O budowie woreczka zarodkowego *Petunia violacea* Lindl.

(Sur la structure du sac embryonnaire chez *Petunia violacea*).

Napisała

S. CUCHTMANÓWNA.

Zbadanie płodności roślin, posiadających potomstwo niejednolite, jest niezmiernie doniosłe. Zrozumienie doniosłości tego zagadnienia zawdzięczamy Rennerowi (4), który wykazał, że słynna z badań de Vries'a roślina *Oenothera Lamarckiana* posiada około 50% niezdolnych do kiełkowania nasion. Przedstawiają one typy zygot niezdolnych do życia i ulegających wyeliminowaniu.

W wymienionym powyżej przypadku zachodzi t. zw. bezpłodność zygotyczna, znane są jednak liczne przypadki degeneracji nie zygot, lecz komórek rozrodczych: mikro- i makrospor. Zjawiska takie zostały stwierdzone u licznych mieszańców, posiadających częściowo bezpłodny pyłek; rzadziej notowane były fakty degeneracji makrospor; zostały one skonstatowane przez Geertsę (2) u *Oenothera Lamarckiana*, w ostatnim zaś czasie przez Skalińską (5) u mieszańców *Aquilegia vulgaris* $\times$ *Aquilegia chrysantha*. W pracy poprzedniej (6) wykryliśmy w rozwoju mikrospor rasy wielopostaciowej *Petunia violacea* istnienie pewnych odchyleń od typowego przebiegu podziału heterotypowego (spóźnioną konjugację chromosomów, obecność chromosomów wyrzucanych poza obręb wrzeciona i t. d.). Zjawiska te, częściej spotykane w kwiatach grzbiecistych, są przyczyną powstawania pewnej ilości zdegenerowanych ziarn pyłku. W związku z tą częściową degeneracją pyłku i zmniejszoną płodnością krańca rasy o kwiatach grzbiecistych wysuwa się zagadnienie, czy nie zachodzą również zjawiska degeneracji podczas rozwoju makrospor; innemi słowy, czy we wszystkich zalążkach rozwija się normalnie woreczek zarodkowy, czy też występują w pewnej ilości zalążki bez woreczka zarodkowego, zawierające

zdegenerowaną makrospore. Aby móc odpowiedzieć na to pytanie, przestudjowałam budowę znacznej ilości zalążków rozwiniętych, gotowych do zapłodnienia, w kwiatach obu typów.

Budowa zalążka przedstawia się jak następuje: nazewnątrz posiada on gruby integument, który jak u wszystkich *Sympetalae* zrosnięty jest z dwóch integumentów, zewnętrznego i wewnętrznego: pod nim

Ryć. 41.

leży nucellus o komórkach bogatych w treść żywą, widoczny na przekrojach w postaci szerokiego wału, który otacza woreczek zarodkowy. Umieszczony w części mikropylarnej aparat jajowy składa się z komórki jajowej oraz dwóch synergid, wydłużonych i zwężonych ku dołowi (Fig. 41 s). Są one jasne, ubogie w treść żywą. W górnej ich części, nieco rozszerzonej, znajdują się niewielkie jądra. Komórka jajowa (Fig. 41 o) leżąca niżej, między synergidami jest zlekka wydłużona, duża i posiada w dolnej części duże jądro, o jąderku intensywnie barwiącym się hematoksyliną żelazistą. W tem stadium oba jądra biegunowe są już zlane w jądro wtórne, zawieszone charakterystycznie na niciach plazmatycznych w dolnej części woreczka zarodkowego.

Jak stwierdziłam, wykształcenie typowe aparatu jajowego odbywa się w ostatnich stadiach rozwoju

woreczka zarodkowego. Skonstatowałam, że jest on normalnie wykształcony w rozwiniętych woreczkach zarodkowych. Pomiędzy wyglądem woreczka zarodkowego u obu typów rasy wielopostaciowej nie znalazłam różnic. Cechą charakterystyczną dla woreczków zarodkowych obu typów jest brak w części chalazalnej antypod, które, jak stwierdziłam, u *P. violacea* wcześniej zanikają. Po ich zaniku, a nawet i wcześniej, t. j. już wówczas, gdy zaczynają degenerować, możemy odróżnić u nasady woreczka zarodkowego wydłużone jasne komórki nucellusa, ubogie w treść żywą i mające wygląd podobny

do haustorjów (Ryć. 41 i 44). Prawdopodobnie zastępują one w czynnościach antypody, których w woreczkach rozwiniętych już zazwyczaj nie znajdujemy; można je zobaczyć natomiast w stadjach nieco młodszych (Ryć. 42).

Widzimy na skrawku tu przedstawionym w części chalazalnej dwie wydłużone antypody, o dużych jądrach z bardzo intensywnie zabarwionymi jąderkami. Trzecia natomiast antypoda jest już w zaniku i tylko resztki zdegenerowanego jądra świadczą o jej istnieniu. Zasługuje na uwagę fakt, że jest to stadium, w którym aparat jajowy nie jest jeszcze rozwinięty. Widzimy mianowicie w części mikropylarnej, silnie zwężonej i wyciągniętej, dwa małe jądra stłoczone razem i zepchnięte na sam koniec woreczka zarodkowego. Zrzadka jednak znaleźć można woreczki, posiadające aparat jajowy już rozwinięty, antypody zaś jeszcze nie zdegenerowane. Wczesna degeneracja antypod daje się zaobserwować w woreczkach zarodkowych kwiatów obu typów. Niekiedy antypody znaleźć można jeszcze w młodych zalążkach umieszczonych w górnej i dolnej części zalążni, podczas gdy w starszych zalążkach w środkowej części placenty już ich niema: zalążki te rozwijają się bowiem najwcześniej.

Zjawisko degeneracji antypod u *Solanaceae* było stwierdzone w roku 1902 przez Guignard'a, (3) który w swojej pracy: „La double fécondation chez les Solanées” podał wyniki badań nad rozwojem woreczka zarodkowego u *Datura laevis* i *Nicotiana Tabacum*. Guignard stwierdził istnienie dwóch typów woreczków zarodkowych w obrębie rodziny *Solanaceae*. Mianowicie u *Datura laevis* autor zaobserwował wczesną degenerację antypod: „Les antipodes n'ont ici qu'une existence éphémère et l'on n'en trouve plus que des vestiges dans l'ovule adulte” pisze autor (str. 412); zlanie się dwóch jąder biegunowych następuje tu przed zapłodnieniem. Natomiast *Nicotiana Tabacum* przedstawia według autora typ odmienny: antypody tu są duże, silnie rozwinięte i pozostają bardzo długo nie degenerując. Jądra biegunowe nie zlewają się przed zapłodnieniem i leżą zazwyczaj jedno obok

Ryć. 42.

drugiego. *Petunia violacea* pod tym względem należy wyraźnie do pierwszej grupy, której przedstawicielem jest *Datura laevis*, gdyż posiada również wczesne degenerujące antypody, oraz jądra biegunowe, zlewające się w tak zwane jądro wtórne jeszcze przed zapłodnieniem.

Analogiczny podział na dwie grupy mamy i w innych rodzinach rzędu *Personatae*, jak wynika z pracy Balickiej-Iwanowskiej (1). Za przykład może służyć rodzina *Scrophulariaceae*. Stwierdziła tu autorka, że u *Digitalis purpurea* antypody zanikają bardzo wcześnie i że w rozwiniętych woreczkach zarodkowych znajdują się tylko ich resztki. U *Linaria cymbalaria* natomiast antypody są dobrze rozwinięte i zachowują się niezmienione bardzo długo. Za formę przejściową między temi dwoma typami uważać można *Torenia Turnieri*, u której z trzech antypod pozostaje tylko jedna. Z innych pokrewnych rodzin, należących do tegoż rzędu i wykazujących stosunki analogiczne, wymienia jeszcze autorka rodzinę *Plantaginaceae*.

Ryc. 43.

Różne gatunki rodzaju *Plantago* różnią się między sobą w wykształceniu i długości antypod. *Plantago lanceolata* mianowicie posiada duże, dobrze rozwinięte antypody, które zachowują się długo, inne gatunki natomiast posiadają antypody małe, ubogie w treść żywą i zanikające wcześnie. Godnem jest także uwagi, że we wszystkich tych rodzinach, zbliżonych do *Solanaceae*, autorka stwierdziła obecność haustorjów mikropylarnych i chalazalnych. Według autorki wykształceniu grubego integumentu to-

warzyszy obecność haustorjów; nie wytwarzają się zaś one tam, gdzie integument jest cienki.

Tak zatem najlepiej rozwinięte haustorja posiadają grupy *Rhinantae* i *Antirrhinae* w obrębie rodziny *Scrophulariaceae*, oraz rodzina *Plantaginaceae*, u których zalążki są okryte naogół grubym integumentem. Wśród *Antirrhinae* zasługuje na uwagę *Scoparia dulcis*, która ma integument cienki i haustorjów nie posiada, zgodnie z zaobserwowanym przez autorkę związkiem między grubością integumentu a obecnością lub nieobecnością haustorjów.

Petunia violacea haustorjów nie posiada, lecz jak to już było zaznaczone, dają się obserwować u nasady woreczka zarodkowego wydłużone jasne komórki nucellusa, przejmujące zapewne funkcję wczesnie zanikających antypod (Ryc. 41). Wygląd tych komórek

przypomina opisane przez Wóycickiego (8) komórki, występujące po zaniku antypod u nasady woreczka zarodkowego *Tropaeolum majus*. U rośliny tej stwierdził autor, że antypody zanikają wcześniej i tak kompletnie, że nie pozostawiają żadnych śladów w rozwiniętym woreczku zarodkowym. W związku z tem zachodzi zjawisko resorpcji części tkanki nucellusa, znajdującej się w bezpośrednim sąsiedztwie wrastającej w nucellus części chalazalnej woreczka zarodkowego. Ten proces resorpcji zachodzi podług autora pod wpływem enzymów, wydzielanych przez ten właśnie koniec chalazalny woreczka zarodkowego. Mamy tu zatem, po wczesnym zaniku antypod u nasady woreczka zarodkowego wydłużone jasne komórki, podobnie jak u *P. violacea*. Stenar (7) podaje dla rodziny *Malvaceae*, że niektóre gatunki rodzaju *Malva*, mianowicie: *Malva neglecta*, *M. parviflora*, *M. palmata*, *M. heterophylla*, posiadają antypody „die von zemlich kurzer Beständigkeit sind“. „In dem fertigen Embryosack sind nur degenerierte Reste von ihnen wahrzunehmen“ (str. 35). To samo dotyczy *Malvastrum peruvianum*, oraz rodzaju *Abelmoschus*. Dla *Lavatera thuringiaca* autorka podaje, że antypody są tu wprawdzie trwalsze i mogą pozostawać długo, lecz jądra ich w woreczkach zarodkowych rozwiniętych zaczynają już denegerować. Wśród *Tiliaceae* wcześniej degenerujące antypody posiada *Sparmannia africana*. „Von den ephemären Antipoden findet man in dem befruchtungsreifen Sack entweder gar keine Spuren, oder auch kleine degenerierte Reste im unteren Teil des Sackes“ — pisze autorka.

Z danych powyższych wynika, że wczesna degeneracja antypod jest wogóle zjawiskiem dość rozpowszechnionem i normalnem dla pewnych grup. Z moich badań nad woreczkiem zarodkowym rasy wielopostaciowej *P. violacea* możemy wnioskować, że wykształcony jest on normalnie, gdyż obserwowana degeneracja antypod jest zjawiskiem typowem dla pewnych przedstawicieli rodziny *Solanaceae*, jak również niektórych innych rodzin. Nie obserwowałam tu nigdy zjawiska niewykształcenia się woreczka zarodkowego w niektórych zalążkach, opisanego przez Geerts u *Oenothera Lamarckiana* oraz przez Skalińską u mieszańców *Aquilegia vulgaris* $\times$ *A. chrysantha*. W rasie wielopostaciowej *P. violacea* przyczyna zmniejszonej płodności

Ryc. 44.

nie ma więc swego źródła w jakichkolwiek zaburzeniach, związanych z rozwojem woreczka zarodkowego. Możemy stwierdzić, że gametofit żeński rozwinięty jest tutaj normalnie. Zmniejszona płodność krańca o kwiatach grzbiecistych tej rasy ma więc zapewne swoją przyczynę w jakiś anomaljach w dalszych stadiach rozwojowych (zapłodnienia lub rozwoju zarodka) — dalszych stadiów tych jednak nie badałam.

Praca niniejsza została wykonana w Pracowni Botanicznej Wolnej Wszechnicy Polskiej w Warszawie pod kierunkiem Prof. M. Skalińskiej, której składam serdeczne podziękowanie za cenne wskazówki.

Résumé.

L'étude de la structure du sac embryonnaire de *Petunia violacea* a été entreprise pour élucider le phénomène de la fertilité diminuée des fleurs qui représentent la forme extrême zygomorphe de la race polymorphe. Dans le travail précédent, nous avons étudié le développement du pollen, tandis que le problème du travail présent est la fertilité des ovules, c'est-à-dire l'étude des sacs embryonnaires déjà développés et prêts à être fécondés. L'ovule adulte de *P. violacea* est couvert d'un seul tégument épais, sous lequel on trouve le nucelle. J'ai constaté que le développement typique de la région micropylaire a lieu aux derniers stades de la formation du sac embryonnaire qui à l'état adulte contient la cellule-oeuf avec les deux synergides, ainsi que le noyau secondaire, formé à la suite de la copulation des deux noyaux polaires (Fig. 41). Un phénomène caractéristique est l'absence des antipodes qui se forment très tôt et subissent une dégénération très prompte bien avant la fécondation et pour la plupart même avant la formation typique de la cellule-oeuf avec les synergides. Après leur disparition et même pendant leur dégénération on peut discerner dans la région chalazale du sac embryonnaire des cellules du nucelle d'un aspect caractéristique (Fig. 44). Elles sont très allongées, claires, pauvres en substance plasmatique. Leur aspect permet de supposer qu'elles fournissent au sac embryonnaire la nourriture du tissu entourant du nucelle, en remplaçant par leurs fonctions les antipodes avortées. Cependant, parfois on peut trouver des sacs embryonnaires qui contiennent simultanément la cellule-oeuf avec les synergides et les trois antipodes en dégénération. Le fait, que l'on ne trouve encore les antipodes que dans les ovules

les plus jeunes (Fig. 42, 43, 44), prouve qu'une dégénération précoce des antipodes a lieu, comme l'ont démontré pour certaines espèces Guignard, Balicka-Iwanowska, Stenar, Wóycicki et d'autres auteurs. Dans tous les ovules étudiés des fleurs de la race polymorphe de *Petunia*, j'ai pu constater la présence d'un sac embryonnaire. Je n'ai jamais trouvé d'ovules sans sac embryonnaire, comme l'ont décrit Geerts chez *Oenothera Lamarckiana* et Skalińska chez les hybrides du genre *Aquilegia*. Donc la fertilité diminuée des fleurs zygomorphes de la race polymorphe n'est pas due à des irrégularités quelconques du développement du sac embryonnaire. C'est probablement aux stades plus avancés que l'on doit chercher les causes de la fertilité restreinte des fleurs extrêmes zygomorphes de cette race.

Laboratoire de Botanique de l'Université Libre de Pologne à Varsovie.

Literatura.

1. Balicka-Iwanowska. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains gamopétales. Flora Vol. 86. 1899.
2. Geerts. Beitr. zur Kenntniss der Zytologie u. der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil des Travaux Botan. Néerl. 1909.
3. Guignard. La double fécondation chez les Solanées. Journ. de Botanique vol. 16. 1902.
4. Renner. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abstam. Vol 18. 1917.
5. Skalińska. Etudes sur la stérilité partielle des hybrides du genre *Aquilegia*. Verh. d. V. Int. Kongr. f. Vererbungswiss. Bd. II. 1928.
6. Skalińska u. Cuchtman. Karyologische Analyse einer polymorphen Rasse von *Petunia violacea* Lindl. Bibl. Univ. Lib. Pol. fasc. 19. 1927.
7. Stenar S-son. H. Embryologische Studien. I Zur Embryologie einiger Columniferen. 1925.
8. Wóycicki. Über den Bau des Embryosackes bei *Tropaeolum maius*. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1907.

Objaśnienie rycin.

Ryc. 41. Woreczek zarodkowy z wykształconym aparatem jajowym. *O* — komórka jajowa, *S* — synergidy, *E* — jądro wtórne. Antypod brak.

Ryc. 42. Młody woreczek zarodkowy z nierozwiniętym jeszcze aparatem jajowym. W części chalazalnej dwie antypody oraz szczątki trzeciej zdegenerowanej.

Ryc. 43. Koniec chalazalny z degenerującą antypodą, której plazma ulega zwakułizowaniu.

Ryc. 44. Koniec chalazalny z dwiema antypodami; pod nimi widoczne wydłużone komórki nucellusa.

Powiększenie 1200.

Explication des figures.

Fig. 41. Sac embryonnaire adulte. *O* — cellule-oeuf, *S* — synergides, *E* — noyau secondaire. Les antipodes manquent.

Fig. 42. Jeune sac embryonnaire, dont l'appareil ovaire n'est pas encore développé. Dans la région chalazale deux antipodes et les vestiges de la troisième avortée.

Fig. 43. Région chalazale avec une antipode en dégénération.

Fig. 44. Région chalazale avec deux antipodes, sous lesquelles on aperçoit des cellules allongées du nucelle d'un aspect caractéristique.

Grossissement 1200.