

EUGENIA POGAN

Z ZAGADNIEŃ ANATOMII KARIOLOGICZNEJ

Anatomia kariologiczna jest nową gałęzią anatomii roślin, która wyodrębniła się w latach ostatnich w związku z szeroko opracowywanymi zagadnieniami różnicowania się tkanek. Nauka ta stoi na pograniczu anatomii i cytologii, a przedmiotem jej badań jest analiza kariologiczna tkanek.

Do niedawna utrzymywało się przekonanie, że w toku różnicowania się tkanek stałych z tkanek twórczych ich liczba chromosomów nie ulega zmianie. Z faktu, iż liczba chromosomów w tkankach twórczych jest stała wyciągnięty został wniosek, że liczba ta jest stała również i w tkankach zróżnicowanych. Tego rodzaju mylne zupełnie uogólnienie mogło utrzymać się w nauce przez długi okres czasu tylko dlatego, że określenie stopnia ploidalności tkanek stałych jest trudne i wymaga stosowania odpowiednich metod. Jak wiadomo bowiem w tkankach różnicujących się i w tkankach już zróżnicowanych mitozy nie odbywają się, nie ma więc możliwości określenia stopnia ich ploidalności na podstawie bezpośredniego kryterium, jakim jest liczba chromosomów w mitozie.

Obserwowane fakty odstępstwa od tak pojętej tezy stałości liczby chromosomów były na ogół interpretowane jako zjawiska sporadyczne, wyjątkowe (Geitler, 1953). Dopiero badania ostatniego dwudziestolecia wykazały, że poliploidyacja tkanek jest zjawiskiem bardzo powszechnym, towarzyszącym procesom różnicowania się tkanek zarówno u organizmów roślinnych, jak i zwierzęcych. Wykształcony organizm jest złożonym kompleksem tkanek, z których jedne pozostają diploidalne, inne natomiast uzyskują wyższe stopnie ploidalności.

Poliploidyacja tkanek może odbywać się przy udziale dwu zasadniczych mechanizmów: wskutek zaburzeń normalnego przebiegu mitozy, albo znacznie częściej w wyniku endomitozy.

Jeden z typów zaburzeń mitozy polega na łączeniu się w metafazie, anafazie czy też telofazie całych zespołów chromosomowych należących do różnych jąder komórkowych. Proces ten zachodzi w komórkach dwu albo kilkujądrowych, zwykle o małej objętości. Wskutek ograniczonej przestrzeni wnętrza komórki poszczególne grupy chromosomów mogą ze sobą wchodzić w kontakt i w dalszej konsekwencji ze sobą się zlewać (Ryc. 7).

Inny typ zaburzeń polega na zahamowaniu mitozy, najczęściej w anafazie: dwie grupy chromosomów siostrzanych rozpoczynają wędrówkę ku przeciwnym biegunom; niekiedy jednak wskutek zaburzeń ruchu anafazowego nie osiągają one biegunów a całość materiału chromosomowego, przeznaczona na budowę dwu jąder telofazowych, zostaje otoczona wspólną błoną jądrową. W ten sposób powstaje jądro restytucyjne o liczbie chromosomów podwojonej w stosunku do liczby chromosomów jądra macierzystego. Zahamowanie mitozy może nastąpić również i we wcześniejszych fazach mitozy, mianowicie w metafazie, a nawet w profazie.

W przypadku gdy poliploidyzacja tkanek zachodzi przy udziale zaburzonych mitoz ustalenie stopnia poliploidalności nie przedstawia zasadniczych trudności: analiza figur mitotycznych pozwala na ogół na określenie dokładnej albo przybliżonej liczby chromosomów.

Znacznie większe trudności nastęrcza analiza endomitotycznej poliploidyzacji tkanek. Jako endomitozę określamy podział chromosomów zachodzący w obrębie jądra komórkowego, zachowującego w czasie tego podziału błonę jądrową. W toku endomitozy nie tworzy się wrzeciono, nie następuje podział jądra. Każdy cykl endomitotyczny prowadzi więc do podwojenia liczby chromosomów.

Zjawisko endomitozy zostało zinterpretowane w sposób nowoczesny po raz pierwszy przez Geitlera w badaniach przeprowadzonych nad *Heteroptera*; podsumowaniem tych badań jest praca tego autora z roku 1953. Główne jej wyniki zostały omówione przez Gajewskiego (1955). Cykl przemian morfologicznych chromosomów pewnych przedstawicieli *Heteroptera* w czasie endomitozy jest bardzo podobny do cyklu przemian, jakie w nich zachodzą w czasie mitozy: w miarę awansowania się endomitozy chromosomy ulegają spiralizacji, ich barwliwość stopniowo wzrasta i w momencie kulminacyjnym endomitozy chromosomy mają postać bardzo zbliżoną do chromosomów metafazowych w mitozie. W tym typie endomitozy możemy wyróżnić poszczególne jej stadia jako endoprofazę, -metafazę, -anafazę, -telofazę.

Opisany powyżej typ podziału endomitotycznego został zaobserwowany tylko u tych organizmów zwierzęcych, których chromosomy zachowują w jądrze metabolicznym znaczny, stopień spiralizacji i barwliwości; dotyczy to szczególnie chromosomów płciowych (Geitler, 1939/40). Na podstawie liczby chromosomów w jądrach metabolicznych — a w przypadku jąder wysoce poliploidalnych na podstawie liczby chromosomów płciowych — Geitler określał stopień ploidalności jąder komórkowych w różnych tkankach dojrzałych osobników *Gerris lateralis*. Tkanki somatyczne tego owada wykazują zróżnicowanie kariologiczne; w poszczególnych typach tkanek stopień ploidalności jąder komórkowych jest różny, na ogół w granicach od $2n$ do $32n$. Wyjątkowe miejsce w tym względzie zajmują komórki gruczołów ślinowych, których jądra mogą osiągać stopień $1024n$ a nawet $2048n$.

Bez porównania trudniejsza jest analiza endomitotycznej poliploidyzacji u roślin oraz u tych organizmów zwierzęcych, których chromosomy nie dają się wyod-

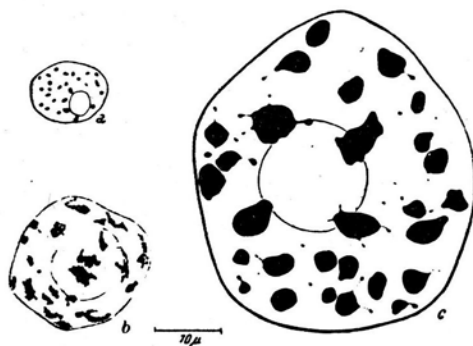
rębnić morfologicznie w jądrze spoczynkowym. Po zakończonym podziale mitotycznym bowiem matrix chromosomów ulega upłynnieniu, zdespiralizowane chromonemy słabo się barwią; jądro przybiera postać drobnoziarnistą (jądra chromonemowe). W takich jądrach endomitoza przebiega w sposób optycznie nieuchwytny: postać chromosomów w czasie endomitozy nieznacznie tylko odbiega od postaci chromosomów jądra spoczynkowego. O tym, że w tym typie jąder odbyła się endomitoza możemy sądzić tylko na podstawie jej efektu, jaki daje się stwierdzić przy zastosowaniu specjalnych metod.

Trudna, jednakże już w pewnych granicach możliwa, jest obserwacja samego procesu endomitozy w jądrach z wyraźnymi chromocentrami (Ryc. 1, 2, 3). Chromocentry są heterochromatynowymi odcinkami chromosomów, które zachowują w jądrze spoczynkowym matrix, pozostają zdespiralizowane i wyraźnie się barwią. Natomiast euchromatynowe partie tych chromosomów ulegają despiralizacji, tracą barwliwość, podobnie jak w poprzednio omówionym typie jąder. Wskaźnikiem odbywającej się endomitozy są pewne zmiany strukturalne chromocentrow. W toku endomitozy matrix chromocentrow ulega upłynnieniu, a w związku z tym ujawnia się wewnętrzna drobnoziarnista budowa chromocentrow (chromomery). Stadium to zostało określone jako stadium rozpylenia chromocentrow („Zerstäubungsstadium der Chromocentren“) (Ryc. 1b). Uzyskanie dobrych, odpowiednich do analizy obrazów rozpylonych chromocentrow jest trudne i wymaga zastosowania precyzyjnej techniki i dlatego również w przypadku jąder z chromocentrami analiza endomitotycznej poliploidyacji oparta jest głównie na analizie efektu endomitozy.

Efektem endomitozy w jądrach z chromocentrami są zmiany wielkości, albo zmiany liczby chromocentrow. Zmiany te są wskaźnikiem dla określenia w przybliżeniu stopnia ploidalności. Liczba chromocentrow w jądrach diploidalnych jest dla danego gatunku — stałą. Po dokonaniem cyklu endomitotycznym liczba chromocentrow może nie ulegać zmianie, zwiększają się jednak wówczas ich rozmiary, powstają tzw. endochromocentry (Ryc. 1, 2, 3). Endochromocentry tworzą się wskutek tego, że siostrzane chromonemy pozostają ze sobą złączone w ich odcinkach heterochromatynowych, podczas gdy słabo dostrzegalne (niekiedy tylko w sąsiedztwie chromocentrow) odcinki euchromatynowe rozchodzą się promieniście we wszystkich kierunkach (Ryc. 2b). W innych przypadkach siostrzane chromonemy całkowicie od siebie odsuwają się po każdym cyklu endomitotycznym; w konsekwencji zostaje więc podwojona liczba chromocentrow przy zachowaniu niezmięionej ich wielkości. Takie regularne zwiększanie się liczby chromocentrow jest zjawiskiem rzadkim (np. w mezofilu liści *Aizoaceae*). W szeregu przypadków stwierdzone zostały kombinacje tych dwu krańcowych typów zachowania się chromocentrow.

Metodą, która znalazła szerokie zastosowanie w określeniu stopnia ploidalności tkanek stałych jest ustalanie liczby chromosomów w mitozach spontanicznych albo indukowanych. Endomitoza zachodzi na ogół w jądrach, które już prze-

stały dzielić się mitotycznie. Niekiedy zdarza się jednak, że w endopoliploidalnych jądrach zostaje wznowiona aktywność mitotyczna. Mitozy te zachodzą albo autonomicznie, albo można je indukować działaniem różnych czynników. Takimi czyn-

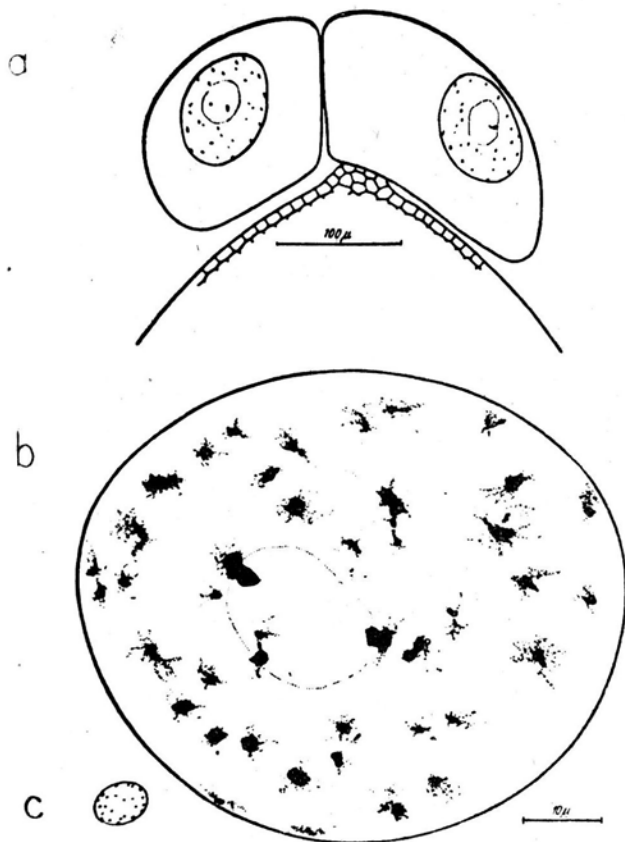


Ryc. 1 a—c. *Cucurbita pepo*, endomitotyczny wzrost objętości jąder i wielkości chromocentrów w różniących się komórkach włosków korony kwiatowej. a — diploidalne jądro, b — oktoploidalne jądro ze strukturami endomitotycznymi (rozpylenie chromocentrów), c — jądro 128-ploidalne z endochromocentrami (wg Tschermak-Woess i Hasitschka 1953).

nikami pobudzającymi do podziału jądra endopoliploidalne są bodźce traumatyczne oraz pewne substancje wzrostowe. Zranienie tkanki przez delikatne nakłucie (Schlichtinger, 1956) wyzwała mitozy w komórkach niezranionych sąsiadujących z raną. Wyzwalanie mitoz przez bodziec ranienia może również być procesem naturalnym. Tschernak-Woess i Doleżal (1953) obserwowały spontaniczne mitozy w miększu kory pierwotnej korzenia, w strefie tworzenia się korzeni bocznych. Zawiązki korzeni bocznych różnicują się w perycyklu, a następnie przebijając grubą warstwę kory pierwotnej wydostają się na zewnątrz. Zranienie komórek mięksiszowych jest bodźcem indukującym podziały mitotyczne w sąsiadujących komórkach.

Bardziej skutecznym bodźcem niż ranienie okazały się substancje wzrostowe. Działaniem tych substancji udało się indukować mitozy w kolenchymie, w tkance mięksiszowej, szczególnie w tkance wodnej (Fenzl i Tschermak-Woess 1954, Czeika 1956, Schlichtinger 1956 i inni).

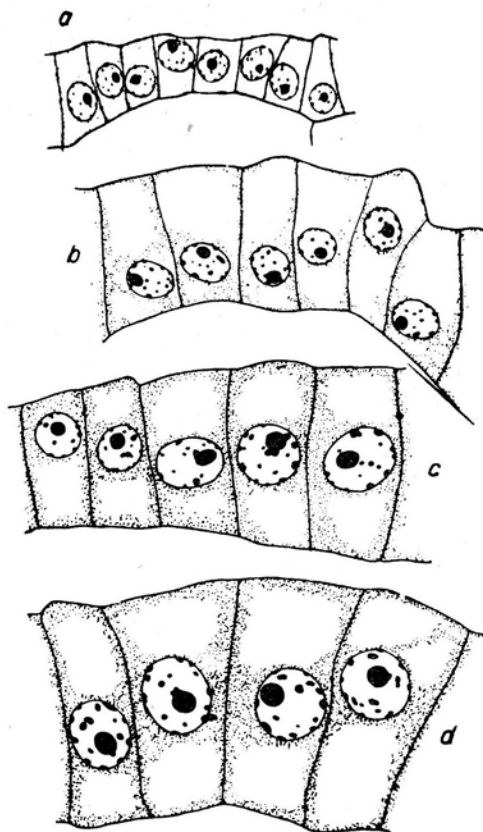
W mitozach postendomitotycznych chromosomy wykazują dość często charakterystyczne ułożenie; w profazie, a nawet jeszcze w prometafazie chromosomy siostrzane mogą być złączone w miejscach ich centromerów. Chromosomy te następnie rozłączają się, ale w metafazie leżą one obok siebie (Ryc. 4, 5). Jednakże ani substancje wzrostowe, ani bodźce ranienia nie są jakimś uniwersalnym sposobem indukowania mitoz w tkankach stałych. Okazało się bowiem, że na bodźce te reagują tylko jądra, które zatrzymały się na niższym stopniu ploidalności a nadto tylko jądra komórek o niezbyt zaawansowanej specjalizacji morfologicznej i fizjologicznej.



Ryc. 2 a—c. *Lupinus polyphyllus*. a — górna część starszego zarodka z komórkami suspensora, b — przy-puszczalnie 64-ploidalne jądro wykształconej komórki suspensora, z endochromocentrami, c — jądro diploidalne z komórki epidermy starszego zarodka (wg. Geitlera 1941, z Geitlera 1953).

W określaniu stopnia ploidalności jąder tkanek stałych doskonale usługi daje metoda pomiarów objętości jąder spoczynkowych. Metoda ta została opracowana w szczególach przez Carniela (1952), oraz przez Tschermak-Woess i Hasitschka (1953). Przeprowadzenie pomiarów objętości jąder w tkance poliploidalnej wskazuje, że po każdym cyklu endomitotycznym następuje rytmiczny wzrost objętości jądra komórkowego; objętości jąder wyrażają się stosunkiem 1:2:4:8 itd. (Ryc. 1, 2, 3).

Wzrost objętości jądra komórkowego nie zawsze jednak jest następstwem endomitotycznej poliploidyzacji. Objętość jąder zwiększa się również i wówczas, gdy poliploidyzacja zachodzi w wyniku zaburzeń mitozy. Powiększenie objętości jąder może pozostawać w związku ze zwiększeniem się ilości substancji białkowej soku jądrowego oraz z podwyższeniem stopnia uwodnienia jądra komórkowego. W związku z powyższym zmiany objętości jąder mogą być traktowane jako wskaźnik

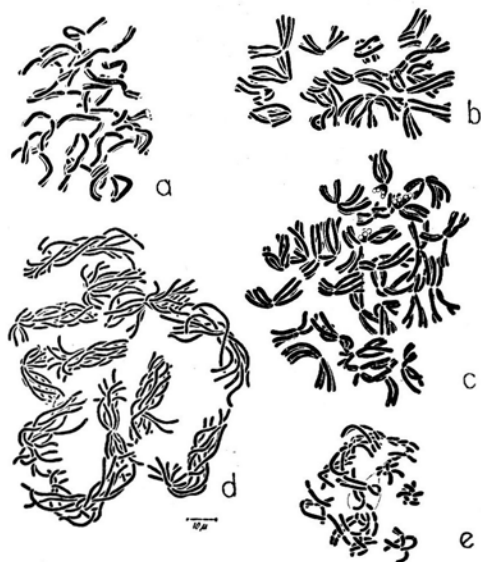


Ryc. 3 a—d. *Cucurbita pepo*, przekroje poprzeczne komórek tapetum w różnych stadiach rozwojowych, odpowiadające różnym stadiom mejozy w komórkach macierzystych pyłku (kmp). a — stadium premeiotyczne, b, c, — wczesna i późna profaza meiotyczna, d — stadium tetrad w kmp (wg Turała 1958)
(Pow. c. 700 ×)

endomitotycznej poliploidyzacji jedynie przy równoczesnym uwzględnieniu struktur wewnątrzjądrowych (rozpylone chromocentry, endochromocentry i in.).

Poznanie mechanizmów poliploidyzacji, opracowanie nowych metod ustalania stopnia ploidalności jąder w tkankach stałych pozwoliło na przeprowadzenie analizy kariologicznej różnych tkanek. Na podstawie dotychczasowych badań możemy stworzyć sobie już obecnie wyraźny obraz stosunków kariologicznych w tkankach *Angiospermae*.

Opracowana została bardzo wszechstronnie anatomia kariologiczna korzenia (Holzer 1952, Tschermak-Woess i Doleżal 1953, Geitler 1953). Istnieją gatunki, których korzenie zbudowane są wyłącznie z tkanek diploidalnych. U innych gatunków różne tkanki korzenia osiągają w toku różnicowania różne stopnie ploidalności. Dotyczy to szczególnie tkanki mięsistej kory pierwotnej i rdzenia, w której stopień ploidalności jąder jest od $2n$ do $8n$, niekiedy nawet $16n$. Epiderma



Ryc. 4 a—c. *Tradescantia virginica*. a — diploidalna prometafaza, b — tetraploidalna prometafaza, częściowo pojedyncze chromosomy, częściowo chromosomy połączone w pary (diplochromosomy), c — oktoploidalna prometafaza z diplochromosomami (niektóre już rozłączyły się) z rdzenia (nie wysowano wszystkich chromosomów). d-e. *Kniphophia natalensis*. d — 16-ploidalna profaza z pęczkami po 8 chromosomów siostrzanych, e — oktoploidalna profaza, chromosomy w grupach po cztery (wg Fenzl i Tschermak-Woess, 1954).

korzenia jest z reguły diploidalna, ale utwory pochodzenia epidermalnego mogą osiągać wyższy stopień ploidalności. I tak np. komórki, z których wykształcają się włosniki (trichocyty) u niektórych przedstawicieli *Hydrocharitaceae* i *Potamogetonaceae* mają wyższe liczby chromosomów niż komórki epidermy (Geitler 1941, cyt. wg Geitlera 1953; Tschermak-Woess i Hasitschka 1953, 1954).

Jądra wykształconych trichocytów *Trianea bogotensis* mogą osiągać stopień 32n. Ten sam stopień poliploidalności mają trichocyty *Hydrocharis morsus ranae*, *Stratiotes aloides* (Tschermak-Woess i Hasitschka 1953). Niższy stopień poliploidalności osiągają trichocyty u *Vallisneria spiralis* i *V. gigantea* (4n, 8n),



Ryc. 5. *Spinacia oleracea*, tetraploidalna i oktoploidalna metafaza postendomitotyczna z wierzchołka wzrostu korzenia (chromosomy siostrzane ułożone w pary) (wg Gentscheffa i Gustafssona, 1939) (Pow. c. 1800 ×).

Potamogeton densus, *P. natans* (8n). U wielu gatunków różnicowaniu się trichocytów nie towarzyszy poliploidyzacja, pozostają one diploidalne (Tschermak-Woess i Hasitschka 1954).

Analiza kariologiczna łądygi wykazała i w tym organie poliploidalne zróżnicowanie tkanek (Fenzl i Tschermak-Woess 1954, Czeika 1956). Komórki miękkiszowe kory pierwotnej i rdzenia łądygi mogą osiągać stopień poliploidalności 8n. Znacznie wyższy stopień poliploidalności stwierdzony został w komórkach tkanki wodnej sukulentów. W centralnej partii zmięśniałej łądygi *Cereus spachianus* występują wśród komórek o niższym stopniu ploidalności wielkie komórki 32 a nawet 64 ploidalne. Poliploidalna jest niekiedy również kolenchyma: u *Solanum lycopersicum* komórki tej tkanki mogą być tetra i oktoploidalne.

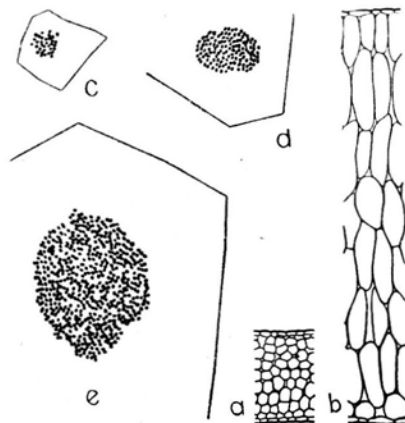
Dużo uwagi poświęcono anatomii kariologicznej liści. Jak wynika z zestawienia wyników dotychczasowych badań (Tschermak-Woess 1956a) epiderma liści jest z reguły diploidalna. Wyjątkowo tkanka ta może uzyskiwać wyższy stopień ploidalności. W epidermie liści *Portulaca grandiflora* stwierdzono występowanie komórek 32 a nawet 64 ploidalnych (Czeika 1956, 1958). Komórki epidermy liści *Gibbaeum heathii* mogą osiągać stopień do 32n, natomiast epiderma liści właściwych tego gatunku jest diploidalna (Schlichtinger 1956). Komórki szparkowe są zawsze diploidalne nawet u tych gatunków, których epiderma jest poliploidalna.

Typowy miękkisz asymilacyjny liścia — mezofil jest z reguły diploidalny (Tschermak-Woess 1956 a), ale poliploidalny może być mezofil u sukulentów, wykształcony częściowo w postaci tkanki wodnej. Komórki mezofilu *Gibbaeum heathii* mogą być 32 a nawet 64 ploidalne (Schlichtinger 1956). Różnicowanie się mezofilu liści *Kalanchoë Blossfeldiana* może być modyfikowane działaniem długości dnia (v. Witsch 1952, cyt. wg Geitlera 1953) (Ryc. 6). Gatunek ten jest rośliną dnia krótkiego. Liście roślin hodowanych na dniu długim wykazują słabszy stopień sukulencji: są cieńsze, zbudowane z komórek mniejszych; ich jądra są co najwyżej oktoploidalne. W liściach roślin hodowanych na dniu krótkim jądra komórek mezofilu odbywają dodatkowe cykle endomitotyczne, prowadzące do powstania jąder 32 ploidalnych. Wielkość komórek wzrasta, co przy zachowaniu mniej więcej tej samej liczby warstw komórek jak w typie poprzednim prowadzi do wyraźnego zwiększenia grubości liści. U niektórych gatunków poliploidyzacja towarzyszy również procesowi różnicowania się naczyń. We wczesnych stadiach różnicowania się naczyń komórki desmogeny, które następnie przekształcają się w człony naczyń, silnie powiększają swoje rozmiary. Wzrost objętościowy tych komórek może pozostawać w związku z poliploidyzacją ich jąder. Powiększenie rozmiarów członów naczynia jest cechą korzystną dla rośliny. Naczynia o szerokim świetle pełnią swoje funkcje sprawniej: mogą one w tym samym czasie przeprowadzić większe ilości wody i soli mineralnych niż naczynia o wąskich światłach.

Szczególnie wysoki stopień poliploidalności obserwowano w komórkach włosków (Tschermak-Woess i Hasitschka 1953, 1954). Jądra jednokomórkowych włosków parzących *Urtica dioica* mogą być 32—64 ploidalne, a u dwu innych

gatunków pokrzywy, *Urtica caudata* i *Urtica pilulifera* nawet 256-ploidalne. Wielkie podstawowe komórki włosków dwukomórkowych na pylnikach *Cucumis sativus* mają jądra 32, oraz 64 ploidalne (Turała 1960), u *Bryonia dioica* — o jeszcze wyższym stopniu poliploidalności — 256n (Tschermak-Woess i Hasitschka 1954). Również wysoki stopień ploidalności osiągają komórki włosków na koronie kwiatowej *Cucurbita pepo*. Tschermak-Woess i Hasitschka (1953) stwierdziły w nich występowanie jąder 128 ploidalnych (Ryc. 1).

Tkanką, której poświęcono w latach ostatnich szczególnie dużo uwagi jest tapetum pylnikowe. Carniel (1952, 1954) badając rozwój tapetum licznych ga-



Ryc. 6 a—e. *Kalanchoë Blossfeldiana*, przekrój poprzeczny liścia rośliny hodowanej na dniu długim (a), na dniu krótkim (b), c — diploidalna mitoz w komórce merystematycznej wierzchołka wzrostu pędu, d — mitoz 8-ploidalna z liścia dnia długiego, e — mitoz 32-ploidalna z liścia dnia krótkiego. (wg Witsch, 1952, z Geitlera, 1953).

tunków spośród *Angiospermae* stwierdził, że tylko u niektórych gatunków komórki tapetum pozostają jednojądrowe, diploidalne. U większości gatunków w tapetum odbywają się jeszcze dodatkowe podziały mitotyczne, które przy zahamowanej cytokinezie prowadzą do powstania komórek o zwiększonej liczbie jąder. W sąsiadujących ze sobą komórkach liczba dodatkowych mitoz może być różna. Czterojądrowe komórki obserwowano w tapetum *Ranunculus ficaria* (Carniel 1952), *Aconitum variegatum* (Trela 1958), 8-jądrowe — znacznie rzadziej, np. u *Hieracium amplexicaule* (Gentscheff i Gustafsson 1939), *Leontodon autumnalis* (Meyer 1925), a w latach ostatnich u 49-chromosomowej formy *Valeriana officinalis* (Skalińska 1958). W tapetum *Valeriana officinalis* czwarty dodatkowy podział mitotyczny ulega zablokowaniu w metafazie. Podział ten dochodzi do skutku w tapetum *Taraxacum officinale* (Cooper 1933) i *Taraxacum pinniticum* (Małecka 1961) prowadząc do powstania komórek 16-jądrowych.

Dodatkowe mitozy w komórkach tapetum ulegają dość często zaburzeniom (zlewanie się jąder, jądra restytucyjne), co prowadzi do zmian liczby jąder oraz

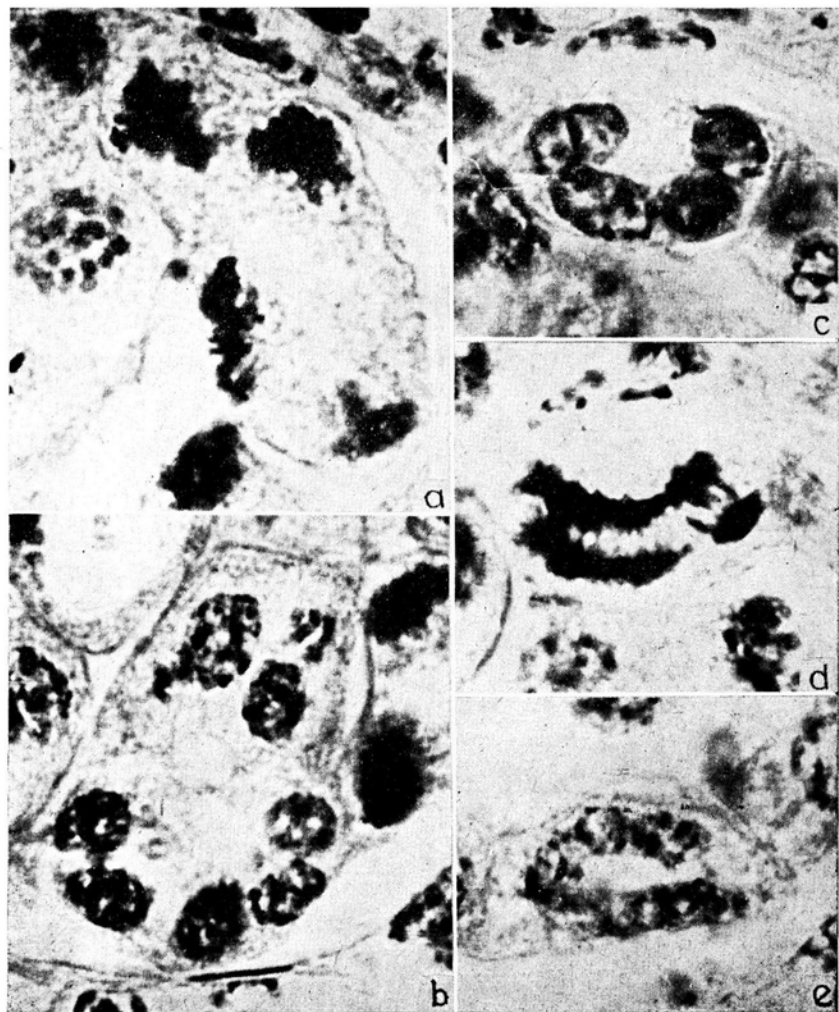
do podwyższania stopnia ich ploidalności. Analiza tych zaburzeń u *Valeriana officinalis* (Skalińska 1958) wykazała, że pozostają one w wyraźnym związku ze stosunkami przestrzennymi panującymi w komórce. W dużych, silnie zwakuolizowanych komórkach (Ryc. 7a, b) jądra są od siebie znacznie oddalone, mitozy przebiegają normalnie, a efektem trzech dodatkowych mitoz są komórki 8-jądrowe. Natomiast w małych komórkach stłoczenie jąder na małej przestrzeni (Ryc. 7c, d) prowadzi do zaburzeń mitoz, takich jak zlewanie się jąder, powstawanie jąder restytucyjnych, co w krańcowym przypadku może doprowadzić do powstania tylko jednego jądra 16-ploidalnego (Ryc. 7e).

Mało znamy dotychczas roślin z tapetum jednojądrowym, endopoliploidalnym. Takie tetraploidalne jądra występują w tapetum *Helleborus foetidus*, oktoploidalne — u *Lupinus regalis* i *Manetia bicolor* (Carniel 1952). Wyższy stopień ploidalności osiągają niektóre komórki tapetum *Cucurbita pepo* (Turała, 1958). W całkowicie wykształconym tapetum tego gatunku (Ryc. 3) stopień ploidalności jąder, obliczony na podstawie ich objętości, wynosi $2n$, $4n$, $8n$, $16n$. W jądrach o najwyższym stopniu ploidalności ($16n$) musiały zajść aż 3 fale endomitotyczne.

Badania lat ostatnich przyniosły szereg interesujących danych, dotyczących anatomii kariologicznej załączka. Obserwowano już dość dawno, iż antypody niektórych przedstawicieli *Ranunculaceae* są wielkie i posiadają wielkie jądra komórkowe. U *Caltha palustris* poliploidyzacja jąder antypod odbywa się w wyniku zlewania się wrzecion w dodatkowych mitozach (Grafl 1941, cyt. wg Geitlera 1953). Powstawanie jąder restytucyjnych obserwowała Hasitschka-Jenschke (1959a) w antypodach *Anemone hepatica* i *Anemone pulsatilla*. Poliploidyzacja jąder antypod może odbywać się również w wyniku endomitoz. Ogromne jądra antypod *Clivia miniata* osiągają maksymalnie stopień $32n$ (Tschermak-Woess, 1957a) a u *Aconitum variegatum* (Tschermak-Woess 1956 b) i *Papaver Rhoeas* (Hasitschka 1956) jeszcze wyższy — maksymalnie $128n$.

Analizą kariologiczną została objęta również endosperma różnych przedstawicieli spośród *Angiospermae*. Starsze badania nad endospermą dotyczyły rozwoju tej tkanki, mało natomiast było obserwacji nad jej kariologią. Już jednak i z tych badań można było wnosić, że endosperma pewnych gatunków podlega poliploidyzacji. Duncan i Ross (1950) stwierdzili, że jądra endospermy *Zea Mays* zwiększają w toku różnicowania się tej tkanki swoją objętość, zaś Pannet (1953) obserwował u tego gatunku mitozy heksaploidalne z charakterystycznym ułożeniem chromosomów w pary. Na podstawie objętości jąder Steffen (1955) stwierdził, że w mikropylarnym obszarze endospermy *Pedicularis palustris* występują obok typowych komórek z jądrami triploidalnymi komórki o podwojonej liczbie chromosomów — $6n$, a w obszarze chalazalnym — komórki o jądrach $12n$. Enzenberg (1961) stwierdziła u pewnych gatunków poliploidyzację endospermy w wyniku zaburzonych mitoz, u innych — w konsekwencji endomitozy. Zaburzenia mitoz w endospermie polegają wyłącznie na zahamowaniu tego procesu i powstawaniu jąder restytucyjnych. Autorka nigdy nie obserwowała w endospermie zlewania się jąder. Jądra restytucyjne endospermy *Daphne mezereum*, *Hypericum olympicum* są maksy-

malnie 12 ploidalne, u *Iris orchidioides* — aż 384 ploidalne. Również wysoki stopień poliploidalności mogą osiągać komórki endospermy w następstwie endomitozy. Endosperma *Cucumis sativus* zawiera komórki o maksymalnej liczbie chromosomów $24n$; ale w haustorium pochodzenia endospermowego, jakie wykształca się w chalazalnej części zalążka jeszcze jedna dodatkowa endomitoza prowadzi do powstania jąder 48-ploidalnych.



Ryc. 7 a—e. *Valeriana officinalis*, tapetum pylnikowe, a—duża komórka w trzecim podziale mitotycznym, b — wielka, silnie zwakuolizowana komórka tapetum po trzecim podziale mitotycznym (8 jąder diploidalnych, jedno częściowo poza płaszczyzną optyczną), c — mała komórka tapetum z czterema stłoczonymi jądrami diploidalnymi, d — mała komórka w trzeciej mitozie: trzy wrzeciona telofazowe złane, czwarte w bliskim sąsiedztwie. Mosty pomiędzy rozchodzącymi się ku biegunom grupami chromosomów. e — 16-ploidalne jądro powstałe po trzech zahamowanych mitozach (wg Skalińskiej, 1958) (Pow. c. 1635 \times).

Jeszcze wyraźniej ten podział endospermy na obszary o różnym stopniu ploidalności zaznacza się u *Phlomis viscosa*. Endomitotyczna poliploidyzacja endospermy u tego gatunku odbywa się tylko w jej części mikropylarnej; jądra komórkowe są tam 6-, 12- a wyjątkowo 24-ploidalne. Natomiast dwa jądra haustorium endospermowego w mikropylarnej części zalążka mogą osiągać stopień aż 384n.

To zróżnicowanie endospermy na obszary o różnym stopniu ploidalności wydaje się pozostawać w związku z aktywnością metaboliczną odpowiednich jej partii. Endosperma jest tkanką, odgrywającą rolę w procesach odżywiania zarodka. Szczególnie aktywne są w tym względzie haustoria, które wnikając pomiędzy inne tkanki zalążka zdobywają i przeprowadzają substancje potrzebne dla odżywiania zarodka.

Wysoki stopień poliploidalności osiągają również jądra komórek suspensora o charakterze haustorialnym. U *Lupinus polyphyllus* osiągają one przypuszczalnie stopień 64n (Geitler 1941, wg Geitlera 1953) (Ryc. 2). U *Potamogeton densus* i *Alisma lanceolatum* — maksymalnie 128n (Hasitschka-Jenschke 1959b).

W wysoce endopoliploidalnych jądrach spoczynkowych antypod *Aconitum* (Tschermak-Woess, 1956 b), *Papaver Rhoeas* (Hasitschka, 1956), *Clivia miniata* (Tschermak-Woess, 1957 a), w haustoriach u *Rhinanthus* (Tschermak-Woess, 1957 b) i *Phlomis viscosa* (Enzenberg, 1961) stwierdzono występowanie charakterystycznych struktur jądrowych, znanych dotychczas tylko ze świata zwierzęcego. Są to chromosomy olbrzymie. W formie typowej występują one w gruczołach śliniankowych starszych larw *Diptera* i są wyraźnie widoczne w jądrach spoczynkowych. Chromosom olbrzymi jest produktem endomitotycznego uwielokrotnienia chromosomu macierzystego. Silnie zde spiralizowane chromonemy siostrzane pozostają ze sobą związane na całej ich długości, a leżące obok siebie identyczne chromomery są widoczne w takim pęczku chromosomów w postaci wyraźnych prążków. Chromosomy olbrzymie u *Diptera* są ok. 100x dłuższe od odpowiednich chromosomów metafazowych. Ich liczba jest o połowę mniejsza od diploidalnej liczby chromosomów, wskutek tego, iż homologiczne chromosomy są połączone w pary (somatyczna koniugacja).

Chromosomy olbrzymie roślin różnią się pewnymi właściwościami od chromosomów olbrzymich zwierząt i są dlatego określane jako „chromosomy olbrzymie“ albo roślinne chromosomy olbrzymie. Stopień despiralizacji siostrzanych chromosomów wchodzących w skład roślinnego chromosomu olbrzymiego jest znacznie słabszy niż u zwierząt, są one tylko ok. 10x dłuższe od odpowiednich chromosomów metafazowych; nie ma w nich również wyraźnie widocznej struktury prążkowej (struktura ta jest zaznaczona w jądrach antypod *Aconitum variegatum*). Liczba chromosomów olbrzymich w roślinnym jądrze endopoliploidalnym jest równa somatycznej liczbie chromosomów.

Endochromocentry i chromosomy olbrzymie stanowią dwa krańcowe typy struktur endopoliploidalnych jąder metabolicznych. Pośrednie miejsce między nimi zajmują „struktury pęczkowe“, opisywane już przez Geitlera (1955) w endospermie *Allium ursinum*, a przez Hasitschka-Jenschke (1956, 1959 a, b) w endo-

spermie, synergidach i antypodach. Takie pęczki chromosomów są zgrupowaniami chromosomów potomnych powstałych endomitotycznie z jednego chromosomu; ich układ w obrębie pęczka jest bardziej luźny niż w chromosomach olbrzymich; chromosomy te są słabiej zdespiralizowane.

Jak widać z powyższego omówienia anatomia kariologiczna jest obecnie w wcześniejszym etapie rozwojowym, w okresie rejestrowania faktów. Jest to etap konieczny, poprzedzający badania nad wyjaśnieniem związków przyczynowych między różnicowaniem się tkanek a procesami poliploidyacji.

Uderzający jest fakt, iż poliploidyacja towarzyszy najczęściej różnicowaniu się komórek o wzmożonej aktywności metabolicznej, zaangażowanych w wytwarzaniu, przeprowadzaniu czy magazynowaniu substancji metabolicznych.

Jakkolwiek anatomia kariologiczna nie dała nam dotychczas jednoznacznej odpowiedzi na pytanie, jakie czynniki decydują o tym, że pewne jądra przestają się dzielić mitotycznie a mogą jeszcze dzielić się endomitotycznie, jakie jest znaczenie endomitozy dla procesów różnicowania się tkanek, jednak ożywiła ona nauki anatomiczne, pobudziła na nowo zainteresowanie dla wydawałoby się już zapomnianych badań w tej dziedzinie.

*Katedra Anatomii i Cytologii Roślin
Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków*

LITERATURA

- Carniel K. 1952. Das Verhalten der Kerne im Tapetum der *Angiospermen* mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. *Österr. Bot. Zeitschr.* 99, 318—362.
- Carniel K. 1954. Endomitosen im zellulär-einkernigem Tapetum. *Österr. Bot. Zeitschr.* 101, 435—436.
- Cooper D. C. 1933. Nuclear divisions in the tapetal cells of certain *Angiosperms*. *Amer. Journ. of Bot.* 20, 358—364.
- Czeika G. 1956. Strukturveränderungen endopolyploider Ruhekerne im Zusammenhang mit wechselnder Bündelung der Tochterchromosomen und karyologisch-anatomische Untersuchungen an Sukkulenten. *Öster. Bot. Zeitschr.* 103, 536—566.
- Czeika G. 1958. Über das spontane Auftreten von Mitosen und unäqualen Cytokinesen in der endopolyploiden Epidermis von *Portulaca grandiflora*. *Planta*, 51, 566—574.
- Duncan R. E. and Ross J. G., 1950. The nucleus in differentiation and development III. Nuclei of maize endosperm. *J. of Heredity* 41, 259—268.
- Enzenberg U. 1961. Beiträge zur Karyologie des Endosperms. *Österr. Bot. Zeitschr.* 108, 245—285.
- Fenzl E. und Tschermak-Woess E. 1954. Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der *Angiospermen*. *Österr. Bot. Zeitschr.* 101, 140—164.
- Gajewski W. 1955. Endomitoza. *Kosmos* 5, 682—690.
- Geitler L. 1939/40. Die Entstehung der polyploiden Somakerne der *Heteropteren* durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. *Chromosoma* 1, 1—22.
- Geitler L. 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia* 6, 1—89.
- Geitler L. 1955. Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. *Österr. Bot. Zeitschr.* 102, 460—475.
- Gentscheff G. and Gustafsson A. 1939. The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I/ II. *Hereditas* 25, 349—358.
- Hasitschka G. 1956. Bildung der Chromosomenbündeln nach Art der Speicheldrüsenchromosomen,

- spiralisierte Ruhekernechromosomen und andere Struktureigentümlichkeiten in den endopolyploiden Riesenkerne der Antipoden von *Papaver Rhoeas*. Chromosoma 8, 87—113.
- Hasitschka-Jenschke G., 1959 a. Vergleichende karyologische Untersuchungen an Antipoden. Chromosoma 10, 229—267.
- Hasitschka-Jenschke G. 1959 b. Bemerkenswerte Kernstrukturen im Endosperm und im Suspensor zweier *Helobiae*. Österr. Bot. Zeitschr. 106, 301—314.
- Holzer K. 1952. Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. Österr. Bot. Zeitschr. 99, 118—155.
- Matecka J. 1961. Studies in the mode of reproduction of the diploid endemic species *Taraxacum pinnatum* Pawl. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. IV, 25—42.
- Meyer K. 1925. Über die Entwicklung des Pollens bei *Leontodon autumnalis* L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 43, 108—114.
- Poddubnaja-Arnoldi W. 1931. Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischen Fragen. Beih. Bot. Zbl. 48, 141—237.
- Punnet H. 1953. Cytological evidence of hexaploid cells in Maize endosperm. J. of Heredity 44, 257—259.
- Schlichtinger F. 1956. Karyologische Untersuchungen an endopolyploiden Chromozentrenkernen von *Gibbaeum heathii* im Zusammenhang mit der Differenzierung. Österr. Bot. Zeitschr. 103, 485—528.
- Skalińska M. 1958. Studies in the karyological differentiation of the tapetum in *Valeriana*. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1, 45—54.
- Steffen 1955. Endomitose im Endosperm von *Pedicularis palustris* L. Planta 47, 625—652.
- Tschermak-Woess E. 1956 a. Karyologische Pflanzenanatomie. Protoplasma 46, 798—834.
- Tschermak-Woess E. 1956 b. Notizen über die Riesenkerne und Riesenchromosomen in den Antipoden von *Aconitum*. Chromosoma 8, 114—134.
- Tschermak-Woess E. 1957 a. Über Kernstrukturen in den endopolyploiden Antipoden von *Clivia miniata*. Chromosoma 8, 637—649.
- Tschermak-Woess E. 1957 b. Über das regelmässige Auftreten von „Riesenchromosomen“ in Chala-zahaustorium von *Rhinanthus*. Chromosoma 8, 523—544.
- Tschermak-Woess E. und Doležal R. 1953. Durch die Seitenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. Österr. Bot. Zeitschr. 100, 358.
- Tschermak-Woess E. und Hasitschka G. 1953. Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei *Angiospermen*, Chromosoma 5, 574—614.
- Tschermak-Woess E. und Hasitschka G. 1954. Über die endomitotische Polyploidisierung im Zuge der Differenzierung von Trichomen und Trichozyten bei *Angiospermen*. Österr. Bot. Zeitschr. 101, 77—117.
- Trela Z. 1958. Cytological processes during the differentiation of the tapetal cells of *Aconitum variegatum* L. Acta Biolog. Crac. Ser. Bot. 1, 35—43.
- Turała K. 1958. Endomitosis in the tapetal cells of *Cucurbita pepo* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1, 25—34.
- Turała K. 1960. Endomitotical processes during the differentiation of the anthers hairs of *Cucumis sativus* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 3, 1—13.