy rozumieć we wczesnych stadiach rozwojowych osłonki (integumenta), w dojrzałym zaś nasieniu ich pochodne. Często jednak w skład okryw obok osłonek wchodzi: resztki osadki, znaczek, zewnętrzne warstwy ośrodka oraz resztki bielma. W niniejszym artykule mowa będzie tylko o osłonkach i ich pochodnych (rys. 3).



Rys. 3. Schemat rozmieszczenia warstw epidermalnych i kutikularnych w zalążku okrytozalążkowych (posiadającym 2 osłonki). 1 — zewnętrzna kutikula zewnętrznej osłonki; 2 — zewnętrzna epiderma zewnętrznej osłonki; 3 — wewnętrzna epiderma zewnętrznej osłonki; 4 — wewnętrzna kutikula osłonki zewnętrznej i zewnętrzna kutikula osłonki wewnętrznej; 5 — zewnętrzna epiderma osłonki wewnętrznej; 6 — wewnętrzna epiderma osłonki wewnętrznej; 7 — wewnętrzna kutikula osłonki wewnętrznej i kutikula ośrodka. 8 — epiderma ośrodka. Według N. W. Cinger

Skład chemiczny okryw dojrzałego nasienia różni się znacznie od jego innych organów. We wczesnych stadiach rozwoju nasion różnice te są minimalne. Najczęściej w składzie okryw nasiennych wyróżniamy: celulozę, ligninę, suberynę, kutynę, śluzy, garbniki, pigmenty, związki mineralne, olejki eteryczne, alkaloidy, cukrowce, tłuszczowce, białka, aminokwasy itd. Impregnacja okryw nasiennych wymienionymi związkami może mieć różne przyczyny, jak np. niepełne wykorzystanie warstwy odżywczej przez rozwijające się bielmo, synteza tych związków w okresie wcześniejszym, gromadzenie się różnych wydzielin itp. Złożoność budowy okrywy nasiennej jest wynikiem zetknięcia się wewnętrznych właściwości nasienia z wpływami środowiska (7).

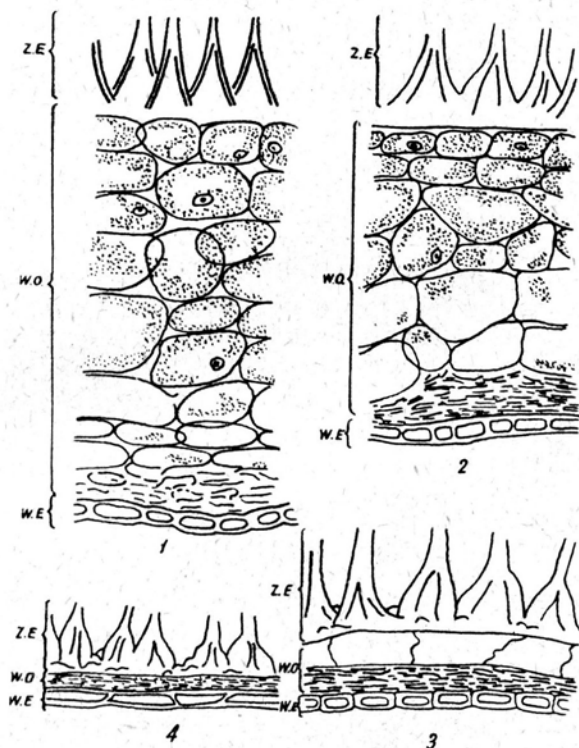
Ponad 20% rodzin (np. *Betulaceae*, *Magnoliaceae*, *Leguminosae*, *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Compositae* i inne) posiada nasiona, których okrywy zaopatrzone są w wiązki przewodzące (28). Budowa tych wiązek jest jednak znacznie uproszczona w porównaniu z tkanką przewodzącą w organach vegetatywnych. Obecność tkanki przewodzącej w okrywach nasiennych nie należy uważać za cechę prymitywną (7).

Okrywy nasienne spełniają raczej drugorzędną rolę w życiu nasion. Dowodem tego są obserwacje wskazujące, że z nasion pozbawionych okryw nasiennych wyrastają normalne okazy roślinne. Toteż tym bardziej niezrozumiałe wydają się przyczyny tak wielce złożonej struktury okryw. Zdaniem Cinger (7) zarówno czynniki fizyko-chemiczne (ciśnienie osmotyczne, napięcie powierzchniowe itp.) jak i fizjologiczne sprzyjają gromadzeniu się w warstwach epidermalnych najbardziej różnorodnych związków. Dzięki temu zachodzą też z kolei w epidermie wtórne przemiany strukturalne. Nagromadzenie w epidermie dużej ilości związków fizjologicznie czynnych nadaje jej charakter «organu» sekrecyjnego, wywierającego duży wpływ na fizjologię rozwoju nasienia oraz na jego kiełkowanie. Taki charakter utrzymuje epiderma od powstania załączka do pełnej niemal dojrzałości nasienia. W całości jednak aktywność jej enzymów w miarę dojrzewania maleje. Towarzyszy temu częściowa degeneracja jąder komórkowych i plastydów (7). Zdarza się, że epiderma nasion zawiera szparki, a osłonki, chloroplasty. Dotychczasowe badania nie tłumaczą ich roli. Proces fotosyntezy jest wykluczony z powodu trudności wymiany gazowej.

Z punktu widzenia fizjologii rozwoju nasion najbardziej istotną rolę odgrywa epiderma wewnętrzna, przekształcona w tzw. tapetum osłonkowe. Jest to również organ sekrecyjny, umożliwiający odżywianie woreczka załączkowego kosztem parenchymy osłonkowej, czyli tzw. warstwy odżywczej. Ta ostatnia ma budowę przypominającą ośrodek i istnieje tylko do momentu dojrzewania nasion (rys. 4). Żywość tej tkanki cechuje bardzo szybki spadek procesów oksydacyjnych oraz odplyw związków czynnych do zarodka (2, 3). Stopień rozpadu «warstwy odżywczej» jest różny u różnych gatunków. Wpływa on na ostateczną budowę okrywy nasiennej.

Droga przenikania związków odżywczych z osłonek do woreczka może być dwojaka (rys. 5). Wprawdzie przenikanie przez kutikulę jest przez szereg autorów kwestionowane, jednak zdaniem Cinger (7) obydwie drogi (zaznaczone na rys. 5) mogą być wykorzystane w rozwoju nasion.

Niejednokrotnie funkcje troficzne okryw nasiennych nie kończą się w momencie oddzielenia nasienia od rośliny macierzystej. W niektórych wypadkach

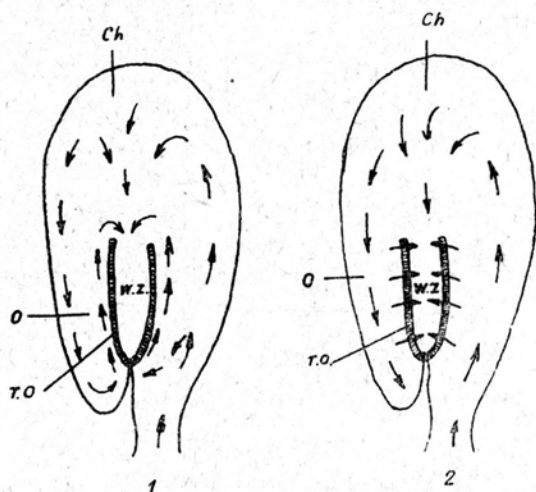


Rys. 4. Stopniowe zanikanie (w miarę rozwoju nasienia) osłonkowej warstwy odżywczej u pomidorów w różnych etapach formowania owoców: 1 — formujący się owoc zielony; 2 — owoc zielony pełnych rozmiarów; 3 — owoc różowy; 4 — owoc czerwony. Z. E — zewnętrzna epiderma; W. O — warstwa odżywcza; W. E — wewnętrzna epiderma. Według N. W. Cinger

wykorzystanie «warstwy odżywczej» zachodzi dopiero po opadnięciu nasion.

Liczne wymienione uprzednio związki impregnujące okrywy nasienne są wydzielinami. W biologii nasion spełniają one różne funkcje: wzmacniają okrywy, czynią je mniej lub więcej przepuszczalnymi dla wody i gazów, działają antybiotycznie itp. (2, 8). Niejednokrotnie okrywy nasienne wydzielają na zewnątrz różnorodne związki jak: fenolowe, laktony, olejki eteryczne i inne. Substancje te wywierają określony wpływ na nasiona i rośliny innych gatunków, kształtując tym samym odpowiednie stosunki allelopatyczne (12).

Ogólnie należy stwierdzić, że okrywy nasienne tym lepiej pełnią rolę ochronną, im ściślej izolują nasienie od świata zewnętrznego, czyli im większą wykazują nieprzenikliwość i tzw. «twardość». Próby wyjaśnienia twardości nasion sprowadzały się dotychczas przeważnie do anatomicznych badań nasion z rodziny *Leguminosae*. Tymczasem nowe badania (38) wykazują, że «twardość» nasion zależy nie tylko od struktury okryw nasiennych, lecz także od fizyko-chemicznych właściwości «wnętrza» nasienia. Zdarza się bowiem, że tzw. twarde nasiona, nawet pozbawione okryw, przez długi czas nie pęcznieją i nie kiełkują (34). Staje się to zrozumiałe, jeśli zważyć, że zarówno pęcznienie jak i kiełkowanie zależy od stanu fizjologicznego samego zarodka. Tym niemniej istotną rolę w przenikaniu wody do nasion odgrywają okrywy, które



Rys. 5. Schemat dwóch możliwych dróg przemieszczenia się związków odżywczych z osłonek do woreczka zalążkowego. 1. Związki odżywcze wędrują poprzez chalazę. 2. Związki odżywcze wędrują bezpośrednio poprzez epidermalne i kutikularne warstwy osłonek. O — osłonka; w. z. — woreczek zalążkowy; Ch — chalaza; t. o. — tapetum osłonkowe. Według N. W. Cinger

często mają charakter półprzepuszczalny. Nasiona posiadające w okrywach szparki (choćby w formie zredukowanej) mają zadanie ułatwione.

Reasumując należy podkreślić, że w procesie rozwoju nasienia jego okrywy trzykrotnie zmieniają swoje funkcje. W pierwszym okresie chronią i izolują ośrodek i gametofit żeński od innych tkanek, następnie służą jako tkanka odżywcza, aby po wyczerpaniu parenchymy osłonkowej i szeregu przekształceń stać się znów tworem ochronnym i organem kształtującym fizjologię kiełkowania.

W rozwoju filogenetycznym kształtowanie się okryw nasiennych przebiegało w różnych, niekiedy wręcz przeciwstawnych warunkach (7). W rezultacie wykształciło się ogromne bogactwo form i przystosowań. Można jednak wyróżnić w nich dwie linie rozwojowe: 1) wykształcenie cienkiej i łatwo

przepuszczalnej okrywy, umożliwiającej szybkie kiełkowanie, lecz nie gwarantujące długowieczności, 2) wykształcenie twardej, trudno przenikliwej okrywy, gwarantującej długowieczność nasion, lecz utrudniającej kiełkowanie. Form o obu cechach korzystnych brak.

Właściwości rozwijającego się nasienia jako całości

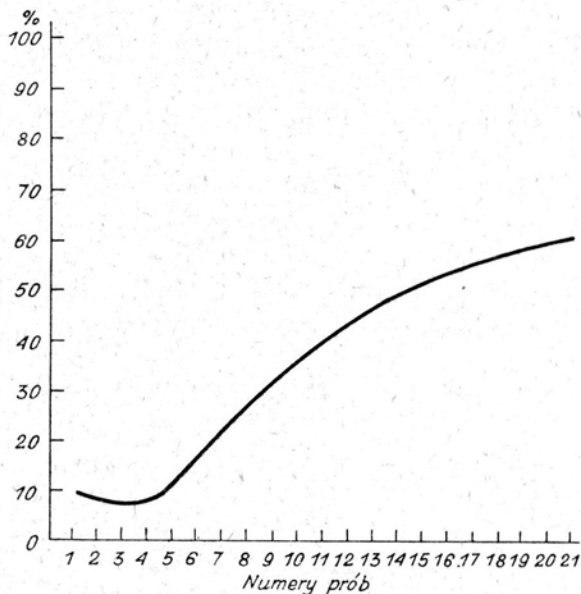
W dotychczasowych pracach poświęconych fizjologii i biochemii nasion (2,8) analizowano nasiona jako organizmy jednorodne. Badania takie wynikały przede wszystkim bezpośrednio z założeń użytkowych. Dostarczyły one wielu ciekawych spostrzeżeń, w świetle których fizjologiczne właściwości dojrzewających nasion przedstawiają się w wielkim skrócie jak podano niżej.

Impulsem do rozwoju nasienia jest zapylenie i zapłodnienie. Pyłek oraz jego łagiewki wydzielają szereg enzymów, witamin, auksyn i innych związków czynnych. Aktywatory te wywołując oksydacyjno-redukcyjną polaryzację organów generatywnych przyczyniają się do wzmożonego dopływu do nich różnorodnych związków organicznych. Proces ten wzmagają następnie podziały zygoty bielmowej i jajowej. W miarę dalszego rozwoju koncentracja auksyn, witamin oraz aktywność większości enzymów systematycznie maleje. Dotyczy to form wolnych i związanych. Stwierdzono przy tym fakt, że nasiona kiełkują dopiero wówczas, gdy zawartość substancji wzrostowych osiągnie minimum. Podczas samego kiełkowania ilość ich ponownie szybko wzrasta.

Intensywność oddychania w pierwszych dniach rozwoju nasion szybko rośnie, następnie po kilku dniach zaczyna się obniżać i minimum osiąga podczas pełnej dojrzałości. Taki sam charakter ma przebieg procesów syntetycznych w nasieniu, toteż natężenie oddychania należy uznać za dość wierny jego wskaźnik. W procesie rozwoju nasienia układy oksydacyjno-redukcyjne wykazują zmienność. W określonych etapach jeden układ zastępowany jest innym (7, 13, 21).

Przyjęło się uważać, że rozwojowi i dojrzewaniu nasion towarzyszy stałe zwiększanie się suchej masy. Na podstawie wieloletnich obserwacji stwierdziliśmy, że w niektórych wypadkach przebieg tego procesu ma taki charakter, jak to wykazuje rys. 6. Początkowy spadek suchej masy może być wywołany małym dopływem związków z rośliny macierzystej przy równoczesnym intensywnym zużyciu ich z warstwy odżywczej lub innych tkanek. Proces gromadzenia (magazynowania) zapasów w nasieniu zaczyna się dość wcześnie, a mianowicie jeszcze w okresie proembrionalnym. Zasadniczą masę nasienia tworzą: białka, tłuszczone, skrobia i hemicelulozy. Opis procesu gromadzenia zapasów pomijam z powodu powszechnej jego znajomości. Warto jedynie zaznaczyć, że tzw. białka zapasowe według ostatnich badań mają w wielu wypadkach charakter enzymatyczny. Dotyczy to szczególnie warstwy aleuronowej.

Wzrostowi suchej masy nasion towarzyszy stały procentowy spadek wilgotności. Wysychanie nasion odbywa się niezależnie od tego, czy nasienie styka się z otaczającym powietrzem, czy też otoczone jest mięsistymi tkankami owocni. Jest to możliwe dlatego, że ubytek wody w nasieniu zachodzi na skutek następujących procesów: 1) zużycia pierwotnych tkanek odżywczych (parenchymy osłonek i ośrodka) zawierających przede wszystkim związki proste i dużą ilość wody, 2) gromadzenie trwałych związków odżywczych w wakuolach (komórek bielma lub zarodka) i wypieranie wody, a niekiedy i żywej treści tych komórek. Obydwa procesy nie prowadzą nigdy do pełnego



Rys. 6. Wzrost suchej masy ziarna kukurydzy w ciągu jego rozwoju. Oś rzędnych — procent suchej masy; oś odciętych — kolejne próby ziarna, pobierane w odstępach trzydniowych od kwitnienia do dojrzewania. Według St. Grzesiuka i A. Rejowskiego

odwodnienia nasion. Naturalna wilgotność nasienia jest jednym z głównych czynników określających jego żywotność oraz głębokość anabiozy. Dokładnie wysuszone nasiona znoszą bez szkody temperaturę bliską zera absolutnego (1, 8).

Równoległe do zmian wilgotności nasion zmienia się aktywność syntetyczna ich enzymów. Natomiast maksimum hydrolitycznej działalności enzymatycznej przypada zazwyczaj na okres przejścia zarodka ze stanu proembrionalnego w embrionalny.

Obok złożonego wielce aparatu enzymatycznego w procesie rozwoju nasion biorą udział także witaminy, związki sulfohydrylowe, inhibitory i inne. Witaminy (będąc np. koenzymami) spełniają szczególnie doniosłą rolę w syntezie nowych związków w nasieniu (29). Udział różnych witamin w tych i innych procesach nie wykazuje jakiegś ogólnej prawidłowości. Stwierdzono

jedynie, że witaminy C nie udaje się wykryć w dojrzałych nasionach, jakkolwiek we wcześniejszych etapach rozwoju udział jej w procesach oksydacyjno-redukcyjnych jest znaczny. Podobny do witaminy C ma przebieg dynamika związków sulfohydrylowych. Natomiast maksimum występowania inhibitorów wzrostowych przypada w nasieniu na pierwszy etap jego rozwoju oraz (w mniejszej mierze) na dojrzałość pełną. W tym ostatnim wypadku inhibitory są niejednokrotnie przyczyną spoczynku nasion.

Panu mgr K. Bijokowi składam serdeczne podziękowanie za łaskawe przejrzanie maszynopisu i poczynione uwagi.

Katedra Fizjologii Roślin WSR w Olsztynie

LITERATURA

1. Bequerel P., 1950. La vie latente des graines aux confins du zéro absolu. C. R. Acad. Sci. t. 231, Nr 23 s. 1274—1277.
2. Barton L. V., Crocker W., 1948. Twenty years of seed research at Boyce Thompson Institute for Plant Research. London.
3. Brink R. A., Cooper D. C. 1947. The endosperm in seed development. Bot. Review t. 13, Nr 8, str. 432.
4. — 1947 a. The endosperm in seed development. Bot. Review t. 13, Nr 9 s. 479.
5. Britikow E. A., 1951. O wlijanii opylenija na obmien wieszczestw w pestikie kukuruzy. DAN SSSR t. 78, Nr 5.
6. — 1954. K fizjologo-biochimizeskomu analizu prorastanija pylcy i rosta pylcewych trubok w tkanjach pestika. Trudy I. F. R. im K. A. Timirjazewa AN SSSR t. 8, Nr 2.
7. Cinger N. W., 1958. Semja, jego razwitije i fizjologiczeskije swojstwa. Moskwa.
8. Crocker W., Barton L. V. 1953. Physiology of Seeds. W tłumacz. rosyjskim. 1955 Moskwa.
9. Dorywalski J., i inni. 1956. Nasionoznawstwo roślin uprawnych. Warszawa.
10. Dżaparidze L. I. 1953. Praktikum po mikroskopiczskoj chemii rastienij. Moskwa.
11. Glik D., 1949. Techniques of histo- and cytochemistry. W tłumaczeniu rosyjskim, 1950. Moskwa.
12. Grümmer G. 1955. Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen — Allelopathie. Jena.
13. Grzesiuk St. 1958. O pewnych właściwościach fizjologicznych rozwoju embrionalnego roślin uprawnych. Postępy Nauk Rolniczych Nr 4 (52), s. 49—62.
14. — Rejowski A. 1960. Studia nad fizjologią dojrzewającego ziarna kukurydzy. R. N. R. t. 81—A, Nr 1.
15. — Kulka K., 1960. Wolne aminokwasy dojrzewającego ziarna zbóż. Roczniki Nauk Rolniczych (w druku t. 83—A—2).
16. Håkansson A. 1954. Endosperm formation in *Salix*. Bot. Notizer. Nr 3 s. 326—336 (cyt. za Cinger N. W.).
17. Hryniewiecki B., 1952. Owoce i nasiona. Warszawa.
18. Ioffe M. D. 1957. Razwitije zarodysza i endosperma u pszenicy, konskich bobow i redisa. Trudy Bot. In-t A. N. SSSR. Ser. 7, Nr 4 s. 211—269 (Morfologia i Anatomija rastienij).
19. Johansen D. A. 1950. Plant embryology. Waltham.
20. Jakowlew M. S. 1950. Struktura endosperma i zarodysza zlakow, kak sistematiczeskij priznak. Trudy Bot. In-ta A. N. SSSR (Sb. Morfologia i anatomija rastienij).
21. Kalinin F. L. 1959. Embrionalnoie razwitije rastienij. Kijew.

22. Koźmina N. P., Kretowicz W. L. 1953. *Biochemia ziarna zbóż i jego przetworów*. Warszawa.
23. Maheshwari P. 1950. *An introduction to the embryology of angiosperms*. New York.
24. Modilewski J. S. 1950. *Sowremienioe sostoianie woprosa ob endospermie u pokrytosiemjannyh rastienij w swiazi s formirowaniem zarodysza, siemieni i płoda*. *Izwestja A. N. SSSR ser. biol.* Nr 2.
25. — 1953. *Embriologia pokrytosemjannyh rastienij*. Kijew.
26. — i inni 1958. *Citoembriologia osnovnych chlebných zlakow*. Kijew.
27. Mołotkowskij G. Ch. 1959. *Fizjologo-biochimizeskije procesy i struktura rastienija, opriedielajuszczije jego polarnost*. s. 152—157. Z książki: *Rost rastienij*. Lwow.
28. Netolitzky F., 1926. *Anatomie der Angiospermensamen*. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin.
29. Owczarow K. 1958. *Rol witaminow w zizni rastienij*. Moskwa.
30. Pearse A. G. E. 1960. *Histochemistry teoretical and applied*. wyd. II. London.
31. Roskin G. I., Lewinson L. B. 1957. *Mikroskopiczeskaja tiechnika*. wyd. III. Moskwa.
32. Schnarf K., 1929. *Embriologie der Angiospermen*. Berlin.
33. Souéges R., 1935. «La segmentation Actualités scient. et industr.». 266. *Exposes d'embryol. et de morphol. végétales*. IV s. 1—88. (cyt. za Cinger N. W.).
34. Stiles I. E., 1948. *Relations of water to the germination of corn and cotton seeds*. *Plant. Physiol.* t. 23. Nr 2 s. 201—222.
35. — 1949. *Relationship of water to the germination of bean seeds*. *Plant. Physiol.* t. 24 Nr 3 s. 540—545.
36. Tegethoff B. 1951. *Zur Frage der Wuchsstoffinaktivierung im Maisscutelum*. *Planta* t. 38, Nr 6.
37. Tischler G. 1943. *Allgemeine Pflanzenkaryologie*. Bd. 2. Berlin. (cyt. za Maheshwerim).
38. Watson D. P. 1948. *Structure of the testa and its relation in the Papilionaceae tribes Trifoliae and Lotae*. *Ann. Bot. N. S.* t. 12 s. 385—409.
39. White P. R. 1943. *A handbook of plant tissue culture*. tłum. rosyjskie (1949) Moskwa.
40. Wardlaw C. W. 1955. *Embryogenesis in plants*. London.