

Nieco szczegółów z zakresu rozwoju pylników i pyłku u niektórych przed- stawicieli rodzaju *Gentiana*

I. *Gentiana asclepiadea* L.

(Quelques détails du développement des anthères
et du pollen chez certains représentants du genre
Gentiana. I — *Gentiana asclepiadea* L.).

(Tablica V.)

napisał

Z. WÓYCICKI.

(wpłynęło dnia 19. VI. 1931.)

Interesujące prace Guérina (1924, 1925) i Oeh-
lera (1927) nad GENTIANACEAE w związku z badaniami
mojemi, dotyczącymi warstwy wyściełającej pylniki (1916, 1921
1931), były przyczyną, dla której zająłem się wyjaśnieniem za-
chowania się jej u niektórych przedstawicieli wymienionego w ty-
tule rodzaju.

Chodziło mi więc przedewszystkiem o to, aby — wobec dość
sprzecznych w tym zakresie zdań — zdać sobie sprawę z za-
chowania się poszczególnych terytorjów warstwy wyściełającej
w trakcie rozwoju pyłku, jako też o przekonanie się, czy tworzy
ona istotne peryplazmodjum lub, jak stwierdził Schnarf,
(1923) u GENTIANA CARPATHICA tylko „Tapetenperiplasmo-
dium”¹⁾, czy też ginie wcześniej bez wytwarzania go tak, jak

1) K. Schnarf, l. c., p. 243 — 245.

się to dzieje u pasorzytnicznych rodzajów rodziny GENTIANA-CEAE¹⁾). Pozatem zajęły moją uwagę zjawiska degeneracji, bardzo częste i przebiegające w sposób swoisty, a dający wiele do myślenia na temat charakteru genetycznego gatunków badanych.

Materiał użyty do pracy niniejszej był utrwalany w płynie N a w a s z i n a, B o u i n a lub F l e m m i n g a. Do barwienia stosowano hematoksylinę żelazową H e i d e n h a i n a; do podbarwiania błon komórkowych — zielen jasną w oleju goździkowym, bismarkbraun lub wprost safraninę. Co do utrwalaczy, to wszystkie one wywołały skurcz protoplastów macierzystych komórek pyłku i warstwy wyścielającej. Najmniej dawało się odczuć przy użyciu płynu N a w a s z i n a, który dla tej przyczyny był stosowany najczęściej.

Wszystkie ryciny do pracy niniejszej zostały wykonane przez p. dr. T a d e u s z a G o r c z y ń s k i e g o na zasadzie preparatów, przygotowanych przez p. B e c k e r o w a. Obojgu składam na tem miejscu należne podziękowanie.

GENTIANA ASCLEPIADEA L.

G u é r i n w komunikacie swym z r. 1924 pisze, że u G. ASCLEPIADEA L., G. CRUCIATA L. et G. VERNA L. „des cellules stériles isolent aussi plus ou moins les cellules mères définitives du pollen, en jouant un rôle nourricier”²⁾). Wynikałoby z tego, że u wspomnianych GORYCZEK stosunki panują takie, jakie widzimy na ryc. 1. G é u r i n a, ilustrującej stan rzeczy u G. GERMANICA. W materiale wszakże, który znajdował się w mojem rozporządzeniu, a pochodził przeważnie z Zakopanego, sprawa miała się nieco inaczej. Ścianę bowiem pylnika w tym okresie, w którym komórki macierzyste pyłku znajdują się w fazie

1) W swej „Embryologie der Angiospermen” S c h n a r f wyraża się nieco inaczej; mówi on: „Zur Zeit da die Pollenkörner ihre Ausgestaltung erfahren, lösen sich diese Tapetenzellen allmählich auf, unter Erscheinungen, die mit einem Periplasmodium Ähnlichkeit haben” etc. (p. 4), na stronie zaś 36 w objaśnieniach, dotyczących poszczególnych przedstawicieli, dodaje, że u G. CARPATHICA, występują „nackte Zellen zwischen den Pollenkörnern”, a u obiektów, badanych przez G u é r i n a (1924, 1925), „...sterile Zellen... vermutlich später ein periplasmodiumartiger Verhalten bedingen”. W „Vergleichende Embryologie der Angiospermen” (1931) zaś określa stan rzeczy jeszcze inaczej, mówiąc: „Einzeln liegende oder zu kleinen Gruppen vereinigte Zellen erweisen sich als Pollenmutterzellen, während die übrigen das Aussehen amöboider Tapetumzellen annehmen”. L. c., p. 196.

2) P. G u é r i n, l. c., p. 1622.

t. zw. „kłębka”, wyścielała warstwa komórek, wielce przypominająca swym charakterem to, co opisał O e h l e r u VOYRIA i LEIPHAIMOS. Komórki przeto, tworzące typową warstwę wyścielającą („Tapetenschicht” — O e h l e r a, „tissu nourricier” — G u é r i n a), są wydłużone w kierunku promienistym, a w miejscu, które O e h l e r określa, jako „... an der dem Connectiv zugekehrten Seite”¹⁾ lub „innere Wandseite”²⁾, a które leżą nie gdzieindziej, jak tylko na przegrodzie komorowej³⁾ nieco bliżej podstawy, tworzą kilka warstw, złożonych z elementów długich lecz stosunkowo wązkich. To, co widzimy na przekrojach poprzecznych pylników u G. ASCLEPIADEA (ryc. 1), szczególnie żywo przypomina ryc. 11 O e h l e r a. I u G. ASCLEPIADEA bowiem, podobnie jak u LEIPHAIMOS, warstwa wyścielająca („sterile Gewebe” O e h l e r a⁴⁾), tworzy wokół półksiężycowego kompleksu macierzystych komórek pyłku peryferyczny pokład, który w obrębie placentoidu sięga — zupełnie tak samo jak u LEIPHAIMOS — w postaci poszczególnych pasm głęboko w komorę pylnika⁵⁾. Na przekrojach podłużnych jednak niektórych pylników widać, iż pasma te łączą się miejscami z komórkami, wyścielającymi stronę przeciwną komory, i w ten sposób tworzą rodzaj pomostów („trabécules”), „disposées” — zgodnie ze zdaniem G u é r i n a — „en réseau”⁶⁾. Mamy tu przeto do czynienia ze stosunkami, które w pewnej mierze przypominają to, co opisuje G u é r i n dla G. LUTEA.

Wszystkie komórki wyścielające mają u G. ASCLEPIADEA w tym okresie rozwoju pylnika po jednym dużym jądrze, zaopatrzonem w jedno lub dwa większe i dwa lub nawet 3 mniejsze jąderka.

Plazma wszystkich elementów, wyścielających jest zwakuulizowana (ryc. 1), najsilniej wszakże są zwakuulizowane komórki bujające wgląd komory, rozporządzające w tym okresie rozwoju archesporu zgodnie z obserwacjami T h o m a s, dwoma olbrzymimi wakuolami, położonemi na szczycie i u podstawy komórek⁷⁾.

1) 2) E. O e h l e r, l. c., p. 666; l. c., p. 658.

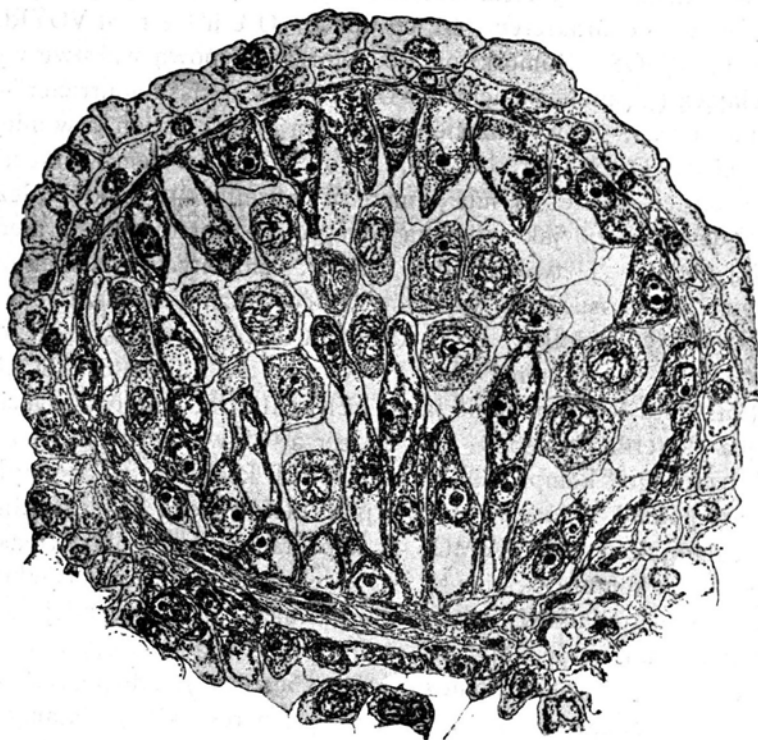
3) Na t. zw. placentoidzie C h a t i n a (1870).

4) E. O e h l e r, l. c., p. 667.

5) E. O e h l e r, l. c., p. 667.

6) P. G u é r i n, l. c., p. 1620.

7) R. T h o m a s, p. 71.



Ryc. 1.

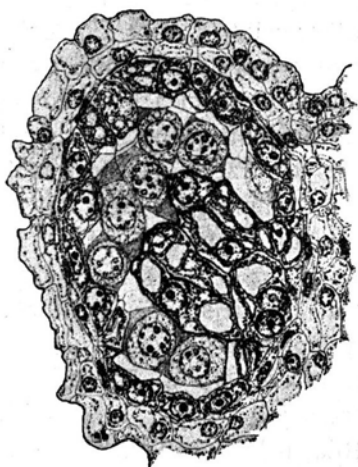
Przekrój poprzeczny przez komorę pylnikową z archesporom w okresie „spiremy” w jądrach m. k. p. Na t. zw. placentoidzie grupa komórek bujających w głąb komory. Rys. z obj. Leitz'a N 7 i okul. N 3. $\times \pm 510$.

Ściana pylnika zbudowana jest wówczas z 3 warstw (ryc. 1); z nich trzecia, najgłębsza jest b. płaska i ledwie że się zarysowuje jako podstawa, na której spoczywają komórki wyściełające.

Jak już zazaczyłem na wstępie utrwalacz wywołuje we wszystkich komórkach skurcz protoplastów; jednakże skurcz, który widzimy na ryc. 1 w protoplastach macierzystych komórek pyłku (będę je nadal dla skrócenia oznaczał tak, jak w objaśnieniu do ryc. 1 przez m. k. p.) nie stanowi wyłącznie artefaktu, lecz jest sumą dwóch czynników, a mianowicie *n a t u r a l n e g o* w tym momencie skurczu protoplastu i dodatkowego skurczu, spowodowanego działaniem utrwalacza. Na fakt skurczu zwrócił już uwagę *O e h l e r* (1927), mówiąc „In den

jungen Pollenmutterzellen erfüllt das Plasma den ganzen Zellraum. Bald aber kontrahiert es sich und nimmt ovale Form an¹⁾).

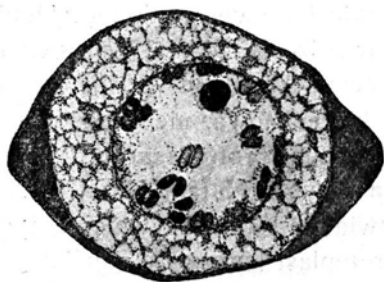
To o czym pisze nieco dalej tenże sam autor, a zatem wydzielanie nazewnętrz kurczącego się protoplastu m. k. p. specjalnej szklistej substancji, występuje bardzo wyraźnie i u *G. ASCLEPIADEA* w okresie diakinezy (ryc. 2).



Ryc. 2.

Przekrój poprzeczny przez komorę pylnikową (w pobliżu szczytu pylnika) w okresie diakinezy m. k. p, które wytworzyły wokół siebie „opony“ kallozowe. Rys. z obj. Leitza N 7 i okul.

N 3. $\times \pm 510$.



Ryc. 3.

M. k. p. w okresie diakinezy. Wyraźne gemini w liczbie 16. Wokół m. k. p. „opona“ kallozowa, wytworzona przez kurczący się protoplast. Rys. z imm. Leitza $\frac{1}{12}$ i okul.

N 25. $\times \pm 2650$.

M. k. p. są pozaokrągłane i przestrzeń wolną od protoplastu wypełnia w granicach błony galaretowata, silnie łamiąca światło masa, której kallozowy charakter ujawniają znane mikrochemiczne reakcje²⁾. W jednej wszakże sprawie trudno się zgodzić z opisem *Oehlera* a mianowicie z tem, co mówi on o tworzeniu się tej wydzieliny. Według *Oehlera*

1) *P. Oehler*, l. c., p. 659.

2) *I. Castetter* (1925, p. 273), *C. Wisselingh van* (1924, p. 63), *G. Yamahara* (1926, p. 146).

bowiem „kann man wahrnehmen, dass sich die Wandung der Pollenmutterzelle nach innen stark verdickt hat”¹⁾. Tymczasem chodzi tu o wydzielanie substancji, znanej nam bliżej z prac *Mangina* (1889) i *Beera* (1905) i nie pozostającej w żadnym związku z błoną m. k. p. Nie mamy tu przeto do czynienia ze zwykłym procesem grubienia błon w sensie *Farra* (1916), lecz z procesem wydzielania — zgodnie z obserwacjami *Castettera* (1925) i *Yama-ha* (1926) — specyficznej opony („spezielle Mutterzellwand” *Yama-ha*, „wall of the pollen mother cell” *Castettera*) w trakcie kurczenia się protoplastu macierzystej komórki pyłku. Takie jej zachowanie się skłoniło nawet *Yama-ha* do wypowiedzenia zdania, że „sich die Pollenmutterzelle gerade wie eine nackte Zelle verhält”.²⁾ Dodać też trzeba, że substancja, o której mowa, nie wydziela się tak równomiernie na całej powierzchni protoplastu m. k. p., jak się to dzieje u *MELITOTUS*, (por. ryc. 4 i 5 tabl. XII *Castettera* z r. 1925), lecz odwarstwa się najintensywniej w tych właśnie miejscach, w których protoplast kurczy się najsilniej, zdążając w szybkim stosunkowo tempie do przybrania formy kulistej (ryc. 2 i 3)³⁾. Dzieje się to przeto w ten sam mniej więcej sposób, jak tworzą się „zgrubienia” u *NICOTIANA* (*Farr*, 1916), u której macierzyste komórki pyłku są silnie wyciągnięte w jednym kierunku⁴⁾. Proces skurczu treści m. k. p., będący bezwątpienia wynikiem zmiany napięcia powierzchniowego poszczególnych protoplastów archesporowego zespołu, niweczy ścisłą współpracę, która panowała dotychczas na obszarze rzeczonyj tkanki pomiędzy jej jednostkami. M. k. p. u *GENTIANA ASCLEPIADEA*⁵⁾ i n d y w i d u a l i z u j ą s i ę, zasklepiają się w so-

1) *E. Oehler*, l. c., p. 655 — 660. Kursyw mój.

2) *G. Yamahata*, l. c., p. 146. Słuszne jest też zdanie *Beera* (1930), „Sie (Pollenmutterzellen) sind freier und unabhängiger als andere Zellen”. l. c., p. 133.

3) Na fakt wymieniony zwraca uwagę *Bêlar* (1928), stwierdzając, że „nicht so allgemein verbreitet, aber immerhin nicht selten, sind Formveränderungen des Protoplasten vor oder während der Plasmotomie. In den meisten Fällen bestehen sie in einer Art Abrundung (Oberflächenverkleinerung), in anderen wieder in einer Streckung in der Richtung der Teilungsachse”. l. c., p. 93.

4) *K. Schnarf*, 1929, p. 20.

5) A oczywiście i we wszystkich podobnych wypadkach.

bie, aby teraz dopiero skutecznie akt redukcyjnego podziału. To też stosunki, które panują u GENTIANACEAE w okresie podziału redukcyjnego m. k. p., tylko częściowo odpowiadają temu, co O e h l e r nazywa „verbleiben... in festen Verbände miteinander”¹⁾). Ten bowiem „fester Zellverband” jest pozornym i nie dotyczy zindywidualizowanych protoplastów. Jeśli zaś chodzi o błony pierwotne m. k. p.²⁾ („uhrsprüngen Membranen der Pollenmutterzellen”) O e h l e r a, to istotnie u G. ASCLEPIADEA, jak i u saprofitycznych GENTIANACEAE, badanych przez rzeczonoego autora, pozostają one przez cały czas podziału redukcyjnego zachowane (ryc. 2 i 3). Nawiasem dodam na tem miejscu, że u G. ASCLEPIADEA, podobnie jak u saprofitycznych GENTIANACEAE (VOYRIA)³⁾ fazy rozwojowe m. k. p. w komorach zewnętrznych są zawsze posunięte dalej, aniżeli w komorach wewnętrznych (fot. 8, tabl. I). Tak więc w tym momencie, w którym w komorach zewnętrznych mamy już wyraźną diakinezę, w komorach wewnętrznych występują w m. k. p. bądź fazy pachytenowe, bądź bukietowe a nawet leptotenowe.

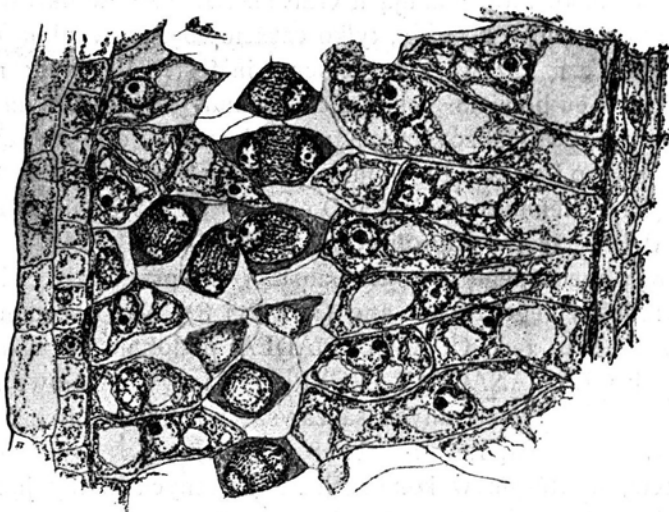
Skoro w głębi zindywidualizowanego terytorjum m. k. p. rozgrywa się podział redukcyjny, forma protoplastu zmienia się—zgodnie z wymaganiami teorii S p e k a (1918) — z kulistej na eliptyczną (ryc. 4). Kulista forma protoplastu zachowuje się wszakże nawet w okresie metafazy i dopiero w początkach anafazy kształty jego ulegają wyraźnej zmianie. Łatwość zmiany kształtu jest równocześnie świadectwem elastyczności wydzieliny kallozowej, która otacza szczelnie protoplasty m. k. p., jako też tworzące się diady (ryc. 2, 3 i 4).

Komórki wyścielające w trakcie pomienionych okresów niezbyt lub wcale nie zmieniają swego charakteru. Są one tak samo silnie jak poprzednio zwakuolizowane, zawierają wciąż po jednym dużym jądrze, zaopatrzonym w jedno większe i kilka mniejszych jąderek. Błony komórek wyścielających zachowują się wyraźnie aż do momentu, w którym protoplasty tetradowe, otoczone kallozową oponą, uwalniają się z wnętrza terytorjum m. k. p. skutkiem zaniku błon zasadniczych. Wówczas bowiem bło-

1) E. O e h l e r, 1. c., p. 660.

2) Porównaj Cl. G. B o w e r s, 1930.

3) E. O e h l e r, 1. c., p. 658.

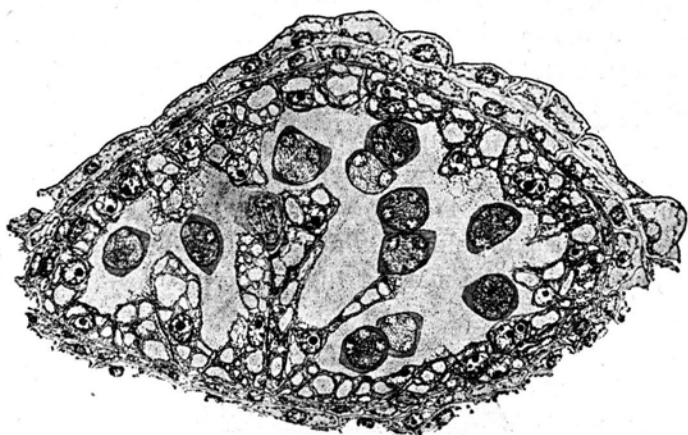


Ryc. 4.

Podłużny przekrój przez komorę pylnikową w chwili telofaz jąder diadymowych. Protoplasty wyciągnięte w kierunku osi podziału. Z prawej strony komory leżą komórki wyścielające, bujające w jej głębi. Rys. z obj. Leitz'a N 7 i okul. N 3. $\times \pm 510$.

ny zachowują się wyraźnie tylko na ścianach promienistych, szczyty zaś komórek wyścielających, niezwykle silnie zwakuolizowane, są ich pozbawione (ryc. 5).

Z chwilą, w której następują anafazy w jądrach diadymowych, protoplast znów zmienia swe kształty zależnie od kierunku płaszczyzn wrzecion. Jego ogólne zarysy są prawdopodobnie wyrazem tych samych procesów, które i przy podziale na diady odgrywały decydującą rolę; jeśli bowiem oba wrzeciona leżą równolegle, to i protoplast zachowuje swą wydłużoną beczułkowatą formę, jeśli natomiast płaszczyzny te krzyżują się ze sobą, to protoplast zaokrągla się, wielce przypominając ryc. 16 C a s t e t t e r a (1925). Dopiero po zakończeniu podziału homeotypowego, skoro cztery jądra pochodne już osiągnęły stan spoczynku i zajęły swe tetraedryczne stanowisko, protoplast wraca do prawidłowej formy kulistej (ryc. 5), zachowując ją dopóty, dopóki nie nastąpi moment „i n d y w i d u a l i z a c j i” czterech gonów. Odbywa się zaś ona podobnie, jak u CUCURBITA MAXIMA (C a s t e t t e r, 1926). U GENTIANA AS-



Ryc. 5.

Poprzeczny przekrój przez komorę pylnikową z okresu zaniku błon na szczytach komórek wyścielających. M. k. p. z jądrami ułożonymi tetradycznie. Rys. z obj. Leitza N 7 i okul. N 3.

×±510. W reprodukcji zmniejszony o 1/3.

CLEPIADEA jednak po wytworzeniu się wrzecion wtórnych następuje nie tylko „Einfaltung der Mutterzelloberfläche”¹⁾, tak charakterystyczne dla „Membranleistentyp” Y a m a h a (1926), lecz i „Einschnürung der Mutterzelle”²⁾ na granicy czterech przyszłych gonów. U G. ASCLEPIADEA bowiem, podobnie jak i u DIGITALIS PURPUREA (Y a m a h a, 1926, ryc. 35, tetrada prawa środkowa)³⁾ wydzielanie nowej warstwy kallozy nie ogranicza się do powierzchni, graniczącej z grubą kallozową oponą, wytworzoną poprzednio przez kurczącą się m. k. p., lecz proces ten odbywa się w głębi tetrady, tam gdzie istnieją przerwy pomiędzy wrzecionami (ryc. 6 i 14 F a r a z r. 1916⁴⁾; ryc. 14 b i 35 Y a m a h a, 1926; ryc. 17 B o l e n b a u g h z 1928, jak również i ryc. 11 W o d e n h o u s e z r. 1930). W ten sposób, zgodnie z obserwacjami C a s t e t t e r a nad MELILOTUS i CUCURBITA powstają kallozowe opony specyficzne („special wall” — C a s t e t t e r a) naokoło każdego zindy-

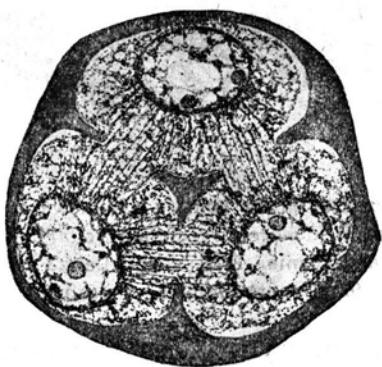
1) G. Y a m a h a, l. c., p. 143.

2) G. Y a m a h a, l. c., p. 150.

3) G. Y a m a h a fakt powyższy pomija milczeniem.

4) K. S c h n a r f, 1929, p. 21.

widualizowanego gonu, przeobrażającego się teraz na właściwą komórkę pyłkową („Speziellpollenmutterzelle” w terminologii niemieckiej). Cytokineza przeto u *G. ASCLEPIADEA* odbywa się za pomocą fałdowania się oponki zewnętrznej („Zytokinese durch Hautschichteinfaltung”, *Y a m a h a*, 1926), lecz nie według „Membranleistentyp” (typ c), a według typu a „Einschnürungstyp”), do którego — jak sądzę — należy zaliczyć wogóle zjawiska podziału m. k. u OKRYTONASIENNYCH, przenosząc je z typu c *Y a m a h a* do jego typu a.



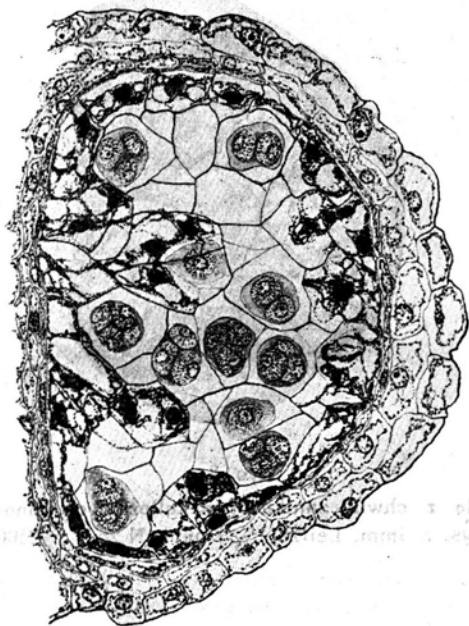
Ryc. 6.

Tetrada w chwili cytokinezy, która odbywa się według typu „przewężnego” (Einschnürungstyp, *Yamacha*, 1926). Na rycinie widać tylko trzy komórki, gdyż czwarta leży pod nimi —
Rys. z obj. Leitz¹/₁₂ i okul. N 25. $\times \pm 2550$.

Jak wielką i decydującą rolę muszą odgrywać komórki wyściełające przy zaniku pierwotnych błon m. k. p. świadczy ryc. 7.

W pylniku bowiem, którego przekrój na rycinie tej widzimy, nastąpiło przedwczesne zwyrodnienie komórek wyściełających a w związku z tem zabrakło związków, rozpuszczających — w zwykłym biegu rzeczy — sieć błon pierwotnych. Komórki wyściełające uległy piankowatemu zwyrodnieniu plazmy („schaumige Degeneration” *K ü s t e r a*) i wyraźnej karjolizie jąder, które ponadto skurczyły się bardzo silnie. Ponieważ *O e h l e r* twierdzi, że u saprofitycznych *GENTIANACEAE* (*VOYRIA*, *VOYRIELLA*, *LEIPHAIMOS*) „...die Tetraden noch in festen Verbände liegen”, ¹⁾ przeto wynikało by z tego, że u

¹⁾ *E. O e h l e r*, l. c., p. 660, 668.



Ryc. 7.

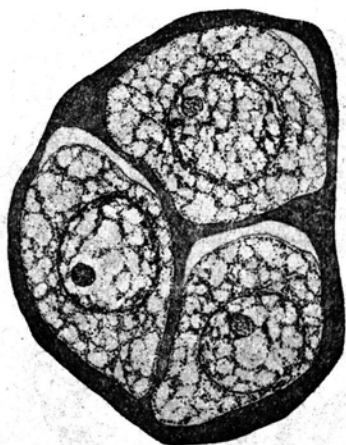
Komora, w której na skutek zwyrodnienia komórek wyścielających błony pierwotne m. k. p. pozostały nierozpuszczone. Ścianka pylnika trójwarstwowa.

Rys. z obj. Leitz'a N 7 i okul. N 3. $\times \pm 510$. W reprodukcji zmniejszony o $\frac{1}{3}$.

samożywnych przedstawicieli tej rodziny proces rozpuszczenia błon, a więc i czynności wydzielania niezbędnych po temu fermentów przez komórki wyścielające, rozpoczyna się nieco wcześniej.

Po zaniku sieci błon pierwotnych, następuje rozpuszczanie opon kallozowych tetrad z pierwszego, a następnie i drugiego okresu ich powstawania (ryc. 8). Komórki wyścielające zaczynają tworzyć typowe peryplazmodjum, które powoli przenika w głąb komory (ryc. 9), otaczając wolne zupełnie lub spojne jeszcze w tetrady kallozą (ryc. 9 i 10) ziarna pyłkowe.

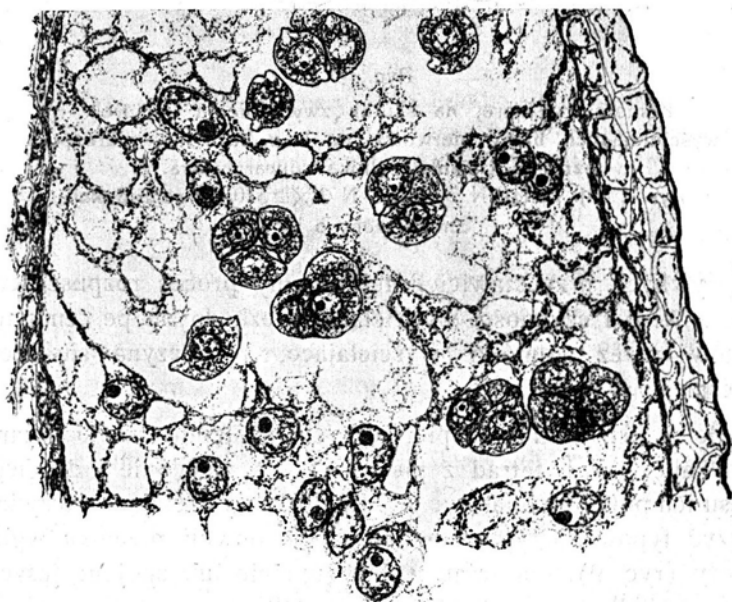
Peryplazmodjum rzeczony powstaje zarówno kosztem przyściennych komórek wyścielających, jak i tych, które w postaci wachlarza wrzynają się głęboko w terytorjum archesporowe



Ryc. 8.

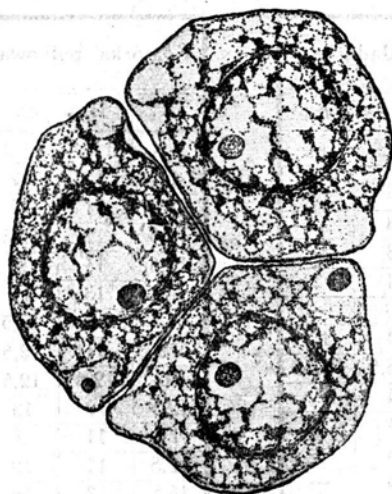
Tetrada z chwili zaniku opon kallozowych gonowych.

Rys. z imm. Leitza $\frac{1}{12}$ i okul. N 25. $\times \pm 2500$.



Ryc. 9.

Podłużny przekrój przez pylnik w chwili tworzenia się peryplazmodjum. Wolne lub jeszcze trzymające się w tetradach gonowy z wyraźnymi „rożkami” Rys. z obj. Leitza N 7 i okul. N 3. $\times \pm 510$.



Ryc 10.

Gony w chwili całkowitego uwalniania się z zespołu tetradowego. Każda z komórek posiada wyraźne trzy „rożki”, w których spoczywają wakuole ze strąceniami. Rys. z imm. Leitza $\frac{1}{12}$ i okul. N 25. $\times \pm 2500$.

od strony przegrody komorowej. Charakter ma ono zwykły, a więc stanowi piankowatą, silnie zwakulizowaną plazmatyczną masę z licznymi dużymi (tabela 1) jądrami (ryc. 9), które wielkością swoją nie ustępują wielkości całych komórek pyłkowych (tabela II) ¹⁾. Niektóre z tych jąder są tak wielkie, że bezwątpienia stanowią produkt kopulacji dwóch lub może nawet i kilku jąder.

Peryplazmodjum w takiej formie utrzymuje się przez cały czas wzrostu ziarn pyłkowych i wykształcania ich błon, zanika zaś dopiero po okresie wielkiej wakuoli (ryc. 11).

W chwili, w której gony uwalnają się z tetradowego kompleksu zaznaczają się już wyraźnie na granicy ich grzbietów — w tych miejscach, w których gony nazewnątrz graniczą ze sobą — specjalne rożkowate (po trzy na każdej komórce tetrady) wypuklenia, zajęte przez duże wakuole. W wakuolach tych prawie zawsze występują kuliste utwory (ryc. 10), które, sądząc

¹⁾ Wymiary ziarn pyłkowych podano w trzech płaszczyznach, przechodzących przez 3 ujścia łagiewkowe.

Tabela I.

Jądro		Jąderka	
długość	szerokość	średnica	
		w.	m.
		3 μ .	1,5 μ .
13 μ .	10 μ .	3	—
12	10	3	—
12	10	3	—
15	8	4	2
13	12	3	—
12	12	4	1,5
13	8	3,5	1,5
12	9	4	—
13	9	4	2
16	9	3	—
15	13	5	—
13	11	4	—
12	11	2,5	—
12	11	3	—
12	10	3	1,5
12	11	3	—
12,5	12	3	—
12	11	3	—
13	10	2,5	—
12	8	3	—
15	12	4	2
13	12	3	2,5
13,5	8	3	1,5
12	9	4	—
12	7	3	—
12	9	3	1

Wielkość jąder i jąderek (jednego lub dwóch) peryplazmodjum.

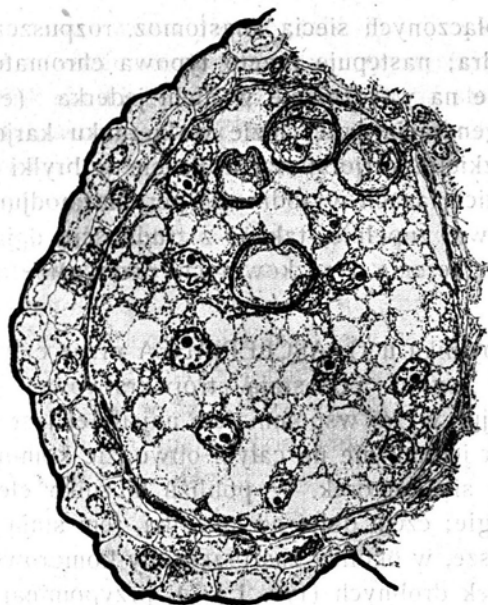
z zachowania się ich w stosunku do barwników, należy zaliczyć do t. zw. „metachromatyny” D a n g e a r d a (1918, 1919), lub raczej do kategorii tych związków, których sprecyzowanie zawdzięczamy G u i l l i e r m o n d o w i (1920, 1929), a które D a n g e a r d (1931) proponuje obecnie nazywać „endohromidjami”.

Skoro gony uwolnią się zupełnie z opon kallozowych i zacząć nabierać swej właściwej, dojrzałej (kulistej czy jajowatej)

Tabela II.

Komórka pyłkowa			Jądro	Jąderko
I.	II.	III.	średnica	średnica
9 μ .	11 μ .	11 μ .	5 μ .	1 μ .
11	12	12	5	1
13	11	12	6	1
12,5	12	12,5	6	1
12,5	11	9	6,5	1
13	13	12	8	1
13,5	12	12,5	7	1
12	11	12,5	6	1
10	12,5	12,5	6	1
12,5	12	13	7	1
11	11	9	6	1
12,5	11	10	7	1
15,5	13	15	9	2
15	13	10	8	1
12,5	9	10	5,5	1
11	10	9	5,5	1
12,5	11	10	5,5	1
13	10	12,5	7	1
12,5	10	11	5	1
12,5	11	10	6	1
10	9	11	5	1
12,5	9	12	6	1
12	11	11	5	1
12	11	13	7	1
12,5	9	10	5	1
13,5	13	11	8	1

Wielkość komórek, jąder i jąderek pyłku.



Ryc. 11.

Przekrój poprzeczny przez komorę z typowo wykształconem peryplazmodjum w okresie wielkiej wakuoli w ziarnach pyłkowych.

Rys. z obj. Leitza N 7 i okul. N 3. $\times \pm 510$ W reprodukcji zmniejszony do $\frac{1}{4}$.

postaci w miejscach rozkwadratowanych wyrostków powstają ujścia łącznikowe („Keimporen”), położone w pośrodku 3 rynienek, kończących się ślepo i ostro na szczycie i u podstawy ziarna pyłkowego.

G i l g (1895, 1897) w swej monografii rynienki rzucone określa jako „...drei längs verlaufenden Spalten, in deren Mitte die 3 Keimporen liegen” 1).

W trakcie zaniku peryplazmodjum traci ono piankowaty charakter 2), właściwy mu w okresie maksymalnego rozwoju; staje się kłaczkowatym lub miejscami ziarnistym i w postaci pasm ciągnie się wzdłuż ścian pylnika i poprzez światło komory. Olbrzymie jego jądra kurczą się gwałtownie; karjotyna, która dotychczas występowała w postaci bardzo licznych ziarn pod-

1) E. G i l g, l. c., p. 62.

2) Oczywiście opis dotyczy materiału utrwałonego.

błonnych, połączonych siecią anastomoz, rozpuszcza się i zalewa teren jądra; następuje przeto typowa chromatoliza, pozwalająca jedynie na wyróżnienie w niem jąderka (ew. jąderek). Rzadziej degeneracja jąder idzie w kierunku karjoreksji, przy czem cały szkielet karjotynowy zbija się w bryłki tuż pod błoną. W ostatnich fazach wyrodnienia peryplazmodjum jądra przestają się barwić zupełnie, tak że z trudnością dają się wykryć ich ślady na terenie kłaczkowatych przeważnie resztek symplastu.

Ściany pylnika u *G. ASCLEPIADEA* przez cały czas kształtowania się pyłku pozostają trójwarstwowe (ryc. 1, 2, 5, 7 i 11). Jak już wyżej wspomniałem najsilniej jest wykształcona skórka, która jednak nie na całym obwodzie komory z jednakowych składa się komórek. W pobliżu łącznika elementy jej są płaskie i długie; czem dalej od łącznika, tem stają się one wyższe lecz krótsze, w okolicy zaś przegrody komorowej spotykamy grupę komórek drobnych (ryc. 1 i 7), przypominających kłamię LILJOWATYCH. Tak zwanej „warstwy mechanicznej” („fibröse Schicht”, „assise mécanique”) *G. ASCLEPIADEA* do chwili zaniku peryplazmodjum nie wytwarza. Natomiast podobnie, jak to się dzieje u *COTYLANThERA*, występuje w tym okresie kutykularne zgrubienie błon skórki, które najsilniej jest wykształcone w zatoce łącznikowej. Warstwa podepidermalna i teraz, jak i poprzednio, składa się z dużych płaskich elementów bez śladów jakichkolwiek zgrubień nabłonnych. Stałą również cechą pylników *G. ASCLEPIADEA*, utrwalonych w którymkolwiek z wymienionych na wstępie utrwalaczy, stanowi zapadanie się ściany komór wewnętrznych w pobliżu przegrody komorowej (fot. 8, tabl. I). Co do pokładu, na którym bezpośrednio spoczywały komórki wyściełające, to takowy — pomimo że treść jego komórek uległa w znacznej mierze zwyrodnieniu (ryc. 11) — zachował wyraźnie ich granice w postaci błon, które zieleń jasna doskonale barwi.

Z chwilą wszakże wystąpienia na terenie komór zjawisk anormalnych dość zresztą u *G. ASCLEPIADEA* rzadkich, ściany pylnika zmieniają typ budowy. Skoro więc komórki wyściełające wyrodnieją w okresie, poprzedzającym diakinezę lub też podczas niej, warstwa podskórna, jako też i ta warstwa, na której opierały się dotychczas komórki tapetowe, poczynają się dzielić zarówno stycznie, jak i promienisto, skutkiem czego zamiast trójwarstwowej ściany pylnika tworzy się

ściana pięciowarstwowa (fot. 6, tabl. I). Te komórki, które graniczą ze zwyrodniałymi elementami wyścielającymi, zalanymi przez barwnik skutkiem karjolizy jąder, rosną stożkowato wgłąb komory, zachowując jednak stosunkowo drobne swe wymiary. O wiele większe stają się komórki warstwy tranzytorycznej w obrębie placentoidu, który skutkiem tego uwypukla się i wypełnia zatokę półksiężycowatego archesporu. W tym miejscu komórki, na których poprzednio spoczywała warstwa wyścielająca, rozrastają się dość silnie; ich jądra podążają za wzrostem komórek i charakterem swej treści, jako też liczbą i wielkością jąderek zbliżają się w pewnej mierze do jąder właściwych komórkom tapetowym. Jednocześnie z powyższymi zmianami pojawiają się w ich plazmie wielkie wakuole, tak typowe dla komórek wyścielających. Zaskoczony przez ich degenerację m. k. p. albo ulegają hipertrofii jąder jeszcze w okresie „kłębka” (fot. 7, tabl. I), który staje się skutkiem tego bardzo luźnym i barwi się słabo, albo też dochodzą do diakinezy, nie zmieniają wszakże swej formy i nie wydzielają jak zwykle opony kallozowej, a gemini poczynają m i e j s c a m i tworzyć bryłki, w których nie można wyróżnić poszczególnych partnerów.

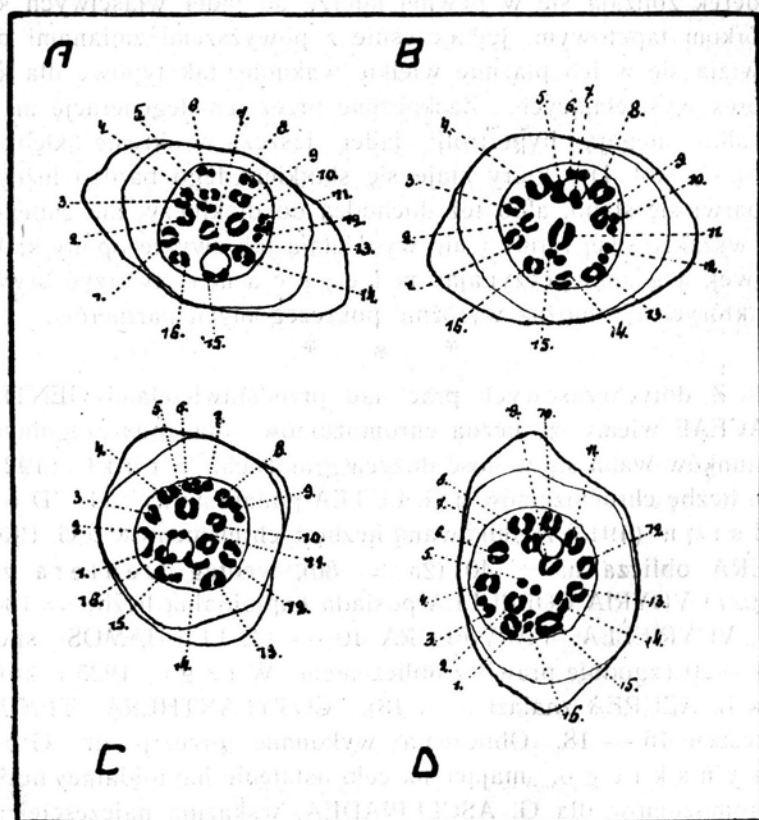
* * *

Z dotychczasowych prac nad przedstawicielami GENTIANACEAE wiemy, że liczba chromozomów dla poszczególnych gatunków waha się w dość dużych granicach. S t o l t (1921) np. liczbę chromozomów u *G. LUTEA* podaje na $n = 21$; D e n n i s t o n (1913) zredukowaną liczbę tych elementów u *G. PROCERA* oblicza na ± 40 ($2n = 80$), według O e h l e r a zaś (1927) *VOYRIA COERULEA* posiada haploidalną liczbę $= 18-20$, *VOYRIELLA PARVIFLORA* 10 — 14, *LEIPHAMOS spec.* 16 — 20 (zgodnie prawie z obliczeniem W i n g e 1925 r. który dla *L. AZUREA* znalazł $n = 18$), *COTYLANTHERA TENUIS* wreszcie 16 — 18. Obliczenia wykonane przez p. dr. G o r c z y ń s k i e g o, mające na celu ustalenie haploidalnej liczby chromozomów dla *G. ASCLEPIADEA*, wskazują najczęściej na 16 gemini w okresie diakinezy. Jest to wszakże tylko liczba najprawdopodobniejsza, gdyż i tutaj drobne wymiary chromozomów i skupianie się ich w okresie diakinezy (najbardziej może przyjaznym dla celów rozpoznawczych) nie pozwalają na wniosek zdecydowany 1).

1) Niektóre jądra wykazują par tych 15, inne 17 lub nawet 18.

W ten sposób *G. ASCLEPIADEA* zbliżałaby się liczbą elementów swego garnituru chromozomowego raczej do pasorzytniczych *GENTIANACEAE*, aniżeli do gatunków samożywnych.

Chromozomy w momencie diaknezy (fot. 1, tabl. I) mają u *G. ASCLEPIADEA* przeważnie postać nerkowatą (fot. 2, 3, 4, tabl. I) lub też półksiężycowatą (ryc. 3 i ryc. 12). Jedna przynajmniej z pośród wszystkich par posiada wymiary od innych większe (para 10 na ryc. 12 A, para 11 na ryc. 12 B, para 5 na ryc. 12 C i para 15 ryc. 12 D).



Ryc. 12.

Macierzyste komórki pyłku w okresie diaknezy. Chromozomy formy nerkowatej tworzą w tych czterech gonokontach gemini w liczbie 16 par.

Rys. z imm. Zeissa 2 mm i okul. N 12. $\times \pm 1500$.

Gemini charakterem układu swego wielce przypominają stosunki, panujące w okresie diakinezy u *COTYLANTHERA TENUIS* (por. ryc. 4 i 16, tabl. III *O e h l e r a* z roku 1927) i dla tego sędzę, że przypuszczenie *O e h l e r a*, iż: „Diese (Paaren) bestehen aber sehr wahrscheinlich nicht aus ganzen Chromosomen eines Paares sondern aus Chromosomen-Längshälften”¹⁾ nie odpowiada istocie rzeczy. Z jednej bowiem strony każdy z homologicznych chromozomów w fazie „bukietowej” (fot. 5, tabl. I) posiada dość wyraźną podwójną spiralę na przysze chrozomy, z drugiej zaś przeciw przypuszczeniu *O e h l e r a* przemawia i ten fakt, podkreślony zresztą i przez samego autora, iż: „Eine Gruppierung der längsgeteilten Chromosomen zu Vierergruppen konnte aber nur sehr selten deutlich beobachtet werden”²⁾. Zdaje mi się, że za „Vierergruppen” *O e h l e r* przyjmował takie układy, jakie np. widzimy u *G. ASCLEPIADEA* na ryc. 12A — para 11 i 12, ryc. 12C para 6 i 7. Takie same zupełnie widać również i na ryc. 4 a jeszcze lepiej na ryc. 16 tabl. III *O e h l e r a*.

STRESZCZENIE WYNIKÓW.

1. Archespor u *G. ASCLEPIADEA* tworzy kompleks komórek półksiężycowej postaci. Wgłębienie półksiężyca zajmuje kilka pokładów komórek bardzo długich w stosunku do pozostałych elementów warstwy wyściełającej (ryc. 1).

2. Wszystkie bez wyjątku komórki, otaczające archespor, w normalnym biegu rzeczy przyjmują udział w tworzeniu peryplazmodjum (ryc. 9 i 11).

3. Maksymalny rozwój peryplazmodjum przypada na okres „wolnych” gonów i wzrostu ziarn pyłkowych (ryc. 9 i 11). Po okresie, którego znamioną cechą stanowi w ziarnach pyłkowych wielka wakuola, następuje zwyrodnienie peryplazmodjum, zaznaczające się zanikiem piankowatej struktury plazmy i karjolizą ew. karjoreksją jej jąder.

4. Komórki wyściełające — w przeważającej conajmniej mierze — decydują o zaniku błon (pierwotnych) macierzystych komórek pyłku. Przy przedwczesnej bowiem degeneracji komórek wyściełających błony rzeczony utrzymują się nadal (ryc. 7).

1) E. *O e h l e r*, l. c., p. 670.

2) E. *O e h l e r*, l. c., p. 670 (Kursyw mój).

5. Zgodnie z dotychczasowymi obserwacjami nad szeregiem roślin OKRYTONASIENNYCH wyodrębnianie się (indywidualizacja) gonotokontów z zespołu archesporowego związane jest z kurczeniem się protoplastu i wydzieleniem przezeń „opony” kallozowej (ryc. 2 i 3). „Fester Zellverband” O e h l e r a jest tylko pozornym.

6. Taki sam proces tworzenia opon kallozowych powtarza się przy podziale gonotokontu na tetrady (ryc. 5 i 6). Cytokineza odbywa się przez sfaldowanie oponki zewnętrznej (ryc. 6) („Zytokinese durch Hautschichteinfaltung”, Y a m a h a, 1926) we dług typu a Y a m a h a („Einschnürugstyp”), a nie według jego typu c („Membranleistentyp”).

7. Wolne gony (po zaniku pierwotnej (ryc. 3) i wtórnych opon (ryc. 8)) mają trzy wyraźne wyrosty (ryc. 10), w których występuje duża wakuola ze strąceniami, wywołanymi przez utrwalacz. W miejscu, w którym spoczywała wakuola tworzą się później ujścia łagiewkowe.

8. Liczba haploidalna chromozomów u G. ASCLEPIADEA n a j p r a w d o p o d o b n i e j równa się 16 (ryc. 12).

9. W diakinezie homologiczne chromozomy nerkowatej lub rogalikowatej postaci tworzą wyraźne pary (ryc. 12 i fot. 1, 2, 3, 4 i 5, tabl. V), przypominające gemini u COTYLANDHERA; sądzę przeto, że przypuszczenia O e h l e r a, że „die (Paaren) bestehen... aus Chromosomen-Längshälften” (O e h l e r, 1927, p. 670) nie można uważać za należycie uzasadnione.

10. Ściany pylnika do chwili zaniku peryplazmodjum nie wykazują istnienia warstwy mechanicznej (ryc. 9, 11).

OBJASNIENIE TABLICY V.

Ryc. 1. Część komory pylnika G. ASCLEPIADEA z macierzystymi komórkami pyłku w okresie diakinezy. Widać wyraźnie pary (gemini) homologicznych chromozomów.

Zdjęcie wykonane z objekt. Zeissa D i okul. Leitza N 12. $\times \pm 480$.

Ryc. 2, 3, 4. Gemini złożone z wyraźnie nerkowatych chromozomów. Nigdzie nie widać tetrad, o których wspomina O e h l e r.

Wszystkie trzy zdjęcia wykonane z objekt. Zeissa $\frac{1}{12}$ i okul. Leitza Nr. 12. $\times \pm 1080$. Zdjęcie drugie ponadto powiększone dwukrotnie

Ryc. 5. Macierzysta komórka pyłku w fazie bukietowej. Widać spiralną strukturę homologicznych chromozomów. Zdjęcie wykonane z objekt. Zeissa $\frac{1}{12}$ i okul. Leitza Nr. 12. $\times \pm 1080$.

Ryc. 6. Przekrój poprzeczny przez komorę zdegenerowaną. M. k. p. w okresie diakinezy. Ściana pylnika złożona z 5—6 warstw komórek skutkiem podziału warstwy 2 i 3 normalnego pylnika. W obrębie przegrody komorowej komórki warstwy tranzytorycznej silnie się rozrastają, powiększają swe jądra i w ten sposób przypominają swym charakterem zwyrodniałe komórki wyścielające.

Ryc. 7. Jedna z macierzystych komórek pyliku komory z ryc. 6. Komórka ta, otoczona zwyrodniałymi komórkami wyścielającymi i zdegenerowanymi komórkami, bujającymi wgląb komory, nie doszła do diakinezy, lecz zatrzymała się na okresie „kłębka” (spirofaza). Zarówno M. k. p., jak i jej jądra nadmiernie wyrosły.

Zdjęcie wykonane z objekt. Zeissa $\frac{1}{12}$ i okul. Leitza Nr. 12. $\times \pm 1080$

Ryc. 8. Przekrój poprzeczny przez pylnik. W komorach zewnętrznych m. k. p. znajdują się w okresie diakinezy, w komorach wewnętrznych w fazie wcześniejszej. W komorach wewnętrznych widać „zatoki” powstałe przez zakłębienie ścian.

Zdjęcie wykonane z objekt. Reicherta Nr. 3 i okul. Leitza Nr. 12. $\times \pm 1200$.

LITERATURA.

- B é l a r, K. 1928. „Die cytologische Grundlagen der Vererbung”. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. I.
- B l e i e r, H. 1930. „Untersuchungen über das Verhalten der verschiedenen Kernkomponenten bei der Reduktionsteilung von Bastarden”. Cellule, T. 40.
- B o l e n b a u g h, A. 1928. „Microsporogenesis in *Tropaeolum* etc”. Bull. Torrey Bot. Club, V. 55, Nr. 2.
- B o w e r s, C. G. 1930. „The development of pollen and viscin strands in *Rhododendron catawbiense*”. Bull. Torrey Bot. Cl., V57. N5.
- B r i e g e r, F. 1928. „Histologisch — morphologische Untersuchungen an sterilen Artbastarden”. Planta, Bd. 6.
- C a s t e t t e r, E. F. 1925. „Studies on the comparative cytology of the annual and biennial varieties of *Melilotus alba*”. Amer. Journ. of Botany, Vol. XII, Nr. 5.
- 1926. „Cytological studies in the Cucurbitaceae. I. Microsporogenesis in *Cucurbita maxima*”. Amer. Journ. of Botany, V. 13.
- D a n g e a r d, P. A. 1918. „Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule”. Compt. Rend. Acad. Sc., Paris, T. 166.
- 1919. „Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacoume, plastidome et sphérome”. Compt. Rend. Acad. Sc., Paris T. 169.
- 1931. „Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires etc”. Le Botaniste, Sér. XXII, Fasc. VI.
- D e n n i s t o n, R. H. 1913. „The individuality of chromosomes in the somatic cells of *Gentiana procera*”. Science, V. 37.

- Gilg, E. 1895. Gentianaceae.
Die natürl. Pflanzenfamilien v. A. Engler.
- Guérin, P. 1924. „Le développement de l'anthère et du pollen chez les Gentianées”.
Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 179, p. 1620.
— 1925. „L'anthère des Gentianacées. Développement du sac pollinique”.
Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 180, p. 852.
- Guilliermond, A. 1920. „Sur les relations entre le chondriome des champignons et la métachromatine”.
Compt. Rend. Soc. Biol., T. 83.
— 1920. „A propos de la métachromatine”.
Compt. Rend. Soc. Biol., T. 83.
— 1929. „The recent development of our idea of the vacuome of plant cells”.
Amer. Journ. of Bot., V. 16.
- Oehler, E. 1927. „Entwicklungsgeschichtlich — Zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen”.
Planta, Bd. 3.
- Schnarf, K. 1923. „Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. IV. etc.”
Öst. bot. Ztschr., Bd. 72. N 6-8.
— 1929. Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenan. Berlin.
— 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
- Schürhoff, P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.
- Spek, J. 1918. „Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung”.
Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 44.
- Stolt, H. 1921. „Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen”.
K. Sv. Vet. Akad. Handl., V. 61, N. 14.
- Strasburger, Ed. 1875. Über Zellbildung und Zelltheilung.
Jena.
- Winge, Ö. 1925. „Contributions to Knowledge of Chromosome Numbers in Plants”.
Cellule, T. 35.
- Wisselingh van, C. 1924. Die Zellmembran.
Handb. der Pflanzenan., Berlin.
- Wodenhouse, P. R. 1930. „The Origin of the Six-furrowed Configuration of Dahlia Pollen Grains”.
Bull. Torrey Bot. Club, V. 57, Nr. 6, 1930.
- Tammes, P. M. L. 1930. „On the Origin of Number and Arrangement of the Places of Exit on the Surface of Pollen — Grains”.
Rec. d. trav. bot. Néerl., V. 27.
- Thomas, R. 1931. „Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques chez les Angiospermes”.
Thèse. Paris.

Y a m a h a, G. 1926. „Über die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung, zugleich weitere Beiträge zur Kenntnis über die Zytokinese im Pflanzenreiche“.
 Jap. Journ. of. Bot., V. III.

RÉSUMÉ.

1. La paroi sporogène (archesporium), chez GENTIANA ASCLEPIADEA, forme un complexe de cellules à la forme demilune. La concavité est occupée par quelques assises de cellules très longues en comparaison avec les autres éléments de la couche nourricière (fig. 1).

2. Toutes les cellules, sans exception, qui entourent l'assise sporogène, prennent part — pendant l'évolution normale du sac pollinique — dans la formation du periplasmodium (fig. 9, 11).

3. L'évolution maximale du periplasmodium a lieu au stade des gones libres et pendant la croissance des grains de pollen (fig. 9, 11). Après le moment, caractérisé par une grande vacuole dans les grains de pollen, commence la dégénérescence du periplasmodium, qui se manifeste par la disparition de la structure spongieuse du protoplasme et par la caryolyse ev. caryorhexis de ses noyaux.

4. Les cellules nourricières décident d'une manière décisive la disparition des membranes des cellules - mères du pollen, parce que, pendant la dégénérescence prématurée de celles-ci, les membranes primordiales restent intactes (fig. 7).

5. D'accord avec les observations (faites sur les plantes ANGIOSPERMES) l'individualisation des gonotocontes de l'ensemble archesporiale est accompagnée par une plasmolyse et un raccourcissement du protoplaste, et de la production, par lui, d'une enveloppe de callose (fig. 2 et 3). „Fester Zellverband“ d'O e h l e r n'existe plus, il n'est qu'apparent.

6) Le même procès, de la production par les protoplastes des enveloppes de callose, se répète pendant la division des gonotocontes en tetrades (fig. 5 et 6). La cytokinèse a lieu par une fente de la couche périphérique membraneuse („Zytokinese durch Hautschichteinfaltung“, Y a m a h a, 1926) d'après le type a Y a m a h a („Einschnürungstyp“) (fig. 6) et non d'après son type c („Membranleistentyp“).

7. Les gones libres, après la disparition de l'enveloppe première (fig. 3), et de la seconde (fig. 8), montrent trois excroissances (fig. 10); dans chacune d'elles apparaît une grande vacuole contenant un précipité produit par les agents fixateurs. A la place où se trouvaient les vacuoles se forment, peu après, des pores germinatifs.

8. Le nombre haploïde des chromosomes chez *GENTIANA ASCLEPIADEA* s'élève vraisemblablement à 16. (fig. 12).

9. Dans la diacynèse les chromosomes homologues réniformes ou demilunes forment des paires très distinctes (fig. 12 et 1, 2, 3, 4, planche I), qui nous rappellent des gemini chez *COTYLANTHERA*. Et pour cela nous pensons, que la supposition d'O e h l e r que „...die (Paaren) bestehen... aus Chromosomen-Langschälften" (O e h l e r, 1927, p. 670), on ne peut la prendre comme étant dûment motivée.

10. Les parois des anthères, jusqu'au moment de la dégénération totale du periplasmodium, ne démontrent aucune trace de former des bandes spirales dans l'assise sousépidermale.

Institut de Botanique Générale de l'Université de Varsovie.

