Krytyczny przegląd rozwoju poglądów na mieszańce wegetatywne, w związku z próbą rozwiązania sprawy mieszańca wegetatywnego Lilaków odmian: *Prési-* *dent Poincaré* + *Dame Blanche*.

Aperçu critique des données concernant les hybrides
végétatifs, en relations avec les essais de la solution
du problème de l'hybride végétatif des Lilas, variétés
Président Poincaré + *Dame Blanche*.

(Tablica VI.)

Napisał

STANISŁAW WÓYCICKI

(Wpłynęło 18. V. 1932.)

I. WSTĘP.

Powstawanie mieszańców na drodze płciowej przez krzyżowanie osobników, różniących się dwiema albo wieloma cechami, było od dawna powszechnie znanym faktem. Dzięki licznym badaniom genetyków i cytologów zjawisko to zostało prawie całkowicie wyjaśnione. Stwierdzono, że zespoły jednostek dziedzicznych — genów, cechujących osobniki rodzicielskie, przenoszone za pośrednictwem komórek płciowych, mendlując niezależnie w momencie tworzenia gamet przez potomstwo, mogą tworzyć nowe kombinacje, decydujące o charakterze istot powstających z krzyżówek.

Oprócz jednak mieszańców płciowych obserwowano również powstawanie nowych form roślinnych przy transplantacji części organów osobników, należących do dwóch różnych odmian, gatunków lub rodzajów roślin.

Klasycznym tego przykładem jest LABURNOCYTISUS ADAMI, ŻŁOTODESZCZ albo SZCZODRZENIEC ADAMA, krzew ozdobny, sadzony pospolicie w ogrodach i parkach. Forma ta otrzymana była przez ogrodnika francuskiego J. L. A d a m a w roku 1826 w Vitry pod Paryżem. J. L. ADAM, transplatując na pędach LABURNUM ANAGYROIDES (L. VULGARE) pąki CYTISUS PURPUREUS celem otrzymania drzewkowatych form tego gatunku, gdyż normalnie ma on pokrój krzaczkowaty, zauważył na jednym z tak zaoczkowanych egzemplarzy pęd, który wyglądem różnił się od pędów roślin, wziętych do oczkowania, stanowiąc pośrednią pomiędzy nimi formę. Pośredni ten charakter nowopowstałego w miejscu zrośnięcia się transplantowanych tkanek pędu, rzucał się w oczy dzięki żółtawo czerwonej barwie kwiatów, które u LABURNUM ANAGYROIDES posiadają płatki czysto żółte, u CYTISUS PURPUREUS, jak wskazuje nazwa — purpurowe. Na podkreślenie zasługuje fakt, że wykształcenie się tak odmiennego pędu, mimo wielokrotnie powtarzanych zabiegów, transplantowania C. PURPUREUS na L. ANAGYROIDES, wystąpiło dotychczas prawdopodobnie z powodu słabej zdolności regeneracyjnej tych roślin tylko raz jeden; z tego też względu wszystkie istniejące dziś okazy LABURNOCYTISUS ADAMI pochodzą od egzemplarza otrzymanego przez J. L. A d a m a. Okazy te są rozmnażane wegetatywnie, przez oczkowanie na LABURNUM ANAGYROIDES, gdyż z nasion, które wykształcają w niewielkiej zresztą ilości z powodu chorobliwego, jak to stwierdził G. T i s c h l e r (34) ukształtowania się zalążków, wyrastają osobniki o cechach LABURNUM (H i l d e b r a n d 19).

Podobnie, jak u LABURNOCYTISUS ADAMI rzecz się przedstawia z formami CRATAEGOMESPIŁUS DARDARI i CR. ASNIERESII. Powstały one według badań F. N o l l a w 1900 roku, jako pędy przybyszowe na jednym z głogów (CRATAEGUS OXYACANTHA), rosnących w ogrodzie niejakiego S z y m o n a L o u i s w Bronveaux pod Metzem (stąd nazwa „mieszkańców z Bronveaux”), na którym przed stu przeszło laty przeszczepiono nieszpulkę (MESPIŁUS GERMANICA). Na do niedawna, a może i dziś jeszcze istniejącym osobniku macierzystym, można było według N o l l a z całą pewnością ustalić miejsce zrośnięcia się zrazu z podkładką. W miejscu tem wykształciły się pędy o cechach pośrednich w stosunku do cech osobników szczepionych, przyczem jeden z pędów, bardziej zbliżony wyglądem do nieszpulki dał początek formie, którą nazwano CRATAEGOMESPI-

LUS DARDARI, pęd drugi o pokroju zbliżonym do pędów głogu formie CRM. ASNIERESII.

Prawdopodobnie w ten sam również sposób, a więc jako pęd przybyszowy wyrosły z miejsca zrośnięcia się tkanek pomarańczy (*CITRUS AURANTIUM* subsp. *AMARA*) i cytryny (*C. MEDICA*), powstała około 1644 r. w ogrodzie Panciatchich Torredelli Agli we Florencji forma pomarańczy nazwana „BIZZARRIA”, której owoce mają wygląd cytryn pokrytych skórką pomarańczy lub odwrotnie.

Powstawanie mieszańców wegetatywnych rozmaicie starano się wytłumaczyć. Liczna grupa badaczy z *Hugo de Vriesem* (41) i *E. Strasburgerem* (32, 33) na czele była początkowo zdania, że zarówno *LABURNOCYTISUS ADAMI*, jak *CRTM. DARDARI*, *CRTM. ASNIERESII*, *BIZZARRIA* są zwykłymi mieszańcami płciowymi. Twierdzenie to jednak trudno było uzasadnić, gdyż w najlepiej znanym wypadku *LABURNOCYTISUS ADAMI* istnienia mieszańców płciowych pomiędzy *LABURNUM ANAGYROIDES* i *CYTISUS PURPUREUS* nie obserwowano, a oba te rodzaje mimo licznych prób (*Rei s e c k, C a s p a r y* — ob. *D a r w i n*: „Zmienność zwierząt i roślin”) skrzyżować się nie dały. Za tem, że mamy tu do czynienia z mieszańcami wegetatywnymi, przemawiał sam fakt powstania nowych form jako pędów przybyszowych, wykształcających się w miejscu zrośnięcia się tkanek zrazu i podkładki. Zjawisko to wyjaśniano dwojako. Przypuszczano mianowicie, że odmiennie ukształtowane pędy powstają dzięki specyficznemu wpływowi, jaki wywierają na siebie tkanki zrazu i podkładki. Na możliwość istnienia takiego wpływu, w którego rezultacie następować mogła trwała zmiana cech jednego lub obu komponentów, zdawały się wskazywać liczne obserwacje ogrodników praktyków, jak również doświadczenia wykonane przez *M. L. Daniela* (10, 11), będącego głównym obrońcą tego właśnie poglądu. Obserwowano mianowicie, że przy uprawie drzew owocowych podkładka zupełnie wyraźnie wpływa na długowieczność drzewa, jego wzrost, owocowanie, odporność na mrozy, choroby i t. p.; stwierdzono, że np. grusze oczkowane na pigwie (*CYDONIA VULGARIS*), zaś jabłonie na słodce (*MALUS PUMILA*), lub rajskiej (*M. PUM. PARADISIACA*) słabiej się rozrastają, są bardziej wrażliwe na niskie temperatury, obficie jednak owocują od szczepionych na gruszy dzikiej (*PYRUS COMMUNIS*), lub dzikiej jabłoni (*MALUS SILVESTRIS*). Zależnie od użytej podkładki następowały rów-

niez zmiany w zawartości kwasów oraz cukrów w owocach, odmiennie kształtowanie się liści i t. p.

Głębsza analiza tych zjawisk, omówionych wyczerpująco przez H. W i n k l e r a (39), wykazała jednak, że we wszystkich znanych dotychczas wypadkach wpływ, jaki wywierają na siebie tkanki złaczonych przez transplantację organizmów, powoduje jedynie zmiany o charakterze modyfikacyjnym, a więc nie dziedziczne, co wskazuje, że skład genetyczny komponentów pozostaje nienaruszonym. Obserwowane zmiany są tu zazwyczaj wyrazem odmiennych warunków odżywiania złaczonych ze sobą organizmów, podkładka bowiem rozwija się kosztem asymilatów, wytwarzanych przez obce jej organy nadziemne, te zaś korzystają ze składników mineralnych, które czerpie ona z gleby. Jest rzeczą zrozumiałą, że w tych warunkach jakość i ilość otrzymywanych pokarmów (wody wraz z solami mineralnymi, oraz związków organicznych) może być niedostosowana do potrzeb tak jednego, jak i drugiego komponenta, wywołując odmiennie, niż w warunkach normalnych kształtowanie się organów oraz odmienny charakter przemiany materji.

Druga z kolei koncepcja, przy pomocy której starano się wyjaśnić powstawanie mieszańców wegetatywnych, polegała na przypuszczeniu, że treść uszkodzonych przy szczepieniu komórek zraza i podkładki zlewa się w pewnych wypadkach w jedną całość, dzięki czemu powstaje komórka tetraploidalna, łącząca w sobie cechy obu transplantowanych organizmów. Pęd, który powstaje następnie z takiej właśnie komórki, posiadać musi wszystkie własności mieszańca.

Myśl tę pierwszy wypowiedział w 1850 r. A. B r a u n, poparł go C a s p a r y, (ob. D a n i e l — 11) M a c f a r l a n e, N o l l, oraz H. W i n k l e r (35), który chąc zagadnienie mieszańców wegetatywnych ostatecznie wyjaśnić, przeprowadził szereg doświadczeń nad transplantacją rozmaitych roślin, a przedewszystkiem najbardziej szczegółowe nad szczepieniem SOLANUM LYCOPERSICUM (pomidora) na SOL. NIGRUM (psiance czarnej) i odwrotnie. Oba te gatunki okazały się wyjątkowo podatne do tego rodzaju eksperymentów, dzięki wybitnej zdolności regeneracyjnej.

Szczepiąc wyżej wymienione gatunki SOLANUM, stosował W i n k l e r łączenie w t. zw. klin lub siodło. Po dokładnym zrośnięciu się obu organizmów, zaszczepiony pęd przycinano w ten

Ryc. 13.

Schemat ilustrujący układ tkanek komponentów na powierzchni przekroju, oraz miejsca powstawania pędów regeneracyjnych przy szczepieniu w klin.

czem płaszczyzna przekroju przedstawiała się jak to ilustruje fig. B. ryciny 13.

Już po kilku dniach po przycięciu pędu zauważył Winkler zaczątki powstających pędów regeneracyjnych a po ich ukształtowaniu się stwierdził, że pędy wyrosłe z punktów: e. f. g. — (ryc. 13) nie różniły się niczem od pędów SOL. LYCOPERSICUM „GLOIRE DE CHARPENNES”, pędy zaś, które wyrosły w punktach h. oraz i — były pokrojowo identyczne z pędami SOL. NIGRUM. W danym więc wypadku nie obserwowano najdrobniejszych nawet śladów jakiegokolwiek wpływu podkładki na zraz. Pędy te zasadzonkowane, rozwijając się dalej samodzielnie zachowywały się jak czyste osobniki gatunków SOL. LYCOP. oraz SOL. NIGRUM. Przez stałe odejmowania dostatecznie już ukształconych pędów wywoływał W i n k l e r powstawanie w coraz to innych miejscach płaszczyzny przekroju, pokrytej tkanką kallusową, nowych pędów przybyszowych, którymi rośliną starała się zastąpić utracone organy.

sposób, by płaszczyzna przekroju składała się częściowo z tkanek rośliny użytej za podkładkę (ob. ryc. 13).

Przez przycięcie pędu powodował W i n k l e r tworzenie się drogą regeneracji pędów przybyszowych, które powstały w różnych miejscach, między innymi na linii zrostu tkanek zraza i podkładki. Po szeregu nieudanych prób (doświadczenia swoje rozpoczął W i n k l e r w 1904 roku), otrzymał wreszcie w 1907 r. roślinę o wyglądzie mieszańca. Powstała ona jako pęd przybyszowy na łodydze SOL. LYCOPERSICUM, odmianie „GLOIRE de CHARPENNES”, na której zaszczerpiono przez klinowanie część pędu SOL. NIGRUM. Po zrośnięciu się tkanek pęd został przycięty przy-

Po dłuższych zabiegach uwagę *Winklera* zwrócił pęd, który wykształcił się w punkcie *a* (ob. ryc. 13), a więc ściśle w miejscu zrośnięcia się tkanek obu komponentów. W trakcie rozwoju pęd ten wydał, po stronie zwróconej ku pozostałym po przycięciu resztkom tkanek *SOL. NIGRUM*, liść całobrzegi typowy dla tego gatunku, zaś po stronie przeciwnej, zwróconej ku tkance podkładki, liść klapowany, odpowiadający pokrojowo pierwszemu liściom pomidora. Osadzone wyżej kolejno rozwijające się liście tego pędu, miały wygląd albo typowych liści psianki, albo pierzasto złożonych liści pomidora zależnie od tego, po której stronie pędu były one osadzone, z czego wnosić można było, że w skład jego wchodziły tkanki zarówno jednego jak i drugiego komponenta; fakt ten zresztą, dzięki wyraźnym różnicom morfologicznym, charakteryzującym *SOL. NIGRUM* i *SOL. LYCOPERSICUM*, dał się z łatwością stwierdzić. W trakcie dalszego rozwoju, roślina, którą z tego pędu otrzymał *H. Winkler*, wydała również i liście złożone częściowo z tkanek *SOL. LYCOPERSICUM*, częściowo zaś z tkanek *SOL. NIGRUM*. Liście te zawiązały się bezpośrednio na linii zrostu tkanek obu komponentów. Charakterystyczna budowa tej rośliny, nie znajdując analogii ani w świecie roślinnym ani zwierzęcym, była powodem, że *Winkler* ten, złożony z tkanek różnych osobników, organizm nazwał „chimerą”. Powstanie chimery *SOLANUM NIGROLYCOPERSICUM* tłumaczył *Winkler* tem, że stożek wegetacyjny pędu o tak skomplikowanej budowie utworzony został przez dwie co najmniej komórki inicjalne, z których jedna należała do *SOL. LYCOPERSICUM*, druga do *SOL. NIGRUM*.

Dalsze doświadczenia tego badacza rozstrzygnęły ostatecznie sporną dotychczas kwestję istnienia mieszańców wegetatywnych, w wyniku ich bowiem, poza organizmami złożonymi z dwóch różnych, lecz wyraźnie antyklinalnie rozgraniczonych kompleksów tkanek, otrzymał również formy pośrednie z wyglądu zewnętrznego między psianką czarną a pomidorem. Pierwszego mieszańca wegetatywnego tych dwóch gatunków, którego otrzymał, nazwał *Winkler* *SOLANUM TUBIGENSE* (35). Powstał on jako pęd przybyszowy na podkładce *SOL. NIGRUM*, na którą transplantomano część pędu żółtoowocowej odmiany pomidora „*Króľ Humbert*”. Od komponentów wyróżniał się ten pęd kształtem liści, których blaszka była niepodzielona, jak u *SOL. NIGRUM*, posiadała jednak brzegi piłkowane oraz pokryta była włoskami jak u pomidora. Pośredni charakter *SOL. TUBI-*

GENSE uwypatnił się jeszcze wyraźniej po jego zakwitnieniu i zaowocowaniu; wskazywały na to zarówno wielkość działek kielicha, jak barwa płatków korony oraz barwa i kształt owocu. Prócz SOL. TUBIGENSE, którego typ w trakcie dalszych eksperymentów powstał jeszcze kilkakrotnie, otrzymał W i n k l e r również inne formy, które nazwał SOL. PROTEUS, SOL. KOELREUTERIANUM, SOL. GAERTNERIANUM, oraz SOL. DARWINIANUM (37). Wszystkie te formy, podobnie jak pierwsza powstały pod postacią pędów przybyszowych, wyrastających w miejscu zrośnięcia się tkanek SOL. NIGRUM i SOL. LYCOPERSICUM. To właśnie umiejscowienie oraz pośredni — z pewnemi zresztą modyfikacjami — wygląd pędów pozwalał z dużą dozą prawdopodobieństwa wnioskować, że w wypadkach tych zdołano przez uszkodzenie błon wywołać zlanie się treści dwóch komórek wegetatywnych o różnych genomach. Fakty zaś otrzymania przez H. W i n k l e r a, będącego badaczem wyjątkowo ścisłym i ostrożnym, nowych form na drodze transplantacji, dowodziły niezaprzeczenie, że „mieszańce wegetatywne”, których istnienie poddawano ciągle w wątpliwość, mogą rzeczywiście powstawać. Przeciw zarzutowi, jakoby formy przezeń, otrzymane były mutacjami, zawdzięczającymi swe powstanie silnym uszkodzeniom organów roślinnych, które to zjawisko obserwował i zbadał doświadczalnie B l a r i n g h e m (6), przemawiał pośredni w stosunku do typów rodzicielskich charakter form rzeczonych. Obserwacje przytem W i n k l e r a nad zachowywaniem się siewek i sadzonkowanych pędów SOL. NIGRUM i SOL. LYCOPERSICUM nie stwierdziły również występowania tego zjawiska. Przypuszczenie, że mamy tu do czynienia z mieszańcami generatywnymi upada także, liczne bowiem próby krzyżowania SOL. LYCOPERSICUM z SOL. NIGRUM i odwrotnie, wykonane przez W i n k l e r a jak i innych badaczy, dowodzą, że płciowe mieszańce tych gatunków są niemożliwe do otrzymania.

Na szczególną uwagę ze wszech miar zasługiwał fakt, że „mieszańce winklerowskie” w trakcie swego rozwoju zachowywały się analogicznie do znanych już dawniej form LABURNOCYTISUS ADAMI oraz CRATAEGOMESPILUS DARDARI i ASNIERESII. Charakterystyczną dla tych form właściwością, wskazującą, że mogły one powstać w sposób podobny, było sporadyczne wytwarzanie pędów przybyszowych o pokroju typowym dla komponentów. Zjawisko wykształcania tego typu pędów można było

wywołać nawet sztucznie, przycinając np. pęd „mieszańca”. LABURNOCYTISUS ADAMI wydawał w tym wypadku wyłącznie tylko pędy LABURNUM ANAGYROIDES, CRATAEGOMES-PILUS ASNIERESII pędy — głogu, zaś SOL. TUBIGENSE — psianki czarnej.

Zdoławszy eksperymentalnie dowieść, że na drodze transplantacji można otrzymać osobniki o wyglądzie mieszańców, nie wyjaśnił jednak W i n k l e r, w jaki to sposób formy te powstają. Przeciw pogładowi, że wykształcają się one ze stożka wzrostu, wytworzonego z genetycznie różnych komórek, których treść uległa kopulacji, wypowiedział się kategorycznie E. S t r a s b u r g e r (32). Zbadał on formę LABURNOCYTISUS ADAMI i stwierdził, że w komórkach jej znajduje się także sama liczba chromosomów, jak u typów rodzicielskich, podczas gdy w wypadku kopulacji komórek należałoby oczekiwać istnienia w mieszańcu komórek o podwójnym garniturze. Koncepcji W i n k l e r a przeczyło również zachowanie się roślin wyrosłych z nasion, jakie w pewnych wypadkach wytwarzają mieszańce wegetatywne. We wszystkich wypadkach rośliny pierwszego pokolenia „mieszańców” posiadały cechy jednego tylko z komponentów. Z nasion zebranych z LABURNOCYTISUS ADAMI wyrastały, jak już o tem wspomniałem, krzaki LABURNUM ANAGYROIDES, z nasion CRATAEGOMESPILUS ASNIERESII — głóg. Chimery Winklerowskie wydawały albo wyłącznie i stałe pomidory odmiany, użytej do szczepienia, lub osobniki o cechach typowych dla psianki czarnej, z czego wnioskować można było, że substancja dziedziczna komórek płciowych nie ulega żadnym zmianom.

Wyjaśnienie istoty mieszańców wegetatywnych, otrzymanych przez W i n k l e r a, ¹⁾ jak również dawniej powstałych (LABURNOCYTISUS ADAMI, form CRATAEGOMESPILUS), zawdzięczamy B a u r o w i, którego na właściwą drogę naprowadziły badania nad PELARGONIUM ZONALE (1, 2, 3, 4). W ogrodach znane są mianowicie oddawna formy pelargonji o liściach białooبرzeżonych (albo — marginatum), które przy

---

¹⁾ Stwierdziwszy fakt powstawania mieszańców wegetatywnych (chimer) zaproponował W i n k l e r, by dla określenia wegetatywnego ich pochodzenia kłaść między komponentami znak +, w odróżnieniu od mieszańców generatywnych, których pochodzenie przyjęto oznaczać znakiem × postawionym pomiędzy nazwami roślin rodzicielskich. •

wysiewie nasion wydają formy pozbawione całkowicie normalnie wykształconych chloroplastów dzięki czemu pędy ich posiadają zabarwienie białawe.

Ponieważ formy bezchlorofilowe nie posiadają zdolności asymilacji dwutlenku węgla, przeto czas dłuższy wegetować mogą jedynie po zaszczepieniu ich na normalnie wykształconych zielonych osobnikach; pęd bezchlorofilowy rozwija się wówczas, kwitnie i owocuje kosztem asymilatów, wytwarzanych przez podkładkę. Zaznaczyć należy, że z nasion, które wydają pędy bezchlorofilowe, wyrastają osobniki pozbawione zieleni, co wskazuje, że cecha ta jest dziedziczną. Krzyżując bezchlorofilowe względnie białobrzegie formy pelargonji z osobnikami zielonemi i badając zachowanie się siewek zauważył B a u r występowanie wśród nich osobników o stożkach wzrostu w połowie zielonych, w połowie bezbarwnych. Liście, osadzone na sektorze bezchlorofilowym, były pozbawione zieleni, liście, osadzone na sektorze zawierającym normalnie wykształcone chloroplasty, posiadały zabarwienie zielone; pędy boczne i liście, osadzone na poraniczu dwóch sektorów, były w połowie lub częściowo pozbawione zielonego barwnika. Charakter tych pędów wykazywał przeto zupełną analogję do pierwszej z chimer SOL. NIGROLYCOPERSICUM, otrzymanych przez W i n k l e r a.

Oprócz chimer sektorjalnych (antiklinalnych) zaobserwował B a u r również istnienie innej jeszcze ich kategorii mianowicie chimer, u których bezchlorofilowe i zielone tkanki stożka wzrostu ułożone były, jak na to wskazywały badania anatomiczne, periklinalnie. Dwie mianowicie albo trzy warstwy zewnętrzne komórek, a więc dermatogen i pierwsze warstwy podskórne nie zawierają np. chloroplastów, są więc bezbarwne. Komórki zaś warstw głębszych, dzięki normalnie wykształconym chloroplastom, posiadają zabarwienie zielone: granica tych dwóch rodzajów tkanek jest bardzo wyraźna i na przekrojach podłużnych przez stożek wzrostu łatwo dostrzegalna. Osobniki takie posiadają liście białobrzegie tworząc formy zw. „albo marginatae”.

W wypadku chimer periklinalnych pelargonji mamy do czynienia z organizmem złożonym, którego tkanki zewnętrzne, a więc przedewszystkiem skórka, pochodzą od osobnika rasy albinotycznej, tkanki zaś wewnętrzne — od osobnika rasy zielonej; zdarzają się również wypadki odwrotnego układu tkanek.

Zachowanie się tak zbudowanych osobników jest nader charakterystyczne. Rozmnażane wegetatywnie utrzymują się one

naogół w typie choć często, np. w razie uszkodzenia warstw zewnętrznych stożka wzrostu, wydają pędy o cechach komponenta wewnętrznego. W tym wypadku mamy tu do czynienia z tem samem zjawiskiem pozornie „wegetatywnego rozszczepiania”, które obserwowano u LABURNOCYTISUS ADAMI, form CRATAEGOMESPILUS oraz chimer winklerowskich. Przy rozmnażaniu generatywnem zarówno pokolenie F_1 chimer periklinalnych pelargonji, jak i pokolenia dalsze były całkowicie jednolite, przy czem morfologicznie odpowiadały one temu z komponentów, który w chimery tworzył warstwy powierzchniowe. To zachowanie się chimer, przy rozmnażaniu ich przy pomocy nasion, można było przewidzieć na podstawie badań anatomicznych, wiadomo bowiem, że u roślin okrytonasiennych, zarówno woreczek zalążkowy, jak i archaespor wytwarzane są jedynie z warstw komórek, leżących bezpośrednio pod dermatogenem, warstwa zaś ta, w opisywanych przez Baura wypadkach, pochodziła od komponenta, tworzącego skórę.

Zachowanie się periklinalnych chimer pelargonji przy ich rozmnażaniu oraz regeneracji uszkodzonych pędów, analogiczne do zachowania się z jednej strony mieszańców winklerowskich, z drugiej osobników LABURNOCYTISUS ADAMI oraz CRATAEGOMESPILUS, nasunęło Baurowi myśl, że we wszystkich tych wypadkach, mamy do czynienia ze zjawiskiem chimer periklinalnych. To przypuszczenie wypowiedziane przy referowaniu pracy Winklera, zatytułowanej „SOLANUM TUBIGENSE”, „ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten” (Zeitsch. f. Abst. und Vererb. L., tom. I, zeszyt 4, 1909 roku), spotkało się początkowo z ostrą krytyką tego badacza; pójście już jednak badania Baura (2, 3, 4) nad budową liści oraz owoców u CRATAEGOMESPILUS ASNIERESII i DARDARI, oraz LABURNOCYTISUS ADAMI wykazały, że rzeczywiście mamy tu do czynienia z chimierami periklinalnymi, przy czem u CRTM. ASNIERESII skórka pochodzi od nieszpuki, tkanki zaś wewnętrzne od głogu, dzięki czemu nasiona, wytwarzane przez tę formę wydają osobniki typu CRATAEGUS; forma CRTM. DARDARI różnić się miała od poprzedniej tem, że oprócz skórki również i pierwsza warstwa podskórna pochodzi od nieszpuki, podczas gdy głębsze należą już do głogu. Wnioski Baura co do istoty form CRATAEGOMESPILUS, poparł wynikami swej pracy J. Meyer (26). Stwierdził on między innymi, że choć oba rodzaje rodzicielskie nie różnią się liczbą

chromozomów, która w obu wypadkach równa się 32 (t. j. 16 parom), to jednak dzięki odmiennej ich postaci (u CRATAEGEUS MONOGYNA przedstawiają się one bowiem jako krótkie grube pałeczki, u MESPILUS GERMANICA zaś chromozomy są nieco dłuższe, węższe, oraz wygięte), można w stożkach wzrostu chimera wyróżnić warstwy komórek, pochodzące od jednego, względnie od drugiego komponenta.

W ostatnich latach formy CRATAEGOMESPILUS zbadane były pod względem anatomicznym przez F. E. Weiss¹⁾ i G. Haberlandta. Badanie ich, dotyczące wielkości i postaci komórek, występowania nabłonka, postaci komórek szparkowych, chemizmu błon włosków, jak również grubości blaszki liściowej charakteru miękiszu palisadowego i gąbczastego oraz wiązek przewodzących, stwierdzają zgodnie, że obserwacje Baura i Meyera nad układem tkanek u mieszańców CRATAEGOMESPILUS nie były jednak dostatecznie ścisłe. Tkanki komponentów nie są tam ułożone, jakby na to wskazywały badania Baura i Meyera, wyraźnie się rozgraniczającymi warstwami, zachowującymi każda swe gatunkowe cechy w stanie niezmienionym, lecz poszczególne elementy tych mieszańców posiadają w stosunku do form, które złożyły się na ich powstanie, mniej lub więcej pośredni charakter.

Pośredni ten charakter tkanek liści u form CRATAEGOMESPILUS był powodem, iż Haberlandt w pierwszych swych pracach (16, 17) wyraził pogląd, że: albo mamy tu do czynienia z mieszańcami wagaetatywnymi w ścisłym tego słowa znaczeniu, a więc powstałymi na skutek zlania się przy transplantacji treści dwóch diploidalnych komórek, jak to w swoim czasie uzasadniał Noll, lub też, decydując się na wnioski Baura i Meyera, przyjąć należy istnienie wzajemnego wpływu ze strony protoplastów obu komponentów, dzięki któremu tkanki ich kształtują się w sposób odmienny niżli w warunkach normalnych.

Badania z roku 1930 nad strukturą liści siewek CRTM. ASNIERESII, wykazujące całkowitą zgodność jej ze strukturą liści siewek głogu, były powodem, że ostatecznie poparł Haberlandt (18) punkt widzenia Baura.

Anatomiczne badania Baura, Janssoniusa i Molla, a przede wszystkim J. Budera (7,8) nad LABURNOCYTISUS ADAMI stwierdziły, że w danym wypadku tkanki wewnętrzne z całą pewnością charakterem swym odpowiadają tkan-

¹⁾ Cyt. wg. Haberlandta (16, 17).

kom LABURNUM ANAGYROIDES, skórka zaś, na co już zwrócił uwagę Macffarlane, posiada charakter skórki CYTISUS PURPUREUS.

Jest rzeczą godną uwagi, że tkanki poszczególnych komponentów u LABURNOCYTISUS ADAMI są, jak to wykazały badania Buder'a (8), tak ściśle z sobą spójne, że wykryć się daje między nimi obecność plazmodesmów, które łączą tu genetycznie różne protoplasty. Obecnością tych protoplazmatycznych połączeń tłumaczy Maeyer-Alberti (26), zaobserwowane przez Buder'a, zjawisko występowania w komórkach LABURNUM, przylegających w chimerze do tkanek CYTISUS, kwasów garbnikowych, które normalnie występują jedynie w soku komórek tego ostatniego.

Co do SOLANUM, to słuszność obserwacji Baura potwierdził w roku 1910 na swoim materiale H. Winkler (38). Na podstawie badań cytologicznych, mających na celu ustalenie liczby chromosomów, stwierdził on, że wszystkie typy mieszańców wegetatywnych SOLANUM NIGRO-LYCOPERSICUM są chimeraми periklinalnemi, przyczem SOL. TUBIGENSE posiada skórę pomidora, pozostałe zaś tkanki psianki czarnej; u SOL. KOELREUTERIANUM rzecz ma się wprost odwrotnie, SOL. PROTEUS posiada skórę i pierwszą podskórną warstwę komórek pochodzące od pomidora, zaś tkanki głębiej położone od psianki, odwrotnie znów rzecz się ma u chimery typu SOL. GAERTNERIANUM.

Niewyjaśnionem pozostało jedynie pochodzenie typu SOL. DARWINIANUM, u którego zredukowana liczba chromosomów wynosi 24, podczas gdy rośliny rodzicielskie posiadają ich: pomidor — 12, psianka czarna — 36. Według Winklera liczbę chromosomów charakteryzującą SOL. DARWINIANUM daje się wyjaśnić najprościej, przyjmując, że typ ten w odróżnieniu od pozostałych powstał właśnie na skutek złączenia się w czasie transplantacji treści komórki pomidora z jądrem o 24 chromosomach — z treścią komórki psianki czarnej o jądrze, zawierającym 72 chromosomy; powstała z tego połączenia komórka posiadała początkowo jądro, w którego skład wchodziło 96 chromosomów, później jednak, wskutek autoregulatywnej redukcji warstwa podskórna, wykształcająca następnie komórki generatywne, posiada jądra o 48 chromosomach. Przeciw takiemu tłumaczeniu powstania SOL. DARWINIANUM, wystąpił Baur (4), starając się ze swej strony udowodnić, że forma ta jest tylko bardziej złożoną chimera, której

skórka i tkanki wewnętrzne pochodzą od SOL. NIGRUM, zaś warstwa komórek podskórnych od SOL. LYCOPERSICUM; przy-
czem, aby wyjaśnić liczbę chromozomów (24), jaką W i n k l e r
znalazł w komórkach macierzystych pyłku SOL. DARWINIANUM,
wypowiada B a u r przypuszczenie, że w danym wypadku
z niewyjaśnionych powodów podział redukcyjny nie następuje
wcale lub w okresie bardzo późnym.

Przyjęciu wyjaśnienia Baurowskiego stało jednak na prze-
szkodzie stwierdzenie przez W i n k l e r a (40) faktu istnienia
w komórkach peryblemy stożków wzrostu korzeni u SOL. DAR-
WINIANUM jąder nie o 24 lecz 48 chromozomach; z tego też
względem najbardziej prawdopodobnym jest, że u SOL. DARWI-
NIANUM mamy do czynienia ze zjawiskiem zdwojenia się garni-
turu chromozomów w komórkach pomidora, tworzącego u tej
chimery warstwę podskórne.

Zjawisko zdwojenia diploidalnego garnituru chromozomów
w komórkach kallusa obserwował H. W i n k l e r w 1916 roku,
otrzymując w rezultacie „olbrzymie” tetraploidalne formy pomi-
dorów (SOLANUM LYCOPERSICUM GIGAS), oraz psianki czar-
nej (SOL. NIGRUM GIGAS). Zdwojenie liczby chromozomów
tłumaczy W i n k l e r, (40) opierając się na badaniach N ê-
m e c a z lat 1904 — 1910, łączeniem się protoplazmatycznej
treści dwóch uszkodzonych mechanicznie komórek w jedną ca-
łość. J o r g e n s e n, który to zjawisko badał również, przy-
puszcza jednak, że najprawdopodobniej jest ono spowodowane
pewnymi nieprawidłowościami zachodzącymi w czasie mitozy,
a wyrażającym się w tem, że po utworzeniu się jąder pochodnych,
błona, mająca rozdzielać komórkę macierzystą na dwie siostrza-
ne nie wykształca się, dzięki czemu jądra te łączą się później,
dając utwór tetraploidalny. Potwierdzenie przypuszczenia, że
u chimer typu SOLANUM DARWINIANUM mamy do czynienia
ze zjawiskiem zdwojenia się kompleksu chromozomów w komór-
kach podskórnych, znajdujemy w zachowaniu się roślin otrzyma-
nych z nasion, jakie ten typ chimery wydaje; wszystkie bowiem
rośliny pokolenia F_1 i dalszych posiadają cechy form „GIGAS”
(28).

Tak więc i w tym wypadku również upadła koncepcja
W i n k l e r a, głęboko przeświadczonego o możliwości otrzyma-
nia drogą transplantacji mieszańców somatycznych, dla których
celem odróżnienia ich od mieszańców, otrzymanych na drodze
płciowej, proponował użycie nazwy „burdonów”.

Zachodzi teraz pytanie jak powstają chimery periklinalne? B a u r wyjaśnia (2, 3, 4) zjawisko to tem, że regenerujące po transplantacji i następnem przycięciu tkanki obu komponentów zachodzą warstwami jedna na drugą tak, że na pewnej przestrzeni tkanki jednego pokryte są dwu lub wielokomórkową warstwą tkanek drugiego. Pąki przybyszowe, powstające w tem miejscu, utworzone zostają z dwóch różnych genetycznie tkanek, przyczem, jeśli komponent zewnętrzny tworzy jedną tylko warstwę dermatogenową, wówczas według terminologii J. M e y e r a (27), mamy do czynienia z t. zw. chimera mi haplochlamyda lnymi, w razie, gdy regenerujące tkanki komponenta, tworzącego warstwę powierzchniową, prócz dermatogenu tworzą jeszcze warstwy komórek podskórnych, wówczas powstają chimery diplo — względnie polychlamyda lne.

W latach ostatnich możliwość istnienia chimery di — i polychlamyda lnych zakwestjonowana została przez N o a c k a (ob. E. L a n g e — 23, oraz W. S c h w a r z — 30), który badając kształtowanie się liści na stożkach wzrostu u PELARGONIUM ZONALE var. „MÄDCHEN AUS DER FREMDE”, dochodzi do wniosku, że tworzą się one jedynie z dwóch jego warstw powierzchniowych, mianowicie z dermatogenu i warstwy komórek pod nim leżących, przyczem ta ostatnia wytwarza wszystkie podskórne tkanki wyrosniętego liścia. Jest rzeczą zrozumiałą, że w tym wypadku możliwem było istnienie jedynie chimery haplochlamyda lnych. Na podstawie jednak badań G r a v i s a, F l o t a, H e r r i g a, K a r s t e n a, K r u m b h o l z a, L a n g e g o, S c h m i d t a i S c h w a r z a możemy wnioskować, że nie u wszystkich roślin rzecz się przedstawia tak, jak to wyjaśnia N o a c k. W pewnych wypadkach tkanki podskórne liścia tworzą się rzeczywiście jedynie z warstwy komórek, leżących bezpośrednio pod dermatogenem; należą tu rośliny takie jak: ELODEA DENSE, ELODEA CANADENSIS, HIPPURIS, VULGARIS, GALIUM RUBIODES (H e r r i g), SYRINGA VULGARIS, SCROPHULARIA NODOSA (S c h m i d t), LIGUSTRUM VULGARE, PLECTRANTHUS FRUTICOSUS (S c h w a r z), a prawdopodobnie i LABURNOCYTISUS ADAMI, LABURNUM ANAGYROIDES, CYTISUS PURPUREUS. U roślin jednak takich jak: OENOTHERA, (K r u m b h o l c), HONKENYA PEPOIDES (H e r r i g), TRADESCANTIA VIRGINICA (G r a v i s), VERONICA SPECIOSA, V. MYRTIFOLIA, VINCA MINOR, (S c h m i d t) SOLANUM NIGRUM, SOL LYCOPER-

SICUM oraz chimery SOL. NIGRO LYCOPERSICUM (L a n g e), oprócz warstwy podskórnej w tworzeniu wewnętrznych tkanek liścia bierze również udział i trzecia z kolei, licząc od zewnątrz, warstwa komórek stożka wzrostu.

Niewyjaśnionem pozostało pochodzenie wewnętrznych tkanek liścia u PELARGONIUM ZONALE oraz formy CRATAEGOMESPIUS DARDARI, co do których badania Baura stoją w sprzeczności z obserwacjami N o a c k a.

Zagadnienie mieszańców wegetatywnych, których istota wzbudziła tak wielkie zainteresowanie wśród szeregu najwybitniejszych badaczy na polu botaniki teoretycznej, wzbudziło również zrozumiałe zainteresowanie i wśród hodowców, głównie ogrodników¹⁾, przed którymi otwierała się nowa droga, umożliwiająca otrzymywanie przez transplantację form, łączących w sobie cechy dwóch osobników, należących nie tylko do różnych odmian, lecz gatunków a nawet rodzajów.

Szczególną wartość dla hodowcy mają mieszańce wegetatywne w tych wypadkach, w których krzyżowane osobniki okazują się bezpłodne; wówczas bowiem pozostaje nam jeszcze możliwość kombinacji pożądanых cech drogą wytworzenia „chimer”, „burdonów” względnie modyfikantów szczepionkowych; skala bowiem połączeń organizmów obcych przez transplantację jest daleko szerszą niżli przy krzyżowaniu.

II. BADANIA WŁASNE.

Z pośród licznych dziś już mieszańców wegetatywnych, na uwagę zasługują niewątpliwie formy otrzymane przez P. H o s e r a w Żbikowie pod Warszawą. Swoista bowiem metoda, zastosowana celem ich wytworzenia, daje możliwość potwierdzenia istnienia niedostatecznie dotychczas wyjaśnionego zjawiska specyficznego wpływu, jaki wywierają na siebie protoplasty złączonych przez transplantację organizmów.

Metoda H o s e r a, zmierzająca do otrzymania mieszańców wegetatywnych, polega na okulizacji „oczkiem” złożonym, sposób bowiem stosowany przez W i n k l e r a możliwy jest tylko wówczas, gdy mamy do czynienia z roślinami od-

¹⁾ Zagadnienia wytwarzania mieszańców wegetatywnych znalazło również zastosowanie w hodowlach roślin rolniczych, takie bowiem odmiany ziemniaków hodowli T h i e l e g o, jak: KUCKUCK, THIELES WEISZE RIESEN, MAGDEBURGER BLAUE, GEHEIMRAT APPEL, GRAF, DOHNA, ZUKUNFT, otrzymane zostały przez transplantację. (ob. W. Dix, 12).

znaczającymi się, jak to już wyżej zaznaczono, wybitną zdolnością regeneracyjną.

Przystępując do okulizacji „oczkiem złożonym” H o s e r przecinał wzdłuż pąki odmian wybranych na komponentów, starając się o to, aby przekrój przeszedł możliwie najdokładniej poprzez środek stożka wzrostu, poczem odpowiadające sobie połówki dwóch różnych odmian łączone były razem i tak zasadzane za odchyłoną korę podkładki.

„Na kilkadziesiąt takich transplantacji”, pisze H o s e r (20), „przyjęło się kilkanaście, a i te nie wszystkie wyrosły”. Udanych było sześć kombinacji odmian drzew owocowych i jedna lilaków. Ta właśnie kombinacja lilaków oddana została mi łaskawie do opracowania, za co składam na tem miejscu prof. dr. P. Hoserowi serdeczne podziękowanie.

MORFOLOGICZNY OPIS KOMPONENTÓW I MIESZAŃCA.

Analizowany mieszaniec wegetatywny LILAKA POSPOLITEGO — SYRINGA VULGARIS powstał w wyniku okulizacji „oczkiem złożonym” z podłużnie przeciętych pąków odmian PRÉSIDENT POINCARÉ oraz DAME BLANCHE. Obie te odmiany wytworzone zostały przez znanego hodowcę, właściciela zakładu ogrodniczego pod firmą V. L e m o i n et fils w Nancy — Francja. Odmiana DAME BLANCHE, wprowadzona do handlu w 1903 roku, charakteryzuje się kwiatami pełnymi barwy białej. Opis jej podany przez M. c. K e l v e y a (22) brzmi następująco: „Flowers double, horse in horse, with 2-or 3 corollas, large, corolla - lobes broad, pointed at apex, sometimes slightly cucullate; color in bud Chalcedony Yellow, to Pale Chalcedony Yellow” — co odpowiadałoby barwie kwadratów 1/XII na — 1/IV ea ostwaldowskiej tablicy barw (wydanie B e n a r e g o), — „when expanded white. Clusters well-filled, narrow-pyramidal, medium to large, small leaves are frequently present at the base of the subdivisions of the inflorescence”. Pąki spoczynkowe tej odmiany, jak ilustruje fig. B. na rycinie 2-iej, oraz fig. B. tablicy, są kształtu owalno jajowatego, tępe u wierzchołka, barwy oliwkowo zielonej; odpowiada ona barwie kwadratu 2/VIII pg. — tablicy O s t w a l d a. Okryte są one dziesięcioma wyraźnie wykształconymi szerokimi łuskami.

Odmiana PRÉSIDENT POINCARÉ, otrzymana i wprowadzona do handlu około 1913 roku przez V. L e m o i n'a, posiada kwiaty pełne barwy purpurowo - fioletowej. Według opisu M. c. K e l-

Ryc. 14

Typy pąków lilaków: A. odm. *Président Poincaré*; B. odm. *Dame Blanche*; C. Wegetatywnego mieszańca. (ryciny wykonane przy pomocy aparatu Abbego; powiększenie $\pm$ pięciokrotne; w reprodukcji zmniejszone do $\frac{1}{2}$).

v e y a odmiana ta charakteryzuje się następującymi cechami: „Flowers double, large; corolla-lobes rounded, at apex or often pointed; ton intermediate; color in bud *Perilla Purpl* to *Deep Hellebore Red*, to *Eupatorium Purpl*”, co odpowiada barwom kwadratów: 9,5/II pn — 9,5/VI pi — 10,5/VIII ne tabl. Ostw., „when expanded *Eupatorium Perple*, to *Tourmaline Pink without*, *Lobelia Violet* to *Hay's Lilac within*”; wg. tablic ostwaldowskich kolor rozwiniętych kwiatów da się scharakteryzować barwami kwadratów: 10,5/VIII ne — 10/VIII ie, 11,5/VIII ne — 11,5/VIII ia. W dalszym opisie podaje Mc. K e l v e y, że odmiana ta ma „Clusters large, dense, almost conical when large flowers are fully expanded, showy. The flower clusters are frequently produced from as many as three pairs of buds on the same branchlet. The dark flower buds contrast noticeably with the much paler expanded flowers”.

Pąki, pokryte ośmioma zazwyczaj tylko brunatno czerwonej barwy łuskami, są, jak na to wskazuje fig. A, ryc. 14, oraz

fig. A. tablicy, silnie wydłużone, kształtu eliptyczno-lancetowego, ostro zakończone. Barwa łusek u odmiany PRÉSIDENT POINCARE odpowiada barwie kwadratów 4,5/IV pl. — 5,5/II pn. tabl. O s t w a l d a.

Mieszaniec wegetatywny obu tych odmian posiada w stosunku do barwy kwiatów, kształtu pąków i ich długości charakter pośredni. Z uwagi na kształt łusek oraz wymiary grubości pąków zbliża się on ku odmianie DAME BLANCHE; liczba łusek pąków i ich barwa upodabnia go jednak do odm. PRÉSIDENT POINCARE. Pośredni kształt pąków mieszańca jest wyraźnie widoczny zarówno na fig. C. ryc. 14-ej, jak i na fig. C. tablicy. Pąki, mające kształt wyraźnie jajowato-trójkątny, okryte są ośmioma brunatnej barwy, szerokimi łuskami; barwa łusek odpowiada barwie kwadratów 5/II pn — 8/II pn. tabl. O s t w a l d a, mają więc one w porównaniu do barwy łusek odmiany PRÉSIDENT POINCARE ton nieco ciemniejszy.

Ryc. 15.

Krzywe zmienności wymiarów grubości pąków lilaków odm. *Dame Blanche*, *Président Poincaré*, oraz mieszańca wegetatywnego tych odmian.

Charakterystyczne wymiary pąków komponentów i mieszańca ilustrują krzywe zmienności cech grubości i długości pąków, przedstawione na ryc. 15 i 16.

Ryc. 16.

Krzywe zmienności wymiarów długości pąków lilaków odm. *Dame Blanche*, *Président Poincaré*, oraz mieszańca wegetatywnego tych odmian.

Kwiaty mieszańca, który zakwitł poraz pierwszy w 1931 roku, posiadają koronę podwójną, tak jak tworzące go odmiany. Barwa kwiatów jest fioletowo niebieska, o kilka tonów jaśniejsza od barwy kwiatów odm. PRÉSIDENT POINCARÉ; przed rozkwitnieniem barwa płatków mieszańca odpowiada barwie 10/II pn. — 11/VI ng. — 11/VIII ne., w pełni zaś rozwoju barwie 12/VI ge. — 12/VIII ia., kwadratów tabl. O s t w a l d a.

Kwiaty zebrane są w kwiatostany kształtu piramidalnego; rozwinięte są one wg. słów prof. H o s e r a daleko silniej, aniżeli kwiatostany obu komponentów, z czego wnosić byłoby można, że u będącego w mowie wegetatywnego mieszańca występuje, podobnie jak u niektórych mieszańców płciowych, zjawisko t. zw. heterozji, czyli zwiększenia bujności rozwoju. Skonstatowanie zjawiska heterozji jest dotychczas jednak trudne, mamy tu

bowiem do czynienia z jednym osobnikiem kwitnącym, który być może znajduje się w specjalnie sprzyjających warunkach rozwoju ¹⁾).

CECHY ANATOMICZNE ORGANÓW WEGETATYWNYCH.

W studjach nad mieszańcami wegetatywnymi dominującą rolę odegrały badania nad ich strukturą wewnętrzną. One to pozwoliły stwierdzić istnienie t. zw. chimer periklinalnych, u których tkanki jednego komponenta pokryte są jedną, względnie kilku warstwami drugiego.

Chimerami periklinalnymi okazały się zarówno: LABURNOCYTISUS ADAMI, jak formy CRATAEGOMESPILUS i mieszańce winklerowskie. We wszystkich tych wypadkach mieszańce-chimery utworzone były jednak z tkanek roślin, należących do różnych rodzajów lub gatunków, a więc jednostek systematycznych wyższego już rzędu, różniących się wyraźnie zarówno strukturą i chemizmem tkanek, jak charakterem protoplastów i produktami przemiany materji. Na zasadzie tych różnic można było bez większych trudności rozpoznać granice tkanek komponentów.

Dla zadecydowania o charakterze mieszańca wegetatywnego lilaków należało przeto przedewszystkiem stwierdzić, czy odmiany lilaków, których połowy pąków złożyły się na jego powstanie, wykazują jakieś chociażby drobne różnice w budowie elementów histologicznych. W tej myśli podjąłem badania nad budową wewnętrzną organów wegetatywnych: łusek pokrywających pąki spoczynkowe, oraz liści. Badania te wykazały jednak całkowitą zgodność w układzie i charakterze tkanek odmian, tworzących mieszańca.

W obu mianowicie wypadkach, łuski ²⁾ pokryte są od strony zewnętrznej, jak to wskazuje ryc. 17 i 18, skórka o nadzwyczaj tęgiej nawskroś przytem skutynizowanej błonie zewnętrznej.

---

1) O pewnym wigorze wzrostowym mieszańca świadczy także fakt łatwiejszego zakorzeniania się sadzonek zielnych, sporządzonych z pędów mieszańca, podczas gdy takież sadzonki sporządzane z pędów odmian będących komponentami, przyjmują się zazwyczaj z trudnością, dając znaczny odsetek strat.

2) Łuski u SYRINGA są przekształconemi blaszkami liściowymi. Ob. B ü s g e n (5).

Ryc. 17.

Ryc. 17. Przekrj poprzeczny wzdu łuski odm. *Prsident Poincar*. (obj. Nr. 3 ok. 18 Reicherta; — w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Ryc. 18.

Ryc. 18. Przekrj poprzeczny wzdu łuski odm. *Dame Blanche*. (obj. Nr. 3, ok. 1. Reicherta; — w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Pod skrk wystpuje tkanka kollenchymatyczna, ktrej pierwsze pod skrk leące trzy-cztery warstwy posiadaj cechy kollenchimy patowej. Komrki warstw glbszych, zawierajce ciłka zieleni, posiadaj bony ciesze, bardziej rwnomiernie rozwinite, dziki czemu stanowi one tkank poredni po midzy kollenchym ktow a mikiszem. Bony komrek kollenchymatycznych posiadaj u obu odmian liczne soczewkowatego ksztatu pory. Skrka wewntrznej strony łusek skada si z drobnych komrek o bonach cienkich; bona zewntrzna jest rwnie cakowicie skutynizowan. W komrkach skrki, jak rwnie w komrach tkanki kollenchymatycznej w okolicy podskrnej, wystpuj substancje tuszczowe, w postaci silnie łamicych swiato kropel, ktre barwi si intensywnie od Sudanu III. We wszystkich komrkach, szczeglniej za w komrkach skrkowych i podskrnych warstwach kollenchimy, wystpuj b. obficie garbniki, dajce drobny, ciemny osad po potraktowaniu skrawkw roztworem chlorku Źelazowego. Zarwno postac elementw tkanek, wchodzcych w skad łusek, jak podane na zacznej tablicy ich wymiary, nie wykazuj adnych istotnych rżnic po midzy odmianami PRSIDENT POINCAR i DAME BLANCHE.

Jedyn rozrżniajc cech stanowi antocjan, ktry u odm. DAME BLANCHE nie wystpuje wcale, u odm. za PRSIDENT POINCAR znajduje si w komrkach skrki i pierwszej podskrnej warstwie komrek kollenchimy zewntrznej strony łusek.

Tabela

Średnie wymiary elementów tkanek łusek i liści u odmian *Président Poincaré* i *Dame Blanche*. (Pomiary wykonano, posługując się obiektywem Nr. I, okularzem Nr. 8a.).

Rodzaj tkanki	odm. <i>Président Poincaré</i>	odm. <i>Dame Blanche</i>
Skórka zewnętrznej strony łusek.		
długość komórek	19,0 mikronów	19,0 mikronów
szerokość "	13,3 "	13,1 "
wysokość "	11,2 "	11,1 "
Kollenchyma.		
wysokość komórek podskórnych.	25,2 "	24,8 "
Skórka górnej strony liści.		
długość komórek	44,0 "	44,1 "
szerokość "	27,1 "	26,8 "
wysokość "	20,1 "	20,1 "
Skórka dolnej strony liści.		
długość komórek.	30,2 "	30,4 "
szerokość "	19,0 "	19,0 "
wysokość "	15,2 "	15,2 "
Miękkisz palisadowy.		
wysokość komórek podskórnych	53,3 "	53,4 "
szerokość " "	13,3 "	13,1 "
Włoski		
średnica główki	36,4 "	36,2 "
Aparat szparkowy.		
długość	27,1 "	27,3 "
szerokość	21,5 "	21,4 "

Podobnie jak struktura łusek, tak i struktura liści obu komponentów, jak na to wskazują ryc. 19 i 20, żadnych między nimi różnic nie ujawnia.

Ryc. 19.

Ryc. 20.

Ryc. 19. Przekrój poprzeczny przez blaszkę liściową odm. *Président Poincaré*, (obj. Nr. 3, ok. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do 1/2).

Ryc. 20. Przekrój poprzeczny przez blaszkę liściową odm. *Dame Blanche*, (obj. Nr. 3, ok. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do 1/2).

Blaszka liściowa pokryta jest i tu i tam skórką o delikatnym, pomarszczonym nabłonku. Pod skórką występuje miękisz, składający się z dwóch warstw komórek palisadowych i parenchymy gąbczastej. W skórcie, pokrywającej górną i dolną powierzchnię liści, występują charakterystycznej postaci włoski (ryc. 21 i 22).

Ryc. 21.

Ryc. 22.

Ryc. 21. Włoszek gruczołowy *Presidenta Poincaré*: A. — przekrój poprzeczny, B. — widok powierzchniowy (obj. Nr. 6a, ok. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Ryc. 22. Włoszek gruczołowy odm. *Dame Blanche*: A. przekrój poprzeczny, B. — widok powierzchniowy (obj. Nr. 6a, ok. 18 Reicherta, w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

W skórcie górnej powierzchni liści występują one w ilości 12, w dolnej zaś w ilości 24 na mm^2 . Ośmiokomórkowa główka włoska jest według *S o l e r e d e r a* (31) cechą charakterystyczną dla gatunku *SYRINGA VULGARIS*.

Aparaty szparkowe, których postać ilustrują ryc. 23 i 24, występują u obu odmian zarówno w skórcie dolnej jak i górnej po-

wierzchni liści; skórka górnej powierzchni posiada ich około 24, skórka zaś dolnej znacznie więcej, bo 330 do 350 na mm².

Ryc 23.

Ryc 24.

Ryc. 23. Aparat szparkowy odm. *Président Poincaré*: A. — przekrój poprzeczny. B. — widok powierzchniowy. (obj. Nr. 6a, ok. 18 'Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Rcy. 24. Aparat szparkowy odm. *Dame Blanche*: A. — przekrój poprzeczny B. — widok powierzchniowy (obj. Nr. 6a, ok. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Drobne różnice pomiędzy badanymi odmianami dadzą się zaobserwować na przekrojach poprzecznych przez ogonek liściowy. Zarys mianowicie przekroju jest, jak to widać z ryc. 25 i 26, u DAME BLANCHE mniej wygięty, niż u PRÉSIDENT POINCARÉ.

U obu tych odmian tuż pod skórą znajduje się w ogonku liściowym kilka warstw kollenchymy, która stopniowo przechodzi w otaczający wiązkę sitkowo-naczyniową miękisz. Wokół wiązek występuje pod postacią drobnych skupień tkanka sklerenchymatyczna.

Mieszaniec wegetatywny odmian PRÉSIDENT POINCARÉ i DAME BLANCHE (rosnący w szklarni zimnej, dzięki czemu rozwija się i kwitnie o sześć mniej więcej tygodni wcześniej od komponentów, rosnących pod odkrytym niebem) wykazuje w porównaniu do komponentów znaczne różnice w strukturze anatomicznej blaszki liściowej, zarówno bowiem elementy skórki (szparki, włoski), jak miękisz palisadowy i gąbczasty znacznie silniej są wyształcone (ryc. 27, 28, 29).

Ryc. 25.

Ryc. 26.

Ryc. 25. Przekrój poprzeczny ogonka liściowego odmiany *Président Poincaré*: A. — przekrój ogonka u podstawy blaszki, B. — w części środkowej, C. — u nasady liścia (rys. schematyzowany; obj. Nr. I, ok. Nr. 1 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Ryc. 26. Przekrój poprzeczny ogonka liściowego odmiany *Dame Blanche*: A — przekrój ogonka u podstawy blaszki, B. — w części środkowej, C. — u nasady liścia (rys. schematyzowany; obj. Nr. I, ok. Nr. 1 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Mniej rzucają się w oczy różnice w wielkości elementów tkanek, wchodzących w skład łusek (ob. ryc. 30).

Zwiększenie się wszakże wymiarów elementów tkanek, jak również zmiana postaci komórek skórki, które u mieszańca mają zarys falisty, jest bezwątpienia rezultatem wzrastania w warunkach szklarniowych (głównym czynnikiem modyfikującym postać tkanek byłaby tu większa, niż w normalnych warunkach, wilgotność powietrza), gdyż struktura łusek i liści u osobników mieszańca rosnących na gruncie, jest analogiczna do struktury powyżej opisanych komponentów. Dodać też muszę, że zarówno dwuletnie, jak i trzyletnie osobniki mieszańca, otrzymane z sadzonek zielnych, dziedziczą w zupełności powyżej opisane cechy pąków pędu, wyrosłego ze „złożonego oczka”, oraz rozkład antocjanu w okrywających je łuskach. Zarys przekroju poprzecznego przez ogonek liściowy, zbliżony jest do zarysu przekroju ogonka odmiany DAME BLANCHE.

Ryc. 27.

Ryc. 27. Przekrój poprzeczny przez blaszkę liściową mieszańca wegetatywnego (obj. Nr. 3, ok. Nr. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Ryc. 28.

Ryc. 28. Włosek mieszańca wegetatywnego; widok powierzchniowy (obj. Nr. 6a, ok. Nr. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszono do $\frac{1}{2}$).

Ryc. 29.

Ryc. 29. Aparat szparkowy mieszańca; widok powierzchniowy (obj. Nr. 6a ok. Nr. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Ryc. 30.

Ryc. 30. Przekrój poprzeczny wzdłuż łuski mieszańca (obj. Nr. 6a, ok. Nr. 18 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

DYSKUSJA.

Mimo negatywnych wyników badań histologicznych postać pąków oraz barwa kwiatów pędu, który wyrósł ze złożonego z po-

łówek pąków odmian PRÉSIDENT POINCARÉ + DAME BLANCHE „oczka”, zniewala do przypuszczenia, że bądź co bądź mamy tu do czynienia z mieszańcem wegetatywnym tych odmian. Przyjęcie tego wniosku zmusza nas do sprecyzowania charakteru danego mieszańca, a więc do odpowiedzi na pytanie, z czym mamy tu właśnie do czynienia: z „burdonem”, „chimerą”, czy też „modyfikantem szczepionkowym” (Modyfikations-Pfropfbastard wg. Winklera, METIS DE GREFFE wg. Daniela)?

Ryc. 31.

Przekrój wzdłuż pąka lilaka (odm. *Président Poincaré*, ilustrujący jego stan w okresie okulizacji (rys. schematyzowany; obj. Nr. 1, ok. Nr. 1 Reicherta; w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

Z trzech tych możliwości najmniej prawdopodobnym wydaje się przypuszczenie o powstaniu mieszańca przez złączenie się protoplastów dwóch czy też kilku uszkodzonych w czasie transplantacji komórek. Przeciw temu przypuszczeniu przemawia sama technika okulizacji „oczkiem złożonym”, w którego skład wchodzi znacznie już zaawansowane w rozwoju, jak na to wskazuje ryc. 19, organy połówek pąków¹⁾.

¹⁾ Również badania I. Luyten oraz M. C. Versluys (24) nad okresowością rozwoju pąków u lilaka, wskazują na to, że w czasie, w którym przystępujemy zwykle do oczkowania tych roślin, a więc w połowie mniej więcej lipca, pąk składa się ze stożka wzrostowego o wyraźnie rozwiniętych 8—10 parach liści i łusek.

O wytworzeniu mieszańca o charakterze „burdona” mogłaby być mowa tylko wówczas, gdyby kształtujący się pęd wytworzony był w całości przez grupę (uszkodzonych) komórek inicjalnych stożka wzrostu. Ponieważ jednak przy okulizacji wybija (wyrasta) w pęd cały transplantowany pąk, przyczem zaczątki zawartych w nim organów bocznych rozwijają się w liście i boczne pędy, przeto charakter burdona mógłby się uwidocznić tylko w częściach szczytowych takiego pędu, t. j. w tkankach, powstających z inicjałów o heteroplazmatycznej treści. Dolna część pędu musiałaby się tu składać ze zrośniętych, wyraźnie jednak antyklinalnie rozgraniczonych tkanek komponentów, a pąki kątowe, tworzące się w tej części, powinny posiadać swe odmianowe cechy.

Badając wszakże wyrosły ze „złożonego oczka” silnie rozgałęziony pęd nie zaobserwowałem w żadnym wypadku pędów charakterystycznych dla odm. PRÉSIDENT POINCARÉ i DAME BLANCHE. Zarówno w roku 1931, jak w 1932 wszystkie pąki pędu rzeczzonego posiadały właściwy sobie pokrój i barwę.

Stwierdzenie tego faktu wskazuje nam na to, że badany mieszaniec LILAKÓW nie jest ani „burdonem”, ani też „chimerą sektorjalną”, która, co podkreślić należy, powstać tu winna jako najprostszy wypadek okulizacji złączonymi połówkami pąków.

Toż samo prawie, co przemawia przeciw powstaniu „burdona”, przemawia również przeciw uznaniu mieszańca za „chimerę periklinalną”.

Barwa coprawda pąków mieszańca, odpowiadająca barwie pąków odmiany PRÉSIDENT POINCARÉ, nasuwała w pierwszym momencie badania to przypuszczenie; przyczem jest rzeczą jasną, że odmiana ta musiałaby w wypadku tym tworzyć tkanki zewnętrzne, odmiana zaś DAME BLANCHE tkanki głębiej leżące.

Przeciw takiemu charakterowi mieszańca przemawia zarówno technika okulizacji, jako też występowanie antocjanu w wewnętrznych warstwach komórek łusek.

Technika okulizacji „oczkiem złożonym” wyklucza tu możliwość otrzymania chimery periklinalnej; trudno sobie bowiem wyobrazić, by przecięte wzdłuż stożki wzrostu złączonych połówek pąków regenerowały, zachodząc warstwami jedna na drugą.

Gdyby jednak i taki wypadek nastąpił, to periklinalnie zachodzące warstwy, znajdować mogłyby się jedynie w wierzchołkowej, nieodróżnicowanej morfologicznie części stożka. Dolna jego część, posiadająca wyraźnie wykształcone zaczątki przysz-

tych organów — liście, oraz całkowicie już uformowane łuski, powinnyby przy zrastaniu się złączonych połówek pąków, dać organ o tkankach komponentów wyraźnie antyklinalnie rozgraniczonych. Ponieważ, jak to już wyżej zaznaczyłem, dwoistości tej badany pęd nie ujawnia, dolne bowiem i górne gałęzie posiadają identyczne pąki, przeto możliwość rozwoju złożonego pąka w pęd o strukturze periklinalno-sektorjalnej zdaje się być rzeczą wykluczoną.

Przeciw strukturze periklinalnej pędu o charakterze mieszańca, przemawia również rozmieszczenie antocjanu w łuskach pąków: inne u odm. PRÉSIDENT POINCARÉ, inne u mieszańca. Różnica w rozmieszczeniu antocjanu, jak wykazały badania anatomiczne, polega na tem, że u odmiany PRÉSIDENT POINCARÉ znajduje się on jedynie w skórcie i podskórnej warstwie komórek kollenchymy, podczas gdy u mieszańca występuje również i w irzeciej z kolei warstwie komórek tej tkanki, dzięki czemu łuski jego pąków posiadają barwę ciemniejszą, niżli łuski pąków odmiany wymienionej.

Decydując się na wniosek, że mamy tutaj do czynienia z chimera periklinalną, musielibyśmy przyjąć jedną z dwóch możliwości. Albo mieszaniec jest chimera trichlamydalną, a jest to rzeczą niemożliwą, gdyż badania K o c h a a następnie S c h m i d t a (29) nad rozwojem stożków wzrostu i liści u SYRINGA VULGARIS stwierdzają, że te ostatnie, jak również pąki będące zaczątkami pędów bocznych, powstają tu jedynie z dermatogenu i pierwszej pod nim leżącej warstwy peryblemy; z badań tych wynika przeto, że u lilaka można mieć do czynienia jedynie z chimerami monochlamydalnymi, u których skórka pochodzi od jednego, tkanki zaś podskórne od drugiego komponenta.

Zgodnie z tą drugą możliwością, należałoby przyjąć, że komponent zewnętrzny monochlamydalnej chimery, posiadający zdolność wytwarzania barwnika w komórkach podskórnych, udzielił tej właściwości komponentowi wewnętrznemu. W tym wypadku mielibyśmy do czynienia z dwoma zjawiskami, mianowicie: ze zjawiskiem powstawania monochlamydalnej chimery, oraz ze zjawiskiem wtórnem wytwarzania — dzięki specyficznemu wpływowi komórek komponenta zewnętrznego — barwnika w komórkach podskórnych, należących do komponenta drugiego. O dyfundowaniu bowiem antocjanu z tkanek jednego komponenta do tkanek drugiego nie może tu być mowy, wszyscy bowiem badacze

tego zagadnienia, jak Lindemuth, Vöchting, Ravaz, Meyer i Schmidt wreszcie Winkler (39) oraz Buder (8), twierdzą zgodnie, że barwnik ten nie posiada zdolności przenikania z komórki do komórki: „Der Farbstoff als solcher geht nicht in den anderen Pflanzkomponenten über, da er überhaupt nicht wanderungsfähig ist” (Winkler, 39).

Istnienie wzajemnych wpływów w złączonych ze sobą genetycznie różnych protoplastach nie ulega dziś wątpliwości mimo licznych negatywnych wyników prac, przytoczonych w dziele Winklera. Przemawiają za tem dość pospolite zjawiska t. zw. ksenji owoców i owocni, t. j. zboczenia od normalnej postaci i barwy, jakie ujawniają się na organizmie matczynym pod wpływem obcego pyłku.

Na ich istnienie wskazuje G. Haberlandt w swej pracy nad formami CRATAEGOMESPILUS (16, 17), stwierdzając, że pośredni u form tych w stosunku do form rodzicielskich charakter poszczególnych tkanek jest najprawdopodobniej wyrazem takiego właśnie wpływu. Pisze on mianowicie (str. 199), że „Konnten die CRATAEGOMESPILI zwar genotypisch Periklinalchimären, phänotypisch aber Modifikationspflanzbastarde sein. Das wäre so zu verstehen, dass die Zellkerne bzw. die Chromosomensätze der Mantel — wie der Kernkomponente vollkommen rein sind, das aber an der Ausbildung der phänotypischen Merkmale der einzelnen Zelle und Gewebe nicht nur die Kerne der betreffenden Komponente, sondern direkt oder indirekt auch die Nachbarkerne oder selbst entfernter gelegene Kerne beteiligt sind, die der anderen Komponenten angehören”; a dalej (str. 200) „Immerhin ist es möglich, ja wahrscheinlich, dass Beeinflussungen im obigen Sinne bei der histologischen Ausgestaltung der CRATAEGOMESPILI eine gewisse Rolle spielen, wie eine solche bezüglich der Morphologie der äusseren Gliderung, Blattform, u. s. w. von der Periklinalchimärentheorie tatsächlich angenommen werden muss”.

Pośredni charakter tkanek, będący rezultatem specyficznego wpływu złączonych ze sobą obcych protoplastów, daje się obserwować również, choć w znacznie słabszym stopniu, niż u form CRATAEGOMESPILUS, u chimer winklerowskich, na co wskazują obserwacje p. Mayer-Alberti (25). Badając anatomiczną strukturę chimer SOLANUM NIGRO-LYCOPERSICUM oraz gatunków, z których one powstały, badaczka stwierdza, że aparaty szparkowe, które w skórcie górnej strony liści

występują u *SOLANUM NIGRUM* w ilości pięciu na 0,1 mm kw. ich powierzchni, u *SOL. LYCOPERSICUM* spotykają się zaledwie rzadka rozrzucone. Chimery zachowują się tu pośrednio. „Die beiden haplochlamyden Bastarde verhalten sich in diesem Punkte ausgesprochen intermediär” (str. 28), tak, że badacz odbiera wrażenie jakby „das grosmaschige und interzellularenreiche *NIGRUM* mesophyll auf die *LYCOPERSICUM* Epidermis im *TUBIGENSE* - Verband einen dahingehenden Reiz aus, dasz sie mehr Spaltöffnungen ausbildet, als sie sonst auf ihrer arteigenen Unterlage tut. Umgekehrt wirkt das engmaschige, interzellularamme mesophyll von *S. LYCOPERSICUM* im *KOELREUTERIANUM*-Verband hemmend auf die Ausbildung der Spalten in der *NIGRUM*-Epidermis”.

Za istnieniem wzajemnego wpływu protoplastów u chimer *SOL. NIGRO* - *LYCOPERSICUM* przemawia również i charakter jąder komórek skórki liści. U *S. NIGRUM* są one prawie dwukrotnie większe od jąder *S. LYCOPERSICUM*; u *S. TUBIGENSE* oraz *KOELREUTERIANUM* jądra są według autorki „so wechselnd und abweichend in Gröse und Gestalt, dasz man sie weder dem einem noch dem anderen Elter zuteilen kann” (str. 20).

We wszystkich przytoczonych powyżej wypadkach wpływ modyfikujący postać tkanek związanych ze sobą organizmów może być wg. H a b e r l a n d t a (16, 17) wyrazem albo fizjologicznych właściwości, wchodzących w grę protoplastów (byłby to więc wpływ pośredni wywołany np. odmiennością zachodzących w jądrach lub cytoplazmie procesów przemiany materji, której produkty, rozchodząc się po organizmie mieszańca, powodują odmiennie, niżli w zwykłych warunkach kształtowanie się jednostek histologicznych), albo też można byłoby przyjąć istnienie bezpośredniego na się oddziaływania czynników dziedzicznych. Tak np. jest rzeczą zupełnie możliwą, że wydzielane przez jądra względnie geny substancje morfogeniczne przenikają z komórki jednego komponenta do komórek drugiego i wraz z genami danej komórki przyczyniają się do odpowiedniego jej ukształtowania. Drogami, ułatwiającemi przenikanie produktów przemiany materji względnie substancji morfogenicznych, są najprawdopodobniej plazmodesmy, które, jak wykazał B u d e r (8, łączą protoplasty spojonych ze sobą przez transplantację organizmów. Przyjmując możliwości istnienia specyficznego wpływu protoplastów jednego komponenta na protoplasty drugiego (a tem tylko, według mego mniemania, da się wytłumaczyć zarówno pojawienie

się antocjanu w głębszych warstwach komórek kollenchymatycznych łusek mieszańca, jak i charakterystyczny, pośredni w stosunku do komponentów kształt jego pąków, oraz jaśniejszą barwę jego kwiatów), można śmiało odrzucić pozbawione wszelkiej podstawy przypuszczenie, że mieszańiec jest chimerą periklinalną. Natomiast jeśli nie wszystko, to bardzo wiele przemawia za tem, że pęd o tak swoistych cechach, otrzymany przez transplantację „oczka”, złożonego z połówek pąków odmian PRÉSIDENT POINCARÉ + DAME BLANCHE, jest niczem innem jak tylko modyfikantem szczepionkowym.

Zakład Botaniki i Mikrobiologii Politechniki Warszawskiej.

OBJASNIENIA TABLICY VI.

Pędy lilaków w okresie spoczynkowym: A.-odm. *Président Poincaré*, B.-odm. *Dame blanche*, C.-Mieszańca wegetatywnego tych odmian.

SPIS LITERATURY

1. Bauer, E. 1908. Das Wesen und Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albo marginatae hort“ von Pelargonium Zonale. Z. f. Abst. u. Vererb. L. Bd. I.
2. Baur, E. 1910. Pfropfbastarde. Biol. Centrblatt. Bd. 30.
3. Baur, E. 1910. Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 27.
4. Baur, E. 1919. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3 u. 4 Aufl.
5. Büsgen, M. 1917. Bau und Leben unserer Waldbäume.
6. Blaringhem, L. 1920. Les transformations brusques des etres vivantes.
7. Buder, J. 1910. Studien an Laburnum Adami I. Die Verteilung der Farbstoffe in den Blumenblättern. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 28.
8. Buder, J. 1911. Studien an Laburnum Adami II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. L. Bd. V.
9. Darwin, K. 1888. Zmienność zwierząt i roślin w stanie kultury. Tom I.
10. Daniel, L. 1898. La variation dans le greffe et l'hérédité des caractères acquis. Ann. des. Sciences nat. Bot.
11. Daniel, L. 1925. Nouvelles observation sur les hybrides de greffe et l'hérédité chez les plantes greffées. Revue Bretonne de Botanique pure et appliquée.
12. Dix, W. 1931. Praktische Pflanzenzucht auf theoretischer Grundlage.
13. Focke, W. 1881. Die Pflanzenmischlinge.
14. Fruwirth, C. 1914. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung.
15. Goldschmidt, R. 1923. Einführung in die Vererbungswissenschaft 4 Aufl.
16. Haberlandt, G. 1926. Über den Blattbau der Crataegomespili von Bronvaux und ihrer Eltern. Sitzungsber. Preus. Akad. d. Wissensch.

17. Haberlandt, G. 1927. Sind die *Crataegomespili* von Bronvaux Verschmelzungsproppbastarde oder Periklinalchimären. Biol. Centrbl. Bd. 47.
18. Haberlandt, G. 1931. Was sind die *Crataegomespili*. Biol. Centralbl. Bd. 51.
19. Hildebrand, F. 1909. Über Sämlinge von *Cytisus Adami*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 26.
20. Hoser, P. 1932. Chimery. Ogronnik.
21. Jorgensen, C. A. 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. Gen. XIX.
22. Kelsey, S. D. 1928. The Lilac. A monograph.
23. Lange, F. 1927. Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einigen *Solanum* Chimären und ihrer Elterarten. Planta Bd. 3.
24. Luyten, I. en Versluys, M. C. 1921. De Periodiciteit van de Knopontwikkeling bij *Rhododendron*, *Azalea*, en *Syringa*. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool. Deel XXII.
25. Mayer-Alberti, Maria. 1924. Vergleichende Untersuchungen über den Blattbau einiger *Solanum*-proppbastarde. Mitteil. aus dem Institut für allgemeine Botanik in Hamburg. Bd. 6.
26. Mayer-Alberti, M. 1914. Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Proppbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., Bd. 32.
27. Meyer, J. 1915. Die *Crataegomespili* von Bronvaux, Z. f. ind. Abst. u. Vererb. L. Bd. 13.
28. Sansome, W. 1930. Graft hybrids and induction of polyploids in *Solanum*. Report and Proceed. of the International Hort. Congress. London.
29. Schmidt, A. 1924. Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Archiv. Bd. VIII.
30. Schwarz, W. 1927. Die Entwicklung des Blattes bei *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare*, und die Theorie der Periklinalchimären. Planta. Bd. 3.
31. Solereder, H. 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen.
32. Strasburger, E. 1907. Über Individualität der Chromosomen und die Propphybriden Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44.
33. Strasburger, E. 1909. Meine Stellungnahme zur Frage der Proppbastarde. Ber. d. deutsch. Bot. Gesell. Bd. 27.
34. Tischler, G. 1903. Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 21.
35. Winkler, H. 1907. Über Proppbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 25.
36. Winkler, H. 1908. *Solanum tubigense* ein echter Proppbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 26.
37. Winkler, H. 1909. Weitere Mitteilungen über Proppbastarde. Zeitschr. f. Bot. Bd. 1.
38. Winkler, H. 1910. Über das Wesen der Proppbastarde (vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. 28.
39. Winkler, H. 1910. Untersuchungen über Proppbastarde. Erste Teil.
40. Winkler, H. 1916. Über experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8.
41. Vries, H. 1901. Die Mutationstheorie.

R É S U M É.

On connaît bien depuis longtemps le moyen d'obtenir des hybrides, par le croisement de deux individus qui diffèrent par deux ou plusieurs caractères. Grâce aux travaux de nombreux cytologues et génétistes, ce problème a été presque complètement résolu. On a constaté, que les ensembles des gènes caractérisant les parents, sont transmissibles par l'intermédiaire des cellules sexuelles et en mendélisant indépendamment, au moment de la formation des gamètes par les enfants, peuvent créer de nouvelles combinaisons, qui décident sur le caractère des individus, issus des croisements.

Mais, à côté des hybrides sexuels, on a pu observer la formation de nouvelles formes végétales uniquement par transplantation des organes végétatifs, appartenant à deux variétés, genres ou espèces différents.

L'exemple classique peut nous fournir des plantes telles que: *LABURNOCYTISUS ADAMI*, *CRATAEGOMESPILUS* ainsi que les hybrides winkleriens.

Les recherches de Baur, Buder, Winkler et d'autres encore ont prouvé qu'on a ici affaire à des chimères périclinales, c. à. d. à des organismes dont les tissus externes et surtout l'épiderme proviennent d'un individu, tandis que les tissus internes d'un autre.

A côté des organismes, dans lesquels on distingue les tissus provenant des plantes employées à la transplantation, et disposés périclinalement, il en existe, d'après les observations de Daniell, qui ne présentent pas de structure péricinale mais gardent le caractère intermédiaire des plantes transplantées.

Une attention spéciale méritent les formes obtenues par Hoser à Żbików près de Varsovie. Une méthode originale, appliquée à leur obtention, donne la possibilité de confirmer l'existence d'une influence spécifique, qu'exercent mutuellement les protoplastes de deux organismes réunis par la transplantation.

La méthode de Hoser, ayant pour but l'obtention des hybrides végétatifs, consiste dans le greffage des bourgeons composés. Cet auteur a coupé longitudinalement, en deux parties égales, les bourgeons de deux variétés choisies, en faisant attention que la ligne de la section passe par le milieu du sommet de chaque bourgeon. Ensuite deux moitiés égales de deux bourgeons de deux variétés différentes ont été réunies et greffées en-

semble. Sur plusieurs transplantations ainsi opérées, six ont seulement réussi avec les arbres fruitiers et une avec le lilas.

L'hybride végétatif du lilas commun, *SYRINGA VULGARIS*, est apparu par suite du greffage avec un bourgeon composé de deux moitiés égales, l'une provenant de la variété PRÉSIDENT POINCARÉ, l'autre de la variété DAME BLANCHE. (Ces deux variétés ont été créées par un cultivateur connu V. L e m o i n). La variété DAME BLANCHE est marquée par des fleurs pleines, de couleur blanche. Les bourgeons de cette variété ont la forme ovale (fig. B. dessin 14 et fig. B. de la planche); leurs sommets sont obtus et colorés en vert olive; cette couleur correspond au carré 2/VIII. pg. du tableau, d' O s t w a l d (Edition B e n a r y). Chaque bourgeon est couvert par dix larges écailles bien formées. La variété, PRÉSIDENT POINCARÉ possède des fleurs pleines, d'un violet-pourpre. La couleur des fleurs épanouies ne se laisse pas caractériser par les couleurs des carrés 10,5/VIII ne. — 11,5/VIII ne. — 11,5/VIII ia.

Les bourgeons sont couverts chacun par huit écailles d'un brun-rougeâtre, fortement allongées (fig. A. dessin 14. et fig. A. de la planche), et de forme elliptique. La couleur des écailles de cette variété correspond à la couleur des carrés 4, 5/IV pl. — 5, 5/II pn. (tabl. d' O s t w a l d).

L'hybride végétatif de ces deux variétés possède, en ce qui concerne la couleur des fleurs, la forme des bourgeons et leur longueur, le caractère intermédiaire; par la forme des écailles et la dimension des bourgeons il se rapproche de la variété, PRÉSIDENT POINCARÉ.

Le caractère intermédiaire des bourgeons est bien visible à la fig. C. dess. 14, et à la fig. C. de la planche. Les bourgeons ayant la forme nettement ovoïde-triangulaire, sont recouverts par huit larges écailles d'un brun-rougeâtre; la couleur des écailles correspond à la couleur des carrés 5/II pn. — 8/II pn. de la table d' O s t w a l d; elles possèdent par conséquent, en comparaison avec les écailles de la var., PRÉSIDENT POINCARÉ, une nuance plus sombre.

Les dimensions des bourgeons des partenaires de l'hybride sont illustrées par des courbes représentant les variations des caractères tels que la grosseur et la longueur (dessin 15 et 16).

Les fleurs de l'hybride (qui a fleuri en 1931) possédaient la couronne double, comme les fleurs de deux composants. La couleur de ces fleurs est d'un violet-bleuâtre, et plus claire de quel-

ques tons que celle des fleurs de la variété, PRÉSIDENT POINCARÉ; quand la fleur est en plein épanouissement, la couleur des pétales de l'hybride correspond à la couleur des carrés 10/II pn. — 11/VI ng. — 11/VIII ne. de la table d'Ostwald.

Comme dans les études des hybrides végétatifs le rôle principal ont joué les recherches sur la structure interne, grâce auxquelles on a pu constater l'existence de chimères périclinales, j'ai entrepris, de mon côté, pour mettre au clair le caractère de l'hybride en question, les recherches anatomiques de ses organes végétatifs ainsi que des variétés qui ont contribué à sa création. Ces recherches m'ont permis de constater une entière concordance, dans la disposition et le caractère des tissus dans les écailles des bourgeons, et dans les feuilles des variétés constituant l'hybride (dess. 17—26). Ce qui les diffère uniquement, c'est l'absence complète d'anthocyane dans la variété DAME BLANCHE, et la présence de celui-ci dans les cellules épidermiques et dans la première couche sous-épidermique du collenchyme des écailles de la variété PRÉSIDENT POINCARÉ. Chez l'hybride, l'anthocyane se trouve en plus dans la seconde couche du collenchyme.

L'hybride végétatif des variétés PRÉSIDENT POINCARÉ et DAME BLANCHE, qui séjourne dans la serre froide (grâce à quoi, il se développe et fleurit six semaines à peu près plus tôt que les composants qui croissent à l'air) montre, en comparaison avec les composants, des différences nettes dans la structure anatomique des limbes; les éléments épidermiques (poils, stomates) ainsi que les tissus pallisadiques et lacuneux sont mieux développés (dess. 27—29). Par contre les différences entre les tissus des écailles (dess. 30) sont moins visibles.

L'accroissement des tissus et le changement des cellules épidermiques, qui possèdent chez l'hybride la forme onduleuse, provient de son séjour dans la serre, car la structure des feuilles et des écailles chez les hybrides, cultivés dans un terrain découvert, est analogue à celle des composants. J'ajoute immédiatement, que les hybrides, âgés de deux et trois ans, obtenus des boutures herbacées, héritent entièrement les caractères, décrits ci-dessus, des bourgeons de la tige provenant du bourgeon composé, ainsi que la dislocation de l'anthocyane de leurs écailles.

Malgré que les recherches histologiques ne donnent pas de résultats positifs, la forme des bourgeons et la couleur des fleurs, formées sur les tiges provenant des bourgeons composés des

variétés, PRÉSIDENT POINCARÉ et DAME BLANCHE, permettent de supposer qu'on a affaire à un hybride végétatif de ces deux variétés. L'acceptation de cette conclusion nous oblige à poser la question suivante: avons nous ici affaire à un „bourdon”, une „chimère” ou enfin à un „Métis de greffe”?

Il me semble que de ces trois possibilités, la moins sûre est celle de la formation de l'hybride par fusion des protoplastes de deux ou de plusieurs cellules, endommagées pendant la transplantation.

A cette supposition s'oppose également, la technique même du greffage avec le „bourgeon composé”, dans la combinaison duquel rentrent des organes des moitiés de bourgeons avancés sensiblement dans leur évolution.

On pourrait attribuer à l'hybride le caractère de „bourdon” mais à condition, que la tige qui en provient, soit constituée entièrement par le groupe de cellules (endommagées) initiales du sommet. Mais comme après l'inoculation le bourgeon transplanté évolue tout entier en tige et que des organes latéraux, renfermés en lui, se développent en rameaux et feuilles, le caractère du „bourdon” pourrait par conséquent se manifester uniquement dans la partie terminale d'une pareille tige, c-à-d. dans les tissus provenant de la multiplication des cellules initiales à contenu hétéroplasmatique. La partie basale de la tige devrait être composée de tissus provenant de deux co-partenaires mais disposés anticlinalement, tandis que les bourgeons latéraux, formés dans cette partie de la tige, devraient garder les caractères de chacune des variétés.

En étudiant des tiges bien ramifiées, et provenant du „bourgeon composé”, je n'ai pu, en aucun cas, observer de ramifications caractéristiques pour les variétés PRÉSIDENT POINCARÉ et DAME BLANCHE. Tous les bourgeons de la dite possédaient en 1931 et en 1932 la forme et la couleur habituelles.

La constatation de ce fait prouve, que l'hybride étudié n'est ni „bourdon” ni „chimère sectorielle” qui, ce qu'il faut souligner, aurait dû se former ici comme une simple conséquence d'inoculation avec deux moitiés de bourgeons réunies.

Le même argument qui parle contre la formation du „bourdon”, parle également contre la considération de l'hybride comme une „chimère périnclinale”. La couleur des bourgeons de cet hybride, répondant à la couleur des bourgeons de la variété,

PRÉSIDENT POINCARÉ, suggérait, il est vrai, au premier moment des recherches cette supposition; il est évident que cette variété serait obligée de former, dans ce cas-là les tissus externes, tandis que la variété DAME BLANCHE, les tissus plus profondément situés. Contre un tel caractère de l'hybride parle aussi bien la technique d'inoculation, que l'apparition d'anthocyane dans les cellules externes des écailles. La technique d'inoculation avec le „bourgeon composé” exclut ici la possibilité d'obtenir une chimère périnclinale, car il est difficile de s'imaginer que les moitiés des sommets de deux bourgeons, coupés longitudinalement et réunis ensemble, puissent régénérer, en interposant leurs couches l'une sur l'autre.

Si un pareil cas arrivait, les couches, disposées périnclinalement pourraient se trouver uniquement dans la partie terminale du sommet, morphologiquement indifférenciée. Sa partie inférieure possédant des ébauches de futurs organes — feuilles et écailles complètement constituées, devrait donner, à la jonction de deux moitiés des bourgeons, un organe à tissus des co-partenaires, nettement anticlinalement délimités. Mais comme la tige ne trahit aucun signe de duplicité de structure, les rameaux inférieurs et supérieurs, possédant des bourgeons identiques, la possibilité d'évolution du bourgeon composé en tige, à structure périclino-sectorielle, semble être exclue.

Contre la structure périnclinale de la tige d'un hybride, parle également la distribution de l'anthocyane dans les écailles des bourgeons: chez la variété, PRÉSIDENT POINCARÉ l'anthocyane est localisé uniquement dans l'épiderme et dans la couche sous-épidermique du collenchyme, tandis que chez l'hybride, il est présent également dans la troisième couche du collenchyme, grâce à quoi les écailles possèdent le teint plus sombre que les écailles de la variété même.

En admettant qu'on a ici affaire, avec une chimère périnclinale, on doit accepter une des deux possibilités: ou que l'hybride est une chimère trichlamydale, ou une chimère monochlamydale. Les recherches de K o c h et S c h m i d t (29) sur le développement des sommets et des feuilles de SYRINGA VULGARIS prouvent que ceux-ci, ainsi que les bourgeons donnant des ramifications latérales, se forment aux dépens du dermatogène et de la première couche du périblème. Ces recherches prouvent que chez „LILAS” on a affaire uniquement aux chimères monochlamydales,

chez lesquelles l'épiderme provient d'un partenaire, tandis que les tissus sous-épidermiques de l'autre.

D'accord avec cela, il faudrait admettre que le composant externe de la chimère monochlamydale, ayant la capacité de produire de l'anthocyane dans les cellules sous-épidermiques, l'ait cédé au composant interne.

Dans ce cas on aurait affaire à deux phénomènes: 1. au phénomène d'apparition de la chimère monochlamydale et 2. au phénomène secondaire, de la production du colorant dans les cellules sous-épidermiques, grâce à l'influence spécifique des cellules du composant externe. La diffusion de l'anthocyane des tissus d'un composant, aux tissus de l'autre est exclue, ce qui est prouvé par les recherches des Lindemuth, Vöchtling, Ravaz, Meyer et Schmidt, et enfin Winkler et Buder.

L'existence de l'influence mutuelle des protoplastes, génétiquement différents et réunis entre eux, ne fait aucun doute, malgré de nombreux résultats négatifs, mentionnés dans le travail de Winkler (39).

Les phénomènes assez communs de Xénies dans les fruits, qui se manifestent dans l'organisme maternel, sous l'influence du pollen étranger, prouvent suffisamment l'existence d'un tel phénomène.

Sur leur existence attire notre attention G. Haberlandt qui, dans son travail sur les formes de CRATAEGOMES-PILUS (16,17) essaye de prouver que le caractère intermédiaire de ces formes, par rapport aux formes paternelles, provient le plus probablement de ce phénomène.

Le caractère intermédiaire des tissus, résultant de l'influence spécifique des protoplastes, réunis entre eux, se laisse observer également, bien que dans un degré moins fort que dans les formes des CRATAEGOMES-PILUS, dans les chimères de Winkler, comme l'affirment les observations de Mme Mayer-Alberti (25). En étudiant la structure anatomique des chimères de SOLANUM NIGRO-LYCOPERSICUM et des espèces dont elles proviennent, cet auteur a pu constater que les stomates, qui, dans la partie ventrale des feuilles de SOLANUM NIGRUM sont au nombre de cinq pour une étendue de $0,1 \text{ mm}^2$, chez SOLANUM LYCOPERSICUM sont beaucoup plus rares, tandis que les chimères en possèdent le nombre intermédiaire.

Dans tous les cas, cités plus haut, la force modificatrice de la forme de deux organismes réunis ensemble peut, d'après H a b e r l a n d t, avoir sa source dans les propriétés physiologiques des protoplastes entrant en jeu; ce serait donc une influence indirecte, provoquée, par exemple, par la différence des processus physiologiques de la transformation de la matière, ayant lieu dans les noyaux ou dans le cytoplasme. La diffusion dans tout l'organisme de l'hybride des produits de cette transformation, cause la formation des unités histologiques d'un façon différente que dans les conditions normales. Cette force modificatrice pourrait également avoir sa source dans l'action mutuelle et directe des facteurs héréditaires. Il est possible que les substances morphogéniques, sécrétées par les noyaux ou les gènes, passent de la cellule d'un composant dans la cellule de l'autre et en commun avec des gènes de celle-ci contribuent à sa transfiguration.

Ce sont les plasmodesmes qui, en réunissant les protoplastes de deux organismes soudés par transplantation, constituent probablement les voies de circulation pour les produits de la transformation de la matière, ou tout au moins, pour les substances morphogénétiques.

En admettant la possibilité de l'existence de l'influence spécifique des protoplastes, les uns sur les autres, (c'est ainsi seulement qu'on peut, d'après moi, expliquer l'apparition de l'anthocyane dans les couches plus profondes du collenchyme des écailles de l'hybride, ainsi que la forme caractéristique des bourgeons et la couleur plus claire des fleurs) on peut rejeter catégoriquement l'hypothèse que l'hybride est une „chimère périnclinale”.

Tout permet d'affirmer, que la tige, obtenue par la transplantation du „bourgeon” composé de moitiés de bourgeons des variétés, PRÉSIDENT POINCARÉ, et DAME BLANCHE n'est autre chose qu'une modification de greffe (Modifications-Propbastard d'après W i n k l e r, Metis de greffe d'après D a n i e l).

Laboratoire de Botanique de l'Ecole Polytechnique de Varsovie.

Dianthus giganteus D'Urv.
var. *longifolius* Paczkowski.