T. GORCZYŃSKI.

(Z Zakładu Botanicznego S. G. G. W.).

**BADANIA NAD KLEISTOGAMJĄ. IV. ROZWÓJ TKANEK
ARCHESPORJALNYCH I PRZEBIEG PROCESÓW ZA-
PŁODNIENIA U *CARDAMINE CHENOPODIIFOLIA*
PERS.**

**(Untersuchungen über Kleistogamie. IV. Entwicklung der
Archesporgewebe und der Befruchtungsvorgang bei *Car-
damine chenopodiifolia* Pers.**

(Wpłynęło 7. IX. 1935).

Nawiązując do pracy mojej nad *Cardamine chenopodiifolia* Pers, ogłoszonej w roku 1930, a omawiającej przedewszystkiem morfologiczny charakter kwiatów kleistogamicznych u tej rośliny, pragnę w niniejszym artykule przedstawić stosunki rozwojowe w tkankach archesporjalnych. Pierwsze bowiem pobieżne zbadanie ich zdawało się wskazywać, że można tu będzie obserwować zjawiska, związane ze szczególnymi warunkami biologicznymi kwiatów kleistogamicznych u *Cardamine chenopodiifolia* Pers.

Do badań użyłem materiału zebranego w latach 1930—1932. (Rośliny wyhodowałem z nasion podziemnych i nadziemnych. To dopiero umożliwiło mi ostateczne wyjaśnienie niektórych stadiów oraz skompletowanie materiału porównawczego w dostatecznej ilości). Drobne kwiaty, pęczki i młode zawiązki owoców utrzymywałem we „Flemmingu mocnym” z dodatkiem mocznika. Z materiału zatopionego w parafinie krajałem na mikrotomie skrawki grubości 7—10 mikr. Jako barwników używałem safraniny, hematoxyliny Heidenhain’a oraz do podbarwiania — zieleni jasnej.

Sprawami rozwoju pyłku u *Cruciferae* zajmowano się już od dość dawna. Wymienić tu należy takich autorów jak Guignard L. 1902, Schwarzenbach F. 1922, a przedewszystkiem Jaretsky R. 1928, który szczegółowo opracował stosun-

ki karyologiczne dla całej, wspomnianej grupy (rodziny) krzyżowych. Dostępna mi literatura wykazuje zbadanie niektórych gatunków rodzaju *Cardamine* — jednak o *C. chenopodiifolia* Pers. żadnych wzmianek (co do badań cytologicznych) nie znalazłem. I dlatego też, mimo, iż *Cruciferae* stanowią dość jednolitą grupę pod względem rozwojowym, postanowiłem ogłosić moje obserwacje, gdzie szereg ciekawych szczegółów jest dla *C. chenopodiifolia* wielce charakterystycznych.

A. ROZWÓJ ARCHESPORU MĘSKIEGO.

a) Stadja najmłodsze.

Rozpatrując skrawki w okresach wylaniania się i wyróżnicowywania poszczególnych pokładów pylnikowych, obserwujemy u *C. chenopodiifolia* tak u kwiatów nad- jak i podziemnych typową regularność. Różnice są tylko natury ilościowej. W pylnikach kw. nadziemnych spotykamy kilka lub kilkanaście, szeregowo ułożonych, kom. protoarchesporjalnych — w odróżnieniu od pylników kw. podziemnych, gdzie prawie zawsze znajduje się w komorze pojedyncza kom. protoarchesporjalna pyłku. Komórki te wyróżniają się od innych sąsiednich swem wielkiem stosunkowo jądrem, bogatym w chromatynę oraz w większe od normalnych jąderko. Cytoplazma komórki protoarchesporjalnej jest gęstsza od innych i nie zawiera wakuol. Komórki wegetatywne są naogół spłaszczone, podczas gdy pramacierzyste posiadają raczej kształt izodiametralny. W tem stadjum w kw. nadziemnych już można wyróżnić cztery zasadnicze warstwy ścian pylnikowych — choć wszystkie komórki mają jeszcze charakter kom. embrjonalnych i dzielą się w dalszym ciągu.

Opisywane stadja są w kw. podziemnych dość rzadko spotykane, przyczyną tego jest trudność w doborze materiału. Już jednak stadja późniejsze, trwające nieco dłużej, są dosyć częste. Przejście jednak musi znów odbywać się b. szybko, przyczem następuje silny rozrost gniazd archesporjalnych. Komórki powiększają swoją objętość i przekształcają się w kom. mac. pyłku. W kw. nadziemnych znajdujemy w pylnikach kom. mac. pyłku ułożone dwiema (najczęściej) warstwami, w kw. podziemnych spotyka się zaledwie parę kom. mac. p. najczęściej szeregiem ułożonych. W rzadszych wypadkach mamy tu zaledwie po dwie lub

trzy kom. w komorze pylników. Zresztą zjawisko małej ilości kom. archesporjalnych u *Cruciferae* notują i inni (J a r e t z k y 1928), nie jest to więc zjawisko odosobnione.

b) Podziały redukcyjne, liczba i kształt chromozomów.

Obserwowane przezemnie obrazy różnych stadiów podziału heterotypowego upoważniają mnie do twierdzenia, że mamy tu do czynienia z procesami normalnymi. W stadium leptotenu nici chromozomalne są silnie wydłużone i poplątane, tak, że trudno zidentyfikować poszczególne odcinki. Skurecz synizezyjny występuje z reguły — jednakże chromatyna nie zbija się w indeferentną masę, jak to się nieraz obserwuje, ale luźno splecione nici tworzą kłębek jednostronny w jądrze, które w tem stadium posiada wyraźne dwa jąderka, jedno większe, drugie (prawie dwukrotnie) mniejsze. Cytoplazma wykazuje jednolitą drobnoziarnistą strukturę. W tym czasie ściany komór pylnikowych są jeszcze słabo zróżnicowane. Dobrze wykształconą jest natomiast warstwa tapetowa. Komórki jej są nieco spłaszczone i zawierają duże, silnie barwiące się jądra. W cytoplazmie stale obserwuje się dwie wakuole, rozmieszczone symetrycznie po obu stronach jądra. Prawie wszystkie komórki wyglądają jeszcze normalnie, są jednojądrowe. Jądra te zawierają po kilka różnej wielkości jąderek (3 jąderka większe i około 5 drobnych okrągłych ziarnistości).

Omijając stadia przejściowe zwrócimy jednak uwagę na diakinezę. Dobre bowiem rozpatrzenie jądra w tem okresie profazy heterotypowej pozwala zwykle na ustalenie układu, kształtów i liczby biwalentów. Z wymienionych tylko dwie pierwsze cechy udało mi się bezpornie przez obserwację stwierdzić. Liczbę „biwalentów” i ich ewentualną wartościowość (a co zatem idzie i liczbę chromozomów) nie da się zapewne łatwo ustalić ze względu na ich stosunkowo drobne wymiary i wielką łatwość sklejania się w większe grupy. Pierwsze momenty stadiów diakinetycznych charakteryzują się dużym skureczem chromozomów. Podczas wyodrębniania się na terenie jądra zupełnie krótkich terytoriów chromozomalnych, widać jeszcze zupełnie dobrze poskładane i pozawijane nici — jakgdyby w jakiejś barwiącej się otoczce. Utwory te łączą się jeszcze ze sobą cieniutkami, barwiącemi się anastomozami. Plazma, otaczająca jądro, nie wiele się zmienia, ulega jednak jakgdyby lekkiemu skureczeniu w utrwalaczach, co by

świadczyło o większej wrażliwości plazmy w tych stadiach rozwojowych. Błony komórkowe są naogół cienkie i nie wytwarzają jeszcze oponki kallozowej.

W opisywanym wypadku chromozomy są w trakcie szybkiego przeobrażania — istnieje więc dużo pod względem kształtu form nieskrystalizowanych. W okresie właściwej diakinezy (ryc. 52) chromozomy mają kształt pałeczkowaty, nieregularny

Ryc. 52.

Diakineza w *K. M. P. Pow.* ca. 2400.

lub kuleczkowaty i układają się zwykle bardzo ściśle parami tak, że niekiedy nie można odróżnić, czy mamy do czynienia z jednym, czy z dwoma chromozomami. Mimo, iż większość chromozomów ma charakter ziarnisty, to jednak trafiające się tu i owdzie pałeczki proste lub zgięte w połączeniach biwalentnych dają charakterystyczne obrazy. Ogólnie biorąc liczba biwalentów nie przekracza 30, a najczęściej powtarzające się wyniki liczenia par w różnych jądrach, to liczby od 25—27. Z tej — zawsze większa część należy do typu chromozomów ziarnisto-kuleczkowatych (około 15 par). Pozostałe mają kształt grubych, krótkich pałeczek o stosunku grubości do długości jak 1 : 2. Często chromozomy tego typu układają się parami równolegle obok siebie, częściej jednak następuje lekkie zaplatanie. Inne figury par diakinetycznych też właściwie powstają w tym typie chromozomów. Rzadsze są jednak figury takie jak pierścienie, w kształcie liter U, Y i T. Oprócz takich układów, dotyczących poszczególnych chromozomów lub par chromosomalnych, trzeba przytoczyć szereg fak-

tów układów grupowych. W tych wypadkach jednak zwarecie jest tak silne, że nie można zaobserwować, czy i jakie chromozomy wykazują tendencję łączenia się w grupy. Przypuszczać jednak należy, że zjawisko to ma charakter ściśle przypadkowy — a działanie aparatu chromosomalnego jest takie same jak przy układach normalnie biwalentnych. Przy korzystnych układach biwalentów można niekiedy w jądrach diakinetycznych u *Cardamine chenopodifolia* spotkać jedną parę specjalnie silnie wydłużonych chromozomów (czasem w układzie X, czasem zaś w równoległym), które wybitnie różnią się od innych (ryc. 52).

Stadium prometafazy charakteryzuje się silnym skurczem plazmy komórkowej, co znajduje swój wyraz nie tylko w zaokrągleniu kształtów komórki, ale i przede wszystkim w wytworzeniu grubej oponki kallozowej. W tym okresie ulegają rozpuszczeniu jąderka i błona jądrowa. Chromozomy układają się w płytę metafazalną. Proces ten jednak nie przebiega zupełnie prawidłowo, bo niektóre chromozomy bardzo wcześnie rozpoczynają wędrówkę ku biegunom. Szczególniej jedna para chromozomów pałeczkowatych wydłużonych i jedna kuleczkowatych odbiega silnie od typu normalnego podziału, rozpoczynając wcześniejsze rozchodzenie się anafazalne. Płyta metafazalna jest zbita i zajmuje dokładnie środkową część jasnej przestrzeni, w której wyraźnie rysują się wąskie wiązki włókien wrzeciona achromatynowego. Cała figura podziałowa jest otoczona grubą warstwą ciemno barwiącej się, ziarnistej plazmy. Byłby to więc opisywany płaszcz chondriomalny. Nie są to jednak kwasem osmowym wyczerniane kuleczki, ale raczej jaśniejsze ziarnistości są gęsto rozmieszczone w homogennej ciemniejszej masie plazmatycznej. Poza ciemnym płaszczem, otaczającym wrzeciono podziałowe, widzimy plazmę jaśniejszą z nieco ciemniejszymi, w siateczkę ułożonemi, ziarnistościami. Mimo, iż takie obrazy należą bezwątpienia do typu artefaktów, to jednak świadczą one o zróżnicowanym charakterze plazmy w K. M. P.

Płyty metafazalne podobnie, jak diakineza nie pozwalają na całkowicie pewne ustalenie liczby chromozomów, opierając się jednak na większej ilości obrazów, można sądzić, że jądro haploidalne zawiera około trzydziestu uniwalentów. Anafaza — choć nie możemy dokładnie zaobserwować jej początku, gdyż nie wszystkie chromozomy rozchodzą się jednocześnie, w późniejszych swych fazach przebiega normalnie. Następuje bowiem wy-

równanie i wczesna telofaza przedstawia się zupełnie normalnie. Do tego opisu podziału heterotypowego należy jeszcze dodać opis wyglądu wrzeciona, które tworzy figurę bez stożkowatych biegunów, — widoczne „nici” wrzeciona wybiegają prawie prostopadle do płaszczyzny płyty podziałowej (ryc. 53). To samo można powiedzieć i o fragmopłacie z okresu telofazalnego (ryc. 54).

Ryc. 53.

Metafaza w K. M. P. Pow. 2400.

Z chwilą, kiedy jądra pochodne — dyadowe, posiadają typową formę jąder interkinetycznych, widać najwyraźniej w płaszczyźnie środkowej fragmoplastu gromadzenie się substancji ciemniejszej o ziarnistej budowie. To pasmo przez pewien czas rozgranicza dwa dyadowe terytoria w przestrzeni międzyjądrowej. Strefa przyściennej plazmy nie posiada tej przejściowej błonki granicznej. Po rozpuszczeniu się błon jądrowych i przejściu ich do stadium podziału homotypowego — zanika fragmoplast i utwory z nim związane.

Występuje natemiasz zwartym pierścieniem homogenna nieprzezroczysta, szara substancja, która tylko w strefie przyjądrowej ulega przejaśnieniu. Pozostała część cytoplazmy ma strukturę ziarnistą, przyczem niektóre z tych ziarnistości barwią się safraniną, inne zaś kwasem osmowym. W międzyczasie następują dość wyraźne zmiany w tkance wyściełającej. Komórki tapetowe stają się wielojądrowymi, przyczem wakuole powiększają silnie swoją objętość. Po krótkotrwałym stadium interkinezy przebiega normalny podział homotypowy. Powstawanie błon i kształtowanie się gonów jest całkowicie normalne. W młodych stadiach można

wyróżnić dwa kontury błon komórkowych na tetradach: jeden jasny, należący do błony, otaczającej całą grupę gonów, drugi ciemniejszy, ogranicza błonę poszczególnych komórek. Plazma komórkowa w tym stadium silnie chłonie barwiki, otaczając ziarnistą otoczką niewielkie jądro. Bryłki chromatyny na terenie jąder gonalnych mają charakter chromocentrów, choć ilość ich odpowiada mniejwięcej liczbie chromosomów. (ryc. 55). Spotyka się

Ryc. 54 i 55.

Diady i tetrazy. Pow. ca. 2400.

też najczęściej dwa jąderka nierównej wielkości, które stale zajmują miejsce tak blisko siebie, że można przypuszczać, iż są one ze sobą połączone.

W tym okresie rozwoju archesporjum rozpoczynają tapety swoją intensywną działalność wydzielniczą. Silnie rozrośnięte jądra komórek tapetowych łączą się, tworząc wielkie zlewiska, zajmujące niekiedy więcej niż połowę przekroju (optycznego) komórki. Cytoplazma gęsta i zbita nie zawiera, jak to poprzednio można było obserwować, dużych wakuol. Substancje wydzielane optycznie niczem się na terenie komory pyłkowej nie manifestują — błony zaś komórek tapetowych pozostają niezmienione, cienkie, błonnikowe. W tym czasie ulegają rozpuszczeniu opony kallozowe — powoli też następuje proces separacji gonów. Rozluźnianie się błon następuje od środka tetrazy, gdzie najwcześniej można zaobserwować przestrzenie międzykomórkowe. Powstała szczelina rozszerza i wydłuża się stopniowo, rozdzielając ścianki gonów na całej ich powierzchni styecznej. (ryc. 55).

c) Ziarna pyłkowe.

1. *Gony jednojądrowe*. Po rozłączeniu się z tetrad młode gony przedstawiają wygląd typowy. Błony są cienkie, błonnikowe. Położenie ścian względem siebie nie jest jednakowe. Zachowuje się mianowicie przez pewien czas stosunek układu tetradrycznego, w którym tylko jedna ściana jest normalnie wypukła,

Ryc. 56.

Ziarno pyłkowe jednokomórkowe. Pow. ca. 2400.

trzy pozostałe są raczej płaskie, ustawione pod pewnym kątem do siebie. Cytoplazma przyjądrowa jest gęsta i gruboziarnista, przyścienna zaś jaśniejsza.

Jądro gonalne barwi się silnie, różni się zaś od jąder tetradowych tem, że jąderka występują w zupełnie przezroczystej strefie karyolimfy, która tak wyraźnie nie przedstawiała się w poprzednich stadiach rozwojowych. Na terenie komory pyłkowej można czasem zaobserwować resztki rozpuszczalnej błony kallozowej, — widocznej jednak tylko po dobrym wybarwieniu.

Bezpośrednio następnym procesem przy tworzeniu się pyłku jest wytwarzanie zgrubień nabłonnych na gonach. Proces ten jest bezpośrednio związany z akcją wydzielniczą tapet. Nie udało się tylko zaobserwować żadnych śladów modyfikacji błon kom. tapetowych w tych okresach ich czynności, jak to łatwo sprawdzić np. u *Oralis acetosella* (G o r c z y ń s k i 1929). Właściwa egzyna daje się wyróżnić dopiero po „wyrównaniu kształtu ziarna pyłkowego”. W tym bezwakuolarnym stadium rozwoju pyłku widzimy na terenie plazmy szereg wyczernionych ziarnistości, które stanowią, według wszelkiego prawdopodobieństwa, substancje zapasowe komórki. Jądra duże z jednym tylko jąderkiem silnie po-

rowatem i jednolicie rozmieszczoną siatką chromatynową z nielicznymi w niej ziarnistościami. Objętość ziarna pyłkowego jeszcze stale wzrasta. Egzyna, w pierwszych stadiach tworzenia się, pokrywająca jednolitą warstwą całe ziarno pyłkowe, teraz wyraźnie różnicuje się, w jednych miejscach grubiejąc, w innych pozostawiając odsłonięte lub silnie porowate miejsca, przystosowane do wchłaniania wilgoci. Błona wewnętrzna, intyna, jest błonnikowa i cienką warstewką otacza, ściśle przylegając, całą treść ziarna. W miejscach wolnych od egzyny wytwarzają się nawarstwienia intyny niekiedy znacznej grubości. (ryc. 56). Jest to warstwa łatwo przepuszczająca wodę i pęczniejąca, najwidoczniej więc ta modyfikacja intyny ma charakter błon ześluzowaciałych.

Ryc. 57.

Pyłek z okresu wielkiej wakuoli. Ziarna zdeformowane z powodu nadmiernej ich ilości w komorze pyłkowej. Pow. ca. 1430.*)

Następny okres przemian po dostatecznem wyrośnięciu ziarna pyłkowego znajduje swój wyraz w wytwarzaniu się w plazmie dużej podbłonnej wakuoli. Zajmuje ona wkrótce całą centralną część ziarna, a plazma i jądro zostają zepehnięte i w nierównej masie rozmieszczone pod ścianami. (ryc. 58). Jądro ulega nawet dość silnemu spłaszczeniu. Ponieważ stadjum wielkiej wakuoli jest tak charakterystyczne, mierzyłem w tym okresie wielkość pyłku, występującego w różnych warunkach. Zwróciłem uwagę przede-

*) (W druku zmniejszono do $\frac{2}{3}$ wiel. ryc.).

wszystkiem na kwiaty podziemne. Tu jednak okazało się, że wielkość pyłku jest cechą bardzo zmienną i zależy nie tylko od warunków ekologicznych kwiatu, ale i od wielu innych. Czasem np. ilość pyłku w komorze decyduje o jego kształcie i wielkości. (ryc. 57).

Mamy tu widoczny przykład deformacji młodego pyłku z powodu braku miejsca. Rozrastanie się ziarn pyłkowych jest ograniczone w przestrzeni, która jest ściśle wypełniona. Dlatego też nie wszystkie ziarna mają kształt okrągły. Pewne środkowe ulegają zgnieceniu i stają się (na przekroju) prostokątne. Błony komórkowe, egzyna jak i intyna, nie rozwijają się normalnie i rzecz ciekawa — od strony tapet błony (szczególniej egzyna) są prawie dobrze wykształcone, natomiast w zetknięciu z błonami ziarn innych ulegają silnej redukcji. Być może, iż sam początek procesów błonotwórczych był nienormalny i spowodował powstanie tylko miejscowych zgrubień egzynnych). (ryc. 57).

Stosunki zaobserwowane w komorach opisanego typu pozwalają przypuszczać, że wytwarzanie egzyny jest zależne nie tylko od wewnętrznych przemian treści plazmatycznej ale i od charakteru wydzielniczego komór pyłkowych. Tkanka wydzielnicza (tapety) w opisanym wypadku znajdowała się w stadium degeneracji. Treść komórek tapetowych — to silnie przebarwione jądra otoczone dużymi, ciemno wybarwionymi, kulami tłuszczowemi i kłaczkowatymi resztkami plazmy. Do najciekawszych jednak obserwacji z tego okresu należy zbadanie zmian, jakie pojawiły się w sąsiadujących z komorą pyłkową błonach komórek tapetowych. Ich charakter bowiem strukturalny i chemiczny upodabnia się do egzyny. Pozostałe ściany kom. tapetowych pozostają nadal błonnikowe, w każdym razie zmiany, jakie tam może zachodzą, są nieuchwytnie dla prostych reakcyj mikrochemicznych i mikroskopu. Zaznaczam jednak wyraźnie, że podczas normalnego przebiegu dojrzewania pyłku, błony tapetum wydzielniczego u *Cardamine chenopodiodifolia* Pers. nie ulegają zmianom — wywołują zaś je dopiero wyżej opisane zaburzenia.

2) *Wyodrębnianie się komórek generatywnych.* W okresie pierwszego podziału jądra pyłkowego wielkość ziarn waha się w granicach od 25—28 mikr. Wielka wakuola pyłku spycha plazmę ziarna ku błonom, a spłaszczone początkowo jądro wchodzi w stadium podziału, przyczem figura podziałowa układa się równolegle do powierzchni błony. Wrzeciono jest wąskie, chromozo-

my krótkie, ziarnkowate, ściśle ułożone — mniejsze od chromosomów, obserwowanych w metafazie I podz. K. M. P. W trakcie podziału następuje gromadzenie się plazmy, a figura podziałowa zmieniając położenie, przyjmuje w układzie kierunek promienisty. W końcu komórka płciowa odcina się w typowej formie (ryc. 57), spotykanej pospolicie u wielu przedstawicieli roślin dwuliściennych jak *Viola*, *Oralis* i in. Teraz zaczyna się zanik wakuoli, a plazmę pyłku wzbogaca mnóstwo kulek lipoidalnych, które tu stanowią jedyne substancje zapasowe. Jądro kom. płciowej jest mniejsze od jądra vegetatywnego, lecz zajmuje ono bardzo dużą część przestrzeni wyraźnie odgraniczonej błonami elementu generatywnego.

Średnica dużego jądra (vegetatywnego) dochodzi do 11 mikr., podczas gdy jądro generatywne nie przekracza wielkości 5 mikr. Na uwagę zasługuje tu charakter jąderek, które stosunkowo w jądrach vegetatywnych są większe niż w jądrach generatywnych. Po pierwszym podziale następuje zanikanie wakuoli (ryc. 58), jednakże proces ten przebiega w różnych ziarnach nierównomiernie. W ziarnach cienkobłonnych wakuola zachowuje się stosunkowo dłużej niż w innych. Na miejsce wakuoli odtwarza się plazma z substancjami zapasowymi, zanikają też cienkie błony graniczne między kom. generatywną a vegetatywną w pyłku. Kom. płciowa przytem zmienia położenie i ze stref przyściennych przenika do centralnych warstw plazmatycznych pyłku. W tym czasie też wyodrębniają się na terenie plazmy kuleczki tłuszczowe różnej wielkości i gromadzą się na granicy kom. płciowej. Zachodzą jednak dalsze szybkie przemiany. Zanikają masy tłuszczów, a z nimi i wyraźny kontur kom. generatywnej, której jądro przechodzi w stadium podziału.

Wśród stadijów podziałowych kom. generatywnej najczęściej spotykanymi są obrazy meta- i anafaz. Po oddzieleniu się całkowitem jąder pochodnych następuje kształtowanie się kom. plemnikowych. Gamety męskie wykształcone ostatecznie są na przekroju owalne lub okrągłe, wyraźnie odgraniczone od plazmy pyłku. W miarę dojrzewania pyłku elementy generatywne zaczynają się wydłużać i stają się wrzecionowate. Ciała zapasowe gromadzą się tylko na terenie plazmy pyłku, nigdy zaś nie spotyka się kulek tłuszczowych w gametach. W tym czasie zaczynają pojawiać się w pyłku wakuole. Te wtórne ich pojawiania się w okresie zupełnej dojrzałości ziarna pyłkowego pozostają w związku

z przygotowaniami do kiełkowania. Jest to bowiem moment, w którym (u wszystkich kwiatów kleistogamicznych) kiełkowaniem ziarna pyłkowego rozpoczyna się proces przerastania łagiewki pyłkowej z pylnika na znamię. U *Cardamine chenopodii-folia* sprawa jest o tyle prostsza, że równocześnie z kiełkowaniem

Ryc. 58 i 59.

Ziarna pyłkowe w różnych stadiach dojrzewania. Pow. ca. 2400.*)

pyłku ścianki pylników ulegają resorpcji, ułatwiając w naturalny sposób transport gamet. Rozpuszczanie się tkanek ściennych pylników nie wstrzymuje procesów różnicujących je. Skoro bowiem od strony t. zw. stomium następuje resorpcja tkanek, to od strony łącznika komórki endothecium mogą podlegać normalnemu drewnieniu. Kiełkowanie ziarn pozwala na ustalenie kształtu i liczby łagiewek bezpośrednio w pylniku, w tkankach znamienia trudno jest je bowiem odszukać. „Czoło” łagiewki zajmuje gęsta plazma, tam też znajduje się jądro wegetatywne już słabo barwiące się i zatracające turgor wewnętrzny (kształt jego staje się nieregularny). Gamety wyróżnia się dobrze z powodu ich ciemniejszego wybarwienia, gdyż plazma łagiewki nie zawiera już w tym stadium ciał tłuszczowych i innych zapasowych, wycernianych i wybarwianych.

*) (Ryc. 59. Zmniejszono w druku o połowę).

B) ZALĄŻEK I WORECZEK ZALĄŻKOWY.

Ogólny opis zalążka i streszczenie przebiegu powstawania i rozwoju woreczka zalążkowego u *Cardamine chenopodiifolia* Pers. podałem już w mojej pracy w 1930 r. (str. 299). Opis ten jednak był niezupełny, w niniejszym rozdziale podam więc brakujące szczegóły, dotyczące podziału redukcyjnego i charakteru wor. zalążkowego dojrzalego.

Wylanianie się kształtów zalążka z wałków wzrostowych placenty zaląźni odbywa się w czasie tworzenia się warstw arche-sporjalnych pyłku — niekiedy w okresie profazy podziałów redukcyjnych. Z tego widać, że mamy tu do czynienia z rozwojem protandrycznym — choć późniejsze przyśpieszenie rozwoju zalążka niweluje te różnice. A kiedy wśród komórek nucellusa wydzieli się komórka protoarchesporjalna — rozwój pylników jest już daleko posunięty. Kom. protoarchesporjalna zalążka, nie dzieląc się, zaczyna rosnać kosztem tkanek ośrodka, którego oprócz skórki, obserwujemy tylko jedną warstwę. W momencie całkowitego wyrośnięcia kom. mac. spor komórki właściwego ośrodka są już spłaszczone, a charakter ich jąder i plazmy znacznie różni się od pozostałych komórek wegetatywnych zalążka. Wkrótce jądro kom. archesporjalnej wchodzi w stadium podziału redukcyjnego. Chromozomy nitkowate wybarwiają się dobrze, tworząc szereg węzłów i oczek sieci naokoło jąder, których spotyka się trzy: jedno duże pośrodku jądra i dwa mniejsze, obok leżące, jednakowej wielkości. Wnętrze jąder wypełnia sok jądrowy, powodując dobrą przezroczystość preparatów. Zniknęły liczne różnej wielkości ziarnistości chromatynowe tak charakterystyczne dla jąder kom. archesporjalnych w okresie przedpodziałowym. W plazmie kom. archesporjalnej i nucellarnych obserwuje się nagromadzenie wyczerniających się osmem kuleczek tłuszczowych. Tylko kom. epidermalne posiadają ich mniejszą ilość.

Stadium wczesnych zmian profazalnych jądra kom. archesporjalnej zachodzi w czasie silnego rozrostu zalążka. Przedewszystkiem rośnie kom. archesporjalna, zwiększając swą objętość, potem rosną integumenty, okrywając cały ośrodek dwiema grubymi warstwami. Podczas tych zmian ulegają resorbcji kom. podskórkowe ośrodka, ale tylko od strony mikropylarnej. Przebieg podziału redukcyjnego jest mniejwięcej normalny, tylko po pierwszym podziale obserwuje się dość często degenerację zalą-

ków, spowodowaną zmianami patologicznymi protoplastu kom. archesporjalnej. Wtedy obserwuje się zaburzenia w barwieniu, zalewanie całej treści komórki barwnikiem bez możliwości odróżnienia poszczególnych elementów. Podział redukcyjny daje oddzielające się normalnie diady. Podział homotypowy przebiega w obydwu diadach, przyczem kom. pochodne kom. mikropylarnej od razu degenerują. Nie udało się przytem ustalić, czy megasporry oddzieliły się od siebie czy też nie. Pochodne kom. siostrzanej chłazalnej nie są równe. Megaspory wewnętrzna jest od początku większa. Po osiągnięciu pewnej wielkości kom. mac. woreczka zalążkowego zmienia się we właściwy woreczek zalążkowy, przyczem następują podziały jądra. W rezultacie otrzymujemy zupełnie typowy woreczek ośmiojądrowy. Trzeba tylko podkreślić szybki zanik aparatu antypodalnego. Kom. jajowa wielkością przewyższa synergidy i wyróżnia się jeszcze od nich obecnością dużej wakuoli. Sam woreczek jest w tem stadium silnie wyrośnięty, kształtu kielbaskowatego, zajmuje prawie całkowicie przestrzeń między integumentami. W bezpośrednim sąsiedztwie aparatu jajowego w plazmie dają się obserwować duże, o nieregularnych zarysach jądra biegunowe, zbliżone do siebie, ale nie połączone. Zlewanie się ich następuje w późniejszym okresie, najprawdopodobniej w trakcie zapłodnienia. Cechą charakterystyczną jąder biegunowych jest obecność w nich wielkich jądererek. W nielicznych wypadkach obserwowano zjawisko nieobłaniania się aparatu jajowego. Anomalia ta zdarzała się jednak tylko w wypadkach zaburzeń patologicznych.

W dojrzałym woreczku zalążkowym komórka jajowa przedstawia pęcherzyk cienkościenny z jądrem nieco spłaszczonym w grubej otoczce plazmatycznej na wewnętrznej (do wnętrza woreczka skierowanej) ścianie komórki.

C. ZAPŁODNIENIE I ROZWÓJ ZARODKA.

Na terenie łagiewki pyłkowej, przerastającej znamię i szyjkę słupka, można wyróżnić elementy generatywne raz jako wyraźne komórki, to znów jako dobrze barwiące się jądra, gdzie granice plazmy komórkowej wyraźnie zlewają się z plazmą łagiewki. Bieg łagiewki jest dość łatwo obserwować. Wrastanie łagiewki do zalążka odbywa się przez mikropylę (typ porogamiczny). Mo-

ment zapłodnienia charakteryzuje się swoistym zachowaniem się synergid. Wraz z degenerującą plazmą łagiewki synergidy tworzą rozlane barwiące się silnie ciała, które niejednokrotnie utrudniają lub wręcz uniemożliwiają obserwację zachodzących wewnątrz kom. jajowej procesów łączenia się jąder gametalnych. Mimo szybkiej resorpcji degenerujących mas plazmatycznych sam moment zlewania się najczęściej jest nieuchwytny, bo bezpośrednio po tym akcie następuje podział. Ten zaś można już było w różnych fazach oglądać dowoli. Jądro wtórne woreczka przechodzi te procesy nieco wcześniej, gdyż zazwyczaj podczas podziału kom. jajowej na terenie woreczka znajdujemy już wiele jąder masy bielkowej. W stadium zarodka kilkujądrowego widzimy już całe warstwy bielma jądrowego, wyściełającego ścianki woreczka, tworząc szczególnie od strony embrjonu duże kieszenie plazmójądrowe (patrz moja praca z 1930 r. tabl. XX, ryc. 5). Zapłodnienie w kwiatach kleistogamicznych zachodzi najwidoczniej z reguły, gdyż we wszystkich obserwowanych starszych woreczkach można było stwierdzić normalne zarodki. Tak więc proces płciowy dał tu całkowicie pewne wyniki.

D. NASIONA I KIELKOWANIE.

Chodzi tu przede wszystkim o obserwacje nasion i owoców podziemnych, bowiem nadziemne zachowują się zupełnie normalnie. Nasiona z owoców podziemnych nigdy całkowicie nie wysychają, dojrzewają jednak dobrze. Zdolność do kielkowania zaraz po dojrzewaniu dowodzi, że nasiona nie przechodzą t. zw. okresu spoczynku, albo też jest on silnie zredukowany. Wykopywane bowiem roślinki pod koniec okresu wegetacyjnego (sierpień), wykazywały w owocach oprócz normalnych nasion kielkujące, lub nawet młode roślinki. Cały ten proces kielkowania i pierwszych faz wzrostu odbywa się wewnątrz zamkniętego owoca-luszczyzny, która nie pęka normalnie, ale ulega rozerwaniu przez rozrastające się korzenie młodych roślinek. Jaką rolę odgrywają owoce w tych procesach kielkowania, trudno narazie powiedzieć. Można tylko zaobserwować zmiany, jakim podlegały. Ścianki łuszczyzny po dojrzewaniu stawały się szare lub białe, ulegały całkowitemu „zmartwieniu” przyczem w barwie zaznaczał się wyraźnie proces rozkładowy. Później następowało brunatnienie i rozkład

ścianek odbywał się nader szybko. To butwienie ścianek odbywa się jednak dopiero w parę tygodni po wykiełkowaniu nasion.

W Y N I K I.

1. W najmłodszych stadiach rozwojowych archesporu męskiego u *Cardamine chenopodiifolia* Pers. obserwujemy w kwiatach nadziemnych gniazda kom. archesporjalnych wieloszeregowę i wielowarstwowę, natomiast w komorach pylnikowych kwiatów podziemnych znajdujemy zaledwie kilka wymienionych komórek, ułożonych w jednym szeregu, niekiedy zaś tylko komórki pojedyncze.

2. Podział redukcyjny w K. M. P. jest typowy. Układy chromozomów diakinetycznych są różne, najczęściej spotykają się pary, ułożone w kształcie liter U, Y i T, czasem w pierścieniu, niekiedy znów w układach grupowych o kształtach nieregularnych.

3. Liczba biwaleńców nie przekracza 30, liczby najczęściej spotykane, to 25 i 27 par. Być może jednak, że niektóre mniejsze chromozomy tworzą ugrupowania poliwalentne, dokładne więc oznaczenie liczby chromozomów jest trudne.

4. Metafaza podziału heterotypowego przebiega normalnie. Zawsze jednak jedna para chromozomów ziarnistych wyprzedza inne.

5. Wykształcanie się pyłku odbywa się normalnie.

6. Dojrzałe ziarno pyłkowe posiada dwie wrzecionowate kom. płciowe, wielkie jądro wegetatywne i substancje tłuszczowe, jako materiał zapasowy w płazmie.

7. W niektórych kwiatach, w małych komorach o dużej ilości ziarn pyłkowych, spotyka się pyłek niedokształcony: w płazmie brak substancji zapasowych, błony ziarn są nienormalnie cienkie, egzyna wykształca się tylko od strony tapet, przyczem wewnętrzne ściany kom. wyściełających wykazują zmiany takie, jak egzyna. Ziarna mają kształt wielokątny lub nieregularny. Przestrzenie między ziarnami pyłku zajmował słabo barwiący się śluz, czego normalnie nigdy nie obserwowano.

8. Typowy 8-jądrowy woreczek zalążkowy powstaje normalnie.

9. Zapłodnienie porogamiczne. Wszystkie woreczki starszych stadiów posiadały zarodki. Specjalne przystosowania

(G o r c z y ń s k i 1930) zapewniły łatwy przebieg zapylenia i zapłodnienia.

10. Kielkowanie nasion „podziemnych” odbywa się zaraz po dojrzewaniu wewnątrz owoców. Owocnie później ulegają zniszczeniu.

LITERATURA.

- G o r c z y ń s k i T., 1929, Acta Soc. Bot. Vol. 6. Nr. 3.
 G o r c z y ń s k i T., 1930, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. 7, Nr. 3.
 G u i g n a r d L., 1902, Journ. d. Bot. p. 361—368.
 J a r e t z k y R., 1928, Jahrb. f. wiss. Bot. B. 68. H. 1.
 S c h w a r z e n b a c h F., 1922, Flora B. 115.

ZUSAMMENFASSUNG ¹⁾.

Auf dem frühesten Entwicklungsstadium des männlichen Archespors treten in den Staubbeuteln der oberirdischen Blüten mehrzellige und mehrschichtige Gruppen von Archesporzellen auf, während wir in den „unterirdischen” Blüten in der Pollenkammer bloss einige, in einer Reihe gelegene, manchmal sogar nur einzelne Archesporzellen finden. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen verläuft entsprechend dem Typus. Die Gruppierung der diakinetischen Chromosomen weist eine ziemlich reiche Mannigfaltigkeit auf, am häufigsten werden von den Chromosomenpaaren die Buchstaben U, Y u. T gebildet, seltener treten Ringe auf, manchmal kommen auch Gruppen von unregelmässiger Gestalt vor. Die Bivalentenzahl übersteigt kaum 30, am häufigsten kommen 25 und 27 vor. Es ist nicht ausgeschlossen, dass manche kleineren Chromosome polyvalente Gruppen bilden; die genaue Feststellung der Chromosomenzahl stösst aber auf Schwierigkeiten.

Die Metaphase der heterotypen Teilung verläuft normal. Immerhin geht ein Paar körniger Chromosomen allen übrigen stets in Zeit und Raum voran. Das reife Pollenkorn enthält zwei spindelförmige Geschlechtszellen, einen grossen vegetativen Kern und im Plasma Fettsubstanzen als Reservematerial. In kleinen

¹⁾ Vorliegender Bericht bildet den Schluss der in den J. 1929—1930 begonnenen Arbeit über den Polymorphismus der kleistogamen Blüten bei *Cardamine chenopodiifolia* Pers.

Pollenkammern mit sehr reichlichem Pollen, denen man in manchen Blüten begegnet, treten Pollenkörner von unvollkommener Entwicklung auf: im Plasma fehlt die Reservesubstanz, die Pollenmembran ist abnorm dünn, die Exine wird bloss gegen die Tape-tumschicht gebildet, wobei die Innenwände der Tapetumzellen dieselben Veränderungen wie die Exine aufweisen. Die Körner sind polygonal oder von unregelmässiger Form. Den Raum zwischen den Pollenkörnern nimmt eine schwach sich färbende Schleimsubstanz ein, was normalerweise nie beobachtet wurde. Der typische achtkernige Embryosack entsteht normal. Die Befruchtung kommt durch Porogamie zustande. In sämtlichen älteren Embryosäcken sind Embryonen vorhanden. Die Bestäubung und die Befruchtung werden durch besondere Anpassungen (G o r c z y ń s k i 1930) erleichtert. Die Keimung der „unterirdischen“ Samen beginnt gleich nach der Reife im Innern der Frucht. Nach der Keimung unterliegt die Fruchtknotenwand der Verwesung im Boden.

Institut für allg. Botanik der Hochschule für Bodenkultur in Warschau.