

HELD ALICJA i MAJORKIEWICZ MARJA

Zakł. Botaniki Og. Uniw. Warsz.

ROZWÓJ I ZWYRODNIE NIE APARATU ANTYPODO- WEGO U *TRITICUM* DURUM DESF. I *TRITICUM* VUL- GARE VILL.

(Die Entwicklung und Degeneration des Antipodenappa-
rates bei *Triticum durum* Desf. und *T. vulgare* Vill.)

W s t ę p.

Z prac nad rozwojem woreczka zalążkowego i nad cha-
rakterem antypod wiemy, że u wielu gatunków roślin wystę-
pują one w liczbie większej, niż trzy, którą to liczbę Stras-
burger uważał za normalną.

Takiem pomnożeniem antypod charakteryzuje się prze-
dewszyszk iem wiele gatunków roślin z pośród rodziny *Gra-
mineae*. Zwróciło to na siebie baczną uwagę badaczy, dzięki
czemu zaczęto się zastanawiać nietylko nad ich charakterem
morfologicznym, ale i czynnością fizjologiczną, jaką antypody
mają do spełnienia w życiu woreczka zalążkowego i zarodka.
Rozwojowi wszakże i procesom degeneracji aparatu rzeczo-
nego poświęcano mniej uwagi. Liczne dane dotyczące anty-
pod zawdzięczamy pracom Hofmeister'a (1858 i 1861),
Fischer'a (1880), Westermaier'a (1892), Golińskiego
(1893), Koernicke'go (1896), Lötscher'a (1905), Weat-
herwax'a (1919 i 1926), Shadowsky'ego (1926) i innych.

Shadowsky w swej pracy z 1926 r. podaje na str. 354 tabelę, w której zestawił wyniki badań swoich i innych autorów, dotyczących morfologii antypod. Z tabeli tej wynika: 1) że z pośród 45 zbadanych gatunków traw 36 miały liczbę antypod większą niż 3 i 2) że u większości zbadanych traw położenie antypod w woreczku zalążkowym było boczne.

Co do sposobu rozmnażania się antypod zdania są podzielone. A więc Koernicke (1896) przypuszcza, że u *Triticum compactum* antypody dzielą się wyłącznie amitotycznie. Weatherwax (1926) podaje dla *Zea Mays* mitozę w młodszych i amitozę w starszych antypodach. Shadowsky (1926) obserwował w nich również mitozę i amitozę.

Prac, poruszających sprawę aparatu antypodowego specjalnie u rodzaju *Triticum*, jest niewiele. Pierwsze dane znajdujemy u Hofmeister'a (1861), który znalazł u różnych gatunków rodzaju *Triticum* większą liczbę antypod (6 — 12). Goliński (1893) podaje rozwój i degenerację aparatu antypodowego u *Triticum vulgare*, Koernicke (1896) zaś u *Triticum compactum*. Znacznie pobieżniejsze wzmianki o antypodach znajdujemy u Lötscher'a (1905) (*Triticum repens* i *Triticum vulgare*).

Pewne dane o antypodach można znaleźć również w całym szeregu badań genetycznych lub dotyczących rozwoju bielma. Jednak autorzy ich wspominają o tych elementach tylko mimochodem.

Celem pracy niniejszej było: 1) zbadanie rozwoju aparatu antypodowego i jego degeneracji ze szczególnem uwzględnieniem charakteru podziałów jąder komórek antypodowych i zachowania się tkanki ośrodka podczas rozwoju woreczka zalążkowego, 2) stwierdzenie, czy istnieją różnice w budowie aparatu antypodowego u *Triticum durum* i *Triticum vulgare*.

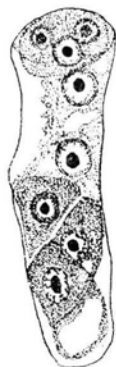
Materiał i metoda.

Materiał został zebrany w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Warszawskiego. Słupki oczyszczone z plew i plewek utrwalono w płynie Nawaschina. Drobniejszy materiał przed zatapianiem w parafinie zabarwialiśmy eozyną dla uwidocznienia go na skrawkach i ułatwienia sobie w ten sposób zachowania kolejności skrawków. Skrawki barwione były

hematoksylina Heidenhaina, a błony podbarwiane zielenią jasną. Grubość skrawków wynosiła od 7 — 10 μ . Rysunki wykonałyśmy przy zastosowaniu aparatu rysunkowego Abbého, homog. imm. $\frac{1}{12}$ Reicherta, obj. 3 Reicherta i okularów 5 x, 7 x, 10 x i 15 x Zeissa.

Rozwój aparatu antypodowego.

Triticum durum Desf. jak i *Triticum vulgare* Vill. posiadają taką samą budowę zalążka, jaką podał Goliński (1893) dla *Triticum vulgare*. Po trzecim przeto podziale dojrzewania, z ośmiu jąder woreczka cztery górne, leżące w końcu mikropylarnym, tworzą synergidy, komórkę jajową i górne jądro biegunowe, cztery dolne zaś jądro biegunowe dolne i trzy antypody. U *Triticum durum* jądra tworzące antypody zaraz po swej rekonstrukcji otaczają się plazmą na której powierzchni wytwarza się cienka oponka plazmatyczna, tak że trzy antypody od samego początku istnienia są wyraźnie od siebie odgraniczone (ryc. 101). Natomiast u *Triticum vulgare* odgraniczenie między antypodami początkowo jest niewidoczne i dopiero w późniejszych stadiach, gdy antypod jest już więcej niż trzy, około każdego jądra odgranicza się w łuku część plazmy, naokoło której wytwarza się cienka oponka plazmatyczna (ryc. 102).



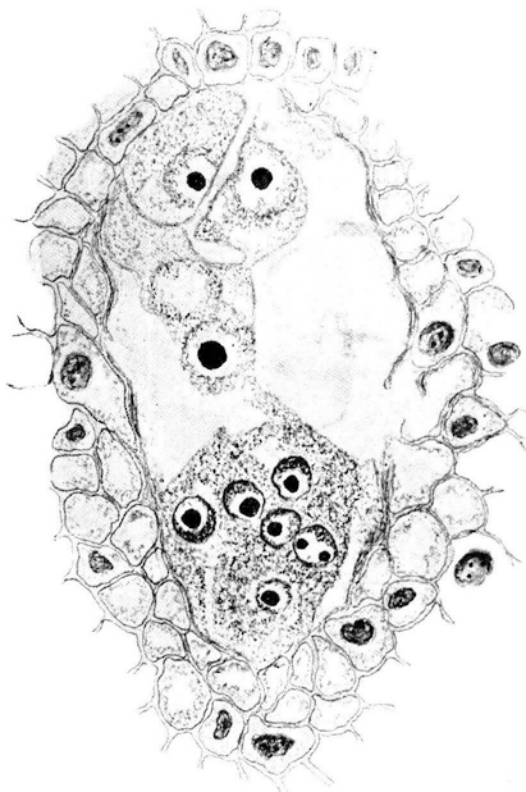
Ryc. 101

Plazma komórek antypodowych jest gęsta, ziarnista i zabarwia się ciemniej od plazmy komórki centralnej. Jądra antypodowe od samego początku różnią się tem, że są mniejsze od jądra komórki jajowej oraz jąder biegunowych i silniej wybarwiają się hematoksylina. Substancja chromatynowa w postaci ziarenek skupia się przeważnie na powierzchni jąder. W następnych okresach rozwojowych znaleziono u *Triticum durum* woreczki zalążkowe o 6, 13, 27 i 36 antypodach, u *Triticum vulgare* takie o 12, 16, 22, 24 i 36 antypodach.

Zmiany, jakie zachodzą w aparacie antypodowym w związku z rozrastaniem się woreczka zalążkowego zostały dokładniej zbadane u *Triticum durum*.

Triticum durum Desf. Przekrój podłużny przez 8-jądrowy woreczek zalążkowy. $\times \pm 500$.

Począwszy mniej więcej od tego stadjum, gdy aparat antypodowy składa się z dwudziestu kilku antypod, woreczek



Ryc. 102

Triticum vulgare Vill. Przekrój podłużny przez woreczek zalążkowy. W dolnej części woreczka nierozczłonkowana ziarnista plazma, zawierająca liczne jądra. $\times \pm 600$.

zalążkowy, który dotychczas tylko nieznacznie się powiększał, teraz zaczyna się gwałtownie rozrastać w kierunku poprzecznym. Rozrastanie to zaczyna się zawsze w określonym miejscu i zależy od charakteru komórek ośrodka. Ryc. 103 przedstawia podłużny przekrój całego zalążka. Na wysokości jąder bielmowych (w pobliżu epidermy) znajdują się w środku komórki mniejsze, a częste podziały wskazują na to, że w tym miejscu znajduje się teren wzmożonego rozrostu tej części zalążka. Nieco niżej, (na rysunku z lewej strony woreczka)

komórki są większe. Tutaj stopniowo odbywa się ich rezorbcja. Na rysunku z prawej strony, na wysokości antypod,



Ryc. 103

Triticum durum Desf. Podłużny przekrój zalążka i woreczka zalążkowego.
 $\times \pm 330$. W reprodukcji zmniejszony do $\frac{1}{2}$.

komórki ośrodka są wielkie i już się nie dzielą. Komórki te są przeznaczone do szybkiego zaniku i w ich właśnie kierunku odbywa się dalszy rozrost woreczka zalążkowego.

Inaczej zachowują się komórki w części chalazalnej pod antypodami. Tutaj zaczyna się tworzyć postament. Błony komórkowe silnie łamiące światło są zdrewniałe i opierają się rezorbcji, która tutaj jest minimalna i odbywa się tylko w najbliższym sąsiedztwie antypod. W warstwach natomiast głębiej leżących komórki stale się dzielą, przyczem powstaje więcej nowych komórek, niż zostaje zniszczonych przez rezorbcję. Odstęp pomiędzy antypodami a nasadą zalążka się nie zmniejsza, lecz przeciwnie, zwiększa się i w ten sposób tworzy się postament, na którym w późniejszych stadiach mieszczą się antypody.

Skutkiem opisanych warunków wzrostu dotychczasowa oś woreczka zalążkowego zostaje przesunięta w bok i antypody, pozostając na miejscu w części chalazalnej, przyjmują w woreczku zalążkowym położenie boczne. Pozorne to przesunięcie ilustruje ryc. 104 i 105.



Ryc. 104.

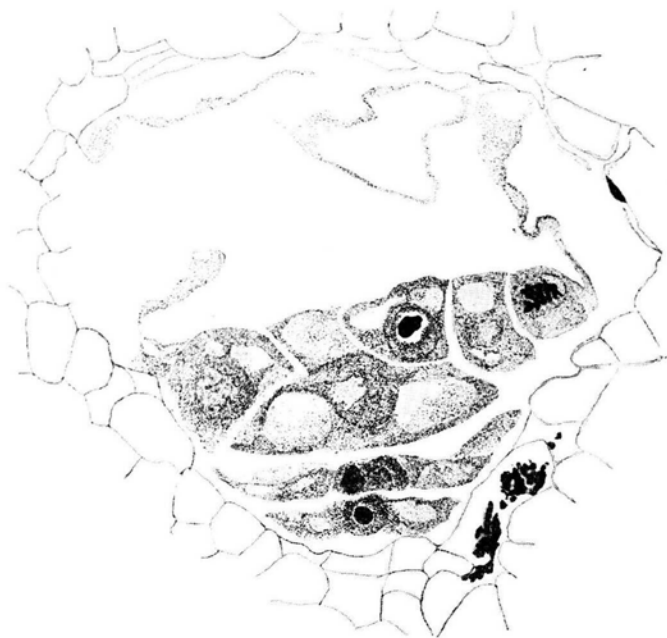
Ryc. 105.

Triticum durum Desf. Podłużny przekrój zalążka i woreczka zalążkowego. Ryc. 104 woreczek zalążkowy ośmionukowy, ryc. 105 woreczek zalążkowy podczas zapłodnienia.

Równocześnie z zaczynającym się tworzyć bocznym wypukleniem woreczka w rozwoju aparatu antypodowego zaczynają zachodzić zasadnicze zmiany. Dolne antypody, zwrócone ku części chalazalnej, przestają się teraz dzielić. Dzielą się już tylko górne. Z obserwacji szczegółowych wynika, że w dalszym ciągu dzielą się komórki pochodzące z tej komórki antypodowej, której jądro jest jądrem siostrzanem dolnego jądra biegunowego. Komórki antypodowe po ostatnim w nich podziale szybko rosną. Jednocześnie rosną ich jądra i jąderka. W plazmie występują wakuole. Dominuje jedna, później niekiedy dwie duże wakuole, obok których pojawia się cały szereg mniejszych (ryc. 106, 107 i 109). Zachodzi to jeszcze przed ostatnimi podziałami w aparacie antypodowym.

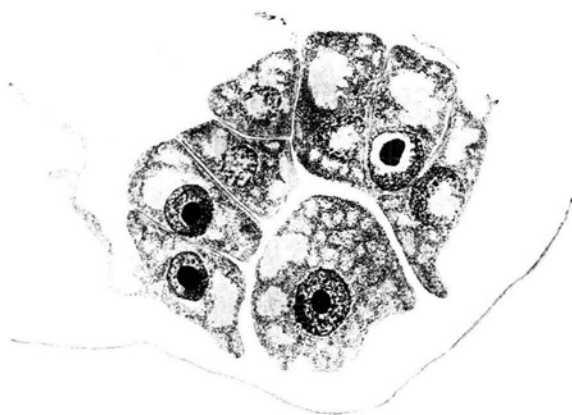
Ryc. 106 przedstawia jedną z komórek w stadium metafazy. Rozwój aparatu antypodowego jest skończony równocześnie z dojrzałością do zapłodnienia komórki jajowej.

Zmiany kształtu całego aparatu antypodowego, spowodowane



Ryc. 106.

Triticum durum Desf. Podłużny przekrój przez aparat antypodowy. $\times \pm 900$.
W reprodukcji zmniejszony o $\frac{1}{3}$.



Ryc. 107.

Triticum vulgare Vill. Podłużny przekrój przez aparat antypodowy. $\times \pm 900$.
W reprodukcji zmniejszony o $\frac{1}{3}$.

wane przez uwypuklenie boczne woreczka zalążkowego, stają się jeszcze wyraźniejsze po zapłodnieniu. Wtedy mianowicie, równocześnie z rozrastającym się woreczkiem zalążkowym, cały aparat antypodowy wydłuża się w kierunku nowej osi woreczka zalążkowego i mieści się na postamencie ciągnącym się wzdłuż brzozy tworzącego się nasienia. Jednocześnie wydłużają się poszczególne komórki antypodowe.

Podczas zapłodnienia dają się w antypodach zaobserwować po raz pierwszy grubsze błony. Reakcja z chlorocynk-jodem wykazała ich charakter celulozowy. Wytworzenie błon celulozowych u antypod podczas, albo dopiero po zapłodnieniu, wykazał już w swoim czasie Huss (1906) dla różnych gatunków rodzin *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* i *Papaveraceae*. Błony celulozowe znalazłyśmy również dopiero w późniejszych okresach rozwojowych u antypod *Triticum vulgare* Vill.

Budowa aparatu antypodowego w dojrzałym woreczku *Triticum vulgare* różni się cokolwiek od aparatu u *Triticum durum*. U *Triticum durum* mianowicie antypody leżą jedno nad drugim w kilku warstwach (ryc. 106), u *Triticum vulgare* natomiast cały szereg komórek otacza kopulasto jedną lub kilka komórek podstawowych (ryc. 107).

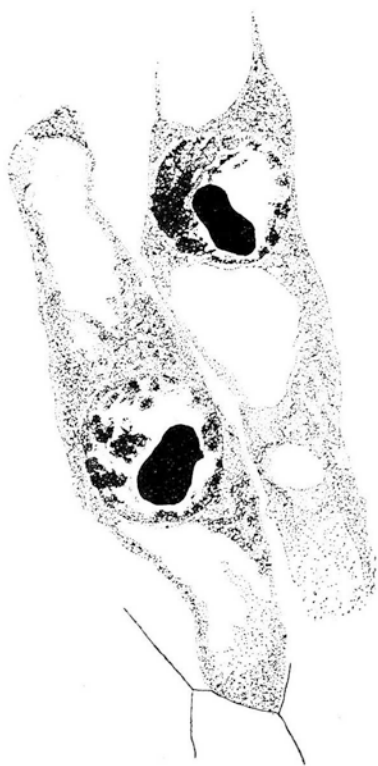
Degeneracja antypod.

Trudno powiedzieć, kiedy się rozpoczyna degeneracja antypod. Wakuolizacja następuje, jak wspomniano już wyżej, jeszcze przed zapłodnieniem, wtedy, gdy górne antypody nadal się dzielą. Do czasu zapłodnienia wakuolizacja ta postępuje coraz bardziej naprzód, tak, że już w czasie zapłodnienia plazma niektórych komórek antypodowych ma strukturę gąbczastą. Zachodzi przeto tutaj „vakuolige Degeneration des Plasmas” (K ü s t e r, 1929). Dolne antypody, nie dochodząc do znacznych rozmiarów degenerują stosunkowo wcześniej po zapłodnieniu, górne zaś dochodzą do olbrzymich wprost rozmiarów—o czym pojęcie dają ryc. 101 i 108, zrobione przy tem samem powiększeniu. Degenerują one dopiero wtedy, gdy w bielnie wytworzyły się błony komórkowe.

Początek degeneracji jądra zaznacza się tem, że substancja chromatynowa gromadzi się w mniejszych lub więk-

szych kłaczkach pod błoną jądrową. Takiego rozpadania w „der Kernfaden... in Stücke...” o jakim mówi Koernicke¹⁾, lub na regularne dzielące się ziarna chromatynowe, jak opisuje Goliński²⁾, nie zaobserwowaliśmy. Jednocześnie jąderko traci swój kształt kulisty i wydłuża się (ryc. 108). Występują w nim wakuole, które uwydatnia safranina, lecz które maskuje barwienie hematoksyliną. Wspominają o tych wakuolach również Koernicke (1896) i Goliński (1893, „Endonucleolen”). Z dalszego zachowania się jąder wynika, że degeneracja ich odbywa się drogą karjochalazy (Tischler, 1934). Substancja chromatynowa stopniowo zanika, jąderko coraz bardziej zwiększa swoją objętość i przyjmuje coraz bardziej nieregularne kształty, a wkońcu rozpada się na części. Błona jądrowa zanika, resztki antypod ulegają zgnieceniu i w rezultacie tylko ciemne pręgi między komórkami bielma i komórkami ośrodka wskazują na to, że tu kiedyś istniały antypody (ryc. 109).

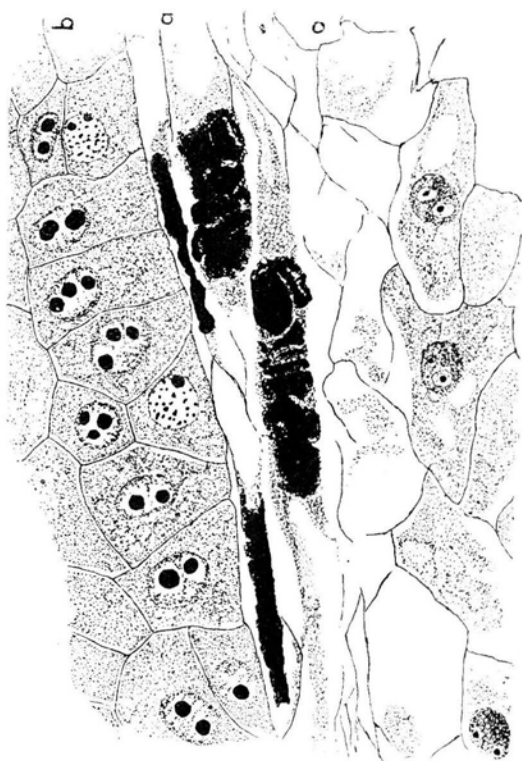
Ostatnie resztki antypod można jeszcze zaobserwować w ziarnach, których wielkość wynosi $\frac{2}{3}$ dojrzałych nasion. Badania nad degeneracją antypod u *Triticum vulgare* wykazały, że odbywa się ona w ten sam sposób co u *Triticum durum*.



Ryc. 108.
Triticum durum. Degenerujące antypody. $\times \pm 500$.

¹⁾ Str. 179, fig. 12 i 13.

²⁾ Str. 69, fig. 23, 24, 25, 26 i 27.



Ryc. 109.

Triticum durum Desf. Końcowe stadium degeneracji antypod.
a — antypody, b — bielmo, o — komórki ośrodkowe. $\times \pm 500$.

Zestawienie wyników.

1. Zwiększenie liczby antypod zaczyna się u *Triticum durum* i *Triticum vulgare* bezpośrednio po wytworzeniu ośmiojądrowego woreczka zalążkowego i kończy się przed zapłodnieniem. Liczba komórek antypodowych dochodzi u obydwu gatunków do 36.

2. Komórki antypodowe u *Triticum durum*, od samego początku, są zawsze wyraźnie od siebie oddzielone. U *Triticum vulgare* natomiast granice między poszczególnymi protoplastami w młodszych okresach rozwojowych są niewidoczne

i dopiero później wytwarzają się wyraźne oponki plazmatyczne.

3. Antypody przed zapłodnieniem posiadają tylko oponki plazmatyczne, w czasie zapłodnienia wytwarzają się błony celulozowe.

4. Antypody u *Triticum vulgare* jak i u *Triticum durum* dzielą się zarówno we wcześniejszych jak i późniejszych stadiach wyłącznie mitotycznie.

5. Początkowo antypody leżą w dolnej części podłużnej osi woreczka zalążkowego, później, na skutek jednostronnego wzrostu woreczka zalążkowego, otrzymują położenie boczne pozostając jednakże nadal w końcu chalazalnym.

6. Kształt aparatu antypodowego i jego poszczególnych komórek jest zmienny i zależy od stadium rozwoju woreczka zalążkowego. Budowa aparatu antypodowego u *Triticum durum* i u *Triticum vulgare* różni się ułożeniem komórek antypodowych względem siebie.

7. Antypody są jednojądrowe.

8. Degeneracja antypod zaczyna się mniej więcej w czasie zapłodnienia. Dolne antypody degenerują wcześniej, górne dochodzą do olbrzymich rozmiarów i degenerują później.

9. Resztki antypod znajdują się jeszcze w ziarnach, które mają już $\frac{2}{3}$ wielkości dojrzałych nasion.

Literatura.

1. Brenchley W. E. 1909. On the strenght and development of the grain of wheat (*Triticum vulgare*). Annals of Botany. Vol. XXIII.
2. Fischer A. 1880. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Nat. Bd. 14.
3. Goliński St. J. 1893. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Bot. Zentralbl. Bd. LV.
4. Hofmeister W. 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrbücher für wiss. Bot. Herausgeg. von Dr. N. Pringsheim. Bd. 1.
5. Hofmeister W. 1861. Neue Beiträge zur Erkenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abh. d. K. S. Gesellschaft der Wiss. Bd. VII.
6. Huss H. A. 1906. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beihefte zum Bot. Zentralblatt. Bd. XX. Abt. 1.

7. Koernicke Max 1896. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verhandlungen des Naturhist. Ver. der preuss. Rheinlande. 53 Jahrg. II-te Hälfte.
8. Küster E. 1929. Pathologie der Protoplasmas. I Teil.
9. Lötscher K. 1905. Ueber den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora. Bd. XCIV.
10. Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen.
11. — 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen.
12. Shadowsky A. E. 1926. Der Antipodiale Aparat bei Gramineen. Flora. Neue Folge. Bd. 20.
13. Strasburger E. 1879. Die Angiospermen und die Gymnospermen.
14. Tischler G. 1934. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handbuch der Pflanzenanatomie.
15. Weatherwax Paul. 1919. Gametogenesis and fecundation in *Zea Mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm. Bulletin of the Torrey Bot. Club. Vol. 46, Nr. 3.
16. Weatherwax Paul. 1926. Persistence of the antipodal tissue in the development of the seed of maize. Bull. of the Torrey Bot. Club. Vol. 53, Nr. 6.
17. Westermaier M. 1892. Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Germanicae Nat. Curiosorum. Bd. 57.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Vermehrung der Antipoden beginnt bei *Triticum durum* und *Triticum vulgare* unmittelbar nach Ausbildung des achtkernigen Embryosackes und endigt vor der Befruchtung. Die Zahl der Antipoden steigt bis zu 36 an.

2. Bei *T. durum* sind die Antipodenzellen immer von Anbeginn deutlich voneinander abgegrenzt. Dagegen sind bei *T. vulgare* diese Abgrenzungen in jüngeren Stadien nicht sichtbar und treten erst später deutlich hervor.

3. Die Antipoden sind vor der Befruchtung mit einer Hautschicht umgeben; erst zur Zeit der Befruchtung bilden sich Zellulosemembranen.

4. Die Antipoden teilen sich sowohl in früheren als auch in späteren Stadien ausschliesslich mitotisch.

5. Die Antipoden sind einkernig.

6. In jüngeren Stadien liegen die Antipoden am unteren, der Mikropyle gegenüberliegendem Ende der Längsachse des Embryosackes, in späteren Stadien dagegen erlangen sie, infolge des einseitigen Wachstums des Embryosackes,

eine seitliche Lagerung, wobei sie jedoch am chalazalen Teile verbleiben.

7. Die Form der Antipodengruppe passt sich der jeweiligen Gestalt der Embryosackbasis in den verschiedenen Entwicklungsstadien an. Dementsprechend ändert sich auch die Form der einzelnen Antipodenzellen. Die Form der Antipodengruppe bei *T. durum* unterscheidet sich von derjenigen bei *T. vulgare* durch die gegeneinander verschiedene Lagerung der einzelnen Zellen.

8. Die Antipoden beginnen ungefähr zur Zeit der Befruchtung zu degenerieren. Die unteren degenerieren früher, die oberen dagegen werden riesig gross und degenerieren erst später.

9. Antipodenreste findet man noch in Körnern, die bereits $\frac{2}{3}$ der Grösse reifer Samenkörner erreicht haben.

Institut f. allg. Bot. d. Univ. Warschau.
