

E. CZOSNOWSKI

## BADANIA EMBRIOLOGICZNE NAD PRZEDSTAWICIELAMI PODRODZINY *PRUNOIDEAE* (PRZEGLĄD LITERATURY)

### I. ROZWÓJ ZALAŻKA, WORECZKA ZALAŻKOWEGO, BIELMA I ZARODKA

#### I. WSTĘP

Embriologią gatunków należących do podrodziny *Prunoideae* interesowano się już dawno. Jest to zrozumiałe zważywszy na znaczenie gospodarcze tej grupy roślin; wraz z *Pomoideae* stanowi ona trzon sadownictwa europejskiego. Badania embriologiczne dotyczące *Prunoideae* prowadzone były — ogólnie biorąc — w dwóch kierunkach: jedne z nich koncentrowały się na rozwoju gametofitu męskiego, drugie na rozwoju żeńskiego układu rozrodczego. Prace obu kierunków nawiązują do praktyki sadowniczej, ale szczególnie badania pierwszego z nich często były inspirowane przez żywotne problemy praktycznego sadownictwa. Było mianowicie nie tylko interesujące teoretycznie, ale i ważne z praktycznego punktu widzenia wyjaśnienie obszernego zagadnienia nieprawidłowości zachodzących w toku mikrosporogenezy, jak i dalszego rozwoju gametofitu męskiego. Z tym bowiem problemem wiąże się ściśle zagadnienie współzależności rozwojowych kształtujących się między łagiewką pyłkową i tkankami słupka, a więc i zasadniczy aspekt tzw. niepłodności pyłku. Jest to zagadnienie nader złożone realizujące się na bazie zmian genetycznych, fizjologicznych i cytologicznych. Wypada podkreślić, że ta wyjątkowa komplikacja omawianych stosunków u drzew owocowych wywołana jest w dużej mierze ich naturą genetyczną jako wielokrotnych mieszańców. Żeński układ rozrodczy z natury swej jest bardziej złożony niż męski i dlatego — w świetle wyżej podanych przyczyn — interpretacja jego struktury i powiązań rozwojowych u przedstawicieli *Prunoideae* jest jeszcze trudniejsza niż układu męskiego. To jest — wydaje się — przyczyną, dla której mimo stosunkowo duże liczby prac poświęconych budowie i funkcji tego układu, niewiele z nich potrafi odpowiedzieć na pytania stawiane przez współczesne sadownictwo.

W niniejszym artykule podsumowuję wyniki badań koncentrujących się wyłącznie na badaniu żeńskiego układu rozrodczego *Prunoideae*.

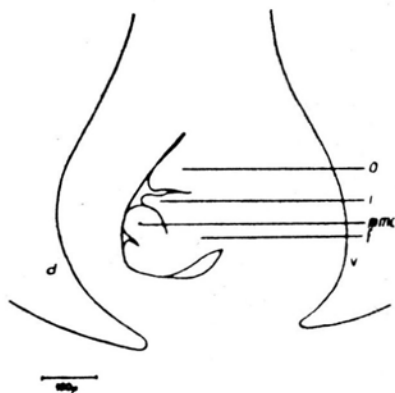
## 2. ZALAŻEK I MEGASPOROGENEZA

Gatunki należące do podrodziny *Prunoideae* posiadają słupek górny zbudowany z jednego owocolistka, ale, jak wiadomo, nierzadko spotyka się u przedstawicieli tej grupy roślin słupki złożone z dwóch owocolistków zrosniętych co najmniej w nasadowej części słupka. Jednokomorowa zalążnia zawiera z reguły 2 zalążki, z których zwykle tylko jeden przeżywa i rozwija się w nasienie. U *Prunus avium* ta segregacja następuje tuż przed pełnią kwitnienia (Tukey 1933a); to samo stwierdza dla śliwowych Konstantinowa (1960 — cyt. z Radionenko 1963b), a Radionenko (1963b) znajduje różnice w rozwoju zalążków u *Armeniaca vulgaris* przed kwitnieniem jako również zachodzące w czasie kwitnienia. Sterling (1964) wśród wielu zbadanych gatunków należących do *Prunoideae*, tylko u *P. dulcoulxii* stwierdziła występowanie również zaląźni z jednym zaląźkiem. Są także doniesienia o wykształcaniu się zaląźków bliźniaczych u *P. avium* (Eaton 1959a) i u *P. cerasus* (Krzyżan i in. 1963). U odmiany sadowniczej Windsor (*P. avium*) Eaton stwierdził występowanie zaląźków bliźniaczych w ilości 5—12%. Zjawisko to rzadko było notowane u innych rodzajów. U czereśni obejmuje ono tak zaląźki przeżywające, jak i degenerujące, choć te ostatnie znacznie rzadziej. Większość zaląźków bliźniaczych posiada dwa wyraźne mikropyle i ośrodki, a każdy z ośrodków otoczony jest integumentami. Zwykle jeden ośrodek jest znacznie mniejszy i nie zawiera woreczka zaląźkowego. Zdarza się, że zaląźek bliźniaczy jest inaczej wykształcony: posiada jedno mikropyle i jeden integument wewnętrzny i zewnętrzny, otaczający dwa równo wykształcone ośrodki, każdy z własnym woreczkiem zaląźkowym. Autor nie podziela zdania wcześniejszych badaczy, według których zaląźki bliźniacze miałyby powstawać przez łączenie się ośrodków względnie zaląźków, lub ich rozszczepienie. Według Eatona w czasie wczesnej dyferencjacji powstają oddzielne inicjały ośrodków.

Zaląźki są umieszczone brzeżnie i zawieszono na grubych i krótkich sznureczkach w górnej części komory zaląźniowej (ryc. 1 i 4). Są one zbliżone do anatropowych, gruboosrodkowe, z jednym lub dwoma integumentami.

Pierwszy Malpighi (1675) opisuje anatomię zaląźka i nasienia u *Rosaceae* w szczególności rodzajów *Amygdalus* i *Prunus*. Zaląźek *P. domestica* badał już Treviranus (1815), rozróżniając integument wewnętrzny i zewnętrzny, w którym znajdował wiązkę przewodzącą. Dopiero jednak Mounier (1872) czyni dokładniejsze obserwacje nad unaczynieniem nasion szeregu gatunków (m. in. *Armeniaca vulg.*, *P. padus*, *Amygdalus comm.*, *Cerasus avium*) i stwierdza, że schemat układu wiązek jest niemal identyczny u wszystkich tych gatunków; z chalazy biegnie wiązka w kierunku mikropyle rozgałęziając się po drodze. Godfrin (1880) bada anatomię łupiny dojrzałych nasion wielu przedstawicieli *Rosaceae* m. in. należących do *Prunoideae*. Stwierdza, że część bielma pozostaje w dojrzałych nasionach, i że wobec tego należy u nich rozróżnić dwa składniki łupiny różniące się pochodzeniem; integument nasienny jako przekształcone integumenty zaląźkowe i pozostałość bielma ściśle zespolona z integumentem nasiennym. Porównawczą analizę genetyki integumentów w rodzinie *Rosaceae* dał Péchoutre (1902), przedstawiając

ją na tle rozwoju całego zalążka. Autor stwierdza korelacje między orientacją osi zaczątków zalążka względem osi placenty, a oddaleniem od siebie komórek inicjujących powstanie integumentów. To z kolei ma decydować o tym, czy integumenty pozostaną wolne czy zrośnięte. Biorąc pod uwagę omawiane cechy, Péchoutre dzieli *Prunoideae* na dwie grupy gatunków należące do rodzajów: 1) *Armeniaca*, *Persica* i *Amygdalus*; 2) *Cerasus* i *Prunus*. Według tego autora gatunki pierwszej grupy posiadają oba integumenty niezrośnięte na całej przestrzeni od chalazy do mikropyle, natomiast u gatunków drugiej grupy są one wolne tylko w części mikropylarnej.

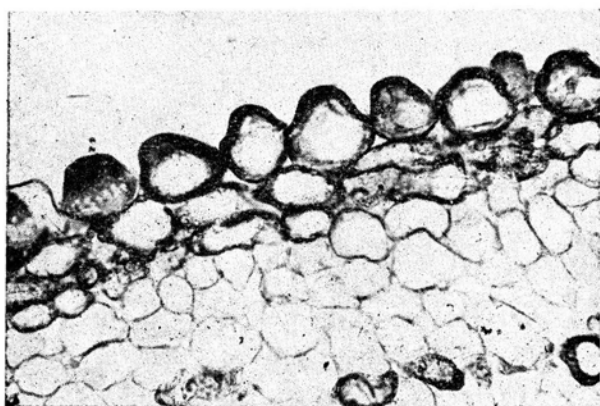


Ryc. 1. Zalążnia z zalążkiem *Prunus cerasifera* zawierającym komórkę macierzystą megaspor. Przekrój podłużny w płaszczyźnie grzbietobrzusznej. Pólschemat. Oryg. (d — strona grzbietowa zalążni; f — funikulus; i — integumenty; mmc — komórka macierzysta megaspor; o — obturator; v — strona brzuszna zalążni)

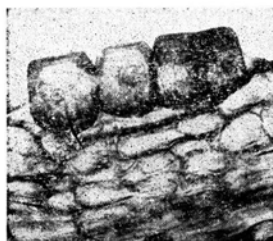
Tymczasem najnowsze, porównawcze badania Sterling (1964) wykazały, że spośród 27 badanych przez autorkę gatunków należących do *Prunoideae* tylko zalążki *P. besseyi* posiadają integumenty niezrośnięte na przestrzeni od mikropyle do połowy długości zalążka. U wszystkich pozostałych gatunków Sterling stwierdza wolne integumenty jedynie w ich części szczytowej (mikropylarnej), albo w ogóle brak strefy niezrośnięcia. W pierwszym przypadku autorka mówi o dwóch integumentach, w drugim o jednym i znajduje korelacje zachodzące m. in. między rozległością zrośnięcia się brzegów owocolistka i stopniem zrośnięcia się integumentów. W przypadku niepełnego zrośnięcia się brzegów owocolistka zawsze występują dwa integumenty, natomiast wśród gatunków nie posiadających takiej strefy niezrośnięcia («sutural opening») wiele z nich wykształca zalążki z jednym tylko, masywnym integumentem powstałym niewątpliwie ze zrośnięcia się dwóch integumentów.

Z dość szczegółowej analizy integumentów przeprowadzonej przez Ruehle (1924) wynika, że chalazalna wiązka prokambialna wykształca 3—4 główne odgałęzienia, a te dają odgałęzienia dalszych rzędów biegnące w wewnętrznej części

integumentu zewnętrznego. W zewnętrznej epidermie tego integumentu Ruehle wykrywa — po raz pierwszy u *P. amygdalus* — duże, dla *Prunoideae* charakterystyczne komórki o ścianach zdrewniałych, nierównomiernie pogrubionych i gęsto jamkowanych (ryc. 2 i 3). Ze względu na kształt nazywa je komórkami «beczułkowatymi» (Tonnenzellen). Grubość ścian tych komórek jest znacznie większa w ich górnej części niż w dolnej, w której kontaktują się one z komórkami subepidermalnymi integumentu, jak i z sąsiednimi komórkami beczułkowatymi. W tej też części ściany komórkowe zawierają liczne i duże jamki z widocznymi na przekrojach plazmodesmami. Komórki beczułkowate znajdujące się u podstawy załączka (wzgl. nasienia) w partii chalazalnej posiadają inny kształt i znacznie grubsze ściany niż występujące powyżej chalazy (ryc. 2 i 3). Ruehle sądzi, że testa nasion *Prunus*



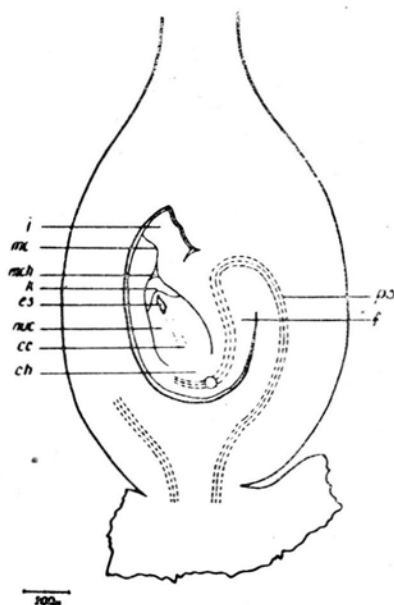
Ryc. 2. «Komórki beczułkowate» w strefie największego rozszerzenia młodego nasienia *Prunus cerasifera*. Widoczne silne pogrubienie ścian górnej części komórek. 160 ×. Oryg.



Ryc. 3. «Komórki beczułkowate» chalazalnej strefy młodego nasienia *Prunus cerasifera*. 230 ×. Oryg.

obok roli ochronnej posiada jeszcze właściwości chłonne i prawdopodobnie gromadzi wodę zaadsorbowaną z wilgotnego otoczenia. Kształt, struktura i występowanie komórek beczułkowatych właśnie na granicy nasienia i twardego, zdrewniałego endokarpu nasuwa inne jeszcze tłumaczenie ich obecności. Wydaje się mia-

nowicie, że komórki te zapobiegają zbyt ścisłemu kontaktowi energicznie rozrastającego się nasienia z mało elastycznym endokarpem, same zaś dzięki swej budowie nie podlegają zniszczeniu. Takie tłumaczenie zdaje się mieć poparcie m. in. w kształcie i grubości ścian tych komórek występujących u podstawy zalążka, a więc w miejscu najsilniejszego naporu rozrastającego się nucellusa na ścianę zalążni (endokarp). Brodawkowata powierzchnia zapewnia więc istnienie wolnej przestrzeni między nasieniem i endokarpem i jest bardzo prawdopodobne, że umożliwiła normalny przebieg procesu oddychania nasienia. W ten sposób komórki te miałyby zasadnicze znaczenie w okresie prowadzącym do pełnego rozwoju nasienia (w tym także w okresie jego dojrzewania wtórnego) jak również w czasie pęcznienia poprzedzającego kiełkowanie. Możliwe, że komórki beczułkowate spełniają obie te role — magazynują wodę i warunkują normalną, niezakłóconą wymianę gazową nasienia i perikarpu. Nie jest też wykluczone, że są to komórki wydzielnicze.



Ryc. 4. Zalążnia z zalążkiem *Prunus cerasifera* zawierającym woreczek zalążkowy dojrzały do zapłodnienia. Przekrój podł. w płaszczyźnie grzbietobrzusznej. Pólschemat. Oryg. (ch — chalaza; es — woreczek zal.; mc — kanał mikropylarny; mch — komora mikropylarna; nuc — nucellus; ps — wiązka przewodząca; — pozostałe oznaczenia j. w.)

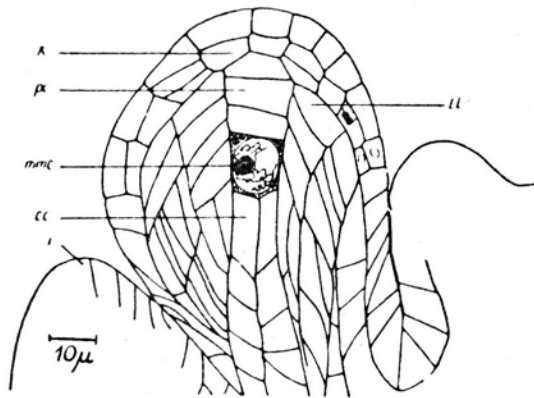
Mikropyle u *Prunus* tworzone jest przez integument wewnętrzny (Schnarf 1931). U *P. cerasifera* początkowo nie jest ono widoczne, dopiero wraz ze zróżnicowaniem biochemicznym komórek epidermy uwidacznia się na preparacie kanał mikropylarny, zresztą bardzo wąski i kręty (ryc. 4). Z reguły nie znajduje się on na przedłużeniu długiej osi nucellusa, a jest zorientowany bocznie. Takie jego po-

łożenie jest wtórne i wydaje się być spowodowane intensywnym wzrostem wierzchołka integumentów i obecnością dużego obturatora.

Na obecność obturatora u *Prunoideae* wskazuje Péchoutre (1902), ale dopiero Ruehle (1924) analizuje go dokładnie u tej grupy roślin; wyjaśnia, że organ ten ułatwia przeprowadzanie łągiwek pyłkowych w ich drodze do mikropyle i służy do ich odżywiania. Autor ten podejmuje też klasyfikację obturatorów występujących w tej podrodzynie i dzieli je na cztery typy, zaznaczając, że najczęściej występuje typ brodawkowy. Obturator stanowi tutaj rozrośniętą część placenty położoną nad funikulusem. U *P. cerasifera* w stadium, w którym załążek zawiera wykształconą komórkę macierzystą megaspor, organ ten jest już silnie rozwinięty i na przekroju podłużnym w płaszczyźnie grzbietobrzusznej zajmuje dużą przestrzeń w szczycie załąźni (ryc. 1). Nie posiada on wiązki przewodzącej, a brodawkowate komórki jego epidermy zawierają wielkie jądra i gęstą cytoplazmę. Początkowo cała jego tkanka jest wysoce aktywna mitotycznie, później procesy podziałowe ustają, cały obturator się kurczy, a po zabarwieniu hematoksyliną żelazową i zielenią trwałą dużo jego komórek wykazuje obecność brunatnej ziarnistości. Od pewnego momentu rozwój i kształt integumentów w ich części szczytowej wydaje się być ściśle uzależniony od obecności obturatora i wolnej przestrzeni komory załąźniowej w jego okolicy. Wygląda tak, jakby intensywny wzrost integumentów zmuszał je do wciskania się w wąską przestrzeń znajdującą się między tym organem a ścianą załąźniową. W rezultacie obserwuje się w kilku miejscach szczytu osłonek wpułkienia i wyżej opisane przesunięcie mikropyle, a także ściśle dostosowanie kształtu osłonek do kształtu obturatora i komory załąźniowej. W ten sposób dochodzi do bezpośredniego kontaktu epiderm i nie jest wykluczone, że dla załąźki obturator stanowi również źródło, z którego czerpie związki odżywcze. Zdaje się na to wskazywać fakt stosunkowo szybkiego, nagłego jego zanikania. Ruehle zaznacza, że organ ten po zapłodnieniu zupełnie zanika. Warto dodać, że wśród *Rosaceae* poza *Prunoideae* obturator posiadają jeszcze *Pomoideae* i *Spireoideae*, nie występuje natomiast u *Rosoideae*.

Załąźek w całej rodzinie *Rosaceae* jest grubośrodkowy (Schnarf 1929, 1931). Struktura anatomiczna ośrodka załąźki *P. cerasifera* zawierającego komórkę macierzystą megaspor (ryc. 5) jest już dość złożona i składają się na nią 3 podstawowe, dobrze wyróżniające się elementy: 1) epiderma z kalottą, 2) strefa «długiej osi» i 3) pozostała, zasadnicza tkanka nucellusa. Epidermę ośrodka u *P. cerasifera* budują komórki izodiametryczne lub wydłużone stycznie i zawierające stosunkowo wielkie jądra. Mniej więcej w okresie zakładania się archesporu, epiderma szczytowej części nucellusa w efekcie periklinalnych rozszczepień zaczyna tworzyć kalottę. Tkanka ta jest szczególnie charakterystyczna dla podrodzin: *Rosoideae*, *Pomoideae* i *Prunoideae* (Péchoutre, Ruehle, Schnarf). Rozwój tej tkanki jest względnie regularny i wydaje się być na tyle zsynchronizowany z innymi przejawami rozwojowymi załąźki, że niektórzy badacze (Czapik 1961) korzystają z etapów rozwojowych kalotty jako momentów odniesienia dla innych zjawisk zachodzących na terenie załąźki. Już Vesque (1879 — cyt. z Péchoutre) sygnalizuje obecność

kalotty (coiffe epidermique) u *Cerasus mahaleb*, a Ruehle nazywa ją «epidermale Haube» i stwierdza, że u *P. avium* składa się na nią 4—10 warstw komórek, oraz że gra ona pewną rolę przy przechodzeniu i odżywianiu łagiewek pyłkowych w ich drodze do woreczka zalążkowego. Później ochrania zarodek i stanowi dla niego tkankę odżywczą. U *P. cerasifera* kalotta zachowuje się bardzo długo i w okresie kiedy zarodek zaczyna wykształcać właściwe liście, tkanka ta jest jeszcze dobrze widoczna (E. Czosnowski 1965). Protoplasty natomiast znacznie wcześniej zaczynają wykazywać wyraźne objawy degeneracji będącej odbiciem aktywności rozwojowej młodego zarodka. Procesem tym objęte są najpierw komórki kalotty



Ryc. 5. Zalążek *Prunus cerasifera* z komórką macierzystą megaspor. Szczegół. Oryg. (cc — centralny słup komórek; k — tworząca się kalotta; 11 — szereg boczny komórek nucellusa; pc — kompleks parietalny; — pozostałe oznaczenia jw.)

przylegające do suspensora (i w tych najwcześniej zanikają protoplasty), później położone coraz wyżej. Pozostałe komórki epidermy nucellusa dzielą się przez jakiś czas niemal wyłącznie antyklinalnie; od pewnego jednak momentu komórki te jak i subepidermalna warstwa zaczynają wykazywać energiczne podziały periklinalne.

Na strefę «długiej osi» młodego zalążka składają się: a) komórki kompleksu parietalnego, b) komórka (-ki) macierzysta megaspor (k. m. m.) oraz c) «centralny słup» komórek. Zakładający się subepidermalnie archespor pierwotny odcina w podziale periklinalnym komórkę parietalną, która w wyniku podziałów, przede wszystkim periklinalnych daje początek całemu kompleksowi parietalnemu. Zależnie od gatunku zespół tych komórek jest mniej lub bardziej rozległy i rozciąga się między archesporium wtórnym (k. m. m.), a współcześnie rozwijającą się kalottą. Obecność kompleksu parietalnego sprawia, że archesporium założony subepidermalnie rozwija się potem w głębszych partiach nucellusa. Rozwój kompleksu jest bardzo szybki; u *P. cerasifera* jeszcze w obecności k. m. m. może się wykształcić 5—6 jego komórek, zaś w stadium megaspori czynnej (woreczka zal. 1-jądrowego) można ich znaleźć 9—10. Odcinanie komórki parietalnej i budowanie całego kompleksu

jest rysem bardzo charakterystycznym dla załączków grubośrodkowych i związane jest m. in. z odżywianiem woreczka załączkowego. Pierwszy etap rozwoju woreczka (do momentu zapłodnienia) u *Prunus* jest egzoskopowy i w tym okresie zużywa on niemal całkowicie kompleks parietalny. Dalszy rozwój woreczka niszczy zupełnie pozostałe jego komórki i wkrótce nie pozostaje po nich żadnego śladu.

W przypadku archesporu wielokomórkowego stwierdza się odpowiednio większą ilość kompleksów parietalnych. Ciekawy przypadek zaobserwowano u *P. cerasifera* (E. Czosnowski), gdzie komórka parietalna nie wytworzyła kompleksu komórek lecz została komórką macierzystą tetrady, dając w efekcie czynną megasporę. Tak więc z jednej komórki archesporu pierwotnego powstały dwa woreczki załączkowe (1-jądrowe).

U przedstawicieli podrodziny *Prunoideae* (podobnie jak u całej rodziny *Rosaceae*) notuje się występowanie od jednej do wielu k. m. m. (Jacobsson-Stiasny 1914b), a Ptak (1963) i Krenz (1963) stwierdzają, że w przypadku występowania większej ich ilości u *P. domestica* — (Węgierka z Bühlerthal c. var.) — znajdują się one w różnych stadiach rozwojowych. W wyniku podziału mejotycznego k. m. m. powstaje u *Prunus* zwykle tetradą liniowa, ale są doniesienia o tworzeniu triad (Vesque, Péchoutre, Jacobsson-Stiasny), a u przedstawicieli *Rosoideae* nawet 5 i 6 megaspor (Jacobsson-Stiasny). Autorka ta wymienia szereg gatunków wykształcających triadę m. in. *P. cerasus* i *P. communis*. Najnowsze jednak badania przeprowadzone nad embriologią czterech odmian sadowniczych *P. cerasus* (Krzyżan i in.) oraz nad *P. domestica* (Ptak, Krenz) stwierdzają niezmiennie obecność tetrad u tych gatunków — nigdy triad. Wszystkie megaspory danej tetrady uważa się za ekwiwalentne z punktu widzenia możliwości zainicjowania rozwoju woreczka załączkowego, chociaż zwykle tylko jedna z nich nim zostaje. U rodzaju *Prunus* jest nią megaspóra chalazalna. Centralny słup komórek (wg terminologii Ruehle — «Steg») rozciąga się środkiem nucellusa od archesporu (wzgl. woreczka zal.) do samej podstawy nucellusa (ryc. 4 i 5). Później, wraz z wydłużaniem się ośrodka, wydłużają się również komórki centralnego słupa zawierające więcej cytoplazmy niż obokległe komórki ośrodka. Schanderl (1949) uważa, że ten kompleks komórek nie służy do przewodzenia materiałów pokarmowych, a stanowi tylko pochwę dla rozwijającego się haustorium («... Diese im Zentrum des Nucellus entstehende Röhre hat aber nichts mit dem Saftstrom zu tun, sondern stellt eine Haustorialscheide dar» — str. 208). Pomijając nawet tłumaczenie dane przez Ruehle znaczenia tej tkanki (patrz niżej), trudno zgodzić się z interpretacją Schanderla. Można natomiast sądzić, że wydłużone, bogate w cytoplazmę komórki centralnego słupa są trawione przez wrastającą w niego rurkę haustorialną. Uzyskane w tym procesie materiały odżywcze byłyby zużywane przez intensywnie rozwijające się bielmo wolnojądrowe.

Pozostałą, zasadniczą tkankę nucellusa budują w tym stadium (występowania archesporu, tetrad) komórki, z których duża część usytuowana jest w boczne szeregi mniej lub bardziej odchylające się od równoległego położenia względem długiej osi nucellusa (ryc. 5). Wszystkie zawierają duże ilości cytoplazmy, stosunkowo

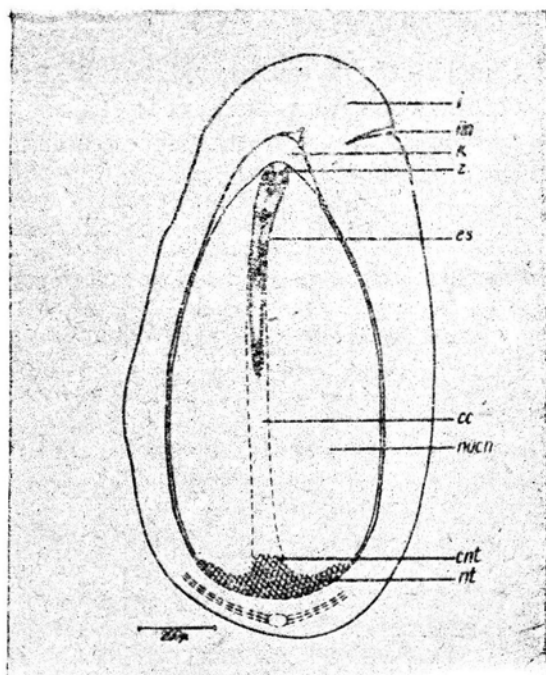


wielkie jądra i wykazują znaczną aktywność mitotyczną. Później ta jednorodność tkanki zasadniczej zanika i pojawia się jej zróżnicowanie na obszary mniej i bardziej podziałowo aktywne. Można wówczas wyróżnić dwa takie obszary z których jeden, w sąsiedztwie chalazy, budują komórki z zachowaną zdolnością do podziałów. Obok periklinalnie dzielącej się epidermy jest to drugi rejon nucellusa podziałowo aktywny, przy czym epiderma dostarcza komórek do jego wzrostu szerokościowego, a przychalazalna tkanka merystematyczna do wzrostu wydłużeniowego. Na drugi obszar komórek nucellusa, położony nad omawianą tkanką przychalazalną, składa się wielka grupa dużych komórek o małej zawartości cytoplazmy, oraz stopniowo (postępując od chalazy ku mikropyle) zmniejszających się jądrach i jąderkach i o malejącej aktywności podziałowej. Ta zasadnicza tkanka jest bardzo podobnie wykształcona już w stadium występowania woreczka zalążkowego 1—2 jądrowego i świadczy o wczesnym zróżnicowaniu nucellusa na obszary mniej i bardziej podziałowo aktywne. Świadczy zarazem o przejściu nucellusa jako całości z fazy powolnego wzrostu merystematycznego na energiczny wzrost spowodowany szybkim powiększaniem się komórek już istniejących. Komórki położone nad samą chalazą zachowują jeszcze przez pewien czas charakter embrionalny, później coraz liczniejsze z nich podlegają impregnacji związkami zasadochłonnymi nie wykazując już zdolności do podziałów. Impregnowaną część tkanki nucellusa Ruehle nazywa warstwą odżywczą (Nährschichte), a Radionenko (1963a) określa jako hypostazę. Prawdopodobnie wakuole żywych komórek zawierają duże ilości garbników, które w zamierających w czasie utrwalania komórkach wydostają się z wakuol impregnując cytoplazmę i ściany komórkowe. Ta impregnowana część nucellusa (hypostaza) przybiera kształt stożka, którego podstawa rozciąga się między nasadami integumentów i spoczywa na właściwej tkance chalazalnej, a szczyt (wypiętrzenie) styka się z centralnym słupem komórek (ryc. 6).

Ruehle znajduje u *P. avium* i *P. armeniaca* między hypostazą i centralnym słupem 5 dużych komórek, które nazywa «Basalzellen», lub «Basalzylinder». Inne gatunki *Prunus* mają mieć znacznie słabiej wykształcone te komórki, a u *P. cerasifera* w ogóle nie można ich znaleźć. Autor ten stwierdza obecność u *P. avium* przy zakończeniu chalazalnym woreczka zalążkowego dużych komórek nucellusa nazywając je «Embryosack-Schwanzzellen». Występują one również w nucellusie *P. cerasifera* i zawierają bardzo duże jądra i jąderka. Ruehle uważa, że materiały odżywcze dopływające wiązką przewodzącą do zalążka, przedostają się z chalazy do woreczka poprzez «komórki bazalne», następnie przez «Steg» (centralny słup komórek) i wreszcie przez «Embryosack-Schwanzzellen». Przypuszcza on, że w tych ostatnich może zachodzić przemiana tych związków.

Jak wspomniano na początku, przed pełnią kwitnienia względnie w czasie kwitnienia zwykle jeden z dwóch zakładających się zalążków degeneruje. Kozłowa (1960) uważa, że przeżywanie zalążka związane jest z lepszym wykształceniem systemu przewodzącego i tym samym z korzystniejszym zaopatrzeniem go w wiązki odżywcze. W przypadkach mniej więcej jednakowo wykształconych systemów przewodzących, oba zalążki rozwijają się podobnie; w konsekwencji

powstaje owoc dwunasienny. Eaton (1959b) donosi, że tkanka zalążka przeżywiającego wykazuje większą chłonność hematoksyliny niż degenerującego. Czasami jedyną różnicę między dwoma zalążkami ma stanowić kalotta, która w zalążku żywotnym jest silniej wysklepiona (long tapering kalotta), podczas gdy u zamierającego jest ona krótka i tępo zakończona (short and blunt). Przeprowadzając badania nad przyczynami opadania owoców u *Cerasus vulgaris* Bradbury (1929) stwierdza, że przeważająca część owoców w I fali opadu zawiera dege-



Ryc. 6. Zalążek *Prunus cerasifera* z woreczkiem zal. wrastającym w centralny słup komórek. Woreczek zawiera zygotę i 6 jąder bielma. Pólschemat. Oryg. (cnt — wypiętrzenie hypostazy; iin — wcięcie integumentów; nt — hypostaza; z — zygota; — pozostałe oznaczenia jw.)

nerujące oba zalążki. Nucellus ich słabiej się barwi, gdyż komórki jego zawierają mniej barwiącej się cytoplazmy. Jądra natomiast tych komórek posiadają dużo silnie barwiących się ciałek i jedno lub dwa wielkie jąderka. Nieco później ośrodek zaczyna silnie odstawać od integumentów.

### 3. WORECZEK ZALĄŻKOWY

Tuż przed pełnią kwitnienia woreczek zalążkowy osiąga stadium dojrzałości — jest on wówczas wydłużony i wąski i kontrastuje wielkością z olbrzymim nucellusem (ryc. 4). Rozwój jego przebiega według Typu Polygonum i woreczek 8-jądrowy

zawiera typowy aparat jajowy z dwiema synergidami. Eaton przeprowadza klasyfikację komórek jajowych u *P. avium* i dzieli je na cztery grupy celem wykazania związku między kształtem, zawartością i charakterem barwienia się komórki jajowej, a możliwościami przeżycia zalążka. Synergidy u tego gatunku można obserwować jeszcze 5—10 dni po zapłodnieniu (Tukey 1933a). Całą rodzinę *Rosaceae* charakteryzuje występowanie trzech małych, wkrótce zanikających antypod (Péchoutre, Ruehle, Schnarf), ale stwierdzono także obecność 4, 5 a nawet 6 antypod u dwóch odmian sadowniczych *P. cerasus* (Krzyżan i in.). Tukey zaznacza, że antypody u *P. avium* degenerują niemal bezpośrednio po utworzeniu się, a Ruehle nadmienia, że rzadko znajdował 3 antypody u tego gatunku i że degenerują one przed zapłodnieniem. Mniej więcej w okresie zapłodnienia następuje zlanie jąder polarnych. Wtórne jądro położone jest centralnie lub w mikropylarnej części woreczka. Procesy degeneracyjne zachodzące w zamierającym zalążku widoczne są najwcześniej w strukturze integumentów i ośrodka (patrz wyżej), podczas gdy komórka jajowa może nie wykazywać takich zmian choć jest wstrzymana we wzroście. Bradbury podaje, że degeneracja woreczka zalążkowego u *P. cerasus* objawia się wzmoczoną chłonnością safraniny i hematoksyliny, poza tym jest on mniejszy od normalnie rozwijającego się i silnie splazmolizowany. Bardzo często w jądrach nie można wykryć żadnej struktury poza jąderkami. Eaton (1959b) stwierdza, że degenerujący załazek u *P. avium* posiada mały, zaokrąglony woreczek.

#### 4. ZAPŁODNIENIE

Z obecnością obturatora wiąże się droga łagiewek pyłkowych zdążających do zalążka. U *P. cerasifera* łagiewki z szyjki wnikają do komory zalążniowej przy górnej nasadzie obturatorów i rosną na powierzchni ich papilarnej epidermy w kierunku mikropyle. Często można obserwować kilka łagiewek u wejścia do kanału mikropylarnego jak również w komorze mikropylarnej. Zewnętrzne komórki kalotty między które wnika łagiewka podlegają pewnym zmianom; jądro ich degeneruje, a cytoplazma barwi się czarno hematoksyliną żelazową. Tukey (1933a) przeprowadził doświadczenie, z którego wynika, że u czereśni w przypadku kwiatów emaskulowanych i zapylnych pyłkiem odmian zgodnych, łagiewki pyłkowe słabo przerastały szyjkę słupka i po 48 godz. od momentu zapylenia osiągały jej podstawę, ale dalej nie rosły. W przypadku zapylenia krzyżowego (kontrolowanego, ale bez emaskulacji), łagiewki znajdowano w tym samym czasie w zalążni, a nawet w mikropyle. Natomiast we wszystkich kwiatach swobodnie się zapyłających, łagiewki w dużej ilości przerastały szyjkę słupka i mikropyle. Ptak oraz Krenz opisują wejście kilku łagiewek do woreczka zalążkowego, zapłodnienie komórki jajowej i zlewanie się jąder polarnych u *P. domestica*. U *P. cerasus* łagiewka może przejść przez jedną z synergid, którą niszczy, podczas gdy druga zachowuje przez pewien czas normalne jądro (Krzyżan i in.). Bradbury u tego samego gatunku stwierdziła podwójne zapłodnienie w słupkach zebranych 3—4 dni po pełni kwitnienia, a Tukey nadmienia, że zapłodnienie u czereśni przebiega tak samo jak u wiśni

z tym, że czereśnia jest samosterylna. Zgodne są opinie co do tego, że kontakt względnie zlewanie drugiego jądra plemnikowego zachodzi z jednym z dwóch nie zlanych jeszcze jąder polarnych albo ze zlewającymi się tymi jądrami.

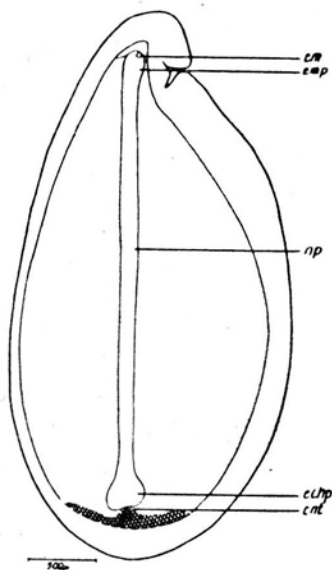
Z gospodarczego punktu widzenia zawsze było ważne zagadnienie opadania owoców przed ich dojrzeniem. Bradbury przeprowadziła badania na *P. cerasus* i stwierdziła, że dużo owoców przed dojrzeniem opada w trzech okresach. Większość opadających słupków (wzgl. owoców) jest zapyłona, a łagiewki pyłkowe osiągają komorę zalążniową. Przeważająca część słupków opadająca w I okresie ma oba zalążki degenerujące, a łagiewki dość bezładnie przerastają górną część komory zalążniowej. Prawie połowa owoców opadających w II okresie i niemal wszystkie opadające w III zawierają zarodki, z których część degeneruje. W wyniku tych badań autorka dochodzi do wniosku, że ani brak zapylenia, ani jakieś przeszkody stojące na drodze łagiewek do komory zalążniowej nie mogą być istotnymi przyczynami opadania owoców wiśni. Jedyną przyczynę widzi w złym odżywieniu owoców, o ile nie wchodzi tu w grę jakieś czynniki dziedziczne. Podobne stanowisko zajmuje Dorsey (1919 — cyt. z Bradbury), który stwierdził, że kwiaty śliw opadające w I okresie posiadają zdegenerowany słupek. Ponieważ nasilenie występowania takich słupków następuje po latach większego urodzaju, wiąże to zjawisko z odżywianiem. Nie wyklucza jednak istnienia innych przeszkód w formowaniu się normalnego owocu i uważa, że mogą być one wynikiem pewnej niezgodności wyrażającej się w powolnym wzroście łagiewki pyłkowej w tkance słupka. U śliw istnieje również sterylność wywołana degeneracją zarodka, a opadanie owoców w II okresie spowodowane jest brakiem zapłodnienia w złych warunkach atmosferycznych.

##### 5. ROZWÓJ BIELMA

W podrodzynie *Prunoideae* podobnie jak w całej rodzinie *Rosaceae* występuje bielmo jądrowe (Jacobsson-Stiasny 1914a, Schnarf 1931, Wunderlich 1959). Wydaje się, że u wszystkich przedstawicieli *Prunoideae* pierwotne jądro bielmowe dzieli się przed pierwszym podziałem zygoty. Bradbury podaje, że u *P. cerasus* w czasie kiedy zarodek składał się z 2—4 komórek było już 14—16 jąder bielmowych. U *P. cerasifera* stwierdzono 6 jąder bielmowych w obecności zygoty znajdującej się w profazie pierwszego podziału mitotycznego (E. Czosnowski 1965). U *Pirus* Osterwalder (1910) wykazał, że jedno z dwóch jąder po pierwszym podziale pierwotnego jądra bielmowego wędruje do końca mikropylarnego woreczka zalążkowego i daje początek bielmu wolnojądrowemu (które tutaj przekształci się w tkankowe), natomiast z drugiego powstaje bielmo chalazalnej części woreczka, pozostające stale wolnojądrowe. W następstwie zapłodnienia i pierwszych podziałów jąder bielmowych woreczek zalążkowy wchodzi w II okres swego rozwoju i zaczyna energicznie rosnać endoskopowo, wrastając w centralny słup komórek nucellusa (ryc. 6). Osiągnąwszy teren przychalazalny wykształca tam rozszerzenie — podobnie jak w części mikropylarnej — ale nieco innego kształtu. W ten sposób powstaje charakterystyczny dla *Prunoideae* bardzo wydłużony woreczek, który

Went (1887) określił jako «haltere», a Jacobsson-Stiasny (1914b) — «hantelförmige Embryosack» (ryc. 7).

Pierwszy Malpighi (1675) zaobserwował u *Amygdalus* i *Prunus* woreczek zalążkowy w postaci długiej i wąskiej rurki rozszerzonej w części mikropylarnej i nitkowatej w chalazalnej. Dla opisu woreczka posłużył się terminologią stosowaną w embriologii człowieka i nazwał część nitkowatą «vas umbilicale», «umbilicus» a górną, rozszerzoną część «vesicula colliquamenti, vel satius amnii». Badając zalążek *P. domestica* Treviranus (1815) znalazł na jego osi podłużne zagłębienie woreczka zalążkowego ale bez zróżnicowania komórkowego. Dutrochet (1822) przeprowadzając obserwacje nad rozwojem nasion *Amygdalus communis* stwierdził, że po zapłodnieniu woreczek zalążkowy wypełnia się bielmem, które autor nazywa perispermem bezpośrednim albo integumentem embriotroficznym (tegument embryotrophe). Nucellus Dutrochet określa jako perisperm pośredni (perisperme mediat) albo zewnętrzny. Również Tulasne (1855) znajduje u *P. spinosa* wydłużony i zwężony woreczek zalążkowy na osi zalążka.



Ryc. 7. *Prunus cerasifera*. Woreczek zal. wykształcający pęcherzyk haustorialny. Pólschemat. Oryg. (echp — pęcherzyk haustorialny, czyli rozszerzenie chalazalne woreczka zal.; em — zarodek; emp — rozszerzenie mikropylarne woreczka zal.; — np. zwężona, rurkowata część woreczka zal.; — pozostałe oznaczenia jw.)

Pierwsze poważniejsze badania przeprowadzone nad kształtem i rozwojem woreczka zalążkowego po zapłodnieniu, odnoszące się szczególnie do rozwoju bielma u *Rosaceae* (w tym u szeregu gatunków *Prunoideae*) przeprowadza Went. Niestety szereg jego obserwacji jest niecisłych i Jacobsson-Stiasny (1914b) poddaje krytyce niektóre jego wyniki, głównie zresztą uogólnienia.

Tukey (1933a) nadmienia, że u *P. avium* bielmo początkowo rozwija się wolno, a jądra rejonu chalazalnego są większe niż mikropylarnego i leżą stosunkowo daleko jedno od drugiego. Jak wyżej wspomniano, tylko w mikropylarnym rozszerzeniu woreczka wykształca się tkanka bielmowa, natomiast część rurkowata i rozszerzenie chalazalne pozostają wolnojądrowe (ryc. 8). Ta część woreczka stanowi jego element haustorialny i jest określana jako haustorium chalazalne (Chalazahaustorium — Osterwalder), a także jako makrosporialne (Makrosporenaustorium — Jacobsson-Stiasny 1914a).

Ten schemat rozwoju bielma i związany z nim kształt woreczka jest przypuszczalnie wspólny wszystkim przedstawicielom *Prunoideae*. Rozwój bielma u *P. cerasifera*



Ryc. 8. 1—7. Stadia rozwojowe nasienia późno dojrzewającej odmiany czereśni (Downer). 1 — pełnia kwitnienia; 2—6 dni po pełni kwitnienia; 3—17 dni p. p. k.; 4—21 dni p. p. k.; 5—27 dni p. p. k.; 6—36 dni p. p. k.; 7—67 dni p. p. k. Obszar zakropkowany — tkanka bielmowa (H. B. Tukey, 1933a)

cechuje wcześniej założona asynchroniczność podziałowa jąder (E. Czosnowski). Wskazuje już na to obecność 6 zamiast 8 jąder w początkowych stadiach jego rozwoju. Bardzo wyraźnie zaznacza się kariokinetyczne zróżnicowanie bielma wolnojądrowego u tego gatunku w nieco starszym stadium rozwoju; obserwuje się wówczas ścisłą strefowość rozmieszczenia faz mitotycznych. Zaczynając analizę bielma od mikropylarnego zakończenia woreczka, stwierdzono takie następstwo faz kariokinetycznych: 1) obszar profaz, 2) pro-metafaz, 3) metafaz, 4) anafaz, 5) metafaz, 6) pro-metafaz, 7) profaz, 8) interfaz. Taka jest topografia bielma w rzucie jego długiej osi. Obszar anafaz znajduje się między dwoma obszarami metafaz, które z kolei przechodzą w pro-metafazy, a te w obszary profaz. Wynika z tego, że pobudzenie jąder do podziałów zachodzi w centralnych partiach bielma wolnojądrowego w mikropylarnym rozszerzeniu woreczka. Tam wykazuje ono

najwcześniejszą aktywność mitotyczną. Tak więc bielmo w tym stadium wykazuje odśrodkową (egzo-endoskopową) dynamikę kariokinetyczną. Akcja podziałowa zainicjowana w centralnym obszarze uaktywnia jądra leżące w jego bezpośrednim sąsiedztwie, przy czym obustronne wpływy «inicjującego ośrodka» są niemal równoważące. W przypadku zakładania się pierwszych ścian komórkowych w bielmie wolnojądrowym, jądra położone pod obszarem cytokinez znajdują się w podziałach mitotycznych. Nie da się tu już jednak wyróżnić «ośrodka inicjującego» dwie równorzędne fale kariokinetycznej; istnieje jedna fala zorientowana endoskopowo. Ostatniej (przypuszczalnie) fali wolnojądrowych mitoz towarzyszy fala cytokinez. Wydaje się, że przy takiej zespolonej kinetyce podziałowej, podziały mitotyczne musiały przejść z modelu centralnego «ośrodka inicjującego» w jednokierunkowy tj. endoskopowy. Synchroniczność kariokinetyczną można było obserwować również w rozszerzeniu chalazalnym woreczka załączkowego tzn. w pęcherzyku haustorialnym (E. Czosnowski).

Obraz rozszerzania się przyściennego pokładu bielma wolnojądrowego przez wakuolizację przedstawia w swej pracy nad embriologią *P. armeniaca* Radionenko (1963b). U *P. cerasifera* proces ten sygnalizuje wejście bielma wolnojądrowego w stadium szybkiego zapełniania nim centralnej wakuoli woreczka. W okresie kiedy bielmo w mikropylarnym rozszerzeniu woreczka jest już tkankowe, wydaje się, że jest ono anatomicznie i fizjologicznie najbardziej zróżnicowane i dynamiczne. W tym stadium zachodzi również zapełnianie cytoplazmą centralnej wakuoli, ale na innej drodze niż w przypadku bielma wolnojądrowego. Stadium to stanowi zarazem doskonałą ilustrację korelacji zachodzącej między obecnością dużych jąder i jąderek, a produkcją masy cytoplazmatycznej stopniowo zapełniającej wakuolę.

W stadium, w którym wakuola rozszerzenia mikropylarnego jest już wypełniona tkanką bielma, w tej ostatniej można zaobserwować szeregi komórek wydłużających się od komórek peryferycznych bielma i działających na wzór merystemu bocznego. W związku z tym, jak i pod wpływem powiększania się komórek już istniejących, tkanka bielma rozrasta się tak energicznie, że zgniata i deformuje nasadową część niżej położonego bielma wolnojądrowego haustorium i tkankę nucellusa. W konsekwencji powstaje struktura bardzo zawikłana i trudna do odczytania. Widoczne są także przejawy degeneracji jąder i cytoplazmy. Schanderl (1949) zauważył, że u *Prunus* rurka haustorialna pod wpływem nacisku wywieranego najpierw przez tkankę bielma potem przez zarodek, fałduje się i wreszcie, po niemal całkowitym strawieniu przez zarodek tkanki nucellusa i bielma, reszta haustorium pozostaje w chalazalnej części załączka jako «hakenförmiger Rest». W dojrzałym nasieniu rodzaju *Prunus* spotyka się różne ilości (zależnie od gatunku — od jednej do kilkunastu warstw) niestrawionego bielma.

## 6. ROZWÓJ HAUSTORIUM

Zwężona część woreczka załączkowego (rurka haustorialna) w krótkim czasie osiąga zakończenie centralnego słupa i wchodzi w kontakt z wypiętrzeniem impregnowanej hypostazy (warstwy odżywczej). Rühle stwierdza, że tkanka ta jest zuży-

wana przez rozwijający się zarodek. W pierwszej fazie cyklicznego rozwoju owocu u rodzaju *Prunus* zarodek jednak rozwija się bardzo wolno (Tukey 1933a, b, 1934) i wydaje się, że w minimalnym stopniu korzysta w tej fazie z «warstwy odżywczej». Ponieważ wówczas energicznie rozwija się bielmo wolnojądrowe, należy sądzić, że w tym okresie właśnie ono a nie zarodek jest głównym konsumentem omawianej tkanki. Zarodek dopiero później (w drugiej fazie swego rozwoju) zużywa dużo materiałów pokarmowych, ale wówczas korzysta przede wszystkim z bielma tkankowego. Można natomiast przyjąć, że bielmo tkankowe występuje w charakterze pośrednika w przekazywaniu związków pokarmowych między trawioną hypostazą a zarodkiem.

Prawdopodobnie hypostaza stanowi dla haustorium przeszkodę we wroście, bo nie wnika ono bezpośrednio w tę tkankę, lecz wykształca rozszerzenie chalazalne (pęcherzyk haustorialny — Ryc. 7), wsparte o jej wypiętrzenie. Pęcherzyk powiększa się szybko i w pewnym okresie jest on większy od rozszerzenia mikropylarnego; w przekroju podłużnym załączka *P. cerasifera* wymiary jednego z nich wynosiły  $350\mu \times 425\mu$ .

Na skomplikowane stosunki kariologiczne panujące w rurce haustorialnej wskazuje praca E. Czosnowskiego (1965). Jacobsson-Stiasny (1914a) podaje, że w dolnej części haustorium jądra podlegają fragmentacji (... «während die Kerne des Wandbelages im unteren Teile eine Fragmentation zeigen, ohne sich mit Zellwänden zu umgeben» — str. 516). Przeprowadzone jednak obserwacje na *P. cerasifera* wyraźnie wskazują, że zachodzą tu również normalne podziały mitotyczne jąder, które w pęcherzyku haustorialnym wykazują całkowitą synchronizację podziałową (E. Czosnowski).

Warstwa cytoplazmy wyścielająca pęcherzyk jest grubsza niż w samej rurce haustorialnej. Oderwana od ściany pęcherzyka (pod wpływem zabiegów preparacyjnych) wykazuje wypukłości odpowiadające wolnym przestrzeniom w wypiętrzeniu hypostazy, powstałym na skutek trawienia jej przez te cytoplazmatyczne wypustki. Wkrótce wydłużają się one i wnikają w głębsze partie tej impregnowanej tkanki. Wewnątrz wypustek, jak również w cytoplazmie samego pęcherzyka, gromadzi się dużo związków zasadochłonnych (kwasy nukleinowe?). Komórki nucellusa znajdujące się w bezpośrednim kontakcie z haustorium są zniszczone, natomiast położone dalej wykazują różne zmiany będące odbiciem procesów trawienia.

Pierwsze badania struktury submikroskopowej membrany haustorium u *Prunus* zostały przeprowadzone przez Sarfattiego (1960). Posługując się mikroskopem zwyczajnym i polaryzacyjnym autor ten wykazał, że grubość membrany haustorium u *P. amygdalus* jest dość różna i waha się od poniżej  $1\mu$  do  $2\mu$ . Sarfatti znalazł też pęcherzykowate struktury o średnicy ok.  $4\mu$  położone blisko siebie i usytuowane w równoległe szeregi, skośnie obiegające rurkę haustorialną. Przy pomocy mikroskopu elektronowego i promieni X autor wykrył strukturę lamellarną membrany haustorium, zbudowaną głównie z nieorientowanych mikrofibrylli celulozowych. Zdjęcia elektronowe wykazały, że powyższe pęcherzyki odpowiadają rejonom membrany, w których regularny układ lamellarny jest zakłócony. Sarfatti znaj-



duże nasilenie występowania tych struktur w środkowych partiach haustorium, a więc w tych, które kontaktują się z najbardziej zdeorganizowaną częścią nucellusa. Autor zaznacza przy tym, że haustorium czerpie związki pokarmowe nie tylko dopływające wiązką przewodzącą z placenty do chalazy, ale również z nucellusa. Można więc sądzić, że strefa haustorium obfitująca w pęcherzyki jest najmocniej zaangażowana w dezintegrowaniu tkanki nucellusa.

W dyskusji nad rozwojem i znaczeniem bielma u przedstawicieli *Prunoideae* należy szczególnie zwrócić uwagę na skomplikowany charakter istniejących tutaj współzależności. Radionenko (1963b) podaje za Modilewskim (1953), że rola bielma nie ogranicza się do odżywiania zarodka. Związane jest ono współzależnościami rozwojowymi nie tylko z zarodkiem, ale również z tkankami całego załączka i załączni. Bielmo jest swojego rodzaju pośrednikiem między nimi. Czynniki ekologiczne miałyby również wpływać na zarodek głównie poprzez endosperm. Wysunięto przypuszczenie, że przechodzące przez bielmo tkankowe związki odżywcze są w nim przekształcone na przyswajalne przez zarodek (Ruehle). Hipoteza ta dobrze tłumaczyłaby fakt powolnego wzrostu zarodka w obecności bielma wolnojądrowego i szybkiego w obecności bielma tkankowego. Péchoutre dyskutuje wydłużony woreczek załączkowy *Prunus*, zawierający wolnojądrowe bielmo, z punktu widzenia szybkiego transportu materiałów pobranych z rejonu chalazalnego nucellusa do zarodka i bielma tkankowego. Osterwalder sądzi, że różnice w wielkości i kształcie jąder między znajdującymi się w przeciwnych zakończeniach woreczka u *Pirus* (również u *P. avium*, Tukey 1933a) wywołane są warunkami troficznymi. Tenże autor przypuszcza, że nie zakładanie się ścian komórkowych w pewnym obszarze woreczka związane jest z funkcjami odżywczymi tego rejonu. Podobnie sądzi Ruehle zaznaczając, że transport związków odżywczych może zachodzić w haustorium bardzo szybko z uwagi na brak ścian komórkowych. O wielkiej aktywności fizjologicznej haustorium mówią prace Radionenko (1963a, b) przeprowadzone na *P. armeniaca*. Autor znajduje w tej części woreczka załączkowego podwyższoną aktywność peroksydazy oraz innych enzymów utleniających i związków fizjologicznie aktywnych. Według tego autora haustorium bielmowe gra wielką rolę w dostarczaniu zarodkowi materiałów pokarmowych.

Ogólnie przypisuje się duże znaczenie centralnej wakuoli woreczka załączkowego m. in. dlatego, że przyczynia się do ściślejszego kontaktu bielma ze ścianą (membraną) woreczka. Powstają warunki sprzyjające wzajemnym wpływom: woreczka na nucellus i odwrotnie (Hudjak 1962). U *Prunus* takie stosunki kształtują się przez pewien czas w całym woreczku w stadium bielma wolnojądrowego. Później już tylko w rurce haustorialnej i szczególnie w chalazalnym rozděciu woreczka załączkowego (pęcherzyku haustorialnym). Dotychczas ukazała się tylko jedna praca (E. Czosnowski) przedstawiająca stosunki cytologiczne zachodzące między pęcherzykiem haustorialnym i sąsiednimi komórkami nucellusa u *Prunus*. Wynika z niej, że istnieją tu pewne analogie między spostrzeżeniami jakie poczynili Swamy i Ganapathy (1957) w pracy nad *Nothapodytes foetida* (*Icacinaceae*), a tymi jakie można zarejestrować u *P. cerasifera*. Dużo mogłoby wyjaśnić poznanie ultra-

struktury membrany i zawartości protoplazmatycznej pęcherzyka haustorialnego, wykonane metodami jakie stosował Sarfatti na materiale *P. amygdalus*, oraz Mikulska i Rodkiewicz (1964) przy określaniu protoplastów woreczka załączkowego u *Lilium candidum*. Od strony fizjologiczno-biochemicznej ważne byłyby badania analogiczne do przeprowadzonych przez Radionenko (1963a) na *P. armeniaca* przy użyciu metod histochemicznych.

#### 7. ZARODEK

Szereg autorów (Péchoutre 1902, Ruehle 1924, Tukey 1933a) podaje, że zarodek u *P. cerasus* i *P. avium* we wcześniejszych stadiach rozwojowych (najwcześniejszych stadiów ci autorzy nie badali), jest kształtu elipsoidalnego wzgl. gruszkowatego i że suspensor jest krótki i gruby. Tillson (1947) stwierdza u *P. mahaleb* obecność zarodka kulistego (10-dniowego). Tukey zaznacza, że zarodek u *P. avium* rośnie początkowo wolniej niż bielmo; w 4 dniu po pełni kwitnienia znalazł zygotę, a w 24 dniu zarodek o długości zaledwie 0,16 mm. Dopiero po tym okresie rozpoczyna się energiczny wzrost zarodka i po 31 dniach mierzy on już 3,0 mm. Dojrzały zarodek posiada dobrze wykształcone liścienie otoczone warstwą bielma i cienką warstewką nucellusa (ryc. 8).

Poza jedną pracę (E. Czosnowski) dotyczącą *P. cerasifera* nie przeprowadzono dotychczas dokładniejszych badań nad embriogenezą przedstawicieli *Prunoideae*. Wiadomo było jednak, że zarodek nie rozwija się według schematu «Geum» opisanego jako charakterystyczny dla rodziny *Rosaceae* (Johansen 1950). U *P. cerasifera* zygota dzieli się ścianą mniej lub bardziej ukośną i występuje krzyżowy układ komórek zarodka 4-komórkowego. W następstwie bardziej ukośnego założenia pierwszej ściany, komórka bazalna dzieli się z reguły również skośnie, w innym przypadku dzieli się ścianą zbliżoną do pionowej. Pierwszy przypadek pociąga za sobą w dalszym rozwoju bardziej nieregularny układ komórek niż przypadek drugi. Okoliczności te sprawiają, że u tego gatunku istnieje rzeczywista trudność w określeniu układu ścian komórkowych jak i w śledzeniu dalszego rozwoju poszczególnych części zarodka. Z pracy Radionenko (1963b) również wynika, że u *P. armeniaca* zygota dzieli się ścianą ukośną, a następne podziały nie prowadzą do linearnego układu komórek tylko do bryłowatego.

Charakterystyczny jest trójfazowy rozwój zarodka u *Prunoideae* (Tukey 1933a, b, 1934); w pierwszej fazie następującej po zapłodnieniu wzrost jego jest powolny, w drugiej fazie bardzo energiczny i w trzeciej ponownie wolny. Te fazy rozwojowe zarodka są wyraźnie skorelowane z fazami rozwojowymi całego nasienia i owocu.

Z powyższego przeglądu literatury wynika, że w rozwoju układu generatywnego rodzaju *Prunus* rola nucellusa i bielma jest bardzo istotna. Można przyjąć, że odpowiedzią na niezwykle szybki rozwój dużego nucellusa było wykształcenie w procesie ewolucyjnym bielma wolnojądrowego, a szczególnie jego formy haustorialnej, umożliwiającej równoważny i współczesny rozwój tych dwóch bardzo dynamicznych elementów tworzącego się nasienia. Etapy rozwoju zarodka, bielma tkanko-

wego i perikarpu (Tukey 1933a, b, 1934) wydają się być jak najistotniej związane, czy nawet całkowicie uzależnione, od prawideł rządzących rozwojem nucellusa i haustorium. Praca, która naświetliłaby te współzależności od strony dynamiki rozwojowej w ujęciu przyczynowym, byłaby bardzo pożyteczna, gdyż wniosłaby dużo dla zrozumienia tego kompleksowego zagadnienia embriologii *Prunoideae*.

Katedra Botaniki Ogólnej, UAM Poznań

#### LITERATURA

1. Bradbury D., 1929. A comparative study of the developing and aborting fruits of *Prunus cerasus*. Amer. J. Bot. **16** (7), 525—542.
2. Czapik R., 1961. Embryological studies in the genus *Potentilla* L. I. *P. Crantzii*. Acta Biol. Crac., IV, 97—119.
3. Czosnowski E., 1965. The development of the ovule and embryo sac and the early development stages of the seed of *Prunus cerasifera* Ehrl. Bull. De La Soc. Des Amis Des Sc. Et Des Lettr. De Poznań, Serie D-6 Livr.
4. Dorsey M. J., 1919 \*\*. A study of sterility in the plum. Genetics, **4**, 417—488.
5. Dutrochet, 1822 \*. Recherches sur l'accroissement et la reproduction des Végétaux. Mémoires du Muséum, VIII.
6. Eaton W. G., 1959a. Twin ovules in *Prunus avium*. Canad J. Bot. **37** (6), 1203—1205.
7. — 1959b. A study of the megagametophyte in *Prunus avium* and its relation to fruits setting. Canad. J. Plant Sci. **39**, 466—476.
8. Godfrin, 1880 \*. Étude histologique sur les teguments seminaux. Nancy.
9. Hudjak M. I., 1962. Morfologo-fizjologiczna charakteristika endospermu pokritonasinnich roslin w procesi jogo rozvitku. Ukr. Bot. Žurn. **19** (5), 31—41.
10. Jacobsson-Stiasny E., 1914a. Versuch einer phylogenetischen Ververtung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. Sitz. der Mat.-Naturwiss. Klasse B., CXXIII, Abt. I, Heft V, 467—603.
11. — 1914b. Versuch einer Embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceae. Sitz. der Mat.-Naturwiss. Klasse B., CXXIII, Abt. I, Heft VII, 763—800.
12. Johansen D. A., 1950. Plant Embryology. 305. Waltham, Mass., Chron. Bot. Comp.
13. Konstantinowa L. N., 1960 \*\*. K razwitiu sjemiapoczek u njekotorych kostoczkowych plodowych porod. Sb. trudow aspir. i molodych naucz. sotr., I (5), WIR, L.
14. Kozłowa N. A., 1960. Njekotoryje morfologiczeskije osobjennosti razwitija generatiwnych organow i sjemjan u wiszni Łatwijskoj nizkoj (wid *Prunus cerasus* L.), Bot. Žurn. T. **45** (1), 84—89.
15. Krenz J., 1963. Badania nad przyczynami sterylności i rozwojem woreczka załączkowego u *Prunus domestica* — odmiana Węgierka z Bühlerthal. (praca nieopublik.).
16. Krzyżan J., Orłowska M., Radziszewska-Kaźmierska E. i Wojciechowska B. 1963. Badania cytologiczne i embriologiczne nad przyczynami sterylności u czterech odmian wiśni. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Biol. **28** (1), 1—28.
17. Malpighi 1675 \*. Anatome plantarum. Londini.
18. Mikulska E., Rodkiewicz B., 1964. Struktury cytoplazmatyczne megasporocytu i woreczka załączkowego lilii obserwowane w mikroskopie elektronowym. Acta Soc. Bot. Pol. **33**, (3), 619—630.
19. Modilewskij Y. S., 1953 \*\*. Embriologija pokrytosjemjannyh rastjenij. Izd-wo An USSR, K.
20. Mounier 1872 \*. Recherches sur la nervation de la graine. Ann. des Sc. Nat. Bot.
21. Osterwalder A., 1910. Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobst-bäume. Landw. Jahrb., **39**, 917—998.

22. Péchoutre F., 1902. Contribution a l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. des Sc. Nat. VIIIe T. XVI, (1et2), 1—158. Paris.
23. Ptak K., 1963. Badania cytologiczne i embriologiczne nad *Prunus domestica* — odmiana Węgierka z Bühlerthal. (praca nieopubl.).
24. Radionenko A. Y., 1963a. Do pitannja pro fiziologo-biochimizni zmini w period embrionalnogo rozwitku abrikosa. Ukr. Bot. Žurn. XX, (3), 25—32.
25. — 1963b. Dzejaki spostereżennja nad embriologiejju abrikosa zwiczajnego (*Armeniaca vulgaris* Lam.). Ibid. XX, (6), 15—23.
26. Ruehle K., 1924. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Prunus*. Botan. Arch. VII., 224—249.
27. Sarfatti G., 1960. Studies on the membrane of the Almond endosperm haustorium. Ann. Bot. N. S. 24 (96), 451—457.
28. Schanderl H., 1949. Die Entwicklungsgeschichte des Embryos bei den Rosaceengattungen, *Prunus* *Pirus* und *Malus*. Der Züchter, 19 (7), 206—210.
29. Schnarf K., 1929. Embryologie der Angiospermen. 689. Verl. v. Gebr. Borntraeg. Berlin.
30. — 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. 354. Ibid.
31. Sterling C., 1964. Comparative morphology of the carpel in the Rosaceae. I. Prunoideae: *Prunus*. Amer. J. Bot. 51 (1), 36—44.
32. Swamy B. G. L., Ganapathy P. M., 1957. A new type of endosperm haustorium in *Nothapodytes foetida*. Phytomorphol. 7 (1—4), 331—336.
33. Tillson A. H., 1947. Blossom bud differentiation and embryo development in *Prunus mahaleb*. Proc. Amer. Soc./Hort. Sci. 50, 219—223.
34. Treviranus 1815 \*. Von d. Entwick. v. Emb.
35. Tukey H. B., 1933a. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium*. Bot. Gaz. 94 (3), 433—468.
36. — 1933b. Growth of the peach embryo in relation to growth of fruit and season of ripening. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 30, 209—218.
37. — 1934. Growth of the embryo, seed and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening. Ibidem 31, 125—144.
38. Tulasne, 1855 \*. Nouvelles études d'embryogénie végétale. Ann. des Sc. Nat.
39. Vesque, 1879 \*. Nouvelles recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ibidem.
40. Went F., 1887. Étude sur la forme du sac embryonnaire des Rosacées. Ibidem, VII, Ser. Bot., 6, 331—341.
41. Wunderlich R., 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. Öster. Bot. Zeitschr. 106 (3/4), 203—293.

---

\* autorzy cytowani z pracy Péchoutre (1902).

\*\* autorzy cytowani z innych prac (zaznaczono w tekście).