

KRYSTYNA TURAŁA-SZYBOWSKA

**ENDOREDUPLIKACJA — ENDOMITOZA — ZAHAMOWANA  
PROFAZA U *ANGIOSPERMAE* (DISKUSJA NAD TERMINOLOGIĄ  
W ŚWIETLE OSTATNICH BADAŃ)****ENDOREDUPPLICATION — ENDOMITOSIS — INHIBITED PROPHASE IN *ANGIOSPERMS*  
(DISCUSSION ON TERMINOLOGY CONSIDERING NEW INVESTIGATIONS)**

Od momentu stwierdzenia u roślin procesu podwojenia (uwielokrotnienia) liczby chromosomów w obrębie jądra, procesu przebiegającego bez wytworzenia wrzecioną i bez podziału jądra (Lit. u Geitlera [16]), istniały rozbieżności terminologiczne dotyczące tego zjawiska; poszczególni autorzy stosowali różne terminy dla określenia tych samych lub zbliżonych do siebie procesów.

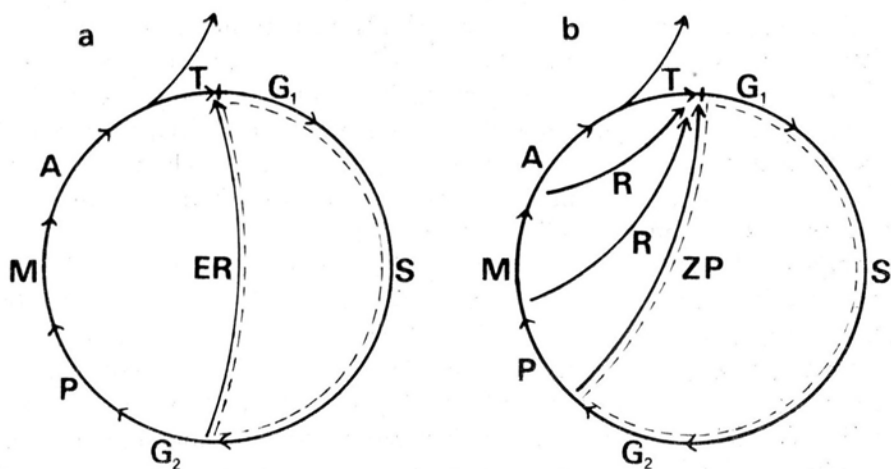
Wiedeńska szkoła Geitlera, odkrywcy endomitozy u *Gerris lateralis*, *Heteroptera* [15], dla określenia tego procesu u roślin zachodzącego bez kondensacji chromatyny, posługiwała się terminem endomitoza typu *Angiospermae*. Jako kryterium podawano występowanie fazy Z („Zerstäubung” — rozpylenie [17]), która, jak mniemano, jest najwcześniejszym stadium profazy [16, 25, 38, 40]. Faza ta charakteryzuje się rozluźnieniem skondensowanych w jądrze interfazowym heterochromatynowych odcinków chromosomów i dlatego najwyraźniej daje się obserwować w jądrach chromocentrowych [37]. Zaznaczenie, że endomitoza jest „typu *Angiospermae*”, miało odróżnić ten proces u Okrytozalążkowych od endomitozy opisanej u *Heteroptera*, a później stwierdzonej u innych zwierząt, gdzie kondensacja i rozdział chromosomów potomnych były widoczne w obrębie jądra zachowującego swą otoczkę. U zwierząt poszczególne stadia endomitozy określane były nawet, przez analogię do mitozy jako endo-profaza, endo-metafaza i endo-anafaza. Uważano natomiast, że w procesie endomitozy u roślin po fazie Z bardzo wczesnej profazy, cykl komórkowy nie awansuje się dalej i następuje przejście do stadium  $G_1$  następnego cyklu. Powstałe jądro ma podwojoną, a po dalszych cyklach uwielokrotnioną ilość DNA (liczbę chromosomów), jest endopoliploidalne. Dla jąder powstałych na tej drodze jest charakterystyczny regularny kształt jąder: kulisty lub elipsoidalny.

Dla wyżej opisanego procesu u roślin, D'Amato [9, 10] i jego szkoła używali równolegle określenia endoreduplikacja (Levan i Hauschka 1953, cyt. wg [9]), podkreślając brak kondensacji chromosomów w toku tego procesu. Natomiast Nagl [25] uważał, że endoreduplikacja, w czasie której nie obserwuje się strukturalnych zmian chromatyny charakterystycznych dla wczesnej profazy (rozpylenia chromocentrów), występuje głównie u zwierząt np. w gruczołach śliniankowych *Diptera* i prowadzi tam do powstania chromosomów politenicznych jako struktur jąder interfazowych. Tak więc wg Nagla kryterium odróżniającym endomitozę typu *Angiospermae* od endoreduplikacji było, odpowiednio, występowanie fazy Z lub jej brak. Samej fazie Z, zwłaszcza jej lokalizacji w cyklu komórkowym, poświęcano jednak stosunkowo mało uwagi [21, 22, 24]. Oba cykle komórkowe (endomitotyczny i endoreduplikacja) zostały określone jako endocykle [23]. Obok cykli komórkowych z całkowitą replikacją DNA, w ostatnich latach stwierdzono u *Angiospermae* występowanie cykli ze zróżnicowaną (wybiórczą) replikacją (Lit. u Nagla [23, 26]). Te ostatnie procesy były krótko przedstawione w jednym z wcześniejszych artykułów [41], a ponieważ ich terminologia nie budzi tyłu kontrowersji, nie będą tutaj rozważane.

Wraz z doskonaleniem się technik badawczych pojawiły się ostatnio publikacje, które podały w wątpliwość lokalizację fazy Z na początku profazy cyklu mitotycznego, a tym samym podważyły Geitlerowską koncepcję endomitozy typu *Angiospermae*. Należy tu wymienić przede wszystkim prace Barłowa [1, 2] oraz Cavallini, Cionini i D'Amato [7]. Obiektem badań Barłowa [1] były merystemy korzeniowe trzech gatunków: *Bryonia dioica*, *Allium flavum* i *Lupinus angustifolius*, gdzie różnymi metodami była analizowana struktura jąder będących w kolejnych stadiach cyklu komórkowego oraz badana synteza DNA. Autor ten wykazał, że u opracowywanych przez siebie gatunków faza Z zlokalizowana jest nie na początku profazy ale w końcowym stadium syntezy DNA (stadium S). Do podobnego wniosku doszli Cavallini, Cionini i D'Amato [7] badając metodą autoradiograficzną jądra komórkowe stożków wzrostu korzeni *Phaseolus coccineus* oraz analizując strukturę tych jąder. Wyżej wymienione publikacje zwróciły uwagę na wcześniejsze doniesienia, głównie autorów japońskich dotyczące lokalizacji fazy Z w stadium S. U *Allium porrum* [18] i wątrobowca *Colobryum rotundifolium* [36], podobnie jak u poprzednio cytowanych roślin [1, 7], faza Z przypada na końcowy okres stadium S, natomiast u wątrobowców *Pellia nessiana* [35] oraz *Pallavicinia longispina* i *Plagiochila ovalifolia* [19, 20] jak również u storczyka *Spiranthes sinensis* [34], faza Z jest związana z wczesnym okresem tego stadium. Ponadto w ostatniej publikacji dotyczącej struktur jądrowych w korzeniach zarodkowych *Bryonia dioica*, Barłow [3] donosi o występowaniu rozpylenia chromocentrów w jądrach przed rozpoczęciem syntezy DNA. Sugeruje to, że dekondensacja chromatyny nie jest obligatoryjnie związana z syntezą DNA.

Jak widać z powyższych danych wyjaśnienie zagadnienia lokalizacji fazy Z (rozpylenia chromocentrów) w cyklu komórkowym wymaga kontynuacji badań oraz rozszerzenia ich na dalsze gatunki i inne tkanki. Niemniej w świetle wyników dotychczasowych prac, zgodnie z sugestią ich autorów [1, 2, 7], bardziej celowe

wyduje się używanie terminu endoreduplikacja (a nie endomitoza typu *Angiospermae*) dla określenia często zachodzącego zwłaszcza u Okrytozalążkowych, procesu uwielokrotnienia liczby chromosomów (wzrostu ilości jądrowego DNA) nie skojarzonego z mitozą (ryc. 1a). Termin endoreduplikacja jest też ostatnio powszechnie stosowany dla materiału roślinnego [11, 27, 28]. Obok tego określenia używany jest również termin endoreplikacja DNA [30, 31]. Należy tu wspomnieć o wstępnych danych Barlowa [2] dotyczących lokalizacji fazy Z w endopoliploidalnych jądrach tapetum *Bryonia dioica* będących w toku poliploidyzacji. W tym ostatnim przypadku faza Z wydaje się przypadać również na stadium syntezy DNA,



Ryc. 1. Schematy cyklu mitotycznego i omawianych skróconych cykli komórkowych: G<sub>1</sub> — stadium pre-syntetyczne; S — stadium syntezy DNA; G<sub>2</sub> — stadium post-syntetyczne; P — profaza; M — metafaza; A — anafaza; T — telofaza; ER — endoreduplikacja; ZP — zahamowana profaza (restrytucja w profazie); R — restrytucja (w metafazie lub anafazie) (wg Nagla 1976, s. 284, zmienione).

co wskazywałoby także na endoreduplikację jako drogę poliploidyzacji. W tym układzie termin endomitoza odnosiłby się do tych przypadków poliploidyzacji, w których w obrębie jądra występują zmiany strukturalne podobne do zmian obserwowanych w mitozie. Byłyby to więc procesy notowane w niektórych komórkach u *Heteroptera* i innych grup zwierząt [16].

Należy dodać, że termin endomitoza konsekwentnie stosowany był od dawna przez D'Amato [8, 9, 11] oraz niektórych innych autorów (Avanzi 1950, cyt. wg [8], [4, 29, 32, 43]) również dla określenia procesów zachodzących w wielojądrowym tapetum pylnikowym u niektórych gatunków *Angiospermae*. Procesy te polegają na przemianach morfologicznych chromosomów w obrębie jądra zachowującego otoczkę, po których jednak nie następują dalsze stadia mitozy, lecz powrót do struktury jądra interfazowego o podwyższonym stopniu ploidalności. Obrazy obserwowane w tej tkance przypominają niekiedy obrazy opisywane u *Gerris lateralis* [16], jednak w tapetum pylnikowym tego typu procesy notowane były zawsze obok występujących w innych komórkach zakłóceń dalszych stadiów mitozy: metafazy i anafazy, prowadzących do tworzenia jąder restrytucyjnych o cha-

rakterystycznych kształtach. Inni autorzy [5, 6, 23, 38, 39, 42] wyżej wymienione procesy mające miejsce w obrębie jądra, określają jako zahamowane profazy. Ci ostatni autorzy podkreślają, że ten typ poliploidyzacji jest związany z cyklem mitotycznym, którego zablokowanie najczęściej jednak nie jest ściśle ustalone i może mieć miejsce w różnych stadiach mitozy (ryc. 1b). Nawet w obrębie jednego jądra chromosomy mogą się różnić stopniem kondensacji i morfologią; mogą być podzielone na dwa chromosomy potomne lub nie wykazywać budowy podwójnej. Poliploidalne jądra powstałe w wyniku zakłóconych mitoz mają najczęściej kształt nieregularny, a tylko w przypadku restytucji po zahamowanej profazie są one kuliste lub elipsoidalne. Powstanie jąder restytucyjnych o kształcie biszkoptowatym było błędnie wiązane przez wcześniejszych badaczy z amitozą.

Należy zaznaczyć, że zahamowane profazy prowadzące do powstania jąder poliploidalnych, obok zaburzeń innych stadiów mitozy, obserwowane były nie tylko w tapetum pylnikowym (choć wydają się one tam częściej występować), ale u pewnych roślin notowane były także w obrębie załączka, zwłaszcza w endospermie [33, 38]. Tak więc tapetum pylnikowe nie jest wyjątkiem w tym względzie, jak to sugerował D'Amato (1977, cyt. wg [7], [11]).

Dla wyjaśnienia wyżej poruszonych zagadnień konieczne są dalsze badania na szerszym materiale, uwzględniające różnorodne tkanki. Badania takie byłyby tym bardziej celowe, gdyż somatyczna poliploidyzacja nie występuje u *Angiospermae* sporadycznie, jak poprzednio mniemano, ale wręcz przeciwnie, jest bardzo rozpowszechniona w tej grupie roślin [10, 25, 41]. U niektórych gatunków np. *Scilla sibirica* [14] 70—80% komórek ma podwyższony stopień ploidalności na drodze endoreduplikacji. Ten mechanizm poliploidyzacji jest szczególnie częsty u Okrytonasiennych. Uważany on jest za jedną ze strategii ewolucyjnych, na drodze której osiągnięta jest w szybko różnicujących się komórkach podwyższona ilość jądrowego DNA niezbędna do pełnienia określonych funkcji tych komórek. Jak wiadomo, inna droga poliploidyzacji tkanek roślinnych związana jest z zakłóconymi cyklami mitotycznymi [5, 6, 12]. Stopnie ploidalności osiągnięte w niektórych komórkach *Angiospermae* są niekiedy bardzo wysokie, zwłaszcza w komórkach wydzielniczych oraz pełniących funkcję odżywczą, które wykazują wysoką aktywność metaboliczną. W obrębie załączka niektórych gatunków stopnie ploidalności jąder mogą dochodzić do około 24000 n [13]. Poznanie istoty procesów prowadzących do somatycznej poliploidalności wydaje się bardzo ważne, tym bardziej że pełni ona u *Angiospermae* tak doniosłą rolę w różnicowaniu i ewolucji.

#### LITERATURA

- [1] Barlow P. W., 1976. The relationship of the dispersion phase of chromocentric nuclei in the mitotic cycle to DNA synthesis. *Protoplasma* 90, 381—392.
- [2] Barlow P. W., 1978. The interrelationship of the cycles of chromosome condensation and reduplication in cell growth processes. *Nucleus* 21, 1—11.
- [3] Barlow P. W., 1984. The dispersion of chromocentres in plant nuclei and its relation to DNA synthesis. *Caryologia* 37, 167—176.

- [4] Brown S. W., 1949. Endomitosis in the tapetum of tomato. *Amer. J. Bot.* 36, 703—716.
- [5] Carniel K., 1952. Das Verhalten der Kerne im Tapetum mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. *Österr. Bot. Z.* 99, 318—362.
- [6] Carniel K., 1963. Das Antherentapetum. *Österr. Bot. Z.* 110, 145—176.
- [7] Cavallini A., Cionini P. G., D'Amato F., 1981. Location of Heitz's Zerstäubungsstadium (dispersion phase) in the mitotic cycle of *Phaseolus coccineus* and the concept of Angiosperm endomitosis. *Protoplasma* 109, 403—414.
- [8] D'Amato F., 1952. Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. *Caryologia* 4, 311—358.
- [9] D'Amato F., 1964. Nuclear changes and their relationship to histological differentiation. *Caryologia* 17, 317—325.
- [10] D'Amato F., 1965. Endopolyploidy as a factor in plant tissue development. *Proc. Int. Conf. on Plant Tissue Culture*, P. R. White and A. R. Grove ed., Berkeley, 449—462.
- [11] D'Amato F., 1984. Role of polyploidy in reproductive organs and tissues. In: *Embryology of Angiosperms*, B. M. Johri ed., Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- [12] Enzenberg U., 1961. Beiträge zur Karyologie des Endosperms. *Österr. Bot. Z.* 108, 245—285.
- [13] Erbrich P., 1965. Über Endopolyploidie und Kernstrukturen in Endospermhaustorien. *Österr. Bot. Z.* 112, 197—262.
- [14] Frisch B., Nagl W., 1979. Patterns of endopolyploidy and 2C nuclear DNA content (Feulgen) in *Scilla (Liliaceae)*. *Pl. Syst. Evol.* 131, 261—276.
- [15] Geitler L., 1939. Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. *Chromosoma* 1, 1—22.
- [16] Geitler L., 1953. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia* 6, Springer, Wien.
- [17] Heitz E., 1929. Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 47, 276—284.
- [18] Lafontaine J. G., Lord A., 1974. An ultrastructural and radioautographic study of the evolution of the interphase nucleus in plant meristematic cells (*Allium porrum*). *J. Cell Sci.* 14, 263—287.
- [19] Masubuchi M., 1974. Early replicating DNA in heterochromatin of *Plagiochila ovalifolia* (Liverwort). *Bot. Mag. (Tokyo)* 87, 229—235.
- [20] Masubuchi M., 1976. Differential replication of the chromosomes of *Pallavicinia longispina*, liverwort. *Cytologia* 41, 523—541.
- [21] Nagl W., 1968. Der mitotische und endomitotische Kernzyklus bei *Allium carinatum*. I. Struktur, Volumen und DNS-Gehalt der Kerne. *Österr. Bot. Z.* 115, 322—353.
- [22] Nagl W., 1970. The mitotic and endomitotic nuclear cycle in *Allium carinatum*. II. Relation between DNA replication and chromatin structure. *Caryologia* 23, 71—78.
- [23] Nagl W., 1976. Zellkern und Zellzyklen. Ulmer, Stuttgart.
- [24] Nagl W., 1977. Early and late DNA replication in respectively condensed and decondensed heterochromatin of *Allium carinatum*. *Protoplasma* 91, 389—407.
- [25] Nagl W., 1978. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution. Elsevier North-Holland, Amsterdam.
- [26] Nagl W., 1979. Differential DNA replication in plants. a critical review. *Zeit. Pflanzenphysiol.* 95, 283—314.
- [27] Nagl W., 1982a. DNA endoreduplication and differential replication. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 16, B. Parthier and D. Boulter ed., Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- [28] Nagl W., 1982b. Cell growth and nuclear DNA increase by endoreduplication and differential DNA replication. In: *Cell growth*, C. Nicolini ed., Plenum Press, New York, London.
- [29] Oksala T., Therman E., 1977. Endomitosis in tapetal cells of *Eremurus (Liliaceae)*. *Amer. J. Bot.* 64, 866—872.
- [30] Olszewska M. J., Osiecka R., 1982. The relationship between 2C DNA content, life cycle type, systematic position and the level of DNA endoreplication in nuclei of parenchyma cells during growth and differentiation of roots in some Monocotyledonous species. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 177, 319—336.

- [31] Olszewska M. J., Osiecka R., 1983. The relationship between 2C DNA content, life cycle type, systematic position and the dynamics of DNA endoreplication in parenchyma nuclei during growth and differentiation of roots in some Dicotyledonous herbaceous species. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 178, 581—599.
- [32] Rousi A., 1956. Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. *Ann. Bot. Soc. Vanamo* 29, 1—65.
- [33] Rychlewski J., 1961. Cyto-embryological studies in the apomictic species *Nardus stricta* L. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 4, 1—23.
- [34] Tanaka R., 1965. H<sup>3</sup>-thymidyne autoradiographic studies on the heteropycnosis, heterochromatin and euchromatin in *Spiranthes sinensis*. *Bot. Mag. (Tokyo)* 78, 50—62.
- [35] Tatuno S., Tanaka R., Masubuchi M., 1970. Early DNA synthesis in the X-chromosome of *Pellia neesiana*. *Cytologia* 35, 220—226.
- [36] Tatuno S., Tanaka R., Yonezawa Y., 1971. H<sup>3</sup>-thymidyne autoradiographic study on the heteropycnosis and DNA synthesis in *Calobryum rotundifolium* (n = 9). *Bot. Mag. (Tokyo)* 84, 88—93.
- [37] Tschermak-Woess E., 1963. Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren. *Protoplasmatologia* 5, Springer, Wien.
- [38] Tschermak-Woess E., 1971. Endomitose. In: *Handbuch der allgemeinen Pathologie*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- [39] Turała K., Urbańska-Worytkiewicz K., 1964. Cytological processes during the differentiation of the tapetal layer in *Solanum dulcamara* and *S. nigrum*. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 7, 171—183.
- [40] Turała-Szybowska K., 1974. Z ostatnich badań nad endomitozą u Angiospermae. *Wiad. Bot.* 18, 47—53.
- [41] Turała-Szybowska K., 1979. Endopoliploidalność i jej znaczenie w różnicowaniu. *Wiad. Bot.* 23, 205—213.
- [42] Turała-Szybowska K., 1984. Inhibited prophase in the differentiation of the anthers' tapetum in *Ranunculus fluitans* Lam. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 26, 33—42.
- [43] Witkus E. R., 1945. Endomitotic tapetal cell divisions in *Spinacia*. *Amer. J. Bot.* 32, 326—330.

Doc. dr Krystyna Turała-Szybowska  
Zakład Cytologii i Embriologii Roślin Instytutu Botaniki UJ  
ul. Grodzka 52, 31-044 Kraków