

ROMUALD KOSINA

## O ROZWOJU OWOCU TRAW

Dalsze ulepszanie hodowlane zbóż lub innych traw, szczególnie pod względem jakości ziarna, jest możliwe po uprzednim rozpoznaniu struktury ziarniaka (Kosina 1978). Zmiana tej struktury wymaga równocześnie znajomości rozwoju owocu tego typu. Korelacje rozwojowe cech warunkują bowiem pojawienie się określonych struktur, np. anatomicznych, determinujących jakość, wymielność itp. parametry użytkowe. Nakreślenie podobieństw lub też różnic w rozwoju ziarniaka różnych traw wydaje się być przydatne również ze względu na aktualne lub ewentualnie przyszłe krzyżowania międzygatunkowe lub międzyrodzajowe traw.

Słupek traw różni badacze wywodzą od trzech lub od sześciu owocolistków. Wczesniejsze badania prowadzone nad systemem przewodzącym kwiatków bambusa wskazywały na pochodzenie słupka z trzech owocolistków (wg Aziza 1972). Barnard w badaniach gynaecium traw wnioskuje o trzech lub czterech strukturach liściowych (wg Aziza 1972). Holt u *Phalaris* i *Dactylis* oraz Sharman u *Anthoxanthum odoratum* stwierdzili jednak jednoowocolistkowe pochodzenie słupków (wg Aziza 1972). W badaniach dwu odmian pszenicy zwyczajnej: *Capelle Desprez* i *Svenno* stwierdzono identyczną sytuację (Aziza 1972). Inicjacja słupka następuje tutaj po inicjacji pręcików poprzez podziały peryklinalne w trzech hypodermalnych warstwach oraz w zewnętrznej warstwie tuniki. Owocolistek w swojej ontogenezie nie zarasta się zupełnie — u szczytu pozostaje otwarty kanał szyjkowy. W owocolistku pszenicy istnieją trzy wiązki przewodzące, zawierające jednak tylko elementy floemu. Wyraźny ksylem istnieje w wiązce przewodzącej sznureczka. Podobną ilość wiązek przewodzących w owocolistku stwierdzono dla kukurydzy (Kiesselbach, Walker 1952). Ostatnio Cvelev (1976) w swojej monografii o trawach ZSRR charakteryzuje słupek tej rodziny również jako jednoowocolistkowy.

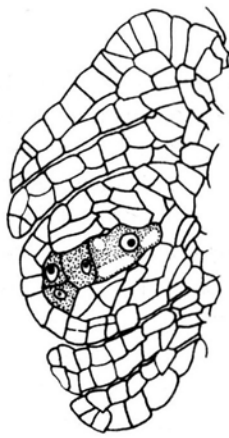
Zalążek, w przypadku badanych przez Aziza odmian, zakłada się bazalnie, w pozycji ortotropowej. W dalszych etapach rozwoju formuje się jako zalążek anatropowy. Podobny sposób rozwoju zalążka stwierdzono dla jęczmienia (Krauss 1933) oraz *Triticale* (Kaltsikes 1973). Bazalnie inicjuje również zalążek u *Stipa tortilis* (Maze i in. 1970). Kampylotropowe zalążki zaobserwowano u *Setaria italica* (Narayanaswami 1956) oraz *Zea mays* (Kiesselbach, Walker 1952).

Stosunkowo częste jest zakładanie się boczne załączka i przechodzenie w formę hemianatropową, m. in. dla *Bromus macrostachys* (S. Marek — inf. ust.), kilku gatunków rodzaju *Oryzopsis* (Kam, Maze 1974, Maze i in. 1970), niektórych gatunków rodzaju *Stipa* (Maze, Bohm 1974, Maze i in. 1972) lub u *Agrostis interrupta* (Maze, Bohm 1974). Boczne zakładanie załączka u traw może być jednak następstwem po pozycji bazalnej obserwowanej w rozwoju *Oryzopsis micrantha* oraz *Festuca microstachys*. Inicjacja nucellusa zachodzi wówczas przy otwartym jeszcze owocolistku i dopiero przy tworzącym się kanale szyjkowym zajmuje w pełni pozycję boczną. Uwaga ta być może dotyczy wszystkich bocznie osadzonych załączków traw. Hemianatropowy typ ontogenezy załączka widoczny częściowo na rysunkach 1—4 podaje Cvelev (1976) jako charakterystyczny dla większości traw. Oryginalne przejście załączka anatropowego w kampylotropowy stwierdzono u *Agrostis pilosula* (Muniyamma 1976). W porównaniu z *Juncaceae* i *Cyperaceae*, dla których charakterystyczne są załączki anatropowe, *Gramineae* według Davisa (Maze Bohm 1973) wykazują dużą różnorodność, wykształcając załączki anatropowe, hemianatropowe, kampylotropowe i ortotropowe. Kształt załączka jest ściśle związany z kształtem różnicującego się w nim woreczka załączkowego. Ogólnie charakteryzuje się woreczki traw jako zgięte (*Festuceae*, *Hordeae*, *Agrostideae*, rodzaje *Cynodon*, *Tragus*) lub też proste, m. in. u *Bambusa*, *Oryza*, *Andropogon*, *Sorghum*, *Coix*, *Zea* (Schnarf 1931). W świetle badań Kiesselberga i Walkera (1952) nie wydaje się jednak, żeby rodzaj *Zea* miał prosty woreczek załączkowy. Inicjacja załączka rozpoczyna się od wykształcenia nucellusa, a następnie dwu osłonek (Aziz 1972, Beck, Horton 1932, Krauss 1933, Maze, Bohm 1973, Maze i in. 1970, i in.). Najczęściej jako pierwszy inicjuje integument wewnętrzny w górnej części załączka, jak ma to miejsce u rodzaju *Oryzopsis* (Kam, Maze 1974) czy *Festuca microstachys* (Maze, Bohm 1977), chociaż mogą również oba integumenty inicjować równocześnie np. u *Stipa lemmonii* (Maze i in. 1972). Wyjątkowa sytuacja zachodzi u *Agrostis interrupta*, gdzie pierwszy inicjuje integument wewnętrzny, lecz w dolnej części załączka (Maze, Bohm 1974). Według Bonneta (Maze, Bohm 1974) w tym rejonie inicjuje również integument zewnętrzny u *Avena*. Integumenty inicjują się najczęściej w momencie, gdy dojrzała jest już komórka macierzysta makrospor (KMM). Integument wewnętrzny rozwija się w pełni i tworzy mikropyle w stadium dwujądrowego woreczka załączkowego (*Stipa elmeri*, *Agrostis interrupta*) lub dojrzałego aparatu jajowego (*Festuca microstachys*). Oba integumenty są w przeważającej swojej objętości dwuwarstwowe. Osłonka wewnętrzna jest grubsza w rejonie chalazalnym, a w rejonie mikropyle może być dwuwarstwowa u jęczmienia (Krauss 1933) lub cztero- do sześciowarstwowa u *Stipa elmeri* (Maze, Bohm 1973), *Stipa lemmonii* (Maze i in. 1972), *Agrostis interrupta* (Maze, Bohm 1974), *Festuca microstachys* (Maze, Bohm 1977) i rodzaj *Oryzopsis* (Maze i in. 1970). U niektórych gatunków traw w górnej części integumentu zewnętrznego przy chalazie powstaje specyficzne zgrubienie, o przykładowej wysokości 0,065 mm u *Stipa lemmonii* (Maze i in. 1972). Powstaje ono głównie przez podziały peryklinalne komórek osłonki (*Stipeae*, *Zea mays*, *Zizania aquatica*) lub też w większej mierze przez wzrost komórek (*Agrostis interrupta*). Nabrzmienie takie jest wy-

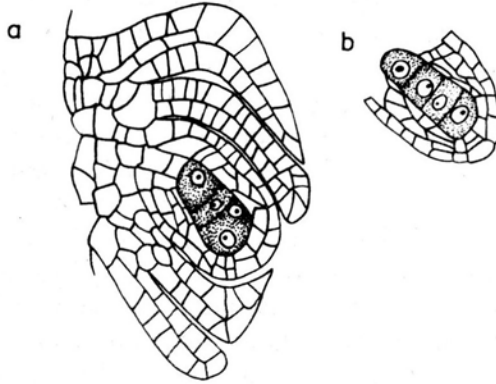
rażnie widoczne na rysunku 1 u *Stipa elmeri*. Ilość i wielkość tych zgrubień może być dobrą cechą embriologiczną stosowaną w taksonomii roślin (Kam, Maze 1974, Maze, Bohm 1973, 1977, Maze i in. 1970, 1972). *Festuca microstachys*, *Agrostis interrupta*, *Stipa lemmonii*, *S. hendersonii*, *S. tortilis*, *S. richardsonii*, *Oryzopsis hymenoides*, *O. micrantha*, *O. knigii* posiadają jedno takie zgrubienie; *Oryzopsis virescens*, *O. miliacea*, *O. asperifolia* mają je dwa. Zgrubienia te są szczególnie widoczne w stadium ośmiojądrowego woreczka załączkowego. Podczas późniejszego rozrastania się integumentów zanikają one. Po zapłodnieniu mogą być odkładane warstwy wtórne w ścianach komórkowych integumentu wewnętrznego, początkowo w rejonie mikropyle, później na biegunie chalazalnym. Integument zewnętrzny po zapłodnieniu ulega obliteracji. Może zachowywać się on jednak do momentu zakładania się ścian komórkowych w bielmie u *Oryzopsis miliacea* lub też jeszcze dłużej u *Stipa tortilis* (Maze i in. 1970). Integument zewnętrzny może dorównywać wielkością integumentowi wewnętrznemu, jak ma to miejsce u traw typu *Festuca*, np. *Agrostis interrupta* — rysunek 4, lub też pokrywać nucellus w górnej jego części tylko do połowy, jak u traw typu *Panicum* (patrz dalej: typologia morfologiczna zarodków wg Reedera).

Formowanie mikropyle przez integument wewnętrzny jest stałą cechą embriologiczną traw oraz *Cyperaceae* i *Juncaceae*. Takie struktury embriologiczne, jak obturator i hypostaza są nieobecne w rodzinie traw; występują one u *Cyperaceae* oraz prawdopodobnie u *Juncaceae* (Maze, Bohm 1973).

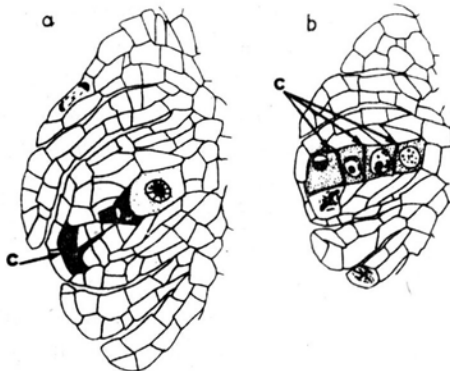
Archespor najczęściej jednokomórkowy różnicuje się w stadium primordium nucellusa. Może być jednak również kilkukomórkowy, jak u *Oryzopsis miliacea*, *Stipa elmeri* lub *Festuca microstachys*. Zwykle staje się nim komórka subepidermalna i stąd z reguły nie obserwujemy komórek parietalnych u *Gramineae*, w przeciwieństwie do *Cyperaceae* i *Juncaceae*. Wyjątkową pozycję stanowi tutaj rodzaj *Bouteloua* zasiedlający kontynent amerykański. Trawa ta charakteryzuje się grubo-środkowym załączkiem. Komórka macierzysta archesporu rozwija się z komórki zagłębionej w nucellusie, poniżej 3—4 komórek parietalnych (Mohamed, Gould 1966). Krassinucellarne załączki posiadają również *Panicum*, *Echinochloa*, *Setaria italica* (dwie warstwy komórek powyżej KMM) oraz *Paspalum* i *Pennisetum* (3—5 warstw komórek powyżej KMM). Komórki te pochodzą jednak z peryklinalnych podziałów epidermy nucellusa (Narayanaswami 1956). U większości gatunków traw komórki archesporialne przekształcają się w KMM, a te w tetradę liniową lub typu *T* po podziale mejotycznym. U *Agrostis pilosula* (Muniyamma 1976) 70% stanowią tetrazy typu *T* (rys. 1), pozostałą ilość stanowią liniowe triady powstające z braku podziału w mikropylarnej komórce diady. Liniowe triady tworzą się również u *Bambusa*, *Bromus*, *Eragrostis cilianensis* i *Echinochloa frumentacea*. Chalazalna komórka diady z reguły wyprzedza podziałem komórkę siostrzaną. W efekcie makrospory różnią się wielkością na biegunie chalazalnym i mikropylarnym (*Stipa elmeri* — rysunek 1). Podobne wyprzedzenie obserwowano u *Poa pratensis*, *Panicum miliare*, *Panicum miliaceum* (Muniyamma 1976). Tetrazy typu *T* obserwowano m. in. u *Bromus villosus*, *Coleanthus subtilis*, *Stipa elmeri*, *Festuca microstachys*, zaś liniowe u *Setaria italica*, *Bromus marginatus*, *Stipa lemmonii*,



Rys. 1. Tetrada makrospor typu T u *Stipa elmeri*. Widoczne jest zróżnicowanie wielkości spor oraz wyraźne zgrubienie integumentu zewnętrznego w górnej części zalążka. (Wg. J. Maze, L. R. Bohm, Can. J. Bot. 51, 235—247, 1973, dzięki uprzejmości the National Research Council of Canada)



Rys. 2. Zmodyfikowana tetrada typu T — bez cytokinezy w komórce mikropylarnej (a) i tetrada liniowa (b) u *Oryzopsis miliacea*. Widoczne są podziały peryklinalne protodermy nucellusa w rejonie mikropyle. (Wg. J. Maze, L. R. Bohm, L. E. Mehlenbacher, Jr., Can. J. Bot. 48, 27—41, 1970, dzięki uprzejmości the National Research Council of Canada).



Rys. 3. Liniowa tetrada makrospor (b) oraz zamieranie spor mikropylarnych (a) u *Agrostis interrupta*. c — kalozowe ściany spor. (Wg. J. Maze, L. R. Bohm, Can. J. Bot. 52, 365—379, 1974, dzięki uprzejmości the National Research Council of Canada).

*Oryzopsis knigii*. U *Oryzopsis miliacea* zanotowano oba typy tetrad lub czasami zmodyfikowaną tetradę *T* (bez ściany między jądrami w mikropylarnej komórce diady — rys. 2a), częściej tetradę liniową u *Oryzopsis micrantha* oraz u *Agrostis interrupta* tetradę liniową i zmodyfikowaną *T*. Z rozwojem makrospor traw łączy się pojawienie w ich ścianach kalozy. Widoczna jest ona również w momencie zanikania spor mikropylarnych (rys. 3a, b). Stwierdzono ją m. in. u *Avena*, *Agrostis interrupta* i *Festuca microstachys*. Zanikanie makrospor może być związane z ekspansją w to miejsce komórek nucellusa, jak u *Festuca microstachys*, lub też z ekspansją funkcjonalnej makrospory. Jako funkcjonalna megaspóra pozostaje komórka chalazalna i stąd większość traw rozwija monosporyczny woreczek zalążkowy typu *Polygonum*. Zdarza się jednak, że komórka ta zamiera, np. u *Stipa elmeri* (Maze, Bohm 1973). Dla nielicznych gatunków stwierdzono rozwój woreczka zalążkowego według bisporycznego typu *Allium* (dawniej *Scilla*). Dotyczy to *Cornucopiae nocturnum*, *Melica nutans*, *Melica altissima* (Schnarf 1931). Wyjątkową pozycję stanowią również *Eragrostis cilianensis* i *Bouteloua curtipendula* z tetrasporycznymi woreczkami zalążkowymi typu *Adoxa* (Maze, Bohm 1974, Mohamed, Gould 1966). Woreczki te powstają wówczas z czterojądrowej cenomakrospory lub też z czterech makrospor (okresowo mogą zakładać się ściany komórkowe między jądrami). U rodzaju *Bouteloua* mogą się czasem rozwijać trzyjądrowe woreczki (brak synergid i antypod). Powstają one przy braku podziału jednego jądra w dwujądrowym woreczku zalążkowym. Podobne zjawisko opisano u *Paspalum dilatatum* (Mohamed, Gould 1966). Pięciojądrowe dojrzałe woreczki zalążkowe opisano u *Agrostis pilosula* (Muniyamma 1976). Dzieje się to na skutek zanikania synergid oraz fuzji jąder biegunowych przed zapłodnieniem. Zanikanie obu synergid przed zapłodnieniem stwierdzono również u *Setaria italica*, *Oryzopsis micrantha*, *Panicum miliare*, *Festuca*, *Anthoxanthum*, *Coleanthus*, *Bambusa*, *Sorghum*. Do momentu zapłodnienia zachowuje się jedna synergida u *Zea*, *Euchlaena*, *Oryzopsis asperifolia*. Fuzję jąder biegunowych przed zapłodnieniem opisano również dla *Oryzopsis micrantha* i *Agrostis interrupta*. Jądra biegunowe mogą lokalizować się w środku woreczka zalążkowego (*Stipa elmeri* — Maze, Shu-Chang Lin 1975) lub w pobliżu aparatu jajowego (*Agrostis pilosula* — Muniyamma 1976). Aparat włóknisty obserwuje się najczęściej w obu synergidach (*Hordeum vulgare*, *Oryzopsis miliacea*, *O. micrantha*, *Stipa elmeri*). U *Agrostis interrupta* opisano sytuację wyjątkową, gdzie aparat włóknisty pojawia się najpierw w mniejszej, degenerującej synergidzie, następnie w synergidzie większej (Maze, Bohm 1974).

Zróznicowane jest u traw wnikanie łagiewki pyłkowej do woreczka zalążkowego. Następuje ono poprzez aparat włóknisty degenerującej synergidy, jak ma to miejsce u *Hordeum vulgare*, *Agrostis interrupta*, *Stipa lemmonii*, *S. elmeri*, *S. hendersonii*, *Sorghum*, *Zea*, *Panicum*, *Paspalum*, lub też przez aparat włóknisty synergidy większej, nie podlegającej wczesnej degeneracji u *Oryzopsis asperifolia*, również u *Stipa elmeri* i *S. lemmonii*. Jak widać proces ten może mieć różny przebieg u niektórych gatunków rodzaju *Stipa*. Po wniknięciu łagiewki pyłkowej, która może docierać do jądra wtórnego woreczka zalążkowego (*Zea mays*, *Sorghum*) lub też znacznie płycej u *Hordeum*, *Triticum*, *Secale* (Rutishauser 1973) obserwować można

tw. „ciała X”. Obecność ich stwierdzono w synergidach penetrowanych przez łagiewkę pyłkową u *Hordeum vulgare* i *Oryzopsis micrantha*. Cass i Jensen (1970) uważają, że są to degenerujące jądra: synergidy i wegetatywne pyłku. Zachowująca się synergida lub synergidy mogą zanikać w stadium dwukomórkowego zarodka u *Hordeum vulgare* (Cass, Jensen 1970) lub 15-komórkowego zarodka u *Stipa lemmonii* (Maze i in. 1972). W podobnym stadium jak u jęczmienia zanikają synergidy u *Agrostis interrupta* (Maze, Bohm 1974).

Okres między zapyleniem a zapłodnieniem wynosi u *Paspalum dilatatum* 8—12 h (Bennett 1944) lub u *Triticale* 10—15 h (Kaltsikes 1973). W okresie wcześniejszym, gdy KMM jest dojrzała, zachodzą pewne zmiany w nucellusie. Następuje hipertrofia mikropylarnych komórek epidermy nucellusa (*Stipa elmeri*, *Setaria italica*). W tym samym stadium mogą zachodzić peryklinalne podziały mikropylarnej epidermy nucellusa (*Setaria italica*, *Oryzopsis miliacea*, *Stipa elmeri*, *S. lemmonii*). Częściej występują takie podziały w epidermie i subepidermie nucellusa u wymienionych gatunków w rejonie chalazalnym. U *Oryzopsis miliacea* podziały te tworzą około 10% objętości nucellusa, zaś u *Agrostis interrupta* 15%. Powodują one narastanie dużej masy komórek przy chalazie i przyjmowanie przez załazek kształtu hemianotropowego. U *Festuca microstachys* podziały zaczynają się w stadium dwujądrowego woreczka załazkowego. Podziały peryklinalne epidermy mikropylarnej widać na rysunku 2a, b u *Oryzopsis miliacea*. Chandra dla traw typu *Festuca* podaje jako cechę charakterystyczną brak podziałów peryklinalnych epidermy nucellusa, zaś dla typu *Panicum* ich obecność (Maze i in. 1970). Podziały takie nie występują w rodzinach *Cyperaceae* i *Juncaceae* (Maze, Bohm 1973).

Stosunkowo dużo obserwacji poświęcono antypodom. Szczegółowo zagadnienie to przedstawił Shadowsky (1926). Antypody mogą nie ulegać proliferacji i liczba ich wynosi trzy u takich gatunków, jak: *Alopecurus pratensis*, *Lolium temulentum*, *Melica nutans*, *Sesleria coerulea*; czy też ostatnio zbadane u *Agrostis pilosula*, gdzie zajmują prawie 1/3 woreczka załazkowego (Muniyamma 1976), u *Eragrostis cilianensis* i *Bouteloua curtipendula* (Maze, Bohm 1974, Mohamed, Gould 1966) oraz *Festuca microstachys* (Maze, Bohm 1977). Często antypody proliferują w dużą masę, jak u *Briza maxima*, *B. media*, *Hordeum vulgare*, *Oryza sativa*, *Sorghum halepense*, *Triticum durum*, *T. compactum* (Shadowsky 1926), *Stipa elmeri* (Maze, Bohm 1973), *Stipa lemmonii* (Maze i in. 1972), *Oryzopsis micrantha* (Kam, Maze 1974) lub też *Sasa paniculata*, dla którego podano najwyższą dotychczas ilość 300 antypod (Rutishauser 1973). Ilość jąder w antypodach wynosi od jednego (*Andropogon caucasicus*, *Avenastrum pubescens*, *Gynerium argenteum*) do 12—18 u *Triticum vulgare* i wielu u *Avena fatua*, *Avena sativa*, *Briza media*, *Oryza sativa*, *Poa pratensis*, *Sorghum halepense*, *Zea mays* (Shadowsky 1926), *Agrostis pilosula* (Muniyamma 1976). Ilość DNA w antypodach znacznie wzrasta i przykładowo u *Triticale* przy 10—30 antypodach w każdej z nich wynosi 256 C. Przy odwróconych załazkach traw antypody mogą umieszczać się bazalnie, na biegunie woreczka załazkowego przeciwnym mikropyle lub bocznie, w rejonie placenty, często w dużym zagłębieniu (rys. 4). Shadowsky (1926) boczne położenie podaje m. in. dla *Avena fatua*, *Briza maxima*, *Secale cereale*, *Dactylis glomerata*, *Hordeum muri-*



num, *Lolium temulentum*, *Triticum compactum*, *T. vulgare*; zaś bazalne dla *Oryza sativa*, *Paspalum dilatatum*, *Sorghum bicolor*, *Zea mays*. Ostatnio boczne położenie antypod ustalono dla *Agrostis pilosula*, *A. interrupta*, *A. scabra*, *Stipa elmeri* i *Festuca microstachys*. Chandra (wg Maze i in. 1970) podaje boczne położenie antypod dla traw typu *Festuca*, zaś bazalne dla traw typu *Panicum*. Shadowsky klasyfikuje rośliny na podstawie trzech cech antypod: 1 — ich położenie (bazalne, boczne), 2 — ich ilości (trzy, wiele) oraz 3 — ilości jąder w antypodach (jedno lub wiele). W kolejnych stadiach rozwojowych załączka ilość antypod wzrasta, np.: u *Stipa elmeri* w stadium bielma czterojądrowego jest ich 30, bielmo w pełni jądrowe — 140 sztuk i następnie ich degeneracja; u *Stipa lemmonii* przed zapłodnieniem 12 sztuk, w czasie zapłodnienia 62 sztuki, w stadium dwukomórkowego zarodka 102 sztuki i następnie ich zamieranie; u *Agrostis interrupta* w stadium dojrzałego aparatu

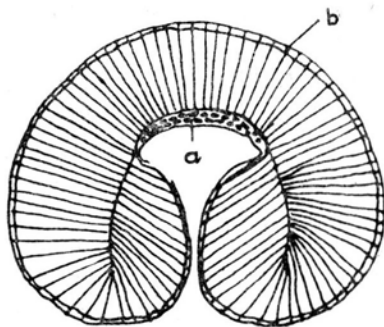


Rys. 4. Woreczek zalążkowy *Agrostis interrupta* z kilkukomórkowym zarodnikiem i nielicznymi komórkami bielma w jego pobliżu. Antypody ułożone bocznie w zagłębieniu, pozostałe jądra bielma w przyściennej cytoplazmie. Widoczne dobrze rozwinięte integumenty oraz hemianatropowy kształt załączka. (Wg. J. Maze, L. R. Bohm, Can. J. Bot. 52, 365—379, 1974, dzięki uprzejmości the National Research Council of Canada).

jajowego 14 sztuk, przed zapłodnieniem 17 sztuk, po zapłodnieniu 22 antypody. Antypody mogą zamierać w momencie zapłodnienia u *Agrostis pilosula* i *Setaria italica*, w stadium ośmiokomórkowego zarodka u *Molina coerulea*, po wykształceniu bielma jądrowego u *Festuca microstachys* oraz prawie w stadium dojrzałości ziarniaków u *Zea mays* i *Coix lacryma-jobi*. Rola antypod nie jest ściśle określona, może być pasywna u *Bromus*, jak uważają Beck i Horton (1932) lub też aktywna u *Triticale* w procesach bielmotwórczych, jak uważa Kaltsikes i współpracownicy (1975). Dobrą charakterystyką załączków traw według Maze i Bohma (1977) może być układ dwu linii, prowadzonych od mikropyle do antypod i od mikropyle do bazalnego szczytu woreczka zalążkowego. Krańcowe obrazy w tej klasyfikacji prezentowałyby trawy typu *Festuca* i typu *Panicum*.

Bielmo traw można na podstawie szeregu badań scharakteryzować wyłącznie jako jądrowe. Podobny typ bielma mają *Cyperaceae*, *Juncaceae* natomiast posiadają bielmo helobialne. Pierwsze podziały jądra bielmowego wyprzedzają zdecydowanie podział zygoty. U *Triticale* następują one 6—8 h po zapyleniu (Kaltsikes 1973). Pierwsze cytokinezy bielma następują u *Triticale* po dziesiątym podziale jąder bielma (Kaltsikes, Roupakias 1975). U *Oryzopsis miliacea* następują one w stadium siedmiokomórkowego zarodka, u *Bromus* w stadium ośmiokomórkowego zarodka, a u *Stipa lemmonii* w stadium trzydziestokomórkowego. Cytokinezy następują od strony zewnętrznej woreczka zalążkowego do środka, przy czym pierwsze najczęściej w rejonie zarodka (*Triticale*, *Stipa lemmonii* lub *Agrostis interrupta* — rys. 4). U niektórych gatunków pierwsze cytokinezy bielma rozpoczynają się na biegunie chalazalnym. Fakt ten zanotowano u *Bromus villosus* (Beck,

Horton 1932), u *Zizania aquatica* i *Eragrostis cilianensis* (wg Maze, Bohm 1973). Pierwsze podziały jąder są synchroniczne (*Triticale*, rodzaj *Stipa*) lecz możemy spotkać bielmo nietypowe u *Oryzopsis miliacea* (Maze i in. 1970), gdzie przy synchronizacji kariokinez na biegunie mikropylarnym lub chalazalnym istnieje jej brak między obu biegunami. Jądra bielma znajdują się w przyściennej warstwie cytoplazmy, wewnątrz woreczka zalążkowego wypełnia duża wakuola. U pszenicy cytokinezy następują 1—2 dni po zapłodnieniu (Morrison, O'Brien 1976). Inicjowane są one przy ścianie woreczka zalążkowego, w podobny sposób jak u roślin niższych, bez udziału fragmoplastu. Prekursorem ścian komórkowych jest tutaj kaloza. Zakładające się ściany sięgają w rejon centralnej wakuoli. Między drugim i trzecim dniem zapłodnienia warstwa komórek, początkowo otwartych od strony wakuoli, dzieli się dalej promieniście i tangencjalnie, przy czym w tym stadium cytokinezy bielma zachodzą już z udziałem fragmoplastu, głównie między jądrami siostrzanymi. W czwartym dniu po zapłodnieniu cały woreczek zalążkowy u pszenicy jest wypełniony komórkami bielma. Z formującymi się ścianami bez udziału fragmoplastu funkcjonalnie związane jest endoplazmatyczne retikulum oraz diktiosomy (Morrison i in. 1978). Morrison i wsp. (1975) wykazali, że zewnętrzna warstwa komórek bielma ma charakter merystematyczny. Warstwa ta często jest nazywana „kambium bielmowym”. W dziesięciodniowym bielmie pszenicy nie obserwowano już mitoz w tej zewnętrznej warstwie. Działalność tego kambium powoduje często powstawanie cylindrycznego układu komórek bielma (rys. 5).

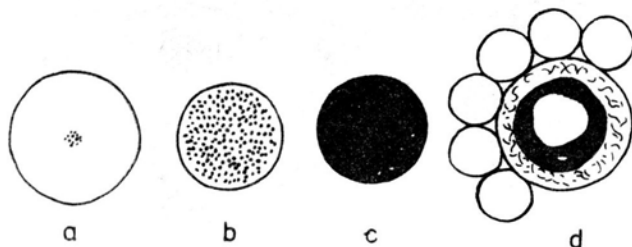


Rys. 5. Przekrój poprzeczny dojrzałego ziarniaka pszenicy. a — grubościennie komórki zmodyfikowanej warstwy aleuronowej w rejonie bruzdy, b — warstwa aleuronowa. (Wg A. D. Evers, Ann. Bot. 34, 547—555, 1970).

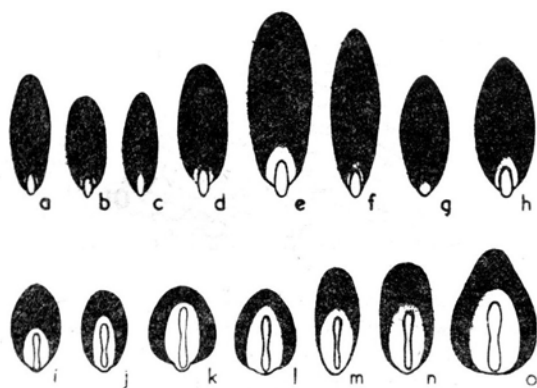
Merystematyczną rolę tej warstwy stwierdzono m. in. u *Setaria italica* (Narayanaswami 1956), *Triticum vulgare* (Evers 1970, Morrison i in. 1975, 1978), *Stipa elmeri* (Maze, Bohm 1973), *Festuca microstachys* (Maze, Bohm 1977), *Bromus sterilis* i *B. erectus* (Kowal, Rudnicka-Sternowa 1969) czy też, jak to wynika z wielowarstwowego aleuronu u *Eleusine* (Narayanaswami 1956,) *Oryza sativa* (del Rosario i in. 1968) lub u jęczmienia (Jones 1969). Aktywność merystematyczna tej warstwy jest zróżnicowana w różnych rejonach bielma. Jest ona największa w rejonie grzbietowym, naprzeciw formującej się bruzdy ziarniaka, a najmniejsza



sza właśnie w rejonie przyszłej bruzdy. To zróżnicowanie aktywności merystematycznej oraz fakt wykształcenia grubościennych komórek aleuronowych w części brzusznej (Evers 1970, Morrison i in. 1978) jest przyczyną wykształcenia się bruzdy w ziarniaku pszenicy. Liczba warstw komórek aleuronowych może być zróżnicowana w obrębie pojedynczego ziarniaka — mniej w części brzusznej,

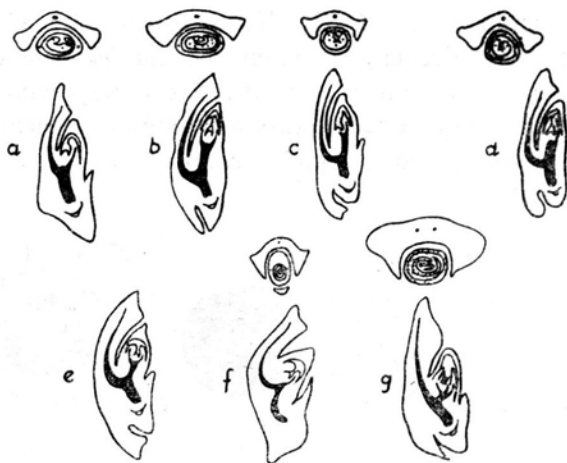


Rys. 6. Rozwój ziaren aleuronowych u *Zea mays*. a — drobiny białka w wakuoli (15 dni po zapyleniu), b — 20 dni po zapyleniu, c — 25 dni po zapyleniu, d — białko otoczone włóknistą matrix, w centrum partia przezroczysta w mikroskopie elektronowym. Wakuola (ziarno aleuronowe) otoczona sferosomami — 35 dni po zapyleniu. (Wg D. J. Kyle, E. D. Styles, *Planta* 137, 185—193, 1977)

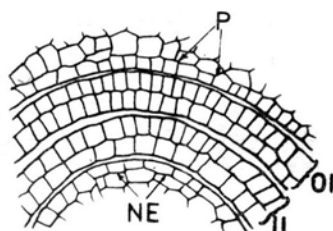


Rys. 7. Typy ziarniaków niektórych rodzajów traw. a — *Poa pratensis*, b — *Festuca ovina*, c — *Dactylis glomerata*, d — *Hordeum brachyantherum*, e — *Elymus virginicus*, f — *Deschampsia caespitosa*, g — *Calamagrostis inexpansa*, h — *Anthoxanthum odoratum*, i — *Panicum capillare*, j — *Eriochloa gracilis*, k — *Echinochloa crus-galli*, l — *Setaria glauca*, m — *Andropogon barbinodis*, n — *Sorghum halepense*, o — *Tripsacum lanceolatum*. a—h względnie mały zarodek w stosunku do całego ziarniaka (typ *Festuca*), i—o zarodek znacznie większy (typ *Panicum*). (Wg J. R. Reeder, *Amer. J. Bot.* 44, 756—768, 1957).

więcej w części grzbietowej u ryżu (del Rosario 1968); w obrębie odmian jednego gatunku, np. od 1—5 warstw u ryżu. Odkładana na skutek podziałów peryklinalnych warstwa subaleuronowa jest najmłodszą częścią bielma. W stadium dojrzałości warstwy aleuronowej w komórkach subaleuronu zachodzi jeszcze synteza białka (Kyle, Styles 1977). Warstwa ta u pszenicy może mieć zróżnicowaną znacznie grubość (Berkutova 1975, Kosina 1978). Warstwa aleuronowa u *Gramineae* nie ma jednolitego charakteru. Wykształca się jako równa warstwa ot-



Rys. 8. Niektóre typy zarodników traw. a — typ *Festuca* (F+FF), b — typ *Panicum* (P-PP), c — typ *Eragrostis* (P+PF), d — typ *Arundo* (P-PF), e — typ *Chloris* (P+PF), f — typ *Oryza* (F+FP), g — typ *Bambusa* (P+PP). (Wg N. N. Cvelev, Złaki SSSR, 1976 za Reeder 1957, 1962, Serebrjakova 1971).

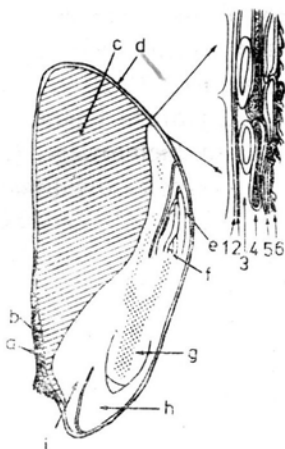


Rys. 9. Schemat przekroju poprzecznego części zalążka pszenicy. P — perykarpium, OI — integument zewnętrzny, II — integument wewnętrzny, NE — epiderma nucellusa. Wodoczne są kutikule między wymienionymi strukturami. (Wg I. N. Morrison, Can. J. Bot. 53, 2077—2087, 1975 za Percival 1921, dzięki uprzejmości the National Research Council of Canada).

czająca przeważającą część bielma lub też jako tzw. transferowa warstwa aleuronowa (rys. 10) znajdująca się w rejonie placenty lub jako zmodyfikowana warstwa aleuronowa otaczająca bruzdę lub zarodek. Komórki transferowe aleuronu mają specyficznie zbudowane ściany o licznych wyrostkach, głównie na zewnętrznych ścianach tangencjalnych i ścianach promienistych. Komórki te są promieniście wydłużone i prawdopodobnie pełnią funkcję przewodzącą w miejscu zakończenia wiązki przewodzącej placenty. Występują one przeważnie u traw o dużym zarodku w stosunku do całego ziarniaka. Stwierdzono je między innymi u *Zea mays* (Kieselbach, Walker 1952), *Setaria lutescens*, *Sorghum halepense*, *Sorghum bicolor*, *Saccharum*, *Coix*, *Eleusine* (Rost 1973, Rost, Lersten 1970), *Echinochloa utilis* (Bechtel, Pomeranz 1977). Komórki zmodyfikowanego aleuronu mają nieregularne kształty i grube ściany. Z reguły otaczają one bruzdę u pszenicy (Evers

1970, Kosina 1978, Morrison i in. 1978), a czasem i zarodek, jak u ryżu (Bechtel, Pomeranz 1977).

Podstawową cechą warstwy aleuronowej w traw jest gromadzenie białka zapasowego w postaci ziaren aleuronowych. W przeważającej ilości badań wykazano ich wakuolarne pochodzenie (Jones 1969, Khoo, Wolf 1970, Kyle, Styles 1977). U pszenicy (Morrison i in. 1976) ziarna aleuronowe zawierają jedynie globoidy (fityna związana najprawdopodobniej z białkiem) zanurzone w białkowej



Rys. 10. Schemat przekroju podłużnego ziarniaka i przekroju poprzecznego okrywy owocowo-nasiennej *Setaria lutescens*. a — rejon placenty, b — transferowa warstwa aleuronowa, c — bielmo, d — warstwa aleuronowa, e — koleoptyle, f — pęczek szczytowy, g — korzeń zarodkowy, h — koleoryza, i — tarczka, 1 — nucellus, 2 — testa, 3 — komórki rurkowe, 4 — komórki poprzeczne, 5 — epiderma perikarpium, 6 — kutikula. (Wg T. L. Rost, Bot. Gaz. 134, 32—39, 1973, dzięki uprzejmości the University of Chicago Press).

matrix. U jęczmienia oprócz wspomnianych globoidów w ilości 1—3 sztuk o średnicy 1—3  $\mu\text{m}$  ziarna aleuronowe zawierają z reguły jeszcze jedno ciało białkowo-węglowodanowe o średnicy 1—2  $\mu\text{m}$  (Jacobsen i in. 1971). U *Zea mays* ziarna aleuronowe mają średnicę 1—1,5  $\mu\text{m}$ , a więc są znacznie mniejsze niż u pszenicy i jęczmienia (Kyle, Styles 1977). Ich rozwój przedstawia diagram na rysunku 6. Ciała białkowe powstają również w endospermie subaleuronowej (Khoo, Wolf 1970, Kyle, Styles 1977, Rost 1971), są one jednak znacznie mniejsze i wykazują warstwowanie. Rozwijają się one w pęcherzykach produkowanych przez endoplazmatyczne retikulum i diktiosomy. Ciała białkowe bielma kukurydzy są podobne do tych u pszenicy, jednak u pszenicy w stadium dojrzałości ziarniaka nie stwierdzono ich (Khoo, Wolf 1970).

Synteza skrobi następuje wcześniej niż białka zapasowego (del Rosario i in. 1968), a typowe ziarna skrobi zapasowej u *Triticale* pojawiają się przy dziewiątym podziale jąder bielma (Kaltsikes, Roupakias 1975). U ryżu w 14-dniowym ziarniaku jest zsyntetyzowane 80% skrobi zapasowej. Tateoka (wg Cvelev 1976) na podstawie kształtu ziarn skrobi w bielmie klasyfikuje trawy w cztery typy:

- 1 — typ *Triticum*, ziarna proste o zróżnicowanej wielkości 4—40  $\mu\text{m}$  (*Triticeae*, *Brachypodieae*, *Bromeae*),
- 2 — typ *Panicum*, ziarna proste o ujednoczonej wielkości 4—10  $\mu\text{m}$  z zaznaczającymi się graniami na ich powierzchni (*Panicaceae*, *Andropogoneae*),
- 3 — typ *Miscanthus*, ziarna proste i złożone z 2—4 podjednostek (*Miscanthus*, *Chrysopogon*, *Dimeria*, *Digitaria*),
- 4 — typ *Festuca-Eragrostis*, wyłącznie ziarna złożone (*Aveneae*, *Poeae*, *Phleaeae*, *Arundineae*).

Jak wspomniano kariokinezy bielma wyprzedzają podział zygoty. Jej pierwszy podział u *Agrostis pilosula* (Muniyamma 1976) następuje w stadium 8—10 jąder w bielmie, u *Stipa lemmonii* (Maze i in. 1972) przy 18 jądrach, a u *Agrostis interrupta* (Maze, Bohm 1974) przy 22 jądrach bielma. U *Triticale* podział ten następuje w 24—27 h po podziale jądra bielmowego (Kaltsikes 1973). Formujący się zarodek traw jest podobny do zarodka dwuliściennych, stąd jego nazwy: Asterad, Onagrad (Maze, Bohm 1973, Rodkiewicz 1973). W związku z wczesną asymetrią zarodka Batygina (wg Cvelev 1976, Maze, Bohm 1973) wydziela jednak u traw oddzielny typ „Graminad”. Maze i Bohm nie stwierdzili natomiast asymetrii we wczesnym rozwoju zarodka u *Stipa elmeri*. Według klasyfikacji Souégesa (wg Rodkiewicz 1973) z komórki wierzchołkowej prazarodka traw powstaje tarczka oraz fragment koleoptyle, zaś z komórki bazalnej wierzchołek pędu, korzeń, koleoryza, epiblast, pozostała część koleoptyle oraz wieszadelko. U kukurydzy jednak cały zarodek, oprócz suspensora, powstaje z komórki wierzchołkowej. U *Paspalum dilatatum* (Bennett 1944) różnicowanie organów zarodka następuje w 60—72 h po zapłodnieniu. W czternastym dniu zarodek jest już dojrzały, podobnie u *Poa annua*. Znacznie dłużej trwa dojrzewanie zarodka u jęczmienia (35 dni) lub u kukurydzy (45 dni). Zarodek traw ostatecznie formuje się w specyficzną strukturę posiadającą niespotykane gdzie indziej elementy, jak: koleoptyl, koleoryza, skutellum, epiblast. Wcześniej Van Tieghem (wg Reede 1957) a później Reeder (1957) zastosowali cechy morfologii i anatomii zarodka do systematyki traw. Wyróżniono dwa zasadnicze typy traw:

- 1 — typ *Festuca* z następującymi charakterystycznymi cechami:
  - a) koleoptyl zakłada się bezpośrednio nad rozdzielającą się do tarczki wiązką przewodzącą, która nie tworzy wyraźnego odgałęzienia w kierunku wierzchołka pędu,
  - b) obecny jest epiblast,
  - c) w pobliżu koleoryzy brak jest tarczki lub są one tam zrosnięte,
  - d) brzegi pierwszego liścia zarodkowego nie zachodzą na siebie oraz na jego przekroju poprzecznym widoczna jest niewielka ilość wiązek przewodzących,
- 2 — typ *Panicum* z cechami:
  - a) koleoptyl zakłada się wyżej nad rozgałęzioną wyraźnie wiązką przewodzącą,
  - b) brak epiblastu,
  - c) między tarczką a koleoryzą jest wyraźna szczelina,
  - d) brzegi pierwszego liścia zarodkowego zachodzą na siebie, a na przekroju poprzecznym liść ten charakteryzuje się licznymi wiązkami.

Oba typy różnią się od siebie również stosunkiem wielkości zarodek: bielmo (rys. 7). Oznaczając wymienione wyżej cechy u *Festuca* dużą literą F, a u *Panicum* literą P oraz obecność (+) lub brak (–) epiblastu, usystematyzowano trawy w szeregu typów (Cvelev 1976, Reeder 1957):

1. Typ *Festuca* (F + FF). Tu należą m. in. rodzaje: *Briza*, *Cynosurus*, *Dactylis*, *Festuca*, *Glyceria*, *Melica*, *Poa*, *Agropyron*, *Hordeum*, *Lolium*, *Triticum*, *Avena*, *Holcus*, *Agrostis*, *Milium*, *Stipa*, *Phalaris*. Do tego typu należą również *Bromus*, *Elymus*, *Hystrix*, *Secale* ze wzorem F – FF.

2. Typ *Panicum* (P – PP), należą tu m. in. rodzaje: *Digitaria*, *Echinochloa*, *Panicum*, *Paspalum*, *Setaria*, *Andropogon*, *Sorghum*, *Coix*, *Tripsacum*, *Zea*.

3. Typ *Chloris-Eragrostis* (P + PF), m. in. *Bouteloua*, *Chloris*, *Eleusine*, *Spartina*, *Eragrostis*.

4. Typ *Bambusa* (P + PP), m. in. rodzaje: *Bambusa*, *Orthoclada*, *Uniola*.

5. Typ *Oryza-Olyra* (F – PP, F + PP, F + FP) — typ niejednolity.

6. Typ *Arundo-Danthonia* (P – PF) z rodzajami: *Aristida*, *Cortaderia*, *Phragmites*, *Danthonia*, *Sieglingia*.

Próby homologizowania struktur zarodka traw, na których oparta jest między innymi powyższa klasyfikacja, ze strukturami zarodków roślin dwuliściennych nie zostały w zasadzie pomyślnie zakończone (Brown 1960).

Po zapłodnieniu oprócz formowania zarodka następują istotne zmiany w nucellusie, integumentach i perykarpium prowadzące do wykształcenia owocu — ziarniaka. Zamiera nucellus oraz integument zewnętrzny. Zamieranie integumentu następuje od szczytu załączka w momencie tworzenia ścian w bielmie. Integument wewnętrzny wykazuje dodatnie barwienie safraniną, co według Narayanaswamiego jest związane z obecnością tanin (Maze, Bohm 1973, Narayanaswami 1956). Epiderma nucellusa może zachowywać się stosunkowo długo po zapłodnieniu u *Stipa elmeri* czy *Panicum miliare*. Z reguły jednak po nucellusie w dojrzałym ziarniaku pozostaje jedynie hialinowa warstewka z zaznaczającymi się niekiedy zredukowanymi światłami komórek jego epidermy (Krauss 1933, Morrison 1975). Dokładne badania nad przemianami osłonek i perykarpium wykonał u pszenicy Morrison (1975, 1976). W stadium wyjściowym w każdym słupku traw istnieje sześć kutikul (bez kutikuli pokrywającej epidermę zewnętrzną perykarpium). Odpowiedni schemat przedstawia rysunek 9. Już w trzecim dniu po zapłodnieniu, gdy zamiera integument zewnętrzny, są widoczne tylko ślady dwóch kutikul (między integumentem zewnętrznym i perykarpium). Zanika także kutikula na stronie wewnętrznej wymienionego integumentu. W siódmym dniu wspomniane kutikule i integument zewnętrzny są już niezauważalne. Równocześnie w tym stadium kutikula zewnętrznej epidermy integumentu wewnętrznego ma już 1–1,5  $\mu\text{m}$  grubości, zaś jego wewnętrzna kutikula staje się coraz cieńsza i też zanika. W siedemnaście dni po zapłodnieniu degeneruje zupełnie epiderma nucellusa i integument wewnętrzny, zaś kutikule: zewnętrzna integumentu wewnętrznego oraz epidermy nucellusa osiągają maksymalną grubość, odpowiednio: 3–3,6  $\mu\text{m}$  i 0,8–1,1  $\mu\text{m}$ . W ostatecznym efekcie z integumentów, nucellusa i sześciu kutikul pozostają dwie

ściśle połączone kutikule oraz warstwa hialinowa. Te dwie kutikule u *Oryza sativa* mają odmienny stosunek grubości: 0,5  $\mu\text{m}$  i 0,8  $\mu\text{m}$  oraz są połączone znacznie luźniej (Bechtel, Pomeranz 1977). Warstwy kutikularne wykazują specyficzny skład chemiczny w postaci węglowodorów, fenoli, steroli (Morrison 1975) czy też alkilorezorcynoli. Ta ostatnia grupa związków jest znacznie obfitsza u *Secale cereale* — 40% objętości kutikuli zewnętrznej, niż u *Triticum vulgare* — stanowią 20% jej objętości (Tłuścik 1978). U *Zea mays* wewnętrzna kutikula o grubości 1  $\mu\text{m}$  otacza nasienie z wyjątkiem rejonu placenty i wykazuje reakcję na suberynę. Integument wewnętrzny zamiera z wyjątkiem niektórych tylko rejonów u *Setaria italica*, *Paspalum*, *Panicum*, *Echinochloa*, *Sorghum*.

Perykarpium traw najczęściej zawiera zewnętrzną epidermę, kilka warstw mięksizowych mesokarpium oraz epidermę wewnętrzną. U *Setaria italica* grubość owocni wynosi 6—7 warstw komórek, zaś u *Agrostis interrupta* 4 warstwy. Szczególnym zmianom ulegają obie epidermy, których komórki wydłużają się wzdłuż osi długiej owocu. Komórki epidermy mogą jednak nie zmieniać swoich kształtów i być podobne do komórek innych części perykarpium jak u *Setaria italica*. Zmiany kształtu komórek epidermy następują u *Stipa elmeri* już od stadium dwukomórkowego prazarodka. Należy dodać, że ściana owocu u *Stipa elmeri* i *Agrostis interrupta* nie jest wysycona ligniną, co jest związane prawdopodobnie z zamknięciem owocu w zeskleryfikowanej plewce. Obecność ligniny oraz suberyny stwierdzono w perykarpium *Zea mays* (Kiesselbach, Walker 1952). W stadium dojrzałym perykarpium zawiera najczęściej epidermę zewnętrzną, kilka warstw hypodermy, komórki poprzeczne wydłużone w poprzek owocu oraz epidermę wewnętrzną przekształconą w komórki rurkowe wydłużone wzdłuż owocu. Ten schemat budowy dotyczy m. in. pszenicy zwyczajnej oraz jęczmienia nagiego. Schemat budowy perykarpium u *Setaria lutescens* przedstawia rysunek 10. Widoczny jest tu brak warstw hypodermalnych. Zamknięcie owocu w ciasnych plewkach może powodować u traw szybkie zamieranie mesokarpium, jak ma to miejsce u *Triticum spelta*. U pszenicy zwyczajnej zamieranie tej partii następuje znacznie później, między dojrzałością mleczną i woskową (Aleksandrov, Aleksandrova 1951). Obumieranie warstw mięksizowych rozpoczyna się w pobliżu komórek poprzecznych, które przez długi okres czasu pełnią funkcję asymilacyjną i nadają owocowi kolor zielony; w mniejszym stopniu asymilują komórki rurkowe (Morrison 1976). Komórki te ograniczone są u pszenicy do wąskiego pasma wzdłuż grzbietu ziarniaka. Warto podkreślić, że wśród traw oprócz powszechnego typu owocu zwanego ziarniakiem, spotyka się również owoce przypominające mieszki lub jagody. Owoce z perykarpium niezrośniętym z łupiną nasienną (mieszki) posiadają rodzaje *Crypsis*, *Sporobolus*, *Eleusine*. Ziarniaki typu jagód, ze zgrubiałą, mięsistą owocnią mają niektóre gatunki rodzaju *Bambusa* oraz plemienia *Oryzeae* (Cvelev 1976).

Krótki, powyższy przegląd wskazuje, że wzory rozwojowe owocu traw z jednej strony są dość jednorodne (ilość integumentów, typ woreczka załączkowego, zanikanie nucellusa i integumentów, przekształcania perykarpium i inne), z drugiej mogą się znacznie różnić (wykształcanie antypod, aktywność merystematyczna



kambium bielmowego, ilość warstw aleuronowych, grubość bielma subaleuronowego, stosunek wielkości zarodek: bielmo) cechami ważnymi dla człowieka w użytkowaniu tej grupy roślin.

#### LITERATURA

- Aleksandrov V. G., Aleksandrova O. G., 1951. Morfologo-fiziologiczka charakteristika kolosa i zerna pszenicy. Trudy Bot. Instituta im. V. L. Komarova, AN SSSR, 112—130.
- Aziz P., 1972. Histogenesis of the carpel in *Triticum aestivum*. Bot. Gaz. 133, 376—386.
- Bechtel D. B., Pomeranz Y., 1977. Ultrastructure of the mature ungerminated rice (*Oryza sativa*) caryopsis. The caryopsis coat and the aleurone cells. Amer. J. Bot. 64, 966—973.
- Beck P., Horton J. S., 1932. Microsporogenesis and embryogeny in certain species of *Bromus*. Bot. Gaz. 93, 42—54.
- Bennett H. W., 1944. Embryology of *Paspalum dilatatum*. Bot. Gaz. 106, 40—45.
- Berkutova N. S., 1975. Mikrostruktura zerna i muki iz tverdozernych i mjakkozernych sortov pszenicy. Sel.-choz. Biol. 10, 812—819.
- Brown W. V., 1960. The morphology of the grass embryo. Phytomorphology 10, 215—223.
- Cass D. D., Jensen W. A., 1970. Fertilization in barley. Amer. J. Bot. 57, 62—70.
- Cvelev N. N., 1976. Zlaki SSSR. Izd. Nauka, ss. 788, Leningrad.
- del Rosario A. R., Briones V. P., Vidal A. J., Juliano B. O., 1968. Composition and endosperm structure of developing and mature rice kernel. Cereal Chem. 45, 225—235.
- Evers A. D., 1970. Development of the endosperm of wheat. Ann. Bot. 34, 547—555.
- Jacobsen J. V., Knox R. B., Pylilotis N. A., 1971. The structure and composition of aleurone grains in the barley aleurone layer. Planta 101, 189—209.
- Jones R. L., 1969. The fine structure of barley aleurone cells. Planta 85, 359—375.
- Kaltsikes P. J., 1973. Early seed development in hexaploid triticale. Can. J. Bot. 51, 2291—2300.
- Kaltsikes P. J., Roupakies D. G., 1975. Endosperm abnormalities in *Triticum-Secale* combinations. II. Addition and substitution lines. Can. J. Bot. 53, 2068—2076.
- Kaltsikes P. J., Roupakies D. G., Thomas J. B., 1975. Endosperm abnormalities in *Triticum-Secale* combinations. I. X *Triticosecale* and its parental species. Can. J. Bot. 53, 2050—2067.
- Kam Y. K., Maze J., 1974. Studies on the relationships and evolution of supraspecific taxa utilizing developmental data. II. Relationships and evolution of *Oryzopsis hymenoides*, *O. virescens*, *O. knigi*, *O. micrantha* and *O. asperifolia*. Bot. Gaz. 135, 227—247.
- Kho U., Wolf M. J., 1970. Origin and development of protein granules in maize endosperm. Amer. J. Bot. 57, 1042—1050.
- Kiesselbach T. A., Walker E. R., 1952. Structure of certain specialized tissues in the kernel of corn. Amer. J. Bot. 39, 561—569.
- Kosina R., 1978. Analiza cech morfologiczno-anatomicznych i jakości ziarna mieszańców pokolenia F<sub>2</sub> pszenicy jarej. Praca doktorska UWBB, Wrocław.
- Kowal T., Rudnicka-Sternowa W., 1969. Morfologia i anatomia ziarniaków krajowych gatunków rodzaju *Bromus* L. Monographiae Botanicae 29, 3—68.
- Krauss L., 1933. Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Hordeum*, *Triticum*, *Bromus* and *Poa* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Samenschalen. Jahrb. wiss. Bot. 77, 733—808.
- Kyle D. J., Styles E. D., 1977. Development of aleurone and sub-aleurone layers in maize. Planta 137, 185—193.
- Maze J., Bohm L. R., 1973. Comparative embryology of *Stipa elmeri* (*Gramineae*). Can. J. Bot. 51, 235—247.
- Maze J., Bohm L. R., 1974. Embryology of *Agrostis interrupta* (*Gramineae*). Can. J. Bot. 52, 365—379.
- Maze J., Bohm L. R., 1977. Embryology of *Festuca microstachys* (*Gramineae*). Can. J. Bot. 55, 1768—1782.

- Maze J., Bohm L. R., Beil Ch. E., 1972. Studies on the relationships and evolution of supraspecific taxa utilizing developmental data. 1. *Stipa lemmonii* (Gramineae). Can. J. Bot. 50, 2327—2352.
- Maze J., Bohm L. R., Mehlenbacher Jr., L. E., 1970. Embryo sac and early ovule development in *Oryzopsis miliacea* and *Stipa tortilis*. Can. J. Bot. 48, 27—31.
- Maze J., Shu-Chang Lin, 1975. A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri*. Can. J. Bot. 53, 2958—2977.
- Mohamed A. H., Gould F. W., 1966. Biosystematic studies in the *Bouteloua curtipendula* complex. V. Megasporogenesis and embryo sac development. Amer. J. Bot. 53, 166—169.
- Morrison I. N., 1975. Ultrastructure of the cuticular membranes of the developing wheat grain. Can. J. Bot. 53, 2077—2087.
- Morrison I. N., 1976. The structure of the chlorophyll-containing cross cells and tube cells of the inner pericarp of wheat during grain development. Bot. Gaz. 137, 85—93.
- Morrison I. N., Kuo J., O'Brien T. P., 1975. Histochemistry and fine structure of developing wheat aleurone cells. Planta 123, 105—116.
- Morrison I. N., O'Brien T. P., 1976. Cytokinesis in the developing wheat grain; division with and without a phragmoplast. Planta 130, 57—67.
- Morrison I. N., O'Brien T. P., Kuo J., 1978. Initial cellularization and differentiation of the aleurone cells in the ventral region of the developing wheat grain. Planta 140, 19—30.
- Muniyamma M., 1976. A cytoembryological study of *Agrostis pilosula*. Can. J. Bot. 54, 2490—2496.
- Narayanaswami S., 1956. Structure and development of the caryopsis in some Indian millets. VI. *Setaria italica*. Bot. Gaz. 118, 112—122.
- Reeder J. R., 1957. The embryo in grass systematics. Amer. J. Bot. 44, 756—768.
- Rodkiewicz B., 1973. Embriologia roślin kwiatowych. Warszawa, ss. 285, PWN.
- Rost T. L., 1971. Fine structure of endosperm protein bodies in *Setaria lutescens* (Gramineae). Protoplasma 73, 475—479.
- Rost T. L., 1973. The anatomy of the caryopsis coat in mature caryopses of the yellow foxtail grass, (*Setaria lutescens*). Bot. Gaz. 134, 32—39.
- Rost T. L., Lersten N. R., Transfer aleurone cells in *Setaria lutescens* (Gramineae). Protoplasma 71, 403—408.
- Rutishauser A., 1973. Embriologia i biologia rozmnażania roślin okrytonasiennych. Warszawa, ss. 244, PWRiL.
- Schnarf K., 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, Verlag v. Gebrüder Borntraeger.
- Shadowsky A. E., 1926. Der antipodale Apparat bei Gramineen. Flora 120, 344—370.
- Tłuścik F., 1978. Lokalizacja alkilorezorcynoli w ziarniakach zbóż. Praca doktorska UWBB, Wrocław.

*Adres autora:*

DR ROMUALD KOSINA

Instytut Botaniki Uniwersytetu Wrocławskiego, ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław