Badania embriologiczne nad *Hypochoeris uniflora* Vill.

Embryological studies in Hypochoeris uniflora Vill.

ANNA SZWABOWICZ

z Zakładu Anatomii i Cytologii Roślin U. J.

(Wpłynęło dn. 28.X.53)

W s t ę p

Compositae stanowią rodzinę, w której rozmnażanie na drodze apomiksji jest dość rozpowszechnione. Największą ilość gatunków apomiktycznych stwierdzono obok *Gramineae* właśnie wśród przedstawicieli tej rodziny (Gustafsson 1947, Bergman 1935). Ze znanych przykładów wystarczy wymienić rodzaje *Antennaria*, *Hieracium* i *Taraxacum* rozmnażające się przez partenogenezę diplosporyczną albo też połączoną z aposporią (Gustafsson 1947, Schnarf 1929).

Znane są liczne przypadki, gdy apomiksja łączy się z poliploidalnością; w obrębie rodzaju *Crepis* apomiktyczne gatunki mają $2n = 33, 44, 55, 77$ lub 88 , podczas gdy u wszystkich seksualnych gatunków należących do tej samej grupy $2n = 22$ (Gustafsson 1947).

Jednakże badania Bergmana (1935) nad *Leontodon hispidus* L. ($2n = 14$) i *Picris hieracioides* L. ($2n = 10$) wykazały, że tendencja do rozmnażania apomiktycznego może istnieć również wśród gatunków diploidalnych, a najnowsze badania nad *Doronicum* (Wcisło 1952) dowiodły, że i wysokie poliploidy mogą mieć normalne rozmnażanie seksualne.

Apomiksja zatem nie wiąże się wyłącznie z poliploidalnością; gatunki diploidalne, o niskiej liczbie chromosomów, mogą ją również niekiedy wykazywać. Jednakże zjawiska apomiksji u diploidów zdają się być stosunkowo rzadkie. Mając to zagadnienie na uwadze wybrałam do badań nad rozmnażaniem gatunek *Hypochoeris uniflora* Vill. *Hypochoeris* jest rodzajem systematycznie bliskim rodzaju *Leontodon*; *H. uniflora* jest podobnie jak *Leontodon hispidus* gatunkiem diploidalnym. Dla tatrzańskich przedstawicieli tego gatunku M. Skalińska (1950) ustaliła somatyczną liczbę chromosomów $2n = 10$. Liczba ta została potwierdzona przez Stebina, Jenkinsa i Walters (1953) dla roślin pochodzących z Ogro-

du Botanicznego w Kopenhadze. Płytkę metafazową z komórki peryblemu w stożku wzrostu korzenia rośliny z Tatr przedstawia fig. 1. Chromozomy badanego gatunku są duże, zróżnicowane odnośnie wielkości i kształtu. Długość chromosomów najmniejszej pary wynosi w przybliżeniu $3,3 \mu$, największej zaś $7,3 \mu$. Przeważają chromozomy nierównoramienne z kinetochorem subterminalnym. Pod względem embriologicznym gatunek *H. uniflora* w ogóle nie był dotychczas opracowany, jak o tym świadczy brak jakiejkolwiek wiadomości o całym rodzaju *Hypochoeris* w niedawno opublikowanej „Plant Embryology” Johansena (1950).

Badany przeze mnie gatunek występuje w górach Europy (w Alpach, Sudetach i Karpatach) w piętrze subalpejskim i alpejskim na humusowych słonecznych zboczach (Hegi, 1929).

Materiał i metody pracy

Materiał mój pochodzi z dwu stanowisk: w Tatrach Wysokich z trawiastego zbocza pod Opalonym (wys. około 1700 m) oraz w Tatrach zachodnich spod Giewontu (wys. 1800 m n. p. m.).

Młodsze i starsze pączki oraz rozwinięte i przekwitłe kwiaty utrwalalam w terenie; pączki zanurzane były na dwie minuty w mieszaninie alkoholu 95% z kwasem octowym (w stosunku 3 : 1), po czym przenoszono je do utrwalacza Navashina rozcieńczonego do połowy wodą destylowaną.

Grubość skrawków mikrotomowych wynosiła 10 i 14μ . Dla badania woreczków zalążkowych najlepsze obiekty otrzymywałam na przekrojach podłużnych.

Część preparatów, głównie młodsze stadia, barwiłam metodą Newtona fioletem gencjanowym, różnicując roztworem fenolu w ksylolu, część zaś, głównie starsze stadia, hematoksyliną alunową Mejera.

Rysunki wykonałam spod obiektywów: 8a ($71\times$) Reicherta, obiektywów immersyjnych Leitz 90 $\times$ i 100 $\times$ przy okularach 5 $\times$ PZO, 9 $\times$ Reicherta i K 20 $\times$ Zeissa. Użyłam aparatu rysunkowego Leitz. Powiększenia rysunków podane są przy odnośnych figurach tekstu.

Wykształcenie pylników i pyłku.

W utrwalonym materiale najmłodszym stadium znalezionym w pylnikach były tetrady pyłku; na ogół są one wykształcone prawidłowo. Również obserwowane w późniejszych stadiach ziarna pyłku mają wygląd normalny. Posiadają one egzynę z charakterystyczną rzeźbą i trzema porami. W jednym tylko koszyczku, uszkodzonym przez larwy owadów, zaobserwowałam w pyłku pewien procent ziarn nadmiernie dużych. Zaobser-

wowane zjawisko wymagałoby dalszych badań, które jednak wychodzą poza zakres obecnej pracy.

W komorach pylnikowych na uwagę zasługuje wygląd tapetum. W późniejszych stadiach jest ono przekształcone w peryplazmodium. Po szczególne komórki tapetum zatracają błony i zlewają się wypełniając przestrzeń między pierwotnymi ziarnami pyłku. Jądra peryplazmodium w tym stadium silnie się barwią i często mają charakterystyczny kształt pałeczkowaty.

Z a łą ż e k i w o r e c z e k z a łą ż k o w y.

a) Szczegóły budowy i rozwoju załązka.

Załązek u *Hypochoeris uniflora* jest jak u wszystkich *Compositae* anatropowy o jednym integumencie. Integument we wczesnych stadiach składa się w całości z wielobocznych komórek, o dużych, silnie barwiących się jądrach. Warstwa komórek epidermalnych nie wyróżnia się wyraźnie od reszty. W miarę wzrostu załązka w integumencie wyróżnicowuje się wewnętrzna partia komórek, na przekroju okrągłych lub owalnych, a w pobliżu bieguna antypodalnego silnie wkliniowujących się. Komórki wewnętrznych warstw integumentu barwią się silniej od reszty. W starszym załązku powiększają swe rozmiary i wykazują tendencję do rozluźniania.

Najbardziej wewnętrzna część integumentu tzw. integumentalne tapetum, przylegająca bezpośrednio do woreczka zbudowana jest z jednej warstwy komórek, początkowo prawie izodiametrycznych na przekroju prostokątnych, stopniowo wydłużających się w kierunku prostym do osi podłużnej załązka. Komórki te, bogate w treść cytoplazmatyczną, w młodszych załązkach barwią się tak samo jak pozostałe komórki integumentu, w późniejszych stadiach zaś znacznie intensywniej.

W części mikropylarnej integumentu obserwujemy kilka, zwykle około ośmiu, włosowato wydłużonych komórek.

Hypochoeris uniflora posiada załązek cienkoosrodkowy; jego nucellus zbudowany jest z jednej warstwy komórek. Jest on widoczny w młodych załązkach jako owalny lub nieco klinowaty twór otoczony częściowo przez obrastający go integument. W stadium późniejszym komórki ośrodka otaczają komórkę archesporu. Należy zaznaczyć, że tkanka nucellusa stosunkowo wcześniej ulega degeneracji. W początkowych stadiach rozwoju woreczka załązkowego widzimy już tylko jej szczątki, szczególnie w części chalazalnej. W woreczku dojrzałym na biegunie antypodalnym zauważyć się dają wzdłuż ścian woreczka drobne komórki. Podobne twory u *Tragopogon*, *Bidens* i *Calendula* interpretuje Dahlgren (1920, str. 490 i 507) jako resztki nucellusa. U *Hypochoeris uniflora* mogą to być jednak komórki integumentu wnikaające do światła woreczka.

W miarę rozwoju kształt, jak też rozmiary zalążka ulegają zmianie. Z prawie kulistego, a raczej w zarysie lekko sercowatego, zalążek przekształca się w twór bardzo wydłużony. Również woreczek przechodzi ewolucję kształtu. W początkowych stadiach owalny, rozszerza się powoli w części środkowej, przyjmując w dojrzałej swej postaci formę wrzecionową. Część najszersza woreczka przypada wówczas na wysokości komórki jajowej i jądra bielkowego (fig. 8). Biegun antypodalny jest często bardzo wąski i wydłużony.

Dzięki znacznemu wydłużaniu się zalążka ulegają zmianie w ciągu rozwoju wzajemne proporcje woreczka i zalążka: długość bardzo młodego woreczka ośmiojądrowego mieści się w długości zalążka około 2,5 razy, natomiast dojrzałego woreczka w kwiecie rozwiniętym około 4 razy.

b) Rozwój woreczka zalążkowego.

Woreczek zalążkowy rozwija się z jednej komórki archesporu, stanowiącej równocześnie komórkę macierzystą woreczka. Wyróżnia się ona swoimi rozmiarami spośród otaczających komórek nucellusa i integumentu. Jest bogata w treść i posiada duże, jasne jądro.

Podziału mejotycznego w moim materiale nie obserwowałam, natomiast miałam możność oglądać już gotowe diady oraz tetrazy. Komórki diady są stosunkowo duże i oddzielone od siebie wyraźną błoną komórkową. Obecność tetrad świadczy o skutecznie zakończonych podziałach mejotycznych. Spośród komórek tetrazy chalazalna makrospora daje początek woreczkowi zalążkowemu (fig. 2 i 3).

Różne stadia rozwojowe wtórnego ośmiojądrowego woreczka zalążkowego były reprezentowane w badanym materiale dość licznie. W stadium dwujądrowym (fig. 4) obserwowałam silną wakuolizację; jądra w pobliżu biegunów woreczka połączone były pasmem cytoplazmy. Rozsuniecie jąder świadczy o wcześnie zachodzącej polaryzacji. W woreczku czterojądrowym, przy dalej jeszcze posuniętej polaryzacji, dwa jądra w części chalazalnej leżeć mogą w poprzek woreczka, jedno obok drugiego (fig. 5); w późniejszych stadiach leżą one piętrowo jedno nad drugim

Fig. 1—7b. *Hypochoeris uniflora*. 1. — metafaza somatyczna ($\times 3000$). 2 — tetrada z powiększoną makrosporą chalazalną. 3. — rozwijająca się makrospora. 4. — stadium dwujądrowe woreczka zalążkowego. 5 — stadium czterojądrowe woreczka zalążkowego — młodsze. 6. — stadium czterojądrowe woreczka zalążkowego — starsze. 7a — podział mitotyczny poprzedzający stadium ośmiojądrowe (rekonstrukcja z pięciu kolejnych skrawków) — (fig. 2—7a $\times 650$). 7b — jedna z czterech płytek metafazowych ($\times 2300$).

1. — Somatic metaphase ($\times 3000$). 2. — normal tetrad; the basal megaspore enlarged. 3. — the basal megaspore after the abortion of the three sister-cells. 4. — bi-nucleate embryosac, 5, 6. — younger and older four-nucleate embryosac. 7a — the last mitoses preceding the eight-nucleate stage (reconstruction from 5 successive sections) (Fig. 2—7a $\times 650$), 7b — One of the four plates in higher magnification ($\times 2300$).

Fig. 1—7b.

(fig. 6). Również w części mikropylarnej zwykle, (choć nie zawsze), jedno jądro położone jest nad drugim.

Często w młodszych stadiach rozwoju woreczka zalążkowego można jeszcze znaleźć na biegunie mikropylarnym szczątki wyciśniętych i zdegenerowanych makrospor siostrzanych. Widoczne są też jeszcze resztki nucellusa, głównie dokoła chalazalnej części woreczka.

W jednym z rozpatrywanych zalążków miałam możliwość zaobserwować ostatni podział mitotyczny poprzedzający stadium ośmionajdrowe (fig. 7a). Jak wiadomo w tym czterojądrowym stadium, jedno z dzielących się na biegunie mikropylarnym jąder daje początek dwóm synergidom, podczas gdy drugie daje jądro komórki jajowej i jedno jądro biegunowe — również jako twory siostrzane. Na biegunie chalazalnym z jednego z obu jąder powstają dwie antypody, trzecia zaś antypoda oraz drugie jądro biegunowe rozwijają się z drugiego jądra, którego wrzecziono mitotyczne podczas podziału zorientowane jest prostopadle do poprzedniego. Na obrazach mikroskopowych omawianego zalążka na pięciu kolejnych skrawkach miałam możliwość stwierdzenia, że te podziały odbywają się ściśle jednocześnie; wszystkie cztery jądra były w stadium metafazy. Dwie płytki metafazowe znajdowały się na biegunie mikropylarnym, trzecia na biegunie chalazalnym, wreszcie czwarta odsunięta była nieco od tego bieguna ku centrum; na podstawie porównania z rozmieszczeniem jąder w stadium czterojądrowym, można przypuszczać, że to położenie jądra jest normalne. Wobec tego, że oś wrzecziona jest tu zorientowana równolegle do osi podłużnej woreczka zalążkowego, po podziale jedno z potomnych jąder znalazłoby się w pobliżu obu pozostałych antypod, a drugie leżałoby w świetle woreczka nieco bliżej środka.

Należy dodać, że w woreczku tym można było ustalić liczbę chromosomów w niektórych płytkach, a zwłaszcza zupełnie wyraźnie w płytce metafazowej jądra, mającego dać po podziale jądro biegunowe i trzecią antypodę (fig. 7b). Ułatwia tu liczenie niezmiernie niska liczba chromosomów u badanego gatunku ($2n = 10$). W normalnym haploidalnym woreczku zalążkowym jądra posiadają po pięć chromosomów. Spostrzeżenie to jest ważne, gdyż świadczy o odbytym w stadium wcześniejszym podziale redukcyjnym.

W gotowych młodych woreczkach zalążkowych mogłam wyróżnić wszystkie charakterystyczne elementy: aparat jajowy, dwa jądra biegunowe blisko siebie oraz trzy antypody. Zlanie jąder biegunowych i przesunięcie ich do centrum ku aparatowi jajowemu następuje prawdopodobnie wcześniej. W bardzo rzadkich przypadkach jądro bielkowe może zachować położenie centralne.

c) Elementy dojrzałego woreczka.

W dojrzałym woreczku komórka jajowa, synergidy oraz jądro biel-mowe wykształcone są w sposób typowy (fig. 8). Synergidy, w zarysie trójkątne, bardzo duże, z wakuolą w rozszerzonej części, sięgają silnie wydłużonymi częściami do mikropylu, nie wchodząc weń jednak głęboko. Ich jajowate, jasne jądra ustawiają się zazwyczaj wzdłuż osi długiej komórek. W komórce jajowej treść gromadzi się wokół jądra, powyżej zaś występuje duża wakuola. Większe od jądra komórki jajowej jądro biel-mowe o dużym, silnie wybarwionym jąderku, leży w pobliżu komórki jajowej.

Największą trudność przedstawiało w dojrzałym woreczku znalezienie antypod. W młodszych stadiach występują wyraźnie trzy antypody, natomiast w woreczkach starszych degenerują one i widoczne są tylko w formie ciemno wybarwionych szczątków (fig. 8), po czym znikają zupełnie. Kilkakrotnie w kwiatach już rozwiniętych mogłam zaobserwować ich szczątki w bardzo wydłużonej i zwężonej części chalazalnej woreczka. W woreczkach starszych zadecydowanie o ilości, a nawet obecności antypod jest często bardzo trudne. Trudność polega na tym, że biegun chalazalny woreczka jest pozbawiony tapetum, a wydłużone trójkątne komórki przylegającej części integumentu mogą robić wrażenie antypod (fig. 9).

d) Nienormalne woreczki zalążkowe.

Wśród około pięćdziesięciu dojrzałych woreczków, które obserwowałam, znalazłam oprócz przeważającej ilości woreczków normalnych również kilka wykształconych nieprawidłowo. Dwa zalążki posiadały woreczki pozbawione całkowicie treści: jeden z nich nie odbiegał kształtem od innych, drugi zaś był rozczłonkowany i prawie w całości zarośnięty tkanką integumentu. W spłaszczonej chalazalnej i centralnej części widoczna była tylko ściana dna woreczka, w części mikropylarnej, w bezkształtnej zawartości trudno było wyróżnić jakieś elementy.

Inne anomalie dotyczyły wewnętrznej organizacji woreczka. Jeden z woreczków wykazywał opóźniony i defektywny wzrost (fig. 10). Widoczne w nim były zarysy synergid, pod nimi przypuszczalnie komórka jajowa nosząca cechy degeneracji oraz domniemane jądra biegunowe jeszcze nie złane, chociaż w normalnym woreczku proces ten zachodzi stosunkowo wcześniej. Obecności antypod nie stwierdziłam, co zresztą ze względu na ich znikliwość jest rzeczą normalną.

Drugi nienormalny woreczek zawierał 12—13 jąder (fig. 13 a, b). Woreczek ten był nadmiernie rozszerzony. W środkowej jego części zamiast typowych dwóch jąder biegunowych zaobserwowałam 7—8 jąder: cztery z nich były w pewnej odległości od głównej grupy. Na biegunie mikropylarnym znajdowały się dwa wyraźne, lecz nadmiernie duże jądra synergid ze zwiększoną ilością jąderek, a oprócz nich jeszcze trzy mniejsze jądra; brak było natomiast typowo wykształconej komórki jajowej.

Fig. 8—12. *Hypochoeris uniflora*. 8. dojrzały woreczek zalążkowy, antypody degenerujące. 9. biegun chazalny dojrzałego woreczka zalążkowego z widocznymi jeszcze antypodami. 10. woreczek zalążkowy nietypowo wykształcony. 11. górna część woreczka zalążkowego z wpukloną komórką integumentu (fig. 8—11 $\times 343$). 12. zarodek w endospermie ($\times 240$).

8 — mature embryosac with abortive antipodals. 9 — three antipodals in the chalazal region of a mature embryosac. 10 — abnormal embryosac. 11 — top of a normal embryosac with an enlarged cell of the integument. (fig. 8—11 $\times 434$), 12 — embryo surrounded by endosperm ($\times 240$).

Fig. 13a. b. *Hypochoeris uniflora*. Anormalny woreczek zalążkowy o zwiększonej ilości jąder przedstawiony na dwóch przekrojach ($\times 434$).
Abnormal embryo sac with increased number of nuclei (two successive sections) ($\times 434$).

W woreczku tym mamy do czynienia nie tylko z powiększoną ilością jąder, ale równocześnie z prawie zupełnym brakiem zróżnicowania elementów i zakłóceniem polaryzacji.

W trzecim wreszcie przypadku chodziło o woreczek wykształcony zupełnie prawidłowo, w którego światło jednak wyraźnie wpuklała się jedna komórka integumentu (fig. 11).

Drobniejszych odchyleń od normy w pracy mojej nie uwzględniam.

Z a r o d e k.

Wnikania łagiewki pyłkowej ani najmłodszych stadiów rozwoju zarodków nie obserwowałam. W moim materiale znalazłam zarodki wielokomórkowe (fig. 12), a także znacznie starsze z wykształconymi już liścieniami i wyraźnym wieszadelkiem. Obecność wieszadelka świadczy o rozwoju zarodka z komórki jajowej.

Endosperma w tych stadiach jest już całkowicie rozwinięta. W części zewnętrznej przy ścianach woreczka składa się ona z drobnych, zwarcie ułożonych komórek, środek woreczka wypełniają natomiast komórki duże, o nieregularnych kształtach.

D y s k u s j a.

Najczęstszych przykładów apomiksji dostarczyły dotychczas gatunki poliploidalne. Jednak praca Bergmana (1935) nad *Leontodon hispidus* ($2n = 14$) i *Picris hieracioides* ($2n = 10$) oraz praca Wcisło (1952) nad *Doronicum austriacum* ($2n = 60$) i *Doronicum Clusii* ($2n = 120$) udowodniły, że pewne diploidy mogą również wykazywać skłonność do apomiksji. a niektóre wysokie poliploidy mogą posiadać zdolność normalnego rozmnażania seksualnego. Przystępując do opracowania pod względem embriologicznym gatunku *Hypochoeris uniflora* Vill. postawiłam sobie pytanie, czy gatunek ten, będący gatunkiem diploidalnym ($2n = 10$) rozmnaża się seksualnie czy też apomiktycznie.

Podziałów mejotycznych w komórkach macierzystych pyłku w materiale moim nie znalazłam. Jednakże normalnie wykształcone tetrady i całkowita płodność pyłku pozwalają przypuszczać, że podziały te miały przebieg prawidłowy.

Również nie napotkałam na podziały komórki macierzystej woreczka zalążkowego. Obserwowane przeze mnie stadia późniejsze — diady, a następnie tetrady, o wyglądzie normalnym, wskazują na prawidłowy przebieg obu podziałów mejotycznych. Zaobserwowany przeze mnie wzrost chalazalnej makrospory (fig. 2) oraz obecność szczątków siostrzanych komórek (fig. 3) świadczą o tym, że woreczek rozwinął się z jednej makrospory. Nadto opisany wyżej (fig. 7 a, b) podział mitotyczny w stadium czterojądrowego woreczka, w którym cztery metafazowe płytki zawierają każda po pięć chromosomów, dowodzi jego haploidalnego charakteru.

Znane są gatunki roślin, u których mejoza ulega zakłóceniu w zalążkach: już J u e l (1895, 1900 b) wykazał, że u pewnych gatunków *Antennaria* komórka macierzysta woreczka rozwija się wprost w woreczek zalążkowy z ominięciem obu podziałów mejotycznych, a więc bez tworzenia się tetrad (cytow. wg Sharpa - Jaretzkyego 1931, Schnarfa 1929). Jak stwierdził Rosenberg (1927), u *Hieracium* zostaje zapoczątkowany wprawdzie podział heterotypowy, chromosomy jednak nie rozchodzą się na bieguny w anafazie i dookoła całego ich kompleksu rozrzuconego wzdłuż wrzeciona tworzy się nowa błona jądrowa. Utworzone w ten sposób jądro restytucyjne odbywa normalnie podział homotypowy tak, że zamiast czterech jąder haploidalnych powstają dwa jądra diploidalne (cytow. wg Sharpa - Jaretzkyego 1931, Schnarfa 1929). W obu więc wymienionych przykładach powstają w efekcie woreczki zalążkowe, których elementy mają somatyczną liczbę chromosomów.

Woreczki diploidalne powstać też mogą drogą zaniku ścian między diadami i zlania się obu haploidalnych jąder. Zjawisko takie obserwował Bergman (1935) u *Leontodon hispidus* var. *hyoseroides* i podkreślił

nienormalny kształt jąder diady. W innych zalążkach tej samej rośliny obserwował B e r g m a n zanikanie ścian między komórkami tetrazy, tak że wszystkie cztery makrospory brały udział w rozwoju woreczka.

Elementy gotowego woreczka *Hypochoeris uniflora* mają charakter typowy. Potężnie rozwinięte synergidy odpowiadają dokładnie podanemu przez S c h n a r f a (1931, str. 14) opisowi tych komórek u *Compositae*. Również komórka jajowa i jądro bielmowe wykształcone są normalnie.

Zjawisko wczesnego zanikania antypod zaobserwowane u *Hypochoeris uniflora* nie jest czymś wyjątkowym u Okrytonasiennych. S c h n a r f (1931, str. 14) określa antypody jako twory bardzo zmienne i dlatego nie przypisuje im większego systematycznego znaczenia. Zanikanie antypod stwierdziła C u c h t m a n ó w n a (1930) u *Petunia violacea* i w pracy swej omówiła to zjawisko u innych *Solanaceae* (za G u i g n a r d' e m 1902) oraz u *Scrophulariaceae* (za B a l i c k ą - I w a n o w s k ą 1899), u *Malvaceae* (za S t e n a r e m 1925) i u innych rodzin. U *Compositae* antypody są niepozorne i częściowo wczesnie degenerują u przedstawicieli podrodziny *Liguliflorae* n. p. *Lactura muralis*, *Reichardia tingitana*, *Hypochoeris maculata*, *Crepis biennis* i różnych gatunków *Hieracium* (S c h n a r f 1931, str. 221, D a h l g r e n 1920).

Pozostaje omówienie przypadków teratologicznych. Wśród tworów nienormalnych znalezionych w toku mej pracy u *Hypochoeris uniflora* na uwagę zasługuje woreczek o zwiększonej ilości jąder, przy równoczesnym prawie całkowitym braku zróżnicowanych elementów (fig. 13 a, b). Woreczki podobnego typu opisane były w pracach embriologicznych. M. S k a l i Ń s k a (1928) obserwowała je u diploidalnego mieszańca *Aquilegia chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*. Woreczek podany przez nią na fig. 34 (str. 1359) posiadał elementy tylko częściowo zróżnicowane: zawierał bowiem cztery do pięciu wyraźnych antypod, natomiast wśród siedmiu komórek na biegunie mikropylarnym nie było można wyróżnić ani synergid ani komórki jajowej. C h i a r u g i i F r a n c i n i (1930) obserwowali wielokrotnie w woreczkach zalążkowych apomiktycznego gatunku *Ochna serrulata* anomalie dotyczące różnicowania elementów i to zarówno w woreczkach aposporycznych jak i utworzonych drogą normalnej sporogenezy. Anomalie te polegały na zwiększeniu ilości jąder biegunowych (od 3—6) kosztem elementów bieguna mikropylarnego lub chalazalnego. Zjawisko podobne było obserwowane u rodzaju *Alchemilla* (M u r b e c k 1901), a także sporadycznie u *Plumbago zeylandica* (D a h l g r e n 1916); u tego ostatniego gatunku wszystkie jądra przekształciły się w jądra biegunowe.

U *Ochna serrulata* występują też anomalie polaryzacji oraz zmniejszenie lub zwiększenie ogólnej ilości jąder w woreczkach zalążkowych. W woreczku jednojądrowym przedstawionym na fig. 201 Tab. X. można

dopatrzyć się zarysów synergid i komórki jajowej, natomiast pozostałe elementy stłoczone są w formie niezróżnicowanych jąder.

B e r g m a n (1935) natrafił na zwiększoną ilość jąder w woreczkach u *Leontodon hispidus*, gatunku rozmnażającego się seksualnie, zdradzającego jednak skłonność do aposporii. Nadliczbowe jądra obserwował on zarówno w diploidalnych woreczkach aposporycznych, jak i w pewnych nienormalnych woreczkach haploidalnych. Woreczki aposporyczne tworzyły się tu w obrębie chalazy poza właściwym terenem woreczka zalążkowego i miały liczbę jąder z reguły większą od ośmiu. W woreczkach tych zwykle wyróżnicowana była tylko komórka jajowa, czasami jednak również jądro bielmowe, antypody i synergidy. Te woreczki aposporyczne były zupełnie bezpłodne.

W koszyczkach jednej rośliny *Leontodon hispidus* var. *hyoseroides* znalazł B e r g m a n woreczki haploidalne utworzone przez zanik ścian między makrosporami. Wszystkie cztery makrospory razem rozwijały się w nienormalny woreczek ośmio- lub więcej jądrowy; zdarzały się woreczki, które zawierały dziewięć, jedenaście, dwanaście lub szesnaście jąder.

Zwiększoną ilość jąder w woreczku obserwowała raz jeden, a więc zupełnie wyjątkowo, R. C z a p i k ó w n a (1954) u seksualnie rozmnażającej się *Centaurea scabiosa*. Według autorki tej „twór taki przedstawia prawdopodobnie podwójny woreczek zalążkowy“.

W opisanym przeze mnie anormalnym woreczku u *Hypochoeris* wyodrębniały się dwie grupy jąder: jedna na biegunie mikropylarnym, druga w centrum woreczka. W pierwszej wyróżnicowane były wyraźnie tylko jądra synergid, grupa środkowa zawierała prawdopodobnie liczne niezlane jądra biegunowe. Jednakże charakter tych elementów był nieokreślony, gdyż brakło tu typowego ich zróżnicowania; przypuszczać należy, że woreczek ten podobnie jak u *Centaurea* jest tworem podwójnym. Wskazują na to zwiększone rozmiary woreczka oraz ilość jąder (około trzynastu). Znikliwe antypody w tym stadium w sąsiednich woreczkach już degenerują.

Znaleziony w badanym materiale woreczek z wpukloną komórką integumentalną (fig. 12) zasługuje na uwagę z tego względu, że znane są przypadki, gdy komórka taka rozwinąć się może w dodatkowy apomiktyczny zarodek, który wdziera się w światło woreczka normalnego.

Podkreślić muszę, że nienormalnie wykształcone woreczki trafiały się w moim materiale tylko sporadycznie, przy czym w jednym tylko przypadku zaistniałaby możliwość utworzenia dodatkowego zarodka z komórki integumentu.

Obserwowane przeze mnie zarodki znajdowały się wszystkie w części mikropylarnej woreczka i posiadały normalnie wykształcone wieszadełko,

czego nie obserwujemy nigdy w zarodkach powstałych z komórek nucellusa czy integumentu. Szczegóły te świadczą o tym, że zarodki *Hypochoeris uniflora* rozwijają się normalnie z komórek jajowych, a nie na drodze apomiksji.

S t r e s z c z e n i e

1. Tetrady pyłku u gatunku *Hypochoeris uniflora* Vill. ($2n = 10$) oraz gotowe ziarna pyłku są na ogół normalne. Ziarna pyłku otoczone są egzyną o charakterystycznej rzeźbie.

W komorach pylnikowych tapetum wykształcone jest w formie periplazmodium.

2. Zalążek jest odwrócony, cienkośrodkowy o jednym integumencie. Tkanka nucellusa degeneruje stosunkowo wcześniej. Jedyna komórka archesporu jest jednocześnie komórką macierzystą woreczka zalążkowego; daje ona tetradę. Chalazalna makrospora po trzykrotnym podziale daje początek ośmiojądrowemu woreczkowi zalążkowemu. W podziale mitotycznym czterojądrowego zalążka stwierdzono haploidalną liczbę chromosomów $n = 5$.

3. W dojrzałym woreczku zalążkowym synergidy, komórka jajowa i jądro bielmowe wykształcone są w sposób typowy i charakterystyczny dla *Compositae*. Antypody jednojądrowe, zakładają się w liczbie trzech, lecz wcześniej degenerują.

4. Wśród około pięćdziesięciu dojrzałych woreczków dwukrotnie obserwowałam woreczek ze zdegenerowaną treścią, raz zaś niezupełnie typowy w stadium degeneracji. Prócz tego znalazłam raz woreczek o zwiększonej ilości jąder, będący prawdopodobnie tworem podwójnym oraz woreczek z wpukloną do jego światła komórką integumentu.

5. Zarodek umieszczony jest typowo w części mikropylarnej. Wykształca on wieszadełko. Szczegóły te świadczą o jego pochodzeniu z komórki jajowej.

Pracę niniejszą wykonałam w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie, pod kierunkiem Prof. Dr M. Skalińskiej, której wyrażam głęboką wdzięczność za wskazówki i pomoc w czasie prowadzenia badań.

SUMMARY

The embryology and the mode of reproduction of *Hypochoeris uniflora* Vill. has been investigated on plants originating from two separate habitats in the Tatra Mts. This species has a normal sexual reproduction and shows no tendency to develop apomictic additional embryosacs, like those occurring occasionally in ovules of the closely related genus *Leontodon* (*L. hispidus*, Bergman, 1935).

Hypochoeris uniflora is a diploid species with ten somatic chromosomes (Fig. 1). Its pollen is wholly fertile. In the ovules the tetrad formation proceeds normally, the chalazal megaspore giving rise to the eight-nucleate embryo-sac, while the three sister-cells degenerate. Although the meiotic divisions were not observed, their normal course could be inferred from the occurrence of normal tetrads as well as from the reduced chromosome number found in the developing female gametophyte; in one ovule the last mitotic division in the four-nucleate stage could be studied; all the four nuclei were at the stage of metaphase (Fig. 7). Owing to the very low chromosome number of this species the haploid number ($n = 5$) could be established without difficulty.

The mature embryo-sac represents the normal type (Fig. 8), its antipodals however, seen in the number of three in younger stages, are of a very short duration and degenerate early. The majority of the investigated ovules (about 50) possess typically developed embryo-sacs. Exceptionally some abnormal embryo-sacs were found in the material studied. In two ovules the embryo-sac failed to develop, while in two others an abnormal development has taken place. In the first of these abnormal ovules degeneration phenomena were in progress; the egg-cell manifested signs of a beginning abortion and the fusion of the two polar nuclei which in the normal course of development occurs relatively early, was distinctly delayed. In the second abnormal embryo-sac (Fig. 13) the number of nuclei was increased, attaining 12 to 13; in the centre 7 to 8 nuclei were visible; the remaining 5 nuclei were grouped in the micropylar region, however a typical differentiation of the synergids and the egg-cells was lacking. Thus, the abnormal embryo-sac shows a disturbed polarisation and a defective differentiation of its components. It should be added that in another ovule an enlarged cell of the integument was pressed in into the cavity of an otherwise normal embryo-sac. This detail deserves mention since in some species such sporophytic cells may produce adventive embryos.

Abnormal embryo-sacs however represent rare exceptions. In later stages of seed development most ovules contain in the micropylar region a typically formed embryo with a distinct suspensor which shows its origin from the egg-cell.

The author's sincere thanks are due to Prof. Dr. M. Skalińska, Head of the Institute of Plant Anatomy and Cytology, Univ. of Krakow, for guidance and valuable advice during the course of the work.

LITERATURA.

- Bergman B., 1935. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Leontodon* und *Picris*. Sv. Bot. Tidskr. 29. 155—301.
- Chiarugi A. e Francini E., 1930. Apomissia in *Ochna serrulata* Walp. Nuovo Giornale Botanico Italiano, N. s. 37. 1—250.
- Cuchtmann S., 1930. O budowie woreczka zarodkowego *Petunia violacea* Lindl. Acta Soc. Bot. Pol. 7. 197 — 204.
- Czapik R., 1954. Badania nad cytologią i rozmnażaniem *Centaurea scabiosa* L. Acta Soc. Bot. Pol. 23, 175—194.
- Dahlgren K. V., 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung. Zeitschr. für Bot. 12. J. H. 9. 481 — 516.
- Dahlgren K. V., 1924. Studien über die Endospermibildung der Kompositen. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 18, H. 2. 177 — 203.
- Gustafsson A., 1946-47. Apomixis in higher plants. III. Biotype and species formation. Lunds. Univ. Arsskrift. Bd. 12.
- Hegi G., 1929. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. VI 2. München.
- Johansen D. A. 1950. Plant Embryology. Embryogeny of the Spermatophyta. Waltham, Mass. U. S. A., Chr. Bot. Comp.
- Poddubnaja - Arnoldi W., 1931. Ein Versuch der Anwendung der Embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischen Fragen. Beih. Bot. Zbl. Bd. XLVIII. 141 — 237.
- Schnarf K., 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin.
- Schnarf K., 1931. Vergleichende Embriologie der Angiospermen. Berlin.
- Sharp L. W. (übersetzt v. R. Jaretsky), 1931. Einführung in die Zytologie. Berlin.
- Skalińska M., 1927-28. Etudes sur la Stérilité partielle des Hybrides du Genre *Aquilegia*. Suppl. Bd. II. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. 1343 — 1372.
- Skalińska M., 1950. Studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. 20. Nr. 1. 45 — 68.
- Stebbins G. L. Jr., Jenkins J. A., a. Walters M. S., 1953. Chromosomes and phylogeny in the *Compositae*, tribe *Cichorieae*. Univ. Calif. Publ. Bot. 26. 401 — 430.
- Szafer Wł., Kulczyński St., Pawłowski B., 1924. Rośliny Polskie. Książnica Atlas. Lwów- Warszawa.
- Weislo H., 1952. Cytological and embryological studies in *Doronicum* L. Bull. Int. Acad. Pol. Sc. Sér. B. 1951 147 — 166.