Badania cytologiczne nad rodzajem *Luzula*

Cytological investigations on Luzula

A. MICHALSKA

(Ogród Botaniczny U. W.)

(wpłynęło 3. V. 52)

I WSTĘP

W latach ostatnich dzięki badaniom botaników portugalskich nad *Luzula purpurea* Link. (Malheiros N., De Castro D. i Câmara A. 1947; Malheiros N. i Gardé A. 1947; De Castro D. 1949; De Castro D., Câmara A. i Malheiros N. 1949; De Castro D. 1950; De Castro D. i Mello-Sampayo T. 1951; Noronha-Wagner M. 1949; Mello-Sampayo T., De Castro D. i Malheiros-Garde N. 1951) rodzaj *Luzula* zwrócił uwagę ogółu cytologów. Mianowicie autorzy portugalscy stwierdzili, iż u *Luzula purpurea* o $2n = 6$, chromozomy w czasie mitozy i mejozy zachowują się tak, jakby nie posiadały zlokalizowanego centromeru a posiadały centrometr rozproszony warunkujący zdolność aktywnego ruchu chromozomów wzdłuż całej ich długości. Hipotezę tę uczeni portugalscy potwierdzili badaniami nad zdolnością ruchu fragmentów chromozomalnych otrzymanych przez naświetlanie promieniami X młodych siewek *Luzula purpurea*. (De Castro D., Câmara A., Malheiros N., 1949).

Jak dotychczas rodzaj *Luzula* stanowi w świecie roślinnym jedyny wypadek chromozomów o centromerze rozproszonym, znanych już poprzednio w świecie zwierzęcym w grupie *Hemiptera* (Hughes-Schrader S. i Ris H. 1941).

Poza tym dalsze badania nad licznymi gatunkami rodzaju *Luzula* wykazały, iż w obrębie rodzaju jedynie *Luzula purpurea* posiada

$2n = 6$, inne zaś gatunki posiadają zazwyczaj wielokrotność liczby 3, jak $2n = 12, 14, 18, 24, 28, 36, 48, 54, 62, 66$ i 72. Badania cytologiczne badaczy portugalskich a z późniejszych także H. N o r d e n s k i ö l d (1951) wykazały wyraźną zależność wielkości chromosomów od ich ilości. Mianowicie wraz ze wzrostem ilości chromosomów proporcjonalnie maleją ich wymiary. Wobec możliwości zwiększania się w rodzaju *Luzula* ilości chromosomów na drodze fragmentacji (dzięki rozproszonemu centromerowi), niektórzy autorzy wysunęli przypuszczenie, iż szereg poliploidalny w rodzaju *Luzula* mógł przynajmniej częściowo powstać na drodze fragmentacji a nie poliploidalności. Z tych względów badania cytologiczne rodzaju *Luzula* mają jeszcze cały szereg problemów do rozwiązania.

Celem mej pracy było zbadanie cytologiczne gatunków *Luzula* rosnących w Polsce i stwierdzenie ich ilości chromosomów, przebiegu mitozy oraz mejozy. Program ten udało się zrealizować jedynie częściowo, gdyż liczby chromosomów dla *L. flavescens* nie udało się ustalić. Badania nad liczbą chromosomów bardzo zmiennej u nas *Luzula campestris* będą podane oddzielnie po zbadaniu większego materiału.

II. MATERIAŁ I METODY BADAŃ

W badaniach posługiwałam się materiałem pochodzącym ze stanowisk naturalnych. Do badań starałam się mieć po kilka roślin pochodzących przynajmniej z dwu różnych stanowisk.

Ilość chromosomów ustalałam obserwując chromosomy somatyczne w stożkach wzrostu korzeni. W tym celu przywoziłam rośliny z terenu i wysadzałam je do doniczek, a następnie utrwalłam wierzchołki korzeni stosując utrwalacze: Benda, Navashin, Helly. Materiał zatopiony w parafinie krajałam na grubość 12 μ i barwiłam fioletem krystalicznym wg Newtona. Najlepsze preparaty otrzymałam po utrwalaczu Benda i Navashin.

Pąki kwiatowe potrzebne do obserwacji rozwoju ziaren pyłkowych utrwalłam w roztworze Carnoy (alk. abs.-kw. octowy lodowaty 3:1). Utrwalanie trwało pół godziny, następnie przenosiłam je do 70% alkoholu, w którym przechowywałam materiał. Do barwienia używałam karminu i orceiny (1% - we roztwory w 45% kwasie octowym). Preparaty trwałe montowałam w euparalu.

Rysunki wykonywałam przy pomocy aparatu rysunkowego przy powiększeniu $\times 1800$, częściowo zaś odręcznie.

III. WYNIKI BADAŃ

A. M i t o z a

Przebieg mitozy prześledziłam dokładniej u *Luzula spadicea* i *Luzula nemorosa*, gdyż z tych gatunków otrzymałam najlepsze preparaty (rys. 1—4).

Wielkość chromozomów dla gatunków posiadających u nas najniższą liczbę chromozomów $2n = 12$ waha się według moich pomiarów od 2 do 3 μ . Różnice te występują pomiędzy poszczególnymi gatunkami, ale nigdy w obrębie jednego gatunku. Gatunki z liczniejszymi chromozomami $2n = 24$ lub $2n = 36$ posiadają chromozomy drobniejsze (rys. 5—12). Nie podaję odnośnych wymiarów, gdyż leżą one w granicach błędu.

Kontury chromozomów są dość niewyraźne i często można zauważyć połączenia pomiędzy nimi. W płytce metafazalnej widać nieraz smugi łączące ze sobą poszczególne chromozomy najczęściej końcami, w anafazie również można było zobaczyć podobne smugi pomiędzy rozchodzącymi się chromozomami. Słuszne wydaje się twierdzenie Malheiros, Câmara i De Castro, że zjawisko to jest wynikiem występowania w chromozomach półpłynnej, lepkiej substancji matrix (Malheiros N., Câmara A. i De Castro D. 1947 r.).

Chromozomy nie posiadają żadnych przewężeń i barwią się całe jednolicie, co wskazywałoby na brak w nich zlokalizowanego centromeru.

W jądrze spoczynkowym widać liczne barwiące się chromocentry. W profazie tworzą się chromozomy o kształtach początkowo bardzo zamazanych. Jąderko jest jedno, stosunkowo duże, również barwiące się intensywnie.

W metafazie chromozomy są spolaryzowane na całej swej długości. Układają się równolegle wzdłuż płytki metafazalnej, robiąc wrażenie jednolitej ciemnej wstęgi. Nieraz są one tak zbite ze sobą, że nie można wyróżnić poszczególnych konturów.

W anafazie chromozomy zaczynają się rozchodzić początkowo równolegle, tworząc dwie ciemne wstęgi — podobnie jak w metafazie. Nie ma w nich miejsc obdarzonych zdolnościami szybszego i wolniejszego rozchodzenia się, które występują w chromozomach ze zlokalizowanym centromerem. U *Luzula* chromozomy rozchodzą się równomiernie na całej swej długości i leżą równolegle obok siebie. Następnie w anafazie końce chromozomów kierują się ku biegunom. U *L. spadicea* nie można tego tak wyraźnie zaobserwować jak

u *L. purpurea*, której chromozomy są prawie trzykrotnie dłuższe. Mniejsze chromozomy *L. spadicea* sprawiają wrażenie drobnych fa-solek wygiętych ku biegunom. Ten kształt jest bardzo charakterystyczny dla chromozomów anafazalnych *Luzula*, co widać na załączonych rysunkach (rys. 1—4). Włókna wrzeciona ułożone są raczej

Rys. 1—4. Podział mitotyczny w stożkach wzrostu korzeni. Rys. 1—3 *Luzula nemorosa* (P a l l.) E. M e y. Rys. 4. *Luzula spadicea* (A l l.) D C. Rysunki wykonane odręcznie. w powiększeniu ok. $\times 5000$. Rysunki te przedstawiają chromozomy leżące w jednym poziomie w płytce).

równoległe i nie widać w nich pochylenia ku biegunom. Wrzeciono podziałowe w metafazie jest tępe, zaokrąglone — dopiero w anafazie końce jego zaostrzają się nieco.

W telofazie chromozomy zbliżają się do siebie i powstają dwa jądra potomne, a we fragmoplaście pojawia się blaszka środkowa.

B. Liczby chromosomów kosmatek rosnących w Polsce

Zainteresowanie jakie w ostatnich czasach wywołała *L. purpurea* skłoniło wielu badaczy do zajęcia się innymi gatunkami *Luzula*. W związku z tymi badaniami zostały ustalone liczby chromosomów dla wielu gatunków *Luzula* pochodzących z terenu Europy,

Rys. 5—12. Rys. 5. *Luzula nemorosa* (Pall.) E. Mey. $2n = 12$. Rys. 6. *Luzula spadiceae* (All.) DC. $2n = 12$. Rys. 7. *Luzula spicata* (L) DC. $2n = 12$. Rys. 8. *Luzula silvatica* (Huds.) Gaud. $2n = 12$. Rys. 9. *Luzula pallescens* (Wahlb.) Bess. $2n = 12$. Rys. 10. *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. $2n = 24$. Rys. 11. *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. $2n = 36$. Rys. 12. *Luzula sudetica* (Willd.) DC. $2n = 54$.

U. S. A. i Kanady. Między innymi badania te objęły gatunki spotykane również i w Polsce. Wyniki tych badań podaję poniżej i porównuję z własnymi obserwacjami. W wielu wypadkach dane te są ze sobą zgodne, w innych zaś spotyka się dość duże rozbieżności, co ilustrują podane poniżej cyfry.

L. SILVATICA (H u d s.) G a u d. (= *L. maxima* D C.)

- 2n = 12 W u l f 1939 materiał z terenu Niemiec
 12 N o r o n h a - W a g n e r 1949 Ogórd Bot. Tabor
 (Czechosł.)
 12 N o r d e n s k i ö l d 1951 — Ogród Bot. Upsala
 Ogród Bot. Göttingen
 Styria, pld.-wsch. Alpy
 12 badania własne — materiał z 3 stanowisk w Tatrach:
 Dolina Białego, Kalatówki, Gubałówka

L. SPADICEA (A l l) D C.

- 2n = 12 N o r o n h a - W a g n e r 1949 — Ogród Bot. Chelsea
 (Anglia)
 12 N o r d e n s k i ö l d 1951 — dla roślin z terenu
 Tyrolu, Styrii, Austrii, Szwecji i Ogr. Bot. Gothenburg
 12 badania własne — materiał z 2 stanowisk w Tatrach:
 Świstówka i Morskie Oko

L. NEMOROSA (P a l l) E. M e y.

- 2n = 12 N o r o n h a - W a g n e r 1949 materiał z Ogr.
 Bot. Gothenburg
 12 badania własne — materiał z 2 stanowisk: Kadyna
 pow. Elbląg i Dolina Strążyska w Tatrach.

L. PILOSA (L) W i l l d.

- 2n = 62 S c h e e r e r 1939 (wg L ö v e et L ö v e 1948)
 teren Śląska, Holsztyna
 72 H a g e r u p 1944 (wg L ö v e et L ö v e 1948)
 66 N o r d e n s k i ö l d 1951 dla roślin z terenu:
 Szwecji, Finlandii, Tyrolu, Styrii.

Do tej pory nie udało mi się dokładnie ustalić liczby chromosomów dla *L. pilosa*. Mogę powiedzieć tylko, że według moich obliczeń jest ona większa od 50.

L. PALLESCENS (W a h l b) B e s s.

- 2n = 36 N o r o n h a - W a g n e r 1949 materiał z Ogr. Bot.
 Gothenburg

- 12 Nordenskiöld 1951 dla roślin z terenu Tyrolu, Styrii, Szwecji
- 12 badania własne — materiał z Mieni koło Warszawy

L. MULTIFLORA (Ehrh) Lej.

- 2n = 12 Scheerer 1940 (wg Malheirosa i Gardé 1947 r.)
- 36 Scheerer 1940 (wg Malheirosa i Gardé 1947 r.)
- 18 Brenner 1922 (wg P. F. Maude 1939 r.)
- 24 Nordenskiöld 1951 materiał z terenu Styrii, Kanady, U. S. A., Japonii
- 36 Nordenskiöld 1951 materiał z terenu Styrii, Kanady, U. S. A., Szwecji, Szwajcarii, Normandii
- 24 badania własne — rośliny z Klembowa koło Warszawy
- 36 badania własne — rośliny ze stanowisk: Klembów i Lipki koło Warszawy

W moich obserwacjach otrzymałam obie liczby 24 i 36 dla roślin pochodzących z tego samego stanowiska i morfologicznie bardzo zbliżonych. Podobnie Nordenskiöld podaje parokrotnie obie te liczby dla roślin pochodzących z tego samego stanowiska.

L. SPICATA (L.) DC.

- 2n = 24 Böcher 1938 (wg Löve et Löve 1948 r.)
- 24 Sörnsen Wastergaard (wg Löve et Löve 1948 r.)
- 24 Nordenskiöld 1951 dla roślin z terenu Szwecji, Styrii, Tyrolu i U. S. A., (Mt. Washington i Kalifornia)
- 12 Nordenskiöld 1951 Hohe Tauren w Austrii
- 14 Nordenskiöld 1951 Tyrol i Styria
- 12 badania własne — materiał z 2 stanowisk w Tatrach: Przełęcz pod Chłopkiem i Przełęcz Szpiglasowa

L. SUDETICA (Willd.) DC.

- 2n = 36 Löve et Löve 1944 materiał z terenu Szwecji
- 48 Nordenskiöld 1951 materiał z terenu Szwecji, Styrii, Tyrolu
- 54 badania własne — materiał z Doliny Pięciu Stawów w Tatrach.

C. Dojrzewanie ziaren pyłkowych

Rozwój ziaren pyłkowych, który omawiam, obserwowałam u *L. silvatica* (Huds.) Gaud. (rys. 13—15). Nie udało mi się otrzymać w moich preparatach wszystkich kolejnych obrazów. Szczególnie dotyczy to początkowego i końcowego stadium tj. wczesnej profazy pierwszego podziału mejotycznego, a także podziału jądra generatywnego na dwie komórki plemnikowe.

I-szy podział mejotyczny

Rysunek 13a przedstawia komórkę macierzystą pyłku w diakinezie. W tym stadium jęderko zajmuje dużą część jądra, chromozomy ułożone są parami peryferycznie. Można je dokładnie policzyć i wyróżnić chromozom jąderkotwórczy.

W metafazie pary homologicznych chromozomów ułożone są wzdłuż płytki równikowej, tworzą one mniej regularne pasmo niż w metafazie podziału mitotycznego.

W późnej metafazie i na początku anafazy widać w każdej parze homologicznej 4 chromatydy połączone ze sobą w formie pierścienia (rys. 13c). Jest to ciekawe stadium, w którym wydaje się, że 4 chromatydy łączą się końcami tworząc pierścień. Być może, że jest to tylko pozorne zjawisko wywołane połączeniem ich przez lepłą substancję matrix. Nie można wśród nich wyróżnić chromatyd siostrzanych ani homologicznych, gdyż wszystkie cztery są identyczne. Nie udało mi się dokładnie policzyć chromozomów rozchodzących się do obu biegunów, gdyż zakrywały się one wzajemnie. Było ich prawdopodobnie 12, a w każdym razie więcej niż 6 chromozomów zdążających do każdego bieguna (rys. 13d). Musiały to być więc rozdzielone całkowicie, bądź też bardzo luźno ze sobą połączone chromatydy. Zgadza się to z obserwacjami Malheiros, De Castro i Câmara. U *L. purpurea* chromozomów jest o połowę mniej i są one przeszło dwukrotnie większe, dlatego na fotografiach badaczy portugalskich widać wyraźnie po sześć chromatyd dążących do każdego z biegunów.

W późnej anafazie chromozomy *L. purpurea* układają się na biegunach w kształt rozety (Malheiros N., De Castro D. i Câmara A. 1947). Takiej regularnej figury nie znalazłam u *L. silvatica*.

W telofazie dookoła nowopowstających jąder widać w plaźmie silne promieniowanie (rys. 13f). Wytwarzają się duże jądra spoczynkowe kształtu fasoli (rys. 14a). Podział na 2 diady, charakterystyczny dla roślin jednoliściennych, nie następuje. Wulf w swej pracy

nad *Juncus filiformis* zauważył po pierwszym podziale mejotycznym tworzenie się blaszki środkowej, która następnie zanikała (H. D. Wulf 1939). U *L. silvatica* nie zauważyłam we fragmoplaście formowania się blaszki środkowej, ani nawet jej zaczątków.

Rys. 13. Dojrzewanie ziaren pyłkowych u *Luzula silvatica* (H u d s.)
G a u d. a) komórka macierzysta pyłku, b—f) pierwszy podział mejotyczny.

II-gi podział mejotyczny

Drugi podział mejotyczny przebiega u *L. silvatica* podobnie jak pierwszy. W metafazie widać wyraźnie 6 chromosomów o podwójnej strukturze. Są one, jak poprzednio, całkowicie spolaryzowane w płycie metafazalnej. Po podziale chromatydy rozchodzą się równolegle i kierują swe końce ku biegunom.

Osie drugiego podziału nie mają stałego kierunku. Mogą być ułożone względem siebie równoległe, prostopadłe lub nieco ukośnie (rys. 14b, c).

Po podziale otrzymujemy komórkę z czterema jądrami telofazalnymi ułożonymi tetradycznie. Dookoła nich występują silnie

Rys. 14. Dojrzwianie ziaren pyłkowych u *Luzula silvatica* (H u d s.) G a u d. a—d) drugi podział mejotyczny, e) diakineza druga, f) profaza trzeciego podziału.

rozwinięte strefy promieniste łączące ze sobą poszczególne jądra tetrady (rys. 14d), podobnie jak w telofazie pierwszego podziału, a nawet jeszcze bardziej wyraźnie. Jest to prawdopodobnie silnie rozwinięty fragmoplast, który ułożył się promieniście dookoła nowopowstałych jąder. To zjawisko widać bardzo wyraźnie we wszyst-

kich tetradach *L. silvatica*. Przypomina ono z wyglądu centrosfery tworzące się wokół centrosomów w czasie podziałów komórek zwierzęcych.

Po pewnym czasie jądra przesuwają się ku peryferiom tetrazy, a w płazmie tworzą się przegrody, rozdzielające masę plazmatyczną na 4 komórki tetrazy. Wyglądem swoim różnią się one od błony typowej dzielącej tetradę na 4 mikrospory u roślin kwiatowych. Błony te u *L. silvatica* wyglądają jak ciemne wstążki biegnące po powierzchni plazmy (rys. 14e). Jest to prawdopodobnie blaszka środkowa, która wkrótce zanika nie wytwarzając błony pierwotnej. Pozostaje po niej ślad w postaci szczelin widocznych w protoplazmie w następnych stadiach.

Jak już wspomniałam, w anafazie pierwszego podziału można było wyróżnić 12 chromatyd dążących do każdego bieguna, a w metafazie drugiego podziału występowało wyraźnie 6 chromosomów o podwójnej strukturze. Chromatydę musiały się więc połączyć w pewnym momencie.

Badacze portugalscy uważają pierwszy podział mejotyczny *L. purpurea* za wyrównawczy, a drugi za redukcyjny. To odwrócenie podziałów jest według nich cechą charakterystyczną dla *Luzula* spowodowaną występowaniem centromeru rozproszonego (M a l - h e i r o s N., D e C a s t r o D. i C â m a r a A. 1947, D e C a s t r o D. 1950).

Nie wiem jednak, czy w przypadku rozproszonego centromeru można w ogóle rozróżnić podziały redukcyjny i ekwacyjny, gdyż w anafazie pierwszej mogą dążyć do tego samego bieguna dwie chromatydę siostrzane lub też dwie chromatydę chromosomów homologicznych. Mogłaby to być raczej kwestia przypadku. Ponieważ u *L. silvatica* jak i u *L. purpurea* wszystkie chromosomy są identyczne, tak że nie można wśród nich rozróżnić par homologicznych ani poszczególnych chromatyd, problem ten uważam za nie rozwiązany.

Mikrosporogeneza

Jądra telofazalne drugiego podziału mejotycznego nie przechodzą do stadium spoczynku. Są one wypełnione barwiącą się intensywnie zbitą masą chromatynową. Chromosomy w nich nie tracą całkowicie swoich konturów i zachowują częściowo swoją strukturę. Jąderka wcale się nie zjawiają (rys. 14e). Bezpośrednio po telofazie jądra przechodzą do następnego, tj. trzeciego, podziału. Wchodząc w stadium profazy jądra przesuwają się ku środkowi tetrazy i znacz-

nie rosną. Powstają w nich jąderka i chromozomy o niezwykle dużych wymiarach. Są one wielokrotnie większe od chromozomów metafazalnych, ale barwią się bardzo słabo i niejednolicie. Jedynie drobne ich części są silniej zabarwione (rys. 14f). Stadium to zostało

Rys. 15. Dojrzewanie ziaren pyłkowych u *Luzula silvatica* (H u d s.) G a u d. a—c) podział mikrospory (3-ci podział dojrzewania), d—e) stadium ośmiojądrowe, f) dojrzałe ziarna pyłku.

nazwane diakinezą drugą przez M a l h e i r o s N., D e C a s t r o D. i C â m a r a A. (1947).

Ten trzeci podział jest mitotyczny, chromozomy zachowują się w czasie jego przebiegu jak w czasie podziałów somatycznych. W metafazie tworzą ciemną, zbityą wstęgę (rys. 15a, b), w anafazie roz-

chodzą się regularnie kierując swe końce do biegunów. Podziały czterech jąder przebiegają w tetradzie równocześnie. Wrzeczona podziałów ułożone są promieniście w środku tetrady. Po podziale otrzymujemy 8 jąder. Cztery jądra wegetatywne ułożone są na zewnątrz, a cztery generatywne w środku (rys. 15c, d). Jądra wegetatywne są o wiele większe, mają kształt fasolkowy i słabo się barwią. Ilość masy chromatynowej jest w nich ta sama co w jądrach generatywnych, ale w tych ostatnich jest ona bardziej skupiona, dzięki czemu mają one małe wymiary i barwią się intensywnie. Na zróżnicowanie się jąder wpływa prawdopodobnie zróżnicowanie protoplazmy. Jak podaje L a C o u r L. F. (1949), odgrywa tu pewną rolę różny stopień zagęszczenia kwasu ribonukleinowego w cytoplazmie komórki. Ułożenie jąder wegetatywnych na peryferiach a jąder generatywnych w centrum tetrady świadczy o pewnej polaryzacji plazmy. Można w niej wyróżnić biegun generatywny w środku i biegun wegetatywny na zewnątrz. Stadium to jest widoczne bardzo wyraźnie na preparatach.

We wszystkich jądrach pojawiają się duże ciemno zabarwione jąderka. W czasie podziału fragmoplasty mają kształty wyraźnie beczułkowate. Nie widać w nich powstawania blaszki środkowej, ale tworzą się cztery jasne, sierpowate szpary oddzielające jądra wegetatywne od generatywnych (rys. 15d). To powstawanie szczelin uważa W u l f H. D. (1939) za artefakt, będący rezultatem wytrącenia się bardziej płynnej części plazmy generatywnej pod działaniem utrwalaczy. Moim zdaniem przypomina to raczej normalny rozwój komórki generatywnej u *Angiospermae*, gdzie po podziale jądra mikrospory fragmoplast wygina się beczułkowato, tworząc błonę odcinającą komórkę generatywną od wegetatywnej. Błona ta ulega następnie resorbcji i pozostaje po niej wolna przestrzeń w postaci szpary, która oddziela komórki. Komórka generatywna przybiera kształt kulisty, odrywa się od ścianki i przesuwa się do środka wegetatywnej. Nie mogłaby tego uczynić, gdyby rozdziela ją błona nie uległa resorbcji. Błona ta, według S t r a s b u r g e r a, jest natury plazmatycznej. Rozpuszcza się ona w 45% kwasie octowym (S c h n a r f W. 1951). Być może, że u *L. silvatica* sierpowate szpary są właśnie pozostałością po tego rodzaju błonie, która pod działaniem utrwalaczy i barwnika mogła ulec rozpuszczeniu i dlatego nie znalazłam jej na preparatach. W tym stadium widziałam również tworzenie się błony dzielącej tetradę na cztery mikrospory, z których każda zawierała po dwa jądra (rys. 15d, e).

Szczeliny sierpowate po pewnym czasie zanikają, a jądro generatywne, otoczone specjalną drobnoziarnistą plazmą, przesuwa się w stronę jądra wegetatywnego i dzieli się tam na dwie komórki plemnikowe. Procesowi temu towarzyszy wzrost masy plazmatycznej i wytworzenie się egzyny w tetradzie. Samego podziału nie udało mi się uchwycić, ale widziałam tetradę zbudowaną z czterech ziaren pyłkowych po trzy jądra w każdym (rys. 15f).

Na ogół obserwacje moje zgodne są z obserwacjami W u l f a odnoszącymi się do rozwoju ziaren pyłkowych u *Juncaceae*. Różnią się od pracy M a l h e i r o s N., D e C a s t r o D. i C â m a r a A. (1947) w szczegółach dotyczących III-go podziału.

Badacze portugalscy uważają, że profaza III-go podziału przebiega wspólnie dla czterech jąder tetrady, a w metafazie chromosomy łączą się ze sobą końcami tworząc cztery pierścienie. Oba te stadia widać na załączonych w ich pracy mikrofotografiach.

Tego rodzaju zjawiska nie występowały u *L. silvatica*. Ö s t e r g r e n, który jak i portugalczyki pracował nad *L. purpurea*, nie znalazł wyżej wymienionych zjawisk w swoich preparatach. Uważa on, że różnice te mogły być wywołane odrębnymi warunkami hodowli, lub różnicami w genotypie *L. purpurea* (Ö s t e r g r e n G. 1949 r.).

IV. DYSKUSJA

Badania przeprowadzone nad materiałem z 8 gatunków *Luzula* rosnących w Polsce potwierdziły przede wszystkim dotychczasowe obserwacje nad przebiegiem mitozy w rodzaju *Luzula*. Obrazy anafazowego rozchodzenia się chromosomów wskazują na brak zlokalizowanego centromeru u wszystkich gatunków tego rodzaju. Wydaje się więc, że centromer rozproszony jest cechą rodzajową znaną dotychczas w świecie roślinnym tylko w rodzaju *Luzula*. Byłoby kwestią nader interesującą zbadać, jak zachowują się chromosomy w rodzaju *Juncus* i czy cała rodzina *Juncaceae* posiada odrębną strukturę chromosomów.

Co się tyczy liczby chromosomów u różnych gatunków *Luzula*, to dla *L. silvatica*, *spadicea*, *nemorosa*, *pallescens*, *multiflora* i *spicata* stwierdzono występowanie liczb chromosomów poprzednio ustalonych dla danych gatunków z innych stanowisk. Liczba $2n = 54$ znaleziona u *L. sudetica* z Tatr nie była dotychczas znana w obrębie tego gatunku.

Zależność wymiarów chromosomów od stopnia poliploidalności wykazywała wyraźną odwrotną proporcjonalność między ilością chromosomów i ich wymiarami. H. N o r d e n s k i ö l d (1951)

rozporządzająca znacznie większym materiałem porównawczym niż posiadany przeze mnie, wyróżniła w badanym przez siebie materiale następujące typy chromosomów różniących się wymiarami:

Typ AL wielkość chromosomów ca. 2p. dla gatunków o $2n = 12$

Typ BL wielkość chromosomów ca. $1/2$ typu AL

Typ CL wielkość chromosomów ca. $1/2$ typu BL

Stosunki między ilością a wymiarami chromosomów układają się wg. *Nordenskiöld* rozmaicie w poszczególnych gatunkach lub grupach pokrewnych gatunków. *Nordenskiöld* wyróżnia poliploidy zwykłe, gdzie zwiększa się ilość chromosomów bez zmiany w ich wymiarach. Jako przykład podaje ona diploidalną *L. campestris* ($2n = 12$), tetraploidalną *L. multiflora* ($2n = 24$) i heksaploidalną *L. multiflora* ($2n = 36$), które wszystkie posiadają ten sam typ AL chromosomów, bez względu na stopień poliploidalności. Obserwacje moje nad wielkością chromosomów wykazały, iż tetraploidalna *L. multiflora* posiadała o połowę mniejsze chromosomy od gatunków diploidalnych o $2n = 12$, zaś jej forma heksaploidalna wyraźnie mniejsze chromosomy niż forma tetraploidalna. Występowania chromosomów o tych samych wymiarach przy różnym stopniu poliploidalności nie stwierdziłam w żadnej z badanych roślin.

Następnie *Nordenskiöld* wyróżnia tak zwane przez nią poliploidy specjalne, u których wraz z uwielokrotnieniem garnituru chromosomów zmniejszają się odpowiednio wymiary chromosomów. Autorka nazywa to poliploidalnością wewnętrzną (endo-nuclear poliploidy). Zjawisko to występuje powszechnie w badanym przez nas materiale.

Wreszcie *Nordenskiöld* wyróżnia typy aneuploidalne, w których zamiast jednego lub kilku chromosomów typu AL może występować podwójna ilość chromosomów typu BL lub zamiast chromosomów typu BL — odpowiednia podwójna ilość chromosomów typu CL. Jako przykład można przytoczyć za *Nordenskiöld* zbadane przez nią dwie rasy *L. spicata*, z których jedna miała 12 chromosomów typu AL, a druga miała 14 chromosomów w tym 10 typu AL i 4 BL. Podobne przykłady podaje *Nordenskiöld* dla innych gatunków jak *L. oresta* i *L. groenlundica*.

Zjawiska tego w badanym przeze mnie materiale nie stwierdziłam. Zawsze wszystkie chromosomy danego gatunku były mniej więcej jednakowej wielkości. Formy aneuploidalne opisane przez *Nordenskiöld* niewątpliwie wskazują, iż w pewnych wypadkach chromosomy typu BL czy CL mogły powstać z chromosomów

typu AL czy BL na drodze fragmentacji. Czy i w jakim stopniu zjawisko fragmentacji odegrało rolę w powstawaniu typów poliploidalnych w obrębie rodzaju *Luzula* wymaga dalszych badań przede wszystkim eksperymentalnych. Należało by zbadać jak zachowywać się będą wymiary chromosomów po podwojeniu ich liczby np. kolchicyną a następnie jak zachowywać się będą wymiary chromosomów u mieszkańców między gatunkami czy rasami o różnej liczbie chromosomów. Opublikowane w roku 1951 przez Mello-Sampayo, De Castro i Melheiros-Gardé wyniki obserwacji nad autotetraploidalną *L. purpurea* otrzymaną przy pomocy kolchicyny wskazują, iż wraz z podwojeniem liczby chromosomów maleją wyraźnie ich wymiary.

Oprócz fragmentacji u *Luzula* może wchodzić w rachubę zjawisko przeciwne a mianowicie łączenie się mniejszych chromosomów w większe. Ponieważ przeszło połowa zbadanych cytologicznie gatunków *Luzula* posiada $2n = 12$ i jedynie *L. purpurea* posiada $2n = 6$, już w 1949 r. N. Wagner wysunęła przypuszczenie, iż podstawową liczbą diploidalną w rodzaju *Luzula* jest 12, zaś 6 chromosomów *Luzula purpurea* powstało z połączenia się w pary pierwotnych 12 chromosomów. Teoria ta nie ma dotąd żadnego poparcia.

Badania moje nad przebiegiem podziału redukcyjnego w K.M.P. *Luzula silvatica* wykazały w ogólności obraz zgodny z opisami przebiegu mejozy u *Luzula purpurea* podanymi przez badaczy portugalskich i przez Wulfa dla *Juncus*. Jednak przebieg mikrosporoogenezy i podziału jąder generatywnych nie jest jeszcze dostatecznie wyjaśniony i w niektórych szczegółach wymaga dalszych, bardziej dokładnych badań.

Całkiem otwarte jest zagadnienie, czy typ chromosomów o rozproszonym centromerze jest bardziej pierwotnym w stosunku do chromosomów o centromerze zlokalizowanym, jak to uważają Lima-de-Faria (1949) i De Castro (1950), czy też na odwrót należy go uważać za zjawisko wtórne. Fakt występowania centromeru rozproszonego w niedużych niespokrewnionych grupach systematycznych, jak *Juncaceae* czy *Hemiptera* wskazuje raczej, iż jest to zjawisko wtórne. Niewątpliwie jednak rodzaj *Luzula* przedstawia interesującą grupę roślin w obrębie roślin kwiatowych, o odrębnym typie chromosomów warunkującym w pewnych wypadkach nowe drogi ewolucyjne, nieznane u roślin o chromosomach z centromerem zlokalizowanym.

SUMMARY

1. The course of mitosis in all investigated *Luzula* species is of the same type as was described by Portuguese authors for *Luzula purpurea* Link. and suggest the lack of the localised centromere in the chromosomes of all *Luzula* species.
2. The somatic chromosome numbers for following *Luzula* species from natural stations in Poland were determined: $2n = 12$ for *L. silvatica*, *L. spadicea*, *L. nemorosa*, *L. pallescens* and *L. spicata*, $2n = 24$ and 36 were found for *L. multiflora*, $2n = 54$ for *L. sudetica* and $2n$ more than 50 for *L. pilosa*.
3. There is a strict inverse relation between chromosomes number and their dimensions.
4. The meiosis and microsporogenesis in *Luzula silvatica* was investigated. It was found, that the first mitotic division in the microspore of this species runs separately for each of the four nuclei.
5. The possibility of the formation of polyploid numbers of chromosomes by the way of chromosomes fragmentation is discussed.

CYTOWANA LITERATURA

- Berger C. A., 1949. The cytology of *Luzula*. Amer. Jour. Bot. 34, 194.
- De Castro D., 1948. Lampbrush chromosomes in plants. Portugaliae Acta Biologica. Série A, 11 259—261.
- De Castro D., Câmara A., Malheiros N., 1949. X-Rays in the centromere problem of *Luzula purpurea* Link. Genética Ibérica. 1, Num. 1, 49.
- De Castro D., 1950. Notes on two cytological problems of the genus *Luzula* DC. Genética Ibérica. 2, Num. 2—3, 201—209.
- De Castro D., Mello-Sampayo T., 1951. Observações sobre *Luzula purpurea* Link. Heterocromatina. Asinapsis. Brotéria. 20 (47). Fascs. II—III.
- La Cour L. F., 1949. Nuclear differentiation in the pollen grain. Heredity, 3, 319—337.
- Ferreira de Almeida J. L., Mello-Sampayo T., 1950. Sobre a diferenciacao nuclear nos microsporos de *Luzula purpurea* Link. Boletim da Sociedade Broteriana, 24 (2a série), 323—332.
- Hughes-Schrader S., Ris H., 1941. The diffuse spindle attachment of coccids verified by mitotic behaviour of induced chromosome fragments. J. Exp. Zool. 87, 429—456.
- Lima-De-Faria A., 1949. a) The structure of the centromere of the chromosomes of rye. Hereditas, 35, 77—89.

- L i m a - D e - F a r i a A., 1949 b) Genetics origin and evolution of kine-
tochores. Hereditas, 35, 422—444.
- L ö v e A., L ö v e D., 1944. Cyto-Taxonomical studies on boreal plants II.
Some notes on the chromosome numbers of *Juncaceae*. Arkiv for Bo-
tanik, 31 B.
- L ö v e A., L ö v e D., 1948. Chromosome numbers of northern plant
species. Reykjavik.
- M a l h e i r o s N y d i a, D e C a s t r o D., C â m a r a A., 1947.
Cromosomas sem centrômero localizado. O caso da *Luzula purpurea*
L i n k. Agronomia Lusitana, 9, Nr 1.
- M a l h e i r o s N y d i a, G a r d é A. 1947. Contribuições para o estudo
citologico do género *Luzula* L i n k. Agronomia Lusitana, 9, Nr 1.
- M e l l o - S a m p a y o T., D e C a s t r o D., M a l h e i r o s - G a r-
d é N., 1951. Observações sobre a autotetraploidia induzida pela col-
quicina em *Luzula purpurea* L i n k. Agronomia Lusitana, 13, 1—11.
- N o r d e n s k i ö l d H., 1951. Cyto-Taxonomical studies in the genus
Luzula. Hereditas 37, 325—355.
- N o r o n h a - W a g n e r M., 1949. Subsidio para o estudo citologico do
genero *Luzula* DC. Genética Ibérica, 1, Nr 1.
- Ö s t e r g r e n G., 1949. *Luzula* and the mechanizm of chromosome mov-
ments. Hereditas, 35, 445—468.
- S c h n a r f K., 1941, Vergleichende Cytologie des Geschlechtsapparates
der Kormophyten. Berlin, Bornträger.
- T h o m a s T., 1950. Centromere precocity in *Luzula*. Heredity, 4, 137—138.
- W u l f H. D., 1939. Die Pollenentwicklung der Juncaceen. Jb. wiss. Bot. 87,
553—566.