

ALICJA SOKOŁOWSKA-KULCZYCKA

DROGI ROZWOJU BISPOROWYCH WORECZKÓW ZAŁĄŻKOWYCH

Woreczki załączkowe *Angiospermae*, stanowiące skrajnie zredukowane gametofity żeńskie tej grupy roślin, rozwijają się z jednej, dwu lub czterech makrospori i noszą odpowiednio miano woreczków monosporowych, bisporowych i tetrasporowych.

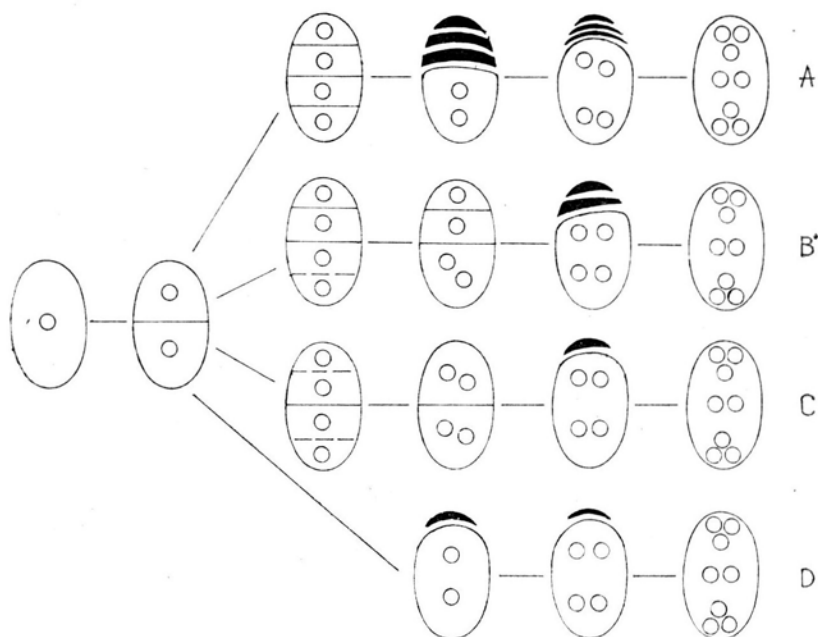
Najstarszy filogenetycznie, a zarazem najpospolitszy jest monosporowy woreczek załączkowy (typ *Polygonum*). Dwa podziały mejotyczne, którym kolejno towarzyszą cytokinezy, doprowadzają do powstania tetrady makrospor. Komórką inicjalną woreczka załączkowego staje się w typowych przypadkach komórka chalazalna, podczas gdy trzy siostrzane makrospory degenerują (ryc. 1A).

Młodszy od omówionego wyżej jest typ bisporowy, zaś ostatnie ogniwo w ewolucji gametofitu żeńskiego stanowią woreczki tetrasporowe. W wykształcaniu się ostatniego typu ani po I, ani po II podziale mejotycznym komórki macierzystej makrospor nie następuje proces cytokinezy, co doprowadza do powstania czterojądrowych coenomakrospor, odpowiadających tetradom, wytwarzającym się w typie *Polygonum*. Dalsze procesy różnicowania przebiegają niejednakowo u różnych grup roślin, co stanowi podstawę do wyróżnienia szeregu typów tetrasporowych woreczków załączkowych, różniących się liczbą jąder, stopniem ich ploidalności oraz polaryzacją w obrębie wykształconego gametofitu.

Rozwój bisporowych woreczków załączkowych typu *Allium* został po raz pierwszy opisany w 1879 roku przez Strasburgera u *Allium fistulosum* (Maheshwari 1950). Następne lata przyniosły doniesienia o występowaniu bisporowych woreczków załączkowych u szeregu innych gatunków, tak iż wiemy dzisiaj, że są one charakterystyczne dla przedstawicieli rodzin *Podostemonaceae*, *Butomaceae* (z wyjątkiem rodzaju *Butomus*), *Alismaceae*, *Loranthaceae*, a także niektórych przedstawicieli *Liliaceae*, *Amaryllidaceae* i *Orchidaceae* (Maheshwari 1955, Davis 1966).

W tworzeniu bisporowego gametofitu żeńskiego biorą udział dwie makrospory. W typie *Allium* po I podziale mejotycznym komórki macierzystej makrospor powstaje dyada komórek, z których górna mikropylarna degeneruje, zaś jądro dolnej chalazalnej przechodzi II podział mejotyczny z zahamowaną cytokinezą. W efekcie

powstaje dwujądrowa coenomakrospora, która jest równoważna dwom makrosporam jednojądrowym. Dojrzały 8-jądrowy woreczek zalążkowy powstaje w wyniku dwóch kolejnych podziałów mitotycznych jąder coenomakrospory (ryc. 1D).



Ryc. 1. Schemat rozwoju monosporowych i bisporowych woreczków zalążkowych: A. monosporowy typ *Polygonum*, B. bisporowy typ występujący u *Polygonatum multiflorum* i *P. latifolium*, C. bisporowy typ występujący u *Convallaria majalis* i *Polygonatum odoratum*, D. bisporowy typ *Allium*.

Oprócz opisanego wyżej klasycznego typu *Allium* zanotowano wiele odchyleń w rozwoju bisporowych gametofitów żeńskich, które niejednokrotnie wskazują na filogenetyczne związki ze starszym ewolucyjnie typem monosporowym. Do najlepiej znanych przykładów należy rodzaj *Scilla*, albowiem u jednego z jej przedstawicieli *S. hispanica* już w roku 1880 Treub i Melling (cyt. wg Maheshwari 1955) opisali rozwój bisporowych woreczków zalążkowych, przebiegający odmiennie niż w typie *Allium*. U przedstawicieli omawianego rodzaju komórką wyjściową dla rozwoju woreczka zalążkowego jest nie dolna chalazalna, jak w typie *Allium*, lecz górna mikropylarna komórka dyady. Drugi podział mejozytyczny przechodzą jądra obu siostrzanych komórek, po tym podziale nie następuje jednak cytokineza, co prowadzi do powstania komórek dwujądrowych. Efektem pierwszej mitozy zachodzącej w obu komórkach jest wytworzenie się komórek czterojądrowych. Dolna z nich ulega stopniowej degeneracji, podczas gdy jądra górnej przechodzą jeszcze jeden podział mitotyczny dając, w ten sposób 8-jądrowy woreczek zalążkowy. Ze względu na wspomniane różnice opisaną wyżej drogę rozwojową określono mianem typu *Scilla*.

W obrębie rodziny *Podostemonaceae* opisano szereg wariantów procesu powstawania bisporowych woreczków zalążkowych. Battaglia (1971) klasyfikuje je jako trzy odmienne typy: *Apinagia*, *Dicraea* i *Podostemum*, wyróżniając ponadto w obrębie pierwszego z nich cztery formy. Różnice występują w rozwoju gametofitu i dotyczą liczby podziałów mitotycznych i kierunku ułożenia wrzecion kariokinetycznych, co pociąga za sobą zróżnicowanie w budowie dojrzałych woreczków zalążkowych. Tym niemniej procesy sporogenezy przebiegają we wszystkich omawianych przez Battaglię typach jednakowo. Po pierwszym podziale mejotycznym powstają dwie komórki, różniące się między sobą wielkością. Komórka chalazalna jest zdecydowanie większa od mikropylarnej. Jądra obu siostrzanych komórek wchodzi synchronicznie w drugi podział mejotyczny, po którym nie następuje cytokineza, tak że powstają dwie komórki dwujądrowe. Górna stopniowo degeneruje, dolna zaś przechodzi dalszy rozwój, różniący się w szczegółach u poszczególnych typów, a doprowadzający do powstania dojrzałych gametofitów żeńskich.

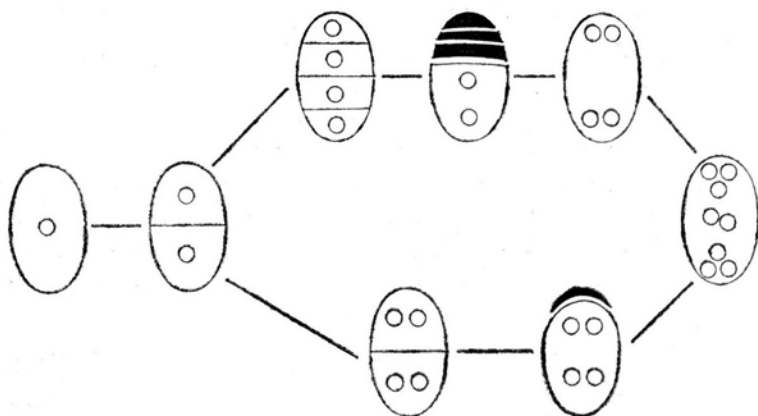
Bisporowe woreczki zalążkowe u *Polygonatum multiflorum* i *P. latifolium* (Stenar 1953) nawiązują w swym rozwoju do filogenetycznie starszych monosporowych gametofitów typu *Polygonum* (ryc. 1B). W wyniku pierwszego podziału mejotycznego komórki macierzystej makrospor powstaje dyada, której oba jądra wchodzi synchronicznie w drugi podział mejotyczny. Po podziale jąder następuje cytokineza, lecz ściana komórkowa założona pomiędzy siostrzanymi jądrami w komórce chalazalnej jest krótkotrwała, efemeryczna. Po jej zaniknięciu powstaje wtórnie triada komórek: jednojądrowe komórki mikropylarna i środkowa oraz chalazalna dwujądrowa. Obie górne, jednojądrowe komórki wkrótce degenerują, zaś dwujądrowa komórka chalazalna staje się dwujądrowym, bisporowym woreczkiem zalążkowym, który na drodze dwóch kolejnych mitoz osiąga stadium ośmiojądrowe.

Krótkotrwałe stadium tetrad obserwowano również w rozwoju bisporowych woreczków zalążkowych *Convallaria majalis* i *Polygonatum odoratum* (Setnar 1941, 1953). Jednakże u omawianych gatunków na skutek szybkiego zanikania ścian komórkowych założonych po drugiej telofazie tetrad przekształca się w dyadę dwujądrowych komórek. Górna komórka degeneruje, zaś jądra dolnej przechodzą dwa podziały mitotyczne i wytwarzają w ten sposób dojrzały ośmiojądrowy woreczek zalążkowy (ryc. 1C).

Wystąpienie charakterystycznego dla monosporowych woreczków zalążkowych stadium tetrazy w rozwoju niektórych bisporowych gametofitów świadczy wyraźnie o filogenetycznym pokrewieństwie omawianych typów. To pokrewieństwo potwierdza jeszcze dobitniej znalezienie w obrębie jednego osobnika woreczków zalążkowych, powstających według dwóch różnych typów.

Messeri (1931) opisuje taki przypadek u *Nothoscordon striatum*, u którego to gatunku powstają zarówno monosporowe jak i bisporowe woreczki (ryc. 2). Pierwsze stadia rozwojowe obu typów przebiegają jednakowo. Komórka macierzysta makrospor przechodzi regularnie pierwszy podział mejotyczny, po którym następuje cytokineza, co doprowadza do powstania dyady. Jądra siostrzanych komórek dyady przechodzą drugi podział mejotyczny, po którym w części zalążków następuje cytokineza i tworzy się tetrad makrospor; w części zaś proces cytokinezy zostaje zaha-

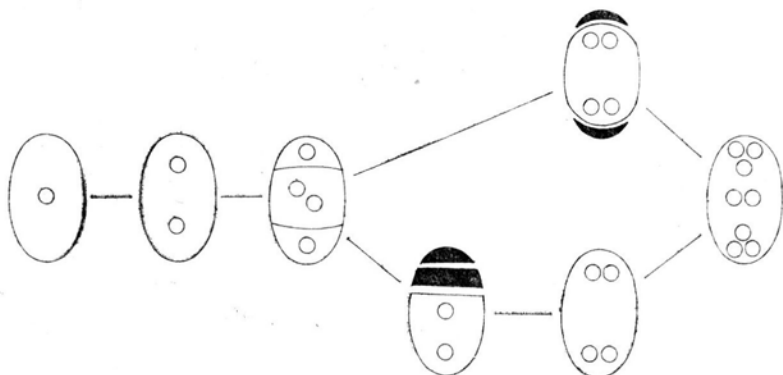
mowany, co doprowadza do powstania dwóch komórek dwujądrowych. W przypadku powstania tetrazy makrospora chalazalna przekształca się w jednojądrowy monosporowy woreczek zalążkowy, który na drodze trzech mitoz osiąga stadium



Ryc. 2. Schemat rozwoju monosporowych i bisporowych woreczków zalążkowych u *Nothoscordum striatum*.

ośmiojądrowe. W drugim przypadku dwujądrowa komórka chalazalna staje się komórką macierzystą gametofitu bisporowego.

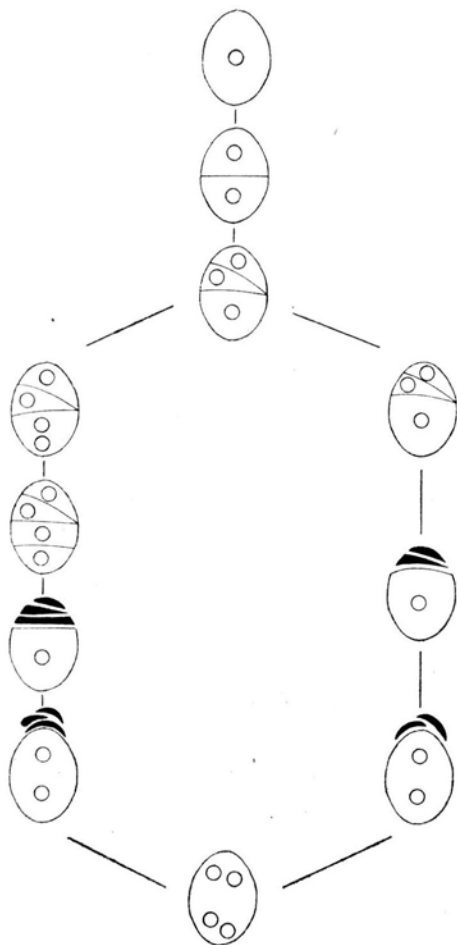
Nieco odmiennie przebiega rozwój gametofitów żeńskich u *Tridax triloba* (Hjelqvist 1951). U tego gatunku występują również monosporowe i bisporowe woreczki zalążkowe (ryc. 3). I podobnie jak w poprzednio opisanym przypadku pierwsze



Ryc. 3. Schemat rozwoju monosporowych i bisporowych woreczków zalążkowych u *Tridax triloba*.

stadia rozwojowe obu typów przebiegają jednakowo. Komórka macierzysta makrospor przechodzi regularny pierwszy podział mejoetyczny, po którym jednakże nie następuje cytokineza. Jądra leżące w obrębie jednej komórki wstępują w drugi podział mejoetyczny. Po jego zakończeniu ściany komórkowe zakładają się w charakterystyczny sposób, tworząc triadę komórek, z których bazalna i apikalna są jednoją-

drowe, zaś komórka środkowa zawiera dwa jądra. Dalszy rozwój gametofitów żeńskich przebiega dwojako. W pewnych zalążkach komórką inicjalną woreczka zalążkowego staje się jednojądrowa makrospora chalazalna (typ monosporowy), w innych zaś woreczek rozwija się z dwujądrowej komórki środkowej (typ bisporowy).



Ryc. 4. Schemat rozwoju monosporowych i bisporowych woreczków zalążkowych u *Veratrum Lobelianum*.

Rozwój gametofitu żeńskiego w obrębie jednego gatunku na dwóch różnych drogach (według typu monosporowego i bisporowego) został opisany również u *Euphorbia characias* (D'Amato 1939) i *Zizyphus jujuba* (Nirmal 1953).

Badania nad rozwojem gametofitu żeńskiego *Veratrum Lobelianum* (Sokołowska-Kulczycka 1973) doprowadziły do wykrycia nie notowanych dotąd u tego rodzaju sposobów wykształcania woreczków zalążkowych (ryc. 4). Poprzednio opisany był przez Stenara (1928) u *V. album* typ *Polygonum*. Natomiast u *V. Lobelianum* obserwowano oprócz monosporowych woreczków zalążkowych również

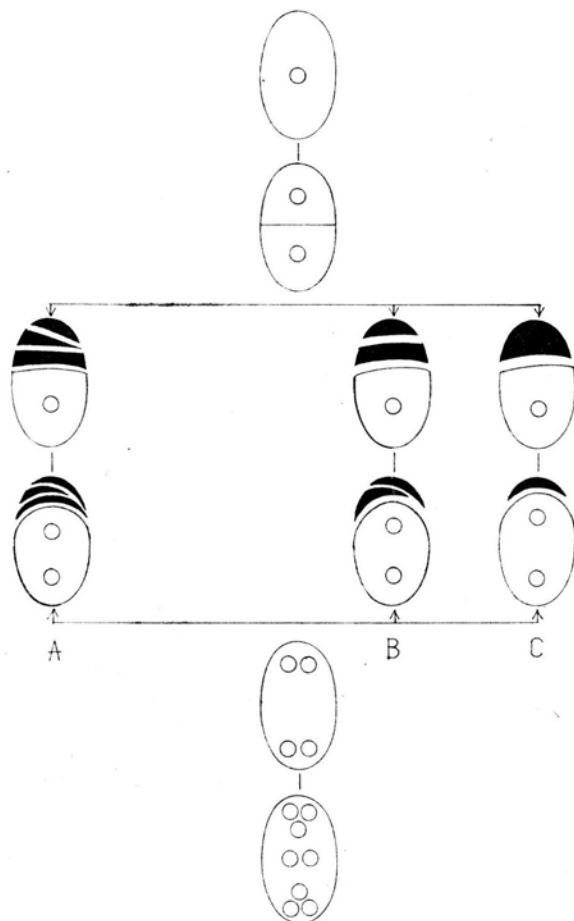
bisporowe, powstające na drodze zbliżonej do typu *Allium*. Po telofazie pierwszego podziału mejotycznego pomiędzy powstałymi jądrami zostaje założona ściana komórkowa i tworzy się dyada komórek, których jądra nie wchodzi synchronicznie w drugi podział mejotyczny. Jako pierwsze przechodzi ten podział jądro komórki mikropylarnej. Po jego zakończeniu następuje cytokineza i powstaje triada komórek. Dalszy rozwój poszczególnych triad przebiega niejednakowo. W części zalążków jądro komórki chalazalnej wstępuje w drugi podział mejotyczny bezpośrednio po zakończeniu tegoż podziału przez jądro komórki mikropylarnej. Jednakże po podziale jądra nie następuje od razu cytokineza tak, że kilkakrotnie obserwowano triady, w których komórka chalazalna była dwujądrowa. Cytokineza w komórce chalazalnej następuje z pewnym opóźnieniem i doprowadza do powstania tetrazy makrospor. Po wytworzeniu się tetrazy trzy makrospory mikropylarne degenerują, zaś z makrospory chalazalnej rozwija się monosporowy woreczek zalążkowy. Ten typ rozwoju gametofitu żeńskiego jest zbliżony do rozwoju woreczka zalążkowego opisanego przez Stenara dla *V. album*. Różnica pomiędzy rozwojem monosporowych gametofitów *V. album* i *V. Lobelianum* dotyczy drugiego podziału mejotycznego komórki macierzystej makrospor. O ile u *V. album* proces ten przebiega równocześnie w jądrach obu komórek dyady, a po jego zakończeniu zachodzi prawidłowy proces cytokinezy, o tyle u *V. Lobelianum* drugi podział mejotyczny przebiega w komórkach dyady niesynchronicznie i z opóźnioną cytokinezą.

Równoległe do opisanej wyżej drogi rozwojowej w części zalążków *V. Lobelianum* woreczki zalążkowe powstają w inny sposób. Po wytworzeniu się triady drugi podział mejotyczny w komórce chalazalnej przebiega ze znacznym opóźnieniem. W tym czasie dwie makrospory mikropylarne zaczynają degenerować, zaś komórka chalazalna i jej jądro powiększają znacznie swoje rozmiary dochodząc do wielkości odpowiadającej jednojądrowemu woreczkowi zalążkowemu, rozwijającemu się według opisanego wyżej typu monosporowego. Równoległe ze wzrostem komórki i jądra następuje wakuolizacja cytoplazmy. Po opóźnionym drugim podziale mejotycznym jądra komórki chalazalnej nie następuje cytokineza i dwujądrowa coenomakrospora przekształca się bezpośrednio w bisporowy woreczek zalążkowy.

Procesy rozwojowe gametofitów żeńskich *V. Lobelianum* wydają się interesujące z tego powodu, iż wskazują bardzo wyraźnie na ewolucyjne szlaki w rozwoju woreczków zalążkowych. Monosporowe gametofity żeńskie nie rozwijają się tu według klasycznego typu *Polygonum*. Desynchronizacja drugiego podziału mejotycznego i powstające w jej wyniku stadium triady nawiązuje do rozwoju bisporowych woreczków zalążkowych. Z drugiej zaś strony odchylający się nieco od typu *Allium* rozwój bisporowych woreczków zalążkowych przemawia za pokrewieństwem z typem monosporowym.

Jeszcze większe zróżnicowanie szlaków rozwojowych gametofitów żeńskich występuje u *Veratrum nigrum* (Sokołowska-Kulczycka, nie publ.). U tego bowiem gatunku spotkano obok woreczków monosporowych typu *Polygonum* woreczki bisporowe, powstające bądź według klasycznego typu *Allium*, bądź na drodze odpowiadającej rozwojowi bisporowych gametofitów żeńskich *V. Lobelianum* (ryc. 5).

Bardzo podobną do opisanej u *V. Lobelianum* drogę rozwojową bisporowych woreczków zalążkowych opisała Gorham (1953) u *Smilacina racemosa*. U tego gatunku, podobnie jak u *V. Lobelianum*, w wyniku podziałów mejotycznych i częściowo zahamowanej cytokinezy powstaje triada komórek, z tym iż u *Smilacina*



Ryc. 5. Schemat rozwoju woreczków zalążkowych u *Veratrum nigrum*: A. monosporowy typ *Polygonum*, B. bisporowy typ *Veratrum Lobelianum*, C. bisporowy typ *Allium*.

komórką dwujądrową jest komórka mikropylarna. Ona też przekształca się wprost w dwujądrowy woreczek zalążkowy, podczas gdy dwie siostrzane, jednojądrowe makrospory leżące bliżej chalazy degenerują.

Ciekawe powiązanie pomiędzy budową kwiatu, a typem woreczka zalążkowego opisał De Phillipis (1936) u *Ruscus aculeatus*. U omawianego gatunku występują dwa typy kwiatów: słupkowe i obupłciowe, jednakże u tych ostatnich słupki dege-

nerują i kwiaty funkcjonują jako pręcikowe, tylko nieliczne z nich posiadają w stadium dojrzałości zarówno pręciki jak i słupki. W pierwotniejszych kwiatach obupłciowych woreczki zalążkowe wykształcają się według starszego filogenetycznie typu *Polygonum*, w młodszych kwiatach słupkowych gametofit żeński rozwija się według typu *Allium*.

Przedstawione wyżej dane wskazują na to, iż wytwarzanie bisporowych woreczków zalążkowych jest wynikiem tendencji do skracania cyklu rozwojowego, co przejawia się z jednej strony we włączaniu do tworzenia gametofitu dwóch makrospor, z drugiej zaś do zmniejszania liczby podziałów mitotycznych, prowadzących do powstania dojrzałych woreczków zalążkowych. O pokrewieństwie monosporowych i bisporowych gametofitów żeńskich świadczą ponadto pewne szczegóły w rozwoju bisporowych woreczków przedstawionych wyżej gatunków: występowanie drugiego podziału mejotycznego w obu komórkach dyady, pojawienie się krótkotrwałego stadium tetrazy, jak również równoległy rozwój monosporowych i bisporowych gametofitów żeńskich.

Podobne powiązania filogenetyczne można znaleźć również w obrębie tetrasporowych woreczków zalążkowych.

Wszystkie przedstawione wyżej dane świadczą dobitnie o pokrewieństwie i ciągłej ewolucji dotyczącej szlaków rozwojowych gametofitów żeńskich roślin okrytozalążkowych, przebiegającej od starszych filogenetycznie monosporowych do młodszych bisporowych i tetrasporowych woreczków zalążkowych.

W przeprowadzanych obecnie badaniach embriologicznych zwraca się szczególną uwagę na odchylenia od typowych dróg rozwojowych. Stanowią one bowiem ważne ogniwo ewolucyjne wskazujące na filogenetyczne powiązania pomiędzy poszczególnymi typami rozwojowymi gametofitów żeńskich u Angiospermae.

Pragnę złożyć serdeczne podziękowanie Pani Prof. Dr Marii Skalińskiej na cenne uwagi udzielone mi w czasie opracowywania niniejszego artykułu.

Zakład Botaniki i Fizjologii Roślin Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Krakowie

LITERATURA

- Battaglia E., 1971. *The embryo sacs of Podostemaceae*. Caryologia 24,403—420.
- D'Amato F., 1939. *Ricerche embriologiche e caryologiche sul genere Euphorbia*. Nuovo G. bot. Ital. 46, 470—509.
- Davis G., 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*. John Wiley and Sons — N. York, London, Sydney.
- De Phillipis A. V., 1936. *Ricerche embriologiche sur Ruscus aculeatus L.* Nuovo G. bot. Ital. 53, 707—734.
- Gorham A. L., 1953. *The question of fertilization in Smilacina racemosa (L.) Desf.* Phytomorphology 3, 44—50.
- Hjelmqvist H., 1951. *The embryo sac development of Tridax triloba*. Bot. Not. (Lund) 2, 180—187.
- Maheshwari P., 1950. *An introduction to the embryology of Angiosperms*. Mc Graw-Hill Book Comp. Inc. New York, Toronto, London.
- Maheshwari S. C., 1955. *The occurrence of bisporic embryo sacs in Angiosperms*. A critical review. Phytomorphology 5, 67—99.

- Messeri A., 1931. *Ricerche embriologiche e caryologiche sopra i generi „Allium” e „Nothoscordon”*. Nuovo G. bot. Ital. 38, 409—441.
- Nirmal A., 1953. *The embryology of Zizyphus rotundifolia* Lamk. Phytomorphology 3, 88—98.
- Sokołowska-Kulczycka A., 1973. *Development of bisporic embryo sacs in Veratrum Lobelianum* Bernh. Acta Biol. Crac. ser. Bot. 16, 85—98.
- Stenar H., 1928. *Zur Embryologie der Veratrum und Anthericum-Gruppen*. Bot. Not. 357—378.
- Stenar H., 1941. *Über die Entwicklung des Embryosaces bei Convallaria majalis* L. Bot. Not. 123—138.
- Stenar H., 1953. *The embryo sac type in Smilacina, Polygonatum and Theropogon (Liliaceae)*. Phytomorphology 3, 326—338.