Badania histo-cytologiczne nad kwiatami kleistogamicznemi u *Lamium amplexicaule, Oxalis acetosella* i *Viola odorata.*

(Recherches histo-cytologiques sur les fleurs cléistogames chez *Lamium amplexicaule, Oxalis acetosella* et *Viola odorata*).

(Tablice XV—XVII).

Napisał

TADEUSZ GORCZYŃSKI.

I. Zarys historyczny stanu badań.

Niektóre rośliny wykształcają dwa rodzaje kwiatów. Jedne normalne, otwierające się i wytwarzające nasiona drogą krzyżowego zapylania, drugie małe, niepozorne, podobne do nierozwiniętych pączków, zdolne do wytwarzania nasion tylko przez samozapłodnienie. Pręciki i słupki tych niedorozwiniętych kwiatów zawsze pozostają zamknięte w głębi korony i kielicha, co było powodem nazwania ich skrytopylnemi (kleistogamicznemi). Już Dillenius w 1719 roku i później w 1732 roku znalazł u *Viola mirabilis* i u *Ruelia clandestina* podwójne formy kwiatów, przyczem jedne i drugie dawały nasiona zdolne do kiełkowania. Dokładny wszakże opis kwiatów kleistogamicznych podał dopiero Linné w 1749 roku. Odtąd spostrzeżenia w tym kierunku rosną liczebnie. Znajdujemy opisy kwiatów skrytopylnych u de Candolle'a, Asa Gray'a, Aug. St. Hilaire'a i innych. Najczęściej opisy rzeczone dotyczą przynależności systematycznej rośliny, wytwarzającej kwiaty kleistogamiczne. Równocześnie zaczyna budzić, jak to widać z pracy Müllera (1857), zainteresowanie sama organizacja wewnętrzna kwiatów skrytopylnych. W trzy lata później (1860) Michalet opisał kwiaty kleistogamiczne u *Oxalis acetosella L.*, a w roku 1863 różnice między kwiatami normalnemi a skrytopylnemi szczegółowo zanalizował von Mohl

i Treviranus. Rok 1864 przyniósł nam pracę Walza nad anatomją kwiatów skrytopylnych u *Lamium amplexicaule L.* Dalsze zaś lata przynoszą prace takich pisarzy, jak Darwin (1862, 1877), Ascherson (1871 i 1872) i Rössler (1900). Zajmują się oni przeważnie zagadnieniem celowości wytwarzanych kwiatów. Z tego też okresu (Kühn 1867) pochodzi i termin *„kleistogamja“*, użyty dla określenia wyżej wymienionego zjawiska. Próby eksperymentalne, mające na celu poznanie jego przyczyn, zapoczątkował Vöchting w roku 1886. W późniejszych latach ukazują się prace Aug. Chevalier (1898), Leclerc du Sablon'a (Recherches sur les fleurs cleistogames z 1900 roku) i Goebela (Die kleistogamen Blüten und die Anpassungtheorien z 1904 roku). Nie można też pominąć milczeniem Burc'a (1905), pani H. Ritzerow (1907), A. Franceschini (1907), Tuzsona (1907), Lindmana (1908) i wielu innych, którzy albo odkrywają występowanie skrytopylności u nieznanych dotychczas roślin, albo tworzą nowe teorje, tłumaczące wytwarzanie kwiatów kleistogamicznych. Do najnowszej literatury z tego zakresu należą badania Schürhoffa (1924), Correnza (1926) i Weatherwaxa (1928).

A) Stan badań nad histologją kwiatów kleistogamicznych.

Już Jakób Walz (1864), opisując kwiaty zamknięte u *Lamium amplexicaule*, podaje nieco szczegółów z zakresu histologji i embrjologji tej rośliny. Mówi on, że nitki pręcikowe wytwarzają się podobnie jak u normalnych kwiatów tej rośliny; zwraca też uwagę na pylniki, gdzie znajduje bardzo szeroki łącznik. Autor ten zaobserwował, iż pylniki zbliżają się do znamienia i łączą się z nim przy pomocy włosków i łagiewek. Odróżniał włoski od łagiewek dzięki grubym ścianom, jakie występowały na włoskach, łagiewki bowiem miały ściany delikatne i jak się wyraża: „śluzowatą jednokomórkową zawartość“. Według Walza u *Lamium amplexicaule* obok przerastania łagiewek przez ściany pylników odbywa się normalne pękanie komór i normalne zapylanie znamienia.

Garść ciekawych danych z zakresu anatomji i cytologji kwiatów kleistogamicznych podał w r. 1900 Rössler. Mianowicie w pracy p. t. „Beiträge zur Kleistogamie“ rzeczony autor opisuje, iż przy badaniu ściany pylnikowej u *Juncus bufonius*, znalazł dobrze wykształconą warstwę mechaniczną. Łagiewki przerastały nie przez zmechanizowaną część ściany, a przez t. zw. stomium pylnika, nie trzymając się wcale najkrótszej drogi.

Na dobrze kiełkujący pyłek wykształcają się według Rösslera, wszystkie gony tetrady.

Jeśli chodzi o charakter ścian pylnikowych, to różni autorowie opisywali bardzo różne przypadki, niekiedy nawet u jednych i tych samych roślin. Jako przykład posłużyć mogą badania nad fiołkiem *(Viola odorata)*, które w 1900 roku ogłosił z jednej strony Leclerc du Sablon, a w latach 1904/5 z drugiej strony Goebel. Pierwszy z nich w budowie ścian pylników stwierdził brak dobrze wykształconego *endothecium* (warstwy mechanicznej). Oprócz tego odkrył on i opisał, znajdujący się na górnej powierzchni ściany, pierścień komórek mocno zmodyfikowanych. Tkankę tę nazwał autor *„tissu conducteur"*. Miała ona grać, według niego, wielką rolę przy kiełkowaniu zamkniętego w pylnikach pyłku, a przedewszystkiem przy przeroście łagiewek z pylnika na znamię. Tego samego rodzaju zróżnicowania ścian pylnikowych obserwował Leclerc du Sablon i u *Oxalis acetosella*, gdzie „tissu conducteur" ma występować na stosunkowo większej powierzchni, niż to się dzieje u *Viola*.

Goebel natomiast zaznacza wyraźnie, iż tego rodzaju modyfikacyj ścian pylnikowych, jakie opisał Leclerc du Sablon, ani u *Viola*, ani u *Oxalis* nie znalazł. Jednakże stwierdza, iż w budowie ścian komór pyłkowych kwiatów kleistogamicznych nietylko u *Viola* i *Oxalis*, lecz i u *Impatiens Noli tangere* mogą występować różne niedokształcenia warstw normalnych. Niedorozwój ścian może występować w bardzo różnych stopniach natężenia, i to, co Leclerc du Sablon ochrzcił mianem „tissu conducteur", Goebel tłumaczy przedewszystkiem niedorozwojem warstwy mechanicznej, a następnie całej ściany pylnikowej, która najczęściej nie wykształca się w tem miejscu, gdzie zwykle opisywano wyżej wspomnianą „tkankę przewodzącą". Czasem w kwiatach kleistogamicznych wcale nie wytwarza się warstwa mechaniczna w pylnikach. Przypadki takie notowano dla *Cardamine chenopodifolia* (Schulz 1903). Z anatomicznych właściwości kwiatów skrytopylnych pozwolę sobie przytoczyć jeszcze specjalne przystosowania do łączenia się płatków korony przy zamykaniu wytworzonego pączka, z którego ma powstać kwiat kleistogamiczny. Mam na myśli pracę Raciborskiego z 1895 roku nad *Specularia perfoliata*, u której płatki wykształcają na brzegach szczególnego kształtu komórki, służące do spajania ściśle listków ze sobą. Ten sposób łączenia określa Raciborski jako „Zellenacht". W pączkach, z których później wykształcały się kwiaty normalne, zazębienia, utworzone uprzednio, rozluźniały się, umożliwiając oddzielenie

się płatków; natomiast kwiaty kleistogamiczne pozostawały zawsze zamknięte przy pomocy wyżej opisanych brzeżnych zrostów.

B) Stan badań z zakresu cytologji i embryologji kwiatów kleistogamicznych.

Ze strony embrjologiczno-cytologicznej nie było pełnych badań nad zjawiskami kleistogamji, gdyż w pracach dotychczasowych znajdujemy tylko oderwane fragmenty, które poniżej w możliwie treściwem zestawieniu podaję.

Jednem ze zjawisk, które już od roku 1860 bardzo intrygowało uczonych, było kiełkowanie pyłku wewnątrz komór pyłkowych, jednak ani treści pyłku, ani treści łagiewek w pylnikach kwiatów kleistogamicznych do tego czasu nie starano się bliżej analizować. Natomiast bardzo częste są wzmianki o liczbie i wielkości ziarn pyłkowych; Rössler np. u *Oxalis acetosella* naliczył w komorach pylników o niższych nitkach pręcikowych od 0—30 sztuk, w pylnikach pręcików wyższych od 25—156 ziaren, wielkość zaś wszystkich wahała się w granicach od 20—34 μ w przekroju optycznym. Tenże sam autor podał też sposób przerastania łagiewek u *Juncus bufonius*. Łagiewki przerastają tu całemi pęczkami, a droga ich prowadzi poprzez kanał i szyjkę słupka do zalążków. W badaniach nad rozwojem zarodka wielu uczonych (Walz 1864; Ludwig 1895; pani Ritzerow 1907) widzi normalne zapłodnienie komórki jajowej; są jednak w tej dziedzinie pewne zastrzeżenia (Winkler 1908).

C) Stan badań nad przyczynami kleistogamji.

O wiele lepiej przedstawia się w zestawieniu literatury sprawa przyczyn, które wywołują u roślin powstawanie kwiatów kleistogamicznych. Już Linné zabierał głos w tej materji, twierdząc, iż działa tu prawdopodobnie niska temperatura. Po nim Lamarck, Asa Gray i Naegeli starali się wyjaśnić zjawisko skrytopylności, przyczem ostatni z wymienionych autorów dowodził, iż wytwarzanie kwiatów kleistogamicznych jest wywołane wewnętrzną potrzebą, która działa jako pobudka do wykształcenia specjalnie zróżnicowanego kwiatu.

Bardzo dużo zwolenników miała teorja powstawania skrytopylności pod wpływem słabego oświetlenia. Do nich należy między innymi Solms-Laubach (1883), Vöchting (1893) i Zederbauer (1904). Vöchting w pracy p. t. „Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Auflage der Blüthen“ wykazuje spe-

cyficzne działanie światła na wytwarzanie się organów kwiatowych i ich zawiązków. Wyniki Vöchtinga poparł Zederbauer, który w spostrzeżeniach swych nad *Viola arvensis* stwierdził działanie światła na rozwój kwiatów skrytopylnych, znajdując je tylko w miejscach zacienionych, na słonecznych zaś tylko formy chasmogamiczne (normalne). Niektórzy autorowie, jak Müller (1867), sądzili, iż wytwarzanie u roślin kwiatów nie otwierających się należy uważać za okres odpoczynku. Kirchner (1888) wreszcie twierdził, że u fiołka w lecie dlatego występują kwiaty kleistogamiczne, iż brak jest wtedy owadów, które normalnie odwiedzają i zapylają tę roślinę. Z poglądami powyższego autora zgadza się i Ludwig (1895) w swoich spostrzeżeniach nad *Viola* i *Oxalis,* uważając, iż potrzeba wytwarzania nasion stwarza specjalne przystosowania do ochrony pyłku i narządów generatywnych. Podobnie też na tę sprawę zapatruje się jeszcze Knuth (1898/9), twierdząc, że u *Oxalis* i *Viola* wczesną wiosną powstają kwiaty otwarte tylko dlatego, iż wtedy jest zawcześnie na kwitnienie innych roślin i konkurencja przy zapylaniu kwiatów przez owady nie jest jeszcze zbyt wielka. Goebel (1904) podaje, iż Hausgirg podzielił kwiaty (rośliny) kleistogamiczne na dwie kategorje: kleistogamiczne (echte kleistogame Blüte) i pseudokleistogamiczne. Do pierwszej grupy zalicza autor te kwiaty, które wytwarzają się niezależnie od czynników zewnętrznych, np. u *Ammania latifolia* i *Salvia cleistogama,* do drugiej zaś te, na powstanie których wpływają warunki ekologiczne. Drugą grupę, w zależności od rodzaju czynników, dzieli autor na fotokleistogamiczne, hydrokleistogamiczne i termokleistogamiczne. Późniejsze badania wykazały jednak, iż niema zasadniczej różnicy między wymienionemi grupami i podział powyższy dlatego utrzymać się nie dał. Odmienne od dotychczasowych stanowisko zajął Goebel (1904). Nie zaprzecza on w swej pracy wynikom, otrzymanym przez wyżej przytoczonych autorów, ale uważa, że poszczególne czynniki nie bezpośrednio wpływają na kategorje kwiatu, lecz że zmieniają ilość substancyj odżywczych, pobieranych przez rośliny, które w zależności od nich tworzą różnego rodzaju kwiaty.

Jednakże te rozstrzygające, jakby się zdawało, wyniki badań i krytycznej analizy w pracach Goebela nie położyły bynajmniej tamy dalszym próbom w tym zakresie.

Helena Ritzerow (1907) jest zwolenniczką teorji przystosowania. Burc zaś twierdzi (1905), że przyczyn kleistogamji należy dopatrywać się w zdolności roślin do mutacji. Kwiat kleistogamiczny nie jest dla autora formą uwstecznioną w rozwoju; zdaniem jego rośliny, zdolne wytwarzać tego rodzaju kwiaty, mogą trwać dłużej

od tych, które ich tworzyć nie mogą. Kleistogamja nie dopuszcza do grabieży pyłku, zabezpiecza kwiat przed czynnikami niszczącemi, wpływa przeto na utrwalenie się odmiany. Rośliny, które posiadają kwiaty jednego i drugiego rodzaju, nazywa Burc w myśl de Vries'a „Mittelrasse", natomiast rośliny mające kwiaty tylko jednej kategorji uważa za rasę nową.

Cechą znamienną dla kleistogamji jest bardzo wielki procent usychających kwiatów. Pod wpływem niekorzystnych warunków bardzo dużo organów kwiatowych degeneruje.

Najlepiej może to zjawisko zaobserwował na *Robinia pseudoacacia* Tuzson (1907). Mianowicie podaje on, iż w drobnych nie otwierających się kwiatkach niekiedy pyłek wcale nie dojrzewa, a skoro nawet wykiełkuje i przerośnie na znamię, to jednak zapłodnienie zdaje się zachodzić bardzo rzadko, gdyż na 511 obserwowanych zalążków wykształcił się zaledwie jeden, reszta degenorowała; w kwiatach chasmoganicznych procent degeneratów był daleko mniejszy.

Z genetycznego punktu widzenia zjawiska skrytopylności traktuje Schürhoff w pracy p. t. „Die geschlechtbegrenzte Vererbung der Kleistogamie bei *Plantago Sect. Novorbis*" (1924). Zdaniem autora kleistogamia jest cechą dziedziczną i pozostaje związana (gekoppelt) z cechą żeńskości. Wreszcie wspomnieć muszę o hodowlanej pracy Correnza (1926) nad *Lamium amplexicaule*, w której stwierdza, iż ani światło, ani substancje odżywcze nie mają dokładnie oznaczonego wpływu na rozwój i występowanie skrytopylności. Jako przykłady służyć mogą rośliny, sadzone na różnych pod względem jakości warunków, grządkach, które wykazywały wręcz odmienne stosunki (liczbowe), niżby należało się spodziewać, gdyby występowanie kwiatów kleistogamicznych było spowodowane niekorzystnemi warunkami.

II. Cel pracy, objekty i metody badań.

Celem pracy niniejszej było częściowo sprawdzenie rezultatów, dotyczących histologji organów rozrodczych, jako też — i to przedewszystkiem — wyjaśnienie zachowania się pyłku, łagiewek, ich treści i ich drogi, pozatem przekonanie się w jaki sposób rozwijały się makrospory, jak tworzy się woreczek zalążkowy i czy wszystkie te procesy nie mają w kwiatach kleistogamicznych cech swoistych.

Za materjał posłużyły mi rośliny, może najbardziej szczegółowo opracowane, mianowicie: *Lamium amplexicaule, Oxalis acetosella* i *Viola odorata*. Kwiaty kleistogamiczne powyższych gatunków można było zbierać wczesną wiosną, nie wszystkie jednak w jednym czasie.

Lamium amplexicaule zaczyna kwitnąć w kwietniu, wykształcając początkowo same tylko kwiaty zamknięte, *Viola* i *Oxalis* zaś w kwietniu wytwarzają kwiaty chasmogamiczne, a w początkach mają kwiaty kleistogamiczne, przyczem u fiołka powstają one trochę później niż u *Oxalis*. Materjał zbierałem dwa razy: *Lamium* i *Oxalis* wiosną 1926 roku, *Viola* zaś dopiero w maju 1927 roku. Do badań używałem pączki podanych gatunków z różnych okresów rozwojowych.

U *Oxalis* i *Viola* można było z łatwością uniknąć pomieszania w młodych stadjach dwu form kwiatowych, gdyż kwiaty kleistogamiczne wykształcają się u nich po chasmogamicznych, ale u *Lamium* wyróżnianie pączków w młodych stadjach było trudne. Jednak i tu udało się uniknąć zmieszania materjału dzięki temu, że w Ogrodzie Botanicznym U. W. roślina ta daje na wiosnę wyłącznie kwiaty kleistogamiczne. Część moich obserwacyj wykonałem na materjale żywym. Z utrwalaczy zatrzymałem się na utrwalaczach Fleminga, Bendy i Regaud'a. Dla szybkiego utrwalenia i jednoczesnego barwienia używałem często karminu Schneidera, który oddał nieocenione usługi przy badaniu stosunków jądrowych w łagiewkach pyłkowych u *Oxalis acetosella*. Do utrwalaczy wyżej wymienionych kładłem całe kwiaty. *Lamium amplexicaule* utrwalałem pod zmniejszonem ciśnieniem (pod kloszem pompy wodnej), dla przyśpieszenia przenikania płynu utrwalającego, gdyż kwiaty wymienionego gatunku posiadają całą masę włosków, wielce utrudniających przechodzenie utrwalacza w głąb tkanek. Materjał zatapiałem w parafinie około 51—52^0 C. topliwości, krajałem na mikrotomie skrawki o grubości 7 μ. Do barwienia używałem hematoxyliny Heidenhaina, rzadziej safraniny z zielenią jasną. Próbowałem również stosować metodę Pianezy, jednakże nie nadawała się ona do barwienia moich preparatów. Dla usunięcia wyczernień, wywoływanych przez kwas osmowy, używałem w pewnych wypadkach przed barwieniem wody utlenionej. Tam, gdzie tego wymagały okoliczności, stosowane były przezemnie reakcje mikrochemiczne, przedewszystkiem zaś te, które miały za zadanie ułatwienie orjentacji, co do występowania w tkankach skrobi, tłuszczów, lub śluzów. Zebrany materjał opracowałem w ciągu lat 1926/7 i 1927/8 a także częściowo 1928/9 w pracowni Zakładu Botaniki Ogólnej Uniwersytetu Warszawskiego pod kierunkiem Pana Prof. Z. Wóycickiego, któremu na tem miejscu składam najserdeczniejsze podziękowanie za pomoc, rady i kierowanie mą pracą. Czuję się również w obowiązku podziękować Pani Dr. Wałek-Czarneckiej za udzielenie mi wielu cennych wskazówek w toku mych badań.

III. Opis rezultatów.

1. Lamium amplexicaule L.

A) Organografia i niektóre zjawiska natury teratologicznej.

Pączek kwiatu chasmogamicznego (ryc. 27 *b*) jest wielce podobny na oko do dojrzałego kwiatu kleistogamicznego (ryc. 27 *a*), kielichy obydwu kwiatów nie różnią się wcale, natomiast korona kwiatu kleistogamicznego wygląda na koronę nierozwiniętego pączka chasmogamicznego. Dopiero po bliższem rozpatrzeniu okazuje się, że jest ona daleko delikatniejsza i jak gdyby nadwiędła. Część górna korony jest nieco rozszerzona, ale daleko mniej, niż w pączkach kwiatów otwierających się, w których ta „główka" korony jest zawsze większa i grubsza.

Ryć. 27. Kwiaty *Lamium amplexicaule*. *a*) dojrzały kwiat kleistogamiczny, *b*) pączek kwiatu chasmogamicznego. Powiększenie ok. 6 ×.

Normalnie korona nigdy nie wystaje z kielicha w takim stopniu, jak ją w swoim materjale przedstawił K. Goebel (ryc. 4, s. 689, Biol. Centrbl. XXIV, 1904), gdyż w nim się prawie zupełnie chowa. Żadnych specjalnych przystosowań, mających za zadanie uszczelnienie zamknięcia korony, tutaj niema. Charakter wnętrza zamkniętego kwiatu całkowicie odpowiada temu, co widzimy w pączkach kwiatów normalnych. W pokroju organów rozrodczych różnicy wielkiej niema. Liczba pręcików jest ta sama u obydwu postaci, podobnie jak wielkość pylników i nitek pręcikowych. Jeśli chodzi o słupki, to w pączkach rozmiary ich zarówno w kleisto-, jak w chasmogamicznych kwiatach są jednakowe, później dopiero różnice stają się znaczne. Znamię kwiatu zamkniętego jest zupełnie podobne do znamienia kwiatu chasmogamicznego. Układ pylników i stosunek ich do znamienia jest bardzo charakterystyczny, gdyż organy te lokują się w bezpośredniem sąsiedztwie. Liczba zalążków jest normalna (zawsze spotykałem ich cztery). Całe kwiaty kleistogamiczne (jak zresztą i chasmogamiczne) pokryte są masą dużych twardych włosków. Występują one na górnej wardze w postaci utworów o grubej zdrewniałej błonie i uwydatniają się szczególnie wyraźnie na kwiatach kleistogamicznych dzięki ich drobnym wymiarom. Tego samego pokroju włoski występują i na pylnikach, mają one wszakże błony delikatniejsze. Przekroje działek i płatków wykazują normalną budowę, szczególniej w młodszych okresach rozwojowych; dojrzałe będą oczy-

wiście miały stosunki nieco odmienne. Nitki pręcikowe kwiatów kleistogamicznych posiadają naogół wszystkie elementy nitek normalnych, z tą różnicą, że wiązki przeprowadzające są w nich słabiej rozwinięte. Charakter słupka, jeśli chodzi o anatomiczną jego stronę, zgadza się w zupełności z opisami dawniejszych pisarzy. W budowie pylników znalazłem wiele faktów ciekawych, które rozpatrzę dokładniej w rozdziale następnym, ograniczając się chwilowo do przytoczenia kilku przypadków teratologicznych, dotychczas u *Lamium amplexicaule* nie notowanych (patrz Penzig 1921/2). Na ryć. 28 widać na łożu tylko wybujałe nadmiernie działki, reszta zaś zawiązków nie rozwinęła się zupełnie. Z bardziej złożonemi przypadkami mamy do czynienia na ryć. 29 i 30. Kielich fantastycznie powyginany otacza łoże, które wydało szereg wtórnych stożków wzrostu, dających bądź zawiązki charakteru bliżej nieokreślonego, bądź też pączki kwiatowe z organami wyraźnemi. Konglomerat takich nowotworów charakteryzuje się niebywałą żywotnością, już bowiem w małych zawiązkach widać nowe formujące się przerosty (ryć. 30), w których wzrost wałków inicjalnych bywa wysoce nierównomierny. Jaki jest los tego rodzaju proliferacji, orzec trudno, w każdym razie dodać muszę, że wśród opisanych przerostów znalazłem takie, w których pylniki wykształcały bardzo pięknie warstwy komórek pramacierzystych pyłku.

Ryć. 28. Zahamowanie rozwojowe centralnych organów kwiatowych; normalnie wykształcone są tylko działki kielicha. Pow. ± 50.

B) Rozwój pylników i pyłku kwiatów.

1. Rozwój i budowa pylników.

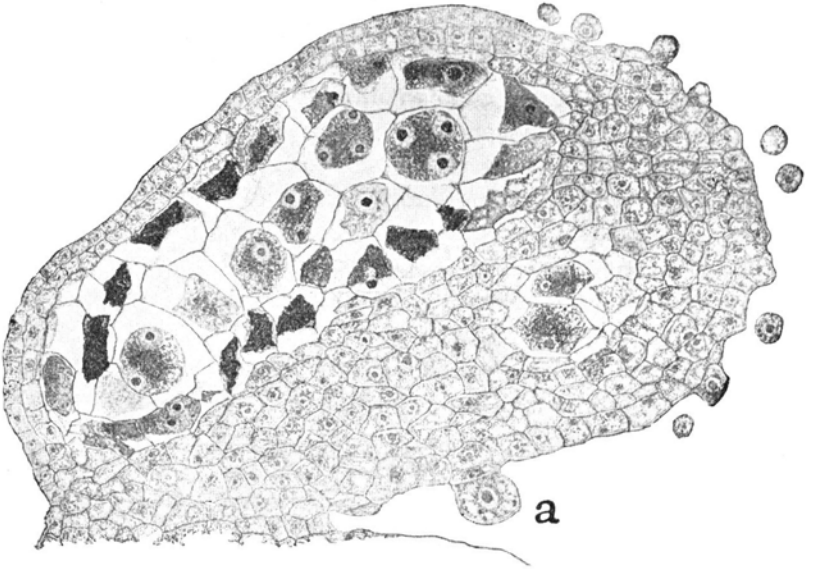
Wyodrębnianie się wyraźne komórek skórki, z których powstaną włoski i gruczoły na pylnikach kwiatów kleistogamicznych następuje mniej więcej w tym okresie, w którym komory zawierają już tetrady. Znaczna liczba komórek, położonych z boków pylnika, zaczyna szybko zmieniać swą postać. Komórki rzeczone wyrastają ponad poziom sąsiednich, dzielą się i tworzą włoski trój- lub cztero-komórkowe, które dla braku wolnego miejsca w zamkniętej koronie kwiatu kleistogamicznego zaginają się, nie przestając rosnąć nadal (ryć. 7 tabl. XV). Treść plastyczna komórek włoska powoli zajmuje miejsce przyścienne, wnętrze zaś wypełnione zostaje wakuolą. Wreszcie górne komórki

degenerują, błony ich grubieją jak w elementach mechanicznych. Już Walz (1864) zwracał uwagę na obecność włosków na pylnikach, przypisując im w kwiatach kleistogamicznych specjalne własności mechaniczne. Dziś wiemy jednak, że włoski opisywane występują

Ryć. 29 i 30. Przerosty tkanek (bujanie łoża) w kwiatach kleistogamicznych u *Lamium amplexicaule*. Pow. (ok. 1. ob. 3 Leitz.) ± 40.

u *Lamium amplexicaule* nie tylko na pylnikach kwiatów zamkniętych, ale i chasmogamicznych. Prócz utworów wspomnianych wyżej na woreczkach pylnikowych tworzą się włoski wydzielnicze. Włoski te są nieproporcjonalnie duże i z tej właśnie przyczyny zwracają od-

razu na siebie uwagę. Opisuje je w jednej z ostatnich prac, dotyczących wargowych, Guerin (1919). Gruczoły te rozmieszczone są zazwyczaj tylko w bróździe, wytworzonej przez dwa worki pylnikowe, niekiedy układają się bardzo gęsto, tak że nieraz występuje ich po kilka na jednym skrawku. Budowa anatomiczna i charakter treści komórki nie pozostawiają wątpliwości co do funkcji wydzielniczej tych utworów. Gruczoły, będące w mowie, powstają w tym mianowicie czasie, kiedy wytwarzają się tetrady; charakter ich rozwoju jednak jest zupełnie odmienny niż włosków mechanicznych. A więc komórka skórki zaczyna rosnąć, staje się wysoką i wypukłą. Wtedy



Ryć. 31. Przekrój podłużny komory pyłkowej w stadjum tetrad (przed cytokinezą). Pow. (ok. 3. ob. 7) ± 500.

następuje podział jej na dwie (ryć. 31 *a*): mniejszą i większą; ta dzieli się raz jeszcze, dając nam dwie komórki pochodne: szczytową gruczołową i podstawową trzonową. Teraz w komórce zewnętrznej (ryć. 31 *a*) zaczynają się podziały, przyjmując kierunek prostopadły do poprzedniego. Ostatecznie otrzymujemy utwory, których tarczowata część górna (ryć. 3 tabl. XV) składa się zwykle z szesnastu komórek; sama zaś wielkość tego gruczołu wydzielniczego jest bardzo różna. Treść komórkowa gruczołów charakteryzuje się obecnością dużych jąder i bogatej części plasmatycznej, silnie zwakuolizowanej. Czasem włoski gruczołowe stanowią utwory odmiennego typu. Są to komórki olbrzymie z wieloma jądrami.

Tego rodzaju gruczoły (ryć. 4 tabl. XV) powstają w ten sposób, że w komórce, z której ma powstać włosek wydzielniczy, następują podziały jądra, błony jednak nie wytwarzają się.

W takich przypadkach centralną część komórki wydzielniczej zajmuje grupa jąder otoczonych plazmą, zasobną w wielkie wakuole, poprzedzielane wąskiemi paskami plazmatycznemi, które łączą skupienie głębinowe z woreczkiem prymordjalnym. Podobnie zresztą rozmieszczone są wakuole w komórkach włosków zwykłych, tylko że w tym przypadku są one daleko mniejsze. Z uwagi na prace Kluga (1926), Delpino (1867) i Corrensa (1926), należałoby przypuszczać, że tego rodzaju gruczoły będną zbędne w kwiatach kleistogamicznych i z tego punktu widzenia utwory tylko co opisane stanowiłyby właśnie dowody uwstecznienia.

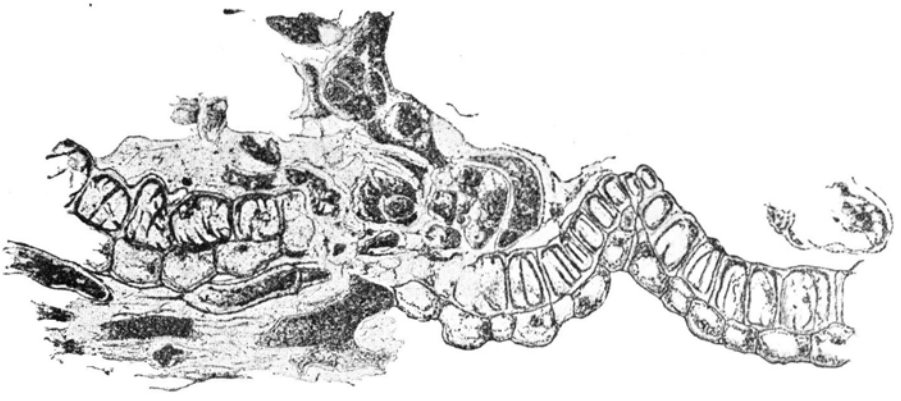
Rozwój warstw ścian pylnikowych podaje ogólnie P. Guerin w swej pracy z roku 1919. Zdaniem jego podepidermalne komórki przyszłego worka pylnikowego dzielą się równolegle na dwie warstwy: wewnętrzną i zewnętrzną; z zewnętrznej powstają warstwy mechaniczna i tranzytoryczna, natomiast archesporium i tapety wytwarzają się z warstwy wewnętrznej. Tego rodzaju powstawanie ścian pylników jest zjawiskiem w rodzinie *Labiatae* ogólnem, a obowiązującem również i *Lamium amplexicaule*, które jak widać z ryć. 1 tabl. XV nie wykazuje w tym momencie żadnych swoistych nadprogramowych zmian w toku procesów rozwojowych.

Natomiast ciekawe są dalsze losy warstwy mechanicznej, która ujawnia trojakiego rodzaju tendencje rozwojowe: 1) albo elementy mechaniczne (t. zw. Faserschicht autorów niemieckich) wytwarzają się normalnie, 2) bądź listewki na błonach komórek pokładu mechanicznego występują bardzo słabo, 3) bądź wreszcie warstwa zazwyczaj mechaniczna zgrubień żadnych nie tworzy. Takie stosunki, przyczyn których dotychczas bliżej nie znamy, tłumaczą nam różnie we wnioskach np. Leclerc du Sablon'a i Goebela w stosunku do jednej i tej samej *Viola odorata*. Różnicowanie się warstwy mechanicznej zaczyna się naogół w kwiatach kleistogamicznych bardzo późno (ryć. 32). Niekiedy mamy już w komorach wykształcony pyłek, a komórki warstwy mechanicznej zaczynają dopiero rosnąć.

Zgrubienia nabłonne, t. zw. listewki, powstają zazwyczaj w stadjach ostatecznego dojrzewania pyłku i niczem nie różnią się od takich samych utworów pylnika kwiatu chasmogamicznego. Przypadek drugi ilustruje ryć. 33, na której widać zaledwie ślady zgrubień na błonie komórkowej w okresie kiełkowania pyłku.

Częsty przypadek stanowi niedorozwój całkowity warstwy me-

chanicznej, a wówczas komórki zawierają maleńkie jądra, nieco przy ścianach położonej ziarnistej niekiedy plasmy, całą zaś objętość komórki zajmuje jedna wielka wakuola. Czasem tylko można znaleźć w plazmie drobne kropelki, wyczerniające się kwasem osmowym. Wykształcenie wszakże warstwy mechanicznej nie stanowi jeszcze momentu, decydującego o otwieraniu się pylników kwiatów kleistogamicznych u *Lamium amplexicaule*, gdyż niekiedy są one otwarte, a zgrubienia nabłonne komórek podepidermalnych zaznaczają się bardzo słabo (ryć. 33). Skoro warstwa mechaniczna ma charakter normalny, to stomium wykształca się należycie, komórki jego są bardzo delikatne i łatwo rozrywają się.



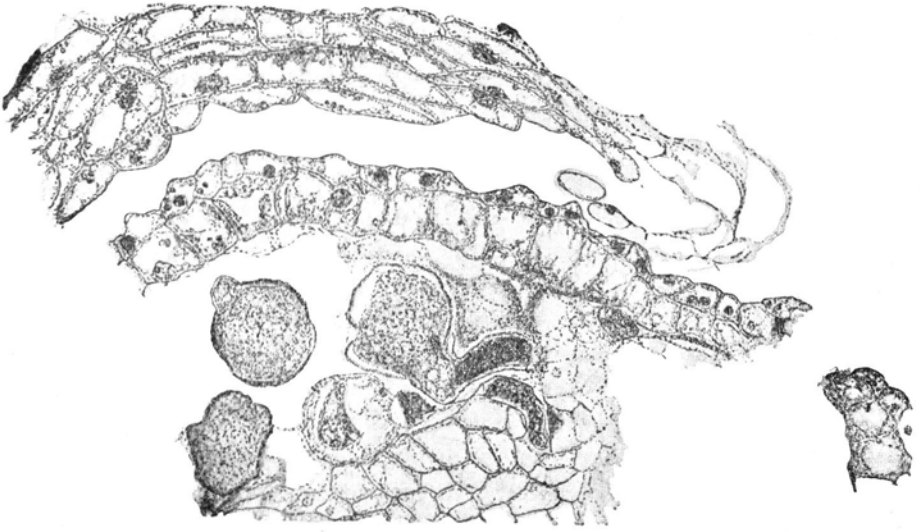
Ryć. 32. Przerastanie łagiewek pyłkowych przez ścianę pylnika, przy normalnie wykształconej warstwie mechanicznej. Pow. ± 500.

Początkowo (w młodych stadjach pylnika) komórki warstwy tranzytorycznej niczem szczególnem się nie różnią od warstw sąsiednich (ryć. 1 i 2 tabl. XV). W stadjach późniejszych, kiedy pylnik silnie się rozrasta, komórki warstwy tranzytorycznej przestają się dzielić i silnie się rozpłaszczają. W okresie profazy synaptycznej komórek archesporjalnych degeneracja warstwy tranzytorycznej posuwa się silnie naprzód. Zupełny wreszcie jej zanik następuje w czasie oswabadzania się z tetrad młodego pyłku. Później już tylko przypadkowo można gdzieniegdzie dostrzec drobne ślady jej istnienia. Ze wszystkich moich obserwacyj nad warstwą tranzytoryczną wywnioskować należy, iż wykazuje ona od początku rozwoju bardzo małą żywotność, a następnie szybko ulega degeneracji.

Jak widać z powyższego, specyficznego zróżnicowania ścian pylnika w kleistogamicznych kwiatach u *Lamium amplexicaule* (w myśl

Leclerc du Sablon'a) jako przystosowania dla przerostu łagiewek niema; występują tu tylko niedokształcenia warstwy mechanicznej, lecz nie są one stałe i nie wykazują określonych tendencyj.

Wychodząc z założeń Tuzsona (1907), który tłumaczył zjawisko kleistogamji wcześniejszem dojrzewaniem elementów generatywnych i niemożnością organów wegetatywnych nadążenia im w rozwoju, można było przypuszczać, że warstwa tapetowa, jako dostarczycielka substancyj odżywczych, winna ulegać w kwiatach skrytopylnych silnemu przerostowi i bujaniu lub też winna dawać silnie rozwinięte periplazmodium, które pozostając w bezpośrednim



Ryc. 33. Pęknięty pylnik w bezpośrednim sąsiedztwie znamienia; pyłek w trakcie kiełkowania; pow. (ok. 3. ob. 7. Leitz) ± 500.

kontakcie z pyłkiem, mogłoby spowodować szybszy jego rozwój i kiełkowanie. Przypuszczenia te jednak co do morfologicznych różnic warstw tapetowych kwiatów chasmogamicznych i kleistogamicznych nie sprawdziły się. Warstwa, opisywana w pylnikach kwiatów skrytopylnych w pierwszych stadjach rozwojowych, nie różni się niczem od warstw sąsiednich. Później plazma komórek wchłania nieco silniej barwiki i zawiera zgodnie z obserwacjami Guerin'a najczęściej dwa jądra, powstałe na drodze karjokinezy. Są już jednak pomiędzy niemi i takie, które mają ich aż cztery nierównej wielkości (ryć. 2 tabl. XV). W takich przypadkach i wśród tkanki archesporjalnej występują pewne zboczenia, świadczące o zmianie właściwego komór-

kom jej charakteru; polegają zaś one na przedwczesnym podziale jąder, które przypominają raczej jądra komórek wyściełających, niż jądra macierzystej komórki pyłku (ryć. 2 tabl. XV).

Komórki wyściełające bardzo szybko zaczynają nagromadzać w plasmie silnie barwiące się substancje. Okres degeneracji zaczyna się, począwszy od drugiego podziału komórek macierzystych. Komórki tapetowe tracą turgor, kurczą się bardzo silnie, a treść ich tworzy zbite, czarno zabarwione hematoksyliną, masy. W takim stanie można je obserwować bardzo długo. Niekiedy jednak warstwa tapetowa istnieje aż do wykształcenia się pyłku. Wtedy przy degeneracji komórek wytwarzają się w protoplasmie wielkie masy kulek tłuszczowych (ryc. 8 tabl. XV), jądra zanikają, błony zaś komórkowe zostają zgniecione lub częściowo rozpuszczone. Jak widać z opisu podanego wyżej, komórki warstwy wyściełającej nie wykazują żadnych specjalnych przystosowań, a okres ich trwania jest stosunkowo krótki. Z wystąpieniem dwujądrowości następuje wzmożone wytwarzanie substancyj odżywczych i wydzielanie ich nazewnątrz w głąb komory. Osłuźnia nie tworzy się, choć często na skrawkach przyściennych otrzymywałem pasma plazmatyczne pozbawione wszakże wyraźnych jąder. Resztki zdegenerowanych komórek tapetowych wyściełają worek pylnikowy w postaci mas bezstrukturalnych, w których najczęściej rosną łagiewki, po wykiełkowaniu pyłku wewnątrz komory. W tym więc może przypadku mogłyby przypuszczalnie komórki tapetowe służyć za pożywkę, kosztem której przynajmniej częściowo łagiewki pokrywałyby swoje zapotrzebowanie.

Mówiąc o budowie pylników, niepodobna pominąć charakteru łącznika, już bowiem Walz (1864) spostrzegł, iż jest on bardzo szeroki. Chatin według Guerin'a nazywa tego rodzaju łącznik *„placentoïde“*, termin ten jednak prawdopodobnie dotyczy tylko tych części łącznika, które podrastają kształtem wypukliny pod warstwę komórek macierzystych. Zjawisko to spotykamy u obydwu form kwiatowych *Lamium amplexicaule.*

2. Rozwój pyłku.

W młodym worku pylnikowym na przekroju poprzecznym (ryć. 1 tabl. XV) znajdujemy najczęściej jedną lub dwie komórki archesporjalne. W trakcie wzrostu pylnika, tworzy się warstwa komórek macierzystych pyłku, ułożona równolegle do ścian pylnika; komórek tych jest tylko jeden pokład, wysokości mniejwięcej dziewięciu komórek, szerokości zaś trzech lub czterech, nie wyróżniając się dotych-

czas od swych inicjałów. W tym czasie protoplast komórkowy przedstawia masę drobno-ziarnistej mniej lub więcei bezwakuolarnej zarodzi, w której znajduje się jądro, stosunkowo duże i bogate w substancje chromatynowe, rozmieszczone w postaci ziarenek na sieci achromatynowej. Proces redukcyjny przebiega u *Lamium amplexicaule* normalnie, pozwalając na stwierdzenie haploidalnej liczby chromosomów podanej na 9 przez Jörgensena (1923). Pierwszy i drugi podział nie wykazywał nic szczególnego; gony są wszystkie jednakowej wielkości (ryć. 7 tabl. XV), wyjątkowo tylko zdarzają się nadprogramowe podziały (trzeci) w komórkach macierzystych pyłku (ryć. 6 tabl. XV). Dojrzewanie pyłku idzie bardzo szybko. W młodych gonach tworzą się wakuole i te odpychają plazmę i jądro ku błonom. W tym też okresie następuje podział jądra młodego ziarna pyłkowego. Dojrzały pyłek zawiera dwie komórki: wegetatywną i generatywną charakterystycznej soczewkowatej postaci (ryć. 9 tabl. XV). Komórka generatywna jest bardzo mała, posiada kształt wrzecionowaty (widziany z boku) i eliptyczny, względnie okrągły (na poprzecznym przekroju); spoczywa w ziarnie w pobliżu jądra komórki wegetatywnej, a więc zachowuje się tak, jak to opisali Guerin (1919) i Schürhoff (1927). Ekzyna pyłku kwiatów kleistogamicznych wykształca się podobnie jak u chasmogamicznych. Różnic, opisywanych często w wielkości pyłku kwiatów normalnych i skrytopylnych, nie zauważyłem Ilość pyłku zarówno w kwiatach kleisto- jak i chasmogamicznych jest bardzo różna i oczekiwanej pewnej redukcji liczby ziaren pyłkowych stwierdzić nie mogłem.

Kiełkowanie pyłku odbywa się zawsze w zamkniętych komorach pyłkowych. Pierwsze momenty kiełkowania przebiegają powoli, natomiast wzrost samej łagiewki odbywa się stosunkowo daleko szybciej. W pewnym momencie cała zawartość treści pyłku przelewa się do silnie wydłużonego utworu. Szczegółów jednak w procesach wewnątrzłagiewkowych nie mogłem ustalić z uwagi na intensywność barwienia się plazmy (prawdopodobnie skutkiem degeneracji jądra wegetatywnego pyłku i obecności substancyj tłuszczowych).

Z zagadnień dotyczących rozwoju pylników i pyłku pozostaje do omówienia kwestja występowania karłowatych komór pyłkowych i degeneracji całych pylników. Karłowate komory pyłkowe zawierają czasami zaledwie kilka ziarn (cztery) (ryć. 8 tabl. XV). We wczesnych stadjach rozwojowych tego rodzaju mikropylniki (ryć. 7 tabl. XV) nie wykazują normalnego synchronizmu w rozwoju archesporium poszczególnych komór, lecz przeciwnie, w każdej komorze panuje tu dowolność. Na ryć. przeto 7 tabl. XV widzimy w jednej

komorze macierzyste komórki pyłku w okresie *sinapsis*, podczas kiedy w sąsiedztwie już wytworzyły się tetrady.

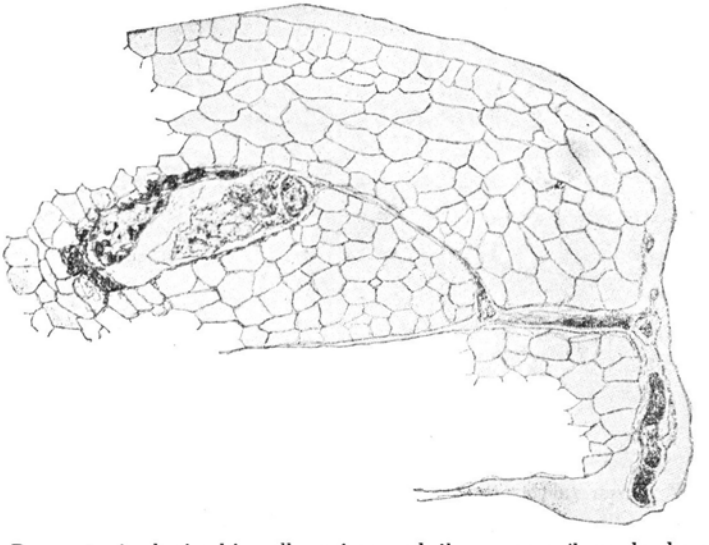
Co do degeneracji całych pylników, to zjawisko to polega na zwyrodnieniu rzeczonych organów w tym czasie, kiedy w głębi komór ziarna pyłkowe zaczynają wytwarzać już błonę zewnętrzną. Zapoczątkowanie procesu tego zaczyna się od pyłku, gdyż tu znajdujemy najdalej posunięte destrukcje. Degenerująca plasma wytwarza wielką ilość, mocno barwiących się osmem, kulek, prawdopodobnie tłuszczowych. W niektórych przypadkach można wyróżnić jeszcze w degenerującym pyłku jądro, które, jak z powyższego można sądzić, dość długo opiera się czynnikom rozkładowym. Po pyłku w drugim rzędzie degeneruje warstwa tapetowa, którą również cechuje wówczas niezwykle wielka liczba kulek tłuszczowych. To samo zresztą widzimy i wśród innych tkanek pylnika, które w szybkim tempie marnieją i usychają.

Ryć. 34. Przekrój podłużny kwiatu kleistogamicznego. Pow. ± 50.

Przechodząc teraz do rozpatrzenia i opisu sposobów przerastania łagiewek na znamię słupka, uważam za konieczne przypomnieć, iż Rössler i H. Ritzerow obserwowali w niektórych przypadkach niewykształcanie się endothecium i przerost łagiewek, albo przez niedorozwiniętą ścianę pylnika, albo też przez lukę powstałą przy pęknięciu worka pylnikowego. Leclerc du Sablon natomiast znalazł u *Viola* specyficzną tkankę „przeprowadzającą", przez którą przerastają łagiewki. U *Lamium amplexicaule* mamy do czynienia z dwoma najczęściej występującemi przypadkami: w pierwszym pyłek kiełkuje w zamkniętym pylniku, a następnie szczeliną, powstałą przy pęknięciu wzdłuż stomium, łagiewki przerastają na znamię; w drugim łagiewki przerastają z zamkniętego pylnika na znamię poprzez ściany. Zaznaczyć należy, że dotychczasowe badania wykazywały, iż w tych przypadkach, w których wytwarzała się normalna tkanka mechaniczna (Ritzerow 1907), pylnik najczęściej pękał szczeliną, przez którą

przerastały łagiewki. U *Lamium amplexicaule* rzecz ta przedstawia się nieco inaczej. Łagiewki początkowo kierują się gromadnie do pewnych miejsc ścian pylnika, następnie wrastają w tkankę, którą na swej drodze rozpuszczają i niszczą (ryć. 30). Co do charakteru treści znajdującej się w łagiewce, to bliższych szczegółów podać na tem miejscu nie jestem w możności, gdyż, jak to już zaznaczyłem, intensywność zabarwienia zawartości pyłkorurki nawet przy bardzo silnem różnicowaniu preparatów, nie pozwoliła wysnuć żadnych określonych i bardziej pewnych wniosków.

Łagiewki pyłkowe gromadnie zdążają do słupka i przerastają tkankę znamienia w różnych kierunkach. Jednak nieliczne z nich do-

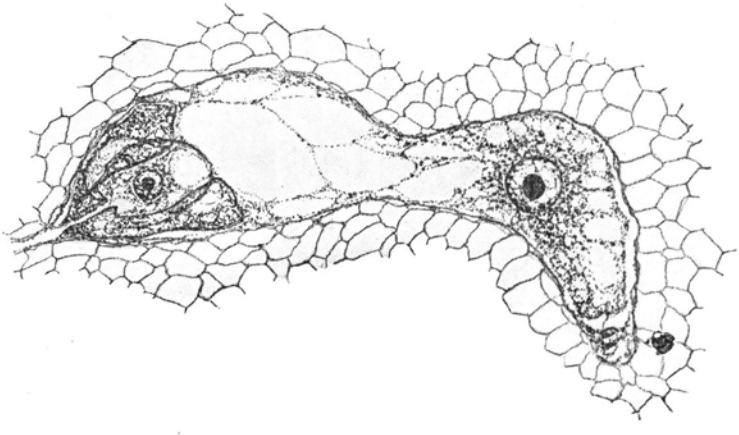


Ryć. 35. Przerastanie łagiewki pyłkowej w zalążku przez mikropyle do woreczka zalążkowego. Pow. ± 350.

cierają do kanału szyjkowego; pozostała reszta wyrodnieje, o czem świadczą skrawki, na których zbite ciemne ciała pokrywają znamię. Przerastanie łagiewek przez kanał szyjkowy musi odbywać się szybko, gdyż trafić na łagiewki, spoczywające w jego obrębie, jest dość trudno. Kanał rzeczony w słupkach kwiatów kleistogamicznych u *Lamium* (które, nawiasem mówiąc, są dwa razy mniejsze od normalnych) jest wysłany specjalnemi komórkami. W górnej jego części jest on prawie zarośnięty luźną tkanką parenchymatyczną, po której łagiewki podążają, okrążając zalążek, do mikropyle i tędy dostają się do jaja (ryć. 35). Różnic pod tym względem między kwiatami chasmogamicznemi a kleistogamicznemi niema.

C) Rozwój zalążków i woreczka zalążkowego.

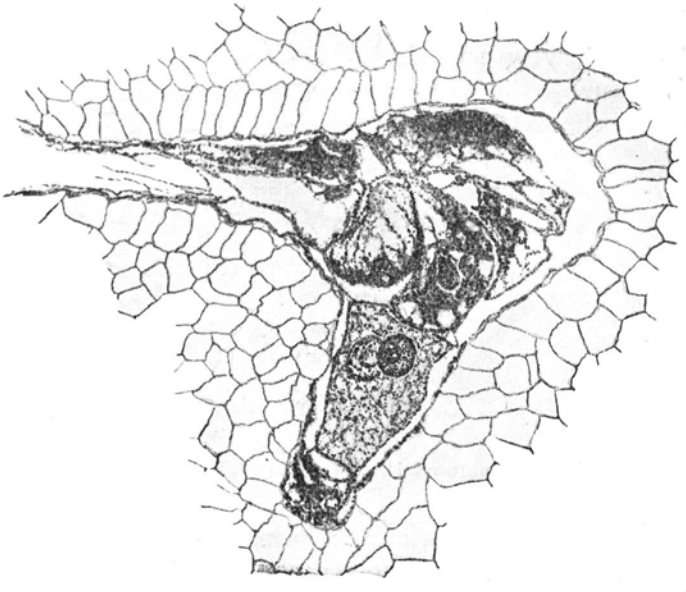
Nie wchodząc w rozważania na temat dotychczasowych prac Hofmeistera (1858), Billingsa (1909), Schnarfa (1918) i Schürhoffa (1927), zaznaczę odrazu, że na ich zasadzie ogół woreczków u *Labiatae* można zaliczyć do „tenuinucellatae unitegminatae". Rozwój woreczka zalążkowego kwiatów kleistogamicznych *Lamium amplexicaule* jest nieco opóźniony w stosunku do rozwoju pylników i pyłku. Komora archesporjalna, spoczywająca pod skórką ośrodka, coraz bardziej różni się od otaczających ją komórek nie tylko swą bogatą treścią plazmatyczną, lecz i wielkością jądra (ryć. 10 tabl. XV). Ostatecznie komórka macierzysta woreczka zalążkowego przechodzi proces podziału redukcyjnego, nie oddzielając wcale komórki przy-



Ryć. 36. Woreczek zalążkowy (rekonstrukcja kilku przekrojów), antypody i synergidy w zaniku. Pow. ± 500.

krywowej (Deckzelle) (ryć. 11 tabl. XV). W momencie procesu redukcyjnego bardzo duży procent zalążków wyrodnieje i to w ten sposób, że degeneracji ulega, jak to u *Mentha* obserwował Schürhoff (1927), ośrodek, a zachowują się, a nawet bujniej rozwijają się okrywy. Chociaż niektóre zalążki (ryć. 13 tabl. XV) nasuwają pewne wątpliwości co do makrospory, z której powstaje woreczek zalążkowy, to jednak większość skrawków z rzeczonych organów przemawia za tem, że i tutaj, jak i u innych przedstawicieli *Labiatae* (Schnarf 1918), wytwarzanie woreczka przypada w udziale megasporze chalazalnej. W miarę rozwoju woreczka tkanka ośrodkowa zostaje wyparta i resztki jej możemy znaleźć w późniejszych okresach na stronie chalazalnej zalążka. Dojrzały woreczek zalążkowy, o zarysach nieprawidłowych, gdyż jest on w pośrodku nieco przewężony (ryć. 36),

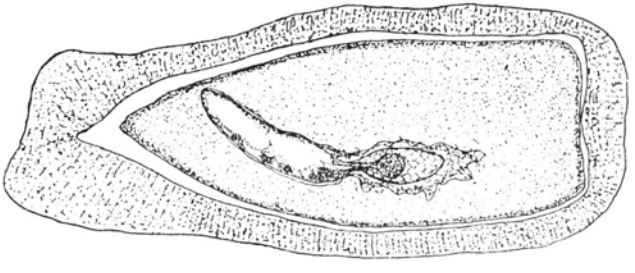
wypełnia całkowicie przestrzeń między integumentem a nawet powiększa ją sobie przez rozpuszczenie wewnętrznej części tkanek okrywy. Od strony chalazalnej woreczek otoczony jest specjalnemi komórkami tapetowemi. Aparat jajowy składa się z jaja i dwóch synergid; antypod jest trzy i leżą one w chalazalnej stronie woreczka. Jądra biegunowe zlewają się w jądro wtórne woreczka w okolicy zwężenia jeszcze przed zapłodnieniem, poczem jądro bielmowe przesuwa się aż do komórki jajowej i po połączeniu się z elementem generatywnym łagiewki pyłkowej podąża ku antypodom. W tym czasie powiększa się silnie objętość strefy chalazalnej i mikropylarnej,



Ryć. 37. Haustorium chalazalne dwujądrowe, resztki antypod. Pow. ± 650.

przez co uwydatnia się jeszcze bardziej przewężenie środkowe. Mimo skrupulatnych poszukiwań nie udało mi się u *Lamium amplexicaule* uchwycić samego przebiegu zapłodnienia, choć za biegiem łagiewek mogłem śledzić wręcz aż do mikropyle (ryć. 35). Chalazalny brzeg woreczka tworzy głębokie jednostronne zatoki (ryć. 37), po których wytworzeniu antypody degenerują w tym czasie, w którym jajo zostało już zapłodnione. W miejsce antypod powstaje t. zw. haustorium chalazalne, które tworzy się przy pierwszych podziałach jądra bielmowego (ryć. 37) i według Schnarfa należy do typu *Galeopsis*, a więc jądra, pochodzące z podziału jądra bielmowego, tu z jednej strony wydają bielmo — z drugiej haustorium chalazalne,

zawierające (wbrew twierdzeniu Billingsa 1909) dwa jądra. Po wytworzeniu się bielma komórkowego haustorium owo degeneruje doszczętnie tak, że okres jego trwania jest bardzo krótki. W tym też czasie powstaje haustorium mikropylarne; jest ono olbrzymie w stosunku do innych utworów, przerasta przez mikropyle, rozpuszczając tkanki, stojące mu na drodze; dochodzi do 200 μ długości (ryć. 38). Okres powstawania haustorium mikropylarnego jest dość późny. Zaczyna się bowiem, po wytworzeniu całego bielma komórkowego, które idzie stopniowo od części chalazalnej ku mikropyle. Tu dopiero wolne jądra tworzą wraz z plazmą haustorium, zaczynające intensywnie rosnąć dopiero poza granicami byłego woreczka zalążkowego; powstaje w ten sposób workowaty, trochę ku zewnętrznym ścianom zgięty twór, który w centralnej swej części kryje olbrzymie wakuole (ryć. 38), odsuwając jądra i główną masę plazmy na boki. Haustorium rzeczone ani charakterem, ani okresem swego istnienia nie różni się

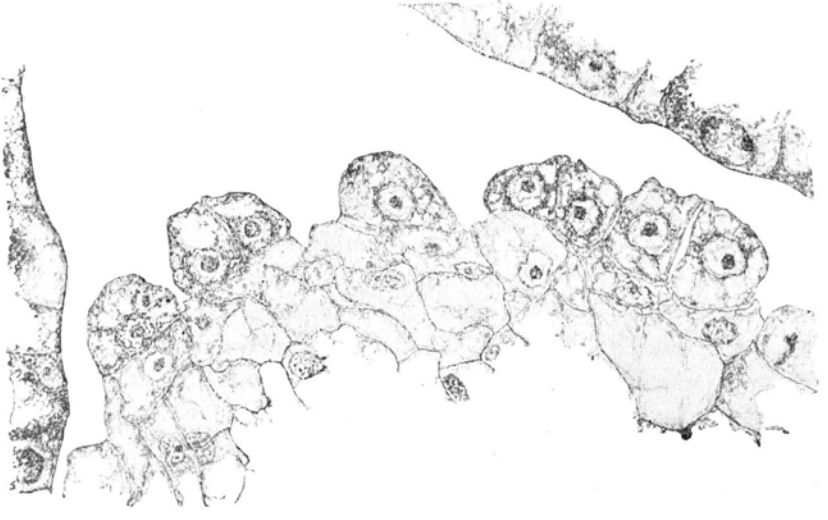


Ryć. 38. Haustorium mikropylarne (przekrój podłużny zalążka). Pow. ± 50.

niczem od haustorium kwiatów chasmogamicznych; trwa bardzo długo i służy zarodkowi do pobierania substancyj odżywczych, nagromadzonych w okrywach.

Do powyżej podanego opisu rozwoju zalążka dodam jeszcze, że początkowo cylider okrywy składa się z dwóch warstw komórek, i dopiero z czasem, rozrastając się, silnie grubieje. W tych przypadkach, w których ośrodek, obejmujący woreczek zalążkowy, zwyrodnieje (o czem wspominałem wyżej), wewnętrzne pokłady integumentu, bezpośrednio stykając się z woreczkiem zalążkowym, zostają rozpuszczone, czasami w bardzo silnym stopniu. Na zewnętrznej stronie okrywy występują w późniejszych stadjach swoistego rodzaju komórki. Już Schnarf (1918), opisując rozwój zalążków, zwraca uwagę na specyficzne włoski, wyrastające na okrywach u *Labiatae*. Mają one według autora charakter organów wydzielniczych i stanowią ważną wskazówkę systematyczną. U *Lamium amplexicaule* w niektórych

miejscach wykształcającego się nasienia występują utwory wspomniane bardzo gęsto. Włoski rzeczone tworzą się w trakcie wzrastania młodego zarodka w głąb bielma komórkowego; powstają z elementów o silnie zwakuolizowanej zarodzi, i skoro wybujają znacznie ponad poziom tkanki, dzielą się na dwie komórki siostrzane (ryć. 39). W miejscach przestronnych włoski na okrywach u *Lamium amplexicaule* rozwijają się bardzo intensywnie; zawierają dużo plazmy i wielkie jądra. Natomiast tam, gdzie miejsca brak, włoski zatracają swój kształt kopulasty, tworząc na powierzchni okrywy warstwę komórek płaskich, foremnych. Dodać trzeba, że włoski wyżej opisane



Ryć. 39. Gruczoły na powierzchni okrywy zalążka (przekrój poprzeczny zalążka). Pow. ± 940.

nie stanowią specyficznej cechy zalążków kwiatów kleistogamicznych *Lamium amplexicaule*, gdyż mają je i zalążki kwiatów chasmogamicznych.

*

* *

Streszczając się, uważam za stosowne podkreślić następujące momenty:

1) Częste przerosty łoża kwiatowego w głębi nadmiernie rozwiniętego kielicha.

2) Wytwarzanie przez pylniki kwiatów kleistogamicznych dwojakiego rodzaju włosków:

a) mechanicznych, umieszczonych po bokach worków pylnikowych,

b) wydzielniczych, rosnących w bróździe między workami.

3) Różne wykształcenie warstwy mechanicznej, jej komórki:

a) bądź mają błony zaopatrzone w listewki,

b) bądź są to elementy pozbawione listewek, lecz niezwykle duże,

c) bądź wreszcie nie różnią się niczem od komórek warst sąsiednich.

4) Warstwa tranzytoryczna bardzo szybko zanika. Warstwa tapetowa rozwija się normalnie, degeneruje *in situ*, nie dając periplasmodium.

5) Archesporium tworzy tkankę jednowarstwową, podział redukcyjny normalny (z wyjątkiem, w niektórych przypadkach występującego, trzeciego podziału komórki macierzystej), tetrady dają równe gony, zdolne do dojrzewania i kiełkowania.

6) Pyłek dojrzały u *Lamium amplexicaule* zawiera dwa elementy komórkowe, wytworzone w okresie wielkiej wakuoli.

7) Ilość pyłku w pylnikach jest różna, natomiast wielkość zawsze jednakowa. Niekiedy zdarzają się komory pyłkowe karłowate, zawierające mało ziarn, względnie komórek macierzystych.

8) Pyłek kiełkuje zawsze w pylnikach.

9) Łagiewka przerasta z pylnika na znamię w różny sposób:

a) przerost idzie przez otwór, powstały przy pęknięciu ścian pylnikowych,

b) łagiewki przerastają przez zamknięte ściany bez względu na wykształcenie lub niewykształcenie warstwy mechanicznej.

10) Droga łagiewki pyłkowej prowadzi z pylnika na znamię, dalej przez kanał przewodzący słupka do zalążków, następnie przez mikropyle do woreczka zalążkowego.

11) Woreczek zalążkowy powstaje z megaspory dolnej (chalazalnej).

12) Proces podziału redukcyjnego przebiega normalnie.

13) Woreczek zalążkowy jest ośmiojądrowy; dojrzały posiada komórkę jajową i dwie synergidy, jądro bielmowe i trzy antypody.

14) Rozwój bielma idzie sposobem komórkowym.

15) Z bielma powstają dwa haustorja: chalazalne i mikropylarne:

a) chalazalne wytwarza się wcześniej, posiada dwa jądra i jest krótkotrwałe,

b) mikropylarne jest wielojądrowe, olbrzymie, istnieje długo.

16) Zarodek powstaje z zapłodnionego jaja.

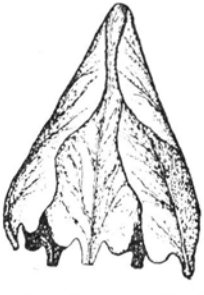
17) Okrywy pokryte są włoskami.

18) W kwiatach kleistogamicznych u *Lamium amplexicaule* bardzo często spotykamy się ze zjawiskiem degeneracji pylników i zalążków, szczególnie tych ostatnich zanika bardzo wielki procent.

2. *Oxalis acetosella L.*

A) Organografja kwiatów kleistogamicznych.

Odkrywcą kwiatów kleistogamicznych u *Oxalis acetosella* był Michalet (1860), po nim kwiaty te niejednokrotnie budziły żywe



Ryć. 40. *Oxalis acetosella.* Płatki korony kwiatu kleistogamicznego. — Pow. ± 12.

Ryć. 41. Kwiatek kleistogamiczny *Oxalis acetosella* z wyrośniętym nazewnątrz słupkiem. pow. ± 10.

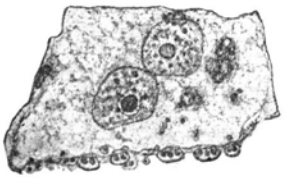
zainteresowanie, że wymienię tu tylko Leclerc du Sablon'a (1900) i Goebela. *Oxalis* kwitnie wczesną wiosną, wykształcając w kwietniu kwiaty chasmogamiczne, na początku zaś maja wydaje już tylko kwiaty kleistogamiczne. Działki nie okrywają organów głębiej leżących, dopiero korona, złożona z pięciu płatków, zwiniętych stożkowato (ryć. 40), broni wnętrza kwiatu od wpływu warunków zewnętrznych nawet w trakcie tworzenia się owocu. Płatki kwiatów kleistogamicznych są o tyle różne od płatków kwiatów zwykłych, że u podstawy ich istnieją małe klapki, nadające im charakter oszczepowaty (ryć. 40). W pręcikach kwiatów zamkniętych następuje dość znaczna redukcja nietylko wielkości nitek, lecz czasami i pylników. Szyjka słupka jest krótka, tak że znamię styka się bezpośrednio ze ścianami komór pyłkowych. Po zapłodnieniu słupek przebija stożek korony i wysuwa się nazewnątrz w trakcie rozrastania się zalążni (ryć. 41).

B) Rozwój pylników i pyłku w kwiatach kleistogamicznych u *Oxalis acetosella.*

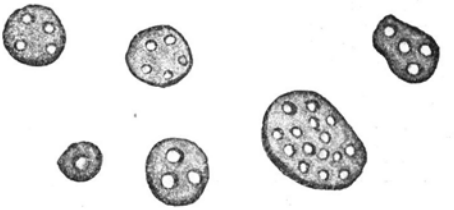
Rozwój młodych pylników przebiega normalnie, to znaczy, iż ściany ich wykazują cztery zwykłe warstwy (ryć. 14 tabl. XVI). Epiderma w momencie wzrostu mało stosunkowo się zmienia. Warstwa podepidermalna (*endothecium*) tylko czasami (podobnie jak się to dzieje u *Lam. amplexicaule*) wykształca należycie listewki (ryć. 16 tabl. XVI) w dodatku niewszędzie w jednakowym stopniu. Najczęściej przeto w pobliżu t. zw. stomium komórki są cienkościenne i prawie pozbawione wyrostów nabłonnych; w innych przypadkach część ściany ma normalną warstwę mechaniczną, część inna zaś jest jej zupełnie pozbawiona (ryć. 15 tabl. XVI). Jak wiemy Leelerc du Sablon w ścianach pylnika u *Viola odorata* znalazł „tissu conducteur" o mocno zróżnicowanych komórkach, tak pod względem kształtów zewnętrznych, jak i pod względem zawartości. Autor ten, porównując *Viola* z *Oxalis*, widzi u tego ostatniego zjawisko podobne, z tem tylko zastrzeżeniem, iż rozmieszczenie „tissu conducteur" ma nieco odmienny charakter. Z moich obserwacyj, które potwierdzają całkowicie poglądy Goebela, wynika, że w ścianach pylnikowych u *Oxalis acetosella* mamy jedynie częściowy niedorozwój warstwy podepidermalnej, zupełnie analogicznie do tego, co spotykamy u *Lamium amplexicaule.*

We wczesnych stadjach rozwojowych komórki warstwy tapetowej nie wyróżniają się niczem od komórek warstw powyżej wymienionych. Dopiero podczas podziału redukcyjnego mac. kom. pyłku, w okresie, w którym szybko rosną i wytwarzają po kilka jąder, treść ich zaczyna silnie wchłaniać barwiki. Liczba jąder, spotykanych w komórkach wyściełających, podobnie jak i ich rozmiary, jest różna, gdyż tuż obok siebie spotykamy pojedyńcze, zlewające się i już zlane jądra. W stadjum tetrad w głębi komórek tapetowych zaczynają gromadzić się kulki substancyj mocno wyczerniających się osmem (ryć. 42), jako też wytwarzają się niezmiernie charakterystycze płytki nabłonne (ryć. 42 i 43), poznane bliżej dzięki badaniom Schnarfa (1922), Krjatschenko (1923), a w szczególności Ubischa (1927). Ten ostatni, posiłkując się reakcjami barwnemi, stwierdził, iż ekzyna pyłku zachowuje się tak samo jak i substancje płytek. Autor rzeczony przypuszcza, iż prawdopodobnie początkowo wydzielina powstaje jednolicie na całej powierzchni ściany komórki tapetowej i dopiero w trakcie degeneracji błony tworzą się oddzielne płytki. Pierwsze początki pewnych zróżnicowań w pobliżu błon komórek tapetowych można było zaobserwować w kwiatach kleistogamicznych *Oxalis* już

w okresie podziału na tetrady, wówczas w plasmie w pobliżu błony od strony komory tworzy się szereg drobnych silnie barwiących się ziarenek. Stan taki trwa dość długo, bo aż do wykształcenia młodych gonów, kiedy masę drobnych czarnych kuleczek widać w głębi błony komórki wyściełającej. Kropelki te zaczynają przenikać na powierzchnię i tam tworzą skupienia, tkwiące w przeźroczystej (powłoce) masie błonnikowego charakteru. Świeżej przeto doby płytki różnią się też od starszych tem, że nie posiadają żadnych otworów. W późniejszych okresach zawartość tych drobnych kanalików (zawierających wzmiankowane kropelki) zanika, w tych zaś miejscach, gdzie one mieściły się, wytwarzają się w tarczkach okrągłe małe otworki wyraźne zupełnie z góry. Wytwarzanie płytek idzie w parze z degeneracją plazmy, jądra i błony komórkowej. W okresie wielkiej wakuoli pyłku znajdujemy przy ścianach worków pylnikowych od strony komory



Ryć. 42. Komórka tapetowa dwujądrowa w okresie wytwarzania płytek. Pow. ± 1260.



Ryć. 43. Płytki pochodzące ze starszych pylników. Pow. ± 3050.

szeregi utworów, które w tym czasie trzyma jeszcze razem błona zwyrodniałych tapet. Skoro i ona zginie, płytki rozrzucone bywają po całej komorze (ewent. jej płynnej treści). Komórki wyściełające u *Oxalis* nie tworzą periplasmodium, lecz po okresie wzmożonej wydzielniczej działalności wyrodnieją, pozostawiając po sobie ślad w postaci różnego rodzaju kul, kulek i ciał bezkształtnych, a silnie czerniejących pod wpływem osmu. Nadmienię jeszcze, że Kosmath (1927) u *Magnolia Yulan*, *Lilium tigrinum* i wielu innych roślin widzi ziarnistą budowę błon komórek tapetowych, co zasadniczo nie zgadza się z mojemi spostrzeżeniami.

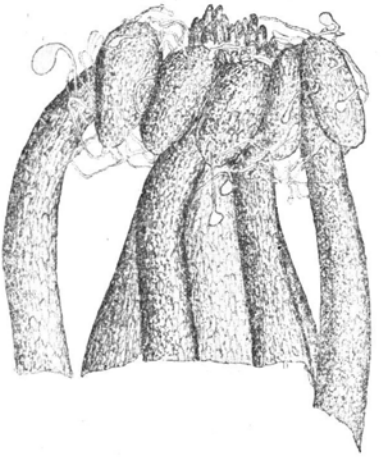
Rozwój pyłku w kwiatach kleistogamicznych u *Oxalis acetosella* przebiega normalnie. Archesporium występuje jako pojedyńcza warstwa, której elementy jedynie tylko wielkością jądra wyróżniają się od komórek warstw innych. Komórki macierzyste natomiast radykalnie zmieniają taki stan rzeczy, gdyż odrazu rzucają się w oczy wskutek różnicy w wielkości komórek i w charakterze zawartości plazma-

tycznej, w postaci gęstej ziarnisto-kłaczkowatej masy, wypełniającej błony (ryć. 14 tabl. XVI). Podział redukcyjny rozgrywa się normalnie, żadnych zaburzeń przy wykształcaniu pyłku zauważyć nie mogłem.

Błony zewnętrzne pyłku wykształcają się u *Oxalis* w ten sam sposób u chasmogamicznych, jak i u kleistogamicznych kwiatów. Pyłek w kwiatach zamkniętych bardzo szybko dojrzewa, już w okresie wielkiej wakuoli następuje pierwszy podział jądra pyłkowego, w rezultacie zaś otrzymujemy komórkę generatywną i komórkę wegetatywną. Jądro tej ostatniej jest inne niż jądro komórki płciowej. Jądro wegetatywne posiada silnie barwiące się jąderko, karjotyna zaś, zebrana pod powierzchnią, barwi się słabo; zupełnie przeciwne stosunki znajdujemy w komórce generatywnej, tam jądro, którego wymiary są o wiele mniejsze, jest szczelnie wypełnione chromatyną w formie ziarnistej siateczki (ryc. 17 tabl. XVI). Komórka generatywna leży już w tym czasie koło jądra wegetatywnego, przyczem obydwa te elementy przyparte są przez wakuolę do opony ziarna pyłkowego (ryć. 17 tabl. XVI). Z biegiem czasu, skoro wakuola zaczyna w dojrzewającem ziarnie zanikać, komórka generatywna mocno się wydłuża i wreszcie dzieli się na dwie potomne (ryć. 18 tabl. XVI) o wrzecionowatej formie. Początkowo komórki te leżą blisko siebie (ryć. 18 tab. XVI), jądra ich są owalne, bogate w silnie barwiące się substancje karyotynowe. Jądro wegetatywne natomiast w tym czasie barwi się coraz słabiej, choć nie na tyle, ażeby go nie można dostrzec w pobliżu komórek generatywnych. Stosunki powyższe panują w ziarnach o zupełnie wykształconych gonach i wyłaniającej się na nowo wakuoli, co nieomylnie znamionuje okres bliskiego kiełkowania pyłku (ryć. 19 tabl. XVI). Na tem miejscu przypomnę, że już Michalet, odkrywca kwiatów kleistogamicznych u *Oxalis acetosella L.*, zjawisko kiełkowania pyłku w komorach zaobserwował. Późniejsi autorowie, jak Mohl (1863) i Leclerc du Sablon, pogłębili nasze wiadomości, ograniczając się jednak do stwierdzenia procesu i miejsc przerostu łagiewki pyłkowej.

Podczas przygotowywania się do kiełkowania pyłek mocno pęcznieje, uwidoczniając na swych błonach trzy ujścia dla przerastającej łagiewki; każde ziarno pyłkowe tworzy tylko jedną łagiewkę pyłkową. Z pylnika łagiewki skierowują się prosto na znamię, położone w bezpośredniem sąsiedztwie. Zjawisku temu bynajmniej nie przeczy załączona ryć. 44 tekstu, na której łagiewki skierowane są w różnych kierunkach, albowiem tłumaczy się to zachowaniem łagiewek po zapłodnieniu; mianowicie, gdy pierwsze łagiewki przerosną znamię i zapłodnią jajo, następne, po zniszczeniu przez poprzednie

znamienia i kanału słupka, nie koncentrują się na znamieniu, ale poplątane rosną naokoło pylników, a w końcu degenerują. Przy korzystnem położeniu łagiewki udaje się na skrawkach, a jeszcze lepiej na preparatach z pylników traktowanych karminem Schneidera, stwierdzić położenie wszystkich elementów w niej zawartych (ryć. 45).



Ryć. 44. Znamię słupka otoczone pylnikami; mnóstwo łagiewek pyłkowych zakończonych gruszkowatemi zgrubieniami; łagiewki rosną w różnych kierunkach. Pow. ± 350.

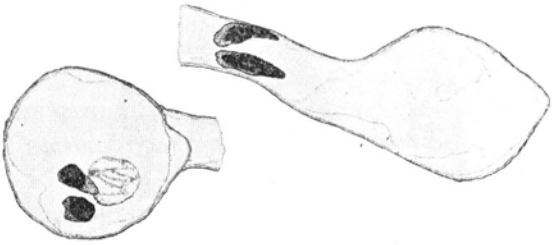
Już w pyłku wegetatywne jądro wykazuje cechy degeneracji, w łagiewce zaś cechy te występują zupełnie jaskrawo, a więc przedewszystkiem zmienia ono swój kształt z kulistego na nieforemny, często maczugowaty i wydłużony, zawartość jego zbija się w silnie barwiące się masy, nie pozostawiające żadnej wątpliwości co do

Ryć. 45. Łagiewka pyłkowa z dwoma elementami generatywnemi na tyłach jądra wegetatywnego. Pow. ± 1260 (ok. 5 ob. imm. $^1/_{12}$ Reicherta).

piknotycznego (Bonnet 1912) charakteru całego zwyrodnienia. Plazma łagiewki silnie zwakuolizowana ani skrobi ani tłuszczów (w postaci widocznych kropelek) nie wykazuje.

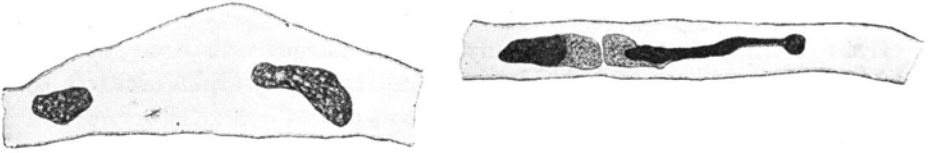
Nie wszystkie ziarna pyłkowe, zawarte w komorze, kiełkują jednocześnie. Stosunki, panujące w łagiewkach zapóźnionych, przedewszyst-

kiem są różne od powyżej opisanych tem, że szczyty ich mają wyraźny charakter gruszkowatych cystoidów (Vylie 1923). Jądro wegetatywne czasami wyrodnieje nie przez piknozę, lecz w drodze stopniowego zaniku szkieletu, który w ten sposób staje się coraz subtelniejszym (ryć. 46), jądra zaś komórek generatywnych (ryć. 47 i 48) ulegają zupełnie wyraźnej chromatolizie (Bonet 1912). Z chwilą zaczęcia się ostatecznej degeneracji łagiewki plasma kurczy się i zalewa zawarte w niej elementy.



Ryć. 46. Cystoidy z komórkami generatywnemi. Pow. ± 630.

Oznaczenie dokładne samego miejsca przerostu łagiewki przez ścianę pylnika natrafia na poważne trudności, jednakże przekroje wykazują, że pyłkorurki najczęściej przebijają się przez takie miejsca w ścianie, które, jak np. okolice brózdy pylnikowej, mają niedorozwiniętą warstwę mechaniczną. Kanał, prowadzący przez szyjkę, wysłany jest mocno wydłużonemi komórkami o wielkich jądrach i plazmie za-



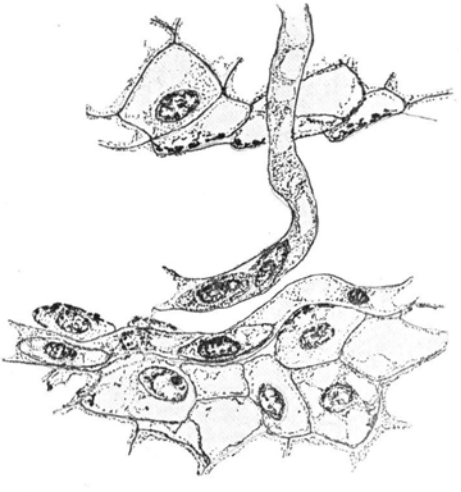
Ryć. 47 i 48. Elementy generatywne w łagiewkach, utrwalone karminem Schneidera. Pow. (ok. 5 ob. $^1/_{12}$ Reich.) ± 630.

opatrzonej w liczne wakuole. Komórki kanałowe produkują i wydzielają nazewnątrz substancje o charakterze śluzu, który safranina barwi intensywnie na czerwono lub różowo. Niezawsze łagiewka przerasta przez sam kanał, czasami wrasta ona w tkankę wyściełającą (ryć. 49).

C) Rozwój woreczka zalążkowego w kwiatach kleistogamicznych u *Oxalis acetosella.*

W najwcześniejszej fazie, z którą miałem do czynienia u *Oxalis acotosella*, a była nią synapsis, macierzysta komórka woreczka za-

lążkowego olbrzymie posiada wymiary (ryć. 20 tabl. XVI). Jądro jej zajmuje centralne stanowisko i otoczone jest zewsząd ziarnisto-włóknistą zarodzią. Ośrodek zalążka, słabo zresztą rozwinięty, tworzy wpukloną podstawę, w której tkwi macierzysta komórka woreczka zalążkowego, pokryta od strony przyszłego mikropyle jednowarstwową skórką (ryć. 20 tabl. XVI). Proces podziału redukcyjnego przebiega w trybie zwykłym, dając cztery megaspory. Z tych megaspor trzy górne zanikają, dolna zaś rozrasta się, wypierając pozostałe (ryć. 21 tabl. XVI). Jej plazma jest gęsta, pozbawiona wakuol, a karyotyna w jądrze spoczywa na obwodzie wraz z jąderkiem, środek wypełnia sok jądrowy. Degeneracja trzech megaspor odbywa się niejednocześnie; najpierw zanika górna mikropylarna, później środkowa, ostatecznie



Ryć. 49. Łagiewki w kanale słupka. Pow. (ok. 5 ob. 7 Leitz'a) ± 800.

degeneruje komórka siostrzana megaspory woreczka zalążkowego. Dzieje się to już w okresie, w którym okrywy tworzą mikropyle. Woreczek zalążkowy jest ośmio-jądrowy; u szczytu woreczka (strona mikropylarna) znajduje się duża komórka jajowa. o wielkiem jądrze; synergidy są o wiele mniejsze i bardzo szybko (w trakcie zapłodnienia) degenerują, podobnie zachowują się antypody. Łagiewka, zagłębiając się w jajo, ma charakter klina (ryć. 22 tabl. XVI), w którym spoczywają dwa elementy; jądra są w nich wyraźne, granic komórek natomiast nie znać.

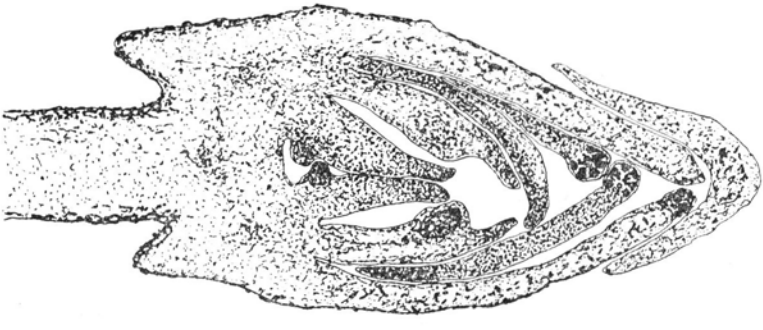
W prozarodku (proembryo) 2-komórkowym często występują podziały, ujawniające podwójną lub potrójną liczbę chromosomów. Dzieje się to w komórce trzonu zarodka (suspensor) (ryć. 23, tabl. XVI).

Olbrzymia komórka trzonowa jest niezwykle zwakuolizowana i zapomocą cienkich mostków plasmatycznych łączy się ze ścianą woreczka. Jądro bielmotwórcze po zapłodnieniu wydaje bielmo jądrowe, w którem niekiedy jądra łączą się w pary lub zlewają całkowicie. Komórki, otaczające woreczek zalążkowy, zawierają czasami po dwa jądra albo też mają jądro pojedyńcze olbrzymie. Owoc kwiatu kleistogamicznego nie wyrasta silnie ku górze, jest słabiej rozwinięty i podobnie jak kwiat kleistogamiczny zagięty ku dołowi, poczem łatwo go odróżnić od owocu, powstałego z kwiatu chasmogamicznego. Nasiona z zewnętrznego wyglądu nie różnią się od nasion normalnych.

* * *

Z powyższego zebrania mych obserwacyj, wynika, że:

1) Ściana pylnika kwiatów kleistogamicznych posiada cztery warstwy, z których mechaniczna niezawsze się wykształca.



Ryć. 50. Przekrój młodego kwiatka kleistogamicznego u *Viola odorata*: układ organów kwiatowych oraz gruczołów wydzielniczych. Pow. ± 100.

2) Tapety nie dają periplasmodium; wytwarzają one w pewnym okresie swej czynności specjalne płytki z charakteru chemicznego zbliżone do ekzyny.

3) Dojrzały pyłek nie zawiera skrobi, w plazmie znajdujemy jądro wegetatywne i dwie komórki generatywne o bardzo charakterystycznych kształtach; ekzyna pyłku wykształca się normalnie. Przed kiełkowaniem zjawia się w ziarnie wakuola.

4) Liczba ziarn pyłkowych w kwiatach kleistogamicznych u *Oxalis acetosella* jest niewielka, waha się w granicach od kilku do 55—60 sztuk w komorze.

5) Pyłek kiełkuje tylko w pylnikach; łagiewki przerastają najczęściej przez t. zw. brózdę pylnika.

6) Droga łagiewki prowadzi z pylnika na znamię, następnie kanałem przerostowym do zalążków.

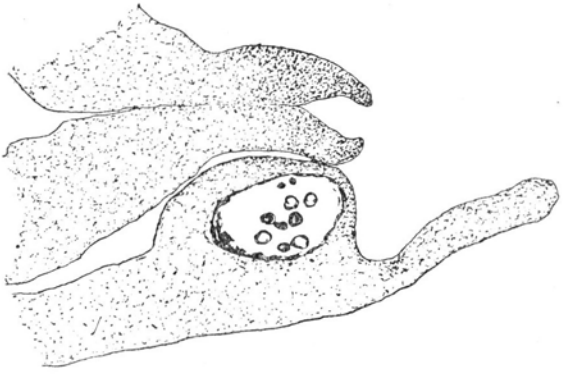
7) Rozwój woreczka zalążkowego przebiega normalnie; powstaje on z chalazalnej megaspory i tworzy woreczek ośmio-jądrowy.

8) Zarodek rozwija się z zapłodnionego jaja.

3. Viola odorata.

A) Ogólna organograficzno-anatomiczna charakterystyka kwiatów kleistogamicznych.

Okres występowania kwiatów kleistogamicznych u *Viola* zaczyna się po opadnięciu kwiatów normalnych, a więc na początku maja. Oczywiście i tutaj są wyjątki, albowiem jak pisze B. Royer u ho-

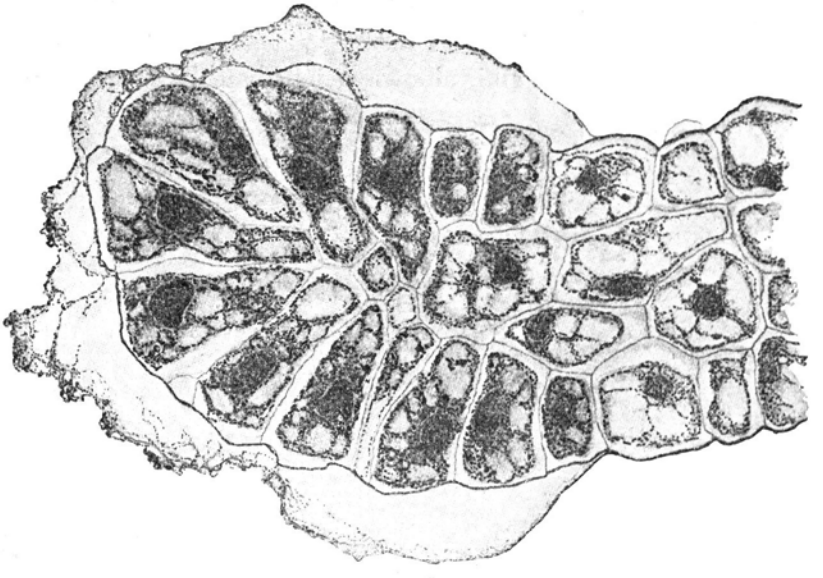


Ryć. 51. Znamię i pylnik w charakterystycznym układzie podczas dojrzewania pyłku Pow. ± 100.

dowanych *Viola odorata* i *Viola alba* kwiaty zamknięte wykształcają się bez uprzedniego wytworzenia kwiatów normalnych.

Budowa kwiatu kleistogamicznego u *Viola odorata* jest bardzo charakterystyczna, na zredukowanych bowiem mocno działkach i płatkach występują tu w miejscach zetknięcia się zgrubienia o charakterze wydzielniczym (ryć. 50). Pręciki wykształcają specjalne blaszki na stronie łącznika; blaszki rzeczone, zachodząc za siebie, tworzą w ten sposób okap nad pylnikami i słupkiem. Pręciki wyrastają tylko do takiej wysokości, aby pylniki znalazły się obok znamienia (ryć. 51), które wykształca się, jak to już wiemy z prac Goebela (1904), inaczej niż w kwiatach normalnych. Co do gruczołów, o których wyżej wspomniałem, to tworzą się one nie na wszystkich płatkach. Tam zaś, gdzie różnicują się, mają następujący charakter. Komórki.

z których gruczoł jest zbudowany, są mocno wydłużone, wielkie ich jądra barwią się bardzo intensywnie, podobnie jak zaródź, która wyróżnia się bogactwem ziarnistych i pałeczkowatych utworów, silnie wybarwionych i nadających specjalny wygląd całym komórkom położonych w pobliżu tkanek. Ponadto w plazmie komórek wydzielniczych znajduje się bogaty system wakuol o odmiennym charakterze, niż to spotyka się w komórkach położonych poniżej gruczołu (ryć. 52). Nieco później, skoro rzeczone utwory zaczną swą czynność, w około każdego z nich zbiera się masa wydzieliny, nagromadzającej się po-



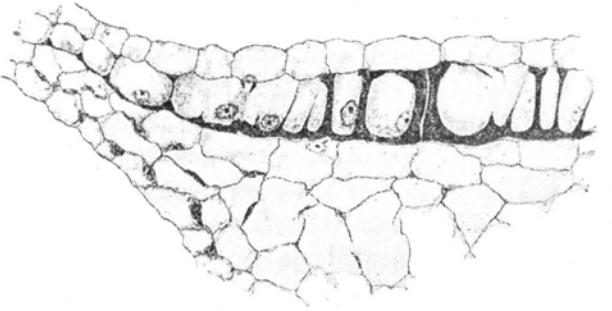
Ryć. 52. Gruczoł wydzielniczy na przekroju płatka korony u fiołka. Pow. ± 940.

między błoną komórkową gruczołu a kutykulą, która rozrywa się wreszcie, gdy zbyt jest wypełniona substancją wydzielinową, charakteru bliżej nieokreślonego.

B) Rozwój pylników i pyłku w kwiatach kleistogamicznych u *Viola adorata.*

Rozwój ścian pylników w kwiatach kleistogamicznych nie zawsze idzie drogą normalną, albowiem chociaż w zawiązkach na pylnik wyraźnie występuje cztery zwykłe pokłady komórek (epidermis, warstwa mechaniczna, tranzytoryczna i tapetowa), w trakcie dalszych etapów rozwojowych dwie środkowe tracą właściwy im charakter (ryć. 24 tabl. XVII) i dają nieregularną wielowarstwową tkankę parenchy-

matyczną. Zjawisko rzeczone nie we wszystkich pylnikach występuje w tak krańcowej postaci. Mamy bowiem tutaj najróżnorodniejsze przejścia od ścian o budowie zwykłej do takich, w których mniej lub więcej wyraźnie wykazana jest dążność do wytworzenia ścian wielowarstwowych, pozbawionych pokładów listewkowych. W takich przypadkach bardzo często warstwa podepidermalna składa się z dużych, cienkościennych komórek z małemi jądrami i przyścienną plazmą (ryć. 30 tabl. XVII). Skoro warstwa listewkowa wykształca się w pylnikach kwiatów kleistogamicznych, to dzieje się to dość późno, a listewki mają charakteryczny kształt litery V (ryć. 54 *a*). Na jeszcze jeden szczegół pragnąłbym tu zwrócić baczniejszą uwagę, a mianowicie na nienotowane, o ile mi wiadomo, występowanie hypodermy listewkowej w obrębie łącznika i blaszki ponadpylnikowej (ryć. 53).



Ryć. 53. Tkanka mechaniczna od strony łącznika na pylnikach u *Viola adorata* (przekrój podłużny) Pow. ± 500.

Na skrawku podłużnym (ryć. 53) widzimy warstwę rzeczoną, komórki jej posiadają bogatszą treść i większe jądra; wewnętrzna ściana każdej komórki jest zawsze mocno zgrubiała, ściany boczne słabiej. W wielu przypadkach wszystkie błony, prócz zewnętrznych, grubieją jednakowo. Charakterystyczne zgrubienia komórek warstwy mechanicznej (ryć. 54 *a*) kwiatów kleistogamicznych podobne sa niekiedy do listewek nabłonnych w warstwie mechanicznej kwiatów chasmogamicznych (za wyjątkiem niedorozwoju warstwy rzeczonej w kwiatach zamkniętych). Warstwy tranzytorycznej wśród wielowarstwowej tkanki parenchymatycznej nie można w ścianach pylników kwiatów kleistogamicznych u *Viola odorata* wyróżnić, natomiast zupełnie wyraźny jest pokład wyściełający (warstwa tapetowa), gdyż komórki jego są o wiele większe i zawierają po kilka jąder, powstałych na drodze karjokinezy. Komórki wyściełające istnieją bardzo krótko i szybko degenerują w okresie, w którym na terenie warstwy

archesporjalnej odbywa się poddział na tetrady. I tu przeto warstwa tapetowa wyrodnieje in situ. Muszę przytem zaznaczyć brak równomierności i równoczesności przy zjawisku degeneracji komórek wyściełających, kiedy bowiem jedne z nich (w tej samej komorze), wyrodniejąc, dają pokład zbitych, zalanych barwikiem bezstrukturalnych mas (ryć. 24 tabl. XVII), inne wyglądają zupełnie jeszcze normalnie i pozwalają dokładnie wyróżnić plazmę, jądro i wyczerniające się osmem i wybarwiające się hematoksyliną drobne ziarnistości. Na błonach wyrodniejących komórek tapetowych występują małe wybarwione osmem kuleczki substancji bliżej mi nieznanej, utworów wszakże w rodzaju płytek u *Oxalis* tutaj nie obserwowałem. W tym momencie degenerująca plazma zalewa jądro, sama zaś silnie wybarwia się, dając zbitą masę. Warstwa archesporjalna składa się u *Viola odorata* z kilku szeregów komorek o wielkich jądrach. Skoro rozwój pylnika idzie drogą normalną i żadnych zakłóceń w podziale redukcyjnym niema, macierzyste komórki pyłku dają po cztery gony, wykształcające się na ziarna pyłkowe. Błony w tetradach wykształcają się jednocześnie (por. Schnarf 1929). Przed wytworzeniem się błony wrzeciono zanika, a wyraźną granicę między poszczególnemi terytorjami komórkowemi stanowi jasne pole, na którem w stadjach późniejszych ukazuje się początkowo delikatny most z ziarnistości, które zlewają się w następnej fazie w linję ciągłą, dając wkońcu normalny zaczątek błony. Jednakże w licznych pylnikach występuje u *Viola* zjawisko braku synchronizmu, co w rezultacie wyraża się tem, że tuż obok siebie leżą gonotokonty w różnych fazach rozwoju (ryć. 24 tabl. XVII).

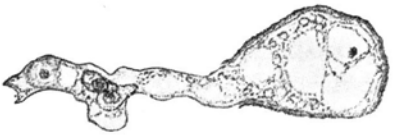
Ryć. 54. Zgrubienia nabłonne warstwy mechanicznej kwiatów: *a*) kleistogamicznych, *b*) chasmogamicznych. Pow. ± 550.

Oczywiście, że w tym przypadku bardzo wiele elementów, o których była mowa, wyrodnieje, nie wydając zdolnych do kiełkowania ziarn pyłkowych. Czasami teren komory jest wprost symetrycznie podzielony na dwie połowy, w jednej bowiem mamy wszystkie gony jednakowe i normalne, a warstwa tapetowa prosperuje doskonale, natomiast w drugiej znajdują się elementy o rozwoju różnym, a warstwa tapetowa wyraźnie uległa degeneracji. Przy zaburzeniach, które występują w okresie podziału ekwacyjnego (przy tworzeniu tetrad), powstają

z chromosomów zapóźnionych lub wypryśniętych znane dobrze w literaturze, między innemi u mieszańców pyłku u *Viola hirta* × *Viola odorata* (Heilborn 1928), jądra karłowate (ryć. 25 tabl. XVII), których liczba sięga czasem 8; w większości jednak przypadków, zaobserwowanych przezemnie, rzeczonych małych jąder liczyłem dwa lub trzy. Co się dzieje z jądrami karłowatemi, bezpośrednio ustalić nie mogłem, sądząc wszakże z położenia (leżą obok elementów wielojądrowych) i z charakteru utworów, które widzimy na ryć. 25 i 27 tabl. XVII, z wielkiem prawdopodobieństwem przypuszczać należy, że jądra karłowate całkowicie zostają zniszczone, a kosztem jąder o zredukowanym garniturze tworzą się gony wcześniej czy później wyrodniejące. W dyadach, w których tworzą się jądra karłowate, wrzeciono ma nader zawiły charakter, często zresztą notowany przy wytwarzaniu nieprawidłowych mitoz (Tischler 1923). Zanim przejdę do innych spraw, chciałbym jeszcze zwrócić uwagę na jeden wielce charakterystyczny przypadek, którego ilustrację stanowi ryć. 26 tabl. XVII. Z obserwacyj moich wynika, że haploidalna liczba chromosomów u opisanego fiołka równa się liczbie, podanej przez Winge'go (1921), to jest 10; tymczasem w przypadku wspomnianym w dyadzie z okresu anafazy najwyraźniej znalazłem po obydwu stronach po pięć chromosomów. Ponieważ nie widać tu chromosomów zapóźnionych czy wypryśniętych, przeto sądzić należy, iż mamy tu do czynienia z powtórną redukcją, prowadzącą do powstania gonów o garniturze 5-chromosowym. W normalnie rozwijających się gonach powstaje przed wytworzeniem ekzyny wielka wakuola, która może przetrwać nawet i przez okres wyodrębniania się komórki generatywnej (ryć. 28 tabl. XVII). Jądro komórki wegetatywnej jest olbrzymie, treść jego barwi się słabo, natomiast jądro generatywne przeciwnie barwi się bardzo silnie. Komórka generatywna przyjmuje kształt owalny i wędruje w głąb ziarna pyłkowego, pozostając tam aż do chwili tworzenia się łagiewki. Zanim to jednak nastąpi, zanika wielka wakuola; równocześnie w plazmie komórki wegetatywnej gromadzi się skrobia w coraz to większych ilościach, tak że w okresach, poprzedzających kiełkowanie, pyłek wypełniony jest po brzegi dużemi jej ziarnami (ryć. 30 tabl. XVII). Obok ziaren normalnych w pylnikach kwiatów kleistogamicznych spotykamy prawie zawsze pyłek drobny (ryć. 20 tabl. XVII), powstały prawdopodobnie częściowo z gonów, o których wyżej była mowa, częściowo być może z zapóźnionych w rozwoju macierzystych komórek pyłku (ryć. 24 tabl. XVII). Jego ekzyna jest słabo wykształcona i po utrwaleniu kurczy się mocno. Składa się on z jednej tylko komórki z wielką centralną wakuolą

i przyścienną plazmą bez skrobi. Przy kiełkowaniu zamkniętego w komorach pylnikowych pyłku, łagiewka wysuwa się powoli przez szczelinę, którą szybko rozszerza (ryć. 29 tabl. XVII). Na tyłach łagiewki w obrębie granic ziarna pyłkowego można z łatwością stwierdzić obecność wielkiej wakuoli kiełkowniczej (ryć. 31 tabl. XVII) opisanej u *Haemanthus* przez Z. Wóycickiego (1926). W tym też okresie zaczyna się powoli rozpuszczać skrobia; ziarna jej jednak jeszcze dość długo maskują przebieg procesów, rozgrywających się w łagiewce pyłkowej, a prowadzących do wytworzenia dwóch elementów generatywnych (ryć. 55).

Porządek, w którym wypływają z głębi ziarna jądro wegetatywne i komórka generatywna, bywa różny. Najczęściej wypływa pierwsze jądro wegetatywne, niejednokrotnie wszakże obserwowałem łagiewki, których czoło zajmowała komórka generatywna (ryć. 29 i 31 tabl. XVII). Przerastając na znamię, łagiewki u *Viola* podążają jaknajkrótszą drogą do wgłębienia wytworzonego przez słupek. Łagiewek, rosnących drogą okrężną lub też zakończonych cystoidami,



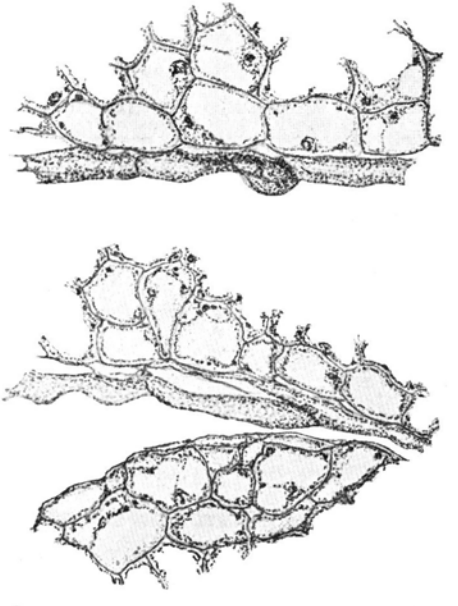
Ryć. 55. Łagiewka pyłkowa u *Viola odorata* z dwiema komórkami generatywnemi i jądrem wegetatywnem. Pow. ± 550

w kwiatach kleistogamicznych rzeczonej rośliny nie znajdowałem. Sposób przerostu łagiewek jest u *Viola odorata* w niektórych przypadkach nieco różny od poprzednich; mam tu na myśli wykształcenie „tissu conducteur" Leelerc du Sablon'a (1900), której istnienia zaprzecza kategorycznie Goebel (1904). Z moich obserwacyj wynika, iż tego rodzaju wykształcenie w ścianie pylnika miejsc, zbudowanych z tkanki, przypominającej „tissu conducteur", jest zjawiskiem dość rzadkiem, co potwierdzałoby wnioski Goebel'a. Naogół przeto, jeśli chodzi o tkanki, przez które przerasta łagiewka, to stosunki u *Viola* są do pewnego stopnia podobne do tych, jakie spotykamy u *Lamium* czy u *Oxalis*. W każdym razie i tutaj widać wyraźnie, że łagiewki przerastają nie pojedyńczo, a najczęściej w większej liczbie, szczególniej w tych przypadkach, w których mają one na swej drodze dobrze wykształconą warstwę mechaniczną. W dalszej swej drodze łagiewka ze znamienia wrasta w kanał słupka i dalej drogą normalną podążą do zalążków.

C) Rozwój woreczka zalążkowego u *Viola odorata.*

Rozwój woreczka zalążkowego przebiega normalnie (w przypadkach przezemnie zbadanych). A więc w zawiązującym się zalążku na jego szczycie pod drugą warstwą ośrodka spoczywa komórka archesporjalna, z której powstają cztery makrospory (ryć. 32 tabl. XVII). Dolna (chalazalna) daje woreczek zalążkowy, pozostałe giną, przechodząc zwykłe koleje zwyrodnienia (ryć. 33 tabl. XVII).

Wykształcająca woreczek zalążkowy makrospora zawiera wielkie jądro i wokół niego mniej lub więcej drobnoziarnistą zaródź. Jądro rze-



Ryć. 56. Ślady po przerastających (*a*) do zalążka i (*b*) mikropyle, łagiewkach. Pow. ± 550.

czonej komórki dzieli się, dając woreczek dwujądrowy. Następne dwa podziały powodują wytworzenie woreczka zalążkowego ośmiojądrowego (ryć. 24 tabl. XVII). Aparat jajowy, jako też i inne składowe (synergidy, jądro bielmowe i antypody) wykształcają się zupełnie normalnie, jak to zresztą widać na ryć. 34 tabl. XVII. W tak wykształcony woreczek przenika (ryć. 56) łagiewka poprzez jedną z synergid i jądro generatywne zapładnia jajo, które wydaje zarodek. Takich przypadków, które przemawiałyby na korzyść poglądu Winklera (1912) o apogamicznem wykształcaniu się zarodka, nie spotykałem,

natomiast często miałem do czynienia z procesami niewykształcania się należytego woreczka, co następowało, jak sądzić mogłem, w okresie drugiego podziału jądra megaspory (wor. czterojądrowy), które już dalej nie dzieli się, a tkanki ośrodka, dotychczas energicznie rozrastające się, poczynają degenerować, komórki takich tkanek zawierają bardzo dużo wyczerniających się od osmu kuleczek, świadczących o tłuszczowym charakterze zmian, zachodzących wówczas w plazmie. Zasiąg obecności wspomnianych kulek wskazuje nam na przekroju tkanki, jak daleko posunęła się degeneracja.

Z powyżej przeto opisanych spostrzeżeń moich wynika, że:

1) Działki i płatki kwiatów kleistogamicznych wykształcają na brzegach gruczoły wydzielnicze, których komórki różnią się od innych, kształtem, bogactwem plazmy i wielkością silnie barwiącego się jądra.

2) Ściany pylników prawie zawsze zbudowane są z licznych warstw, których zróżnicowanie może być dość zmienne:

a) bądź cała ściana zbudowana jest z komórek ułożonych nieregularnie, tworzących jednorodną tkankę parenchymatyczną;

b) bądź pod epidermą pylnika wyróżnicowuje się warstwa komórek cienkościennych, pełnych treści (tissu conducteur Leclerc du Sablon'a);

c) bądź też w ścianach pylnika wykształca się i warstwa mechaniczna o silnie zgrubiałych listewkach.

3) Warstwę mechaniczną można niekiedy znaleźć pod epidermą łącznika i blaszki.

4) Warstwa wyściełająca wykształca się i różnicuje normalnie; po okresie swej działalności degeneruje *in situ*, bez wykształcania na terenie worka periplasmodium.

5) Rozwój archesporium aż do metafazy podziału heterotypowego przebiega normalnie.

6) Sprawdzona (Winge 1921) haploidalna liczba chromosomów u *Viola odorata* wynosi 10.

7) Dojrzewanie normalnego pyłku odbywa się szybko; w okresie wielkiej wakuoli następuje podział na dwie komórki: generatywną i wegetatywną.

8) W trakcie zaniku wakuoli wytwarzają się w plazmie ziarna pyłkowego olbrzymie ilości skrobi.

9) Dojrzały pyłek, okryty normalną ekzyną i intyną, posiada jądro wegetatywne i komórkę generatywną, plazmę pyłku szczelnie wypełnia skrobia, która rozpuszcza się dopiero w łagiewkach.

10) Kiełkowanie pyłku, poprzedzane wyłonieniem się wakuoli kiełkowniczej, odbywa się przez szczelinę powstałą przez pęknięcie ekzyny, przyczem porządek opuszczania terenu ziarna przez jądro wegetatywne i komórkę generatywną bywa różny.

11) Przerost łagiewek (zwykle gromadny) przez ściany pylnika odbywa się najczęściej pod blaszką nad nim wzniesioną.

12) Przy tworzeniu się dyad występują niekiedy jądra karłowate.

13) Czasem spotyka się zupełny brak synchronizmu w rozwoju pyłku, przyczem różnice odpowiednich faz rozwojowych są bardzo duże, np. w jednej komorze znajdują się obok siebie komórki macierzyste w stadjum profazy synaptycznej i młody pyłek.

14) I drugi podział przebiega w pewnych, nielicznych zresztą w moim materjale, przypadkach anormalnie, dając jądra pochodne o pięciu chromosomach.

15) Łagiewka wędruje wprost drogą najkrótszą na znamię słupka, o budowie o wiele prostszej, niż w kwiatach chasmogamicznych.

16) Rozwój woreczka zalążkowego przebiega normalnie; w młodych jednak stadjach występuje b. często degeneracja.

17) Zarodek powstaje zwykle, wbrew przypuszczeniom Winklera, z zapłodnionej komórki jajowej.

Kilka wniosków ogólnych w sprawie zjawisk histo-cytologicznych w kwiatach kleistogamicznych u *Lamium amplexicaule, Oxalis acetosella* i *Viola odorata*.

1) Kwiaty kleistogamiczne wyżej wymienionych roślin wykazują wyraźną zupełnie dążność do zaniku warstwy mechanicznej w ścianie worków pylnikowych. Realizacja tej dążności najdalej została posunięta n *Viola odorata*.

2) W szczątkowej też formie występuje i to tylko u *Lamium* pękanie pylników.

3) W przerastaniu łagiewek wprost przez zamknięte worki pylnikowe, zaznacza się tendencja (najwyraźniejsza u *Viola*) do gromadnego przebijania ściany.

4) W kwiatach skrytopylnych występuje dążenie (najsilniej zaznaczone u *Viola*) do wytwarzania specyficznych gruczołów, których wydzielina prawdopodobnie ułatwia przerzuty łagiewek na znamię.

5) Przy wytwarzaniu się z archesporium ziarn pyłkowych występuje, począwszy od momentu podziału redukcyjnego, cały sze-

reg procesów anormalnych, które najliczniej występują u *Viola* i prowadzą czasami u niego do powstania jąder o $\frac{x}{2}$ chromosomach. To samo da się powiedzieć i o woreczku zalążkowym, który bardzo często degeneruje u *Viola* i *Lamium*.

6) Przyrodzone cechy rodzajowe jako to normalne wykształcanie ekzyny i intyny, dwujądrowość ziarn pyłkowych u *Lamium* i *Viola*, a trójjądrowość u *Oxalis* pozostają (wbrew przypuszczeniu) w kwiatach kleistogamicznych w całej swej mocy.

7) Zarodki u wszystkich wymienionych roślin powstają po zapłodnieniu komórki jajowej (wbrew przypuszczeniom Winklera co do *Viola*).

8) Kwiaty kleistogamiczne cechuje wielka skłonność do degeneracji, uwydatniając się szczególnie jaskrowo u *Lamium amplexicaule* [1]).

Z Zakładu Botaniki Ogólnej Uniwersytetu Warszawskiego.

Objaśnienie tablic XV—XVII.

Rysunki wykonałem, ze względu na różnorodność rozpatrywanego materjału, pod różnemi powiększeniami. Skalę powiększeń obliczałem w takich warunkach, w jakich rysowałem, robiąc to w ten sposób, że dla każdego podanego okularu i objektywu rysowałem na prostej odcinek 0·01 mm odpowiednio powiększony; następnie mierzyłem otrzymany odcinek, a liczbę tą dzieliłem przez 0,01, mając przybliżone do rzeczywistego powiększenia. Przy opisie posługiwać się będę następującemi skrótami: *L. a.* = *Lamium amplexicaule*; *O. ac.* = *Oxalis acetosella*; *V. o.* = *Viola odorata*; ob. = objektyw; ok. = okular; pow. = powiększenie; ryć. = rycina.

Lamium amplexicaule.

Ryć. 1. Ściana, złożona z czterech warstw, pod któremi spoczywa komórka pramacierzysta. Przekrój poprzeczny przez zawiązek pylnika; pow. (ok. 5. ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) $\pm$ 1260.

Ryć. 2. Część przekroju podłużnego przez pylnik w okresie, w którym komórki tapetowe mają dwa lub więcej jąder; pow. (ok. 3 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) $\pm$ 940.

Ryć. 3. Włosek wydzielniczy na pylnikach kwiatów kleistogamicznych u *L. a.*; przekrój poprzeczny przez brózdę pylnika; pow. (ok. 3 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) $\pm$ 940.

Ryć. 4. Wielojądrowy gruczoł z brózdy pylnikowej; pow. $\pm$ 940.

---

[1]) Nie uwzględniłem w mej pracy badań Margaret A. P. Magde, ogłoszonych pod tytułem: „Spermatogenesis and Fertilisation in the Cleistogamous Flower of *Viola odorata var. Praecox Gregory*“ w Annals of Botany Vol. XLIII, N. CLXXI, July 1929, gdyż otrzymałem je w trakcie czytania drugiej korekty, zresztą praca ta potwierdza moje badania, dotyczące procesów zapłodnienia w kwiatach kleistogamicznych.

Ryć. 5. Pierwszy podział komórki macierzystej pyłku; pow. (ok. 12 komp. ob. $^1/_{12}$ imm. Reich.) ± 2000.

Ryć. 6. Anormalny trzeci podział w komórce macierzystej pyłku; pow. (ok. 12 komp. imm. $^1/_{12}$ Reich.) ± 2000.

Ryć. 7. Komora pyłkowa z jedną tylko komórką macierzystą; obok komora z tetradą; przekrój poprzeczny; pow. ± 800.

Ryć. 8. Młody pyłek i pylnik podczas degeneracji; przekrój podłużny; pow. (ok. 3 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) ± 940.

Ryć. 9. Dojrzały pyłek z jądrem wegetatywnem i komórką generatywną.
a) komórka generatywna widziana z góry; ekzyna i intyna (opony pyłku) z wyraźnem ujściem dla łagiewki; pow. (ok. 5 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) ± 1260.

Ryć. 10. Komórka archesporjalna woreczka zalążkowego; pow. (ok. 5 ob. $^1/_{12}$ imm. Reich.) ± 1260.

Ryć. 11. Młody zalążek w przekroju podłużnym. Komórka macierzysta woreczka podczas podziału redukcyjnego (profaza); pow. ± 1.260.

Ryć. 12. Diady woreczka zalążkowego; pow. ± 1260.

Ryć. 13. Cztery megaspory, okryte skórką ośrodka; pow. ± 1260.

Oxalis acetosella.

Ryć. 14. Przekrój podłużny komory pyłkowej w młodym pylniku; komórki macierzyste pyłku w stadjum podziału redukcyjnego (diakinezy), warstwa tapetowa i inne; pow. ± 940.

Ryć. 15. Przekrój poprzeczny komory pyłkowej z dwujądrowym pyłkiem; warstwa mechaniczna dobrze wykształcona; pow. (ok. 3 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) ± 940.

Ryć. 16. Przekrój poprzeczny niedorozwiniętego worka pylnikowego; mała komora pyłkowa z nielicznemi ziarnami pyłku; warstwa mechaniczna normalnie rozwinięta; pow. (ok. 3 ob. 7 Leitz.) ± 500.

Ryć. 17. Młody pyłek z komórką generatywną i jądrem wegetatywnem; pow. ± 1.260.

Ryć. 18. Ziarno pyłkowe z dwoma komórkami generatywnemi; obydwa elementy genaratywne silnie wydłużone; pow. (ok. 5 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) ± 1.260.

Ryć. 19. Ziarno pyłkowe w późniejszem stadjum; jądro wegetatywne i komórki generatywne o formach nieco odmiennych niż poprzednio; widać też wakuolę kiełkowniczą; pow. (ok. 5 ob. imm. $^1/_{12}$ Reich.) ± 1260.

Ryć. 20. Podłużny przekrój zalążka z komórką macierzystą woreczka zalążkowego u *O. ac.* w stadjum profazy redukcyjnego podziału; pow. (ok. 5 ob. 7 Leitz.) ± 800.

Ryć. 21. Degeneracja megaspor mikropylarnych; pow. ± 940.

Ryć. 22. Komórka jajowa woreczka zalążkowego w trakcie wnikania łagiewki pyłkowej do jej wnętrza; ± 940.

Ryć. 23. Komórka trzonowa prozarodka z płytą zawierającą anormalną liczbę chromosomów; pow. ± 1260.

Viola odorata.

Ryć. 24. Przekrój podłużny przez pylnik. Widać budowę ścian i charakter treści komory, którą wypełniają komórki macierzyste, tetrady i młode, jednojądrowe, ziarna pyłkowe; pow. ± 650.

Ryć. 25. Diady z jądrami karłowatemi, anormalne wrzeciono; pow. (ok. 5 ob. $^1/_{12}$ Reich.) ± 1260.

Ryć. 26. Drugi podział anormalny w komórce macierzystej pyłku; pow. ± 3050.

Ryć. 27. Nienormalne gony z cechami degeneracji; pow. ± 1260.
Ryć. 28. Ziarno pyłkowe po pierwszym podziale jądra; pow. ± 1260.
Ryć 29. Pierwsze stadja kiełkowania pyłku; wychodzące jądro wegetatywne; pow. ± 1260.
Ryć. 30. Część przekroju poprzecznego przez komorę z pyłkiem bardzo różnie wykształconym; pow. ± 500.
Ryć. 31. Łagiewka pyłkowa z komórką generatywną i jądrem wegetatywnem; na terenie pyłku widnieje wakuola kiełkownicza; pow. ± 1260.
Ryć. 32. Komórka macierzysta woreczka zalążkowego kwiatu kleistogamicznego u V. O. pow. ± 550.
Ryć. 33. Tetrady woreczka zalążkowego w kwiatach kleistogamicznych u *V. o.* pow. ± 550.
Ryć. 34. Woreczek zalążkowy ośmiojądrowy; pow. ± 550.
Ryć. 35. Proembryo (prozarodek) dwujądrowy powstały z zapłodnionego jaja; pow. ± 550.

Wykaz literatury.

Acherson, P. 1871. Bot. Zeitung.
Acherson, P. 1872. Bot. Zeitung.
Asa Gray, 1849. Genera flora Bor. Am. I. T. II.
Batalin, A. 1871. Bot. Zeitung.
Billings, F. H. 1909. Kans. Un. Scienc. Bull. B. 5.
Bonnet, J. 1912. Arch. f. Zellforschung. 7. 605—722.
Buchenau, Fr. 1890. Bot. Jahrb. A. Engler.
Buchenau, Fr. 1892. Jahrb. f. Wiss. Bot.
Burc, Fr. 1905. Rec. des Traveaux bot. Neerl. V. I. livr. 1—2.
Chase, Agnes. 1908. The Bot. Gaz. T. 45.
Cheralier, Aug. 1898. Bull. d. l. Société Linn. de Norm. ser. V. u. VI.
Correns, C. 1900. Ber. d. d. Bot. Gesellschaft. B. 18.
Correns, C. 1926. Biol. Centralblatt. B. 46. H. 12.
Darwin, Ch. 1862. Naturalhistory Rewiew. Juliheft.
Darwin, Ch. 1877. The different forms of flowers of the same species. Chapter VIII.
Delpino, F. 1867. Sull'Opera, la Distribuzione dei fessi nelle Piante.
De Candolle, A. P. 1832. Physiologie vegetale.
Dillenius, 1719. Catalog plantarum circa Gissam nascentium p. 36.
Dillenius, 1732. Hort. eltham.
Franceschini, A. 1907. Rivista Fisica Mat. Scienc. Nat. (Pavia).
Goebel, K. 1882. Bot. Zeitung.
Goebel, K. 1889. Pflanzenbiologische Schilderungen.
Goebel, K. 1898—1900. Organographie der Pflanzen.
Goebel, K. 1904. Biol. Centralblatt B. XXIV H. 12, 22, 23, 24.
Goebel, K. 1905. Flora, Ergänzungsband. p. 234
Grisebach, A. 1878. Bot. Zeitung.
Guerin, Paul M. 1919. Comt. Rendus h. d. Seance. d. l. Science. Paris, T. 168.
Hackel, E. 1906. Öster. bot, Zeitschr. Nr. 3, 4, 5, 6.
Hanning, E. 1911. Flora B. 102.
Harms, H. 1909. Ber. d. d. Bot. Gesellsch. B. XXXVII.
Heilborn, O. 1926. Svensk Bot. Tidskr. B. 20. H. 10.

Hoffmann, H. 1883. Bot. Zeitung.
Hoffmeister, W. 1858. Jahrb. f. Wiss. Bot. B. 1.
Jörgensen, C. A. 1923. Bot. Tidskrift B. 38.
Kirchner, O. 1886. Progr. Zeit. land. Ak. Hoh. Stuttgart. Jahrg. 68.
Klug, J. 1926. Über die Sekretdrüsen den Labiaten und Compositen. Frankf.
Krjatschenko, D 1923. Rev. gen. d. Bot. B. 36.
Knuth, P. 1898—99. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig.
Koch, L. 1843. Sinopsis florae germ. et helv. Ed. II. Francofurti 1843.
Kosmath, L. 1927. Österreich. Bot. Zeit. J. 76. H. 3.
Kuhn, M. 1867. Bot. Zeitug.
Leclerc du Sablon, M. 1900. Rev. Gen. d. Bot. T. XII.
Leemann, L. 1927. Bull. d. l. Soc. Bot. d. Geneve v. XIX.
Lehmann, E. 1925. Planta B. 1. H. 3.
Linné, C. 1745. De anandria. Upsal.
Linné, C. 1749. Amoen. acad. T. 1.
Lindman, C. A. M. 1908. Arch. für Botanik VIII Nr. 5.
Ludwig, F. 1878. Bot. Zeitung.
Ludwig, F. 1881. Bot. Zeitung.
Ludwig, F. 1895. Biol. d. Pflanzen.
Mazurkiewicz, Wł. 1913. Zeitsch. allg. Österr. Apoth. v. 51.
Michalet, 1860. Bull. d. l. Soc. Bot. d. France. T. VIII.
Mohl, H., von 1863. Bot. Zeitung. Nr. 42 und 43.
Müller, D. 1857. Bot. Zeitung p. 729.
Müller, H. 1877. Kosmos I. p. 136.
Penzig, O. 1921—22. Pflanzen Teratologie s. 128—134.
Raciborski, M. 1895. Flora B. 81.
Ritzerow, H. 1907. Flora B. 98.
Rössler, W. 1900. Flora B. 87. s. 479.
Royer, Ch. 1881. Flora de la côte d'or. p. 109.
Solms-Laubach, H. 1883. Bot. Zeitung p. 303.
Schnarf, K. 1918. Denkschriften Keiz. Ak. d. Wiss. in Wien B. 94.
Schnarf, K. 1922. Österr. Bot. Zeit. B. 72.
Schnarf, K. 1927—1928—1929. Embryologie den Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie v. k. Linstauer. I. II. III.
Schulz, O. 1903. Englers. Jahrb. B. 32. H. 4.
Schürhoff, P. N. 1924. Ber. d. Deut. Bot. Gesellschaft. B. 42. H. 8.
Schürhoff, P. N. 1926. Ber. d. Deut. Bot. Gesselschaft. B. 44.
Schürhoff, P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.
Schürhoff, P. N. 1927. Beitr. Biol. d. Pflanzen. Breslau T. 15. s. 129—146.
St. Hilaire, Aug. Flora von Brasilien V. III. p. 64.
Tischler, G. 1922. Algemeine Pflanzenkaryologie.
Treviranus, L. C. 1863. Bot. Zeitung. T. 21.
Tschirch, A. 1906. Die Harze und die Harzbehälter.
Tschirch, A. 1908. Chemie und Biologie der Planzlichen Secrete.
Van Tieghem, M. Ph. 1898. Journ. de Bot. T. 12.
Tuzson, I. 1906. Bot. Jahrb. für Syst. Pflanzengesell. und Pflanzengeog. B. XL.
Ubisch, O. V. 1927. Planta. B. 3. H. 2—3.
Wöchting, H. 1893. Jahrb. f. Wiss. Bot. B. 25.

Walz, J. 1864. Bot. Zeitung. B. 22. s. 145.
Weatherwax, P. 1928. Bot. Gazette H. 1—2.
Winge, O. 1921. Według Jung'a (1927) Tabulae Biologiceae.
Winkler, H. 1908. Progressus Rei Botaniceae B. 2. H. 3.
Wóycicki, Z. 1919. Rozpr. Wydz. Mat. Przyrod. Polsk. Ak. Um. w Krakowie. Ser. B. T. LIX.
Wóycicki, Z. 1926. Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. Polsk. Ak. Um. w Krakowie.
Zederbauer, E. 1904. Österr. Bot. Zeitschrift. B. LIV. p. 385.

Résumé.

L'auteur, à l'aide des méthodes cytologiques, a voulu vérifier les résultats des recherches histologiques des organes sexuels, de même qu'éclaircir le comportement des grains de pollen, des tubes polliniques, de leur contenu et leur chemin; en outre, il a voulu se documenter sur la façon, dont se développent les macrospores, comment se forme le sac embryonnaire et si tous ces actes n'ont rien de particulier dans les fleurs cléistogames.

Comme matériel l'auteur a employé *Lamium amplexicaule*, *Oxalis acetosella* et *Viola odorata*.

De l'étude sur *Lamium amplexicaule*, on peut faire ressortir quelques observations intéressantes. Ainsi dans les jeunes stades des fleurs cléistogames apparaissent souvent des excroissances du réceptacle au fond du calix trop fortement épanoui. Dans les fleurs cléistogames deux sortes de poils se développent: *a*) mécaniques, se trouvant sur les bords de sacs polliniques, *b*) sécréteurs — dans la fente entre les deux sacs polliniques. L'assise mécanique dans les parois de l'anthère se compose: 1° soit des cellules normales, dont ses membranes sont munies de bordures, 2° soit des cellules sans bordures mais d'une taille énorme; 3° cellules qui ne diffèrent en rien des cellules des tissus voisins. La couche transitoire disparaît très vite. La couche nourricière se développe normalement, dégénère in situ sans former du periplasmodium. L'archesporium forme la couche, qui se compose de quelques rangs des cellules; la division réductrice est normale (dans quelques cas il se fait une troisième division de la cellule mère); les tétrades donnent quatre gones différents, capables de mûrir et de germer. Le grain de pollen mûr contient deux éléments cellulaires, formés à l'époque de la grande vacuole. Le nombre des grains de pollen dans les anthères est différent, tandis que leur grandeur est toujours la même. Il arrive parfois que les sacs polliniques sont petits et contiennent peu de grains de pollen, voir cellules mères des grains de pollen. Le grain de pollen germe toujours dans les anthères, le tube pollinique traverse l'anthère pour aboutir à l'éta-

mine, soit à travers l'orifice formée à la suite de la rupture des parois de l'anthère, soit à travers les parois intacts, indépendamment de la présence ou de l'absence de la couche mécanique. Le chemin du tube pollinique conduit de l'anthère jusqu'au stigmate, ensuite à travers le tissu conducteur du pistil jusqu'aux ovules, où il arrive par le micropyle au sac embryonnaire. Le sac embryonnaire se forme au dépens de la mégaspore inférieure (chalazale). Le processus de la division karyokinétique se passe normalement. Le sac embryonnaire contient huit noyaux; à l'étàt mûr il est formé de l'oosphère, de deux synergides, du noyau secondaire (donnant albumen) et de trois antipodes. Le développement de l'albumen est cellulaire. De l'albumen naissent deux suçoirs (haustoria): l'un du côté du micropyle, l'autre du coté de la chalase; ce dernier est plus précoce, contient deux noyaux et dure peu de temps; par contre, le premier suçoir est polynucléaire, énorme et dure longtemps. L'embryon provient de l'oosphère fecondée. Les téguments sont couverts de poils. Dans les fleurs cléistogames de *Lamium amplexicaule* on assiste souvent à une dégénérescence des étamines et des ovules. Ce sont surtout les ovules qui dégénèrent en plus grande quantité.

Des observations concernant *Oxalis acetosella* il résulte, que la membrane de l'anthère des fleurs cléistogames se compose de quatre couches, parmi lesquelles l'assise mécanique ne se développe pas toujours. Les couches nourricières ne forment pas de periplasmodiums; à un certain moment de leur activité les tissus donnent naissance à des tablettes spéciales de caractère de l'exine. Le grain de pollen mûr ne contient pas d'amidon: dans le protoplasme se trouve un noyau végétatif et deux cellules génératrices de forme très caractéristique; l'exine du grain de pollen se développe normalement. Avant la germination il apparaît dans le grain de pollen une vacuole. Le nombre de grains de pollen dans les fleurs cléistogames de *l'Oxalis acetosella* est réduit jusqu'à 60 par sac pollinique. Le grain de pollen germe toujours dans les anthères; les tubes en germant traversent le plus souvent le sillon entre les deux loges de l'anthère, parviennent jusqu'au stigmate et ensuite par le tissu conducteur arrivent jusqu'aux ovules. Le développement du sac embryonnaire se fait d'une façon normale; il se forme au dépens de la mégaspore du côté de la chalase et renferme à l'etat mûr 8 noyaux. L'embryon provient de l'oosphère fécondée.

En ce qui concerne les recherches sur la violette (*Viola odorata*), on peut les résumer de la façon suivante. Les sépales et les pétales des fleurs cléistogames sont couverts sur leur bords des poils sécréteurs,

dont les cellules diffèrent des autres par l'abondance du protoplasme, par la grandeur et l'intensité de coloration du noyau. Ensuite, les parois des anthères sont formées de nombreuses assises, dont la différenciation peut être assez hétérogène: soit toute la paroi est composée des cellules disposées irrégulierement et formant un tissu homogène parenchymateux, soit sous l'épiderme de l'anthère se différencie une assis des cellules plus grandes, aux parois minces, formant parfois le „tissu conducteur" de Leclerc du Sablon; soit enfin dans les parois de l'anthère se différencie aussi une assise mécanique aux membranes garnies de lisières fortement épaissies. On observe parfois une assise mécanique sous l'épiderme du connectif et de la plaque. La couche nourricière se développe et se différencie normalement; après la phase de l'activité cette couche dégénère sur place sans donner naissance au periplasmodium.

Le développement de l'archesporium, jusqu'à la métaphase de la divisions hétérotypique de la cellule mère de pollen se fait tourjours normalement. Le nombre haploïde des chromosomes chez *Viola odorata* est de 10. A la formation des diades apparaissent parfois les noyaux nains. Parfois on observe l'absence complète du synchronisme dans le développement des grains de pollen et les différences entre les stades correspondants sont très grandes: ainsi dans un sac on trouve côte à côte les cellules mères au stade de prophase synaptique et les jeunes grains de pollen; la deuxième division parcourt dans certains cas d'une manière anormale, en donnant les noyaux à 5 chromosomes. La maturation du grain de pollen normal se fait vite; au stade de la grande vacuole, il se produit une division en deux cellules: génératrice et végétative. A l'époque de la résorption de la vacuole, il se forme dans le protoplasme du grain de pollen d'énormes quantités d'amidon. Le grain de pollen mûr, entouré de son intine et exine, renferme la cellule génératrice et le noyau végétatif; le plasma de la cellule végétative contient de l'amidon qui ne se dissout que dans les tubes polliniques. La germination du grains de pollen, précédée de l'apparition de la vacuole germinative, se fait à travers une crevasse apparue dans l'exine. La sortie (généralement d'amblée) des tubes polliniques se produit le plus souvent à travers la lame de la paroi adjacente. Le tube pollinique se rend par le chemin le plus court au stigmate par le style, de structure d'ailleurs beaucoup plus simple que chez les fleurs chasmogames. Le développement du sac embryonnaire s'effectue d'une façon normale; néanmoins une dégénérescence se produit souvent aux stades plus

jeunes. L'embryon provient généralement de l'oosphère fécondée, contrairement à l'hypothèse de Winkler.

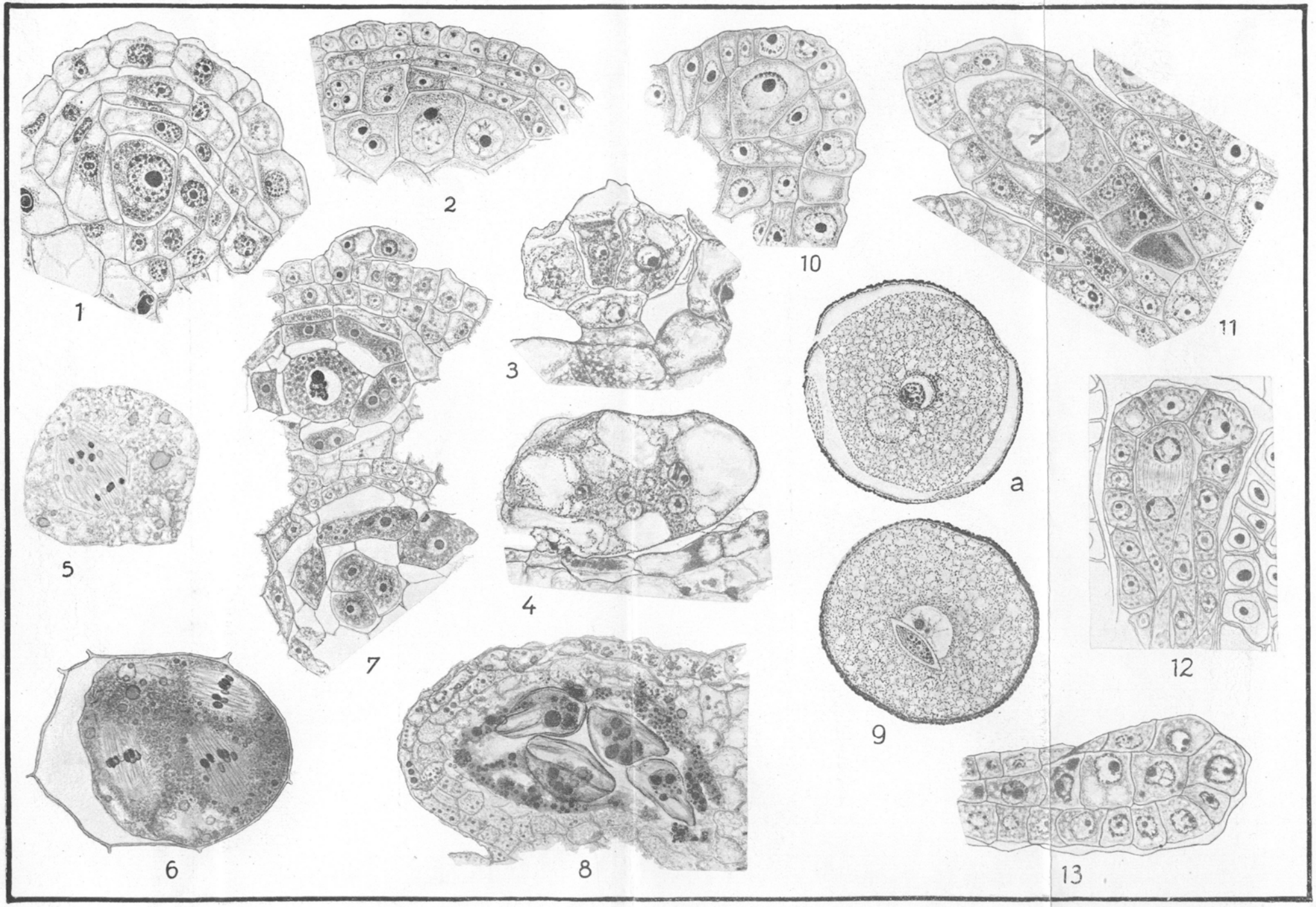
Les fleurs cléistogames des plantes en question manifestent une tendence nette vers la disparition de l'assise mécanique, dans les parois du sac pollinique, surtout chez *Viola odorata*; la rupture des anthères a lieu sous forme très rudimentaire et uniquement chez *Lamium*. On a constaté également la tendence à la pénétration directe et massive des parois du sac polliniques par les tubes polliniques, surtout chez *Viola*.

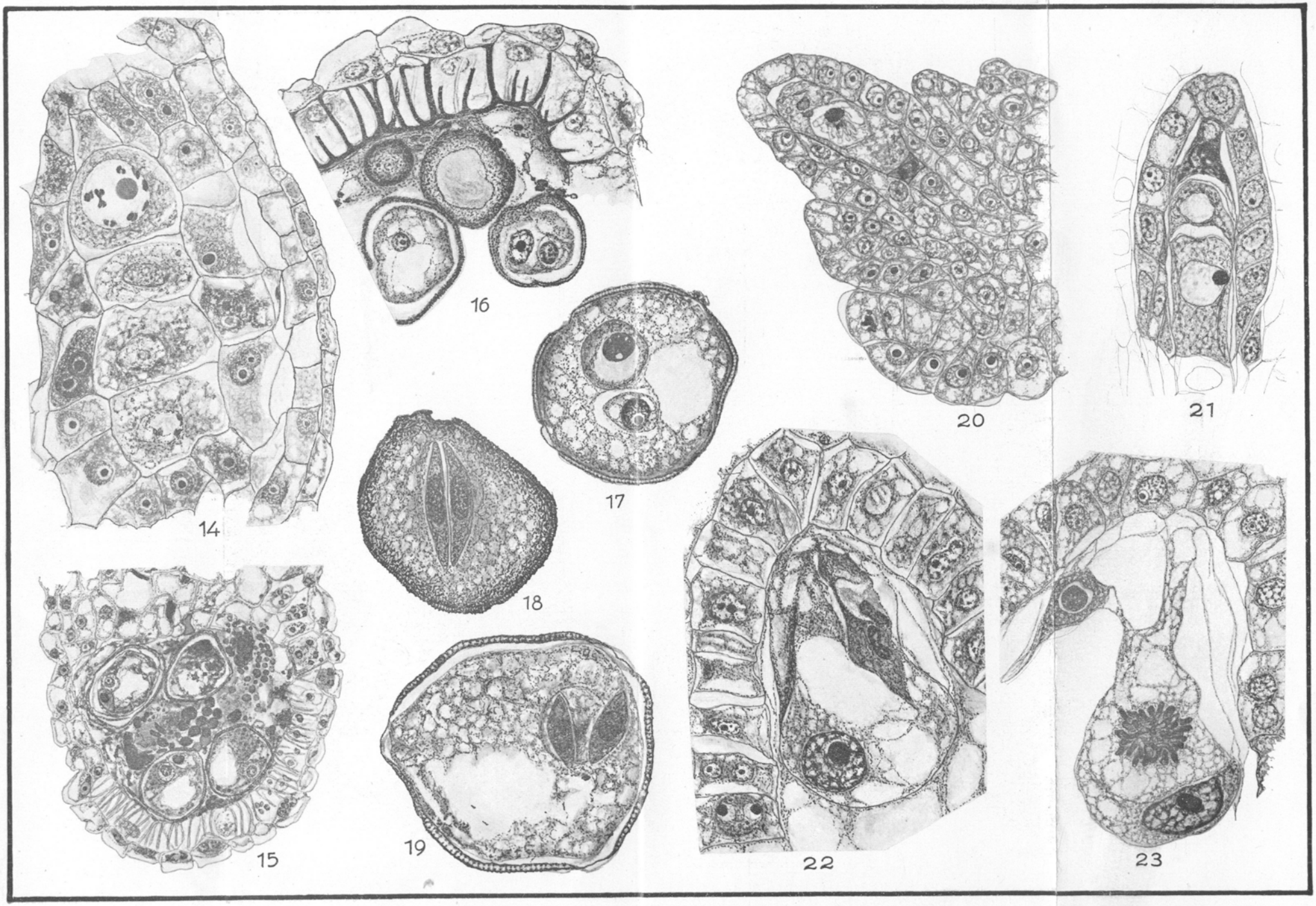
Chez les fleurs cléistogames (et particulièrement chez *Viola*) ils se forme des poils, dont la sécrétion facilite probablemement le passage des tubes polliniques jusqu'au stigmate. A l'époque de la formation des grains de pollen dans l'archesporium et à partir de la division réductrice, il apparaît, surtout chez *Viola odorata*, toute une série de faits anormaux, qui conduisent de temps à autre, chez cette espèce, à la constitution des noyaux à $\frac{x}{2}$ chromosomes. Le sac embryonnaire se comporte de façon analogue; particulièrement chez *Viola* on observe le plus souvent des phénomènes de dégénérescence le plus intenses. Néanmoins les caractères génériques subsistent: la production de l'exine et de l'intine, les deux noyaux dans les grains de pollen chez *Lamium* et *Viola* et trois noyaux chez *Oxalis* restent intacts, contrairement à la prévision. Les embryons chez toutes les plantes mentionnées se forment à la suite de la fécondation de l'oosphère (contrairement à l'opinion de Winkler, qui étudia la cléistogamie chez *Viola)* [1]).

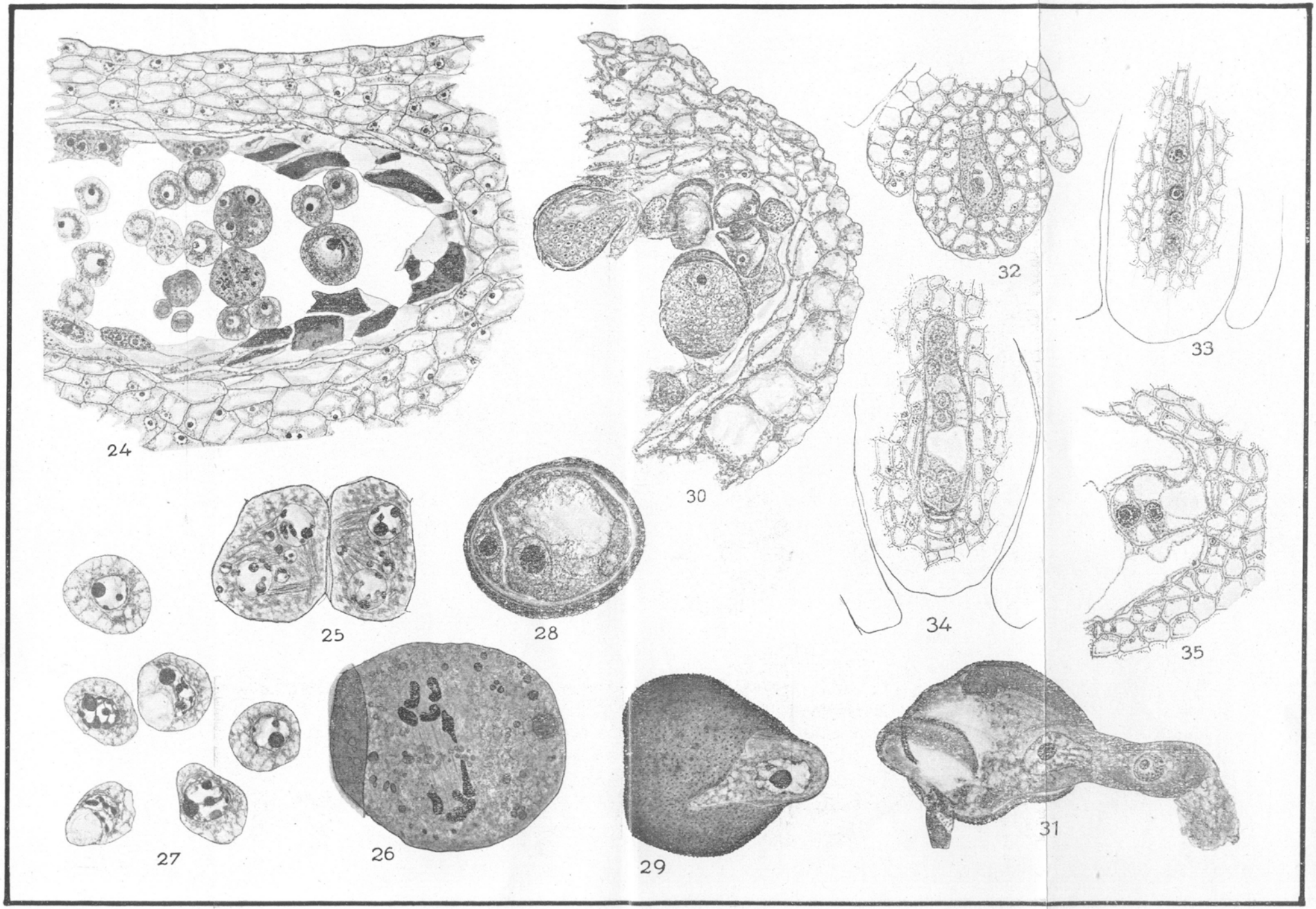
Institut de Botanique Générale de l'Université de Varsovie.

---

[1]) Je n'ai pas considéré dans mon travail les recherches de Margaret A. P. Magde, publiées sous le titre de: „Spermatogenesis and Fertilisation in the Cleistogamous Flover of *Viola odorata var. Praecox. Gregory*" dans les „Annals of Botany Vol. XLIII N. CLXXI July 1929. car j'ai reçu ce travail au moment de la deuxième épreuve.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
a
10
11
12
13


14
15
16
17
18
19
20
21
22
23


24
30
32
33
34
35
25
28
27
26
29
31