

JERZY RYCHLEWSKI

KARIOLOGIA ENDOSPERMY ROŚLIN OKRYTONASIENNYCH

II. Procesy różnicowania jąder

Omówione w poprzednim artykule przypadki różnorodności liczb chromosomów dotyczyły pierwotnego jądra endospermy i miały swoje źródło w liczbie i stopniu ploidalności łączących się jąder biegunowych i plemnikowych w woreczku załążkowym. Jednak w toku różnicowania się histologicznego endospermy u licznych dotąd zbadanych gatunków dokonuje się zróżnicowanie kariologiczne, w wyniku którego ta pierwotna liczba chromosomów w wielu jądrach tej tkanki ulega różnym przemianom. Zwykle niektóre jądra endospermy w obrębie załążka zachowują pierwotną liczbę chromosomów, ale duża liczba jąder, zwłaszcza w haustoriach, posiada liczby wtórne, będące wynikiem różnych procesów: zaburzonych i nienormalnych mitoz, powstawania jąder restytucyjnych, fragmentacji i fuzji jąder oraz procesów endomitotycznych. Procesy te prowadzą najczęściej do podwyższenia stopnia poliploidalności, rzadziej do obniżenia, aneuploidalności lub zmiany struktury chromosomów.

Zaburzenia przebiegu procesów mitotycznych były często obserwowane w rozwijającej się endospermie. Mogą one ujawnić się na różnych etapach podziału, mogą mieć różny charakter i wynik. Najczęściej prowadzą one do fragmentacji chromosomów, powstania jąder o aneuploidalnych liczbach chromosomów i jąder restytucyjnych o podwojonych liczbach chromosomów. Clark i Copeland (1940) obserwowali w endospermie u *Zea mays* nienormalne anafazy z opóźnionymi chromosomami i mostami chromosomowymi. Takie anomalie mogą prowadzić do rozerwania chromosomów, a po ich replikacji i nierozłączeniu siostrzanych chromatyd mogą powstać chromosomy dicentryczne, co z kolei prowadzi do dalszych fragmentacji chromosomów. Rutishauser i La Cour (1956a, b) wykazali, że po krzyżowych zapyleniach pomiędzy *Paris* ($2n=20$) i *Trillium* ($2n=10$) endosperma pochodzenia mieszańcowego w rozwoju swoim ujawnia liczne zakłócenia. Dają się tu obserwować samorzutne fragmentacje chromosomów, mosty anafazowe itp. (ryc. 1C). Liczba fragmentacji wzrasta 20- do 35-krotnie w porównaniu z endospermą z zapyleń śródgatunkowych. Szczególnie często ulegały frag-

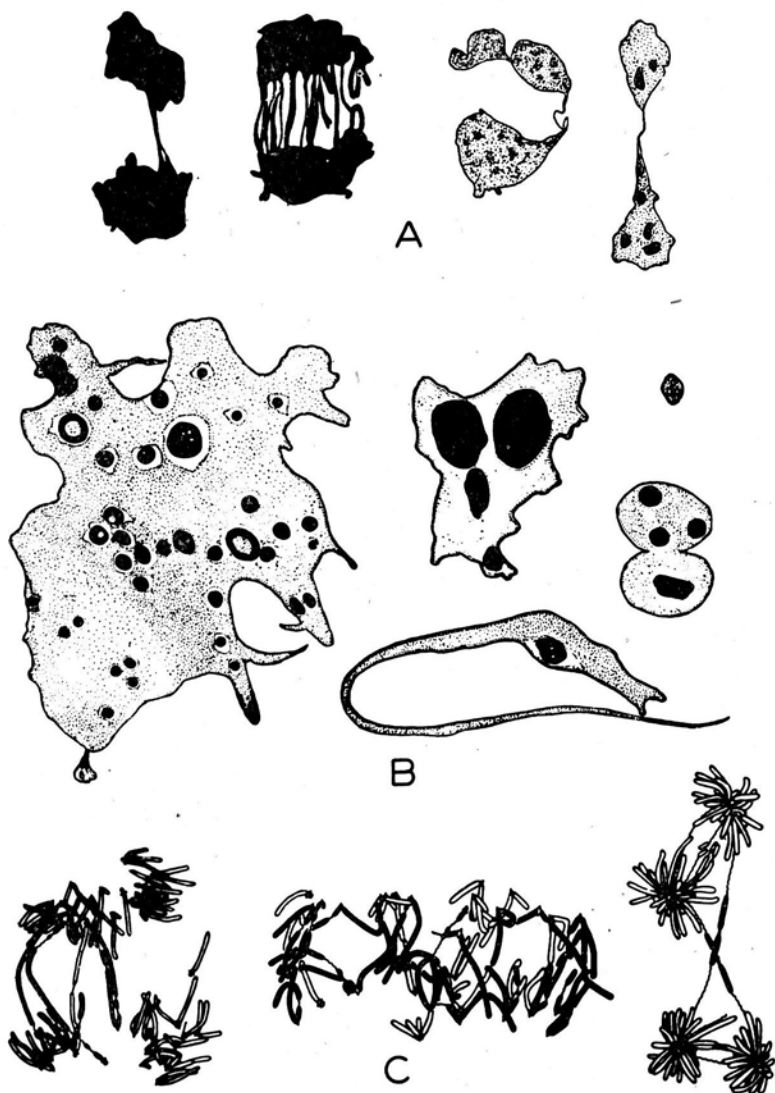
mentacji chromosomy *Trillium* zawierające liczne odcinki heterochromatynowe. Ta korelacja między liczbą fragmentacji a ilością odcinków heterochromatynowych wskazuje, według autorów, na kontrolę genetyczną tego zjawiska przez heterochromatynę. Autorzy przypuszczają, że degeneracja endospermy i niedorozwój nasion, jaki tu występuje, nie są wynikiem fragmentacji chromosomów lecz zakłóconego metabolizmu nasion mieszańcowych. Kato (1957) obserwował w endospermie u *Lilium* wielobiegunowe wrzeciona podziałowe, rezultatem których był nieprawidłowy rozdział chromosomów na bieguny i powstawanie jąder o różnych, przypadkowych liczbach chromosomów.

Spotykane niekiedy w endospermie figury amitotyczne są oznaką skrajnie anormalnego podziału jąder. Jądra takie przeważają się biszkoptowato i ulegają fragmentacji (ryc. 1A) na dwa, nierównowartościowe ani pod względem ilości, ani jakości substancji chromatynowej jądra. Występowanie amitoz jest często oznaką degeneracji endospermy. Takie właśnie zjawiska obserwowali Tandon i Kapoor (1962) w endospermie u *Zephyranthes ajax* i *Vicia faba* (Kapoor i Tandon, 1964). Znaleźli oni liczne jądra o nieregularnych kształtach (ryc. 1B) wskazujących na zachodzący rozpad tych jąder na dwa lub więcej fragmentów, fuzję jąder itp. Wynikiem tych zaburzeń było 5—11% aneuploidalnych jąder o liczbach chromosomów odchylających się od $3n = 18$ u *Vicia*, lub $4n = 84$ u *Zephyranthes*.

Omówione w poprzednim artykule zróżnicowanie aneuploidalne liczb chromosomów endospermy u *Nothoscordum fragrans* $3n = 27, 28, 29$ lub 30 (Tandon i Kapoor, 1963) miało swoje źródło w liczbie chromosomów tej rośliny ($2n = 19$). Niezależnie od tej zmienności wynikającej z konstytucji kariologicznej gatunku, autorzy ci znaleźli również pewien procent jąder mających jeszcze inne liczby: 15, 18, 21 i 35 chromosomów. Przyczyną ich powstania były obserwowane zaburzenia w podziałach mitotycznych — mosty chromosomowe w anafazie, trójbiegunowe telofazy itp. (ryc. 1A). Trudniejsze do wyjaśnienia było powstanie niektórych jąder endospermy u *Vicia*, tworzących ciąg poliploidalny $5n, 6n, 7n, 8n, 9n$ oraz $12n$ i $14n$. O ile jądra mające wielokrotność $3n$ można stosunkowo łatwo wyprowadzić z jąder triploidalnych (jądra restytucyjne, fuzja jąder, podwojenie liczby chromosomów), o tyle liczby $5n, 7n$ i $8n$ wymagają dodatkowych założeń. Autorzy przyjmują więc, że liczby te mogły powstać w dwu kolejnych etapach: pierwszy etap to nierówny rozdział chromosomów w anafazie, prowadzący do powstania jądra diploidalnego i tetraploidalnego oraz drugi etap to fuzja tych jąder z jądrami triploidalnymi.

W związku z obniżaniem liczby chromosomów w endospermie warto tu przytoczyć ciekawą obserwację Oikawy (1953) dotyczącą endospermy *Erythronium japonicum*. U tego gatunku występuje woreczek zalążkowy typu *Fritillaria*, a więc pierwotne jądro endospermy ma pentaploidalną liczbę chromosomów. Jednak w czasie pierwszych podziałów zostają stopniowo wyeliminowane chromosomy chalazalnego, triploidalnego jądra, i w rezultacie cała endosperma jest diploidalna.

Fuzja jąder endospermy była już poprzednio postulowana przez niektórych autorów również u roślin, u których nie stwierdzono zakłóceń mitozy. Grun (1952) obserwował w zalążkach apomiktycznej *Poa nervosa* obok liczb $4n = 120$ również



Ryc. 1. Zaburzenia rozwoju endospermy. A. Mosty anafazowe i jądra o nietypowych kształtach u *Nothoscordum fragrans*. B. *Zephyranthes ajax*: Jądra o nieregularnych kształtach i różnej wielkości, powstałe na drodze fuzji i fragmentacji. Liczne lub powiększone jąderka. (wg Tandona i Kapoora, 1962, 1963). C. Zakłócenia mitoz w mieszańcowej endospermie *Trillium* × *Paris* i *Paris* × *Trillium*. Chromosomy *Trillium* czarne, *Paris* zaznaczone konturami. (wg Rutishausera i La Cour, 1956).

$12n = 360$, które były niewątpliwie wynikiem zlania się trzech jąder 120-chromosomowych. Podobnie u *Nardus stricta* (Rychlewski, 1961) powstanie olbrzymiego jądra o około 195 chromosomach ($15n$, ryc. 2Ab) autor wiąże z fuzją 5 jąder triploidalnych. Dodatkową wskazówką była tu obecność w tym samym załączku jąder triploidalnych (ryc. 2Aa), co pozwoliło wykluczyć możliwość fuzji trzech jąder pentaploidalnych. Wydaje się, że fuzja jąder występuje w endospermie częściej niż poprzednio sądzono.

Zakłócenia mitoz polegające na wytworzeniu się w anafazie mostów chromosomowych mogą prowadzić również do powstania jąder restytucyjnych o podwójnej liczbie chromosomów. Procesy takie były opisywane w endospermie niektórych gatunków *Iris* (Enzenberg, 1961), *Anemone nemorosa* (Trela, 1963) i innych. U *Anemone* proces tworzenia jąder restytucyjnych może się powtarzać kilkakrotnie, doprowadzając do powstania jąder 16- i 32-ploidalnych (wyjściową liczbą chromosomów jest u tego gatunku wyjątkowo liczba $2n$, a nie $3n$ jak u innych gatunków seksualnych, gdyż jądro centralne rozwija się bez zapłodnienia). Powstałe w ten sposób jądra restytucyjne mają nieregularne kształty, często biskoptowate, silnie przewężone. Poszczególne fragmenty takich jąder mogą zachowywać się czasem jak odrębne jądra. Świadczy o tym desynchronizacja podziału mitotycznego obserwowana przez Trelę w jednym z takich jąder: w jednej jego części widoczne były chromosomy metafazowe, podczas gdy pozostała część jądra była jeszcze w interfazie.

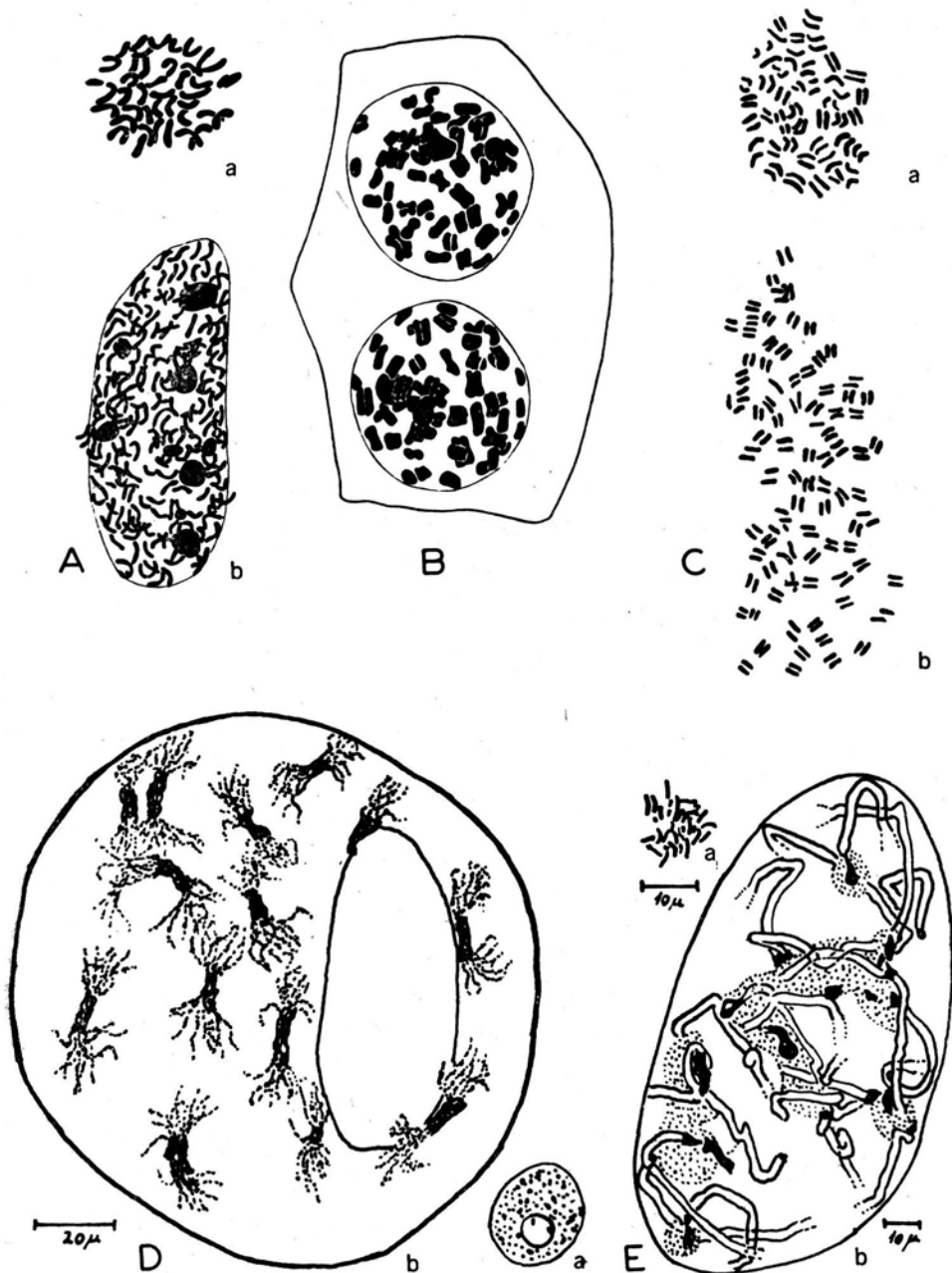
Podwojenie liczby chromosomów może się odbywać nie tylko na drodze zaburzeń przebiegu mitozy i tworzenia jąder restytucyjnych, lecz również w procesie endoduplikacji. Z badań lat ostatnich wynika, że endoduplikacja odgrywa znaczną rolę w różnicowaniu się jąder endospermy. Endoduplikacja jest to podwojenie liczby chromosomów lub ogólnej substancji chromatynowej w obrębie błony jądrowej bez podziału tego jądra na dwa potomne. Proces ten towarzyszy różnicowaniu się jąder niemal wszystkich tkanek stałych (Geitler 1953, Tschermak-Woess 1956, Pogan 1964), ale w endospermie osiąga on rozmiary nie spotykane w innych tkankach. Dwa rodzaje zjawisk zalicza się zwykle do procesów endoduplikacji: zahamowaną profazę i endomitozę. Przy zahamowanej profazie obserwujemy zwykle chromosomy leżące parami po podziale w obrębie błony jądrowej; chromosomy takie wykazują często znaczne skrócenie, o wiele większe niż przy normalnym podziale. Takie jądro nie wchodzi w dalsze etapy mitozy i w rezultacie następuje podwojenie liczby chromosomów. To podwojenie liczby chromosomów może zostać ujawnione w następnej mitozie, mogącej mieć niekiedy już normalny przebieg. Natomiast w endomitozie podwojenie nici chromatynowej odbywa się bez ujawnienia się chromosomów mitotycznych i na tym etapie proces ten jest bardzo trudny do prześledzenia. Czasem tylko zmiana liczby lub wielkości chromocentrow w jądrach metabolicznych zdradza podwyższenie ich stopnia ploidalności. Proces ten może się powtarzać wielokrotnie prowadząc do bardzo wysokich stopni poliploidalności poszczególnych jąder (endopoliploidalność).

Zjawiska endoduplikacji były obserwowane w endospermie różnych roślin przez licznych autorów. Punnett (1953) opisał je w kilkudniowej endospermie kukurydzy. Znalazł on mianowicie jądra w profazie i metafazie posiadające po 30 podwójnych chromosomów, odróżniających się od normalnych znacznie większą kontrakcją. Jądra te były heksaploidalne, a ułożenie parami chromosomów wskazywało według tego autora na wystąpienie dwóch podziałów nici chromatynowej zamiast jednego w interfazie poprzedzającej mitozę. Enzenberg (1961) znajdowała podobne metafazy $12n$ i $24n$ w endospermie u *Cucumis sativus* (ryc. 2Ca, b).

U *Nardus stricta* autor (1961) obserwował w jednym zalążku liczne jądra przedstawiające typowy obraz zahamowanej profazy: 52 silnie skrócone chromosomy były podzielone podłużnie i leżały w obrębie błony jądrowej (ryc. 2B). Metafaza następnego podziału ujawniłaby tu 104 chromosomy ($8n$). Słuszność tego przypuszczenia została potwierdzona obserwacją dokonaną w innym zalążku z pentaploidalną endospermą ($5n = 65$), gdzie autor znalazł metafazy $10n$ i profazy $20n$ (ok. 130 i 260 chromosomów, badania nie publikowane). Wskazywało to na jedno- i dwukrotne podwojenie liczby chromosomów w tych jądrach. Turała (1966a) obserwowała w endospermie u *Echinocystis lobata* postendomitotyczne metafazy $6n = 96$, $12n = 192$, $24n =$ ok. 384 oraz jądro profazowe $48n$ zawierające ok. 800 chromosomów.

Ujawnienie się chromosomów w jądrze w czasie mitozy pozwala na bezpośrednie ustalenie ich liczby, a więc i stopnia poliploidalności jądra. Gdy jednak bezpośrednia ocena stopnia poliploidalności nie jest możliwa, zachodzi konieczność sięgnięcia do metod pośrednich. Jedną z takich metod pośrednich jest pomiar ilości kwasu desoksyrybonukleinowego w jądrach (Swift i Rash, 1956), wiadomo bowiem, że istotą podwyższenia stopnia poliploidalności jest zwiększenie ilości DNA w jądrach. Pomiar mikrofotometryczny są trudne i wymagają specjalnej aparatury, dlatego bardziej rozpowszechnioną metodą oceny stopnia poliploidalności jąder jest porównywanie ich objętości. Zauważono mianowicie, że podwojeniu liczby chromosomów towarzyszy zawsze nie tylko podwojenie ilości DNA, ale i objętości jądra. Porównując więc objętości jąder w obrębie jakiejś tkanki możemy wnioskować o stopniu ich ploidalności. Gdy więc brak podziałów uniemożliwia ustalenie liczby chromosomów w badanych jądrach, stosuje się tę właśnie metodę. Zalecana jest tu jednak duża ostrożność w ocenie, gdyż objętość jąder zależy również od innych czynników, jak stopień uwodnienia, synteza białek itp., nie mających bezpośredniego związku ze stopniem ploidalności (D'Amato, 1952).

Jedną z wcześniejszych obserwacji dotyczących objętości jąder endospermy była praca Duncana i Rossa (1950) nad *Zea mays*. Zauważyli oni, że po ustaniu aktywności mitotycznej w partiach centralnych endospermy jądra zwiększają znacznie swoją średnicę osiągając w skrajnych przypadkach aż 1000-krotny wzrost objętości. Wzrost ten wywołany jest wielokrotną replikacją chromosomów w procesie endomitozy. Autorzy nie podają jednak stopni poliploidalności obserwowanych jąder.



Ryc. 2. Poliploidydzacja jąder endospermy. A. Płytki metafazowa 3 n (a) i 15-ploidalne jądro (b) w tym samym zalążku u *Nardus stricta*. B. Zahamowane profazy w jądrach 8 n (wg Rychlewskiego, 1961). C. Postendomitotyczne metafazy 12 n (a) i 24 n (b) u *Cucumis sativus*. (wg Enzenberg, 1961). D. *Loasa papaverifolia*: endochromocentry w wysokopoliploidalnym jądrze (b). Obok jądro triploidalne (a). (wg Hasitschka-Jenschke, 1962). E. (a) Metafaza 3 n (21A+12B chromosomów) i (b) 96-ploidalne jądro z chromosomami olbrzymimi w haustorium endospermowym u *Rhinanthus*. (wg Tschermak-Woess i Hasitschka-Jenschke, 1963).

Dokładniej te zjawiska zostały opracowane przez Enzenberg (1961) w publikacji, stanowiącej obszerne studium nad rozwojem i różnicowaniem się jąder endospermy u kilku gatunków roślin. U *Cucumis* w haustorium endospermowym podziały jąder wygasają dość wcześnie, a endosperma właściwa długo zachowuje charakter jądrowy. Proces endomitotycznej poliploidyzacji rozpoczyna się w jądrach haustorium, potem stopniowo przechodzi do endospermy właściwej, a zwłaszcza jej części centralnej i chalazalnej. Średnia objętość jąder triploidalnych wynosi około $500 \mu^3$, zaś największa objętość znaleziona w jądrze haustorium około $7500 \mu^3$ odpowiada stopniowi poliploidalności 48n. Jeszcze wyższy stopień poliploidalności znalazła ona u *Phlomis viscosa* w jądrach olbrzymiego haustorium mikropylarnego. Haustorium to posiada tylko dwa jądra, które na drodze endomitozy znacznie powiększają swoją objętość, osiągając 384n, podczas gdy jądra endospermy właściwej dochodzą tylko do 12n. Jądra triploidalne endospermy właściwej posiadają strukturę drobnziarnistą o równomiernie rozproszonej substancji chromatynowej. W jądrach poliploidalnych autorka obserwowała różne struktury odpowiadające mniej lub bardziej luźnym pęczkom chromonemata, powstałym przez nierozłączenie się po podziale chromosomów siostrzanych.

Bardzo wysokie stopnie poliploidalności były podawane dla jąder haustorium chalazalnego endospermy u *Plantago atrata* (Czapska-Dziekanowska, 1965), gdzie maksymalny stopień wynosił 1536n. Te olbrzymie jądra posiadały, podobnie jak u *Phlomis*, nitkowate struktury chromatynowe, które autorka określa jako endochromosomy. Turała (1966a) znalazła jeszcze wyższy stopień poliploidalności jąder endospermy u *Echinocystis lobata*. Na przykładzie tych jąder można dobrze dostrzec rytmiczność wzrostu ich objętości będącego wynikiem wzrostu stopnia ich poliploidalności:

358 μ^3	3 n (= 48)
748 μ^3	6 n (= 96)
1371 μ^3	12 n (= 192)
2948 μ^3	24 n (= ok. 384)
5980 μ^3	48 n (= ok. 800)
14486 μ^3	96 n
31845 μ^3	192 n
63108 μ^3	384 n
139139 μ^3	768 n
280539 μ^3	1536 n
640320 μ^3	3072 n

W przytoczonych klasach wielkości jąder widać wyraźnie podwajanie się ich objętości — następstwo kolejnych endomitoz. W przeciwieństwie do poprzednio cytowanych przypadków, u *Echinocystis* te najwyższe stopnie poliploidalności występowały w jądrach endospermy właściwej, a nie haustorium.

Najwyższe dotąd obserwowane stopnie poliploidalności jąder endospermy zostały podane przez Erbricha (1965). Znalazł on mianowicie w haustorium endospermowym u *Arum maculatum* ciągły szereg (geometryczny) wielkości jąder

od triploidalnych o objętości około $13\,500 \mu^3$ aż do 24576-ploidalnych o objętości przekraczającej 35 milionów μ^3 . Autor ten obserwował wprawdzie w tej endospermy jeszcze większe jądra 49152-ploidalne o objętości przekraczającej 55 milionów μ^3 , ale wszystkie te jądra wykazywały objawy degeneracji. Występowanie tak olbrzymich jąder jest wyjątkowe w tkankach roślin okrytonasiennych, zarówno jeżeli chodzi o objętości jak i stopnie poliploidalności.

Na osobne omówienie zasługują struktury spotykane w jądrach wysokopoliploidalnych. Zależą one od szeregu czynników takich, jak obecność partii heterochromatynowych w chromosomach, liczba jąder, typ endopoliploidalności itp. Struktury te wykazują znaczną zmienność indywidualną i nie dadzą się ująć w sztywne schematy, można jednak wśród nich wyróżnić pewne kategorie struktur. Jądra triploidalne posiadają zwykle strukturę drobnoziarnistą, chromomerową. U niektórych gatunków występują w tych jądrach chromocentry, których liczba i wielkość jest zmienna, lecz do pewnego stopnia określona liczbą i długością heterochromatynowych odcinków chromosomów.

U *Loasa papaverifolia* ($n = 15$) w jądrach diploidalnych występuje 30, zaś w triploidalnych jądrach endospermy — 45 chromocentrow (Hasitschka-Jenschke, 1962), a więc obserwujemy tu zbieżność liczby chromocentrow z liczbą chromosomów jądra. Wysokopoliploidalne, olbrzymie jądra haustorium mikropylarnego i chalazalnego *Loasa* zachowują najczęściej tę liczbę chromocentrow, zmienia się natomiast ich wielkość: każdy taki chromocentr przedstawia bowiem produkt wielokrotnej duplikacji heterochromatynowego odcinka chromosomu i określany jest już jako endochromocentr. U omawianego gatunku *Loasa* endochromocentry mają kształt sztabkowaty (ryc. 2Db) o strukturze gruboziarnistej i przedstawiają silnie zespolone heterochromatynowe partie chromosomów siostrzanych (endochromosomów) jednego chromosomu wyjściowego jądra triploidalnego (ryc. 2Da). Po obu stronach tej heterochromatyny występują partie euchromatynowe w postaci luźniejszych i słabiej barwiących się nici. Takie pęczki endochromosomów stanowiące endochromocentry u *Loasa* zbliżają się swoją budową do tzw. roślinnych chromosomów olbrzymich.

Typowe chromosomy olbrzymie u roślin posiadają nici chromatynowe maksymalnie zdespiralizowane, zespolone na całej długości i wykazujące wyraźną budowę chromomerową. Mogą się one nieco różnić u różnych roślin wyglądem i szczegółami budowy, ich zasadnicza struktura jednak jest zawsze taka sama (Geitler, 1965, Turała, 1969). Tschermak-Woess (1957) opisała chromosomy olbrzymie u *Rhinanthus alectorolophus* w jądrach endospermowego haustorium chalazalnego (ryc. 2Eb). W chromosomach olbrzymich 24-ploidalnych jąder udało się autorce stwierdzić obecność 8 podłużnie ułożonych nici w każdym chromosomie. U *Rhinanthus alectorolophus* podobnie jak u *R. serotinus* w haploidalnym kompleksie występuje 7 dużych A-chromosomów i 4 małe B-chromosomy. Triploidalne jądro endospermy posiada więc 21 A- i 12 B-chromosomów (ryc. 2Ea). Chromosomy A u obu gatunków posiadają odcinki eu- i heterochromatynowe. U *R. alectorolophus*,

który posiada B-chromosomy zbudowane wyłącznie z heterochromatyny, wszystkie chromosomy A i B w wysokopoliploidalnych jądrach występują jako chromosomy olbrzymie. B-chromosomy tworzyły czasem w tych jądrach B-endochromocentry zbudowane ze zwartej heterochromatyny (ryc. 2Eb). Natomiast u *R. serotinus* posiadającego B-chromosomy zbudowane nie tylko z hetero-, lecz również z małej ilości euchromatyny (Tschermak-Woess i Hasitschka-Jenschke, 1963) tylko A-chromosomy są wykształcone jako chromosomy olbrzymie. B-chromosomy u tego gatunku oddzielają się od siebie po każdym cyklu endomitotycznym i wskutek tego liczba odpowiadających im chromocentrów w jądrach poliploidalnych ulega podwyższeniu odpowiednio do stopnia poliploidalności jąder. B-chromosomy olbrzymie tworzą się tu tylko wyjątkowo.

Turała (1966b) badając endospermę u *Allium ursinum* znalazła na około 200 zbadanych zalążków tylko 3 jądra z typowymi chromosomami olbrzymimi, podczas gdy pozostałe jądra poliploidalne posiadały inny typ struktur. Wykształcenie się chromosomów olbrzymich jest więc tylko jedną z możliwości uformowania substancji chromatynowej jąder poliploidalnych. W obecnej chwili nie znamy jeszcze dokładnie przyczyn, które decydują o organizacji chromatyny w obrębie jąder poliploidalnych. Tschermak-Woess wiąże powstanie chromosomów olbrzymich u *Rhinanthus* z obecnością dużej ilości heterochromatyny, sprawiającej, że powstałe na drodze endomitozy nici chromatynowe zachowują łączność na całej długości. Autorka nie wyklucza jednak możliwości wpływu na strukturę jąder również innych czynników.

Poliploidyzacji jąder towarzyszy wzrost liczby lub wielkości jąderek. U *Zephyranthes* Tandon i Kapoor (1962) obserwowali około 40 jąderek w jądrze (ryc. 1B). Jąderka te mogą się zlewać tworząc olbrzymie jąderka o różnych, nieregularnych kształtach (ryc. 2Db, Eb). Bardzo często są one połączone z heterochromatynowymi odcinkami niektórych chromosomów, zwłaszcza chromosomów z przewężeniami wtórnymi.

Jak widać z dokonanego przeglądu, jądra rozwijającej się endospermy mogą podlegać różnym przemianom kariologicznym, wynikiem których jest najczęściej podwyższenie, czasem bardzo znaczne, stopnia poliploidalności tych jąder. Endosperma jest tkanką troficzną, często efemeryczną, podobnie jak inna tkanka o zbliżonym charakterze — tapetum pylnikowe. W obu tych tkankach wykryto ostatnio podobne procesy różnicowania jąder (Carniel 1952, 1963, Skalińska, 1958), a jądra te w wielu przypadkach degenerują wkrótce po osiągnięciu wysokiego stopnia poliploidalności. W związku z tym Enzenberg (1961) stawia pytanie, czy osiąganie wysokiego stopnia poliploidalności przez niektóre jądra, zwłaszcza za pośrednictwem zaburzeń mitozy, uważać należy za odstępstwa od normalnego rozwoju, czy też jako normalny mechanizm różnicowania tej tkanki. Autorka przychyliła się do tej drugiej koncepcji, co wydaje się być bezspornym i dobrze uzasadnionym twierdzeniem.

Poliploidyzacji jąder endospermy zawsze towarzyszy znaczny wzrost objętości

jąder oraz wzrost rozmiarów komórek. Dzięki powiększeniu jądra możliwy jest szybki wzrost cytoplazmy i pomnożenie liczby mitochondriów nie rozdzielonych błonami komórkowymi, co z kolei wpływa na wzrost aktywności fizjologicznej komórki. Być może chodzi tu również o związek pomiędzy ilością RNA w licznych lub powiększonych jąderkach a ilością i aktywnością cytoplazmy (Steffen, 1956). Tak więc gradientowi kariologicznemu odpowiada gradient fizjologiczny, dający przewagę poliploidalnym komórkom endospermy nad diploidalnymi komórkami nucellusa. Umożliwia to efektywniejsze pobieranie substancji pokarmowych przez endospermę z otaczających tkanek dla potrzeb rozwijającego się zarodka. W nasionach bielmowych, gdzie endosperma ma do spełnienia również funkcje tkanki magazynującej, obecność mniejszej liczby olbrzymich komórek jest często bardziej celowa niż większej liczby małych. Określone typy poliploidyacji występują z dużą stałością u poszczególnych gatunków, co wskazuje na pewną prawidłowość w tym względzie. Wysoki stopień poliploidalności jąder endospermy determinuje je jako krótkotrwałe i pozbawione możliwości dalszego rozwoju; wskazuje to na wysoką specjalizację tej filogenetycznie młodej tkanki. Dlatego wydaje się, że tworzenie wysokopoliploidalnych jąder bez względu na mechanizmy prowadzące do ich powstania nie można uważać za zaburzenia rozwoju, lecz za stały czynnik warunkujący normalny rozwój tej tkanki, mający duże znaczenie dla jej prawidłowego i efektywnego funkcjonowania.

Dokonany przegląd zagadnień związanych z kariologią endospermy pozwala zorientować się ogólnie w problematyce i aktualnym stanie badań na tym odcinku. Niezależnie od szczegółów, które wniosą jeszcze przyszłe badania, już na podstawie dotychczasowych wyników można uważać endospermę za jedną z dokładniej zbadanych tkanek roślinnych.

Składam serdeczne podziękowanie Pani Prof. Dr M. Skalińskiej i Doc. Dr E. Pogan za cenne uwagi krytyczne oraz Dr Krystynie Turała za przedyskutowanie niektórych zagadnień niniejszego artykułu.

Katedra Anatomii i Cytologii Roślin UJ, Kraków

LITERATURA

- Carniel K., 1952. Das Verhalten der Kerne im Tapetum der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. *Öst. Bot. Zeitschr.*, 99: 318—362.
- Carniel K., 1963. Das Antherentapetum. *Öst. Bot. Zeitschr.*, 110: 145—176.
- Clark F. J. and Copeland F. C., 1940. Chromosome aberration in the endosperm of Maize. *Am. J. Bot.*, 27: 247—251.
- Czapska-Dziekanowska D., 1965. Studies in the mode of reproduction and the differentiation of the endosperm of *Plantago atrata* var. *carpatica*. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.*, 8: 101—112.
- D'Amato F. 1952. Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. A critical examination of the literature. *Caryologia*, 4: 311—358.

- Duncan R. E. and Ross J. G., 1950. The nucleus in differentiation and development. III. Nuclei of Maize endosperm. *J. Hered.*, 41: 259—268.
- Enzenberg U., 1961. Beiträge zur Karyologie des Endospermes. *Öst. Bot. Zeitschr.*, 108: 245—285.
- Erbrich P., 1965. Über Endopolyploidie und Kernstrukturen im Endospermhaustorium. *Öst. Bot. Zeitschr.*, 112: 197—261.
- Geitler L., 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia*, VI. C. Wien.
- Geitler L., 1965. Riesenchromosomen bei Pflanzen. *Forschung. u. Fortschritte*, 39: 295—298.
- Grun P., 1952. Apomixis and variation in *Poa nervosa*. *Carn. Inst. Wash.*, 51: 117—119.
- Hasitschka-Jenschke G., 1962. Notizen über endopolyploide Kerne im Bereich der Samenanlage von Angiospermen. *Öst. Bot. Zeitschr.*, 109: 123—137.
- Kapoor B. M. and Tandon S. L., 1964. Contribution to the cytology of endosperm in some Angiosperms. VII. *Vicia faba* L. *Caryologia*, 17: 471—479.
- Kato Y., 1957. Cytological abnormalities in the embryo sac mother cell and endosperm tissue of *Lilium formolongo* Hort. and *Allium fistulosum*. *Cytologia*, 22: 69—79.
- Oikawa K., 1953. On the fertilization and the chromosome elimination of *Erythronium japonicum*. *Bull. Lib. Arts Dep. Mie Univ.*, 10: 23—31.
- Pogan E., 1964. Z zagadnień anatomii kariologicznej. *Wiad. Bot.*, 8: 27—40.
- Punnett H. H., 1953. Cytological evidence of hexaploid cells in Maize endosperm. *J. Hered.*, 44: 257—259.
- Rutishauser A. and La Cour L. F., 1956a. Spontaneous chromosome breakage in endosperm. *Nature*, 177: 324—325.
- Rutishauser A. and La Cour L. F., 1956b. Spontaneous chromosome breakage in hybrid endosperms. *Chromosoma*, 8: 317—340.
- Rychlewski J., 1961. Cyto-embryological studies in the apomictic species *Nardus stricta* L. *Acta Biol. Crac.*, Ser. Bot., 4: 1—23.
- Skalińska M., 1958. Studies in the karyological differentiation of the tapetum in *Valeriana*. *Acta Biol. Crac.*, Ser. Bot., 1: 45—54.
- Steffen K., 1956. Endomitosen im Endosperm von *Pedicularis palustris* L. *Planta*, 47: 625—652.
- Swift H. and Rash E., 1956. Microphotometry with visible light. *Physical techniques in Biological Research* (G. Oster and A. W. Pollister, ed.), 3: 353—400. Academic Press. Inc., New York.
- Tandon S. L. and Kapoor B. M., 1962. Contributions to the cytology of endosperm in some Angiosperms. I. *Zephyranthes ajax* Sprenger. *Caryologia*, 15: 21—41.
- 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.
- Treła Z., 1963. Cytological studies in the differentiation of the endosperm in *Anemone nemorosa* L. *Acta Biol. Crac.*, Ser. Bot., 6: 177—183.
- Tschermak-Woess E., 1956. Karyologische Pflanzenanatomie. *Protoplasma*, 46: 625—652.
- Tschermak-Woess E., 1957. Über das regelmässige auftreten von „Riesenchromosomen“ in Chala-
zalhaustorium von *Rhinanthus*. *Chromosoma*, 8: 523—544.
- Tschermak-Woess E. und Hasitschka-Jenschke G., 1963. Das Verhalten von B-Chromosomen besonderer Ausbildung in den endopolyploiden Riesenkernen des chalazalen Endospermhaustorium von *Rhinanthus*. *Öster. Bot. Zeitschr.*, 110: 468—480.
- Turała K., 1966a. Endopolyploidie im Endosperm von *Echinocystis lobata*. *Öster. Bot. Zeitschr.*, 113: 235—244.
- Turała K., 1966b. Strukturen endopolyploider Kerne im Bereich der Samenanlage einiger Monocotylen. *Öster. Bot. Zeitschr.*, 113: 529—541.
- Turała K., 1969. Chromosomy olbrzymie u roślin *Wiad. Bot.*, 13: 33—42