

# Rozwój ziarn pyłku u *Potamogeton perfoliatus* L.

(Die Entwicklung der Pollenkörner bei *Potamogeton perfoliatus* L.).

Napisała

EWA WIŚNIEWSKA.

Nieliczne prace cytologiczne o przedstawicielach rodziny *Potamogetonaceae* pochodzą z końca XIX i pierwszych lat XX wieku. Najwięcej danych dotyczy rozwoju żeńskiego i męskiego gametofitu i rozwoju tapet, pozatem spotykamy wzmianki o zapłodnieniu, rozwoju zarodka, bielma i o budowie cytologicznej korzenia. Zestawienie ważniejszych prac, dotyczących cytologii *Potamogetonaceae*, znajdujemy u Schürhoffa (1926), który podkreśla następujące cechy charakterystyczne tej rodziny: 1) występowanie *periplazmodium*, 2) trójjądrowość ziarn pyłku, 3) istnienie dwóch okryw zalążka oraz 4) tworzenie wielkiego wieszadełka. Jako cechę wyróżniającą rząd *Helobiae* wysuwa Schürhoff podział pierwotnej komórki bielma na dwie, z których jedna nie rozwija się dalej. Odnośnie do rodziny *Potamogetonaceae* stwierdza to tylko Murbeck (1902) dla *Ruppia rostellata*.

Pobieżne dane o rozwoju ziarn pyłku zawierają prace Grönlunda (1851), Hofmeistera (1852) i Rosenberga (1901) nad *Zostera marina* oraz praca Campbella (1897) o *Zannichellia palustris*. Nieco szczegółowsze są prace Murbecka (1902) o *Ruppia rostellata* i Wieganda (1899) o rozwoju ziarn pyłku u *Potamogeton foliosus*. Wiegand zwraca uwagę przede wszystkim na stadium *synizesis*, podkreślając szczególne zachowanie się jąderka, nad czym zatrzymam się w dalszej części swej pracy.

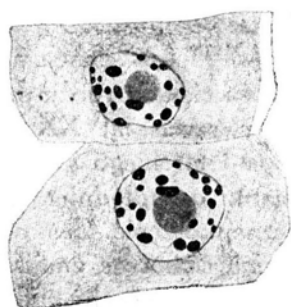
## Materiał i metody.

Kłoski *Potamogeton perfoliatus* L. utrwalalam w płynie mocnym Flemminga lub w płynie Nawaschina (Karpetchenko, 1928). Oba utrwalacze dawały wyniki zadowalające; plazmoliza, jaką wywo-

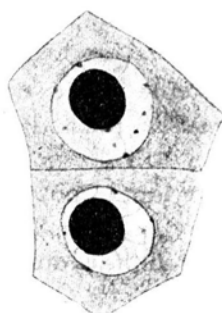
ływały, była naogół bardzo nieznaczna. Skrawki, grubości 7—10  $\mu$ , barwiłam hematoksyliną żelazową Heidenhaina i safraniną, podbarwiając błony zielenią jasną. Barwienie podwójne, jakim się posługiwałam dla wyróżnienia jąderka (eozyna i błękit anilinowy, Schneider i Zimmermann, 1922, str. 121) nie dawało stałych rezultatów.

### Struktura jąder w stożku wzrostu korzenia.

Jądra wegetatywne w komórkach tkanki twórczej korzenia należą do typu jąder o niewielkiej ilości karjotyny, występującej w postaci chromocentrów, różniących się pomiędzy sobą kształtem i wielkością; obok form kulistych występują elipsoidalne i sztabkowate. Ziarna te,



Ryc. 43. Komórki tkanki twórczej korzenia. Pod błoną jąder liczne chromocentry.



Ryc. 44. Komórki macierzyste pyłku. Brak chromocentrów w jądrach.

skupione przeważnie pod błoną jądra, połączone są między sobą bardzo delikatnymi nićmi (Ryc. 43)<sup>1)</sup>. Chromosomy somatyczne są bardzo krótkie i drobne, tak jak i w podziałach allotypowych.

### Rozwój ziarn pyłku.

W kłoskach u *Potamogeton* kwiaty dolne rozwijają się wcześniej niż górne, dzięki czemu na podłużnych przekrojach kłoska spotyka się często całe serje przejść pomiędzy różnymi okresami rozwojowymi ziaren pyłku. Pomimo to stadium *synizesis*, zarówno jak i stadium jednojądrowych ziarn pyłku, występuje często jednocześnie we wszystkich pręcikach na całej długości kłoska, z czego możemy wnioskować

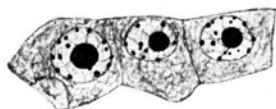
<sup>1)</sup> Wszystkie rysunki zostały wykonane przy pomocy aparatu rysunkowego Reicherta, wszystkie z wyjątkiem Ryc. 48, 49 i 50, przy użyciu achromatycznej immersji 2 mm. Zeissa i okularu 15  $\times$ , zaś Ryc. 48, 49 i 50 przy immersji apochromatycznej 1.5 mm. Zeissa i okularu 20  $\times$ .

wać, że stądja te trwają bardzo długo. Różnice w rozwoju pręcików w kwiatach dolnych i górnych zaznaczają się natomiast bardzo wyraźnie we wszystkich pręcikach podczas podziałów allotypowych, np. gdy w pręcikach kwiatów dolnych mamy już do czynienia z tetradami, w górnych kwiatach tego samego kłoska komórki macierzyste pyłku mogą się znajdować dopiero w późnej profazie heterotypowej, co świadczy o szybkim przebiegu podziałów allotypowych. Pewne różnice w rozwoju występują również i w obrębie jednej komory. Dość często spotykałam wzdłuż podłużnej osi komory całe serje przejść od jednego do drugiego okresu karjokinezy, co ogromnie ułatwiało ustalenie kolejności zjawisk.

Archospor tworzy zwartą tkankę, wyróżniającą się wybitnie z pośród otaczających ją tkanek wegetatywnych. Komórki archosporjalne są znacznie większe od wegetatywnych, posiadają cytoplasmę gęstą, drobno kłaczkowatą. Wakuol brak zupełnie. Błony komórek są cienkie, tak jak i w tkance otaczającej. Jądra archosporjalne, odznaczające się ogromnymi kulistymi jąderkami, rozmiarem swym przewyższają jądra w tkankach sąsiednich. W miarę rozwoju archosporu struktura jąder ulega znacznym zmianom, dokonywującym się w ten sposób, że nie można dokładnie odgraniczyć momentu, w którym mamy do czynienia z dojrzałymi gotowymi do podziału komórkami macierzystymi od początku profazy podziału redukcyjnego. A mianowicie w archosporze zupełnie młodym jądra strukturą swą różnią się nieznacznie od jąder w tkankach somatycznych, co zaznacza również Wiegand (1899) odnośnie do *Potamogeton foliosus*. Karjotyna tworzy zupełnie jeszcze wyraźne, choć nieco mniejsze chromocentry i gęstszą niż poprzednio sieć nici. W stadium późniejszym, kiedy prawie zupełnie ustały już podziały somatyczne, pod błoną jąder komórek archosporjalnych pozostały z dawnych chromocentrów ziarenka bardzo już drobne, a sieć nici bardziej się rozwinęła. Rozmiar jąder jest nieco większy niż w okresie poprzednim. Zwiększyła się również średnica jąderek. Po zakończeniu podziałów komórek archosporjalnych z chromocentrów nie pozostaje już prawie śladu: wewnątrz jądra zajmuje splot słabo barwiących się nici (Ryc. 44). Średnica jąder wynosi obecnie około  $6.5 \mu$ , jąderek  $\pm 3.5 \mu$ .

Warstwa wyściełająca składa się najczęściej z jednej, rzadziej z dwóch lub trzech warstw komórek. Błony ich są bardzo cienkie, cytoplazma różni się od cytoplazmy komórek macierzystych dużą ilością wakuol, rozrzuconych na terenie całej komórki. Jądra ich wyróżniają się od jąder komórek macierzystych pyłku mniejszym nieco jąderkiem i strukturą, która jest zbliżona do struktury jąder soma-

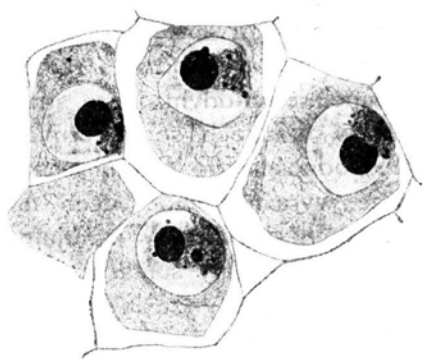
tycznych w korzeniu: pod powierzchnią ich bowiem występują liczne bryłki karjotyny, łączące się między sobą zapomocą cienkich nici (Ryc. 45). Komórki warstwy wyściełającej są w tym okresie z reguły jednojądrowe; dwujądrowe spotykają się wyjątkowo.



Ryc. 45. Komórki warstwy wyściełającej przed podziałem komórek macierzystych.

We wczesnej profazie podziału redukcyjnego komórki macierzyste ulegają pod wpływem utrwalacza znacznej plazmolizie. Komórki macierzyste wykazują teraz znaczną różnicę w wielkości w porównaniu ze stadjum poprzednim. Nastąpił również znaczny wzrost jąder: średnica ich wynosi teraz około 9–10  $\mu$ . Jąderko wzrasta stosunkowo nieznacznie (średnica jego dochodzi do 4  $\mu$ ). Cienkie nici leptotenowe układają się na niektórych odcinkach po dwie równoległe do siebie. Wkrótce potem następuje okres skurczu, który trwa bardzo długo, na co wskazuje bardzo częste spotykane go na preparatach. Błony komórek macierzystych, nadal cienkie, zaczynają bardzo nieznacznie oddzielać się od siebie w rogach komórek. Średnica jądra wynosi teraz  $\pm$  10–11  $\mu$ . Kłębek synaptyczny stanowi zbitą masę nici, w obrębie których występuje ponadto niewielka ilość ziarn różnej wielkości, skupionych pod błoną jądra (Ryc. 46).

Jąderko posiada wielkość tę samą, co w stadjum leptotenu (średnica 3,5–4  $\mu$ ). Kształt jego pozostaje naogół kulisty, choć nieraz ulega ono spłaszczeniu. Na powierzchni jąderka występuje często mały utwór kulistego kształtu, zupełnie podobny do tego, który opisał Wiegand (1899) u *Potamogeton foliosus*, uważając go, na zasadzie stosunku do barwników za jąderko właściwe. Zachowanie się jąderka w późniejszej profazie, od synyzesis do metafazy, kiedy chromosomy są już ostatecznie wykształcone, wskazuje wyraźnie na to, że jąderko nie jest zapasem karjotyny, zużywającym się na wytworzenie chromosomów<sup>1)</sup>.

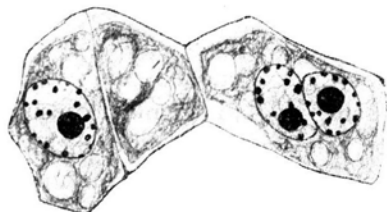


Ryc. 46. Komórki macierzyste pyłku w stadjum synyzesis.

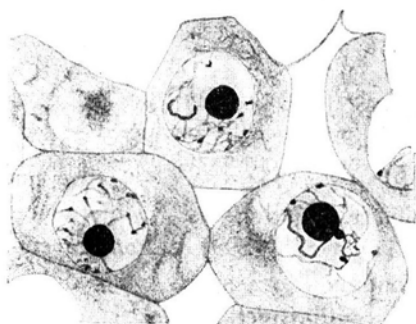
<sup>1)</sup> Wiegand wyróżnia jąderko na podstawie podwójnego barwienia safraniną i fioletem gencjanowym. Wyniki jednak barwienia, na co zwrócił już uwagę Hol-



Komórki warstwy wyściełającej rosną znacznie w stadium leptotenu i synizesis (por. Ryc. 45 i 47). W stadium synizesis błony ich są jeszcze wszędzie zachowane. Już w tym okresie komórki tapetowe są bardzo często dwujądrowe, wyjątkowo trój lub czterojądrowe. Oba jądra komórki przylegają zwykle do siebie, lecz nie zlewają się ani teraz ani w stadjach późniejszych. W pachytenie i w późniejszych stadjach rozwoju ziarn pyłku plazmoliza, wywołwana przez utwalacz, jest znikoma lub nie występuje prawie zupełnie; proces oddzielania się i zaokrąglania komórek postępuje dalej i w końcu pachytenu rozluźnienie tkanki jest już znaczne. Stopniowe rozplątanie kłęбка prowadzi do luźnego rozłożenia nici na terenie całego jądra. W niektórych miejscach widać budowę podwójną nici, nigdy



Ryc. 47. Komórki warstwy wyściełającej w okresie synizesis.



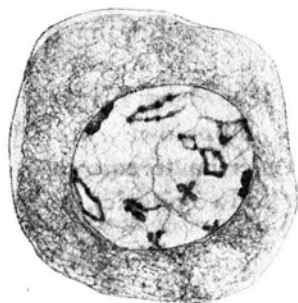
Ryc. 48. Komórki macierzyste pyłku w stadium pachytenu.

natomiast nie stwierdziłam struktury perełkowej, którą opisał Wiegand (1899) u *Potamogeton foliosus*, a Murbeck (1902) u *Ruppia rostellata* (Ryc. 48).

W stadium strepsitenu chromosomy posiadają zarysy niewyraźne i połączone są między sobą licznymi anastomozami (Ryc. 49). Dopiero teraz przejawiają się zmiany w strukturze chromosomów w postaci dość licznych zgrubień. Dalszy rozwój chromosomów prześledzić można dość łatwo, gdyż w jednej i tej samej komórce występują często ciągle serie przejściowych stadjów od strepsitenu do diakinezy i od diakinezy do metafazy. Przedewszystkiem następuje znaczne

ferty (1901) w swej pracy nad *Potamogeton natans*, są bardzo względne, zależą one od okresu podziału, sposobu utrwalania, kolejności barwienia, różnicowania i t. p. Fakty te przemawiają przeciw przypisywaniu barwieniu decydującego znaczenia w wyróżnianiu jąderka, co zresztą stwierdzono wielokrotnie i na innych obiektach.

grubienie i skracanie chromosomów, w rezultacie czego otrzymujemy coraz to ciemniejsze ich zabarwienie. Postać gemini bywa bardzo różna (Ryc. 50): najczęściej oba chromosomy stykają się końcami, tworząc pierścień; czasem połączone są jednym tylko końcem, podczas gdy dwa pozostałe bardzo są od siebie oddalone; nieraz



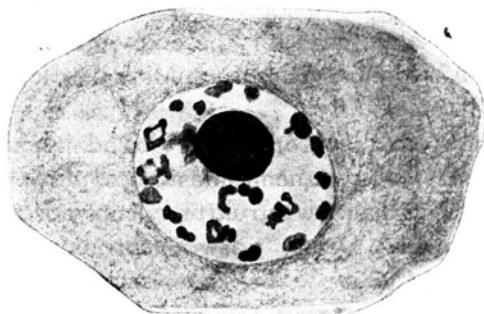
Ryc. 49. Jądro komórki macierzyste pyłku w stadium późnego strepsitenu.

spotykamy gemini w kształcie krzyży, litery Y, ósemki i t. p. Grubienie i skracanie się chromosomów posuwa się dalej: każdy z chromosomów przybiera wreszcie postać w przybliżeniu kulistą, przyczem oba chromosomy jednej pary tak zlepiają się ze sobą (po zastosowaniu utrwalacza Nawaschina), że w utworzonych w ten sposób bryłkach karjotyny nie można już wyróżnić obu jednostek. Mniejwięcej taki sam wygląd gemini opisuje Wiegand (1899) u *Potamogeton foliosus*, ale wg. tego autora chromosomy łączą się w pary dopiero po przybraniu kształtu niezupełnie regularnych bryłek.

Na terenie jednego jądra nie wszystkie chromosomy rozwijają się jednocześnie. Kiedy część gemini tworzy już kuliste lub elipsoidalne



Ryc. 50. Różne postacie gemini w późnej diakinezie.



Ryc. 51. Komórka macierzysta pyłku w stadium diakinezy.

bryłki, inne są jeszcze znacznie dłuższe i cieńsze (Ryc. 51). Formę ostateczną przybierają wszystkie gemini tuż przed samą metafazą. Diakineza jest jedynym stadium, w którym jest możliwe policzenie chromosomów. Haploidalna liczba chromosomów tego gatunku wynosi najprawdopodobniej 24.

Jąderko posiada w diakinezie kształt kulisty. Wielkość jego (średnica 3·5—4  $\mu$ ) i sposób barwienia się są takie same, jak we wczesnej profazie. Nie zachodzą w nim absolutnie żadne zmiany, które świadczyłyby o zużywaniu jego substancji. Ten właśnie fakt przeczy zupełnie wyraźnie przypuszczeniu Wieganda, wg. którego utwór ten stanowi zapas chromatyny; gdyby tak było istotnie, to jąderko musiałoby zanikać w miarę tworzenia chromosomów, tymczasem zaś trwa ono w postaci zupełnie niezmienionej aż do chwili, kiedy chromosomy są już całkowicie wykształcone. Poza dużym jąderkiem występują czasem w jądrze jedno lub parę jąderek mniejszych.

Przejście od diakinezy do metafazy jest bardzo szybkie. Najpierw raptownie rozpuszcza się jąderko, ginie błona jądra i karjolimfa ulega zmieszaniu z cytoplazmą. Potem dopiero gemini skupiają się stopniowo w płytkę. Wrzeciono zaznacza się dopiero z chwilą utworzenia płyty, przyczem odrazu jest dwubiegunowe o ostro zakończonych wierzchołkach. Nigdy nie obserwowałam wrzeciona wielobiegunowego, które wg. Wieganda (1899) występuje zawsze w tym okresie u *Potamogeton foliosus* a wg. Murbecka (1902) czasem u *Ruppia rostellata*. Moment, w którym wrzeciono powstaje u *Potamogeton perfoliatus*, jest późniejszy, niż opisują wspomniani autorzy. Struktura wrzeciona (po utrwaleniu płynem Nawaschina lub Flemminga) jest włóknista. Z pośród ogółu nici wyróżniają się nieraz włókna grubsze, przychepione do chromosomów. Oś wrzeciona, stanowiąca równocześnie oś podziału komórki, przebiega w każdej komórce w dowolnym kierunku.

W płycie metafazowej chromosomy tworzą zbitą masę. Płyta niezawsze jest zupełnie regularna: część chromosomów wysuwa się nieraz poza jej obręb. Zależy to prawdopodobnie od wczesnego rozchodzenia się niektórych gemini.

W okresie metafazy błony komórek macierzystych są nadal cienkie i już w niewielu miejscach stykają się ze sobą. Liczne komórki są już całkowicie od innych oddzielone.

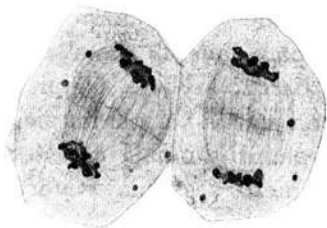
Chromosomy nie rozchodzą się równocześnie: często gemini, opóźnione w stosunku do innych, łączą dwie zbite grupy anafazowe, dzięki czemu cały obraz przypomina pseudoamitozę (Ryc. 52).

Czasem widoczne są grubsze włókna łączące dwa rozchodzące się chromosomy jednej pary. W późnej anafazie różnice te wyrównują się. W tym okresie wrzeciono zatracą ostre bieguny i wyraźna

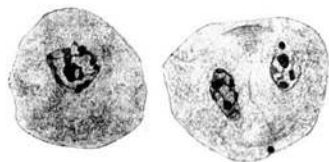


Ryc. 52. Wczesna anafaza podziału redukcyjnego.

pozostaje tylko ta jego część, która leży między rekonstruującymi się jądrami. Jednocześnie pojawiają się w cytoplazmie czarno wybarwiająca się hematoksyliną ziarenka kulistego kształtu i różnej wielkości. Ciała te odpowiadają pozajądrowym jąderkom Strasburgera. Nic jednak nie przemawia za pochodzeniem ich z jąderek. Utwory te zanikają w późnej telofazie. Błona tworzy się u *Potamogeton perfoliatus* w końcu podziału heterotypowego, tak jak u większości

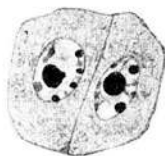


Ryc. 53. Wczesna telofaza podziału redukcyjnego.



Ryc. 54. Telofaza podziału redukcyjnego.

*Monocotyledones*. Wrzeciono, które zaznacza się w anafazie, jako jaśniejsza strefa o słabo włóknistej strukturze, rozszerza się, przybierając charakterystyczny beczułkowaty kształt fragmoplastu. Na terenie jego powstaje błona, tworząca się od środka ku brzegom komórki. Zapoczątkowanie błony przypada w tym okresie, kiedy anafazowe masy karjotyny nie uległy jeszcze żadnym widocznym zmianom. Po pewnym czasie zbite dotychczas chromosomy zaczynają się rozsnuwać, a między nimi pojawia się sok jądrowy (Ryc. 53 i 54). Wskutek



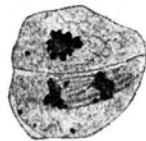
Ryc. 55. Diada.

zlepiania się chromosomów pod wpływem utrwalacza tworzą się nieregularne bryłki karjotyny. Bryłki te połączone są między sobą anastomozami. Jądra pochodne leżą teraz znacznie bliżej tworzącej się błony komórki niż w późnej anafazie. Mniej więcej równocześnie z pojawieniem się błony jądrowej tworzą się w jądrach pochodnych jąderka. Są one dużo mniejsze niż w jądrach komórek macierzystych i często silnie spłaszczone. Jąderka obu jąder pochodnych powstają symetrycznie po obu stronach tworzącej się błony komórki.

Diady posiadają wielkość tę samą, co profazowe komórki macierzyste. Dłuższa średnica diady wynosi około 18  $\mu$ . (Ryc. 55). Kształt ich jest zlekka wydłużony. Błona dzieląca obie komórki, tworzy się zwykle w płaszczyźnie osi krótszej diady. Proces oddzielania i zokrąglania się komórek macierzystych wyjątkowo tylko nie dobiegł

jeszcze do końca, naogół diady są już całkowicie oddzielone od siebie. Ich błony zewnętrzne nadal pozostają cienkie. Jądra diad są znacznie mniejsze od jąder komórek macierzystych z okresu profazy podziału redukcyjnego. Są one bardzo silnie spłaszczone w kierunku krótszej osi komórki, widziane z góry mają kształt kół, z boku zaś bardzo wydłużonych elips (średnica dłuższa elips wynosi  $\pm 7.5 \mu$ , krótsza  $3-4 \mu$ ). Karjotyna występuje w postaci nieregularnych skupień, połączonych cienkimi nićmi. Chromocentry te skupione są przeważnie pod błoną jądra. Liczba ich i wielkość bywa różna (patrz str. 164).

Od profazy heterotypowej do okresu, w którym utworzone już zostały diady, nastąpiły znaczne zmiany w warstwie wyściełającej. Komórki jej są teraz znacznie większe. Błony, aczkolwiek wszędzie jeszcze zachowane, barwią się słabo i zaczynają się już rozpuszczać. Proces ten jest mniej więcej równoczesny we wszystkich ich częściach, stosunkowo najwolniej postępuje w rogach komórek. Na powierzchni jąderek występują często niewielkie wypukłości i elipsoidalne bryłki, które tworzą się prawdopodobnie przez pączkowanie jąderka. Za przypuszczeniem tem przemawiają zjawiska obserwowane w jądrach komórek wyściełających w czasie, gdy tworzą one periplazmodium (por. str. 167). Podczas podziału redukcyjnego macierzystych komórek pyłku nie obserwowałam w dwujądrowych komórkach tapetowych ani zlewania się jąder ani też ich podziałów.

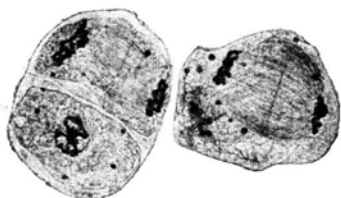


Ryc. 56. Anafaza podziału homeotypowego.

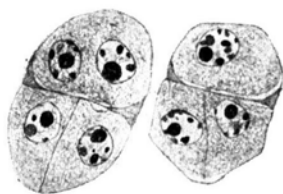
Po bardzo krótkiej interkinezie następuje podział homeotypowy. Nie mogłam stwierdzić na swoim materiale, w jaki sposób wyróżniają się chromosomy z interkinetycznych skupień karjotyny. Przejście do metafazy jest równie raptowne jak w podziale heterotypowym. Czasami po zaniknięciu błony jądrowej chromosomy rozpraszają się na większym obszarze komórki, później jednak skupiają się w płytę. Równocześnie tworzy się wrzeciono o ostro ściętych wierzchołkach. Płaszczyzny podziału są zupełnie dowolne w obu komórkach (Ryc. 56 i 57). Rozchodzenie się chromosomów jest równoczesne w przeciwieństwie do podziału redukcyjnego. W późnej anafazie pojawiają się nagle pozajądrowe jąderka. Tworzenie fragmoplastu, zakładanie błony i pojawienie się karjolimfy odbywa się zupełnie tak samo, jak w podziale redukcyjnym.

Tetrazy oddzielone są już całkowicie od siebie. Wielkością nie różnią się od profazowych komórek macierzystych i od diad (podłużna średnica wynosi  $\pm 18 \mu$ ), (Ryc. 58). Zewnętrzne ich błony,

stanowiące dawne błony komórek macierzystych, pozostają naogół cienkie aż do utworzenia ziarna pyłku. Czasem ulegają w niektórych częściach bardzo nieznacznemu zgrubieniu, lecz nigdy nie tworzą się grube opony, jakie występują w tych okresach u wielu innych roślin. Elipsoidalne jądra tetrad są nieco mniejsze niż jądra diad i mniej od nich spłaszczone. Średnica dłuższa jąder wynosi teraz  $\pm 6.5 \mu$ , a krótsza  $\pm 4 \mu$ . Struktura ich jest bardzo podobna do struktury jąder w diadach.

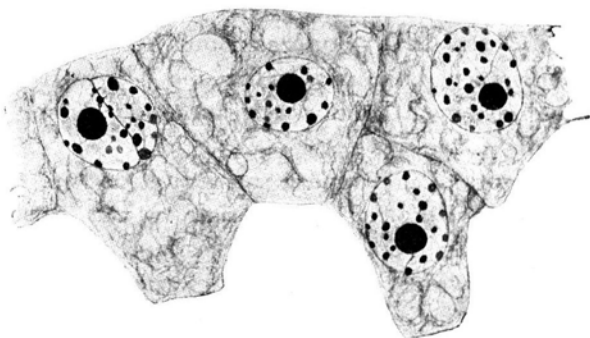


Ryc. 57. Telofaza podziału homeotypowego.



Ryc. 58. Tetrady.

Komórki warstwy wyścielejającej podczas podziału homeotypowego powiększyły się dość znacznie. Równocześnie rozpoczęły się proces wkraczania ich w głąb komór pyłkowych i otaczania tetrad

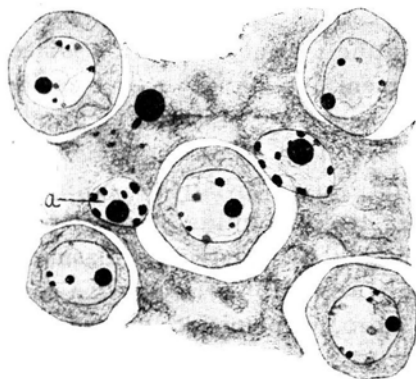


Ryc. 59. Komórki warstwy wyścielejającej bezpośrednio przed utworzeniem periplasmodium.

od strony ścian komory. Błony komórek tapetowych w tym okresie zanikają nadal i pozostają jeszcze tylko w nielicznych miejscach. Po utworzeniu tetrad, a tuż przed oddzieleniem się gonów, nagie komórki warstwy tapetowej wkraczają już dość głęboko na terytorjum komór (Ryc. 59). Protoplazmy poszczególnych komórek przylegają teraz do siebie, ale jeszcze się nie zlewają.

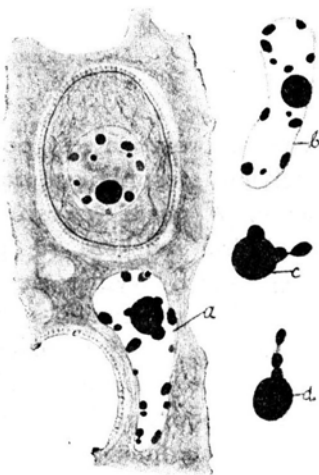
Wkrótce po utworzeniu tetrad komórki ich oddzielają się od siebie i zaokrąglają się, tworząc luźno leżące ziarna pyłku (Ryc. 60).

Równocześnie komórki warstwy wyściełającej wydają bogato rozwinięte periplasmodium, charakterystyczne i dla innych przedstawicieli rzędu *Helobiae* (Ryc. 60 i 61). Jądra syncytium rozmieszczone są na terenie całej komory w wolnych przestrzeniach między ziarnami.



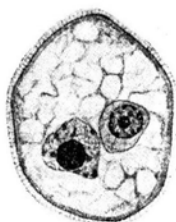
Ryc. 60. Jednojądrowe ziarna pyłku pogrążone w periplasmodium wkrótce po jego utworzeniu.

nami pyłku. Początkowo mają kształt kulisty lub elipsoidalny, później jednak, w miarę wzrostu ziarn pyłku i zmniejszania się wolnych przestrzeni między nimi, kształt ich się zmienia, stają się znacznie dłuższe i powyginaane. Nigdy jednak nie widziałam form ameboidalnych, opisywanych przez Tischer (1915) u *Commelina coelestis*. Często jądra tworzą większe skupienia i przylegają do siebie, nigdy jednak nie zlewają się, choć nieraz granice ich dość trudno wyróżnić. Na powierzchni jąderka, które jest teraz znacznie większe niż w okresach poprzednich, występują kuliste lub elipsoidalne bryłki, tworzące nieraz całe łańcuchy (Ryc. 61 *c* i *d*). Część ich wystaje za ledwie ponad powierzchnię jąderka w postaci niewielkich wypukłości. Zjawisko to sprawia wrażenie pączkowania jąderka (por. str. 165). Tuż pod błoną występują liczne silnie wybarwiające się hematoksyliną bryłki różnej wielkości.



Ryc. 61. Stadjum nieco późniejsze przed podziałem jądra pierwotnego ziarna pyłkowego; *a*, *d* i *e* — „pączkowanie“ jąderka w wolnych jądrach; *b* — wolne jądro.

Z chwilą wyodrębnienia ziarn pyłku rozpoczyna się okres intensywnego ich wzrostu. Poszczególne ziarna, których średnica wynosiła początkowo  $\pm 12 \mu$ , stają się tak wielkie, jak poprzednio całe tetrazy, średnica ich wynosi  $\pm 18 \mu$  (Ryc. 61), kształt ich staje się bardziej regularny. Jednocześnie charakter ich błon, cytoplazmy i jąder ulega znacznym zmianom. Błony zaczynają stopniowo grubieć. Możemy teraz już wyróżnić intynę i exinę, różnie barwiące się zielenią jasną. Exina posiada zgrubienia, tworzące na jej zewnętrznej powierzchni sieć nieregularnych wielokątów. Listewki te, intensywnie pochłaniające safraninę, wchodzą dość głęboko do wnętrza błony. Podobieństwo pierwotnej błony ziarn pyłku do intyny i odrębny charakter exiny przemawiają za tem, że intyna stanowi pierwotną błonę ziarn, exinę zaś najprawdopodobniej wytwarza plasma periplazmodium, tak jak to opisuje Tischler (1915) u *Commelina coelestis*. Środek ziarna pyłkowego zajmuje jądro, wypełniające znaczną część komórki. Karjo-



Ryc. 62. Dwujądrowe ziarno pyłku.



Ryc. 63. Metafaza podziału jądra komórki generatywnej.

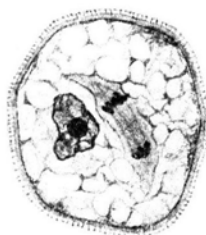
tyna rozproszona jest pod błoną jądrową w postaci nielicznych i niewielkich stosunkowo ziarn różnej wielkości, połączonych cienkimi niemi. W miarę wzrostu ziarn rosną również i jądra; w czasie wzrostu jądra zwiększa się przede wszystkim ilość karjolimfy, wskutek czego jądro wydaje się uboższe w karjotynę. Jąderka, często położone ekscentrycznie, są bardzo niewielkie w porównaniu z jąderkami w jądrach komórek macierzystych.

Na swych preparatach nie widziałam podziału pierwotnego jądra w ziarnie pyłku. Podczas tego podziału ginie periplazmodium, z którego w stadium dwujądrowych ziarn pyłku niema już ani śladu.

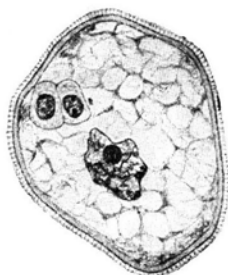
Po utworzeniu komórki generatywnej ziarna pyłku już nie rosną, średnica ich wynosi teraz  $\pm 21 \mu$  (Ryc. 62). Ostatecznie zostały wykształcone także ich błony; exina i intyna posiadają grubość mniej-więcej taką samą. Ziarna pyłku wypełnione są teraz skrobią, której duże elipsoidalne ziarna leżą gęsto obok siebie w cytoplazmie, two-



rzęcej nieco większe skupienia tylko pod powierzchnią ziarn pyłku. Wewnątrz ziarna leży jądro wegetatywne i komórka generatywna. Jądro wegetatywne jest mniejsze od pierwotnego jądra ziarna pyłku ( $\pm 7 \mu$  średnicy) i odznacza się nieregularnym kształtem. Karjotyna tworzy gęstą sieć z rozsianymi na jej powierzchni ziarenkami. Ziarnistości te są bardzo drobne i liczne. Różnią się one znacznie od zwykłych chromocentrów. Wytwarzanie tych ziarnistości wraz ze wzrastającą nieregularnością kształtu jądra jest oznaką rozpoczynającej się degeneracji. W pobliżu jądra wegetatywnego leży niewielka komórka generatywna. Najpierw, po oddzieleniu się od błony ziarna pyłku, ma ona kształt w przybliżeniu kulisty, potem staje się elipsoidalna i wrzecionowata, podobnie jak u *Potamogeton foliosus* (Wiegand, 1899). Cienka błona komórki generatywnej wygina się nieraz pod naciskiem ziarn skrobi. Cytoplazma jej pozbawiona jest wakuol.



Ryc. 64. Anafaza podziału jądra komórki generatywnej.



Ryc. 65. Dojrzałe trójjądrowe ziarno pyłku.

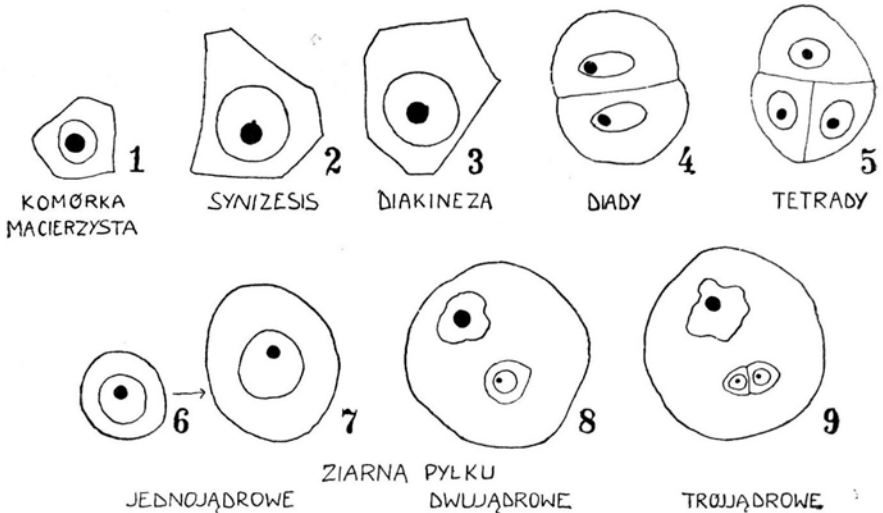
Średnica jądra ( $\pm 3.5 \mu$ ) jest prawie dwa razy mniejsza od średnicy jądra wegetatywnego. Pod błoną jądrową rozmieszczone są liczne bryłki karjotyny. Jąderko jest niewielkie, jak zwykle zresztą w komórkach rozrodczych. Średnica jego nie przekracza  $1 \mu$ .

Komórka generatywna dzieli się wtedy, gdy ziarna spoczywają jeszcze w komorze pyłkowej. Zjawisko to jest charakterystyczne dla całego rzędu *Helobiae*. Jądro wegetatywne leży podczas podziału w pobliżu komórki generatywnej i nieraz do niej przylega. W tym czasie ulega ono dość daleko posuniętej degeneracji: pod błoną jądra występują liczne drobne ziarna i gęsta sieć ciemno wybarwiających się włókien, a kształt jego staje się coraz bardziej nieregularny i często tworzą się palczaste wypustki (Ryc. 63—65).

Dojrzały pyłek trójjądrowy posiada wielkość tę samą co pyłek dwujądrowy, gdyż w okresie podziału komórki generatywnej ziarno pyłku już nie rośnie (Ryc. 65). Komórki generatywne połączone są

ze sobą przez cały czas pozostawania pyłku w komorze. Wg. Wiegand'a (1900) komórki generatywne u *Potamogeton foliosus* nie oddzielają się od siebie nawet w kielkującej łagiewce pyłkowej i w tym stanie dostają się w pobliże komórki jajowej, którą w końcu zapładnia jedno z jąder. Między obydwoma komórkami generatywnymi niema widocznych różnic. Jądra ich są bardzo niewielkie (średnica ich wynosi  $\pm 3.5 \mu$ ) i posiadają kształt w przybliżeniu kulisty. Jąderka rozmiarem swym nieznacznie wyróżniają się od chromocentrów.

W rozwoju ziarn pyłku u *Potamogeton perfoliatus*, jak widać z powyższego opisu, istnieją dwa długotrwałe okresy bardzo intensywnego wzrostu, w których średnice komórek powiększają się pra-



Ryc. 66. Komórki, jądra i jąderka w różnych okresach rozwoju ziarn pyłku u *Potamogeton perfoliatus* L.

wie dwukrotnie, a mianowicie we wczesnej profazie podziału redukcyjnego przed stadium pachytenu i po utworzeniu jednojądrowych ziarn pyłku podczas trwania periplazmodium.

Poniżej załączony rysunek (Ryc. 66) i tabela z danymi liczbowymi zaznajamiają bliżej ze wzrostem komórek, jąder i jąderek.

Wreszcie pozwolę sobie zwrócić uwagę na fakt częstego wyrodnienia komórek pyłkowych u *Potamogeton perfoliatus*. W pewnych okresach rozwoju pyłku znajdowałam dość często objawy degeneracji. W niektórych kłóskach wszystkie kwiaty rozwinięte są normalnie. Czasem w jednym kwiecie część komór rozwija się normalnie, część zaś ulega zwyrodnieniu. W innych wreszcie kłóskach wszystkie kwiaty ulegają całkowitej degeneracji.

Tabela I.

Średnice komórek, jąder i jąderka w różnych okresach rozwoju ziarn pyłku u *Potamogeton perfoliatus* L.

	Ś r e d n i c e					
	komórki		jądra dłuższa krótsza		jąderka	
Komórki macierzyste pyłku			$\pm 6.5 \mu$		$\pm 3.5 \mu$	
Synyzesis	{ 17—20 $\mu$		{ 10—11 $\mu$		{ 3.5—4 $\mu$	
Diakineza						
Diady	{ około 18 $\mu$		$\pm 7.5$ — $\pm 3-4 \mu$		$\pm 2 \mu$	
Tetrazy			$\pm 6.5 \mu$ — $\pm 4 \mu$		$\pm 1.8 \mu$	
Ziarna pyłku zaraz po utworzeniu	$\pm 12 \mu$		{ $\pm 7 \mu$		{ $\pm 2 \mu$	
Ziarna pyłku przed podziałem jądra	$\pm 18 \mu$					
	weg.	gen.	weg.	gen.	weg.	gen.
Ziarna pyłku dwujądrowe	{ około	{ $\pm 6 \mu$	{ $\pm 7 \mu$	{ $\pm 3.5 \mu$	{ $\pm 2.5 \mu$	{ $\pm 1 \mu$
Ziarna pyłku trójjąderne	{ 21					{ 0.5—1 $\mu$

weg. = dane dotyczące komórki wegetatywnej; gen. = komórki generatywnej

Najwcześniejszy okres, w którym występuje degeneracja komórki, to okres drugiego podziału allotypowego. Błony diad ulegają skurczeniu i sfalowaniu, a protoplasma ich pochłania bardzo silnie barwniki. Najcharakterystyczniejszą cechą jest skurcz komórek.

Najczęściej jednak spotykałam anormalności zaraz po wytworzeniu ziarn pyłku i periplazmodium. W tym okresie liczba anormalnie rozwiniętych komórek wynosiła około 50%. Błony ziarn pyłkowych ulegają wielkiej deformacji: kształt ich staje się półksiężycowaty lub półkulisty, a nieraz wygięcia są tak silne, że ziarna przybierają kształt gwiazd. Cytoplazma silnie pochłania barwniki. Wygląd jąder nie ulega zmianie, czasem jednak pojawiają się w nich liczne ziarnistości. Jądra periplazmodium ulegają często hipertrofii.

### Zusammenfassung.

Die Zytologie der Familie der *Potamogetonaceen* ist sehr wenig bekannt. Die Zusammenstellung der wichtigsten Arbeiten finden wir bei Schürhoff (1926). Einige Angaben über die Entwicklung der Pollenkörner enthalten die Arbeiten von Grönland (1851), Hofmeister (1852) und Rosenberg (1901) über *Zostera marina* und

von Campbell (1897) über *Zannichellia palustris*. Etwas ausführlicher sind die Arbeiten von Murbeck (1902) über *Ruppia rostellata* und von Wiegand (1899) über die Entwicklung der Pollenkörner bei *Potamogeton foliosus*. Wiegand beachtete vor allem das sonderbare Verhalten des Nucleolus im Stadium der synaptischen Ballung.

Die Ährchen von *Potamogeton perfoliatus* L. fixierte ich in Flemming's (stark) und Nawaschin's Flüssigkeiten und färbte die Schnitte nach der gewöhnlichen Eisenhaematoxylinmethode.

Die Archesporzellen unterscheiden sich von den vegetativen Zellen vor allem dadurch, dass es in ihrem Zytoplasma keine Vakuolen gibt. An der Oberfläche der Kerne liegen zahlreiche von dünnen schwach sichtbaren Fäden verbundene, Chromocentren, die auch für die meristematischen Zellen der Wurzelspitze charakteristisch sind. Während der Entwicklung des Archespors verändert sich die Struktur der Kerne: aus den verschwindenden Chromocentren entstehen sehr dünne Fäden. Nach der Beendigung der vegetativen Teilungen — wenn wir es also schon mit Pollenmutterzellen zu tun haben, ist von den ehemaligen Chromocentren schon keine Spur mehr vorhanden (Fig. 44).

Am Anfang der heterotypischen Prophase wachsen die Kerne sehr stark: ihr Durchmesser vergrößert sich von 6.5 auf 10  $\mu$ . Die dünnen Leptotänfäden beginnen sich paarweise zu gruppieren. Die danach kommende synaptische Ballung dauert sehr lange, wofür die Tatsache spricht, dass ich dieses Stadium sehr oft auf meinen Präparaten fand (Fig. 46). An der Oberfläche des Nucleolus sehen wir oft in diesem Stadium ein kleines, kugelförmiges Gebilde. Ein ähnliches Gebilde beschreibt Wiegand bei *Potamogeton foliosus*. Nach diesem Verfasser färbt sich der Nucleolus wie Chromatin, das kleine Gebilde dagegen wie ein Nucleolus. Er ist der Meinung, dass der Nucleolus eine Reservesubstanz sei, welche an der Entwicklung der Chromosomen Anteil nimmt, während das kugelige Gebilde dagegen dem eigentlichen Nucleolus entspricht. Wir wissen aber, dass bei Färbung mit Safranin-Gentianaviolett, welches von Wiegand benutzt wurde, die Ergebnisse vom Stadium der Karyokinese, von der Fixierung u. s. w. im starken Grade abhängen, dass sie also sehr verschieden ausfallen können. Wir dürfen also nicht den Ergebnissen dieser Doppelfärbung eine entscheidende Bedeutung zuschreiben, was auch an anderen Objekten bestätigt wurde. Die Tatsache, dass in der späten Prophase der heterotypischen Teilung (bis zur Metaphase), wenn die Chromosomen schon ganz entwickelt sind, die Gestalt und die Färbung des Nucleolus sich gar nicht verändern,

weist sehr deutlich darauf hin, dass der Nucleolus keinesfalls eine Reservesubstanz für das Chromatin darstellt.

Die allmähliche Entwirrung des synaptischen Knäuels führt zur lockeren Ausbreitung der Pachytenfäden, die, wie man es an einigen Stellen sieht, sich aus zwei parallelen Fäden zusammensetzen (Fig. 48). Im Strepsitänstadium liegen die Chromosomen, die zunächst noch sehr lang und dünn sind, paarweise an der Oberfläche des Kerns. Sie sind mit Anastomosen verbunden (Fig. 49). Allmählig verkürzen sie sich und werden dicker, indem sie die Gestalt der diakinetischen Bivalente annehmen (Fig. 50 u. 51). Nicht alle Gemini in demselben Kerne entwickeln sich gleichzeitig. Der Schwund des Nucleolus und der Kernmembran, wie auch die Bildung der Äquatorialplatte spielen sich plötzlich ab. Für die frühe Anaphase der ersten Teilung ist das nicht gleichzeitige Auseinandergehen der Chromosomen charakteristisch (Fig. 52). Die Zellplatte zwischen den Tochterzellen bildet sich auf gewöhnliche Weise in der späten Anaphase. In der Telophase beginnen sich die eng geballten Chromosomengruppen zu lockern, und in den sich rekonstruierenden Tochterkernen erscheint die Karyolymphe. Beide Kerne nähern sich jetzt der entstehenden Zellwand (Fig. 53 u. 54).

Die Interkinese ist sehr kurz (Fig. 55). Aus den unregelmässigen interkinetischen Chromatinklumpen entwickeln sich schnell die Chromosomen. Ihr Auseinandergehen erfolgt bei dieser Teilung gleichzeitig (Fig. 56 u. 57).

Sofort nach Bildung der Tetraden (Fig. 58) trennen sich ihre Zellen voneinander und bilden auf diese Weise freie Pollenkörner. Die Zellen des Tapetums bilden gleichzeitig reiches Periplasmodium (Fig. 60). Jetzt beginnen die Pollenkörner, im Periplasmodium versunken, sehr intensiv zu wachsen und werden so gross, wie es früher ganze Tetraden waren (Fig. 61).

Während der Bildung der generativen Zelle schwindet das Periplasmodium. Die Pollenkörner haben jetzt schon ihre definitive Grösse erreicht — ihr Durchmesser ist jetzt ungefähr 21  $\mu$ . Die grossen Stärkekörner bilden die Speichersubstanz (Fig. 62).

Die anfänglich kugelige generative Zelle wird allmählig ellipsoidisch oder spindelförmig und teilt sich wie bei anderen *Helobiae* schon dann, wenn die Pollenkörner noch in der Pollenkammer liegen. Während der Teilung liegt der vegetative Kern neben der sich teilenden Zelle. Gleichzeitig unterliegt er beträchtlicher Degeneration: seine Gestalt wird immer unregelmässiger und sein Gehalt körniger (Fig. 62—64).

Die reifen, mit Intina und Exina ausgestatteten dreikernigen Pollenkörner bleiben kurze Zeit in der Pollenkammer. Beide generativen Zellen sind miteinander verbunden (Fig. 65).

Die haploide Zahl der Chromosomen ist bei *Potamogeton perfoliatus* L. wahrscheinlich 24.

In bestimmten Stadien der Pollenentwicklung, und zwar während der zweiten allotypen Teilung und im Stadium der dreikernigen Pollenkörner, tritt oft eine Degeneration der Pollenkammer auf, die sich in Verunstaltung der Pollenkornwände, starker Absorption der Farbstoffe durch das Zytoplasma und in Veränderungen der Kernstruktur ausdrückt.

Pracę niniejszą wykonałam w Zakładzie Botaniki Ogólnej Uniwersytetu Warszawskiego. Czuję się w obowiązku złożyć wyrazy szczerzej wdzięczności p. prof. Wóycickiemu za pomoc i wskazówki w toku mej pracy.

#### Wykaz literatury.

- Campbell, D. H. 1897. A morphological study of *Najas* and *Zannichellia*. Proc. Cal. Acad. of Sc. Ser. III. Bot., 1.
- Grönland, 1851. Beiträge zur Kenntniss der *Zostera marina*. Bot. Zeit., 9.
- Hofmeister, W. 1852. Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera*. Bot. Ztg.
- 1861. Neue Beiträge zur Erkenntnis der Embryobildung der *Phanerogamen*. II. *Monocotyledonen*. Abh. Sächs. Ges. d. Wiss., 7.
- Holferty, G. M. 1901. Ovule and embryo of *Potamogeton natans*. Bot. Gaz., 31.
- Murbeck, Sv. 1902. Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl., 36.
- Rosenberg, O. 1901. Über die Embryologie von *Zostera marina* L. Bih. Svenska Vet. Akad. Handl., 27.
- 1904. Über die Individualität der Chromosomen in Pflanzenreich. Flora, 93.
- Schürhoff, P. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen.
- Tischler, G. 1915. Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der *Commelinaceen* und Ausblick auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen *Monocotylen*. Jahrb. f. wiss. Bot., 55.
- Wiegand, K. M. 1898. Notes on the Embryology of *Potamogeton*. Bot. Gaz. 25.
- 1899. The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. Bot. Gaz., 28.
- 1900. The development of the embryosac in some monocotyledonous plants. Bot. Gaz., 30.