

STO LAT OD ODKRYCIA – CZY WIEMY WIĘCEJ O ZARODKACH ANTYPODALNYCH?

One hundred years passed – do we know more about antipodal embryos?

Maria Katarzyna WOJCIECHOWICZ

Summary. The occurrence of antipodal embryos is a very rare phenomenon. So far antipodal embryos have been observed only in several species belonging to different families of *Angiospermae*. For researchers, the possibility of antipodal embryo formation has been the subject of much controversy. Therefore in embryological manuals this problem is described no more than fragmentary and authors don't quote a comprehensive list of plant species in which the antipodal embryos formation have been noticed.

The aim of this work is to review literature referring the antipodal embryo formation and create the list of species in which the antipodal embryo have been observed so far.

Key words: antipodal embryo, embryology.

Mgr Maria Katarzyna Wojciechowicz., Zakład Botaniki Ogólnej, Instytut Biologii Eksperymentalnej, Uniwersytet A. Mickiewicza, Aleje Niepodległości 14, 61–713 Poznań.

Antypody są najbardziej polimorficznymi komórkami woreczka zalążkowego i zwykle degenerują przed lub wkrótce po zapłodnieniu [20]. U części roślin okrytozalążkowych antypody mogą się jednak rozrastać jeszcze po zapłodnieniu i dzielić, zwiększając tym samym liczbę komórek lub jąder [12]. Niekiedy obserwowano podziały antypod prowadzące do powstawania struktur kilkunastokomórkowych przypominających zarodki [10].

Możliwość formowania zarodków antypodalnych do chwili obecnej budzi wiele kontrowersji wśród embriologów [9,10,11], co powoduje, że temat ten w podręcznikach embriologicznych traktowany jest fragmentarycznie, a przytaczane przykłady gatunków roślin, u których proces ten opisano, podane są w sposób przypadkowy i nie obejmują pełnej ich listy.

Celem niniejszego artykułu jest zebranie możliwie wszystkich danych literaturowych od-

nośnie powstawania zarodków z antypod i stworzenie na tej podstawie listy gatunków, u których proces ten do tej pory opisano. W prezentowanej pracy podjęto również próbę porównania przebiegu procesu formowania się zarodków antypodalnych u poszczególnych gatunków roślin.

W 1885 roku Trietiakow [22] po raz pierwszy zaobserwował i opisał rozwój zarodka z komórki antypodalnej u *Allium odorum*. Dwa lata później Hegelmaier [8] potwierdził doniesienia Trietiakowa [22]. Kolejne badania embriologiczne prowadzone u tego gatunku przez Haberlandta [6] i Modilewskiego [15,16] potwierdziły możliwość powstawania zarodków antypodalnych u *Allium odorum*.

Prace Modilewskiego [15,16], zawierające wyniki jego kilkunastoletnich badań embriologicznych i cytologicznych prowadzonych u *Allium odorum*, w sposób najbardziej pełny do-

Tabela 1. Spis gatunków roślin, u których obserwowano występowanie zarodków antypodalnych.

Table 1. The list of plant species in which antipodal embryos were observed.

L.p.	Gatunek <i>Species</i>	Rodzina <i>Family</i>	Autor <i>Author</i>
1.	<i>Alangium lamarckii</i>	Alangiaceae	[4]
2.	<i>Alnus rugosa</i>	Betulaceae	[23]
3.	<i>Hieracium flagellare</i>	Compositae	[18]
4.	<i>Rudbeckia sullivantii</i>	Compositae	[1]
5.	<i>Solidago canadensis</i>	Compositae	[19]
6.	<i>Sedum fabaria</i>	Crassulaceae	[14]
7.	<i>Paspalum scrobiculatum</i>	Gramineae	[17]
8.	<i>Stipa</i> sp.	Gramineae	[24]
9.	<i>Allium nutans</i>	Liliaceae	[8]
10.	<i>Allium odorum</i>	Liliaceae	[6, 15, 16, 22]
11.	<i>Allium tuberosum</i>	Liliaceae	[13]
12.	<i>Ulmus americana</i>	Ulmaceae	[21]
13.	<i>Ulmus campestris</i>	Ulmaceae	[5]
14.	<i>Ulmus glabra</i>	Ulmaceae	[2]
15.	<i>Elatostema eurhynchum</i>	Urticaceae	[3]
16.	<i>Elatostema sinuatum</i> var. <i>eusinuatum</i>	Urticaceae	[3]

kumentują proces powstawania zarodków z antypod u tego gatunku.

Pomimo, iż upłynęło ponad sto lat od momentu opublikowania pierwszego doniesienia na temat zarodków antypodalnych, to lista roślin u których owe zarodki do tej pory opisano, zawiera tylko kilkanaście gatunków (Tabela 1).

Przebieg procesu formowania zarodków antypodalnych na podstawie danych literaturowych przedstawiono poniżej.

POWSTAWIANIE I ROZWÓJ ZARODKA

Na podstawie dokonanej analizy literatury zwrócono uwagę na fakt, iż u części gatunków roślin zarodki antypodalne powstały z antypody, która morfologicznie upodabniała się do komórki jajowej.

W trakcie tworzenia się woreczków zalążko-

wych u *Ulmus campestris* [5], *U. americana* [21] i *Rudbeckia sullivanti* [1] antypody powiększały się i przybierały wygląd podobny do komórki jajowej. W tetrasporowych woreczkach zalążkowych *Ulmus glabra* [2] ostatecznie formowały się dwie do czterech antypod, które mogły się upodabniać do komórki jajowej, co powodowało, że w jednym woreczku zalążkowym znajdowano kilka komórek antypodalnych, o charakterze komórek jajowych..

U *Allium nutans* [7], *A. odorum* [16] i *A. tuberosum* [13] w siedmiokomórkowych woreczkach zalążkowych antypody upodabniały się do aparatu jajowego w ten sposób, że jedna z antypod morfologicznie przypominała komórkę jajową, a dwie pozostałe antypody – synergidy.

Ponadto u *Allium odorum* [16] zaobserwowano również, że dalszy rozwój komórek aparatu jajowego, jak i kompleksu antypodalnego, był

zbliżony. I tak, równolegle z procesem embriogenezy, w komórce jajowej rozpoczynały się podziały komórkowe w jajopodobnej antypodzie, a synergidy oraz antypody, które się do nich upodabniały w trakcie rozwoju woreczka zalążkowego, rozrastały się jeszcze podczas tworzenia zarodków osiągając wielkość wielokomórkowych zarodków. Najczęściej rozrastała się przy tym jedna synergida i jedna antypoda tworząc okap nad zarodkiem, podczas gdy druga synergida i druga antypoda zanikały.

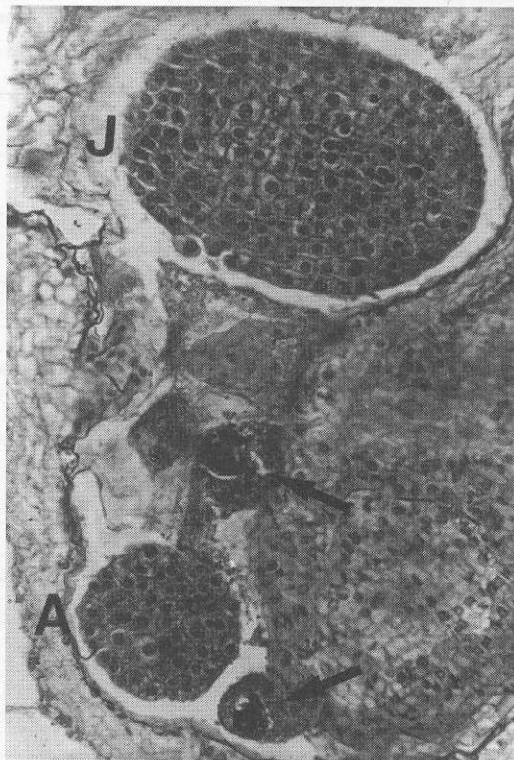
Rozwój zarodka antypodalnego rozpoczynał się równolegle z embriogenezą w komórce jajowej nie tylko u *Allium odorum* [16], ale również u *A. tuberosum* [13], *Ulmus campestris* [5], *U. glabra* [2] i *Rudbeckia sulivantii* [1]. W przypadku *Ulmus americana* [21] zarodki powstałe z jajopodobnych komórek antypod zawsze rozwijały się w woreczkach zalążkowych, w których zarodek rozwijający się z komórki jajowej był już obecny. W ten sposób zarodek na mikropyle był zawsze większy i bardziej zaawansowany w rozwoju. Natomiast u *Stipa* sp. [24] po zapłodnieniu zygota wchodziła w okres spoczynku, a jako pierwsze dzieliły się antypody, następnie pierwotne jądro bielmowe i zygota. Zdaniem Yakovleva i in. [24] podziały zachodzące na biegunie chalazalnym hamowały podziały na mikropyle i tylko zaniechanie aktywności podziałowej na biegunie chalazalnym umożliwiało intensywne podziały bielma i zygoty.

Rozwój zarodków antypodalnych zachodził tylko do stadium kulistego, a dalszy ich wzrost był hamowany [10] (Fot. 1).

Dane dotyczące liczby komórek w zarodkach antypodalnych u poszczególnych gatunków zaprezentowano w tabeli 2.

W przypadku *Alangium lamarckii* [4] i *Sedum fabaria* [14] autorzy stwierdzili, że hamowanie rozwoju kilkukomórkowych zarodków antypodalnych było spowodowane brakiem substancji odżywczych w woreczku zalążkowym.

Jednak u *Allium tuberosum* [13] w zalążkach, w których nie dochodziło do tworzenia bielma, obydwa zarodki zaczynały degenerować po 8 dniach od momentu zapylania. W zalążkach zawierających bielmo, antypodalne zarodki degenerowały szybciej i w 8 dniu były już sil-



Fot.1. Zarodki; rozwijający się z komórki jajowej (J) i antypodalny (A) oraz degenerujące antypody (Y) widoczne w woreczku zalążkowym *Allium odorum* (pow.160). Zdjęcie autorki niepublikowane wcześniej.

Phot.1. The embryos; developing from the egg cell (J) and antipodal embryo (A) with degenerating antipodal cells (Y) visible in an embryo sac of *Allium odorum* (mag. 160). The Author's photo not published before.

nie obkurczone. W zalążkach 16-dniowych nie znajdowano już zarodków antypodalnych bez względu na to, czy bielmo się rozwijało, czy też nie.

Podobnie u *Allium odorum* Modilewski [16] stwierdził, że w niezapłodnionych woreczkach zalążkowych, jak i w tych, w których zaszło podwójne zapłodnienie, początkowo zarodek powstający z komórki jajowej i zarodek antypodalny rozwijały się w sposób identyczny, następnie w niezapłodnionych woreczkach zalążkowych wszystkie zarodki zamierały, a w zapłodnionych woreczkach zalążkowych pozostawał

Tabela 2. Liczba komórek w obserwowanych zarodkach antypodalnych oraz częstość występowania zarodków antypodalnych w woreczkach zalążkowych u poszczególnych gatunków roślin.

Table 2. The number of cells observed in antipodal embryos and their frequency of occurrence in individual species.

Gatunek <i>Species</i>	Liczba komórek w zarodku antypodalnym <i>The number of cells in antipodal embryos</i>	Częstość występowania zarodków antypodalnych <i>Occurrence frequency of antipodal embryos</i>	Autor <i>Author</i>
<i>Alangium lamarckii</i>	4–6	liczne <i>numerous</i>	[4]
<i>Allium odorum</i>	20–30	33%–50%	[8, 22]
<i>Allium tuberosum</i>	do 38	70 %	[13]
<i>Paspalum scrobiculatum</i>	6	1 przypadek <i>1 case</i>	[17]
<i>Solidago canadensis</i>	–	b. rzadko <i>v. rarely</i>	[19]
<i>Ulmus americana</i>	–	liczne <i>numerous</i>	[21]
<i>Ulmus campestris</i>	10–30	4 %	[5]

zazwyczaj zarodek powstający z komórki jajowej, który rozwijał się dalej.

Wyjątek stanowi *Elatostema erynchrum*, na podstawie badań której Fagerlind [3] przedstawił w swojej pracy schemat w pełni dojrzałego zarodka antypodalnego, towarzyszącego dojrzałemu zarodkowi rozwiniętemu z komórki jajowej. Jednak to doniesienie wymaga przeprowadzenia dodatkowych badań embriologicznych u tego gatunku [10].

Przeprowadzone doświadczenia izolacji zarodków z napęczniałych, dojrzałych nasion *Ulmus glabra* [2] wykazało, że na 600 przebadanych obiektów, dwa z nich zawierały po dwa zarodki leżące na przeciwległych biegunach, przy czym obydwie zarodki były tej samej wielkości i rozmiarami zbliżone były do zarodków zygotycznych wyizolowanych z innych nasion. Na tej podstawie Edahl [2] stwierdził, iż jest bardzo prawdopodobne, że zarówno zarodek mikropylarny jak i antypodalny mogły kiełkować i tworzyć zdolne do życia rośliny.

Natomiast doświadczenie przeprowadzone z kiełkowaniem nasion *Alangium lamarckii* [4] wykazało, że tylko zapłodniony zarodek mikro-

pylarny osiąga stadium dojrzałe rozwoju zarodka. Podobnie u *Ulmus campestris* [5] zarodki antypodalne nie osiągały stadium dojrzałego, o czym może świadczyć fakt, że pomimo wyizolowania z nasion kilkuset zarodków dojrzałych, nie znaleziono zarodka na biegunie chalazalnym.

WYSTĘPOWANIE ZARODKÓW ANTYPODALNYCH

Zwykle w woreczku zalążkowym roślin, u których zaobserwowano tworzenie zarodków z antypod, powstawał tylko jeden zarodek [10]. U *Stipa* sp. [24] opisano trzy antypody, które równocześnie wchodziły w fazę podziału mitotycznego i tworzyły niezależne struktury embrionalne, zachowujące swoją odrębność przez cały czas rozwoju. Podobnie u *Elatostema sinuatum* var. *esinuatum* [3] tworzyły się trzy zarodki.

U *Solidago canadensis* [19] i *Alangium lamarckii* [4] również obserwowano dwa zarodki na biegunie chalazalnym w jednym woreczku zalążkowym, przy czym jeden z nich był niezna- cznie bardziej zaawansowany w rozwoju.

U *Allium odorum* [16], *A. tuberosum* [13] i *Ulmus glabra* [2] tylko sporadycznie na biegunie chalazalnym rozwijało się więcej zarodków niż jeden. Dane odnośnie częstości występowania zarodków z antypod w woreczkach zalążkowych poszczególnych gatunków badanych roślin zebrano w tabeli 2.

PLOIDALNOŚĆ ZARODKÓW ANTYPODALNYCH

Johansen [9] podkreśla, iż należy pamiętać o haploidalnej naturze komórek antypodalnych, co dodatkowo komplikuje możliwość powstawania zarodków z antypod.

Obserwacje embriologiczne prowadzono głównie na materiale niekastrowanym. Tylko w trzech przypadkach: *Allium nutans* [7], *A. odorum* [16] i *A. tuberosum* [13] dodatkowo przeprowadzono analizę woreczków zalążkowych pochodzących z kwiatów kastrowanych. W przypadku *Allium odorum* [16] i *A. tuberosum* [13] zarodki antypodalne tworzyły się w woreczkach zalążkowych, pochodzących zarówno z kwiatów kastrowanych, jak i niekastrowanych. U *Allium nutans* [7] zarodki antypodalne formowały się tylko w woreczkach zalążkowych pochodzących z materiału kastrowanego.

Analiza liczby chromosomów u *Allium odorum* [16] w zarodkach pochodzących z materiału kastrowanego ujawniła jednak, że zarodki rozwijające się z komórki jajowej i zarodki antypodalne w przeważającej części były diploidalne, podobnie jak zarodki antypodalne rozwijające się w zapłodnionych woreczkach zalążkowych. Bardzo rzadko Modilewski [16] obserwował partenogenezę haploidalną u tego gatunku. Dokładna obserwacja przebiegu procesu megasporogenezy dokonana przez Modilewskiego wskazała na tworzenie u *Allium odorum* [16] dwóch typów woreczków zalążkowych. I tak, u tego gatunku powstają woreczki zredukowane, których tworzenie poprzedzał podział redukcyjny, oraz woreczki zalążkowe o niezredukowanej liczbie chromosomów, co wyjaśnia fakt obecności diploidalnych zarodków antypodalnych.

Obserwacje przebiegu megasporogenezy i rozwoju zarodka przeprowadzone u *Allium tu-*

berosum [13] w zalążkach pochodzących z kwiatów niekastrowanych i kastrowanych, w pełni pokrywają się z obserwacjami Modilewskiego przeprowadzonymi u *Allium odorum* [16].

U *Rudbeckia sulivantii* [1] 50% woreczków zalążkowych również powstawało na drodze diplosporii, a u *Alnus rugosa* [23] podział redukcyjny w ogóle nie zachodził i w ten sposób wszystkie powstające woreczki zalążkowe miały somatyczną liczbę chromosomów.

U *Hieracium flagellare* [18] natomiast obserwowano zarodki antypodalne w aposporowych woreczkach zalążkowych.

Podsumowując przytoczone informacje na temat zarodków antypodalnych, których obecność stwierdzono u kilkunastu gatunków roślin okrytozalążkowych należy stwierdzić, że jedynie w rodzaju *Allium*, a w szczególności u *Allium odorum* [6, 15, 16, 22], udokumentowano szczegółowo powstawanie zarodków z antypod. Należy również podkreślić fakt, że prace dotyczące *Allium odorum* pochodzą z końca ubiegłego stulecia i z początku naszego wieku, a mimo to nadal stanowią najlepsze opracowania embriologiczne na ten temat. W pozostałych artykułach cytowanych w tej pracy często podawano tylko fakt obecności zarodków antypodalnych bez dodatkowych informacji, które pozwoliłyby na przeprowadzenie analizy porównawczej. Z tego też względu postulat Johriego [10] o konieczności ponownego przeprowadzenia badań embriologicznych roślin, u których obserwowano obecność zarodków z antypod, wydaje się być uzasadniony.

LITERATURA

- [1] BATTAGLIA E. 1955. Usual cytological features in the apomictic *Rudbeckia sullivantii* Boynton et Beadel. *Caryologia* 8:1–32.
- [2] EDAHL I. 1941. Die Entwicklung von Embryosack und Embryo bei *Ulmus glabra* Huds. *Sv. Bot. Tidskr.* 35: 143–156.
- [3] FAGERLIND F. 1944. Die Samenbildung und die Zytologie bei angiospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* und einiger nehestehenden Gattung nebst Beleuchtung einiger damit zusammenhangender Probleme. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.* III 21: 1–130.
- [4] GOPINATH D. M., 1943. Cases of antipodal polyem-

- bryony in *Alangium Lamarckii* Thw. *Current Science* **12**: 329–330.
- [5] GUIGNARD J. L., MESTRE J. CH. 1966. Sur le developpement d'embryons a partir des antipodes chez l'*Ulmus campestris* L. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **113**: 227–228.
- [6] HABERLANDT G. 1925. Zur Embryologie und Cytologie von *Allium odorum* L. *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.* **41**: 559–564.
- [7] HILKANSSON A. 1951. Parthenogenesis in *Allium*. *Bot. Not.* **2**: 143–179.
- [8] HEGELMAIER F. 1897. Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. *Bot. Ztg., Jahrg.* **55**: 133–140.
- [9] JOHANSEN D. A. 1950. W: D. A. JOHANSEN (red.), *Plant embryology*. Waltham, Mass., U. S. A. Chronica Botanica Company, s.280.
- [10] JOHRI B. M., AMBEGAOKAR K. B. 1984. Embryology: Then and now. W: B. M. JOHRI (red.), *Embryology of Angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio, s. 1–52.
- [11] JOHRI B. M., AMBEGAOKAR K. B., SORIVASTVA P. S. 1992. W: B. M. JOHRI (red.), *Comparative embryology of Angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio, s. 87–88.
- [12] KAPIL R. N., BAHTANGAR A. K. 1976. The antipodes. *Phyta* **1**: 54–75.
- [13] KOJIMA A., NAGATO Y. 1992. Pseudogamus embryogenesis and degree of parthenogenesis in *Allium tuberosum*. *Sex. Plant Reprod.* **5**: 79–85.
- [14] MAURITZON J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. Thesis, University of Lund ss. 1–138.
- [15] MODILEWSKI J. 1925. Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Allium odorum* L. *Bull. Jardin Bot. Kiev.* **2**: 9–19.
- [16] MODILEWSKI J. 1930. Die Embryobildung bei *Allium odorum* L. L. *Visn. Kyziv. bot. Sadu* **12/13**: 27–48.
- [17] NARAYANASWAMI S. 1954. The structure and development of the Caryopsis in same indian millets. III. *Paspalum scrobiculatum* L. *Bull. Torrey Bot. Club* **81**(4): 288–299.
- [18] OSTENFELD C. H., ROSENBERG O. 1907 Experimental nad cytological studies in the *Hieracia*. *Bot. Tidsskr.* **28**: 143–170.
- [19] PULLAIAH T. 1978. Studies in the Embryology of *Compositae*. III. The Tribe-Astereae. *Bot. Mag. Tokio* **91**: 197–205.
- [20] RODKIEWICZ B. 1973. W: B. RODKIEWICZ (red.), *Embriologia roślin kwiatowych*. PWN. ss.102.
- [21] SHATTUCK Ch. H., 1905. A morfological study of *Ulmus americana*. Contributions from the Hull Botanical Laboratory. *Bot. Gaz.* **40**: 209–223.
- [22] TRIETJAKOW S. 1895. Die Beteiligung der Antipoden in Fallen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. *Ber. Deutsch. Bot. Gesells.* **13**: 13–17.
- [23] WOODWORTH R. H. 1930. Cytological study in the *Betulaceae*. Parthenogenesis and polyembryony in *Alnus rugosa*. *Bot. Gaz.* **89**: 402–409.
- [24] YAKOVLEV T. C., SOLNTZEVA M. P. 1965. Nekatoryje waprośy morfologii cwićetka i embriologii kobyliw. W: T. C. YAKOVLEV, M. P. SOLNTZEVA (red.), *Morfologia cwićetka i reproduktywnyj process u pokrytosiemnych rastienij*. Nauka, Moskwa, Leningrad s. 61–73.