

ŁUKASZ PIOSIK

*Zakład Botaniki Ogólnej
Instytut Biologii Eksperymentalnej
Wydział Biologii Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza
Umultowska 89, 61-679 Poznań
E-mail : l.piosik@amu.edu.pl*

ENDOTHELIUM – OBRONA I WSPARCIE DLA WORECZKA ZAŁĄŻKOWEGO

WSTĘP

Przemiana pokoleń obejmująca zależność pomiędzy wytwarzaniem diploidalnych sporofitów i haploidalnych gametofitów jest podstawą egzystencji organizmów roślinnych. W odróżnieniu od roślin niższych, u gatunków należących do Angiospermae, gametofit wytwarzający gamety jest znacznie mniejszy od sporofitu i zlokalizowany w specjalnych strukturach kwiatowych. Ziarno pyłku stanowiące gametofit męski powstaje w pylnikach, natomiast gametofit żeński (woreczek załążkowy) rozwija się w załążku słupka. W gametofitach męskich oraz żeńskich produkowane są haploidalne gamety (odpowiednio komórki plemnikowe oraz komórka jajowa), które w wyniku procesu zapłodnienia odtwarzają diploidalny sporofit (REISNER i FISCHER 1993). Ze względu na wielką rolę gamet w procesie przedłużania ciągłości istnienia gatunku i przekazywania informacji genetycznej osobnikom w kolejnych pokoleniach, ważne jest by były one w pełni żywotne i funkcjonalne, a ich struktura wolna od uszkodzeń. W toku ewolucji organizmy roślinne wytworzyły wiele mechanizmów ułatwiających transfer oraz ochronę gamet. U roślin okrytozałążkowych gamety męskie zlokalizowane są w męskim gametoficie, tj. ziarnie pyłku, osłoniętym ścianą komórkową (sporoderma) złożoną z dwóch warstw: wewnętrznej intyny oraz zewnętrznej egzyny. Taka konstrukcja umożliwia ochronę

oraz sprawny i bezpieczny transport komórek plemnikowych na znamię słupka, gdzie następuje kiełkowanie pyłku. Dalszy transport męskich gamet do gametofitu żeńskiego odbywa się za pomocą łagiewki, wytworzonej podczas kiełkowania ziaren pyłku. Haploidalna komórka jajowa, która jest częścią składową gametofitu żeńskiego, osłonięta jest ścianą woreczka załążkowego, który z kolei otoczony jest przez pojedynczy lub podwójny integument załążka (osłonki). Całość osłania ściana załążka słupka. U wielu gatunków występuje jeszcze jedna struktura gwarantująca zarówno ochronę, jak i udział w rozwoju woreczka załążkowego, którą jest endothelium. Endothelium (zwane także tapetum integumentalnym) jest tkanką niezwykle interesującą nie tylko ze względu na pochodzenie i strukturę, ale także na różnorodność funkcji - ochrania i odżywia woreczek załążkowy (a w dalszych etapach zarodek oraz bielmo), ale stanowi także skuteczny mechanizm obronny, uniemożliwiający np. rozwój zarodków powstałych w wyniku zapylenia pyłkiem gatunków oddalonych (KAPIL i TIWARI 1978). Celem tej pracy jest przedstawienie struktury, funkcji oraz pochodzenia endothelium a także określenie jego znaczenia w embriogenezie u różnych gatunków roślin. Poniższa praca ma charakter przeglądowy, wzbogacony o wybrane, własne wyniki pracy badawczej autora.

O POCHODZENIU I LOKALIZACJI ENDOTHELIUM

Wyróżnia się dwie zasadnicze drogi powstawania endothelium: pochodzenie integumentalne oraz ośrodkowe. U przeważającej liczby gatunków, endothelium rozwija się z komórek wewnętrznej epidermy integumentu, które przylegają do ośrodka (łac. *tapetum integumentalne*), np. u *Arabidopsis thaliana* (REDEI 1970) czy *Ehretia laevis* (JOHRI i VASIL 1956). Jeśli podczas rozwoju woreczka zalążkowego nucellus zostanie całkowicie strawiony, wtedy endothelium styka się bezpośrednio z woreczkiem zalążkowym. Tapetum ośrodkowe (rzekome) rozwija się natomiast z komórek nucellusa (ośrodka). Tą drogę rozwoju opisano u nielicznych gatunków należących do Begoniaceae, Droseraceae, Elatinaceae czy Papilionaceae (JOSHI i VENKATESWARLU 1936). W zależności od gatunku, różnicowanie się endothelium może być zainicjowane na różnym etapie rozwoju zalążka. Endothelium może różnicować się już na etapie komórki macierzystej megaspor (np. u Solanaceae) (BHADURI 1935), w stadium tetrad megaspor (np. u *Melampodium divaricatum*) (MAHESWARI i PULLAIAH 1976), lub podczas różnicowania się żeńskiego gametofitu: w stadium 1-jądrowego woreczka zalążkowego (np. u *Foeniculum vulgare*) (AGARWAL i GUPTA 1976) czy 4-jądrowego (np. u *Bellis perennis*) (ENGELL i PETERSEN 1977). U poszczególnych gatunków proces powstawania tapetum może być inicjowany w różnych rejonach gametofitu żeńskiego: od strony bieguna chalazalnego w górę, czy od bieguna

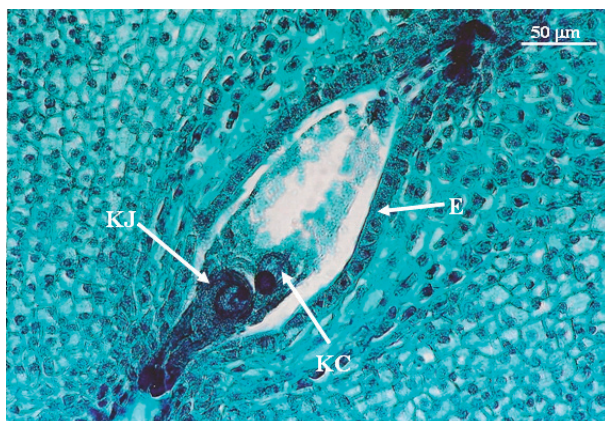
mikropylarnego w dół lub jednocześnie od strony obydwu biegunów (np. u Solanaceae) (BHADURI 1935). Rozwinięte endothelium osłania woreczek zalążkowy (na całej długości lub tylko fragmentarycznie) i oddziela go od komórek mięksiszowych pojedynczego lub podwójnego integumentu.

Obecność tapetum integumentalnego stwierdzono w zalążkach wielu gatunków należących do 65 rodzin. Gatunki 54% rodzin, u których rozwija się endothelium, charakteryzują się wykształcaniem jedno-osłonkowych i cienko-ośrodkowych (grubości jednej komórki) zalążków. Brak tej tkanki stwierdzono np. u Convolvulaceae, Acanthaceae, Loganiaceae i większości Verbenaceae. U niektórych gatunków (np. z rodziny Diapensiaceae), mimo wczesnej degeneracji ośrodka (nucellus), nie zawsze obserwuje się rozwój endothelium. Gatunki o zalążkach cienko-ośrodkowych i dwu-osłonkowych, u których występuje endothelium, należą do takich rodzin jak Fouquieriaceae, Velloziaceae czy Oxalidaceae. Tapetum integumentalne zlokalizowane jest też w zalążkach jedno-osłonkowych i grubo-ośrodkowych (kilka warstw) u gatunków należących do Alangiaceae czy Cornaceae. U roślin jednoliściennych (np. u Araceae i Liliaceae) występowanie endothelium jest sporadyczne, a jego brak w strukturze zalążka jest cechą charakterystyczną dla tej grupy roślin (SWAMY i KRISHNAMURTHY 1970, KAPIL i TIWARI 1978, LERSTEN 2004).

MORFOLOGIA I CYTOLOGIA ENDOTHELIUM

U wielu gatunków endothelium charakteryzuje się dużym zróżnicowaniem w morfologii i rozwoju. Tkanka ta jest zespołem wyspecjalizowanych komórek, tworzących jedną lub kilka determinowanych gatunkowo warstw. Liczba warstw tapetum może wzrastać wraz ze stopniem rozwoju zalążka. W młodych zalążkach endothelium jest 1-warstwowe, a w trakcie jego rozwoju staje się tkanką dwu- lub wielowarstwową. Dodatkowo, w różnych regionach woreczka zalążkowego, liczba warstw może być odmienna - w strefie między-biegunowej endothelium może być 1-warstwowe, a na biegunach woreczka (chalaza, mikropyle) 2- lub wielowarstwowe. Lokalizacja endothelium bywa również od-

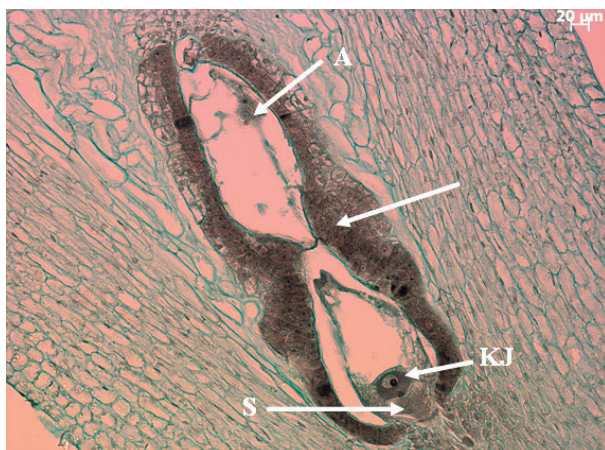
mienna u różnych gatunków; tapetum może występować tylko wokół biegunów woreczka zalążkowego - chalazalnego (Selaginellaceae) lub mikropylarnego (Gesneriaceae), bądź tylko w strefie międzybiegunowej, na 2/3 powierzchni woreczka (Epacridaceae) lub na całej długości woreczka zalążkowego np. u Asteraceae (KAPIL i TIWARI 1978). Przykładowo, u sałaty siewnej (*Lactuca sativa* L.) endothelium jest jednowarstwowe na całej długości woreczka zalążkowego (Ryc. 1), natomiast u słonecznika zwyczajnego (*Helianthus annuus* L.) jest dwuwarstwowe, wyraźnie grubsze w części przyśrodkowej (Ryc. 2). Podczas rozwoju zarodkowego liczba warstw może ulegać zmianie w zależności od gatun-



Ryc. 1. Woreczek zalążkowy *Lactuca sativa* z widoczną komórką jajową (KJ) oraz wtórnym jądrem komórki centralnej (KC) otoczony przez 1-warstwowe endothelium (E) (fot. Ł. Piosik).

ku: u słonecznika zwyczajnego pozostaje ona niezmienna, natomiast u sałaty siewnej proliferuje zwykle do dwóch warstw komórek (Piosik, niepublikowane).

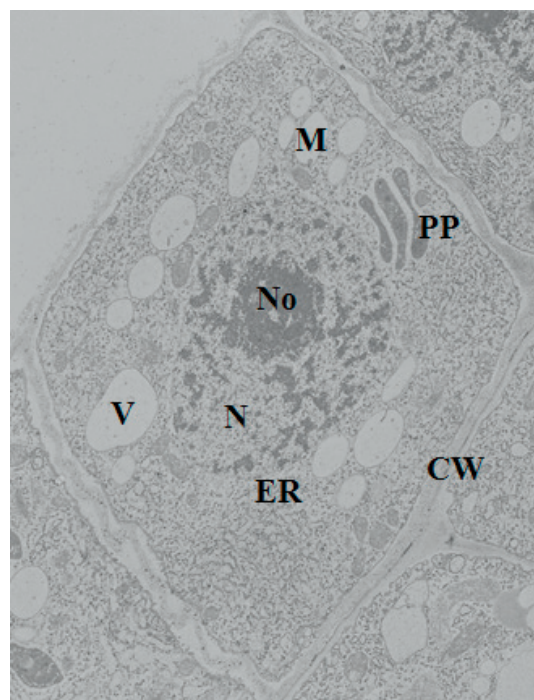
Komórki endothelium charakteryzują się gęstą cytoplazmą i dużym, centralnie zlokalizowanym jądrem komórkowym. Początkowo mogą być izodiametryczne, później ulegają wydłużeniu, przyjmując kształty równoległoboków lub prostokątów. W strukturach wielowarstwowych spotyka się także komórki kształtu trapezowego lub trójkątnego. U niektórych gatunków obserwuje się komórki 2-3-jądrowe, np. *Helianthus annuus* L.



Ryc. 2. Woreczek zalążkowy *Helianthus annuus* z widocznym aparatem jajowym (komórka jajowa-KJ, synergidy-S) i antypodami, otoczony przez 2-warstwowe endothelium. Widoczne kilkuwarstwowe zgrubienie endothelium w części przyśrodkowej woreczka zalążkowego (strzałka) (fot. Ł. Piosik).

(GOTELLI i współaut. 2008), wielojądrowe, a także poliploidalne. Poliploidalne komórki endothelium (jak np. u *Geranium phaeum*) (NAGL 1962) mogą powstawać na drodze fuzji jąder komórek dwujądrowych lub endomitozy, jak np. u *Pedicularis palustris* (STEFFEN 1955). W komórkach tapetum stwierdzono obecność wielu fizjologicznie aktywnych białek, węglowodanów (wysoka akumulacja skrobi), kwasu askorbinowego, tłuszczu (w ciałach tłuszczowych) oraz enzymów - amylazy, proteazy, enzymów oksydacyjnych i wielu innych (KAPIL i TIWARI 1978).

W badaniach własnych, analiza ultrastruktury komórek endothelium otaczających niezapłodniony woreczek zalążkowy sałaty wykazała obecność centralnie położonego jądra komórkowego z 1-2 jąderkami, gładkiej i szorstkiej siateczki śródplazmatycznej (ER), diktiosomów, proplastydów, mitochondriów oraz licznych i drobnych wakuol (Ryc. 3). Ściana komórkowa była cieńsza od strony woreczka zalążkowego, a grubsza od strony mięksiszu integumentu. Na przekrojach komórki miały kształt zbliżony do równoległoboków w strefie między-biegunowej woreczka (Ryc. 3), aczkolwiek w rejonach bieguno-



Ryc. 3. Ultrastruktura komórki endothelium u *Lactuca sativa* z centralnie położonym jądrem komórkowym (N), jąderkiem (No), mitochondriem (M), proplastydami (PP), siateczką śródplazmatyczną (ER), licznymi i drobnymi wakuolami (V) oraz ścianą komórkową (CW) (fot. Ł. Piosik).

wych, obserwowano komórki trójkątne lub trapezowe.

Endothelium, jako autonomiczna tkanka, jest oddzielone od woreczka zalążkowego warstwą kutykuli wewnętrznej, a od komórek integumentu – kutykuli zewnętrznej. Grubość, ciągłość oraz struktura warstw kutykuli jest zróżnicowana nie tylko u różnych gatunków, ale także u osobników tego samego gatunku żyjących w odmiennych warunkach siedliskowych. Kutykula może być nieobecna na jednym lub obu biegunach, a w strefach między-biegunowych lub w okolicach biegunów może być wyraźnie cieńsza. Przyjmuje się, że zróżnicowanie grubości oraz obecność/brak kutykuli wiąże się ze zmianami strukturalnymi podczas rozwoju zalążka w zalążni słupek (KAPIL i TIWARI 1978).

U gatunków takich jak *Petunia hybrida* (ESSER 1963) w ścianach komórek tapetum wykryto obecność kalozy, która odkładała się częściej w komórkach endothelium zalążków izolowanych z zapylnych słupek, niż z nie zapylnych. Złogi kalozy zanikały w kilka godzin po zapłodnieniu, lecz był to proces znacznie wolniejszy niż jej synteza. Ka-

loza, obecna w ścianach komórek tapetum, najprawdopodobniej uczestniczy w kontroli przepływu substancji odżywczych do wnętrza i na zewnątrz woreczka zalążkowego, co jest niezwykle istotne dla rozwoju zarodkowego (LERSTEN 2004).

U wielu gatunków okres funkcjonalnej aktywności endothelium jest zróżnicowany i zaczyna się często dopiero po zapłodnieniu (gdy następują pierwsze podziały bielma), a kończy się, gdy nasiona są w pełni ukształtowane, np. u *Lactuca sativa* (JONES 1927), *Solanum americanum* (SIN i współaut. 2006) czy u *Euphrasia arctica* (AREKAL 1963). Pełni tam rolę „płaszczka” osłaniającego zarodek, głównie dzięki silnie zgrubiałym ścianom komórek endothelium. W rodzinie Plantaginaceae może przekształcać się w barwną warstwę dojrzałego nasiona (RODKIEWICZ 1996). U innych gatunków może zanikać już na wczesnych etapach embriogenezy, np. u *Arabidopsis thaliana* (WEBB i GUNNING 1991) czy u *Impatiens balsamina* (TAKAO 1966), lub jak u np. *Ipomopsis aggregata* w wyniku zapylenia pyłkiem własnego gatunku, ulegać stopniowej degeneracji (SAGE i współaut. 2006).

FUNKCJE ENDOTHELIUM

Funkcja komórek tapetum jest ściśle skorelowana ze stopniem rozwoju woreczka zalążkowego oraz z poszczególnymi etapami embriogenezy. U większości gatunków (np. *Arabidopsis thaliana*) endothelium wyznacza wewnętrzną przestrzeń woreczka zalążkowego, odgraniczając go od komórek mięsistych integumentu (WEBB i GUNNING 1991). Analiza ultrastruktury młodych komórek endothelium wskazuje na ich merystematyczny charakter (centralne jądro komórkowe, cienka ściana komórkowa, proplastydy, częste podziały). W czasie rozwoju gametofitu żeńskiego komórki tapetum pełnią rolę „dostarczyciela” substancji odżywczych, wspomagających wzrost woreczka (COPELAND i McDONALD 2001, KAPIL i TIWARI 1978, MASAND i KAPIL 1966). W pełni zróżnicowane komórki endothelium, tuż po zapłodnieniu przekazują substancje niezbędne do prawidłowego rozwoju zarodka oraz bielma np. u *Calendula officinalis* (PLISKO 1971). U wielu gatunków substancje odżywcze niezbędne dla woreczka zalążkowego, zarodka oraz bielma pozyskiwane są z przyległych do tapetum komórek

wewnętrznych parenchymy integumentu. Związki te pobierane są z trawionych enzymatycznie (proteazy, amylazy) komórek mięsistych osłonki i transportowane symplastem z komórek endothelium bezpośrednio do miejsca ich wykorzystania (KAPIL i TIWARI 1978). Transport substancji do woreczka zalążkowego może odbywać się w różnych odcinkach endothelium: w rejonie mikropylarnym np. u *Helianthus* (NEWCOMB 1973), submikropylarnym (blisko jądra komórki centralnej) lub w okolicach chalazy (KAPIL i TIWARI 1978). Podczas różnicowania woreczka zalążkowego, a następnie po zapłodnieniu, kierunek transportu substancji odżywczych do gametofitu żeńskiego może ulegać zmianie. U *Bellis perennis* podczas różnicowania woreczka zalążkowego substancje odżywcze pobierane są z odcinka międzybiegunowego endothelium, po zlanie się jąder biegunowych z rejonów przybiegunowych, natomiast po zapłodnieniu – z rejonu chalazalnego (ENGELL i PETERSEN 1977). Ponadto stwierdzono, że w przypadku krzyżowania oddalonego zaburzenia funkcjonalne endothelium, takie

jak zahamowanie magazynowania i transportu substancji odżywczych, mogą być jedną z przyczyn degeneracji zarodków oraz bielma.

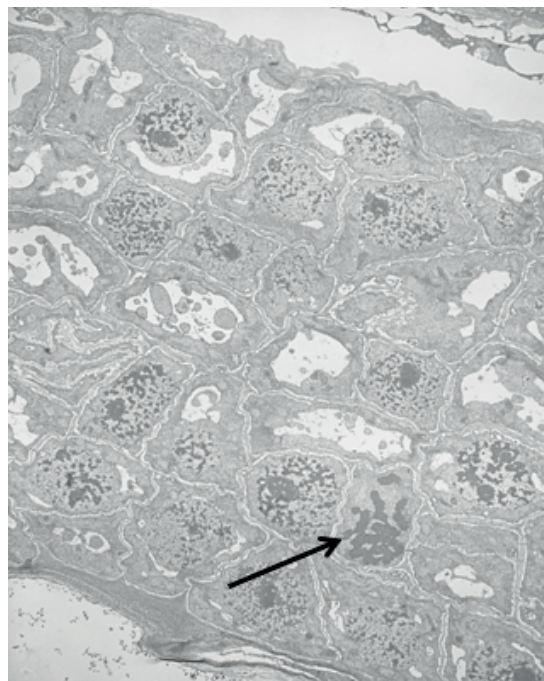
Zjawisko takie opisano np. u mieszańców międzygatunkowych *Medicago* (SANGDUEN i współaut. 1983).

AKTYWNOŚĆ PROLIFERACYJNA ENDOTHELIUM

Badania nad kilkoma wybranymi gatunkami roślin pozwoliły odkryć i zrozumieć bardzo ciekawe zjawisko dotyczące wzmożonej aktywności podziałowej komórek endothelium, która może być indukowana zróżnicowanymi czynnikami. Stwierdzono, iż w zależności od wieku rośliny, stanu fizjologicznego, warunków siedliskowych oraz specyfiki gatunkowej, może dochodzić do istotnych zmian w strukturze integumentalnego tapetum, które nie tylko może zatracać swoje pierwotne funkcje, ale może funkcjonować jako skuteczny mechanizm obronny, ograniczający lub całkowicie uniemożliwiający krzyżowanie się dwóch oddalonych gatunków.

U *Helianthus annuus* komórki endothelium zaczynają intensywnie proliferować w krótkim czasie po fuzji gamet, co prowadzi do wytworzenia kolejnych warstw tej tkanki. W strefie antypodalnej woreczka zalążkowego *H. annuus* tapetum może proliferować nawet do 6 warstw komórek (GOTELLI i współaut. 2008). Zjawisko to może być związane z nieprawidłowościami strukturalnymi endothelium (częste i niekontrolowane podziały komórkowe), które prowadzą do niedożywienia i degeneracji gametofitu żeńskiego, rozwijającego się zarodka i bielma, a nawet rozwijających się nasion. U *H. annuus*, w nieprawidłowo rozwijających się kwiatach, zaobserwowano wzmożoną aktywność proliferacyjną endothelium, która trwała aż do wykształcenia dojrzałych woreczków zalążkowych. W ten sposób powstawało wielowarstwowe tapetum zbudowane z ok. 10-20 komórkowych kompleksów, oddzielonych od siebie grubymi, kutykularnymi septami, które ograniczało światło woreczka zalążkowego (SAVCHENKO 1960). U niektórych gatunków obserwowano tendencję do przywracania merystematycznego charakteru komórek endothelium, gdy nie nastąpiło zapłodnienie lub rzadziej, gdy ono następowało. U *Flavaria repandia*, gdy dochodziło do zaburzeń podczas zapłodnienia (brak fuzji gamet, brak podziału zygoty po fuzji), komórki tapetum silnie proliferowały, tworząc strukturę wielowarstwową (MISRA 1964). Wysoka aktywność podziałowa tkanki endotelialnej może prowadzić nie tylko do degeneracji gametofitu

żeńskie jeszcze przed zapłodnieniem, ale także do obumierania zarodka rozwijającego się w woreczku zalążkowym. Dzieje się tak, ponieważ powstałe, liczne warstwy tej tkanki stopniowo ograniczają światło woreczka i ostatecznie hamują rozwój zarodka oraz bielma (RODKIEWICZ 1996). Zjawisko to ma miejsce zwłaszcza wtedy, gdy dochodzi do rozwoju zarodków powstałych w wyniku krzyżowania oddalonego (międzygatunkowego) np. u *Chrysanthemum* (TANAKA i WATANABE 1972), co ma związek z biologiczną niezgodnością obu komponentów hybrydyzacji. Za inny przykład mogą posłużyć doświadczenia z gatunkami z rodzaju *Datura*, u których w wyniku krzyżowania wewnątrzgatunkowego obserwowano stopniową degenerację endothelium podczas rozwoju zarodkowego. Natomiast w konsekwencji krzyżowania międzygatunkowego u w/w gatunku, obserwowano



Ryc. 4. Aktywne podziałowo wielowarstwowe endothelium (strzałka) otaczające woreczek zalążkowy izolowany ze słupka *Lactuca sativa* 6 dni po zapyleniu pyłkiem *Helianthus annuus*. Widoczne zróżnicowanie wielkości oraz kształtu komórek tapetum (fot. Ł. Piosik).

silną proliferację endothelium tworzącego struktury tumorowe, absorbujące całkowicie składniki z woreczka zalążkowego, co uniemożliwiało hybrydyzację (SATINA i współaut. 1950). Do intensyfikacji podziałowej tapetum integumentalnego może dochodzić nie tylko podczas rozwoju zarodków mieszańcowych, ale także po samym zapyleniu pyłkiem obcego gatunku. U *Lactuca sativa* w wyniku zapylenia pyłkiem obcego gatunku (*Helianthus annuus*) (Ryc. 4) następował rozrost endothelium mimo braku zarodka. Komórki integumentalnego tapetum silnie proliferowały tworząc nawet 6–7 warstw komórek (w dojrzałych woreczkach zalążkowych endothelium jest 1-warstwowe) i stopniowo ograniczając światło woreczka zalążkowego. Czynniki indukującymi tworzenie się kilku warstw endothelium u *Lactuca sativa* mogą być także wodne roztwory niektórych substancji chemicznych, np. kwasu 2,4-dichlorofenoksyoctowego (2,4-D), kwasu kapronowego, hormonów roślinnych czy nawet aspiryny, stosowane na powierzchnię znamion. Podobne rezultaty obserwowano także w kulturach *in vitro* niezaplodnionych

zalążków, wykładanych na pożywki wzbogacone w/w chemicznymi substancjami (Piosik, niepublikowane).

Niezwykle rzadko wzmożona aktywność podziałowa komórek endothelium może prowadzić do rozwoju zarodków somatycznych lub struktur zarodkopodobnych na powierzchni endothelium. Takie somatyczne zarodki odkryto w rejonie mikropylarnym woreczka zalążkowego, np. u *Scopolia cornioliaca* (JOHANSEN 1950). Różnicujące się z komórek endothelium prazarodki obserwowano także w niektórych kombinacjach krzyżowania oddalonego, jednakże nie stwierdzano ich dalszego rozwoju (KAPIL i TIWARI 1978). Zarodki wykształcone z komórek tapetum mogą powstawać także w następstwie oddalonego zapylenia (bez zapłodnienia) np. u *Flavaria repanda* (MISRA 1964). Interesujący wydaje się przykład powstawania zarodków somatycznych z komórek endothelium u *Melampodium divaricatum*. U około 54% zalążków, wraz z degeneracją komórki jajowej i jądra wtórnego komórki centralnej, obserwowano rozwój zarodków bez wykształconego suspensora (MAHESWARI i PULLAIAH 1976).

PODSUMOWANIE

Endothelium stanowi interesujący obiekt badawczy, cechujący się dużym zróżnicowaniem strukturalnym, funkcjonalnym oraz rozwojowym. U gatunków, u których występuje, stanowi niezbędny element w rozwoju woreczka zalążkowego, a w następstwie zapłodnienia – w rozwoju zarodka oraz bielma. Komórki endothelium nie tylko magazynują wiele ważnych biologicznie związków, uzyskanych dzięki enzymatycznemu trawieniu komórek integumentu, ale przekazują je dalej do wnętrza żeńskiego gametofitu, poprzez ukierunkowany szlak transportowy substancji do miejsca przeznaczenia. Ponadto, integumentalne tapetum stanowi skuteczną, mechaniczną ochronę woreczka zalążkowego, istotną zwłaszcza podczas pierwszych etapów embriogenezy. Zmiany w strukturze endothelium u niektórych gatunków (indukowane takimi czynnikami jak np. zapylenie obcym pyłkiem) przejawiają się wzmożoną aktywnością podziałową komórek tej tkanki, co może stanowić dodatkowy mechanizm obronny, ograniczający rozwój nieprawidłowo wykształconych woreczków zalążkowych (lub całych słupków), a także blokujący

krzyżowanie oddalonych genetycznie komponentów (przez ograniczenie przestrzeni wewnątrz woreczka uniemożliwiając rozwój zarodków). Ze względu na specyficzne gatunkowo (indukowane działaniem zróżnicowanych czynników) powstawanie zarodków somatycznych z komórek endothelium, tkanka ta może być obiektem wykorzystywanym w kulturach *in vitro*, jako alternatywa dla tradycyjnych metod rozmnażania wegetatywnego. Wiedza na temat endothelium jest nadal ograniczona, dlatego ważne jest stałe poszerzanie jej w oparciu o dane, których dostarczają badania różnych gatunków. Pozwoliłoby to nie tylko na głębsze zrozumienie funkcjonowania i znaczenia tej tkanki, ale także na poznanie odpowiedzi na pytania dotyczące przyczyn i natury zmian jakie w jej obrębie zachodzą spontanicznie lub pod wpływem działania różnych, wciąż mało poznanych czynników.

Autor dziękuje Pani Prof. dr hab. Elżbiecie Zenkteler oraz Panu prof. Maciejowi Zenkeler za cenne uwagi i sugestie dotyczące niniejszej pracy.

ENDOTHELIUM – OBRONA I WSPARCIE DLA WORECZKA ZALĄŻKOWEGO

Streszczenie

Endothelium jest tkanką zlokalizowaną w zalążkach gatunków, należących głównie do rodziny Asteraceae. Otacza rozwijający się gametofit żeński (woreczek zalążkowy), a w wyniku zapłodnienia – zarodek oraz bielmo, odżywiając je i izolując od mięszkowych komórek integumentu zalążka. Endothelium rozwija się zwykle z komórek epidermy wewnętrznego integumentu (tapetum integumentalne), aczkolwiek u niektórych gatunków, tkanka ta formowana jest z komórek ośrodka (tapetum rzekome). Proces inicjacji powstawania endothelium jest zróżnicowany i zależy od gatunku oraz określonej fazy rozwoju gametofitu żeńskiego. Jednowarstwowe lub wielowarstwowe, dojrzałe tapetum, może otaczać woreczek zalążkowy na całej jego długości lub tylko częściowo tj. w rejonach biegunowych lub międzybiegunowych. Ultrastruktura komórek endothelium wskazuje na ich merystematyczny oraz sekrecyjny charakter, objawiający się obecnością dużego, centralnie położonego jądra komórkowego, gęstej cyto-

plazmy, licznych cystern siateczki śródplazmatycznej oraz diktiosomów. Komórki endothelium zlokalizowane w bezpośrednim kontakcie z woreczkiem zalążkowym, mogą być pokryte grubą warstwą kutykuli, a u niektórych gatunków także kalozą. Merystematyczny charakter tej tkanki może objawiać się poprzez wysoką aktywność podziałową (indukowaną np. krzyżowaniem międzygatunkowym), która może prowadzić do obkurczania się woreczka zalążkowego, a także do ograniczania przestrzeni dla rozwijającego się zarodka mieszańcowego. Dodatkowo, u niektórych gatunków, w wyniku krzyżowania oddalonego, obserwowano rozwój somatycznych zarodków z komórek endothelium.

Niniejsza praca, ukazuje zróżnicowanie struktury, cech oraz funkcji endothelium, tkanki która odżywia i ochrania, ale która może mieć także istotny udział w degeneracji zarówno zarodków jak i całych woreczków zalążkowych.

ENDOTHELIUM – PROTECTION AND SUPPORT FOR EMBRYO SAC

Summary

Endothelium is localized in ovules of species that are mainly representatives of the Asteraceae family. It surrounds the growing female gametophyte (embryo sac), after fertilization – developing the embryo and endosperm, nourishing and separating them from the parenchyme cells of the integument. Endothelium usually develops from cells of the innermost layer of the integument (integumentary tapetum) but in some species, it is formed from the nucellus (pseudo tapetum). The onset of endothelium formation is differentiated and depends on the species and the specified phase of female gametophyte development. Mature tapetum as a single or multilayer may surround the embryo sac fully or in some species only partly (at poles or in interpolar regions). The ultrastructure of endothelium cells reveal their meristematic and secretory character, man-

ifested by a large central nucleus, dense cytoplasm, a high content of a rich endoplasmatic reticulum and diktiosomes. The cells of the tapetum which are in direct contact with the embryo sac may be covered with a thick layer of cuticule and in some species with callose. The meristematic nature of this structure, as displayed in some species, enables it to intensively proliferate after interspecific crosses, thus restraining the stretching of the embryo sac together with the growing hybrid embryos. In some cases after wide crosses, from the endothelial cells somatic embryos may develop.

This paper shows a high diversity of structure, functions and traits of endothelium – the tissue which nourishes and defends embryos and whole embryo sacs, but which can also contribute to their degeneration.

LITERATURA

- AGARWAL S., GUPTA S. C., 1976. *Insoluble polysaccharides in Foeniculum ovules*. Curr. Sci. 45, 194–196.
- AREKAL G. D., 1963. *Embryological studies in Canadian representatives of the tribe Rhinantae, Scrophulariaceae*. Can. J. Bot. 41, 267–303.
- BHADURI P. N., 1935. *Studies on the female gametophyte in Solanaceae*. J. Indian. Soc. 14, 133–178.
- COPELAND L. O., McDONALD M. B., 2001. *Principles of seed science and technology. 4th edition*. Kluwer Academic Publishers, Norwell.
- ENGELL K., PETERSEN G. B. 1977. *Integumentary and endothelial cells of Bellis perennis. Morphology and histochemistry in relation to the developing embryo sac*. Bot. Tidskrift. 71, 237–244.
- ESSER K., 1963. *Bildung und abbau von callose in den samenanlagen der Petunia hybrida*. Z. Bot. 51, 32–51.
- GOTELLI M. M., GALATI B. G., MEDAN D., 2008. *Embryology of Helianthus annuus (Asteraceae)*. Ann. Bot. Fennici. 45, 81–96.
- JOHANSEN D. A., 1950. *Plant Embryology*. Chronica Botanica, Waltham.
- JOHRI B. M., VASIL I. K., 1956. *The embryology of Eheretia laevis Roxb*. Phytomorphology 6, 134–143.
- JONES H. A., 1927. *Pollination an life history studies of lettuce*. Hilgardia 2, 225–279.
- JOSHI A. C., VENKATESWARLU J., 1936. *Embryological studies in the Lythraceae*. Proc. Indian. Acad. Sci. 3B, 377–400.

- KAPIL R. N., TIWARI S. C., 1978. *The integumentary tapetum*. Bot. Rev. 44, 457-490.
- LERSTEN N., 2004. *Flowering Plant Embryology*. Wiley-Blackwell, Hoboken.
- MAHESWARI D. H., PULLAIAH T., 1976. *Embryological investigations in the Melampodinae. I. Melampodium divaricatum*. Phytomorphology 26, 77-86.
- MASAND P., KAPIL R. N., 1966. *Nutrition of the embryo sac and embryo – a morphological approach*. Phytomorphology 16, 158-175.
- MISRA S., 1964. *Floral morphology of the family Compositae. II. Development of the seed and fruit in Flavaria rependa*. Bog. Mag. Tokyo 77, 290-296.
- NAGL W., 1962. *Über endopolyploidie, restitutions kernbildung und kernstrukturen im suspensor von angiospermen und einer gymnosperme*. Ost. Bot. Z. 109, 431-494.
- NEWCOMB W., 1973. *The development of the embryo sac of sunflower Helianthus annuus before fertilization*. Can J. Bot. 51, 863-878.
- PLISKO M. A., 1971. *An electron microscopic investigation of the characteristic features of megagametogenesis in Calendula officinalis L.* Bot. Zhur. 56, 582-597.
- REDEI G. P., 1970. *Arabidopsis thaliana (L.) Henyh: A review of the genetics and plant biology*. Bibliographia genetica 20, 151.
- REISNER L., FISCHER R. L., 1993. *The ovule and the embryo sac*. Plant Cell 5, 1291-1301.
- RODKIEWICZ B. (red.), 1996. *Embriologia Angiospermae – rozwojowa i eksperymentalna*. Skrypt, Wydawnictwo UMCS, Lublin.
- SAGE T. L., PRICE M. V., WASER M. W., 2006. *Self-sterility in Idomopsis aggregate (Polemoniaceae) is due to prezygotoc ovule degeneration*. Amer. J. Bot. 93, 254-262.
- SANGDUEN N., KREITNER G. L., SORENSEN E. L., 1983. *Light and electron microscopy of embryo development in an annual x perennial Medicago species crosses*. Can. J. Bot. 61, 1241-1257.
- SATINA S., RAPPAPORT J., BLAKESLEE A. F., 1950. *Ovular tumors connected with incompatible crosses in Datura*. Am. J. Bot. 37, 576-586.
- SAVCHENKO M. E., 1960. *Anomalies in the structure of angiosperms ovules*. Dokl. Akad. Nauk. SSSR (Bot. Sci. Sec.) 130, 15-17.
- SIN S., YEUNG E.C., CHYE M., 2006. *Down regulation of Solanum americanum genes encoding proteinase inhibitor II causes defective seed development*. Plant J. 45, 58-70.
- STEFFEN K., 1955. *Kern- und Nucleolenwachstum bei endomitotischer Poliploidisierung. (Ein Beitrag zur karyologischen Anatomie von Pedicularis palustris L.)*. Planta 45, 379-394.
- SWAMY B. G. L., KRISHNAMURTHY K. V., 1970. *On the so called endothelium in the monocotyledons*. Phytomorphology 20, 262-269.
- TAKAO S., 1966. *Embryo sac development in Impatiens balsamina*. Bot. Mag. Tokyo. 79, 437-446.
- TANAKA R., WATANABE K., 1972. *Embryological studies in Chrysanthemum makinoi and its hybrid crossed with hexaploid Ch.japonense*. Jour. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B. Div.2 (Botany) 14, 75-84.
- WEBB M. C., GUNNING B. E. S., 1991. *Embryo sac development in Arabidopsis thaliana*. Sex. Plant Reprod. 3, 244-256.