

Cytoembriologiczne badania nad rozwojem gametofitów, żeńskiego i męskiego, u dihaploidalnych, triploidalnych oraz tetraploidalnych klonów *Solanum tuberosum* L.

I. Megasporogeneza i megagametofitogeneza

BOŻENA CHWIŁKOWSKA, MACIEJ ZENKTELER

Zakład Genetyki Roślin PAN, Poznań

(Przyjęto: 25 V 1977)

B. Chwilkowska, M. Zenkteler (Polish Academy of Sciences, Department of Genetics, Poznań, Poland) Acta Agrobotanica 31 (1/2): 7-20, 1978. Cytoembriological investigations on the development of female and male gametophytes in dihaploid, triploid and tetraploid clones of *Solanum tuberosum* L. I.

The development of female and male gametophytes in dihaploid, triploid and tetraploid clones of *Solanum tuberosum* was studied. Many disturbances in the course of megasporogenesis and megagametogenesis are described. In spite of there disturbances some clones were partially fertile.

WSTĘP

Ze względu na duże znaczenie gospodarcze ziemniaka, którego białko posiada wysoką wartość pokarmową, przed hodowlą ziemniaka stoją wciąż poważne zadania, szczególnie w zakresie wyhodowania odmian odpowiedniej jakości, a zarazem odpornych na choroby i szkodniki. Źródłem genów odpornościowych są dzikie gatunki *Solanum*. Krzyżując je z formami uprawnymi, otrzymuje się czasami mieszańce odporne na niektóre choroby, jednak dalsze ich wykorzystanie w krzyżówkach wstecznych wypierających jest niemożliwe ze względu na ich obniżoną płodność.

Proces tworzenia nowych odmian jest długotrwały. Dlatego zwrócono uwagę na formy dihaploidalne *Solanum tuberosum*, które łatwiej krzyżują się z dzikimi diploidalnymi gatunkami *Solanum*. Krzyżówki dihaploidów z diploidalnymi, dzikimi gatunkami *Solanum*, obok ciekawych mieszańców diploidalnych, dostarczają także płodnych mieszańców tetraploidalnych już w pokoleniu F_1 , które mogą być natychmiast izolowane i rozmnażane wegetatywnie. Tetraploidy te powstają na skutek tworze-

nia się nie zredukowanych ($2n$) gamet. Zdaniem Mendiburu, Peloquina i Moka (1974) istnieją 2 podstawowe metody, które można obrać przy hodowli ziemniaka z wykorzystaniem dihaploidów i gamet $2n$, tj. kojarzenie tetraploida z diploidem oraz kojarzenie interdiploidalne. Obydwie te metody prowadzą do otrzymania heterozyjnego potomstwa, w przypadku gdy co najmniej jeden z partnerów wytwarzał gamety $2n$ w wyniku restytucji I podziału mejotycznego. Według wymienionych autorów, rośliny wytwarzające nie zredukowane gamety męskie można łatwo identyfikować na podstawie analizy mejozy w KMP, kiedy to obserwuje się występowanie równoległych wrzecion w anafazie II. Natomiast rośliny powstałe na drodze diplosporii mogą być identyfikowane na podstawie zawiązywania nasion po skrzyżowaniu roślin $2\times-4\times$. Sposób formowania się nie zredukowanych gamet żeńskich jest trudny do oznaczenia cytologicznego. Tak więc wytwarzanie komórek jajowych o $2n$ chromosomów może być oceniane na podstawie zachowania potomstwa lub testów genetycznych (Mendiburu, Peloquin, Mol 1974).

Mechanizmy selekcji gamet u *Solanum*, a przede wszystkim preferowanie gamet nie zredukowanych, są mało poznane. Dlatego badania podstawowe, zmierzające do wyjaśnienia przyczyn niepłodności u różnych grup ploidalnych *Solanum*, są w dalszym ciągu aktualne i być może pozwolą na ustalenie programu badań w zakresie hodowli ziemniaka. Badania embriologiczne nad rodzajem *Solanum*, prowadzone od około 50 lat, dotyczą głównie procesów mikrosporogenezy. Budową i rozwojem gametofitu żeńskiego i zarodka u *Solanum* zajmowali się Jönsson, Krüger, Nanneti, Young (wg Olive Rees-Leonard 1935); Bhaduri (1932, 1935; Clarke (1940); Heynes (1954); Beamish (1955); Walker (1955); Wangenheim (1957); Lee-Cooper (1958); Vishnu R. Dnyansager i Cooper (1960); Wangenheim i wsp. (1960); Frandsen (1968); Nowak (1974); Balicka (1976).

Nie prowadzono prac na temat megasporogenezy i rozwoju woreczka zalążkowego u dihaploidów *Solanum tuberosum*. Ograniczano się jedynie do badań nad zapylaniem i zawiązywaniem nasion.

Ze względu na duże wartości, jakich dostarczają dihaploidy, a przede wszystkim dihaploidy pierwotne i ich tetraploidalne mieszańce pokolenia F_1 , powstałe w wyniku krzyżowania dihaploidów pierwotnych z dzikimi gatunkami *Solanum*, podjęto pracę, której celem było:

- 1) zbadanie procesów megasporogenezy i megagametofitogenezy ze szczególnym uwzględnieniem procesów powstawania nie zredukowanych megaspor i nie zredukowanych woreczków zalążkowych u 3 dihaploidów pierwotnych *Solanum tuberosum* oraz triploidalnych i tetraploidalnych mieszańców pokolenia F_1 powstałych w wyniku krzyżowania dihaploidów pierwotnych z *Solanum phureja*;

2) zbadanie megasporogenezy i rozwoju woreczka zalążkowego u triploidalnego mieszańca pokolenia F_1 powstałego w wyniku krzyżowania odmiany 'Apta' *S. tuberosum* z *Solanum phureja*.

MATERIAŁ I METODY

Materiał do badań, otrzymany z Zakładu Genetyki i Hodowli Roślin SGGW-AR w Żelaznej k. Skierniewic, stanowiły:

1. trzy klony dihaploidalne *Solanum tuberosum*:
Pl. 620 — dihaploid pierwotny odmiany 'Everest',
Pl. 674 — dihaploid pierwotny odmiany 'Everest',
Pl. 1072 — dihaploid pierwotny odmiany nie znanej *S. tuberosum*;
2. dwa klony triploidalne:
H21 — mieszańiec (Apta — *S. tuberosum* ($2n=48$) $\times$ *S. phureja* ($2n=24$))
S30-b — mieszańiec otrzymany z krzyżówki (Pl. 308 *S. tuberosum* ($2n=24$) $\times$ 210 *S. phureja* ($2n=24$))
3. trzy klony tetraploidalne:
S30-a, S30-c — mieszańce otrzymane z tej samej krzyżówki co triploid S30-b: (Pl. 308 *S. tuberosum* ($2n=24$) $\times$ 210 *S. phureja* ($2n=24$)) oraz S120-10 — mieszańiec otrzymany z krzyżówki: Pl. 1514 *S. tuberosum* ($2n=24$) $\times$ 210 *S. phureja* ($2n=24$)).

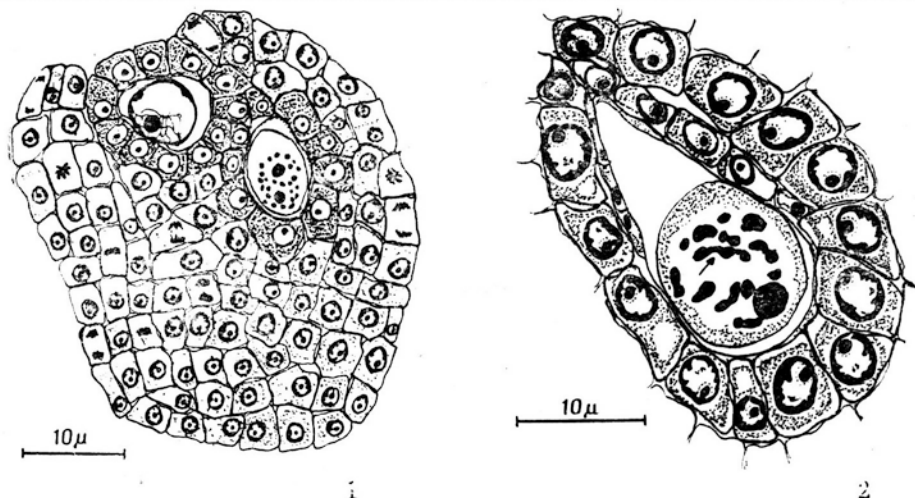
Badania prowadzono przez cztery kolejne okresy wegetacyjne, w latach 1972—1975. Każdy badany klon liczył po 30 roślin.

Materiał do badań embriologicznych, w postaci paków w różnych fazach rozwoju, utrwalano przez 24 godz. w utrwalaczach: FAA i AA (mieszanina alkoholu etylowego i kwasu octowego w stosunku 3:1). Utrwalony materiał przechowywano w 70% alkoholu etylowym. Preparaty trwałe sporządzono według ogólnie przyjętych metod i barwiono hematoksyliną żelazistą wg Heidenheina, z podbarwieniem zielenią trwałą (Fast green) lub fioletem krystalicznym z oranżem G.

WYNIKI

Megasporogeneza

U wszystkich badanych klonów zalążnie były dwu-, trzy-, a czasami czterokomorowe. W jednej zalążni znajdowało się około 900 anatropowych, cienkośrodkowych zalążków osadzonych na centralnym łożysku. We wczesnych stadiach rozwojowych, zalążki zawierały tylko jeden integument zbudowany z 3—4 warstw komórek, natomiast podczas megagametofitogenezy integument był znacznie szerszy i składał się z 5—6



Rys. 1. Dwa nucellusy w jednym zalążku (jedna KMM w stadium pachytenu, a druga podczas wczesnej metafazy II), Pl. 674

Fig. 1. Two nucelli in one embryo (one PMC in pachytene and one during early metaphase II), Pl. 674

Rys. 2. I podział mejotyczny w KMM dihaploida Pl. 620

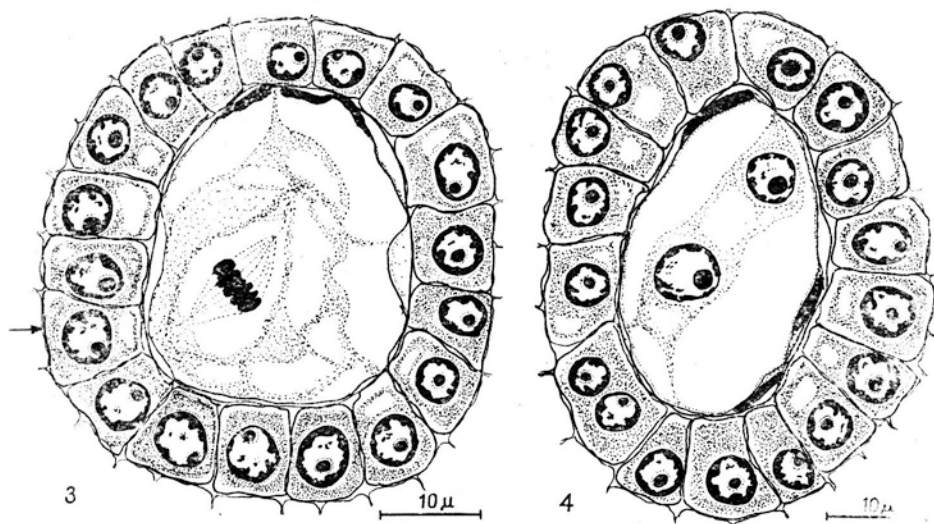
Fig. 2. I meiotic division in PMC of dihaploid Pl. 620

warstw komórek. Z tkanki nucellusa, tuż pod epidermą, wyodrębniała się jedna, a czasami dwie komórki archesporialne, które od razu stawały się komórkami macierzystymi megaspor (KMM). W wielu przypadkach na terenie nucellusa występowały dwie komórki archesporialne. U roślin dihaploidalnych obserwowano także po dwa nucellusy, z których każdy otoczony był tkanką okrywającą (rys. 1). W przypadku, gdy dwie komórki archesporialne występowały na terenie jednego nucellusa, wówczas w obu podział mejotyczny zachodził równocześnie. Natomiast, gdy komórki archesporialne występowały w dwóch nucellusach tego samego zalążka, wówczas podział mejotyczny w obu komórkach przebiegał asynchronicznie (rys. 1). Zalążki z dwiema komórkami archesporialnymi obserwowano u wszystkich badanych klonów, jednak najliczniej występowały u roślin dihaploidalnych. Nie stwierdzono na którym z etapów rozwoju jedna z tych komórek degenerowała. Przypuszcza się jednak, że degeneracja musiała nastąpić podczas I podziału mejotycznego, gdyż nie obserwowano dwóch diad, względnie dwóch tetrad w jednym zalążku. W pachytenu KMM, z wyjątkiem dihaploida Pl. 620, obserwowano albo niecałkowitą koniugację chromosomów, albo koniugację tylko kilku chromosomów. Podczas diakinezy i wczesnej metafazy u klonu Pl. 620 występowało 12 biwalentów lub 10 biwalentów i 4 uniwalenty. Sporadycznie występował jeden triwalent (rys. 2). U dihaploidów Pl. 674 i Pl. 1072 podczas diakinezy i wczesnej metafazy obok biwalentów i uniwalentów obserwowano także triwalenty i kwadriwalenty, a u di-

haploida Pl. 1072 — nawet sporadycznie heksawalent. Multiwalenty tworzyły pierścienie, łańcuszki i pętle w postaci ósemki, np. u Pl. 674 (fot. 1c). Podobnie u triploidów H21, S30-b oraz tetraploidów S30-a, S30-c oraz S120-10, podczas diakinezy i metafazy znajdowano triwalenty, kwadriwalenty, a czasami wielochromosomowe multiwalenty (6—9), np. u tetraploida S30-c. Podczas anafazy I u dihaploidów i tetraploidów występowały „marudery” w liczbie od 1 do 3, natomiast u triploidów w liczbie od 1 do 5. W anafazie I obserwowano również chromosomy „pospieszne”, wyprzedzające pozostałe w wędrówce ku biegunom komórki. W wyniku I podziału meiotycznego powstawała typowa diada, natomiast po II podziale meiotycznym — linearnie ułożona tetrada. Mimo sporadycznych odchyłeń w procesie megasporogenezy (np. brak cytokinezy po I i II podziale meiotycznym u dihaploida Pl. 674), cytokineza zachodziła sukcesywnie. Obok tetrad obserwowano także triady, które powstawały w wyniku podziału mitotycznego chalazalnej komórki diady. Woreczek zalążkowy rozwijał się z chalazalnej megaspori, trzy górne zawsze degenerowały.

Budowa i rozwój woreczka zalążkowego

Jednojądrowy woreczek zalążkowy o jednolitej cytoplazmie rozrastał się, a jego duże jądro umieszczone było w centrum komórki. W wyniku pierwszego podziału mitotycznego powstawały typowe, dwujądrowe wo-



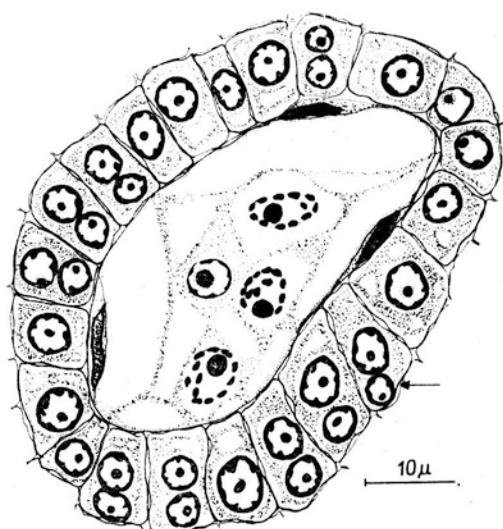
Rys. 3. Jednojądrowy woreczek zalążkowy w podziale mitotycznym u Pl. 674

Fig. 3. Mononuclear embryo sac in mitotic division in Pl. 674

Rys. 4. Dwujądrowy woreczek zalążkowy u dihaploida Pl. 674

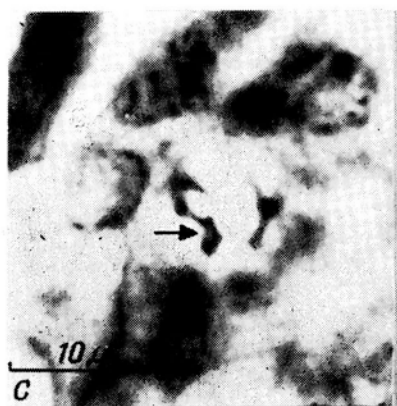
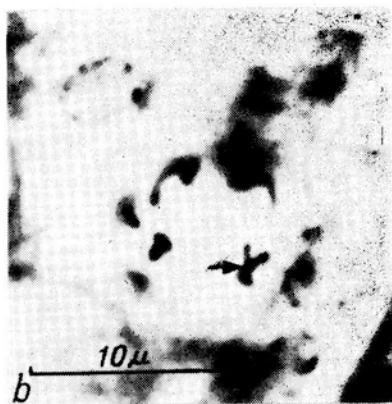
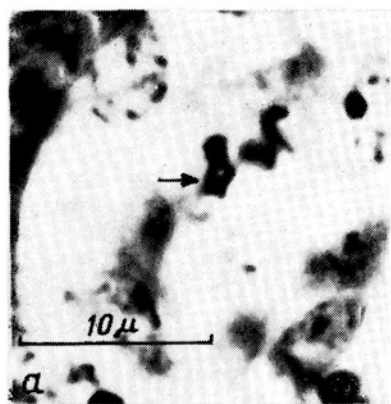
Fig. 4. Dinuclear embryo sac in dihaploid Pl. 674

reczki zalążkowe, z dużą, centralną wakuolą (rys. 3,4). Drugi podział mitotyczny prowadził do powstania czterojądrowego woreczka zalążkowego, posiadającego dwa jądra na biegunie mikropylarnym i dwa na biegunie chalazalnym (rys. 9). Podziały mitotyczne jąder w dwujądrowych woreczkach zalążkowych zachodziły przeważnie równocześnie. W nielicznych tylko woreczkach jądro chalazalne dzieliło się nieco wcześniej w stosunku do jądra mikropylarnego. W zależności od układu wrzecion kariokinetycznych podczas drugiego podziału mitotycznego, układ jąder w 4-jądrowych woreczkach był różny. I tak np. w 4-jądrowych woreczkach zalążkowych dihaploidalnego klonu Pl. 674 i triploidalnych klonach H21, S30-b, jądra rozmieszczone były równolegle i liniowo. U dihaploidalnego klonu Pl. 674 w 4-jądrowym woreczku sporadycznie obserwowano jądra w układzie 1—3 (jedno jądro na biegunie mikropylarnym i 3 jądra na biegunie chalazalnym). W wyniku trzeciego podziału mitotycznego powstawały 8-jądrowe woreczki zalążkowe z czterema jądrami na biegunie mikropylarnym i czterema na biegunie chalazalnym. Z takiego układu wykształcał się następnie 7-komórkowy woreczek zalążkowy złożony z aparatu jajowego, komórki centralnej i trzech antypod. Komórki antypod wcześniej degenerowały. Dojrzałe 7-komórkowe woreczki zalążkowe obserwowano u wszystkich badanych klonów (rys. 6). Podczas megasporogenezy, komórki epidermy nucellusa ulegały zgnieceniu i autolizie, jedynie u tetraploida S30-c w stadium tetrady były wyraźnie widoczne. Komórki wewnętrznej warstwy integumentu przylega-



Rys. 5. 4-jądrowy woreczek zalążkowy w podziale mitotycznym (otoczony 2-jądrowym endothelium), Pl. 620

Fig. 5. Tetranuclear embryo sac in mitotic division (surrounded by dinuclear epithelium) Pl. 620

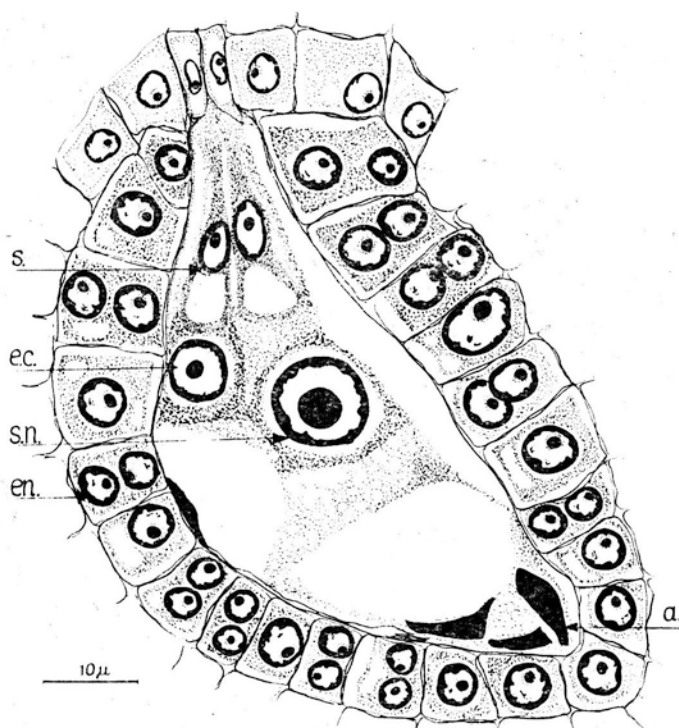


Fot. 1 a, b, c. Obrazy chromosomowe podczas diakinezy w KMM u dihaploida Pl. 674;

a — chromosomy w układzie ósemki, b — chromosomy w układzie litery Y, c — chromosomy w układzie skręconej pętli.

Phot. 1 a, b, c. Pictures of chromosomes during diakinesis in dihaploid Pl. 674:

a — chromosomes in a figure eight arrangement, b — chromosomes in a Y arrangement, c — chromosomes arrangement in a twisted loop



Rys. 6. Dojrzały 7-komórkowy woreczek zalążkowy u dihaploida Pl. 620:

s. — synergidy, e.c. — komórka jajowa, s.n. — komórka centralna,
a. — zdegenerowane antypody, en. — 2-jądrowe endothelium.

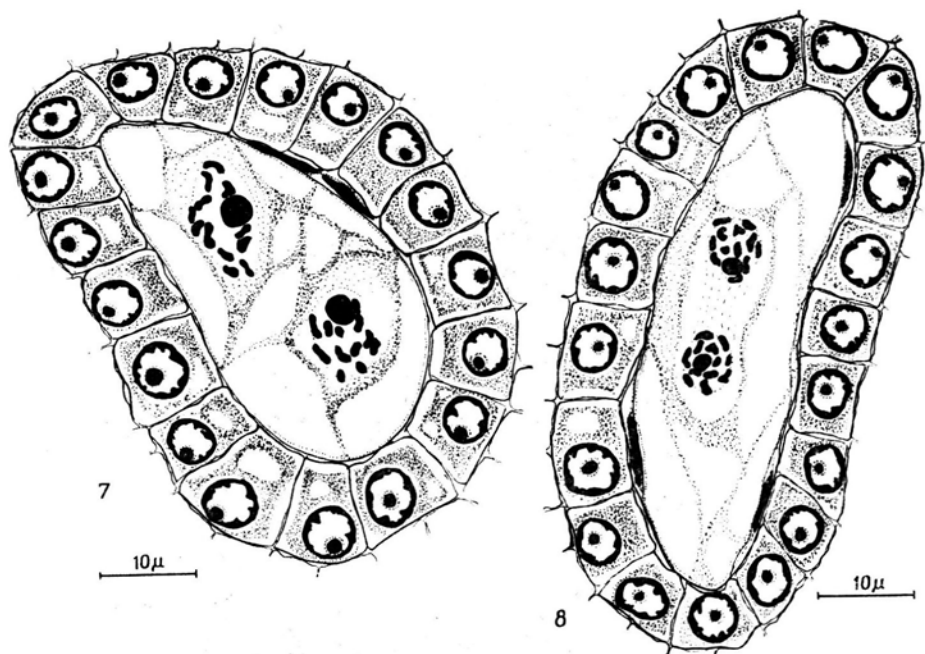
Fig. 6. Mature seven-cell embryo sac in dihaploid Pl. 620:

s. — synergids, e.c. — egg cell, s.n. — central cell
a. — degenerated antipodes, en. — dinuclear endothelium.

jące do nucellusa rozrastały się w kierunku jamy woreczka zalążkowego i przybierały postać typową dla komórek endothelium. Tkanka ta była silnie wykształcona już w stadium jednojądrowego woreczka zalążkowego (rys. 3). W zalążkach dihaploidalnych roślin komórki endothelium były 2-jądrowe (rys. 5). Natomiast u triploidalnych oraz tetraploidalnych roślin 2-jądrowe endothelium spotykano sporadycznie. W zalążkach posiadających degenerujące woreczki zalążkowe, komórki endothelium również degenerowały.

U wszystkich badanych klonów znajdowano także dwu- i czterojądrowe woreczki zalążkowe, których jądra i jąderka były wyjątkowo duże. Na podstawie podziału mitotycznego tych jąder stwierdzono obecność tylko haploidalnej liczby chromosomów, jak np. u dihaploida Pl. 674 (rys. 7,8). U wszystkich badanych roślin podczas megasporogenezy i megagametofitogenezy zachodziły silne zakłócenia.

Jak wskazują dane zamieszczone w tabeli 1, w zalązni niedojrzałego



Rys. 7. 2-jądrowy woreczek zalążkowy u Pl. 674 o jądrach haploidalnych (jąderka pod względem wielkości odpowiadają jąderkom komórek diady)

Fig. 7. Dinuclear embryo sac in Pl. 674 with haploid nuclei (nucleoli in size correspond to nucleoli of the diad cells)

Rys. 8. Prawidłowo wykształcony 2-jądrowy woreczek zalążkowy (Pl. 674) o haploidalnymi jądrach

Fig. 8. Properly formed dinuclear embryo sac (Pl. 674) with haploid nuclei

słupka roślin dihaploidalnych występowało średnio od 900 do 1000 zalążków. Zalążków z jedną komórką archesporialną znajdowano od 20-35%, natomiast z dwiema — 0,90-3,0%. Najwięcej zalążków z dwiema komórkami archesporialnymi występowało u roślin klonu Pl. 674. Natomiast 63-78% zalążków nie posiadało w ogóle komórek archesporialnych. W zalążkach roślin triploidalnych występowało średnio od 900 do 1300 zalążków, które w przeważającej liczbie zawierały jedną komórkę archesporialną (25-26%), a tylko bardzo nieliczne po dwie, np. w klonie H21 — 0,1% a w klonie S30-b — 0,64%. Zalążnie tetraploidalnych roślin zawierały średnio od 700—1100 zalążków i podobnie jak w przypadku klonów roślin triploidalnych dominowały zalążki z jedną komórką archesporialną.

Degeneracja diad, triad, tetrad oraz woreczków zalążkowych na różnym etapie rozwojowym występowała u wszystkich badanych roślin, jednak najwięcej obrazów świadczących o masowych zakłóceniach znajdowano w przypadku triploidów, u których procent 7-komórkowych wo-

Tabela 1—Table 1

Analiza zalążni w stadium komórki archesporialnej
The analysis of the ovary at the stage of archesporial cell

Ploidalność Ploidity	Symbol klonu Clone's symbol	Liczba zalążków w zalążni No. of ovu- les in the ovary	Liczba zalążków z 1-KMM No. of ovules with 1-PMC	Liczba zalążków z 2-KMM No. of ovules with 2-PMC	Liczba zalążków z nie wykształco- nymi KMM No. of ovules with undeve- lopped PMC
$2n=2x=24$	Pl. 620	1030	360	10	660
		100%	34,95%	0,97%	64,07%
	Pl. 674	1056	363	30	663
		100%	34,31%	2,84%	62,78%
	Pl. 1072	1100	232	15	853
		100%	21,09%	1,36%	77,54%
$2n=3x=36$	H21	960	250	1	709
		100%	26,04%	0,10%	73,85%
	S30-b	942	238	6	698
		100%	25,26%	0,64%	74,10%
$2n=4x=48$	S30-a	919	209	19	691
		100%	22,74%	2,07%	75,19%
	S30-c	1074	392	3	679
		100%	36,50%	0,28%	63,22%
	S120-10	854	200	11	743
		100%	23,40%	1,29%	75,31%

reczków zalążkowych był znikomy (tab. 2). Dojrzałe 7-komórkowe woreczki zalążkowe najliczniej występowały w zalążkach roślin tetraploidalnych oraz w dihaploidalnym klonie Pl. 620. Obok dojrzałych 7-komórkowych woreczków zalążkowych występowały woreczki w stadium od jednojądrowego do siedmiokomórkowego, w związku z czym liczba woreczków zalążkowych w pełni wykształconych była niewielka, szczególnie w triploidalnych klonach H21 i S30-b (tab. 2).

Wysoka sterylność żeńska wydaje się być spowodowana dużą heterozygotycznością badanych klonów, a obserwowane zaburzenia podczas gametofitogenezy są przypuszczalnie następstwem zaburzeń zachodzących w megasporogenezie. U roślin badanych klonów obserwowano dużą asynchronizację w przebiegu megasporogenezy i megagametofitogenezy. U dihaploidów obok 7-komórkowych woreczków zalążkowych znajdowano zalążki w stadium diad, triad, tetrad oraz w stadium 2- i 4-jądrowym. U triploidów obok 7-komórkowych woreczków zalążkowych występowały woreczki 1-, 2-, 4- i 8-jądrowe. W zalążniach roślin klonów tetraploi-

Tabela 2 — Table 2

Analiza załączni w kwiecie otwartym

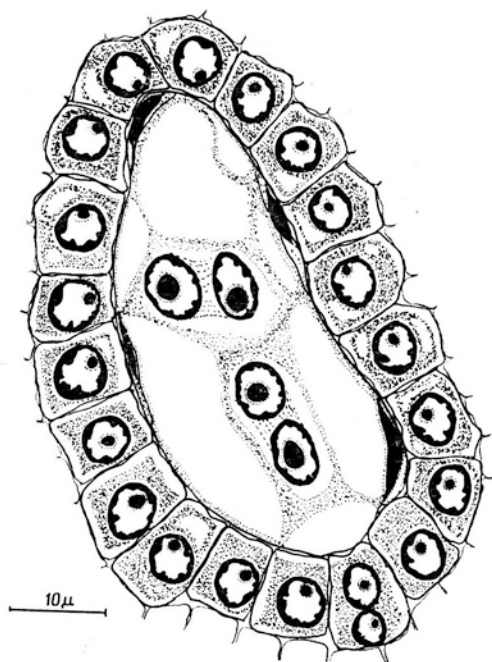
The analysis of the ovary in open flower

Ploidalność Ploidity	Symbol klonu	Liczba za- łączków w zależni No. of ovi- ules in ovary	Woreczki zalążkowe – Embryo sac												Zalążki pu- ste lub zarosnięte			
			Diada		Tetrada		1-jądrowe		2-jądrowe		4-jądrowe		8-jądrowe			7-komórko- we		Ovules em- pty or overgrown
			n	z	n	z	n	z	n	z	n	z	n	z		n	z	
		919	—	—	—	—	—	—	1	1	7	—	2	—	242	2	661	
		100%	—	—	—	—	—	—	0,43%	0,11%	0,76%	—	0,22%	—	26,33%	0,22%	71,93%	
	Pl. 620	1006	—	—	—	2	19	6	31	6	48	17	23	11	50	13	779	
2n=2x=24	Pl. 674	100%	—	0,10%	—	—	0,20%	0,60%	3,08%	0,60	4,77%	1,69%	2,29%	1,09%	4,97%	1,29%	77,43%	
	Pl. 1072	920	—	—	—	—	—	9	21	17	24	10	3	—	37	22	776	
		100%	—	0,11%	—	—	—	0,98%	2,28%	1,85	2,61%	1,09%	0,33%	—	4,02%	2,39%	84,34%	
		1233	—	—	—	—	—	1	5	2	7	4	1	—	12	32	1160	
	H21	100%	—	—	—	—	0,08%	—	0,41%	0,16%	0,57%	0,32%	0,08%	—	0,97%	2,60%	94,81%	
2n=3x=36	S30-b	950	—	—	—	—	6	2	19	3	35	5	7	—	20	40	813	
		100%	—	—	—	—	—	0,63%	0,21%	2,00%	0,32%	3,68%	0,73%	0,74%	2,11%	4,21%	85,57%	
		896	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	147	10	735	
	S30-a	100%	—	—	—	—	—	—	—	—	0,22%	—	—	0,22%	16,41%	1,12%	82,03%	
	S30-c	792	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	1	—	97	12	676	
2n=4x=48	S120-10	100%	—	—	—	—	—	—	—	—	0,76%	—	0,13%	—	12,25%	1,51%	85,36%	
		890	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	4	5	95	10	770	
		100%	—	—	—	—	—	—	—	—	0,23%	0,45%	0,45%	0,56%	10,67%	1,13%	86,51%	

n — diady, tetrydy, woreczki zależkowe prawidłowo wykształcone (normal.)

z — diady, tetrady, woreczki zalażkowe zdegenerowane (degenerated).

z — diady, tetrazy, woreczki żółtkowe zregenerowane (regeneratory), woreczki zamieszczone w tabeli stanowią średnią z trzech zalań (average from 3 ovaries).



Rys. 9. 4-jądrowy woreczek zalążkowy o dużych jądrach i jąderkach u dihaploida Pl. 674

Fig. 9. Tetranuclear embryo sac with large nuclei and nucleoli in dihaploid Pl. 674

dalnych, rozwój woreczków zalążkowych przebiegał bardziej synchronicznie niż u pozostałych. Obok 7-komórkowych woreczków zalążkowych spotykano stadia wcześniejsze (od 4-8-jądrowe).

DYSKUSJA

W pracy stwierdzono, że u wszystkich roślin badanych klonów mogą występować dwie komórki archesporialne w jednym zalążku, jednak tylko jedna z nich przechodziła pełny podział mejotyczny. Dwie komórki archesporialne lub dwie tetrady w jednym zalążku opisali Bhaduri (1932, 1935), Olive Rees-Leonard (1935), Clarke (1940), Heynes (1954), Beamish (1955), Walker (1955), Wangenheim (1957), Lee-Cooper (1958), Vishnu R., Dnyansager i Cooper (1960), Wangenheim i wsp. (1960), Frandsen (1968), Nowak (1974).

Wielokomórkowy archespor, składający się z kilku komórek (od 4—6), występował w niektórych odmianach uprawnych *Solanum tuberosum* (Rees-Leonard 1935), ale tylko dwie, trzy lub cztery z nich osiągały profazę I podziału mejotycznego.

Proces wyróżnicowywania się endothelium z integumentu rozpoczął się z chwilą pojawiania się komórek archesporialnych. W stadium tetrad, a przede wszystkim w stadium 1-jądrowego woreczka zalążkowego, komórki endothelium wyraźnie różniły się od pozostałych komórek integumentu. U dihaploidów występowało przeważnie 2-jądrowe endothelium, podczas gdy u triploidów i tetraploidów tylko niektóre komórki posiadały po dwa jądra. Degenerujące endothelium obserwowano w zalążkach posiadających nieprawidłowo rozwijające się woreczki zalążkowe. Trudno określić czy degeneracja woreczka zalążkowego spowodowana była degeneracją endothelium, czy odwrotnie. Wydaje się, że zależność ta może być obustronna.

W wyniku I podziału mejotycznego komórki archesporialnej tworzyła się diada, a po II podziale — tetradą według typu linearnego. Jak podaje Rees - Leonard (1935), po raz pierwszy tetradę linearną w rodzinie *Solanaceae* opisał Johnson w 1928 roku. Wszyscy wyżej wymienieni autorzy obok tetrad typu linearnego obserwowali także typ T i bilateralny. W różnych stadiach megasporogenezy i megagametofitogenezy spotykano szereg zaburzeń, co w końcu doprowadzało do dużej sterylności żeńskiej, głównie u dihaploidów i triploidów. Rozwój woreczków zalążkowych na terenie jednej zalążni przebiegał asynchronicznie. Proces ten był wyraźnie widoczny w klonach charakteryzujących się wysokim stopniem zaburzeń mejotycznych w KMP, jak również wysokim procentem sterylnego pyłku. Brak synchronizacji w rozwoju woreczków zalążkowych na terenie jednej zalążni był tym większy im większa sterylność męska cechowała dany klon. Obecność 2- i 4-jądrowych woreczków zalążkowych o dużych jądrach i jąderkach wydaje się wskazywać na inny typ rozwojowy woreczka zalążkowego aniżeli typ *Polygonum*.

WNIOSKI

1. W wyniku podziału mejotycznego KMM powstają diady i tetrady o układzie linearnym, a woreczek zalążkowy rozwija się według typu *Polygonum*.

2. Stwierdzono następujące zaburzenia w megasporogenezie: brak prawidłowej koniugacji w mejozie (koniugacja typu „fold back”, koniugacja wielu chromosomów), nierównomierny rozdział materiału chromosomowego podczas I i II podziału mejotycznego (spowodowany brakiem dysjunkcji wśród biwalentów, multiwalentów czy obecności mostków, „maruderów” i „chromosomów pospiesznych”), brak podziału mejotycznego. Zakłócenia te powodują degenerację diad i tetrad, a tym samym degenerację woreczków zalążkowych na różnym etapie rozwojowym, co w kon-

sekwencji doprowadza do powstania tylko nielicznych 7-komórkowych woreczków zalążkowych.

3. Do żeńsko płodnych klonów zalicza się dihaploidalny klon Pl. 620 (wiązący nasiona podczas krzyżowań z dzikimi gatunkami *Solanum*) oraz triploidalny klon S30-b i tetraploidalny klony S30-a, S30-c, S120-10 (wiążące jagody i nasiona na drodze kontrolowanych samozapylenia i zapyleń samorzutnych).

STRESZCZENIE

U dihaploidalnych, triploidalnych i tetraploidalnych klonów *Solanum tuberosum* występują zalążki typu anatropowego z jedną, rzadziej dwiema komórkami archesporialnymi. W wyniku podziału mejotycznego powstają diady, a następnie linearne tetrady. Woreczek zalążkowy rozwija się według typu *Polygonum*. Komórki endothelium są 1- lub 2-jądrowe. W megasporogenezie zachodzą następujące zakłócenia: brak prawidłowej koniugacji w mejozie, nierównomierny rozdział materiału chromosomowego podczas I i II podziału mejotycznego, a nawet w ogóle brak podziału mejotycznego. Degeneracja zachodzi na różnych etapach procesu megasporogenezy i megagametogenezy, w związku z czym liczba 7-komórkowych woreczków zalążkowych jest niewielka. Stwierdzono także „niepełny podział mejotyczny”, kończący się na I podziale jądra.

Pomimo licznych zaburzeń zachodzących podczas megasporogenezy i megagametogenezy płodność żeńską zachowują w pewnym stopniu następujące klony: dihaploidalny klon Pl. 620 (wiązący nasiona podczas krzyżowań z dzikimi gatunkami *Solanum*), triploidalny klon S30-b i tetraploidalne klony S30-a, S30-c oraz S120-10 (wiążące jagody i nasiona na drodze kontrolowanych samozapylenia i zapyleń samorzutnych).

SUMMARY

In dihaploid, triploid and tetraploid clones of *Solanum tuberosum* the embryos are anatropic and have one, or less commonly two archesporial cells. As a result of meiotic division diads are formed and subsequently linear tetrads. The embryo sac develops according to *Polygonum* type. The cells of the endothelium have one or two nuclei. The following perturbations take place in megasporogenesis: lack of proper conjugation during meiosis, uneven distribution of chromosome material during the first and second meiotic division, and even total lack of meiotic division. Degeneration takes place at various stages of the megasporogenesis therefore the number of 7-cellular embryo sacs is small. Incomplete meiotic division has also been observed ending at the first nuclear division.

In spite of numerous perturbations taking place during megasporogenesis and megagametogenesis the following clones maintain female fertility to some extent the dihaploid clone Pl. 620 (seeds during crossing with wild — type *Solanum*), the triploid clone S30-b and tetraploid clones S30-a, S30-c and S120-10 (form berries and seeds in controlled selfpollination and spontaneous pollination).

LITERATURA

- Balicka M., 1976. The triple hybrid (*Solanum tuberosum* L. $\times$ *Solanum vernei* Bitt. et Wittm.) $\times$ *Solanum bulbocastanum* Dun., Genet. Polon. 17(2): 165—169.
- Beamish K. J., 1955. Seed failure following hybridization between the hexaploid *Solanum demissum* and four diploid *Solanum* sp., Amer. Jour. Bot. 42: 297—304.
- Bhaduri P. N., 1932. The development of ovule and embryo-sac in *Solanum melongena* L., Jour. Ind. Bot. Soc. 11: 202—224.
- Bhaduri P. N. 1935. Studies on the female gametophyte in *Solanaceae*. Jour. Ind. Bot. Soc. 14: 133—149.
- Clarke A. E., 1940. Fertilization and early embryo development in the potato Amer. Potato Jour., 17; 2—25.
- Frandsen N. O., 1968. Polyembryonie bei der Kartoffel. Zeitsch. Pflanz. 59: 343—358.
- Haynes F. L., 1954. Potato embryo culture. Amer. Potato Jour. 31: 282—288.
- Lee-Cooper D. C., 1958. Seed development following hybridization between diploid *Solanum* sp. from Mexico central and south America. Amer. Jour. Bot. 45: 104—110.
- Mendiburu A. O., Peloquin S. J., Mok D. W. S., 1974. Potato breeding with haploids and $2n$ gametes. Potato breeding — Autoploids. 249—257.
- Nowak E., 1974. Proces megasporogenezy i megagametofitogenezy u triploidnego ziemniaka (*Solanum tuberosum*). Praca magisterska. Zakład Botaniki Ogólnej. UAM, Poznań.
- Rees-Leonard H., 1935. Macrosporogenesis and development of the macrogametophyte of *Solanum tuberosum* L. Bot. Gaz. 96: 734—750.
- Vishnu R., Dnyansager D., Cooper D. C., 1960. Development of the seed of *Solanum phureja*. Amer. Jour. Bot. 47: 175—186.
- Wangenheim K. H., 1957. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Krauzbarkeit bei *Solanum*. Arten Zeitschr. Indukt. Abstamm Vererb. 88: 21—37.
- Wangenheim K.H., Peloquin S. J., Hougas R. W., 1960. Embryological investigations on the formation of haploids in the potato (*Solanum tuberosum*). Z. Vererbungslehre 91: 391—399.
- Walker R. J., 1955. Cytological and embryological studies in *Solanum* section *Tuberosum*. Bull. Torrey Bot. Club. 82: 87—101.