Trochę obserwacji nad zaburzeniami w rozwoju kwiatów u *Geum* L.

*Some observations on disturbances of floral development in Geum species
and hybrids.*

W. GAJEWSKI

Ogród Botaniczny U. W.

wpłynęło 10.I.1953 r.

W notatce tej pragnąłbym się podzielić kilkoma obserwacjami nad zaburzeniami w rozwoju i różnicowaniu się poszczególnych organów kwiatowych, jakie poczyniłem w czasie wieloletnich hodowli gatunków i mieszańców rodzaju *Geum*. Obserwacje moje nie były poparte żadnymi doświadczeniami, które by próbowały sztucznie wywołać zmiany w rozwoju kwiatu a dotyczą jedynie wypadków samorzutnych.

Mimo tego zasadniczego braku mogą one — mam nadzieję — rzucić pewne światło na procesy odbywające się przy różnicowaniu i wykształcaniu organów kwiatowych. Przyjęta tu zasada istnienia odrębnych czynników warunkujących formowanie się kwiatu, choć nie ma dotychczas dostatecznych podstaw eksperymentalnych, wydaje się najpłodniejszą na przyszłość hipotezą roboczą w tej dziedzinie fizjologii rozwoju.

BUDOWA NORMALNEGO KWIATU W RODZAJU GEUM

Nim przystąpię do opisu zaburzeń rozwojowych wydaje mi się celowym przedstawić w paru słowach budowę normalnego kwiatu *Geum*. Oczywiście w obrębie rodzaju *Geum* poszczególne gatunki posiadają różnie zbudowane kwiaty, ale pewne cechy są ogólne dla całego rodzaju.

Kwiat w rodzaju *Geum* składa się z kieliszka (*epicalyx*), kielicha (*calyx*), korony (*corona*) oraz z pręcikowia i słupkowania. Kielich i korona są zwykle 5-krotne, choć w zależności od gatunku a także i w obrębie gatunku i osobnika ilość ta może się wahać od 3 do 7—8. Kielich u podstawy tworzy mniej lub więcej wyraźną rurkę (*hypanthium*) o 5 działkach (*sepala*). Działki są wyprostowane lub odgięte, zielone zwykle podłużnie - trójkątne o brzegach prostych, rzadko ząbkowanych. Naprze-

ciw zatok między działkami znajdują się działki kieliszka podobnie wykształcone jak działki kielicha lecz znacznie od nich mniejsze. Czasami działki kieliszka występują w ilości podwójnej, po dwa między dwoma działkami kielicha. Po wewnętrznej stronie hypanthium tworzy się często rąbek-dysk (u niektórych gatunków niewidoczny) na zewnątrz niego mieści się strefa, z której wyrastają pręciki i płatki.

Pomiędzy działkami kielicha na zewnątrz od pasa pręcików wyrastają płatki w ilości zazwyczaj odpowiadającej ilości działek, czasem jednak ilość płatków bywa większa niż działek na skutek petaloidii pręcików. Pręcików jest dużo, o długich nitkach i okrągławych pylnikach. Słupkowo składające się z licznych pojedynczych, niezrosniętych owocolistków umieszczone jest na wypukłym, kulistym lub walcowatym dnie kwiatowym - osadniku (*receptaculum*). Osadnik umieszczony jest zwykle na krótkim odcinku osi sterylnej, która u pewnych gatunków, jak np. u *G. rivale*, wyrasta następnie w długi do 20 mm gynofor, wynoszący ponad kielich dojrzałe niełupki. Owocolistki zawierają jeden prosty zalążek i zakończone są słupkiem, który zależnie od podrodzaju bywa bardzo różnie wykształcony. Jest on bądź długi, prosty, długo owłosiony, zakończony krótką częścią znamieniową pozostającą wraz z całą szyjką trwale na niełupce, bądź też słupek podzielony jest na dwie części: dolną tak zw. *rostrum*, pozostające na niełupce i zakończone haczykowanym wygięciem i górną część znamieniową, która przed dojrzaniem niełupki odpada. Ilość owocolistków, w zależności od gatunku, waha się od kilkunastu do kilkuset.

Należy podkreślić, iż w rodzaju *Geum* zarówno części wegetatywne np. liście jak i kwiaty, wykazują dość dużą zmienność. Dotyczy to kształtu liści, ilości działek i płatków. Zasadniczo kwiaty są obupłciowe, ale i u czystych gatunków można spotkać czasem kwiaty męskie o niewykształconym słupkowi. Często też spotkać można u niektórych gatunków zamianę części pręcików na płatki, jak to widzimy np. u ogrodowych form *G. Quellyon*, które mają kwiaty „półpełne“. Choć tego rodzaju odchylenia od typu spotyka się u gatunków czystych, to jednak znacznie częściej różnego rodzaju zmiany w budowie kwiatów spotykamy u mieszańców międzygatunkowych i u ich potomstwa. Niektóre z ciekawszych wypadków, zaobserwowanych przeze mnie, opisane będą poniżej.

OPISY KWIATÓW O ZMIENIONEJ BUDOWIE

a) **P r z e r a s t a n i e** (*proliferatio*). Przerastanie kwiatów najczęściej występuje u *G. rivale* i różnych mieszańców z tym gatunkiem. Jest ono zawsze związane z jednoczesną zamianą (w większym lub mniejszym stopniu) kielicha i kieliszka na liście oraz zwykle częściową pelatoidią pręcików.

Figura 1 przedstawia przykład częściowej proliferacji u *Geum rivale*. Widzimy tu działki kielicha i kieliszka w postaci typowych liści na długich ogonkach w ilości po 6 w każdym okółku. Płatków jest 12 a więc ilość podwójna w stosunku do działek. Płatki wykazują charakterystyczną zmianę kształtu: mianowicie ich dolna część wykształca się w postaci długiego wąskiego paznokcia, dzięki czemu przybierają one też formę zbliżoną do liści o długim wąskim ogonku i szerokiej blaszce. Jest to też

Fig. 1. Częściowa proliferacja u *Geum rivale*. U dołu po lewej stronie płatek z kwiatu normalnego zaś po prawej stronie z kwiatu przedstawionego na fotografii z wydłużonym paznokciem.

Partial proliferation of the flower of *Geum rivale*. To the left a petal from normal flower, to the right from the photographed flower with elongated claw.

jakby częściowe przekształcanie się w liście jednak bez wytwarzania chlorofilu. Płatki na normalnych kwiatkach *G. rivale* też posiadają paznokieć ale znacznie krótszy. Długość całego płatka w kwiatkach normalnych wynosi 9 mm a w kwiatkach przerośniętych do 17 mm. Pręciki są tu wykształcone normalnie. Ze środka kwiatu wyrasta normalne słupkowie.

Figura 2a przedstawia wypadek typowej proliferacji u *G. rivale* z tą jednak różnicą, iż działki kielicha i kieliszka są w znacznie mniejszym stopniu zamienione na liście i nie są wyraźne zróżnicowane na blaszkę liściową i ogonek. Kielich i kieliszek jest tu 5-krotny. Płatków jest 10 również o wydłużonym paznokciu choć w mniejszym stopniu niż w wypadku poprzednim. Na pędzie wyrastającym ze środka kwiatu znajdują się 4 liście prawie całkowicie wykształcone jako płatki, w pachwinie których są małe pąki kwiatowe, na szczycie znajduje się pąk kwiatowy.

Bardzo podobny wypadek przedstawia fig. 2b również z *G. rivale*, który różni się od poprzedniego znacznie silniej zaznaczoną petaloidią pręcików (ilość płatków = 17). Wyrastający ze środka pęd posiada u podstawy kilka płatków, które stopniowo przechodzą w liście, tak iż dwa

ostatnie podkwiatki są już wykształcone jak liście. Pęd zakończony jest pękiem kwiatowym.

Liczne wypadki proliferacji obserwowałem u mieszańców *G. rivale* z innymi gatunkami. Dla przykładu opiszę kilka wypadków, które znalazłem w tym roku na kilku roślinach pokolenia F_3 *G. rivale* x *montanum*. Były to rośliny pokrojem i większością cech bardzo zbliżone do *G. rivale*, jednak tylko częściowo płodne.

Fig. 2. a — Proliferacja całkowita u *G. rivale*, na pędzie kwiatowym wyrastającym z dna kwiatowego umieszczone są liście prawie całkowicie przekształcone w płatki, (osobno narysowane z boku), w pachwinach niektórych z tych liści znajdują się pąki kwiatowe.

Total proliferation of the flower of *Geum rivale*, on the stem that has arisen from the flower they are leaves (drawn separately) transformed into petals, some bearing little lateral buds.

b — Inny wypadek proliferacji u *G. rivale* z wyraźnie zaznaczoną petaloidią pręcików. U podstawy pędu wyrastającego z dna kwiatowego znajdują się liście częściowo wykształcone jako płatki (narysowane osobno).

Another case of proliferation in *Geum rivale* with pronounced petaloidy of the stamens. At the base of the stem leaves partially transformed into petals (drawn separately).

Na bardziej obfitym materiale jaki występował w tej populacji można było prześledzić wyraźną korelację między stopniem przerastania kwiatów a głębokością zmian morfologicznych w działkach i płatkach. Figura 3a przedstawia kwiat gdzie działki kielicha uległy całkowitej zamianie na liście. Płatki w ilości 15 nie wykazują tu charakterystycznego wydłużenia paznokcia, niektóre jednak płatki znajdujące się w wewnętrznych okółkach uległy częściowej metamorfozie na liście i zawierały chlo-roplasty. W głębi kwiatu znajdowały się liczne pręciki a w środku normalnie wykształcone słupkowie na krótkim gynoforze. W tym wypadku nie można jeszcze mówić o proliferacji a jedynie o częściowej zamianie działek i płatków na liście. Figura 3b przedstawia studium silniejszej zamiany okwiatu na liście. Działki kielicha i kieliszka mają wyraźny cha-

Fig. 3. Trzy kwiaty z różnym stopniem proliferacji u roślin F_3 *G. montanum* $\times$ *rivale*. a — i b — kielich i kieliszek przekształcone na liście, wyraźna petaloidia pręcików. a — słupkowe siedzące, b — na wyraźnym gynoforze, c — jak poprzednie, lecz z dna kwiatowego wyrasta pęd zakończony kwiatem. Na dole oddzielnie narysowane płatki częściowo zamienione na liście.

Three flowers with different degrees of the proliferation from F_3 *G. montanum* $\times$ *rivale*, a — and b — Calyx and epicalyx transformed into leaves and pronounced petaloidy of the stamina, a — gynaecium normal sessile, b — gynaecium normal on long gynophore, c — calyx and corolla as in precedings but from the bottom of the flower a long stem terminated with a flower has arisen.

rakter liści. Płatków jest 10 o paznokciu niewydłużonym, przy czym niektóre są częściowo zzieleniałe. Pręciki są liczne. W środku na silnie wydłużonym gynoforze mieści się osadnik z normalnie wykształconym słupkowiem. Wreszcie w wypadku zilustrowanym na fig. 3c działki kielicha i kieliszka wykształcone są jak liście podzielone na ogonek i blaszkę. Płatki posiadają charakterystycznie silnie wydłużony paznokciec a ze środka wyrasta już typowy pęd z 2 podkwiatami zakończony pąkiem kwiatowym. Szereg ten nasuwa myśl, iż być może, proliferacja i zmiany morfologiczne okwiatu są wynikiem działania tych samych bodźców (substancji?) a raczej może niedostatecznej ilości substancji powodujących wytwarzanie się kwiatu. W wypadku małego ich niedoboru zmiany są niewielkie i do proliferacji nie dochodzi, zaś w wypadku większego deficytu, początkowy rozwój w kierunku kwiatu zostaje zniesiony całkowicie i rozwój dalszy odbywa się w kierunku wegetatywnym, co w rezultacie daje proliferację.

Ciekawy wypadek skrajnej proliferacji u mieszańca F_1 *G. montanum* $\times$ *macrophyllum* przedstawia fig. 4. Widzimy tu 5 działek kielicha wykształconych jako duże liście na długich ogonkach, na których wyrastają po dwa małe listki boczne. U podstawy ogonków wykształcone są typowe przylistki. Płatki posiadają silnie wydłużony paznokciec, przy czym można je ułożyć w szereg przedstawiający stopniowe przejście od płatka do liścia.

Na zdjęciu tym widać płatek, który posiada paznokieć i dolne części blaszki zielone jak u liścia, reszta blaszki jest żółta. Inny płatek posiada żółtą barwę i budowę płatka tylko w środkowej części lewej połowy blaszki, cała reszta jest zielona i wykształcona jako liść. Wreszcie inne płatki są już w całości typowymi liśćmi bez śladu żółtego zabarwienia i u nasady ich ogonków wykształciły się nawet przylistki. Pręcików w tym kwiecie nie ma już wcale, ze środka wyrasta normalnie ulistniony pęd posiadający liczne pąki kwiatowe.

U tego samego mieszańca występowały i inne zaburzenia w rozwoju kwiatów, spośród których jeden ciekawszy wypadek jest przedstawiony na fig. 5. Działki kielicha i kieliszka są tu również wykształcone

Fig. 4. Proliferacja kwiatu u mieszańca F_1 *G. montanum* $\times$ *macrophyllum*. Działki kielicha i kieliszka wykształcone jako liście z listkami bocznymi i przylistkami, płatki o różnym stopniu przekształcenia w liście z długimi paznokciami i blaszce w różnym stopniu żółtej (jak u płatków) lub zielonej (jak u liści).

*Proliferation of the flower in the F_1 hybrid *G. montanum* $\times$ *macrophyllum*. Sepals transformed into leaves with long stalks, lateral leaflets leaves with long stalks, lateral leaflets and stipules, petals in different degrees transformed into leaves with long claws (stalks) and with blades partially yellow (like in petals) and green (like in leaves).*

jako liście, choć w znacznie mniej doskonałym stopniu, nie podzielone na blaszkę i ogonek. Płatki występują w dużej ilości, bo aż 32, przy czym są one typowo wykształcone bez śladu paznokcia i barwy czysto żółtej; spotyka się za to liczne formy przejściowe między płatkami a pręcikami (fig. 5b). Dalsze okółki tworzą normalnie wykształcone pręciki. W środku kwiatu znajdują się na wypukłym osadniku liczne owocolistki, których dolne zewnętrzne okółki wykazują stadia stopniowej metamorfozy na liście. Szyjka słupkowa ulega tu spłaszczeniu i na brzegach jej wytwarza się charakterystyczne ząbkowanie, podczas gdy u podstawy widzimy jeszcze rozszerzoną zalążnię (rys. 5a). Widzimy tu przypadek gdy bodziec, wystarczający do częściowej zamiany kielicha na liście i pręcików na płatki był niedostatecznie silny aby wywołać wytworzenie się pędu z dna kwiatowego, spowodował jednak częściową zamianę owocolistków na

Dotychczas opisane wypadki dotyczyły roślin, na których tylko pewne kwiaty ulegały opisanym zaburzeniom rozwojowym, podczas gdy reszta kwiatów wykazywała normalną budowę. U całego jednak szeregu mieszańców F_1 i różnego rodzaju potomstwa mieszańców wystąpiły charakterystyczne zmiany w budowie kwiatów, dotyczące wszystkich lub większości kwiatów danego osobnika lub całego pokolenia. O ile w poprzednich wypadkach przyczyny miały charakter lokalny to w tych wypadkach istnieją dane aby przypuszczać, iż zmiany w kwiatach są wynikiem natury mieszańcowej danego osobnika czy pokolenia i że mogą mieć podkład dziedziczny, a w każdym razie natury wewnętrznej.

Fig. 5. Kwiat mieszańca F_1 *G. montanum* $\times$ *macrophyllum* wykazujący: zlistnienie kielicha, b—c petaloidię pręcików i d — częściową zamianę owocolistków na liście. — A flower from the F_1 hybrid *G. montanum* $\times$ *macrophyllum* showing: a — sepals transformed into leaves, b — c — petaloidy of the stamens and d — partial transformation of the carpels into leaves.

b) Roślina mieszańca F_1 *G. rivale* $\times$ *hispidum* o odrębnie wykształconych kwiatach. — U mieszańca tego na 65 roślin F_1 jedna roślina wykazywała ciekawe i charakterystyczne zmiany w budowie kwiatów. Jak widzimy na fig. 6 kielich nie ulega tu prawie żadnej zmianie. Płatki natomiast wykazują charakterystyczne wytworzenie się długiego paznokcia, który u roślin o normalnych kwiatach nie wytwarza się prawie wcale. Barwa płatków jest żółta lecz z pewnym odcieniem zielonawym. Płatki te pozostają bardzo długo na kwiecie, podczas gdy u roślin o kwiatach normalnych odpadają zaraz po okwitnieniu. Dalej, w kwiatach tych rzuca się w oczy wielkie wydłużenie gynoforu, aż do 17 mm, podczas gdy u roślin o kwiatach normalnych jest on szczątkowy i nie przekracza zwykle 1,5 mm. Ciekawie przedstawia się wykształcenie owocolistków mieszczących się na osadniku na szczycie

Fig. 6. Kwiat, owocostan, płatki i owocolistki mieszańca F_1 *G. rivale* $\times$ *hispidum* o kwiatach normalnie wykształconych (lewa strona) oraz kwiat, młody i starszy, płatki oraz owocolistki z rośliny o kwiatach wykształconych nietypowo (prawa strona) Flower, fruit head, petals and carpels from the F_1 hybrid *G. rivale* $\times$ *hispidum* (left side) and the same details from a plant with all abnormal flowers (right side). Note petals with long claw, a long gynophore that are lacking in normal plants, and very abnormal pistils.

wydłużonego gynoforu. U roślin normalnych, zalążnia przechodzi w haczykowate rostrum, na którym znajduje się odpadająca część znamienio-wa słupka. U rośliny opisywanej słupki ulegają charakterystycznej me-tamorfiozie a mianowicie zarówno zalążnia jak i rostrum ulegają spłasz-czeniu, zzielenieniu i stanowią jeden spłaszczony, wrzecionowaty twór bez wyraźnej granicy między zalążnią a rostrum, na końcu którego znaj-duje się część znamieniowa słupka. Nie wszystkie owocolistki są tu jed-nakowo zmetamorfizowane. Najmniej zmienione posiadają tylko lekko spłaszczoną i wydłużoną zalążnię, zakończoną wyraźnym rostrum i czę-ścią znamieniową słupka, między którymi jednak nie wytwarza się już charakterystyczne dla *Geum* haczykowate wygięcie rostrum. Bardziej zmienione owocolistki posiadają rostrum silniej spłaszczone, coraz mniej odróżnialne od spłaszczonej zalążni. Najsilniej zmetamorfizowane owoco-listki wykazują największe spłaszczenie i wydłużenie, przy czym u pod-stawy w miejscu gdzie znajduje się zalążnia następuje pęknięcie i całko-wite rozplaszczanie się owocolistka.

c) Kwiaty o rozgałęzionym dnie kwiatowym u rośliny F_2 *G. molle* $\times$ *montanum*. W F_2 krzyżówki *G. molle* $\times$ *montanum* wśród całego szeregu roślin o normalnych kwia-

tach spotkałem jedną roślinę, której kwiaty posiadały oprócz głównego środkowego osadnika po 5 dodatkowych osadników ułożonych promieniście naokoło niego. Dodatkowe osadniki były umieszczone naprzeciw 5-u płatków kwiatu (fig. 7).

Fig. 7. Diagram i przekrój poprzeczny przez kwiat rośliny F_2 *G. molle* $\times$ *montanum* o normalnie wykształconych kwiatkach (lewa strona) i to samo z rośliny o 5 dodatkowych bocznych osadnikach w większości kwiatów (prawa strona). Na dole przejściowe stadia między pręcikiem a słupkiem jakie spotyka się u podstawy dodatkowych osadników.

The diagrams and transverse sections of the flowers of F_2 hybrids *G. molle* $\times$ *montanum*. To the left from a plant with normal flowers, to the right from a plant with nearly all flowers with five, supernumerary, lateral receptacles. On the bottom transition forms between stamen and pistil that are found on supernumerary receptacles.

Na dodatkowych osadnikach umieszczone były liczne owocolistki normalnie wykształcone. Między osadnikami znajduje się obszar z którego wyrastają pręciki. U podstawy osadników, gdzie owocolistki wyrastają bezpośrednio w sąsiedztwie pręcików, spotyka się ciekawe przejścia między pręcikiem a słupkiem. Najbardziej zbliżone do pręcika były twory posiadające normalną nitkę zakończoną dwoma pylnikami z tym jednak, iż na szczycie z łącznika wyrasta normalnie wykształcone znamie słupkowe. Dalsze stadia przemiany pręcików na słupki polegają na stopniowej redukcji pylników, z których jeden przekształca się wreszcie w zalążnię. Można spotkać słupki, gdzie na dość wysokiej, zgrubiałej „nóżce” powstałej z nitki pręcikowej, wytwarza się boczna zalążnia z normalnie wykształconym zalążkiem. Pręciki mniej zmetamorfizowane zawierają w komorach pyłkowych normalnie wykształcone ziarna pyłkowe. Roślina ta wydała pełne dobre niełupki, zarówno na głównym osadniku jak i na osadnikach dodatkowych.

Widzimy tu więc, iż gdy na terenie gdzie normalnie wykształcają się pręciki powstały nowe osadniki, to u podstawy ich istnieje strefa, w której bodźce wywołujące pręciki i słupki działając na jeden i ten sam organ powodują powstanie organów pośrednich. Od strefy tej w górę osadnika mamy przewagę substancji wywołujących słupki, a w kierunku przeciwnym przewagę substancji wywołujących powstanie pręcików, co

powoduje, iż poza strefę pośrednią wykształcają się normalne słupki i pręciki.

d) Wytwarzanie się dodatkowych szyjek słupkowych u mieszańca F_1 *G. urbanum* $\times$ *aleppicum*. Mieszaniec ten jest prawie całkowicie sterylny i posiada silnie zahamowany rozwój pręcików. W niektórych kwiatach wytwarzają się pręciki bez pylników, w innych z drobnymi pylnikami bez komór pyłkowych; czasem jednak wytwarzają się normalnie wykształcone pręciki z pylnikami, w których odbywają się podziały redukcyjne. Cecha ta jest bardzo zmienna i zwykle kwiaty, ukazujące się pod koniec sezonu wegetacyjnego, posiadają bardziej normalnie wykształcone kwiaty.

Bardzo ciekawe zaburzenia rozwojowe widzimy u tego mieszańca przy wykształcaniu się owocolistków. Mianowicie, z każdej prawie zalążni oprócz normalnej szyjki słupkowej podzielonej na rostrum i część znamieniową wyrastają z boku zalążni od 1 do 3 dodatkowych szyjek słupkowych. Są one zwykle normalnie wykształcone tylko mniejsze od

Fig. 8. Owocolistki u mieszańca F_1 *G. urbanum* $\times$ *aleppicum* o dodatkowych szyjkach słupkowych. U góry po lewej stronie normalny owocolistek.

*The pistils with supernumerary styles that are present in all flowers of the F_1 hybrid *G. urbanum* $\times$ *aleppicum*. On the top left a normal pistil.*

głównej szyjki słupkowej (fig. 8). Czasami wykazują one na końcu dwie części znamieniowe, co jest prawdopodobnie wynikiem zrośnięcia się dolnych części ze sobą lub też i ze ścianą zalążni. Zjawisko to obserwowałem stale, u wszystkich osobników tego mieszańca, w obu krzyżów-

kach odwrotnych, przez kilka kolejnych lat wegetacji. Występuje ono także i u mieszańców naturalnych jak to miałem możność stwierdzić u mieszańca *G. aleppicum* x *urbanum* z Puszczy Białowieskiej a także i na okazach zielnikowych, jak np. na okazach zebranych przez Błockiego z Cygan na Podolu. To samo zjawisko, choć w mniejszym stopniu, występuje i u mieszańców F_1 *G. aleppicum* x *molle*.

Zjawisko powstawania dodatkowych szyjek na słupkach jest cechą stałą, charakterystyczną dla tego mieszańca, wynikającą z jego konstytucji dziedzicznej i występuje we wszystkich osobnikach, choć nie zawsze we wszystkich kwiatach tego samego osobnika. W F_2 tego mieszańca otrzymałem większość roślin o normalnie wykształconym słupkowiu (rośliny te były zarówno sterylne jak i w różnym stopniu płodne) oraz kilka roślin silnie sterylnych, które podobnie jak rośliny F_1 posiadały załaznie o dodatkowych szyjkach. Stosunek roślin o normalnych słupkach do roślin o słupkach z dodatkowymi szyjkami wynosił 25 : 7.

U mieszańca *G. aleppicum* x *urbanum* obserwować można wyraźną korelację między stopniem wykształcania się pręcików i płatków. Mianowicie, te kwiaty, które posiadały tylko szczątkowo rozwinięte pręciki, wykazywały jednocześnie charakterystyczne zaburzenia w rozwoju płatków. W kwiatach takich często tylko niektóre płatki rozwijają się normalnie a reszta wytwarza się w postaci szczątkowej o powierzchni wynoszącej $\frac{1}{3}$ do $\frac{1}{10}$ normalnego płatka. Brzeg tych płatków jest często nieregularnie powycinany i postrzępiony, poza tym często płatki pozostają zwinięte jak w paku i po otwarciu się kwiatu nie rozkładają się normalnie. Jednym słowem wraz z zahamowaniem rozwoju pręcików następuje jednoczesne zahamowanie rozwoju płatków. Zjawisko to występowało i u całego szeregu innych mieszańców, które posiadały niewykształcone pręciki jak np. u *G. aleppicum* x *macrophyllum*, *G. urbanum* x *macrophyllum*, *G. canadense* x *magellanicum*. Wszystko to są mieszańce wykazujące prawie całkowitą sterylność. Bardzo ciekawie widać tę korelację u mieszańca F_1 *G. aleppicum* x *pyrenaicum*, gdzie w populacji F_1 nastąpiło wyraźne rozszczepienie tego rodzaju, iż na 32 rośliny 11 roślin posiadało normalnie wykształcone pręciki i płatki zaś pozostałe 21 roślin posiadało kwiaty o niewykształconych pręcikach. Rośliny te jednocześnie wykazywały silne zaburzenia w rozwoju płatków, często zamiast 5 płatków rozwijały się tylko 1 — 2 i to jedynie w stanie szczątkowym, czasem jednak 1 — 2 płatki rozwijały się normalnie. Często pod koniec okresu wegetacyjnego na roślinach tych wytwarzały się kwiaty o normalnie wykształconych pręcikach i płatkach. Wszystkie te rośliny, zarówno o normalnie wykształconych pręcikach i płatkach jak i o niewykształconych, były całkowicie sterylne.

Z obserwacji tych wynikałoby, że rozwój płatków jest uzależniony od tego samego czynnika co i rozwój pręcików, albo iż w powstających pręcikach produkowana jest substancja potrzebna do normalnego rozwoju płatków, zwłaszcza w późniejszych ich stadiach rozwoju (może auksyny?).

Na zakończenie pragnę przytoczyć parę obserwacji, dotyczących niewykształcania słupkowie u kwiatów *Geum*. Jest to zjawisko zwykle występujące sporadycznie w pojedynczych kwiatkach, zarówno u gatunków czystych jak i u mieszańców. Najczęściej tego rodzaju kwiaty pojawiają się pod koniec okresu wegetacyjnego. Poza tym u niektórych całkowicie lub silnie sterylnych mieszańców zjawisko to jest częstsze niż u roślin płodnych. Mieszańce sterylne zwykle wytwarzają kwiaty w znacznie większej ilości niż gatunki i mieszańce płodne. Okres kwitnienia jest u nich bardzo przedłużony, gdyż ze wszystkich prawie pąków z pachwin liści aż do nasady łodygi wybijają liczne pędy kwiatowe, co u płodnych roślin nigdy nie występuje. Wytwarzają więc one olbrzymią ilość kwiatów, które często wykazują dużą redukcję wymiarów a także i ilości okółków i członów w okółku. W takich zdrobniałych kwiatkach kielich i korona często są cztero- a nawet trzy-krotne, ilość pręcików jest również zmniejszona a słupkowie często ulega całkowitej redukcji i albo wcale się nie wytwarza albo bardzo wcześnie, jeszcze w pąku zasycha. Wydaje się, że zjawisko to może być wynikiem tego, iż przy nadmiernej ilościowej produkcji kwiatów brak jest po prostu substancji plastycznych co powoduje skarlenie kwiatów i redukcję organów kwiatowych, przy czym słupkowie byłoby tu organem najbardziej wrażliwym. Brak wytwarzania się nasion i zarodków działa podobnie jak brak pąka głównego na łodydze a mianowicie powoduje rozwój pąków bocznych. Widocznie embriony rozwijające się na płodnej roślinie produkują duże ilości auksyn, które jak wiadomo hamują rozwój pąków bocznych.

Czasem jednak właściwość niewykształcania słupkowie u niektórych mieszańców dotyczy wszystkich kwiatów jednej rośliny i nie jest związana ani ze sternością, ani ze zbyt obfitym wytwarzaniem kwiatów. Taką roślinę obserwowałem przez dwa lata w pokoleniu F_2 *G. canadense* x *rivale*: wytwarzała ona kwiaty o normalnie wykształconym kielichu, koronie i pręcikach, ale zupełnie pozbawione słupkowie. Od czasu do czasu, jednak pojedyncze kwiaty wytwarzały normalne słupkowie i wtedy można się było przekonać, iż płodność tej rośliny wynosiła ok. 42%.

D Y S K U S J A

Opisane tu wypadki zaburzeń rozwojowych kwiatów dadzą się, zdaniem moim, najlepiej wytłumaczyć założeniem istnienia całego szeregu

różnych bodźców, które powodują w stożku wzrostu najpierw powstawanie odpowiednich zawiązków organów a potem ich specyficznego różnicowania się morfologicznego w związku z ich funkcjami. Substancje te tworzą w stożku wzrostu różne obszary morfogenetyczne, przy czym muszą zapewne istnieć różne gradienty co do ilości i stężeń tych substancji w różnych odcinkach „pola morfogenetycznego“ jak i dokładna synchronizacja w czasie powstawania, transportu i działania tych substancji. A. A r b e r w swej pełnej ciekawych myśli książce „The natural philosophy of plant form“ pisze: „In flowers in general the differentiation of the parts has been related to chemical factors by the suggestion that the apex of the bud may be visualised as divided into zones respectively carrying hormones for calyx, for petals + stamens, and for carpels“.

A r b e r przytaczając te poglądy, powołuje się na prace B r i e g e r a F. G. (1926) i Z i m m e r m a n n a W. (1930), które niestety nie są mi dostępne. Poprzednio podobne poglądy wygłaszali już J. S a c h s (1893) i O. P e n z i g (1894).

W wypadku opisanych proliferacji należałoby przypuścić, iż normalne wytwarzanie się kwiatów zależy od pewnej intensywności bodźca powodującego wytwarzanie się okółków kwiatowych na stożku wzrostu, który powoduje, iż zamiast liści powstają odpowiednie organy kwiatowe, międzywierzła zostają skrócone i wreszcie zanika stożek wzrostu. Przypuszczalnie te procesy morfogenetyczne, o ile intensywność bodźca jest niedostateczna, mogą być zahamowane i wtedy dalszy rozwój organów kwiatowych następuje w kierunku normalnego ulistnionego pędu. W zależności od tego, w którym momencie następuje ten punkt zwrotny, będziemy mieli różny stopień zamiany kwiatu w liście i różny stopień proliferacji. Z obserwacji tu podanych wynika dalej, iż nie wszystkie organy kwiatowe równie łatwo ulegają rozwojowi na liście. Może to być wynikiem całego szeregu różnych przyczyn, jak np. tego, iż w momencie, kiedy zaczyna działać bodziec w kierunku rozwoju wegetatywnego, ich zaawansowanie rozwojowe w kierunku danego organu kwiatowego jest niejednakowe, albo też ich próg wrażliwości na bodźce warunkujące rozwój w kierunku wegetatywnym jest różny, albo też ilość tych substancji chemicznych nie jest jednakowa w różnych rejonach stożka wzrostu.

W każdym razie najczęściej ulega rozwojowi w kierunku liści kielich, potem chyba płatkę, przy czym zwykle jednocześnie następuje zamiana części pręcików w płatkę (petaloidia), zaś zamiana słupkowia w liście może być tylko częściowa.

Jakie są przyczyny tego rodzaju zahamowania rozwoju w kierunku kwiatu a skierowanie go w kierunku wegetatywnym trudno na podstawie tych obserwacji powiedzieć. W wypadkach opisanych przez mnie

u *G. rivale* i mieszańców *G. rivale* z *montanum* i *montanum* z *macrophyllum*, proliferacja dotyczyła tylko pojedynczych kwiatów, miała więc charakter zjawisk czysto lokalnych. Jednak u *G. rivale* widziałem w materiale zielnikowym w Muzeum Botanicznym w Lundzie liczne egzemplarze zebrane z różnych stanowisk w Szwecji o wszystkich, lub prawie wszystkich kwiatach wykazujących proliferację. Znane są one w literaturze systematycznej jako *var. monstrosa*, lub też nawet były opisywane jako oddzielny gatunek — *Geum dodecaphylla* Krock. W tym wypadku można by przypuścić, iż conajmniej u pewnych osobników istnieje skłonność w całym organizmie do wytwarzania przerostów kwiatów, być może w określonym zespole warunków zewnętrznych.

Ciekawe światło rzuca na to zagadnienie opisana tu roślina mieszańca *G. rivale* x *hispidum*. Zmiany w jej kwiatach są w pewnym sensie zbliżone do opisanych wypadków proliferacji. Wydłużenie się płatków, wytworzenie długiego paznokcia występuje także i przy proliferacji. Także i znaczne wydłużenie się gynoforu i częściowa przemiana owocolistków w liście są typowe w wypadkach słabo zaznaczonej proliferacji. Ponieważ zmiany te wystąpiły we wszystkich kwiatach tej rośliny a rosnące obok liczne osobniki tej samej krzyżówki posiadały kwiaty normalne, należałoby przypuścić, iż w tym wypadku jest to wynik zmienionych stosunków w produkcji substancji bodźcowych panujących w tej roślinie.

Geum rivale różni się, między innymi, tym od *G. hispidum*, iż płatki jego posiadają paznokieć i w kwiatach jego wytwarza się do 12 mm długi gynofor, podczas gdy u *G. hispidum* w płatkach nie ma ani śladu paznokcia, a gynofor jest nie dłuższy niż $\frac{1}{2}$ mm. U mieszańca F_1 płatki są tylko ze śladami paznokcia a gynofor osiąga długość najwyżej 1,5 mm, zaś u opisanej wyjątkowej rośliny zarówno długość paznokcia jak i gynoforu przekracza znacznie długości tych organów u *G. rivale* (pomijając inne zmiany). Można by więc przypuścić, iż czynniki które u *G. rivale* powodują powstanie paznokcia i gynoforu (powiedzmy np. auksyny powodujące wydłużenie się tych organów), występują w ilości większej, czy też dłużej są produkowane niż u *G. hispidum* i innych gatunków, nie posiadających paznokcia i gynoforu. Kwestia dominowania czy recesywności tych cech u mieszańców międzygatunkowych sprowadzałaby się więc po prostu do ilości produkowanych substancji wzrostowych. Jak widzieliśmy na przykładzie mieszańca *G. montanum* x *macrophyllum* w kwiatach przerośniętych mogą powstać płatki z paznokciem, chociaż żaden z gatunków rodzicielskich ani mieszańiec nie posiadają płatków z paznokciem. Stała obecność u *G. rivale*, jako cechy gatunkowej, płatków z paznokciem i długiego gynoforu może się więc okazać wynikiem większej produkcji substancji wzrostowych tego gatunku. Być może, iż wyraźna

skłonność *G. rivale* do wytwarzania proliferacji stoi z tym właśnie w związku. Być może jest to raczej przedłużony okres produkowania substancji wzrostowych, gdyż w pąkach *G. rivale* płatki są jeszcze bez paznokcia i gynofor jest do $\frac{1}{2}$ mm długi, a dopiero potem następuje wytwarzanie się paznokcia płatków a gynofor rośnie jeszcze po przekwitnięciu kwiatów.

Kilka słów należy poświęcić roślinie z F_2 *G. montanum* $\times$ *molle*, która wytwarzała w kwiatach po 5 dodatkowych osadników z owocolistkami. Nasuwa się tu myśl, iż owe dodatkowe osadniki można by traktować jako rozwinięte w osadniki pąki znajdujące się w pachwinach 5 płatków, które by tu były odpowiednikami liści wspierających pąki. Można by więc przypuścić, iż w normalnych kwiatach pąki te się nigdy nie rozwijają a jedynie pąk szczytowy daje osadnik, zaś u tej rośliny poniżej pąku szczytowego rozwinęło się 5 pąków bocznych, które wszystkie zamieniły się na oddzielne osadniki. Boczne osadniki wytworzyły się w rejonie stożka wzrostu, gdzie normalnie powstają tylko pręciki. Na pewnym obszarze stożka współdziałały więc jednocześnie substancje powodujące rozwój pręcików jak i substancje powodujące rozwój owocolistków i to spowodowało, iż powstała pewna ilość form przejściowych między pręcikami a słupkami. Można by więc przypuszczać, iż w stożku wzrostu kwiatu istnieją odrębne substancje powodujące rozwój pręcików i odrębne substancje wywołujące rozwój słupków, które normalnie są zlokalizowane w odrębnych rejonach stożka. Być może, iż opisane u miesz. *G. aleppicum* $\times$ *urbanum* zjawisko wyrastania z załączni dodatkowych szyjek słupkowych jest wynikiem nadmiernej ilości substancji odpowiedzialnych za wykształcanie się słupków. Ciekawa jest w tym wypadku korelacja między jakby nadmiernym rozwojem słupkowania a zahamowaniem rozwoju pręcikowania. Być może, jest to związane z przesunięciem stanu równowagi produkcji substancji regulujących wytwarzanie się słupkowania i pręcikowania.

Niewątpliwie rozwijające się na osadnikach owoce a przede wszystkim zarodki produkują dużo auksyn i zastępują w pewnym sensie rolę głównego stożka wzrostu hamując rozwój pąków bocznych w kątach liści pędu. Widać to wyraźnie na sterylnych mieszańcach, gdzie na skutek nie rozwijania się owoców wszystkie pąki boczne wyrastają w pędy kwiatowe. Jeśli na osadniku, na którym umieszczonych jest kilkaset owocolistków, jeden tylko zostaje zapłodniony i rozwija się w nim zarodek, to obserwować możemy, iż wokół szybko rosnącej niełupki kilka sąsiednich zwiększa także swoje rozmiary, chociaż nie rozwijają się w nich zarodki. Pozostałe dalsze owocolistki pozostają małe, nie rozwinięte. Zapewne więc auksyny spływają z rozwijającego się zarodka i powodują partenokarpiczny wzrost sąsiednich najbliższych owocolistków.

Także i wpływ pręcików na normalne rozwijanie się płatków polega zapewne na produkcji substancji wzrostowych, co powoduje, iż przy zahamowanym rozwoju pręcików obserwujemy niewykształcanie się lub niedoksztalcanie się płatków.

Wyniki badań ostatnich 20 lat nad indukowaniem kwitnienia, takimi czynnikami jak np. temperatura lub fotoperiod wykazały, iż w roślinie produkowane są substancje, które w stożkach wzrostu powodują przestawienie się z produkcji organów wegetatywnych na organy generatywne. Reakcje indukowania wytwarzania się zawiązków kwiatów na stożku wzrostu nie zawsze mają charakter reakcji „wszystko albo nic”, gdzie przy przekroczeniu pewnego progu reakcji następuje całkowite przestawienie produkcji stożka wzrostu. Znamy z literatury liczne przykłady (B i d d u l p h 1935, N i e l s e n 1942, M a d s o n 1947), gdzie wykazana została wyraźna zależność ilościowa między ilością a także i doskonałością wykształcenia produkowanych na stożku wzrostu kwiatów a stopniem zmian normalnej kolejności czynników zewnętrznych, które wpływają na przejście stożka wzrostu z fazy wegetatywnej do generatywnej.

W wypadkach tych opisywane były zaburzenia w wykształceniu kwiatów polegające, podobnie do opisanych tu powyżej, na częściowej lub całkowitej zamianie kwiatów lub ich części w twory o charakterze liściowym. Zmiany te dadzą się wytłumaczyć zmienionym układem czynników chemicznych (auksyny, hormony kwitnienia) czy innych bodźców których produkcja, transport, aktywizacja i dezaktywizacja uzależnione są od czynników zewnętrznych.

Wydaje się, iż w pewnych wypadkach tego samego typu zaburzenia rozwojowe u mieszańców mogą być wynikiem zmian, które powstały na skutek nowych odrębnych warunków wewnętrznych rośliny.

Poznanie w przyszłości natury oraz dokładnych warunków powstawania, rozkładu i działania czynników morfogenetycznych rzuci zupełnie nowe światło na interpretację naszą zjawisk teratologicznych (J. H. H a r r i s o n 1952) a także i na istotne przyczyny niektórych przynajmniej różnic morfologicznych, jakie wyróżniają różne jednostki systematyczne w obrębie gatunku a nawet bliskie sobie gatunki.

LITERATURA

- A r b e r A. (1950): Natural philosophy of plant form. Cambridge.
B i d d u l p h O. (1935): Histological variations in *Cosmos* in relation to photoperiodism. Bot. Gaz. 97, 139.

- B r i e g e r F. G. (1935): The developmental mechanics of normal and abnormal flowers in *Primula*. Proc. Linn. Soc. Lond., Session 1934—35, pt. IV.
- H a r r i s o n J. H. (1952): A reconsideration of plant teratology. *Phyton* 4, 19.
- M a d s o n G. C. (1947): Influence of photoperiod on microsporogenesis in *Cosmos sulphureus* Cav. var. *Kolondike*. Bot. Gaz. 109, 120.
- N i e l s e n C. G. (1942): Effects of photoperiod on microsporogenesis in biloxi soybean. Bot. Gaz. 104, 99.
- P e n z i g O. (1894): *Pflanzenteratologie*. 2 vol., Genoa.
- S a c h s J. (1893): *Physiologische Notizen*. Flora, 77, 217.
- Z i m m e r m a n n W. (1930): *Die Phylogenie der Pflanzen*. Jena.

S U M M A R Y

The author describes the partial transformations of flowers or flower parts into leaves and floral proliferations in *Geum rivale* and in different *Geum*-hybrids (figs. 1—5). He postulates that these processes result in disturbances in the hormones (auxins, florigens) production.

The described disturbances of the flowers development were found in single flowers of an individual with the rest of the flowers perfectly normal or in some hybrids all flowers or at least the majority of them were in some way abnormal. In the first case the cause of the abnormal development of the flowers might be external. In the second case when all flowers of a plant are affected, like in the hybrid *G. rivale* x *hispidum* (fig. 6), the changed genetic make-up of the hybrid may be the cause of disturbed hormonal regulation of the floral development.

The author points out that often in the flowers with leafy sepals the petals show a long claw and a long gynophore is developed even if in normal flowers no traces of these organs exist. The growth of the gynophore as well as of the claw at the base of the petals are attributed to one common cause which is the disturbed (prolongated?) production of some growth substances. From the observation of the development of the gynophore and of the claw in *G. rivale* (in this species these traits are specific) the author believes that in *G. rivale* the production of some growth substances (perhaps auxins) is prolonged in comparison with other *Geum* species devoid of gynophore and the claw. This supposition tries to explain why in *G. rivale* the proliferation of the flowers is much more common as in other *Geum*-species.

Other disturbances in the development of the flowers like: a) the presence of supernumerary receptacles in all flowers of an individual of the F_2 generation of *G. montanum* x *molle* with organs intermediate between stamina and pistils (fig. 7a), b) the production of supernumerary

styles from the majority of the ovaries in the F_1 hybrid *G. urbanum* x *aleppicum* (fig. 8) correlated with the total or partial abortion of the stamina, c) the correlation of the abortion of the stamina with the production of rudimentary petals, d) the correlation of the lack of developing seeds in sterile hybrids with the forcing of dormant buds all a long of the floral shoots a. o. are described. All these diverse phenomena are attributed to one common cause which is the abnormal production, transport, activation and desactivation of growth substances in some species hybrids.