Z badań nad kleistogamją III. Dymorfizm kwiatowy u fioletka wonnego pełnokwiatowego

(*Viola odorata fl. pleno hort.*)

(Tablica VII)

napisał

TADEUSZ GORCZYŃSKI

W związku z moimi badaniami nad fiołkiem wonnym z 1929 roku, postanowiłem poczynić niektóre obserwacje i nad ogrodnictwem odmianami tej rośliny. Jako materiał do badań użyłem: *Viola odorata fl. pleno hort.* Obserwacje prowadziłem, hodując roślinki w szklarni i na grządkach w ogrodzie. Do badań przeznaczano najmniej 10 doniczek fiołków.

Dymorfizm kwiatowy w rodzinie *Violaceae* znany był już od dawna. *Dillenius* na początku osiemnastego wieku odkrył obok kwiatów normalnych „niedokształcone”, drobne, odmienne od pierwszych. Pełnokwiatowość fiołków też nie była dla botaników i ogrodników tajemnicą, gdyż ze względu na swą wartość dekoracyjną stały się one od wielu już lat przedmiotem zabiegów hodowlanych. Prace naukowe jednakże w tym kierunku prowadzono nad łatwiejszymi obiektami. Starano się przede wszystkim o wyjaśnienie przyczyny występowania pełnokwiatowości i związanej z tem bezpłodności kwiatów. Omawiając powyższe, należy wspomnieć takie nazwiska jak *Malpighi*’ego, *Jungius*’a, *Camerarius*’a, *Linneus*za i innych, którzy się interesowali i pisali o zagadnieniu pełności kwiatów (cytuję z *Goebel*’a 1886). Jednakże obecnie ugruntowane pojęcie o powstaniu i historii rozwoju kwiatów pełnych u wielu rodzin *Angiospermae* zawdzięczamy przede wszystkim *Goebel*’owi, który w swej pracy z r. 1886 omawia między innymi, też stosunki, zachodzące w rodzinie *Viola* *ceae*

na przykładzie fjołka wonnego. Autor stwierdza, że fjołek nie jest wdzięcznym obiektem do czynienia ścisłych spostrzeżeń z powodu wielkiej zmienności kwiatów na jednym i tym samym osobniku. Kwiat pełny zachowuje jednakże kształt zygomorficzny. Kielich i korona podobne są do normalnych. Zamiast pręcików występują listki w jednym czy dwóch okółkach. Owocolistki zostają częściowo zmienione w płatki, powiększając tylko liczbę ich od 5 — 8. Mimo stałego powtarzania się tego zjawiska, mamy tu do czynienia z wielką zmiennością. Zmienność występuje przede wszystkim w ilości wytworzonych płatków. Jednakże sprawa, dotycząca wyłuszczonych stosunków, jest jeszcze ciemną. Prac w tym zakresie na fjołku, prócz nielicznych wzmianek (G o e b e l, H e g i, B o n i e r), niema. Z opinią G o e b e l'a zgadzają się wszyscy autorzy nowych podręczników botanicznych.

Należy jednak stwierdzić, że u fjołka wonnego występuje całkowity zanik organów rozrodczych, a w związku z tem procesów płciowych, co znowu wywołuje całkowitą bezpłodność kwiatów V i o l a. Głębszej przyczyny tego zjawiska dotychczas nie znamy. Wytwarzanie u osobników o kwiatach pojedynczych fjołka wonnego kwiatów chasmo — i kleistogamicznych jest naogół znane. W oświetleniu G o e b e l'a (1904), jest ono wywołane różniami a niekorzystnymi warunkami odżywiania, zdaniem innych autorów, zespołem oddziaływujących warunków środowiska (R i t z e r o w H. 1907), względnie czynnikami natury genetycznej C o r r e n s C. 1926 i S c h ü r h o f f 1926. Przyczyny, wywołujące powstawanie kleistogamii, nie zostały dotychczas całkowicie wyjaśnione. W każdym razie trudno sobie zjawisko powyższe tłumaczyć koniecznością biologiczną wytwarzania nasion, jak to czyni K i r c h n e r (1886) i L u d w i g (1895), wobec faktu zaobserwowania przezemnie drobnych kwiatków zamkniętych u fjołka pełnego. Do bliższego zbadania tych utworów zachęciła mnie idea dopiero co wymienionych autorów. Zachodziło bowiem pytanie, czy czasem drobne kwiaty nie są normalnie kleistogamicznymi, wtedy bowiem bezpłodność kwiatów dużych (otwierających się) byłaby zastąpiona obfitym wytwarzaniem nasion kwiatów zamkniętych. Okazało się jednak, że te drobne utwory, które zewnętrznym swoim wyglądem, długością szypułki i miejscem osadzenia na rozłogach jakoteż okresem występowania na roślinie, przypominają zupełnie kwiaty kleistogamiczne fjołka pojedynczego, w budowie wewnętrznej są typowymi kwiatkami pełnymi.

Opisane kwiaty utrwalalem w różnych porach okresu wegetacyjnego, w różnych stadiach rozwoju, pragnąłem bowiem posiadać jaknajwięcej materiału porównawczego. Jako utrwalacza używałem płynu *N a w a s c h i n a* (formalina, kwas chromowy, kwas octowy w/g proporcji podanych przez *K a r p e t s c h e n k o* 1928 r.) Z powodu drobnych rozmiarów kwiatków, należało je krajać na mikrotomie. Grubość skrawków wynosiła 7 mikronów.

Morfologicznie były to więc utwory analogiczne do kwiatów kłestogamicznych opisanych w pracach wielu autorów (*H. v. Mohl, Leclerc du Sablon, Goebel, K., Margaret, A., Górczyński, T., Weste, G. i inn.*) Osadzone na krótkich szypułkach kwiatowych, umieszczonych bezpośrednio na rozłogach, nigdy nie wystają jak normalne, otwierające się, z ponad listków krzaczka. Często też z powodu swego osadzenia bywają przykryte wraz z rozłogami niegrubą warstwą ziemi. Zabarwienie tym kwiatom nadają zielone działki, które prawie szczelnie zamykają cały pączek. Jeśli jednak widać wierzchołki płatków (w starszych stadiach), to te mają kolor jasno fioletowy. Zresztą zabarwienie płatków nie jest wszędzie jednakowe. Zewnętrzne płatki mają kolor fioletowawy, do wewnątrz płatki stopniowo tracą barwnik, aż płatki wewnętrzne są zielonkawe, bezbarwne lub przezroczyste.

Kształt kwiatka zamkniętego, pełnego nie przypomina pączka kwiatu normalnego: jest on aktynomorficzny. Zygomorfizm więc zachowuje się mimo pełnokwiatowości w kwiatach dużych, otwartych, ginie natomiast w kwiatkach zamkniętych. Stosunki ilościowe zewnętrznych okółków listków kwiatowych podobne są do normalnych; co można według utartego sposobu znakowania napisać $K_5 C_5$. W przestrzeni, ograniczonej działkami i płatkami, rozwija się z pręcików i słupka mnóstwo mniejszych płatków, które całkowicie wypełniają wolne miejsca. Ustalić jednakże liczby okółków ani tembardziej płatków z powodu małych rozmiarów kwiatu nie udało się.

Wielkość kwiatów zamkniętych jest dość różna. Często występują zupełnie indywidualne wahania w zależności widocznie od warunków zewnętrznych, jak wilgoć, nasświetlenie, temperatura i t. p. W młodych stadiach grubość pączka odpowiada wymiarom szypułki, gdyż żadnego zróżniczkowania na jej końcu dostrzec nie można. Później zaczyna się wyłaniać kształt samego kwiatka i aż do momentu zaprzestanie wzrostu formuje się po-

woli mały twór, dochodząc średniej długości 1,5 mm i szerokości około 1 mm.

Okres występowania kwiatów zamkniętych u fioletka pełnego trwa od maja do października. Obserwacje przeprowadzono w ten sposób, że doniczki z roślinkami na początku maja przesadzono do gruntu. Początkowo otrzymano wielką obfitość kwiatów (pełnych, ale dużych i otwierających się), dopiero pod koniec maja i na początku czerwca zaczynały się pokazywać tylko kwiaty drobne. Polewanie, przekładanie do wilgotnego inspektu i ocienianie nie pomagało. Później przez całe lato, często podczas dużych susz, kwiatki „pseudokleistogamiczne” wytwarzały się normalnie. We wrześniu doniczki przenoszono do szklarni o zmiennej dobowej temperaturze (16-24°C). Roślinki dawały dalej kwiaty drobne i stan ten trwał aż do końca października, potem kwitnienie ustawało. Przerwa trwała do maja.

Trwałość kwiatów nie była wielka. Zwykle okres rozwojowy od powstania młodego pędu kwiatowego do jego degeneracji zamykał się w granicach dwóch tygodni. W końcu kwiatek tracił całkowicie zabarwienie i zasychał wraz z szypułką na pędzie, podobnie zresztą jak kwiaty pełne, otwarte.

BUDOWA WEWNĘTRZNA KWIATU.

Ryciny 37 i 38 dają nam obraz przekrojów zamkniętych, drobnych kwiatów rozłogowych. Obydwa były one dobrze rozwinięte w okresie „dojrzałości” przed degeneracją płatków. Wykazują one jednak wielką różnorodność pod względem ilości okółków, ilości płatków, budowy ich i układu wewnątrz kwiatka. Obydwie ryciny wskazują, że kwiatek cały zamknięty jest listkami kielicha. Płatki zaś wypełniają całą, powstałą między działkami przestrzeń. Rycina pierwsza pokazuje częstszą formę kwiatu. Występuje tu kilka okółków płatków. Zewnętrzne są już dobrze wyrośnięte, na wierzchołkach jedynie posiadają pewne strefy tkanek twórczych. Wewnętrzna część kwiatu wypełniona jest płatkami młodem, które na całej powierzchni przekroju wykazują cechy tkanek embrjonalnych. Środek podstawy kwiatu (dna kwiatowego), miejsce dawniej zajęte przez zalążnię, wykazuje głęboką szczelinę, której brzegi są pokryte wałkami wzrostowymi. Cała wyżej wymieniona, okolica dna kwiatowego ma charakter wybitnie embrjonalny, jednakże tylko w niewielu warstwach peryferycznych, w głębi bowiem mamy normalną tkankę mięksisową. Istnieje więc możliwość

Ryc. 37

Ryc. 38

Ryc. 37. Przekrój podłużny pełnego kwiatu zamkniętego z okresu „dojrzałości.” Powiększenie mikr. obj. 3 okul. 5 Leitz’a, około 51.

Ryc. 38. Przekrój podłużny kwiatka zamkniętego o charakterystycznym układzie płatków, powstałych z organów rozrodczych. Powiększenie mikr. obj. 3 okul. 5 Leitz’a, około 51.

powstania wielu nowych płatków drogą proliferacji (przerastanie, bujanie) tkanek a nie tylko, jak G c e b e l (1886) sądzi, przekształcania owocolistków w płatki, których jest znacznie więcej niżby to wypadało z przyjęcia nawet podwójnej ilości płatków, mogących powstać z owocolistków przez rozszczepienie wałków wzrostowych. Płatki na tym kwiecie ułożone były regularnie, typowo dla tego rodzaju tworów. Każdy listek okółka zewnętrznego przykrywał w całości płatki okółków wewnętrznych. Stąd na przekroju kwiatu znajdujemy bardzo niewiele całkowicie wzdłuż przeciętych płatków. Po wypełnieniu już wszystkich luk przez rozrastające się listki tendencja przerostowo-rozwojowa bynajmniej nie ustaje, ale z dna kwiatkowego wytwarzają się nowe wałki wzrostowe wtedy nawet, kiedy zewnętrzne listki zaczynają już degenerować. Oczywiście, iż im w tkance więcej będzie elementów embrjonalnych, tem szybciej i łatwiej będzie tam później przebiegać zwyrodnienie, tworząc z tych miejsc ośrodki degeneracji.

Ryc. 38 wykazuje odmienne od uprzednio opisanych stosunki. Już na pierwszy rzut oka na przekroju widać większą liczbę płatków, różną ich budowę i układ. Mogłoby się wydawać, iż kwiatek ten jest starszym i dlatego ma więcej zbite i bardziej cienie listki

W rzeczywistości obydwie ryciny robiono z kwiatów, w tym samym czasie powstałych i utrwalonych. Mamy tu tylko do czynienia z pewnemi różnicami, co zresztą było obserwowane dla kwiatów otwierających się. Na miejscu zalążni widzimy wiele płatków specjalnie ułożonych. Łatwiej będzie zrozumieć historję rozwoju tych licznych listków, gdy porównamy opisywany przekrój z ryc. 50 pracy mojej z 1929 r. str. 278, przedstawiającą przekrój kwiatka kleistogamicznego fioletka pojedynczego. Widać tam między rozcięciami wzdłuż owocolistkami szczelinę, stanowiącą zarazem kanał przewodowy słupka dla łagiewek pyłkowych. Rycina 38 daje nam obraz kilku szeregów płatków, ułożonych w ten sposób, że zagięte brzegi nie nakładały się na siebie, ale po zetknięciu się, zaginały się brzegami do wewnątrz, wytwarzając pośrodku rodzaj kanalika. Układ więc tych płatków wskazuje poniekąd na ich pochodzenie. Według wszelkiego prawdopodobieństwa są to zmienione owocolistki. Dziwną tylko wydaje się ich ilość. Środek dna kwiatowego jest tu mniej zmieniony i ma charakter dna zalążni. Talerzykowaty pagórek, na przekroju podłużnym, wcina się dwiema szczelinami w głąb tkanek, które jak i na ryc. 37 do pewnej grubości mają cechy wybitnie embrjonalne.

Opisane przekroje kwiatów zamkniętych dotyczą stadiów starszych, okresu najsilniejszego rozwoju. Pragnąc jednakże poznać budowę kwiatów i momenty przejściowe przy wytwarzaniu płatków w różnych fazach rozwojowych, utrwalam je od najmłodszych, ledwie zawiązanych na pędzie pączków, aż do pierwszych stadiów degeneracji, którą spotykamy u wszystkich starszych kwiatów.

Rozpatrywano pączki kwiatowe zupełnie młode. Wszystkie listki nosiły charakter tkanki twórczej. Najsilniej rozwinięte działki obejmowały parę zaledwie wałków wzrostowych, mających wytworzyć płatki okółka zewnętrznego. Kwiaty nieco starsze wykazywały dalszy wzrost pączka, powiększenie przestrzeni wolnych między działkami, wzrost wierzchołkowy płatków starszych i wytwarzanie nowych wałków, podobnych zupełnie do pierwszych z okresu wcześniejszego. Szczegółowe rozpatrywanie wewnętrznych okółków dla wykrycia różnic między listkami „wegetatywnymi”, a powstałymi z pręcików czy owocolistków, pozostało bez jakiegokolwiek rezultatu. Wszystkie prawie płatki tego samego kwiatka były pod względem budowy anatomicznej mniej lub więcej jednakowe, różniąc się tylko kształtem zewnętrznym. W młodych kwiatkach tkanki płatków nie są jeszcze zróżnicowane. Ko-

mórki przekrajanych organów są prawie wszystkie jednakowe, pełne plazmy, o dość dużych jądrach z często spotykanymi stadjami podziałowemi. Dopiero później, skoro na terenie pączka możemy już dużo płatków zaobserwować, następuje u najstarszych pewnie różnicowanie tkanek. Widzimy więc skórkę z jednej i drugiej strony listka, którego wewnątrz wypełnione jest miękkim zasadniczym. Na terenie tego ostatniego występują wiązki sitkowo-naczyniowe, składające się z drobnych na przekroju poprzecznym komórek (ryc. 1 Tabl. VII). W tym samym czasie zaczynają się wytwarzać na działkach i płatkach opisywanych kwiatków specjalne gruczoły, noszące indentywny do opisanych w mej pracy z 1929 r. (str. 280 ryc 52) charakter. Wytwarzanie w tym wypadku gruczołów wydzielniczych niema nic wspólnego z udziałem ich w funkcji rozrodczej rośliny, czego prawdopodobieństwa rad byłem się dopatrzyć przy opisie powstania i rozwoju nasion w kwiatkach kleistogamicznych u *Viola odorata*. I w obecnym wypadku gruczoły w budowie wewnętrznej podobne są do dawniej opisanych. Komórki posiadają silnie barwiącą się plazmę i większe od komórek normalnych płatka czy działki jądro. Wydzielają one substancję silnie załamującą światło, łatwo chłonącą barwniki i stanowiące osłonę gruczołu o charakterystycznym wyglądem (ryc. 2. Tabl. VII).

Mimo zbadania bardzo wielu pokrajanych pełnych kwiatów zamkniętych w różnych stadjach rozwojowych, nie udało mi się zaobserwować typowych form przejściowych między organami rozrodczymi, jak pręciki i słupki, a wegetatywnymi, co przecież wielokrotnie u innych roślin obserwowano. Wyjątkowo raz jeden tylko znaleziono w kwiatku płatek z charakterystycznym zgrubieniem na końcu. Płatek ten wykazał w budowie swej (charakterystyczny układ tkanek i wygląd elementów składowych) wyraźne podobieństwo do budowy pylnika. Kilka warstw peryferycznych tego zgrubienia (ryc. 3 i 4 Tabl. VII) miało wygląd normalny. Komórki drobne posiadały nikłą zawartość plazmatyczną z jądrem, w którym tylko jąderko silnie się barwiło. Warstwy wewnętrzne komórek, idąc stopniowo w głąb, z każdym szeregiem stawały się większe i bogatsze w plazmę. W układzie daje się zaobserwować wyraźną koncentryczność. Homologicznych warstw do ścian pylnikowych nie można się tu właśnie dopatrzyć. Dopiero środkowa grupa wyróżnia się jakością i zwartym układem. Pierwszy szereg komórek, otaczających „środkowe”, nosi do pewnego stopnia cechy warstwy tapetowej (ryc.

4 Tabl. VII). Różnice występują jednak w fizycznych własnościach tych zespołów komórkowych, dając różny obraz skurczu plazmatycznego, podczas plazmoliny przy utrwalaniu kwiatów. W rezultacie widać ostrą granicę między sąsiednimi warstwami. Tkanka, grająca tu rolę warstwy tapetowej, posiada pewne cechy tej ostatniej w normalnym jej stanie. Plazma jest gęstsza, zbita i silniej barwiąca się, a jądro obok dobrze zabarwionego jąderka wykazują tylko słabo widoczną siateczkę. Mimo ogólnego podobieństwa ta tkanka różni się od otaczających wielkością komórek i obecnością w jądrach stosunkowo większych jąderek. Pochodzenia i dalszych losów opisanej tkanki wyjaśnić nie sposób, gdyż tylko na jednym egzemplarzu to zjawisko zaobserwowano. Centralne stanowisko zgrubienia płatkowego zajmowała grupa komórek największych. Ogólnie możnaby nazwać tę grupę komórek „pseudoprotarchesporium”. Poszczególne bowiem elementy, jak i całe gniazdo tychże robią wrażenie przekrajanej komory pyłkowej, będącej w stadium komórek pramacierzystych pyłku w okresie intensywnego wzrostu, wykazując stosunki podobne do opisanych u *L a m i u m a m p l e x i c a u l e* ryć. 1 i 2 Tabl. XV w pracy piszącego z 1929 r. Komórki pojedyncze są duże, dwa lub więcej razy większe od komórek tapetowych (ryć. 4 Tabl. VII) a od normalnych wegetatywnych kilka razy, posiadają plazmę gęstą, po utrwaleniu zwakuolizowaną, wykazującą mniej lub więcej równomierną ziarnistą strukturę. Jądra tych pseudo-archesporjalnych komórek, są większe od jąder komórek otaczających. Zawartość jednak jest taka sama, jak w komórkach warstwy tapetowej. Naogół są to jądra b. ubogie w chromatynę i oprócz dużych, silnie wybarwionych, jąderek i delikatnej siateczki jądrowej, prawie bezbarwnej (ryć. 5 Tabl. VII) nic innego, dającego się wyróżnić optycznie, nie zauważono. Opierając się tedy na charakterze jądra i przejściowym wyglądzie tkanki, możemy sądzić, że mamy tu do czynienia nie z pramacierzystymi komórkami pyłku, tylko z odmiennymi komórkami wegetatywnymi, których zewnętrzne jedynie właściwości mogą do pewnego stopnia przypominać elementy składowe normalnego archesporjum.

DEGENERACJA I ZANIK KWIATÓW.

Rozwijając się i rosnąc, zamknięty kwiatek dochodzi do maksymalnej długości 2 mm. Te pod wieloma względami zewnętrznie podobne do kwiatów kleistogamicznych utwory nie zdradzają tendencji otwierania się, ale po osiągnięciu największego rozwoju

zaczynają powoli degenerować. Okres między całkowitem „dojrzeniem” kwiatka, a pierwszymi objawami degeneracji trwa kilka dni, najczęściej 2-3. Zwyródnienie tkanek poszczególnych części kwiatu następuje dość szybko z dwu stron. Przedewszystkiem degenerują górne płatki, później zaś następuje obumieranie stopniowe wszystkich listków w charakterystyczny sposób. Wraz z zaawansowanym procesem zanikowym płatków występuje silne zwyródnienie dna kwiatowego w miejscu najsilniejszego wytwarzania wałków twórczych (zawiązki na płatki ryc. 37 i 38 w tekście).

Degeneracja płatków może przebiegać w różny sposób. Początkowo plazma komórek degenerującej strefy listka przywiera cienką tylko warstwą do ścianek, później staje się grubo ziarnistą i zaczyna silniej barwić się. Powoli woreczek primordjalny traci swój regularny kształt: widać, że plazma zamiera, komórki zaś tracą całkowicie turgor. Porządek występowania zwyródnień w tkankach płatkowych nie jest jednakowy: a) zanikają wew-

Ryc. 39.

Płatek w stadium degeneracji. Pow. mikr. obj. 7, okul. 10 Leitz'a, około 630

a) degeneracja tkanek wewnętrznych,

b) degeneracja tkanek wewnętrznych i dolnej skórki,

c) degeneracja krawędziowa płatka.

nętrzne warstwy komórek miękkiszowych, podczas kiedy epidermis z jednej i drugiej strony może przez dłuższy czas pozostawać niezmienny; b) wszystkie warstwy, prócz górnej skórki, zamierają; c) występuje degeneracja brzegów, destrukcja tkanek posuwa się ku środkowi na całym przekroju listka. Mając na uwadze opisane sposoby destrukcji i zaniku płatków, możnaby wysnuć wniosek, że występuje tu działanie pewnych ognisk degeneracji. Po bliższem jednak zbadaniu zjawiska, okazuje się, że dość często występują w jednym kwiatku wszystkie typy zwyrodnienia, aczkolwiek zdarzają się też kwiaty, degenerujące wyłącznie jednym tylko sposobem. Różnorodność procesów świadczy przeciwko przyjęciu działania ośrodków zwyrodnienia przy zaniku płatków.

Bezpośrednio w parze ze zmianami natury chemicznej i fizycznej plazmy, pod wpływem mechanicznego ucisku, następuje zgniatanie błon zdegenerowanych komórek (ryc. 39 a. b. c. w tekście).

Najbardziej oporną częścią listka przeciwko zwyrodnieniu jest okolica wiązki sitkowo-naczyniowej, t. zw. nerwu. Tkanki te, jako bezpośrednio sąsiadujące z arterją, dostarczającą substancji odżywczych, najdłużej zachowują żywotność plazmy swych komórek, a prawie wcale nie podlegają zniekształceniom natury mechanicznej (ryc. 40 w tekście).

Ryc. 40.

Przekrój poprzeczny wyrodniałego płatka w okolicy nerwu. Pow. mikr. obj. immersja. 1/12, okul. 6 comp. Leitz'a, około 820

Znajdujemy tu duże, silnie barwiące się komórki wydzielnicze, na przekroju poprzecznym nieregularnie wielokątne, na podłużnym wydłużone (2 do 3 razy dłuższe niż szerokie). Elementy te wypełnione są substancjami wydzielonemi i plazmą. Zawartość bywa, jak widzimy na ryc. 40, raz drobnoziarnista, to znów składająca się z ciał większych, regularnie owalnych, które często spotykamy na terenie komórki wraz z utworami ziarnistemi i plazmą. Że te elementy wydzielnicze są żywe, o tem świadczy jądro, dające się tu i owdzie wykryć w masie ziarnistości. Zabarwienie naturalne wydzielonych ciał jest złoto żółte, po zabarwieniu safraniną, silnie czerwone. Najprawdopodobniej są to ciała natury tłuszczowej t. zw. olejki eteryczne, które jak wiemy, produkowane są w większych ilościach w płatkach kwiatów otwierających się fioletka wonnego.

W końcowej fazie degeneracji płatki przedstawiają się jako bardzo cienkie, przezroczyste blaszki, w których tylko nerwy ciemniejszymi zarysowują się linjami.

W okresie wyrodnienia płatków obserwujemy też zjawiska zaniku tkanek dna kwiatowego. Jest rzeczą bardzo ciekawą, że degeneracja tych miejsc ma zgoła inny przebieg, niż w płatkach. Przedewszystkiem następuje tu zanik błon komórkowych na terenie dawnej szczeliny i okolic najbardziej rozrastających się. Po częściowo zwyrodnienie obejmuje niewiele komórek. Po rozpuszczeniu błon treść plazmatyczna komórek wylewa się i miesza na wspólnem terytorjum. Dopiero po pewnym czasie występują zmiany strukturalne i powolne zamieranie masy plazmatycznej (ryc. 6 Tabl. VII). Komórki, otaczające miejsce zwyrodniałe, jak to widać na przytoczonej rycinie, posiadają daleko większe wymiary, niż normalne miękiszowe. Te komórki przedewszystkiem podlegają degeneracji. Zawartość plazmatyczna na większych zwyrodniałych przestrzeniach tworzy coś w rodzaju syncytium o charakterze wybitnie anormalnym (ryc. 7 Tabl. VII). Degeneracja bierze początek w miejscu najbardziej dawniej czynnych tkanek warstw podepidermalnych dna kwiatowego. Dopiero później rozszerza się strefa zwyrodnienia, wytwarzając duże przerwy w tkance miękiszowej dna kwiatowego. Przerwy te wypełniają się śluzowatemi resztkami plazmy zniszczonych komórek. Pozostałe, przedewszystkiem otaczające przestrzeń zdegenerowaną komórki, posiadają bardzo silny wzrost i wykazują kształt a czasami i zawartość podobną do elementów wydzielniczych. Wydaje się więc rzeczą wielce prawdopodobną, iż otaczające zwyrodniałą okolicę komór-

ki, dzięki zniszczeniu poprzednich, zyskują podniecie natury bądź hormonalnej (nekrohormozy Haberlandt'a) bądź odżywczej przez pobranie pewnych substancyj, powstałych z degeneratów, a mogących jeszcze służyć za pewnego rodzaju substrat, pod którego wpływem tak wybitnie wyróżniają się z pośród innych kom. miękkiszowych (ryc 7. Tabl. VII). Na rycinie tej widzimy przestrzeń wypełnioną substancją płynnośluzowatego charakteru, powstałą z rozpuszczonych błon i zmieszanych protoplastów. Na terenie tej pseudosłuzni możemy od czasu do czasu zupełnie wyraźnie zaobserwować jądra niekiedy zdrowe, częściej zdegenerowane. Komórki otaczające w pierwszej warstwie wykazują wybitny wpływ swego położenia. Kształt ich mówi nam, że są one w stanie silnego turgoru. O żywotności ich nie można sobie wyrobić pewnego sądu, gdyż podziałów ani komórek, ani jąder nie zaobserwowano. Elementy te posiadają pęcherzykowaty kształt, przypominają niekiedy do złudzenia komórki, wyścielające kanał szyjkowy w zalążni wielu roślin. Degeneracja jednakże, po oddzieleniu się strefą graniczną od tkanki zdrowej, mimo tego postępuje naprzód i w krótkim czasie cała przestrzeń, zajęta przez miękisz dna kwiatowego, ulega zwyrodnieniu.

Nazewnątrz kwiatek taki staje się bezbarwny, często przezroczysty; tkanki tracą turgor i kwiat zwisa na szypułce, a gdy i ta zacznie gnić, opada na ziemię i ulega rozkładowi.

W ten sposób jak widzieliśmy roślina wytworzyła kwiaty o zgoła nieokreślonej biologicznej celowości. Zjawiska tego kleistogamją nazwać niepodobna, brak tu bowiem organów rozrodczych i funkcj, jakie one mają spełniać. Dawniejsza literatura niejednokrotnie (Darwin, Ascherson, Rössler, Leclerc du Sablon, Raciborski M., Okada-Yonosuki i inni) wskazywała na dziwne sposoby przystosowania się w budowie organów rozrodczych kwiatu do celów zapłodnienia i ewentualnego zabezpieczenia oraz zapewnienia najkorzystniejszych warunków dla wytworzenia zarodka i nasienia. Nie możemy też się zgodzić na zdanie Kirchner'a i Ludwiga, że przyczyną kleistogamji jest konieczność biologiczna zachowania gatunku względnie wytwarzania nasion. Teoria Goebel'a (Anpassungstheorie) też nie znajduje w opisywanym wypadku całkowitego poparcia. Raczej zdania Corrensa (1926), który w badaniach hodowlanych nie potwierdził związku między wymienianym zjawiskiem, a czynnikami, podawanymi jako przyczyny przez wielu wcześniejszych badaczy, przypisując

je genetycznym własnościami gatunków (podobnie jak i S c h ü r h o f f a) odpowiadałoby tłumaczeniu moich obserwacji nad pełnym fioletem wonnym. Wracając jednakże do kwestji terminu, uważam za konieczne znalezienie słowa o ogólniejszem znaczeniu, któreby obejmowało i fakty opisane. Takim byłby według mego zdania, termin kleistoflorja; na oznaczenie zjawiska wytwarzania drobnych, nigdy nie otwierających się kwiatów, bez wnikania w szczegóły budowy i procesów, odbywających się wewnątrz.

WNIOSKI OGÓLNE.

- 1) U *Viola odorata* fl. pleno hort. występują, oprócz kwiatów normalnych, pełnych, na wysokich szypułkach, zamknięte kwiaty drobne, zewnętrznym kształtem, długością szypułki i osadzeniem jej na rozłogach, zupełnie podobne do kw. kleistogamicznych pojedynczego, normalnego fiołka wonnego.
- 2) Okresy występowania kwiatów zamkniętych u fiołka pełnego odpowiadały okresom wytwarzania kw. kleistogamicznych fiołka pojedynczego.
- 3) W rozwoju kwiatów stwierdzono obecność typowej „petalomanji” G o e b e l' a. Kwiat składa się z zewnętrznego okółka działek i wielu okółków płatków. Hość płatków, powstałych przez przeobrażenie się organów rozrodczych, jest najprawdopodobniej zmienną.
- 4) W budowie płatków nie znajduje się typowych form przejściowych pręcików w płatki, ani śladów zalążków na miejscu zalążni.
- 5) Proces rozwojowy kwiatu przebiega od zewnątrz ku środkowi. Powierzchnia dna kwiatowego w miejscu dawniej występującej tu zalążni najdłużej utrzymuje się w formie wałków wzrostowych, przy równoczesnem wytwarzaniu nieregularnych fałd i głębokich szczelin.
- 6) Kwiaty zamknięte wytwarzają na końcach działek i płatków gruczoły wydzielnicze, podobne do tych, jakie opisano u kw. kleistogamicznych.
- 7) W jednym wypadku znaleziono płatek anormalny, noszący ślady przeobrażeń z pręcika. Na przekroju poprzecznym tego utworu zaobserwowano grupę komórek, przypominających komórki protoarchesporjalne pyłku swoim kształtem zewnętrznym i zawartością plazmy. Jednakże, ze względu na obecność

wielu warstw przejściowych między miększym normalnym, a wyróżnioną grupą komórek, są one prawdopodobnie elementami wegetatywnymi.

- 8) W degeneracji kwiatów wyróżniono 2 typy: a) degeneracja płatków przebiega w ten sposób, że przedewszystkiem wyrodnienie w komórkach plazma i jądro, potem, pod wpływem mechanicznego ucisku, cała tkanka zostaje zgnieciona. Jedynie wiązki opierają się bardzo długo procesom rozkładowym i działaniu mechanicznemu. b) Przy zanikaniu tkanek dna kwiatowego, początkowo zostaje rozpuszczona błona komórek, przyczem treść ich wylewa się do wspólnej wolnej przestrzeni, następnie degeneruje plazma i jądra. Komórki, otaczające okolice, objęte destrukcją, zdają się być pobudzone do wzrostu pod wpływem degenerującej masy plazmatycznej, wypełniającej szczeliny po rozpuszczonych tkankach.
- 9) Całkowite zwyrodnienie kwiatka polega na dezorganizacji wszystkich jego części. Po tym fakcie szypułka więdnie, opada na ziemię i ulega rozkładowi.
- 10) Opisane zjawisko nazwano kleistoflorją, terminem ogólnym, który określa zdolność wytwarzania kwiatów drobnych, zamkniętych, bez wnikania w szczegóły ich budowy wewnętrznej.

Pracę wykonano w Zakładzie Botaniki Ogólnej Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego.

Panu Profesorowi Doktorowi S e w e r y n o w i D z i u b a ł t o w s k i e m u za Jego cenne rady tudzież za nadzwyczajnie przychylne ustosunkowanie się do mych badań składam serdeczne podziękowanie.

OPIS TABLICZY VII.

Ryciny były robione pod różnemi powiększeniami. Posługiwałem się jednak często obiektywem t. zw. immersją $\frac{1}{12}$ oraz ob. 7 i 3 Leitz'a, tudzież okularami 5x, 2, 3, 4, 10x, 6 comp., 15x peripl. i 25x peripl. tejże firmy. Używałem także aparatu rysunkowego Leitz'a.

- Ryć. 1. Przekrój poprzeczny płatka normalnego.
Pow. mikr. obj. 7, okul. 3 L., około 500.
- Ryć. 2. Gruczoł wydzielniczy na brzegu działki. Przekrój poprzeczny.
Pow. mikr. obj. imm. $\frac{1}{12}$, okul. 6 comp. L., około 850.
- Ryć. 3. Przekrój płatka z resztkami tkanek pylnikowych. Pólschemat.
Pow. mikr. obj. 7, okul. 3. L., około 500.
- Ryć. 4. Przekrój płatka z resztkami tkanek pylnikowych. Zespół komórek pseudoprotoarchesporjalnych.
Pow. mikr. obj. imm. $\frac{1}{12}$, okul. periplanat. 15x. L., około 1430.

- Ryc. 5. Komórki płatków, odpowiadające kom. pramacierzystym pylnika.
Pow. mikr. obj. imm. 1/12, okul. peripl 25x, L. około 2400.
- Ryc. 6. Początek degeneracji tkanek dna kwiatowego. Podłużny przekrój kwiatu.
Pow. mikr. obj. imm. 1/12, okul. 6 comp. L. około 820.
- Ryc. 7. Degeneracja dna kwiatowego w pełni rozwoju. Podłużny przekrój kwiatka.
Pow. mikr. obj. imm. 1/12, okul. peripl. 15x. L. około 1430.
- (Tablicę zmniejszono w druku do połowy).

SPIS LITERATURY.

1. Correns, C. 1926. Biol. Centralblatt B. 46, H. 12.
2. Goebel, K. 1886. Jahrb. f. Wiss. Bot. B. 17.
3. Goebel, K. 1898-1900, 1913. Organographie der Pflanzen.
4. Goebel, K. 1904. Biol. Centralblatt B. XXIV.
5. Goebel, K. 1905 Flora, Ergänzungsband.
6. Gorczyński, T. 1929. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. VI. N. 3.
7. Hegi, G. Illustr. Flora von Mittel-Europa B. X. Teil. I.
8. Kirchner, O. 1886 Progr. Zeit. Land Akad. Hoh. Stutgart. Jahrg. 68.
9. Ludwig, F. 1895. Biologie d. Pflanzen.
10. Leclerc du Sablon 1900. Rev. Gen. d. Bot. T. XII.
11. Margaret, A. P. Magde. 1929. Annals of Botany Vol. XLIII. N. CLXXI.
12. Okada-Yonosuki et Otake-Tasaku 1930. Bot. Magaz. Tokyo. B. XLIV.
13. Raciborski, M. 1895. Flora B. 81.
14. Rössler, W. 1900. Flora B. 97.
15. Schürhoff, P. N. 1926. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell B. 42. H. 8.
16. Weste, Gertrude 1931. Annals of Botany B. XLIV.

RÉSUMÉ.

Outre les fleurs normales, pleines et qui s'ouvrent, il existe chez les *Viola odorata* fl. pleno hort. des fleurs petites, qui par leur aspect extérieur, la longueur du pédoncule et la fixation de celui-ci sur les stolons, rappellent entièrement les fleurs cléistogamiques de la violette simple. Chez la violette pleine, les périodes de la formation par la plante de fleurs fermées, correspondaient aux périodes de la formation de fleurs cléistogamiques chez la violette simple. Dans le développement des fleurs on a pu constater la typique „pétalomanie” de Goebel. La fleur se compose d'un seul verticille, des sépales et des plusieurs verticilles de pétales. Le nombre de pétales, qui proviennent de la métamorphose des organes reproductifs, est le plus probablement variable. L'examen le plus minutieux de la structure des fleurs n'a révélé aucune forme transitive des étamines en pétales ni même de traces d'ovules à la place d'ovaire. En ce qui concerne le développement, les verticilles extérieurs des fleurs se forment les

premiers. Les pétales, qui se forment à la surface du réceptacle, à la place de l'ancien ovaire, demeurent le plus longtemps à l'état de lobes de croissance. En même temps que les lobes il s'y forme des plis irréguliers et des fentes profondes. Les fleurs fermées produisent aux bords des pétales et des sepalés extérieurs des glandes sécrétrices qui ressemblent à celles qu'on a décrites chez les fleurs cléistogamiques. Il y a eu un seul cas exceptionnel ou on a trouvé un pétale qui portait les traces de la métamorphose d'une étamine. On a observé, dans la coupe transversale, un groupe de cellules, qui par leur aspect extérieur et l'abondance de plasma, rappelaient beaucoup les cellules protoarchésporales du pollen (cellules mères primordiales du pollen). Mais vu la présence de plusieurs couches transitives entre le parenchyme normal et le groupe de cellules qui on a distingué, celles-ci seront probablement des éléments végétatifs. Dans la dégénération des pétales on a distingué deux types: a) Le cours de la dégénération des pétales est le suivant: avant tout dégénère dans les cellules le plasma et le noyau. Sous l'influence de la pression extérieure tout le tissu s'écrase. Les faisceaux (nerfs) seuls résistent longtemps aux procès de destruction et à la pression mécanique. b) Pendant le dépérissement des tissus du réceptacle, au commencement, la membrane des cellules subit la résorption et leur contenu se verse dans l'espace commun; puis dégénèrent le plasma et le noyau. Sous l'influence de la masse plasmatique en dégénérescence, qui remplit les fentes, dues à la résorption des tissus, les cellules, qui entourent les terrains atteints par la destruction, semblent être excitées à la croissance. La dégénérescence complète de la fleur se fait par la désorganisation successive de toutes ses parties. Puis le pédoncule se fane, tombe et périt.

On a appelé cléistoflorie le phénomène décrit ci-dessus. Ce terme général indique la formation de fleurs petites, qui ne s'ouvrent jamais, sans approfondir les détails de structure intérieure.

Institut de Botanique de l'École Centrale Agronomique à Varsovie.