

JERZY RYCHLEWSKI

## KARIOLOGIA ENDOSPERMY ROŚLIN OKRYTONASIENNYCH I. GENEZA WYJŚCIOWYCH LICZB CHROMOSOMÓW

Endosperma roślin okrytonasiennych była w ostatnich latach przedmiotem intensywnych badań histologicznych, fizjologicznych, cytologicznych a zwłaszcza kariologicznych. Zainteresowanie cytologów tą właśnie tkanką wiąże się z jednej strony z badaniami nad rozmnażaniem roślin i rozwojem poszczególnych elementów woreczka zalążkowego, z drugiej zaś z odkryciami ostatnich lat dotyczącymi procesów różnicowania się tkanek roślinnych i roli jąder w tych procesach. Ta ostatnia dziedzina została obecnie wyodrębniona w osobny dział cytologii jako anatomia kariologiczna.

Bielmo, tkanka odżywiająca młody zarodek występuje zarówno u roślin nago- jak okrytozalążkowych. Pochodzenie jednak tej tkanki u tych dwóch grup jest zupełnie odmienne. U roślin nagozalążkowych tkanka bielma rozwija się wprost z makrospory, stanowi więc gametofit żeński. Powstaje ono z komórki o zredukowanej liczbie chromosomów i jest tkanką haploidalną. Nazywa się je bielmem pierwotnym, lub prabielmem. U wszystkich prawie roślin okrytonasiennych bielmo powstaje z komórki centralnej woreczka zalążkowego w wyniku podwójnego zapłodnienia. W odróżnieniu od bielma pierwotnego nagonasiennych, endospermę u roślin okrytonasiennych określamy jako bielmo wtórne.

Ośmiojądrowy woreczek zalążkowy (typ „Polygonum“, ryc. 1A) składa się z aparatu jajowego (2 synergidy i komórka jajowa) na biegunie mikropylarnym, trzech antypod na przeciwnym biegunie chalazalnym oraz dwóch jąder biegunowych umieszczonych zwykle na niciach cytoplazmy w centralnej partii woreczka (Maheshwari, 1950). Wszystkie jądra woreczka, a więc i jądra biegunowe są haploidalne. W dalszym rozwoju dwa jądra biegunowe łączą się ze sobą i zlewają, dając przejściowo jądro wtórne czyli centralne woreczka zalążkowego i diploidalnej (2n) liczbie chromosomów (ryc. 1B). Łagiewka pyłkowa wprowadza do woreczka zalążkowego 2 plemniki, z których jeden zapładnia komórkę jajową, drugi zaś łączy

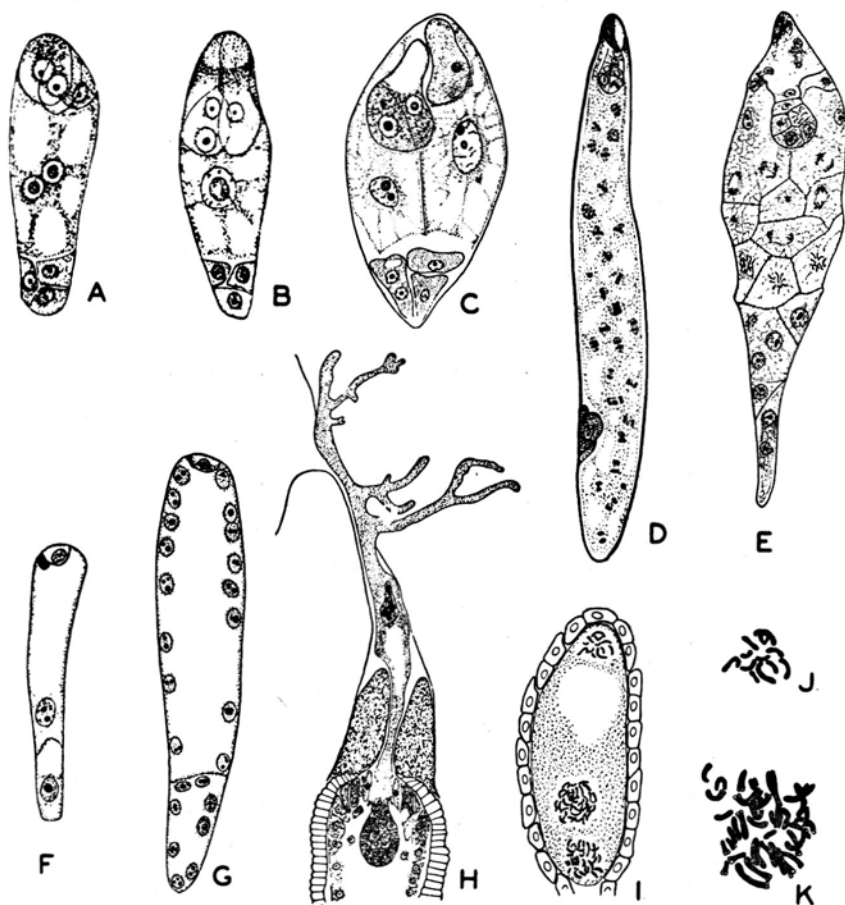
się z jądrem centralnym (podwójne zapłodnienie), dając triploidale pierwotne jądro endospermy. Np. u kukurydzy ( $2n = 20$ ) jądro endospermy posiada  $3n$  tj. 30 chromosomów. Tak więc w powstaniu pierwotnego jądra endospermy okrytonasiennych biorą udział jądra gametofitu żeńskiego i męskiego. Ma to doniosłe znaczenie genetyczne, tkanka ta bowiem może mieć również charakter mieszańcowy w przypadku mieszańcowego pochodzenia zarodka.

Należy tu zaznaczyć, że ściśle triploidalne jądro ( $3x$ ) powstaje u roślin diploidalnych, które w tkankach somatycznych posiadają tylko dwa genomy ( $2n = 2x$ ). U poliploidów endosperma ma odpowiednio wyższy stopień ploidalności, np. u tetraploidów jest heksaploidalna ( $3n = 6x$ ), a u oktaploidów dodekaploidalna ( $3n = 12x$ ). Ze względu na brak odpowiedniej nomenklatury, wielu autorów przez analogię do diploidów określa również taką endospermę jako „triploidalną”, przyjmując za punkt wyjścia nie liczbę podstawową „ $x$ ”, lecz haploidalną „ $n$ ”. W artykule niniejszym dla uniknięcia nieporozumień, tam gdzie to będzie istotne, będą używane symbole „ $x$ ” i „ $n$ ” dla wyrażenia właściwego stopnia ploidalności endospermy.

U większości roślin okrytonasiennych bielmo rozpoczyna swój rozwój przed podziałem zygoty, a od jego prawidłowego rozwoju zależy normalny rozwój zarodka. Zaburzenia rozwoju endospermy prowadzą z reguły do degeneracji zarodka. Bielmo jest bowiem tkanką troficzną, której zadaniem jest dostarczanie substancji odżywczych rozwijającemu się zarodkowi. U roślin o nasionach bielmowych (np. *Solanaceae*, *Papaveraceae*, *Gramineae*) oprócz odżywiania zarodka w czasie rozwoju, służy ono również jako magazyn substancji zapasowych w dojrzałym nasieniu. U innych, wytwarzających nasiona bezbielmowe (np. *Papilionaceae*, *Cucurbitaceae*, *Compositae*) bielmo zostaje zużyte przez zarodek w czasie rozwoju nasienia. Jedynie u nielicznych przedstawicieli *Podostemonaceae*, *Orchidaceae* i *Trapaceae* bielmo nie tworzy się w ogóle; wykształciły się tu natomiast inne utwory zapewniające dopływ substancji odżywczych do zarodka (np. haustoria suspensorowe u storczyków). Rola endospermy nie kończy się na dostarczeniu zarodkowi materiałów odżywczych. Zawiera ona również pewne substancje wzrostowe np. dwufenylolecznik, kwas indoloctowy, ksantynę, heksytol i inne (Steward i Caplin 1952, Steward i Shantz 1959 i in.), odgrywające poważną rolę w morfogenezie jako chemiczne regulatory wzrostu i rozwoju młodego zarodka (Rangaswamy 1963).

U roślin okrytonasiennych tkanka bielma powstaje w wyniku podziałów pierwotnego jądra endospermy. Wyróżnia się trzy zasadnicze typy rozwoju tej tkanki: typ nuklearny czyli jądrowy, celularny czyli komórkowy i helobialny.

W typie jądrowym zarówno pierwszy podział pierwotnego jądra endospermy jak i szereg następnych podziałów jąder potomnych odbywa się bez zakładania się między nimi błon komórkowych (ryc. 1 D). W miarę postępujących podziałów, jądra zostają zepchnięte ku ścianom woreczka, gdzie leżą we wspólnej cytoplazmie tworząc cienką warstwę, a wewnątrz woreczka zajmuje duża wakuola. Często można obserwować większe zgrupowanie jąder przy biegunie mikropylarnym wokół zarodka i przy biegunie chalazalnym. Liczba wolnych jąder endospermy może osiągać różne wartości: od kilku (np. u *Coffea*) do kilkuset (np. *Primula*) i w tym stanie rozpoczyna



Ryc. 1. Powstanie i rozwój endospermy w woreczkach zalążkowych. A. Ośmiojądrowy woreczek zalążkowy u *Polygonum persicaria*. Widoczne 2 jądra biegunowe. B. Taki sam woreczek z jądrem wtórnym (wg Souèges, 1919). C. Celularny typ rozwoju bielma u *Centranthus macrostiphon*. Endosperma 2-komórkowa (wg Asplunda, 1920). D. Nuklearny typ rozwoju bielma u *Nardus stricta* (oryg.). E. Stadium komórkowe endospermy jądrowej u *Crepis capillaris* (wg Gerassimowej, 1933). F, G. Typ helobialny rozwoju bielma u *Eremurus himalaicus*: stadium dwu- i wielojądrowe (wg Stenara, 1928). H. Mikropylarne haustorium endospermowe u *Impatiens roylei* (wg Dahlgrena, 1934). I, J, K. *Lilium bulbiferum*: Rozwój woreczka typu „Fritillaria”. Na biegunie mikropylarnym haploidalna metafaza, na chalazalnym dwie metafazy triploidalne. Obok powiększone płytki chromosomów  $n = 12$  i  $3n = 36$  (wg Kulczyckiej-Sokołowskiej, 1965)

się tworzenie przegród pierwotnych i błon komórkowych pomiędzy jądrami (ryc. 1E). W bardzo rzadkich przypadkach błony komórkowe nie tworzą się w ogóle (np. u *Tropaeolum*). Typ jądrowy występuje u licznych gatunków, między innymi u rodzin *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Gramineae*.

W przypadku endospermy komórkowej (np. u *Labiatae*, *Campanulaceae*, *Crasulaceae*) już od razu po pierwszym podziale pierwotnego jądra endospermy, zakłada się błona komórkowa dzieląca wewnątrz woreczka zalążkowego poprzecznie, rzadziej podłużnie (ryc. 1C). Zakładanie błon towarzyszy również wszystkim dalszym podziałom jąder potomnych.

Typ trzeci, helobialny spotykamy u *Nympheaceae*, *Juncaceae*, a zwłaszcza u rodzin rzędu *Helobiales*. Jest on pośredni między typem jądrowym a komórkowym: po pierwszym podziale jądra tworzą się dwie komórki (ryc. 1F), większa mikropylarna i mniejsza chalazalna. Następnie w komórce mikropylarnej jądra dzielą się wielokrotnie, dając szereg wolnych jąder, zaś w komórce chalazalnej jądro nie dzieli się w ogóle lub występują tylko nieliczne podziały (ryc. 1G). W rzadkich przypadkach ta chalazalna komora dzieli się od razu na komórki (*Saxifraga*).

Szczególnymi wytworami endospermy są tzw. haustoria czyli ssawki (ryc. 1H). Tworzą się one przez uwypuklenie części woreczka zalążkowego z jednym lub kilku jądrami względnie komórkami endospermy. Uwypuklenie to wrasta w otaczające tkanki nucellusa i stanowi dodatkowy twór, intensywniej pobierający substancje odżywcze z tych tkanek.

Zagadnienie filogenezy poszczególnych typów rozwojowych endospermy wciąż jest przedmiotem wielu sprzecznych poglądów. I tak Sporne (1954) uważa endospermę jądrową za najbardziej pierwotną. Swoją opinię opiera on na fakcie występowania tego typu endospermy u roślin, wykazujących wiele cech uważanych za pierwotne (dwa integumenty, wolne płatki okwiatu, charakter drewna itp.). Natomiast Swamy i Ganapathy (1957) twierdzą, że ten właśnie typ nuklearny jest bardziej zaawansowany. Motywują to korelacją jego występowania z filogenetycznie młodym typem drewnienia naczyń.

Najbardziej wnikliwą analizę tego zagadnienia przeprowadziła Wunderlich (1959). W określaniu filogenetycznych szlaków rozwoju bielma, autorka wzięła pod uwagę wyłącznie cechy zalążków: rodzaj ośrodka, liczbę integumentów i obecność komórki przykrywkowej. Jako punkt wyjściowy rozwoju filogenetycznego przyjęła autorka zalążek gruboosrodkowy, dwuintegumentowy, z komórką przykrywkową i celularnym typem bielma. Taki pierwotny typ zalążka spotykany jest u niektórych przedstawicieli rzędu *Polycarpicae*. Filogenetycznie młodszymi, pośrednimi typami są zalążki gruboosrodkowy z endospermą jądrową (np. u *Fagaceae*), cienkoosrodkowy z komórkową endospermą (np. *Valerianaceae*) oraz grubo- i cienkoosrodkowe zalążki z endospermą helobialną (*Nympheaceae*, *Eriocaulaceae*). Zalążek cienkoosrodkowy z jądrową endospermą (np. u *Primulaceae*) jest ewolucyjnie najmłodszy, przy czym w skrajnych przypadkach endosperma może nie tworzyć się w ogóle (np. u *Orchidaceae*). Tak więc ewolucyjne zmiany zdaniem autorki prowadzą od

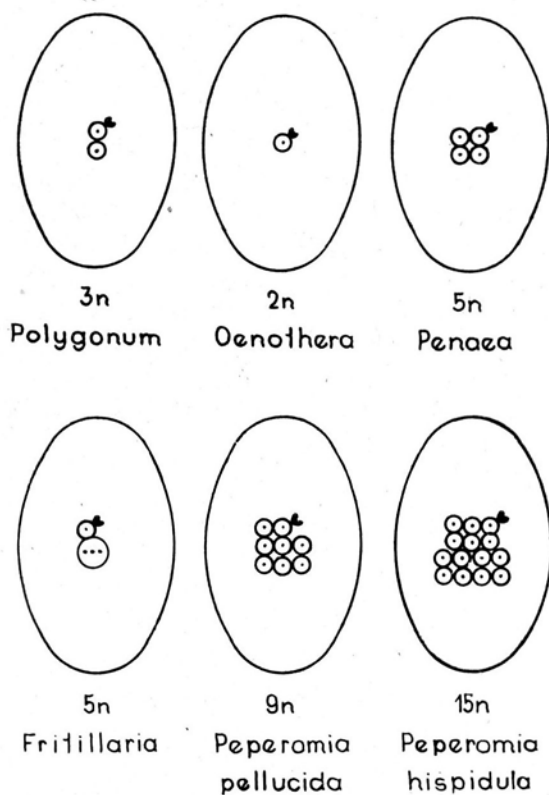
endospermy komórkowej przez helobialną do jądrowej. Należy jednak zaznaczyć, że ten kierunek rozwoju nie zawsze jest skorelowany z kierunkiem rozwoju innych cech w niektórych taksonach, stąd rozbieżności w poglądach różnych autorów na tę kwestię.

W latach ostatnich bardzo wiele uwagi poświęcono zagadnieniom zróżnicowania kariologicznego endospermy. Istotny postęp w tych trudnych badaniach dokonał się dzięki zastosowaniu metody rozmazowej w określaniu liczb chromosomów endospermy (Rutishauser i Hunziker 1950, Chopra 1955, Enzenberg 1961, Tandon i Kapoor 1962 i in.). Stosunki kariologiczne endospermy zależą w pierwszym rzędzie od typu woreczka zalążkowego. W wyniku wnikliwej analizy kariologicznej można było stwierdzić, że u znacznej większości gatunków, endosperma jest triploidalna ( $3n$ ) i powstaje w opisany poprzednio sposób. Należą tu rośliny rozmnażające się seksualnie i posiadające woreczek zalążkowy typu „*Polygonum*“, „*Allium*“, „*Drusa*“ i „*Adoxa*“ (Maheshwari, 1950, ryc. 2). W pozostałych jednak typach woreczków zalążkowych liczba ta odbiega od  $3n$ . Wiąże się to z występowaniem różnej liczby jąder biegunowych lub pewnymi wtórnymi procesami zachodzącymi w toku różnicowania się woreczka zalążkowego. W typie „*Oenothera*“ gametofit żeński wytwarza tylko jedno jądro biegunowe, które łącząc się z plemnikiem daje diploidalną endospermę ( $2n$ ) (ryc. 2). W typach woreczków „*Penaea*” i „*Plumbago*“ występują 4 jądra biegunowe, endosperma jest zatem pentaploidalna ( $5n$ ). Ta sama pentaploidalna liczba chromosomów występuje w woreczkach typów „*Fritillaria*“ i „*Plumbagella*“. W rozwoju tych woreczków zalążkowych w stadium 4-jądrowym następuje fuzja 3. jąder na biegunie chalazalnym, skutkiem czego powstaje wtórnie stadium dwujądrowe woreczka; jedno z powstałych jąder jest haploidalne, drugie — triploidalne ( $3n$ ). Dalsze podziały doprowadzają do powstania charakterystycznych dla tych typów 8- i 5-jądrowych woreczków zalążkowych, zachowując różnice stopnia ploidalności jąder bieguna mikropylarnego ( $n$ ) i chalazalnego ( $3n$ ) również w stosunku do obu jąder biegunowych. Np. u *Lilium bulbiferum* ( $2n = 24$ ) Sokołowska-Kulczycka (1965) obserwowała 12 chromosomów w jądrze mikropylarnym i 36 w chalazalnym (ryc. 1I, J, K). Po fuzji obu jąder biegunowych powstaje tetraploidalne jądro centralne, a po zapłodnieniu — pentaploidalne pierwotne jądro endospermy (ryc. 2).

Najwyższe stopnie poliploidalności osiąga endosperma w woreczkach zalążkowych typu „*Peperomia*“ (ryc. 2). Johnson (1900) opisał u *P. pellucida* 16 jądrowy woreczek zalążkowy, u którego 8 jąder biegunowych wraz z plemnikiem dają nonaploidalne ( $9n$ ) pierwotne jądro endospermy. U *P. hispidula* ten sam autor (1941) stwierdził, że jądro centralne powstaje aż z 14 jąder biegunowych. Pierwotne jądro endospermy posiada tu więc najwyższy u roślin seksualnych stopień ploidalności ( $15n$ ). U innych gatunków *Peperomia* jądro wtórne tworzy się z 6—9 jąder biegunowych (Murty, 1959).

Z licznych obserwacji i eksperymentów przeprowadzanych nad powstawaniem i rozwojem endospermy wiadomo, że u roślin seksualnych zapłodnienie jest konieczne

nie tylko dla rozwoju zarodka, ale również endospermy. Dotychczas znane są tylko nieliczne przypadki autonomicznego rozwoju endospermy z nie zapłodnionego jądra wtórnego. Wiger (1935) obserwował u *Buxus sempervirens* kilkukomórkową endospermę w nie zapłodnionym woreczku zalążkowym. Endosperma ta musiała więc przypuszczalnie powstać z jądra centralnego bez udziału plemnika i powinna być diploidalna. Autor nie badał jednak liczby chromosomów tej endospermy. Ostatnio



Ryc. 2. Geneza pierwotnego jądra endospermy w różnych typach woreczków zalążkowych

Trela (1963a) znalazła podobny przypadek u rozmnażającego się seksualnie gatunku *Anemone nemorosa*. Autorka stwierdziła, że jądro centralne rozpoczyna swój rozwój bez zapłodnienia, a jej obserwacje cytologiczne (1963a, b) wykazały istotnie nie triploidalną, lecz diploidalną liczbę chromosomów  $2n = 30$  w jądrach endospermy.

Autonomiczny rozwój endospermy jest regułą u licznych gatunków rozmnażających się apomiktycznie. Apomiksja jest genetycznie uwarunkowanym bezpłciowym sposobem rozmnażania się niektórych roślin. U roślin takich w zalążkach najczęściej

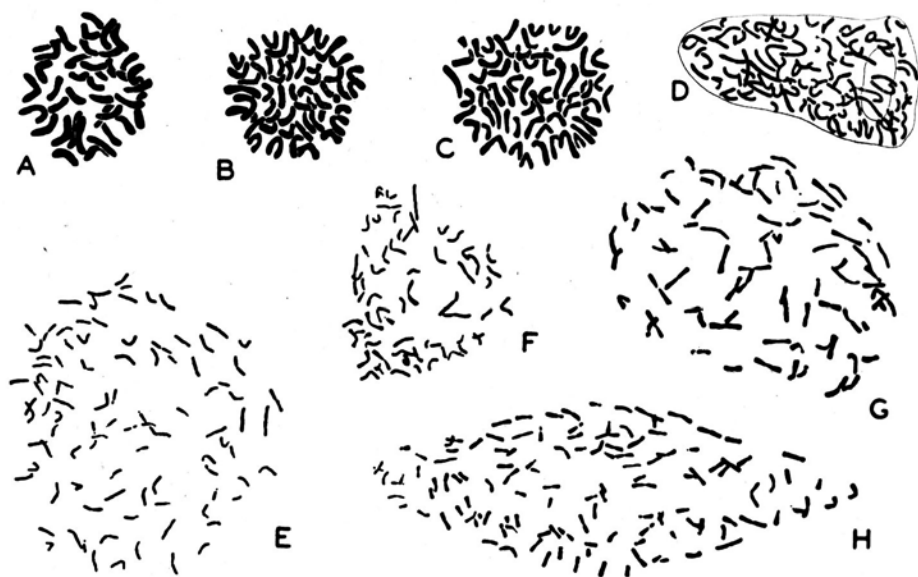
nie ma normalnej mejozy; komórka dająca początek woreczkowi zalążkowemu ma niezredukowaną liczbę chromosomów (diplosporia). Wynikiem rozwoju tej komórki jest woreczek zalążkowy, którego wszystkie jądra mają somatyczną liczbę chromosomów. U innych gatunków komórki sporogeniczne lub powstałe z nich haploidalne woreczki zalążkowe degenerują, a ich miejsce zajmują powstałe z somatycznych komórek nucellusa woreczki (aposporia), mające podobnie jak przy diplosporii liczbę chromosomów  $2n$ . W obu tych przypadkach diploidalna komórka jajowa posiada zdolność partenogenetycznego rozwoju. Dwa jądra biegunowe takich woreczków łączą się w tetraploidalne jądro wtórne ( $4n$ ), które u wielu apomiktów rozwija się bez zapłodnienia, autonomicznie; stanowi więc ono równocześnie pierwotne jądro endospermy.

Takie przypadki były opisywane przez szereg autorów. U *Poa nervosa* ( $2n = 60$ ) Grun (1951, 1952) wykazał, że zarówno komórka jajowa jak jądro centralne rozwijają się bez zapłodnienia, a jądra powstałej endospermy posiadają  $4n = 120$  chromosomów. U niektórych gatunków apomiktycznych nie następuje fuzja jąder biegunowych, lecz każde z nich dzieli się osobno, dając diploidalną ( $2n$ ) endospermę. Zjawisko to ma jednak, jak się wydaje, charakter wyjątkowy. Juel (1900) obserwował je po raz pierwszy u *Antennaria alpina*, a ostatnio Skawińska (1962) u *Hieracium alpinum* i Davis (1965) u *Brachycome ciliaris*. U *Hieracium alpinum* endosperma miała taką samą liczbę chromosomów jak tkanki somatyczne  $2n = 27$ , zamiast oczekiwanej liczby  $4n = 54$  po fuzji obu jąder biegunowych. Autorka nie wyklucza jednakże i takiej możliwości powstania endospermy, gdyż obserwowała również w niektórych zalążkach zlewające się jądra biegunowe. U *Brachycome ciliaris* 2 jądra biegunowe wchodzą w ścisły kontakt ze sobą lecz następnie, dzieląc się równocześnie zachowują swoją odrębność.

Istnieją jednak i takie gatunki apomiktyczne, u których warunkiem koniecznym dla rozwoju endospermy jest zapłodnienie jądra wtórnego. Zjawisko takie znane jest pod nazwą pseudogamii. Håkansson (1943) badając apomiktyczne rasy *Poa alpina* stwierdził, że partenogenetyczny zarodek wyprzedza zwykle w rozwoju endospermę, która tworzy się dopiero po wnikięciu łagiewki pyłkowej do woreczka zalążkowego i po zlianiu się plemnika z jądrami biegunowymi. Drugi plemnik wprowadzony przez łagiewkę degeneruje w cytoplazmie woreczka zalążkowego. Podobnie u *Poa granitica* (Skalińska 1959) endosperma tworzy się dopiero po zapłodnieniu jądra wtórnego; jej rozwój następuje nawet w przypadku degeneracji komórki jajowej i braku zarodka. Obserwacje powyższe wskazują na zupełną niezależność rozwoju endospermy od obecności zarodka w woreczku zalążkowym u tego gatunku. U roślin pseudogamicznych endosperma jest pentaploidalna, gdyż haploidalny plemnik łączy się z jądrem centralnym powstałym przez zlianie dwóch diploidalnych jąder biegunowych ( $2n + 2n + n = 5n$ ); odchylenia od tej liczby są uzależnione od stopnia prawidłowości przebiegu mejozy w pylnikach, a w konsekwencji od liczby chromosomów wnoszonej przez plemnik.

U niektórych gatunków apomiktycznych endosperma może się rozwijać zarówno

autonomicznie jak i po zapłodnieniu jądra wtórnego. Takim gatunkiem jest np. *Nardus stricta*, u którego stwierdzona została duża różnorodność liczb chromosomów w endospermie (Rychlewski, 1961). Gatunek ten posiada somatyczną liczbę chromosomów  $2n = 26$  i taka sama liczba chromosomów występuje w jądrach biegunowych. Badania cytologiczne wykazały, że jądra endospermy mogą mieć liczby chromosomów  $3n = 39$ ,  $4n = 52$  i  $5n = 65$ . Autor interpretuje te wyniki, przyjmując możliwość rozwoju autonomicznego jądra centralnego ( $26 + 26 = 52$ , ryc. 3 B) lub rozwoju endospermy po zapłodnieniu ( $26 + 26 + 13 = 65$ , ryc. 3 C). Nadto znalezione zostały w jednym zalążku, występujące obok siebie jądra triploidalne i tetraploidalne. Powstanie liczby triploidalnej (39 chromosomów) może być wytłumaczone zlianiem się każdego z dwu plemników z jednym z dwu jąder biegunowych ( $26 + 13 = 39$



Ryc. 3. Liczby chromosomów endospermy u apomiktycznych gatunków *Nardus* i *Ranunculus*. A, B, C *N. stricta*: płytki metafazowe  $3n = 39$ ,  $4n = 52$  i  $5n = \text{ok. } 65$  (wg Rychlewskiego, 1961). D. *R. cassubicus*: jądro zawierające 104 chromosomy (wg Izmailow, 1967). E. *R. genevensis*:  $6n = 96$ . F, G. *R. puberulus*:  $4n = 64$  i  $5n = 81$ . H. *R. cassubicus*:  $8n = 128$  (wg Rutishausera, 1953/54)

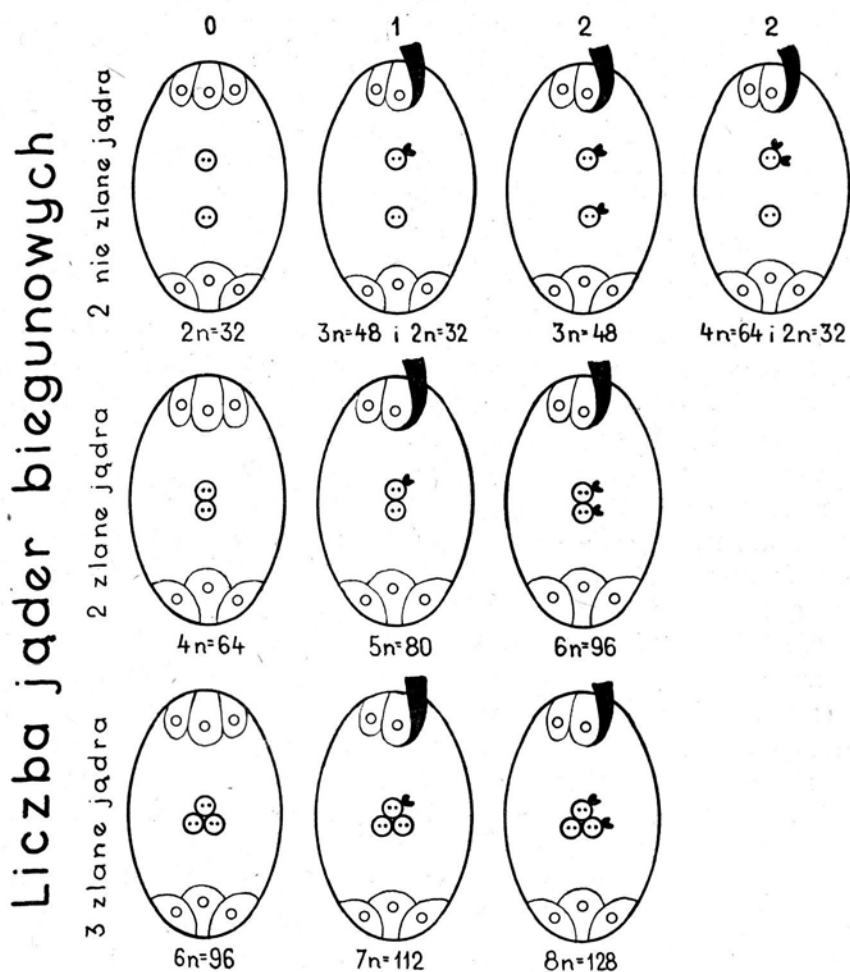
ryc. 3 A); geneza tej triploidalnej liczby chromosomów jest więc w tym przypadku inna niż u gatunków seksualnych. Obecność triploidalnej i tetraploidalnej liczby chromosomów w jednym zalążku autor wiąże z wystąpieniem nadliczbowego, trzeciego jądra biegunowego (które istotnie było obserwowane w innym zalążku). Jedno z tych jąder połączyło się z plemnikiem ( $26 + 13$ ), a dwa uległy fuzji, dając jądro tetraploidalne ( $26 + 26$ ). Każde z tak powstałych jąder funkcjonowało oddzielnie jako pierwotne jądro endospermy.



Jeszcze większą różnorodność liczb chromosomów znalazł Rutishauser (1953/54) w endospermie apomiktycznego i pseudogamicznego gatunku *Ranunculus auricomus*. Badane przez tego autora drobne gatunki należące do grupy *R. auricomus-cassubicus* są tetraploidami o somatycznej liczbie chromosomów  $2n = 32$ . Należałoby zatem oczekiwać w endospermie liczby  $5n = 80$ , powstałej po zapłodnieniu jądra wtórnego ( $32 + 32 + 16$ ), lub liczby  $4n = 64$  ( $32 + 32$ ) w przypadku autonomicznego rozwoju endospermy z jądra centralnego. Tymczasem Rutishauser oprócz wymienionych liczb znalazł również liczby  $2n = 32$ ,  $3n = 48$ ,  $6n = 96$  i  $7n = 128$ . Nadto w tym samym załączku stwierdził występowanie liczb  $3n = 48$  i  $2n = 32$  oraz w innych  $4n = 64$  i  $2n = 32$ . Dla wytłumaczenia powstania tych różnych liczb chromosomów Rutishauser przyjmuje, że w woreczku zalążkowym *Ranunculus auricomus* mogą występować dwa lub rzadziej trzy jądra biegunowe. Po wtóre, w zapłodnieniu jądra centralnego mogą brać udział jeden lub oba plemniki. Wreszcie każde z jąder biegunowych może dzielić się indywidualnie po zapłodnieniu lub autonomicznie (ryc. 4). Liczba chromosomów 32 pochodzi zatem z podziału poszczególnych, niezapłodnionych jąder biegunowych; liczby chromosomów 32 i 48 w tym samym załączku mogą wystąpić wówczas, gdy jedno jądro dzieli się autonomicznie, zaś drugie po połączeniu się z plemnikiem ( $32 + 16$ ). Gdy każde z jąder biegunowych zostanie z osobna zapłodnione jednym plemnikiem, wtedy powstanie jednolita endosperma o liczbie chromosomów 48; wreszcie gdy jedno jądro biegunowe połączy się z dwoma plemnikami, a drugie dzieli się samorzutnie, jądra endospermy mają 32 albo 64 chromosomy. Dalej, jeżeli dwa jądra biegunowe ulegną fuzji w jądro centralne ( $32 + 32$ ) to przy braku zapłodnienia powstanie endosperma  $4n = 64$  (ryc. 3F). Natomiast po zapłodnieniu, w zależności od liczby plemników wprowadzonych do jądra wtórnego powstanie endosperma  $5n$  ( $32 + 32 + 16 = 80$ ) (ryc. 3G) z udziałem jednego plemnika lub  $6n$  ( $32 + 32 + 16 + 16 = 96$ ), (ryc. 3E) w przypadku dwu plemników. Ta ostatnia liczba może mieć jeszcze inne pochodzenie; może ona powstać przez autonomiczny rozwój jądra centralnego, powstałego przez fuzję trzech jąder biegunowych ( $32 + 32 + 32$ ). Natomiast trzy jądra biegunowe zapłodnione jednym plemnikiem lub dwoma plemnikami dadzą liczby chromosomów 112 i 128 (ryc. 3H). A więc u *Ranunculus auricomus* powstająca endosperma może mieć liczby chromosomów od  $2n$  do  $8n$  w zależności od liczby jąder biorących udział w jej powstaniu (ryc. 4). Należy dodać, że endosperma powstała przez rozwój autonomiczny ( $2n$ ,  $4n$  i  $6n$ ) spotykana była tylko wyjątkowo w około 1—2% badanych zalążków; regułą było tu zapłodnienie jądra wtórnego. Warto tu jeszcze zwrócić uwagę na możliwość powstania endospermy o tej samej liczbie chromosomów różnymi drogami: właściwa interpretacja musi się dlatego opierać na dodatkowych informacjach lub obserwacjach.

Jeszcze inne kombinacje liczb chromosomów wystąpiły przy krzyżowaniu roślin tetraploidalnych z dipoidalnymi ( $2n = 16$ ), użytych jako rośliny pyłkowe. Plemniki wnoszą tu tylko 8 chromosomów, w zależności więc od liczby jąder biegunowych i liczby plemników, jądra endospermy nasion mieszańcowych mają 32, 40, 48, 64, 72,

## Liczba plemników



Ryc. 4. Geneza pierwotnego jądra endospermy u tetraploidalnych, pseudogamicznych gatunków należących do grupy *Ranunculus auricomus-cassubicus*,  $2n = 32$  (wg Rutishausera, 1953/54, zmodyfikowane)

80, 96, 104 i 112 chromosomów. Oczywiście nie jest tu obojętny kierunek krzyżowania, gdyż rośliny rodzicielskie wnoszą różne liczby jąder, różnią się stopniem ploidalności, a nadto jedna z nich jest apomiktem.

Podobne wyniki otrzymała Izmailow (1967) badając powstanie endospermy u apomiktycznego, 44-chromosomowego typu *Ranunculus cassubicus* po krzyżowym zapyleniu pyłkiem roślin 32-chromosomowych. W tym przypadku roślina macie-

rzysta wnosi 2 jądra o somatycznej, aneuploidalnej liczbie chromosomów 44, natomiast plemnik posiada zredukowaną, euploidalną liczbę chromosomów. Doprowadza to do powstania pierwotnego jądra endospermy o 104 chromosomach ( $44 + 44 + 16$ , ryc. 3D). Obserwowane przez tę autorkę występowanie trzech i czterech jąder biegunowych u 44-chromosomowej formy oraz zapłodnienie jądra centralnego przez 2 plemniki (formy 32-chromosomowej), pozwalają przewidywać powstanie innych jeszcze liczb chromosomów w endospermie.

Przedstawione badania Rutishausera nad *R. auricomus* zakwestionowały częściowo poprzednie rezultaty i wnioski Häfligera (1943) odnośnie rozwoju endospermy u tego gatunku. Na podstawie wyników doświadczeń z działaniem heteroauksyn i wyciągów z łagiewek pyłkowych na rozwój nasion u *Ranunculus auricomus*, Häfliger przypisywał zapyleniu jedynie rolę hormonalnego pobudzenia jądra wtórnego do rozwoju, a nie zapłodnienia. Swoją końcowy wniosek autor ten oparł na ustaleniu w jednej płytce metafazowej w endospermie 64-ch chromosomów, a więc tylko  $4n$ , co wskazuje na rozwój jądra wtórnego bez udziału plemnika. Również Böcher (1951) obserwował wnikanie łagiewki pyłkowej do woreczka zalążkowego pseudogamicznego *Arabis Holboellii* bez fuzji plemników z jądrami biegunowymi lub jądrem centralnym. Jądro centralne rozwija się autonomicznie, o czym świadczyły liczby chromosomów znajdujące się przez Böchera w jądrach profazowych endospermy: tetraploidalne u roślin diploidalnych, a heksaploidalne u triploidów. Podobnie jak Häfliger, Böcher uważa, że zapylenie ogranicza się tu do roli bodźca fizjologicznego, pobudzającego jądro centralne do autonomicznego rozwoju.

Rutishauser (1945, 1967) przyjmuje w zasadzie poglądy Böchera odnośnie roli zapylenia u *Arabis Holboellii*, jakkolwiek postuluje powtórne zbadanie tego materiału. Wyniki Häfligera nad *Ranunculus auricomus* uważa natomiast za błędne i niekompletne, a obserwowaną przez niego tetraploidalną płytkę chromosomów za jeden z rzadszych przypadków autonomicznego rozwoju endospermy z jądra wtórnego u tego gatunku. Należy podkreślić, że u *R. cassubicus* zapłodnienie jądra wtórnego zostało bezpośrednio zaobserwowane przez Izmailow (1967), a obserwacje te znalazły potwierdzenie w liczbie chromosomów pierwotnego jądra endospermy, po krzyżowym zapyleniu pomiędzy różnymi typami chromosomowymi. Jak się wydaje, pseudogamia typu postulowanego przez Böchera i Häfligera jest u apomiktów zjawiskiem wyjątkowym; regułą jest albo autonomiczny, niezależny od zapylenia rozwój endospermy, albo zapłodnienie jądra wtórnego u roślin pseudogamicznych.

Bardzo ciekawe zróżnicowanie endospermy znaleźli Tandon i Kapoor (1963) u apomiktycznego gatunku *Nothoscordum fragrans*. Gatunek ten posiada różne typy chromosomowe,  $2n = 16, 18, 19, 24$  i inne (Löve i Löve, 1961). Mejoza w zalążkach przebiega prawidłowo i doprowadza do powstania haploidalnych woreczków zalążkowych, jednakże zarodek rozwija się nie z komórki jajowej, lecz z somatycznej komórki nucellusa jako zarodek przybyszowy (Stenar 1932, Håkansson 1953 i in.). Triploidalna endosperma u aneuploidalnego, 19-chromosomowego typu rozwija się

po zapłodnieniu jądra wtórnego i może mieć 27, 28, 29 lub 30 chromosomów. Somatyczna liczba chromosomów 19 w czasie mikro- i makrosporogenezy ulega redukcji na 10 i 9 w powstałych sporach. W zależności więc od tego, która makrospora rozwinię się w gametofit żeński i które ziarno pyłku dokona zapylenia, pierwotne jądro endospermy otrzyma:  $(9+9)+9=27$ ,  $(9+9)+10=28$ ,  $(10+10)+9=29$ , lub  $(10+10)+10=30$  chromosomów. W tym przypadku źródłem aneuploidalnego zróżnicowania endospermy są liczby chromosomów i sposób ich rozdziału w zalążkach i pylnikach.

Sposób powstawania pierwotnego jądra endospermy jest uwarunkowany genetycznie. Jak widać u roślin seksualnych panuje duża jednolitość w tym względzie — jądro pierwotne powstaje w wyniku zapłodnienia jądra centralnego, a to zapłodnienie jest warunkiem koniecznym dla jego pierwszego podziału. Inaczej sprawa przedstawia się u apomiktów. Tu system genetyczny regulujący procesy rozwoju endospermy i zapłodnienia jest rozluźniony i to pozwala na pewną niezależność tych dwóch procesów. Dlatego ta sama roślina, a w wyjątkowych przypadkach nawet ten sam zalążek rośliny apomiktycznej może posiadać endospermę powstałą w wyniku zapłodnienia jądra wtórnego i rozwijającą się autonomicznie.

Pragnę złożyć gorące podziękowanie Pani Prof. Dr M. Skalińskiej i Pani Doc. Dr E. Pogan za uwagi krytyczne w czasie przygotowywania maszynopisu.

Katedra Anatomii i Cytologii Roślin U J Kraków.

#### LITERATURA

- Asplund, E., 1920. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. Kgl. Sv. Vet Akad. Handl. 61 (3): 1—66.
- Böcher, T. W., 1951. Cytological and embryological studies in the amph-apomictic *Arabidopsis Holboellii* complex. Det Kongl. Danske Vid. Selk. Biol. Skr., 6 (7): 1—59.
- Chopra, R. N., 1955. Some observations on endosperm development in the *Cucurbitaceae*. Phytomorph., 5: 219—230.
- Dahlgren, K., 1934. Die Embryologie von *Impatiens roylei*. Svensk Bot. Tidskr., 28: 103—125.
- Davis, G. L., 1964. Embryological studies in the *Compositae*. IV. Sporogenesis, gametogenesis and embryogeny in *Brachycome ciliaris* (Labiell) Less. Austral. J. Bot., 12: 142—151.
- Enzenberg, U., 1961. Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Ost. Bot. Zeitschr., 108: 245—285.
- Ernst, A. und Bernard, C., 1912. Entwicklungsgeschichte des Embryosacks und des Embryos von *Burmania candida* Engl. und *B. Championii* Thw. Ann. Jard. Buitenzorg, II, 10: 161—188.
- Gerassimova, H., 1933. Fertilization in *Crepis capilaris*. Cellule, 42: 103—148.
- Grun, P., 1951. *Poa nervosa*, an extreme in asexual reproduction. Carn. Inst. Wash., 50: 112—115.
- Grun, P., 1952. Apomixis and variation in *Poa nervosa*. Carn. Inst. Wash. 51: 117—119.
- Håkansson, A., 1943. Die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung bei *Poa alpina*. Hereditas, 29: 25—61.
- Håkansson, A., 1953. Die Samenbildung bei *Nothoscordum fragrans*. Bot. Not. (Lund): 129—139.

- Häfliger, E., 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomso*-Gruppe. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., 53: 317—382.
- Izmailow, R., 1967. Observations in embryo and endosperm development in various chromosomic types of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 10: 99—111.
- Johnson, D. S., 1900. On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida*. Bot. Gaz., 80: 1—11.
- Johnson, D. S., 1914. Studies in the development of the *Piperaceae*. II. The structure and seed development of *Peperomia hispidula*. Am. J. Bot., 1: 323—339, 357—397.
- Juel, H. O., 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl., 33: 1—59.
- Löve, A. and Löve, D., 1961. Chromosome numbers of Central Northwest European plant species. Opera Botanica 5. Lund.
- Maheshwari, P., 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms. McGraw-Hill Book. Comp. Inc. New York.
- Maheshwari, P., (editor), 1963. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Int. Soc. Pl. Morph. Univ. Delhi.
- Murty, Y. S., 1959. Studies in the order *Piperales* — III. A contribution to the study of the floral morphology of some species of *Peperomia*. J. Indian Bot. Soc., 38: 120—139.
- Rangaswamy, N. S., 1963. Control of fertilization and embryo development. Recent adv. embr. Ang., P. Maheshwari, ed. Delhi, 327—353.
- Rutishauser, A., 1953/54. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen Ranuncularten. Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 25: 1—45.
- Rutishauser, A., 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. Protoplasmatologia, 6(F)3. Springer-Verlag. Wien.
- Rutishauser, A. und Hunziker, H. R., 1950. Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererb. forsch., 25: 477—483.
- Rychlewski, J., 1961. Cyto-embryological studies in the apomictic species *Nardus stricta* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot., 4: 1—23.
- Skalińska, M., 1959. Embryological studies in *Poa granitica* Br. Bl. an apomictic species of the Carpathian range. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 2: 91—112.
- Skawińska, R., 1962. Apomixis in *Hieracium alpinum*. L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot., 5: 89—96.
- Sokołowska-Kulczycka, A., 1965. Experimental studies in seed development of *Lilium bulbiferum* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 8: 63—81.
- Souèges, E., 1919. Embryogenie des Polygonacées. Développement de l'embryon chez le *Polygonum Persicaria*. C. R. Acad. Paris, 168: 791—793.
- Sporne, K. R., 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among dicotyledons. Phytomorph. 4: 275—278.
- Stenar, H., 1928. Zur Embryologie der *Asphodeline*-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisea*. Svensk. Bot. Tidskr. 22: 145—159.
- Stenar, H., 1932. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Nothoscordum fragrans* Kunth und *N. striatum* Kunth. Sv. Bot. Tidskr. 26: 25—44.
- Steward, F. C. and Caplin, S. M., 1952. Investigation on growth and metabolism of plant cells — IV. Evidence on the role of the coconut-milk factor in development. Ann. Bot. (Lund) N, S. 16: 491—504.
- Steward, P. C. and Shantz, E. M., 1959. The chemical regulation of growth (some substances and extracts which induce growth and morphogenesis). Ann. Rev. Pl. Physiol. 10: 379—404.
- Swamy, G. B. L. and Ganapathy, P. M., 1957. On endosperm in Dicotyledons. Bot. Gaz. 119: 47—50.
- Tandon, S. L. and Kapoor, B. M., 1962. Cytology of endosperm in Angiosperms. Science a. Culture, 28: 114—117.
- Tandon, S. L. and Kapoor, B. M., 1963. Contribution to the cytology of endosperm in some Angiosperms. II. *Nothoscordum fragrans* Kunth. Caryologia, 16: 337—395.
- Trela, Z., 1963a. Embryological studies in *Anemone nemorosa* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 6: 1—14.

- Trela, Z., 1963b. Cytological studies in the differentiation of the endosperm in *Anemone nemorosa* L. Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 6: 177—183.
- Wiger, J., 1935. Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simaburaceae* and *Burseraceae*. Gleer. Univ. Bokhand., Lund.
- Wunderlich, R., 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. Öst. Bot. Zeitschr. 106: 203—295.