

ANOMALIJE U CVIJETU STOLBURSKOG
DUHANA

Mit deutscher Zusammenfassung

DAVOR MILIČIĆ

(Iz Instituta za botaniku Sveučilišta u Zagrebu)

Uvod

Virus stolbura (*Chlorogenus australiensis* var. *stolbur* Kovačevski) prilično je rasprostranjen; napada i mnoge kulturne biljke, kao npr. rajčicu, papriku, patlidžan, krumpir i duhan. Najprije je pronađen oko 1933. u SSSR. U Jugoslaviji je stolbur prvi otkrio i opisao Panjan (1950).

Osobito velike promjene izazivlje stolbur na reproduktivnim organima. Tako se npr. pod utjecajem virusa znatno mijenja cvijet rajčice. Promjene su vrlo upadljive na čaški, koje se listovi srastu i povećaju, a sama čaška mjehurasto proširi. Za razliku od čaške, drugi dijelovi cvijeta slabije se razvijaju nego normalni. Prema istraživanjima Mihajlove (1936) prašnici se često transformiraju u malene listove, a isto se tako obrazuju i lisnati oblici sjemenih zametaka. U mnogim slučajevima, umjesto da se prašnici i tučak razviju u tom smjeru, dolazi do nekroza koje su osobito česte kod prašnika, dok kod sjemenih zametaka preteže transformacija u listove.

Dok su dosta dobro obrađene promjene pod utjecajem stolbura koje nastaju u cvijetu rajčice, prilično su još slabo poznate anomalije koje virus stolbura prouzrokuje na drugim svojim domadarima kao npr. na duhanu, kužnjaku, patlidžanu itd. Stoga ćemo u ovom radu prikazati anomalije u cvijetu stolburskog duhana.

Uistinu, već je Kostovu (1933) bilo poznato da pod utjecajem virusa, koji je kasnije identificiran kao virus stolbura, nastaje sterilnost tučka duhana. Isti je autor opazio da se obrazuju i druge deformacije u području cvijeta koje se među ostalim sastoje od povećanja i produženja plodnice te od znatnog skraćivanja dužine vrata tučka. O promjenama u cvijetu duhana koji boluje od stolbura nalazimo oskudne podatke

i kod Koračevskoga (1933). Kako se duboki i raznoliki deformiteti mogu pojaviti pod djelovanjem stolbura, vidi se iz radova koje su nedavno izradile u Jugoslaviji Plavšić (1964) i Muzurović (1964). Budući da ta zapažanja nisu tako lako pristupačna, prikazat ćemo ih djelomično i u ovom saopćenju.

Pored virusa stolbura mogu i drugi virusi, naročito oni koji pripadaju skupini žutica, deformirati cvjetove svojih domadara. Tako je poznato iz publikacija Valente (1958, 1961) da virus krimske žutice (Krim-Gelbsucht) i neki izolati virusa vještice metle mogu mijenjati cvjetove vrsta *Nicotiana tabacum*, *N. glutinosa* i *Solanum tuberosum* (usp. Schmelzer 1961). Isto tako prema Valenti (1961) mogu pozelenjeti cvjetovi duhana pod utjecajem virusa parastolbura, a cvjetovi djeteline pod utjecajem virusa filodija djeteline (Kleeverlaubungsvirus) i virusa kržljivosti djeteline (Kleeverzwergungsvirus).

Posebno su zanimljiva i detaljna istraživanja Palma (1933) koji je proučavao cvjetove vrste *Troximon glaucum* inficirane žuticom astre. Palm nije mogao pronaći nikakve abnormalnosti u razvoju antera, njihovih sporogenih tkiva i muškoga gametofita navedene vrste, ali je razvoj sporogenih tkiva u sjemenim zamecima kasnio ili bio inhibiran. Prema Palmu ženski gametofit podliježe konačnoj degeneraciji na binuklearnom stadiju embrionalne kese tako da dolazi do potpune i trajne sterilnosti sjemenih zametaka. Pored toga vrlo su česte proliferacije u cvijetu vrste *Troximon glaucum*, a u unutrašnjosti plodnice iz epiderme placente izbijaju brojne dlake kojih nema na tom mjestu kod normalnih biljaka.

Materijali metode rada

Virus stolbura dobili smo ljubaznošću Biljane Plavšić, asistentice Prirodno-matematičkog fakulteta u Sarajevu. Poslat nam je u mladim izdancima duhana. Virus smo razmnožili prenijevši ga cijepljenjem na zdrave duhane tipa »Prilep«. Napominjemo da je B. Plavšić taj izolat stolbura sabrala ranije na jednom poljoprivrednom dobru u okolini Zagreba.

Budući da se u toku rada, specijalno zbog studija unutrašnje strukture sjemenih zametaka, pokazalo potrebnim izraditi vrlo tanke presjeke, dio materijala fiksiran je u smjesi alkohola i octene kiseline (3 : 1), zatim uklopljen u parafin, izrezan mikrotomom u presjeke debljine oko 20 μ i konačno poslije deparafiniranja obojen safraninom. Ponekad smo i bez upotrebe ove metode, služeći se samo rasvjetljavanjem sjemenih zametaka u Javellovoj lužini, mogli dobiti prilično dobar uvid u građu sjemenih zametaka.

Biljke inficirane stolburom uzgajane su u pokusnom stakleniku Botaničkog zavoda Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu. Budući da je svrha istraživanja bila da se upoznaju samo forme anomalija, nisu mijenjani uvjeti kulture bolesnih biljaka.

Važno je, ipak, napomenuti da su istraživanja vršena u dva navrata, i to u februaru i maju 1963. U februaru je temperatura bila prilično niska (10—30° C) a osvjetljenje slabo, dok je temperatura u maju bila viša (10—40° C) a osvjetljenje jako. Čini se da je ta razlika utjecala i na oblik deformacije.

Anomalije cvijeta

Usporedimo li izgled zdravog duhana i duhana inficiranog stolbustom, već se na prvi pogled zapažaju očite razlike, naročito u području cvijeta i inflorescencije. Dok su cvjetovi zdravih biljaka dugački i šareni, cvjetovi bolesnih primjeraka uglavnom su kratki i zeleni. Osim toga je kod bolesnih primjeraka broj cvjetova mnogo veći a inflorescencija jače razgranjena.

Čaška. To je jedini dio cvijeta koji se pod utjecajem oboljenja znatnije ne mijenja. Čaška, prema tome, zadrži približno i boju i veličinu normalne čaške.

Vjenčić. Ovaj dio cvijeta kod zdravih je biljaka dobro razvijen, vrlo dugačak i u vršnom dijelu ružičast (tab. I, sl. 1). Za razliku od toga, vjenčić bolesnih biljaka zakržlja i obično je zelen (tab. I, sl. 8—10). Ponekad se dešava da se i na bolesnim biljkama razvije vjenčić bijele boje, ali jedva dosegne polovinu dužine normalnog vjenčića. U većini je slučajeva vjenčić tako jako zakržljao da ne dosegne ni dužinu čaške (tab. I, sl. 6 i 8); često razmjerno rano ugine, osuši se i otpadne.

Prašnici. Usporedo sa skraćivanjem dužine vjenčića smanjuje se i dužina filamenata prašnika koji su inserirani na vjenčiću. Dok su kod zdravih prašnika filamenta vrlo dugi (tab. I, sl. 1), kod bolesnih biljaka filamenta su gotovo posve zakržljati, tako da se čini kao da antere sjede na vjenčiću (tab. I, sl. 8 i 9).

Tučak. Naša su se opažanja naročito odnosila na tučak čija je plodnica kod bolesnih egzemplara (tab. II, sl. 11—14) bila jače razvijena nego kod normalnih (tab. I, sl. 1). Nasuprot tome, vrat tučka bio je kod bolesnih primjeraka mnogo kraći nego kod zdravih (usp. tab. I, sl. 1 sa tab. II, sl. 11—14, tab. X, sl. 34—36). Isto su tako i njuške bolesnih tučaka bile manje.

Plodnice bolesnih biljaka bile su znatno veće od normalnih plodnica i stršile su iz čaške (tab. X, sl. 34—37). Bolesne plodnice dugo su zadržavale sočni karakter i zelenu boju, pa su zajedno sa čaškom najviše pridonosile da je inflorescencija imala izrazito zelenu boju.

Prereže li se zdrava plodnica poprečno, zapaža se da je redovno dvogradna (tab. III, sl. 17). I plodnica bolesnih primjeraka u donjim dijelovima obično je dvogradna, ali je u gornjim često nepotpuno pregrađena i zbog toga je jednogradna (tab. IV, sl. 18, 19). U rjeđim slučajevima plodnica se sastojala od šest karpelnih listova i u vezi s tim imala je povećani broj pregrada (tab. III, sl. 16).

I placenta bolesnih biljaka znatno se mijenja u odnosu na zdravu. Placente zdravih biljaka spljoštene su i prema van izbočene (tab. III, sl. 17). Za razliku od toga, placenta se kod bolesnih biljaka u svakoj pregradi rastavi često u dva različito duga kraka (tab. IV, sl. 18, 19). Katkada se placenta bolesnih egzemplara znatno poveća, pa se u zatvorenoj plodnici deformira (tab. V, sl. 20). Zbog povećanja volumena placente rastrgne se više puta stijenka karpela pa placenta iziđe napolje (tab. II, sl. 13—15; tab. V, sl. 21; tab. X, sl. 35—37). Zajedno s placentom dospiju tada na otvoreno i sjemeni zameci (tab. II, sl. 15). Placente, koje dospiju na otvoreno, izmijene znatno svoj oblik, tako da često dio koji nosi smjemene zametke umjesto konveksne poprimi konkavnu formu (tab. II, sl. 15). Karakteristično je za bolesne biljke da se žljezdane dlake nalaze na unutrašnjoj i vanjskoj stijenci karpela, zatim na placenti pa čak i na sjemenim zamecima (tab. VI, sl. 22, 23; tab. VII, sl. 24; tab. VIII, sl. 27, 29). Za razliku od toga plodnice zdravih egzemplara nemaju nikad trihoma (tab. III, sl. 17).

Naročito velike promjene nastaju na sjemenim zamecima bolesnih egzemplara. Normalni su sjemeni zameci anatrojni, imaju prilično jednoličnu veličinu, tipično izgrađenu embrionsku kesu i jasno vidljivu mikropilu (tab. VII, sl. 25). Nasuprot tome sjemeni zameci oboljelih biljaka nisu u mnogim slučajevima anatrojni, nego kampilotropni ili čak atropni (tab. VII, sl. 24; tab. VIII, sl. 26, 29). U mnogim slučajevima na bolesnim zamecima ne može se ustanoviti tačan položaj mikropile (tab. VIII, sl. 27, 28). Često je oblik tih sjemenih zametaka tako modificiran da se teško može naći i jedna sigurna karakteristika koja bi opravdavala da se te izrasline na placenti nazovu sjemenim zamecima.

To naročito vrijedi za izrasline koje se razvijaju na onim placentama koje zbog kidanja karpelnih listova dospiju izvan plodnice. Ove izrasline, premda vjerojatno predstavljaju metamorfozirane sjemenne zametke, imaju znatno izmijenjen izgled. U ekstremnom slučaju poprimaju oblik listića velikih preko 1 mm. Na takvim sjemenim zamecima može se razlikovati utanjeni bazalni dio, koji nalikuje na peteljku lista, i pljoštenu gornji dio koji odgovara plojci lista (tab. IX, sl. 30—33). Iz peteljke listića često izlaze raznolična razgranjenja (tab. IX, sl. 30). Što se tiče plojke, ona je pljoštena, bogata kloroplastima, njena epiderma sadrži puči, a u njenoj unutrašnjosti vidi se razvijena nervatura koja se sastoji od centralne žile i od brojnih ogranaka koji su međusobno povezani anastomozama (tab. IX, sl. 31).

Listićasti sjemeni zameci, a isto tako i oni koji zadrže približno istu veličinu kao i normalni zameci, toliko su katkad izmijenjeni da se na njima ne može pronaći ni jedna strukturna karakteristika sjemenih zametaka. Vrlo često nemaju ni embrionske kese a — ukoliko se i formira — obično je jako nekrotizirana. Na sjemenim zamecima bolesnih biljaka pojavljuju se često trihomi.

Daljnja važna anomalija jesu proliferacije u cvijetu. U svim slučajevima novi izdanci imali su karakter cvjetova. Često smo ih zapažali u pazušcu čaškinih listova (tab. I, sl. 7). Naročito su interesantne prolifi-

kacije koje nastaju u unutrašnjosti plodnice (proliferation endocarpique; vidi Penzig 1921). Katkad se dešava da se zametak cvijeta obrazuje u centru plodnice (diaphyse floripare, vidi Penzig 1921; tab. VI, sl. 22; tab. I, sl. 2, 3). Tada se obično ne razvije poprečna pregrada, a na placentama mnogo puta nema ni sjemenih zametaka. Češći su, ipak, slučajevi da se u svakoj pregradi plodnice obrazuje po jedan cvjetni pup (tab. I, sl. 5; tab. VI, sl. 23). U početku se cvjetni pupovi nalaze u zatvorenoj plodnici, a tek kasnije izbiju napolje (tab. I, sl. 2, 3).

Moramo na kraju napomenuti da postoje izvjesne indicije po kojima bi oblik deformacija mogao biti ovisan o vanjskim faktorima. Mi smo, naime, za vrijeme zimske sezone, u februaru, vrlo često zapažali deformacije koje su se sastojale od kidanja karpelnih listova. Nasuprot tome, za vrijeme kasnoga proljeća, koncem maja, nije više bilo takvih deformacija, a mjesto njih susretali smo mnoge proliferacije u cvijetu.

Diskusija

Kako se vidi iz ovoga prikaza, nastaju na cvjetovima duhana pod utjecajem virusa stolbura različite promjene koje se naročito očituju na vjenčiću, plodnici i sjemenim zamecima. Za razliku od tih cvjetnih dijelova, čaška se znatnije ne mijenja. Naročito treba istaknuti promjene plodnice, koja postaje veća od normalne, zadrži duže sočni karakter i zelenu boju. Vjenčić obično jako zakržlja. Izrazito zelena boja inflorescencije stolburskog duhana potječe od zelene plodnice i zelene čaške.

Do besjemenosti stolburskog duhana dolazi bez sumnje zbog velikih deformacija u sjemenim zamecima. Deformirani zameci mogu zadržati približno istu veličinu kao i normalni, a izgubiti mnoge druge karakteristike normalnih sjemenih zametaka (tab. VIII, sl. 26—29). Tako vrlo često deformirani zameci izgube anatrojni karakter, nestane im mikropila, kanal mikropile i embrionska kesa, a pojave se nove tvorbe kao npr. žljezdani trihomi. Što se tiče čestih nekroza, mogli smo ih zapaziti samo na onim stolburskim sjemenim zamecima koji su još zadržali neke karakteristike normalnih zametaka. Tako su se npr. kod njih mogli zapaziti obrisi ili mikropile i mikropilnog kanala ili embrionske kese ili su po veličini odgovarali normalnim zamecima.

U nekim su se slučajevima sjemeni zameci znatno povećali i pritom dobivali oblik listića. Takve sjemene zametke zapažali smo redovno samo kod onih plodnica kod kojih je povećana placenta rastrgnula stijenke karpela. Čini nam se kao da je do lističastih oblika došlo pod utjecajem svjetlosti i da je pojavi takvih forma sjemenih zametaka nužno moralo prethoditi kidanje stijenki plodnice. Mihajlova (1936), međutim, opisuje također pretvaranje zametaka u tvorbe nalik na listiće, ali ih ne dovodi u vezu s rastrgavanjem karpela.

Dok je Mihajlova obradila anomalije cvijeta stolburske rajčice, mi smo u ovom radu dali prilog poznavanju anomalija stolburskog duhana. Pri tom smo naročitu pažnju posvetili abnormalnostima u području gineceja.

Zaključak

Tokom istraživanja anomalija u cvjetovima stolburskog duhana ustanovili smo da najčešće dolazi do promjena u vjenčiću i tučku. Naročito su važne deformacije i nekroze sjemenih zametaka koje su ujedno i uzrok njihove sterilnosti, tako da se od tih sjemenih zametaka ne razviju sjemenke. Zbog bujanja tkiva placente rastrgne se ponekad stijenka karpela pa sjemeni zameci iziđu izvan plodnice. Takvi zameci razvijaju se ponekad mnogo intenzivnije od normalnih i poprime oblik listića.

Za mnogostranu pomoć prilikom ovih istraživanja srdačno se zahvaljujem mojim učenicima studentima biologije Esadu Bašiću, Mirhunisi Muzurović i Miljenki Šebelja. Oni su izradili i sve priložene crteže, i to: Esad Bašić crteže na tablama I, IV i VI, a Mirhunisa Muzurović crteže na ostalim tablama. Pored toga zahvaljujem se i Saveznom fondu za naučni rad koji je materijalnom pomoći omogućio ova istraživanja.

LITERATURA

- Koračevskij, I. K., 1936: Stolburnoe zabojevanie rastenij. U: Virusnye bolezni rastenij. Trudy Vses. akad. seljsko-hozjajstvennyh nauk im. Lenina 5: 99—111.
- Kostoff, D., 1933: Virus diseases causing sterility. *Phytopath. Z.* 5: 593—602.
- Mihajlova, P. V., 1936: Patologičeskie izmenenija generativnyh tkanej pomidora, boljnogo oderevenenijem plodov. U: Virusnye bolezni rastenij. Trudy Vses. akad. seljsko-hozjajstvennyh nauk im. Lenina 5: 92—98.
- Muzurović, M., 1964: Anomalije cvijeta duhana inficiranog stolburom. Diplomski rad. Prirodoslovno-matematički fakultet, Zagreb.
- Palm, B. T., 1933. The gametophytes in a composite affected with aster yellows. *Svensk Bot. Tidskrift* 27: 420—437 (Ref. Rev. appl. Mycol. 13: 240, 1934).
- Panjan, M., 1950: Ispitivanje stolbura solanaceja i način suzbijanja. *Zaštita bilja* 2: 49—58.
- Penzig, O., 1921: *Pflanzenzenteratologie*. I Band. 2. Aufl. Verlag Bornträger, Berlin.
- Plavšić, B., 1964: Anatomske karakteristike biljaka inficiranih stolburom. Magistarski rad. Prirodoslovno-matematički fakultet, Zagreb.
- Schmelzer, K., 1961: Vorläufige Ergebnisse der Analyse verwandtschaftlicher Beziehungen bei Vergrünungsviren. *Proceed. fourth conf. potato virus dis. Braunschweig*, 146—152.
- Valenta, V., 1958: A new yellows virus causing flower proliferations in the dodder, *Cuscuta campestris* Yunck, *Phytopath. Z.* 33: 316—318.
- Valenta, V., 1961: Untersuchungen über Stolbur und verwandte Viren. *Proceed. fourth conf. potato virus dis. Braunschweig*, 146—152.

TUMAČ TABLAMA — TAFELERKLÄRUNG

Table I—X. *Nicotiana tabacum* (tip Prilep).

Tafeln I—X. *Nicotiana tabacum* (Typus Prilep).

TABLA I — TAFEL I

- Sl. 1. Uzdužni presjek cvijeta zdrave biljke.
 Abb. 1. Längsschnitt durch die Blüte einer gesunden Pflanze
- Sl. 2—10. Cvjetovi ili dijelovi cvijeta bolesnih biljaka.
 Abb. 2—10. Blüten oder Blütenteile erkrankter Pflanzen
- Sl. 2. Karpelni listovi na vrhu rastavljeni. U pukotini između karpela vidi se centralna proliferacija jednoga cvijeta.
 Abb. 2. Karpelle oben getrennt. In der Spalte zwischen den Karpellen ist eine zentrale Blütenproliferation sichtbar.
- Sl. 3. Isti cvijet kao na sl. 2; proliferacija jače razvita.
 Abb. 3. Dieselbe Blüte wie in Abb. 2; Proliferation stärker entwickelt
- Sl. 4. Cvijet s rastvorenom plodnicom u kojoj je došlo do proliferacije. Čaška abnormalnog oblika.
 Abb. 4. Blüte mit geöffnetem Fruchtknoten, in dem eine Proliferation entsteht. Der Kelch ist mißgebildet.
- Sl. 5. Cvijet s rastvorenom plodnicom. U svakom pregratku plodnice po jedna proliferacija.
 Abb. 5. Blüte mit geöffnetem Fruchtknoten; in jedem Fruchtknotenfach je eine Proliferation
- Sl. 6. U cvijetu su se razvili samo čaška i zakržljali vjenčić.
 Abb. 6. In der Blüte sind nur der Kelch und die verkümmerte Blumenkrone entwickelt.
- Sl. 7. U pazušcima lapova vide se proliferacije novih cvjetova. Tučak zakržljao.
 Abb. 7. In den Achseln der Kelchblätter sind Blütenproliferationen entstanden. Stempel verkümmert.
- Sl. 8. Zakržljali vjenčić s abnormalnim brojem prašnika. Filamenti vrlo skraćeni.
 Abb. 8. Verkümmerte Blumenkrone mit abnormaler Anzahl von Staubblättern. Filamente stark verkürzt.
- Sl. 9. Deformirani vjenčić. Prašnici sa zakržjalim filamentima. Dvije antere djelomično su poprimile oblik lista.
 Abb. 9. Mißbildung der Blumenkrone. Staubblätter mit verkürzten Filamenten. Zwei Antheren sind teilweise blattförmig geworden.
- Sl. 10. U cvijetu razvijene samo čaška i vjenčić. Posljednji je zakržljao i deformiran.
 Abb. 10. In der Blüte sind nur der Kelch und die Blumenkrone entwickelt. Die letztere ist verkümmert und mißgebildet.

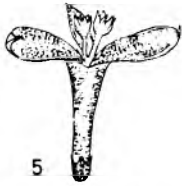
TABLA I — TAFEL I



1 cm



1 cm.



1 cm



1 cm



1 cm



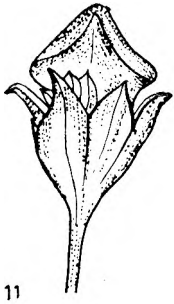
1 cm



1 cm



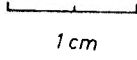
1 cm



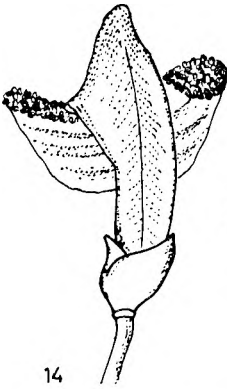
11



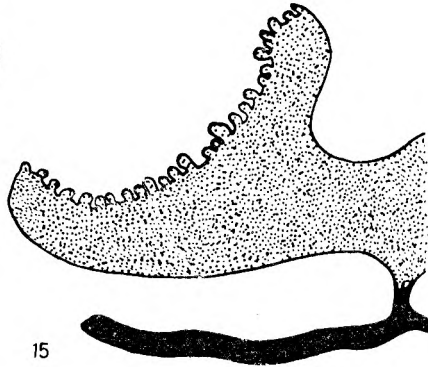
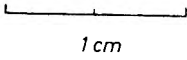
12



13



14



15

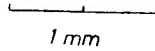


TABLA II — TAFEL II

Sl. 11—15. Cvijet ili dio cvijeta bolesnih biljaka.

Abb. 11—15. Blüte oder Blütenteile kranker Pflanzen

Sl. 11. Cvijet s dobro razvijenom čaškom i plodnicom. Vide se gornji dijelovi vrlo zakržljalog vjenčića. Njuške i vrat nisu se razvile ili su otpale.

Abb. 11. Blüte mit gut entwickeltem Kelch und Fruchtknoten. Außerdem sind die oberen Teile der stark verkümmerten Blumenkrone sichtbar. Narben und Griffel sind nicht entwickelt, oder sie sind abgeworfen.

Sl. 12. Isti cvijet kao u sl. 11. gledan sa strane.

Abb. 12. Dieselbe Blüte wie in Abb. 11 von der Seite gesehen

Sl. 13. U cvijetu su jače razvijene samo čaška i plodnica. Lijeva placenta razderala je stijenku plodnice i izišla van. Na dijelu placente vidi se velik broj malenih sjemenih zametaka.

Abb. 13. In der Blüte sind nur der Kelch und der Fruchtknoten mehr entwickelt. Die Fruchtknotenwandung ist von der linken Plazenta zerrissen, so daß die Plazenta nach außen gewachsen ist. Auf einem Teil der Plazenta befindet sich eine große Anzahl von Samenanlagen.

Sl. 14. Cvijet čije su obje placente izišle iz šupljine plodnice. Na gornjim površinama placenta velik broj sjemenih zametaka.

Abb. 14. Eine Blüte mit den beiden aus dem Fruchtknoten herausgewachsenen Plazenten. Auf dem oberen Teil der Oberflächen der Plazenten ist eine große Anzahl von Samenanlagen zu sehen.

Sl. 15. Poprečni presjek dijela plodnice. Stijenka karpela (crno) razderana; placenta (sivo) nije više zatvorena u plodnici. »Fertilna« površina placente udubljena.

Abb. 15. Querschnitt durch einen Teil des Fruchtknotens. Fruchtknotenwandung (schwarz) ist zerrissen, so daß die Plazenta nicht mehr in der Fruchtknotenöhle eingeschlossen ist. Die »fertile« Oberfläche der Plazenta ist konkav.

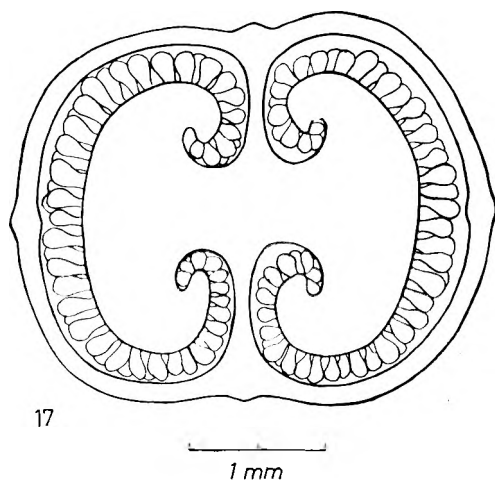
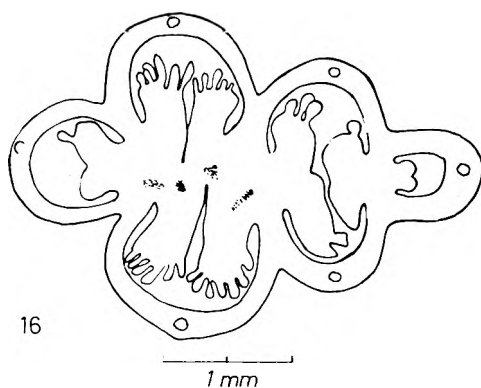


TABLA III — TAFEL III

- Sl. 16. Poprečni presjek kroz plodnicu bolesne biljke. Broj karpelnih listova se povećao. U stijenci plodnice kružićima su označene mediane dorsalne žile karpela.
- Abb. 16. Querschnitt durch den Fruchtknoten einer kranken Pflanze. Die Zahl der Fruchtblätter ist größer geworden. Mit Kreisen sind die medianen Dorsalnerven bezeichnet.
- Sl. 17. Poprečni presjek kroz plodnicu zdrave biljke.
- Abb. 17. Querschnitt durch den Fruchtknoten einer gesunden Pflanze

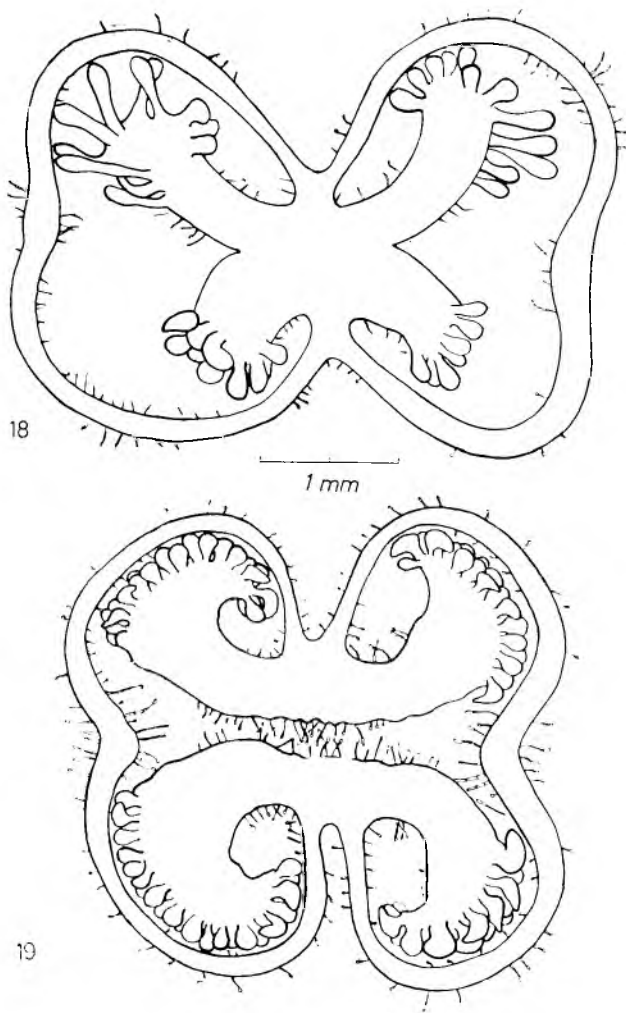


TABLA IV — TAFEL IV

Sl. 18. i 19. Poprečni presjeci kroz istu plodnicu bolesne biljke. Plodnica je u donjem dijelu dvogradna (18) a u gornjem jednogradna (19). Na plodnici i u plodnici brojne dlačice.

Abb. 18 und 19. Zwei Querschnitte durch ein und denselben Fruchtknoten einer kranken Pflanze. Der Fruchtknoten ist im basalen Teil zweifächrig (18) und im apikalen Teil einfächrig (19). Auf der Oberfläche des Fruchtknotens und in seinem Innern sind zahlreiche Drüsenhaare vorhanden.

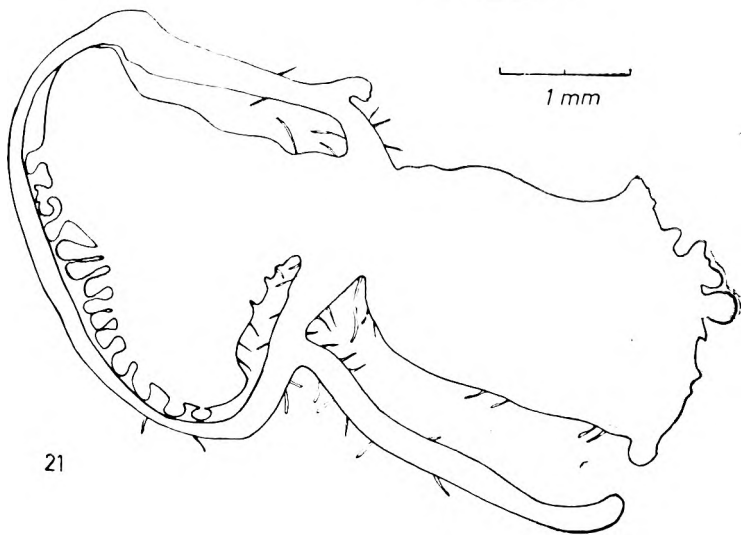
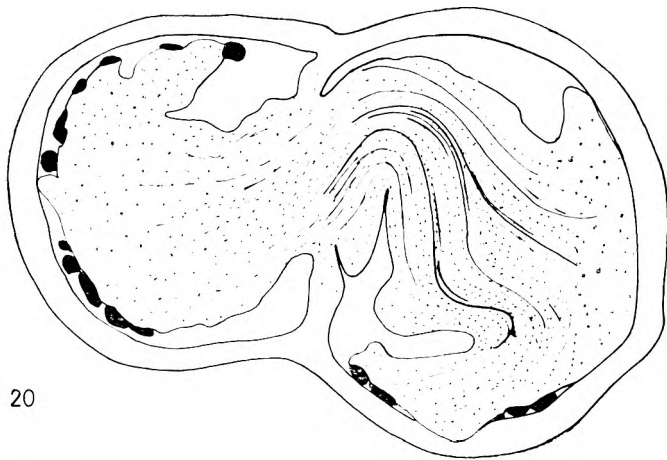
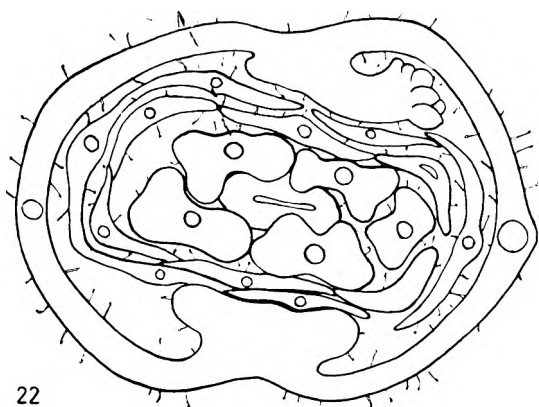


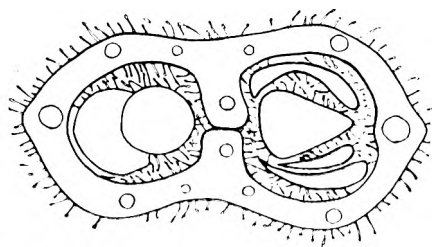
TABLA V — TAFEL V

Sl. 20. i 21. Poprečni presjeci plodnice bolesnih biljaka. Na sl. 20. desna placenta znatno se povećala i zgužvala. Sjemeni zameci s nekrozama. Na sl. 21. desna placenta rastrgla je stijenku karpela i izbila izvan plodnice.

Abb. 20 und 21. Querschnitte durch die Fruchtknoten kranker Pflanzen. In Abb. 20 ist die rechte, stark entwickelte Plazenta zerdrückt. Die Samenanlagen der beiden Plazenten sind nekrotisiert. In Abb. 21 hat die rechte Plazenta die Fruchtknotenwandung zerrissen und ist nach außen gewachsen.



1 mm



1 mm

TABLA VI — TAFEL VI

Sl. 22. i 23. Poprečni presjeci kroz plodnicu bolesne biljke. Prolifikacije u plodnicama koje su još posve zatvorene. U sl. 22. proliferacija je centralna (diaphyse floripare, odnosno proliferation endocarpique; usp. Penzig 1921); razabiru se pojedini cvjetni dijelovi. U sl. 23. zasebne proliferacije u dvjema šupljinama plodnice.

Abb. 22 und 23. Querschnitte durch die Fruchtknoten kranker Pflanzen. Prolifikationen in den noch ganz geschlossenen Fruchtknoten. In Abb. 22 ist nur eine zentrale Prolifikation (diaphyse floripare bzw. proliferation endocarpique; siehe Penzig 1921) entwickelt. Die verschiedenen Teile der proliferierten Blüte sind leicht unterscheidbar. In Abb. 23 ist in jedem Fruchtknotenfach je eine Prolifikation sichtbar.

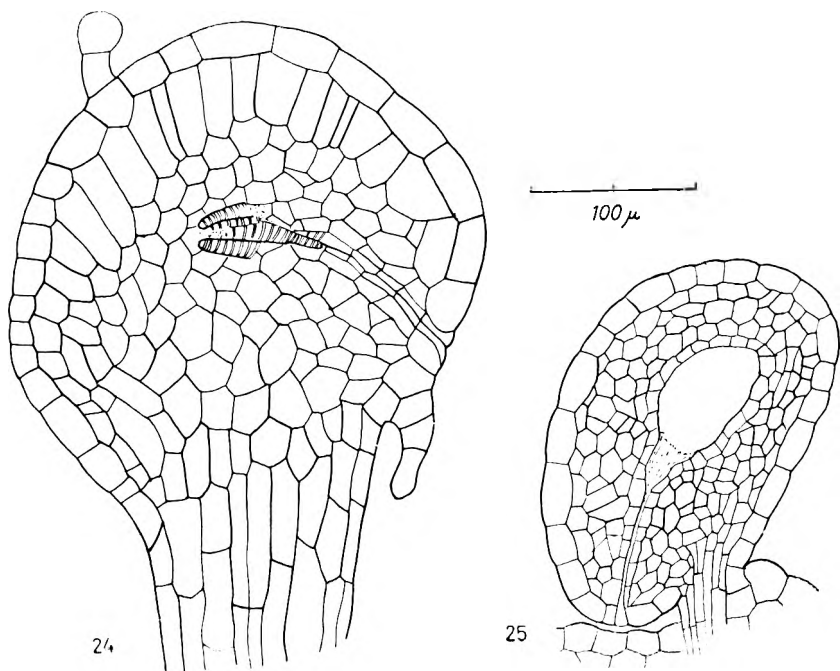


TABLA VII — TAFEL VII

Sl. 24. i 25. Uzdužni medijani presjek kroz sjemenske zametke bolesne (24) i zdrave biljke (25). Na sl. 24. zametak je deformiran a embrionska vreća nije razvijena; na sl. 25. jasno se razabire anatropni karakter sjemenog zametka i položaj embrionske vreće.

Abb. 24 und 25. Mediane Längsschnitte durch die Samenanlagen einer kranken (24) und einer gesunden Pflanze (25). In Abb. 24 ist die Samenanlage mißgebildet, der Embryosack ist nicht entwickelt. In Abb. 25 sind der anatrophe Charakter der Samenanlagen und die Lage des Embryosackes deutlich sichtbar.

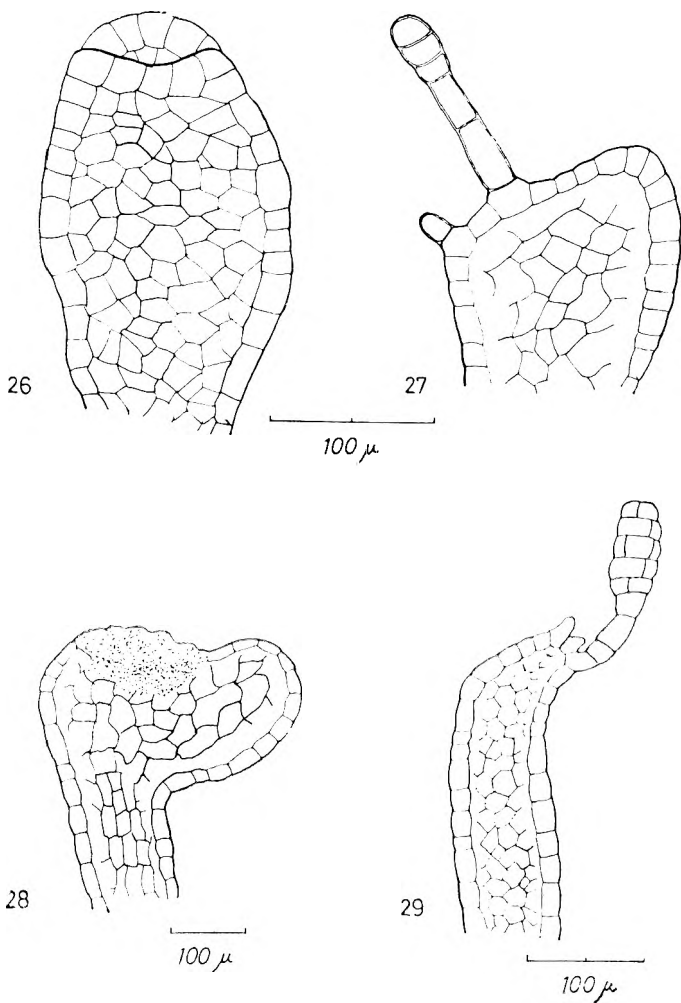


TABLA VIII — TAFEL VIII

- Sl. 26—29. Različiti oblici sjemenih zametaka sa bolesne biljke. Na zamecima iz sl. 27. i 29. razvili su se trihomi, a zametak iz sl. 28. je nekrotičan.
- Abb. 26.—29. Verschiedene Formen von Samenanlagen bei kranken Pflanzen. Auf den in Abb. 27 und 29 dargestellten Samenanlagen haben sich Trichome entwickelt, die bei normalen Gebilden gänzlich fehlen. Abb. 28 zeigt eine Samenanlage mit Nekrosen.

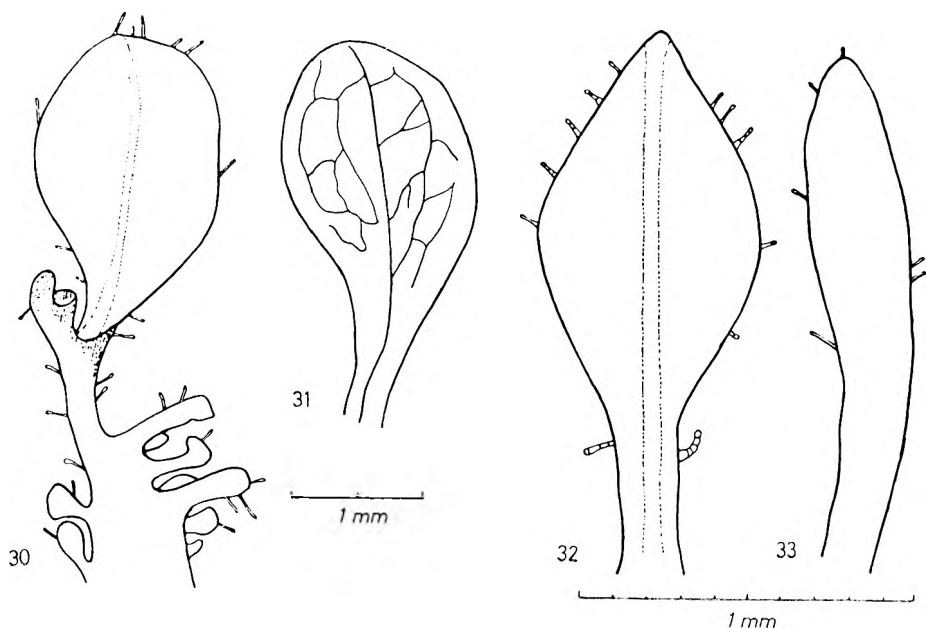


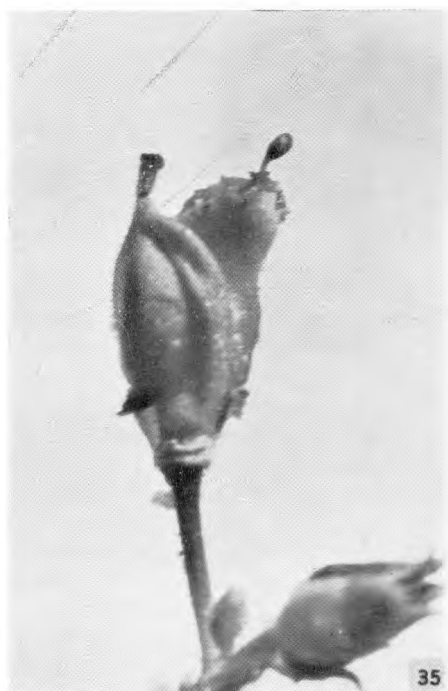
TABLA IX — TAFEL IX

Sl. 30—33. »Sjemeni zameci« u obliku lista koji su se razvili na placentama izišlim izvan plodnice. Peteljka zametka nosi brojne ogranke (sl. 30). Na zametku sa sl. 31. označena je nervatura. Sl. 32. i 33. prikazuje isti zametak s prednje strane (32) i iz profila (33).

Abb. 30—33. Blattförmige »Samenanlagen«, die sich auf den herausgewachsenen Plazenten entwickelt haben. Der Stiel der in Abb. 30 dargestellten Samenanlage trägt zahlreiche Auswüchse. Bei der in Abb. 31 gezeichneten Samenanlage ist die Nervatur kenntlich gemacht. Die Abb. 32 und 33 zeigen dieselbe blattförmige Samenanlage, die von vorn (32) und von der Seite (33) abgebildet ist.

TABLA X — TAFEL X

- Sl. 34—37. Cvjetovi bolesnih biljaka. Na sl. 34. nalaze se obje placente u unutrašnjosti plodnice, na sl. 35. samo desna placenta izišla je iz unutrašnjosti plodnice, a na sl. 36. i 37. obje placente. Na sl. 35. vidi se samo jedan listu sličan sjemeni zametak, na sl. 37. više takvih zametaka.
- Abb. 34—37. Blüten kranker Pflanzen. In Abb. 34 sind die beiden Plazenten im Fruchtknoten eingeschlossen. Die rechte Plazenta in Abb. 35 und die beiden Plazenten in Abb. 36 und 37 haben die Fruchtknotenwandungen zerrissen und sind herausgewachsen. In Abb. 35 ist nur eine blattartige Samenlage, in Abb. 37 sind mehrere solche Samenlagen deutlich sichtbar.



ZUSAMMENFASSUNG

BLÜTENANOMALIEN DER MIT STOLBUR INFIZIERTEN TABAKPFLANZEN

DAVOR MILIČIĆ

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Zagreb)

Einleitung

Das Stolburvirus (*Chlorogenus australiensis* var. *stolbur* Kovačevski) ist in vielen europäischen Ländern ziemlich verbreitet und befällt verschiedene Kulturpflanzen, z. B. Tomaten, Paprika, Kartoffeln, Tabak u. Eierfrucht. Dieses Virus ist im Jahre 1933 in UDRSS entdeckt worden. In Jugoslawien wurde es von P a n j a n (1950) gefunden.

Das Stolburvirus kann besonders große Veränderungen an den Reproduktionsorganen seiner Wirtspflanzen verursachen. Es ist wohl bekannt, daß sich unter seinem Einfluß die Tomatenblüten stark verändern. Dabei wird sehr auffällig der Kelch mißgebildet, dessen Blätter miteinander verwachsen, an Größe gewinnen und sich blasenartig erweitern. Dagegen bleiben die anderen Blütenteile gewöhnlich kleiner als bei gesunden Exemplaren. Nach den Untersuchungen von M i c h a i l o w a (1936) werden die Staubblätter häufig in kleine grüne Organe transformiert; außerdem können auch blattartige Formen der Samenanlagen auftreten. In anderen Fällen entstehen an den Blütenteilen anstatt dieser Umbildungen viele Nekrosen. Die Nekrosen überwiegen bei den Staubblättern, bei den Samenanlagen sind Blatttransformationen häufiger.

Durch die Arbeiten von M i c h a i l o w a wurden die von Stolbur in Tomatenblüten verursachten Veränderungen ausreichend bekannt; dagegen wurden die Blütenanomalien bei anderen Wirtspflanzen des Stolburvirus, z. B. bei Tabak, Eierfrucht u. Stechapfel noch nicht eingehender untersucht. Deshalb beabsichtigen wir in dieser Mitteilung, unsere Untersuchungen an Blüten von stolburkranken Tabakpflanzen darzustellen.

Schon K o s t o f f (1933) war bekannt, daß unter dem Einfluß eines Virus, das später als Stolburvirus identifiziert worden ist, die Sterilität des Gynäzeums von *Nicotiana tabacum* entsteht. Derselbe Verfasser hat beobachtet, daß es dabei zu verschiedenen Mißbildungen im Blütenbereiche kommt, unter anderem Fruchtknotensverbreiterung und -verlängerung wie auch starke Verkürzung des Griffels. Über die von Stolbur bedingten Veränderungen in Tabakblüten befinden sich dürftige Angaben auch bei K o r a č e v s k i j (1933). Wie schwere und verschiedenartige Blütenanomalien unter dem Einfluß des Stolburvirus auftreten können, sieht man auch aus den Arbeiten von M u z u r o v i ć (1964) und P l a v š i ć (1964), die in Jugoslawien verfasst sind. Da diese letzteren Beobachtungen nicht allen so leicht zugänglich sind, werden wir hier ihre wichtigsten Ergebnisse darlegen.

Nicht nur das Stolburvirus, sondern auch viele andere der Gelbsucht-Gruppe angehörende Viren können die Mißbildung ihrer Wirts

pflanzen hervorrufen. So ist aus den Veröffentlichungen von Valenta (1958, 1961) bekannt, daß das Virus der Krim-Gelbsucht der Kartoffeln und die verschiedenen Hexenbesenstämme die Blütenform von *Nicotiana tabacum*, *N. glutinosa* und *Solanum tuberosum* verändern können (vgl. auch Schmelzer 1961). Ebenso können nach Valenta (1961) die Tabakblüten unter dem Einfluß des Parastolburvirus, die Kleeblüten unter dem Einfluß des Kleeverzweigungs- und Kleeverlaubungsvirus verzgrünen.

Besonders interessant sind die Untersuchungen von Palm (1933), der die Blütenanomalien von den mit Aster-Gelbsucht infizierten *Troximon glaucum*-Pflanzen studierte. Palm konnte dabei keine Anomalien in der Entwicklung der Antheren, ihrer sporogenen Gewebe und des männlichen Gametophyts feststellen, die Entwicklung aber der sporogenen Gewebe in den Samenanlagen war langsamer oder gar unterbunden. Nach Palm (1933) degeneriert das weibliche Gametophyt im binuklearen Stadium endgültig und gänzlich, so daß daraus eine vollständige und dauernde Sterilität der Samenanlagen resultiert. Außerdem entstehen bei *Troximon* häufig Blütenprolifikationen und im Innern des Fruchtknotens auf den Plazenten zahlreiche Trichome, die sich bei den normalen Pflanzen im Fruchtknoten niemals bilden.

Mißbildungen der Tabakblüten

Das Untersuchungsmaterial stammt aus der Umgebung von Zagreb. Wir haben es liebenswürdigerweise von Frau Biljana Plavšić, wiss. Assistentin an der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät zu Sarajevo, bekommen, wofür wir ihr auch hier herzlichst danken. Das gewonnene Virus wurde im Jahre 1962 im Glashaus in *Nicotiana tabacum*-Pflanzen (Typus »Prilep«) vermehrt. Die Untersuchungen wurden aber erst im Februar und Mai 1963 an 9 bis 12 Monate alten Exemplaren durchgeführt. Im Februar war die Temperatur im Glashaus angemessen (10—30° C) und die Beleuchtung schwach, im Mai dagegen war die Temperatur höher (10—40° C) und die Beleuchtung stark. Dieser Bedingungsunterschied scheint die Anomalienform beeinflußt zu haben.

Bei einem Vergleich von gesunden mit stolburkranken Tabakpflanzen kann man sofort einen großen Unterschied, besonders im Blütenbereiche, beobachten. Während die an den gesunden Exemplaren vorhandenen Blüten ziemlich lang und rosagefärbt sind, sind die kranken Blüten meistens kurz und grün. Außerdem ist bei den kranken Pflanzen die Blütenanzahl der Infloreszenzen größer, und die Infloreszenzen selbst sind stärker verzweigt.

Der Kelch ist der einzige Blütenteil, der unter dem Einfluß der Krankheit nicht bedeutender verändert wird. Dieser Teil behält also da ungefähr dieselbe Farbe und Größe wie bei den normalen Pflanzen.

Die Blumenkrone ist bei den gesunden Pflanzen gut entwickelt, sehr lang und im oberen Teil rosafarbig (Tab. I, Abb. 1). Im Unterschied

dazu ist sie bei den kranken Tabakpflanzen stark verkümmert und gewöhnlich grün (Taf. I, Abb. 8—10). Es kann manchmal geschehen, daß auch bei den kranken Exemplaren weiße Blumenkronen erscheinen, diese aber erreichen kaum die halbe Länge der normalen Kronen. In anderen Fällen bleibt die Blumenkrone so kurz, daß sie nicht einmal die Länge der Kelchblätter erreicht (Taf. I, Abb. 6 und 8). Häufig stirbt die Krone verhältnismäßig früh ab, vertrocknet und fällt ab.

Andrözeum. Parallel mit der Verminderung der Blumenkronenlänge erfolgt auch eine Verkürzung der an der Krone inserierten Filamente der Staubblätter. Während diese bei gesunden Blüten sehr lang sind (Taf. I, Abb. 1), sind sie bei kranken Pflanzen stark verkümmert, so daß die Antheren scheinbar unmittelbar an der Krone sitzen (Taf. I, Abb. 8 und 9).

Gynäzeum. Unsere Beobachtungen beziehen sich jedoch hauptsächlich auf das Gynäzeum, dessen Fruchtknoten bei den mit Stolbur infizierten Exemplaren besser entwickelt ist (Taf. II, Abb. 11—14) als bei den normalen Pflanzen (Taf. I, Abb. 1). Demgegenüber ist der Griffel bei den Kranken Blüten viel kürzer, oder er fehlt gänzlich (vgl. die Taf. I, Abb. 1 mit den Taf. II, Abb. 11—14, Taf. X, Abb. 34—36; s. auch K o s t o f f 1933). Gleicherweise sind auch die kranken Narben kleiner als die der gesunden Blüten.

Wir konnten feststellen, daß die kranken Fruchtknoten meistens größer als die normaler Blüten sind; die ersteren ragen deshalb aus dem Kelch hervor (Taf. X, Abb. 34—37). Diese Fruchtknoten behalten lange ihren saftigen Charakter und die grüne Färbung, so daß sie zusammen mit dem Kelch die wichtigsten Faktoren ausmachen, die dem Blütenstand der Stolburpflanzen eine ausgeprägt grüne Färbung verleihen.

Wird ein gesunder Fruchtknoten quer durchgeschnitten, dann wird sichtbar, daß er regelmäßig aus zwei Karpellen aufgebaut und zweifächrig ist (Taf. III, Abb. 17.) Auch der kranke Fruchtknoten enthält in seinen basalen Teilen zwei Fächer, aber in den apikalen Teilen ist er unvollständig geteilt und deshalb einfächrig (Taf. IV, Abb. 18 und 19). In seltenen Fällen bestand der Fruchtknoten aus sechs Fruchtblättern besaß demzufolge eine größere Anzahl von Fächern (Taf. III, Abb. 16).

Auch die Plazenta ändert sich unter dem Viruseinfluß beträchtlich. Sie ist bei gesunden Exemplaren abgeplattet und konvex (Taf. III, Abb. 17). Zum Unterschied dazu ist sie bei erkrankten Pflanzen häufig in zwei verschiedenartig lange Schenkel geteilt (Taf. IV, Abb. 18 und 19). Manchmal vergrößert die kranke Plazenta bedeutend ihren Umfang und deformiert sich deshalb im geschlossenen Fruchtknoten (Taf. V, Abb. 20). Infolge der Vergrößerung des Umfanges der Plazenta zerreit in vielen Fällen die Fruchtknotenwandung, und die Plazenta gelangt nach außen, wo sie dann dem direkten Einflu der Außenbedingungen ausgesetzt ist (Taf. II, Abb. 13—15; Taf. V, Abb. 21; Taf. X, Abb. 35—37). Zusammen mit der Plazenta geraten auch die Samenanlagen nach außen (Taf. II, Abb. 15). Solche Plazenten verändern beträchtlich ihr Aussehen,

so daß ihre »fertile« Oberfläche statt einer konvexen oft eine konkave Form annimmt (Taf. II, Abb. 15). Für die kranken Pflanzen ist charakteristisch, daß sich Drüsenhaare auf der äußeren und inneren Epidermis der Fruchtknotenwandung, ferner auf der Plazenta, ja sogar auf den Samenanlagen befinden (Taf. VI, Abb. 22 und 23; Taf. VII, Abb. 24; Taf. VIII, Abb. 27 und 29). Demgegenüber enthalten die gesunden Fruchtknoten keine Trichome (Taf. III, Abb. 17).

Besonders große Veränderungen zeigen sich an den Samenanlagen der erkrankten Exemplare. Die normalen Samenanlagen sind anatrop und von gleicher Größe, haben einen typisch gestalteten Embryosack und eine deutlich sichtbare Mikropyle (Taf. VII, Abb. 25). Die Samenanlagen der kranken Blüten sind dagegen in vielen Fällen nicht anatrop, sondern kampylotrop oder sogar atrop (Taf. VII, Abb. 24; Taf. VIII, Abb. 26 und 29). Häufig kann man bei den kranken Samenanlagen die genaue Lage der Mikropyle nicht feststellen (Taf. VIII, Abb. 27 und 28). Manchmal ist die Form der Samenanlagen so stark modifiziert, daß sie ihre charakteristischen Merkmale verliert. Deshalb wird in diesen Fällen fraglich, ob es gerechtfertigt ist, diese plazentaren Auswüchse als Samenanlagen zu bezeichnen.

Das gilt besonders für die Auswüchse, die sich an jenen Plazenten entwickeln, die durch den Riß der Fruchtknotenwandung nach außen gelangen. Obwohl diese Auswüchse metamorphosierte Samenanlagen darstellen, unterschieden sich jene von diesen bedeutend. Im extremen Fall können sie eine Größe von mehreren Millimetern und Blattform annehmen (Taf. IX). An solchen »Samenanlagen« kann man einen engen, basalen, dem Blattstiel ähnlichen Teil und einen apikalen, abgeplatteten, der Blattspreite ähnlich sehenden Teil unterscheiden. Am Stielchen dieser blattartigen Samenanlage gibt es eigenartige Verzweigungen (Taf. IX, Abb. 30). Was die »Spreite« betrifft, ist sie reichlich mit Chloroplasten versehen; in ihrer Epidermis befinden sich zahlreiche Spaltöffnungen, und in ihrem Innern ist eine gut entwickelte Nervatur sichtbar, die aus einem medianen Nerven und aus mehreren durch Anastomosen miteinander verbundenen seitlichen Nerven besteht (Taf. IX, Abb 31).

Nicht nur die blattartigen Samenanlagen, sondern auch jene, die die gleiche Größe wie die normalen Samenanlagen behalten, sind manchmal so verändert, daß sie keine charakteristischen Merkmale der Samenanlagen mehr besitzen. Sehr häufig enthalten sie keinen Embryosack, oder — wenn er sich zu bilden beginnt, ist dieser stark nekrotisiert. An den kranken Samenanlagen erscheinen oft auch Drüsenhaare.

Eine weitere wichtige Anomalie sind die Prolifikationen im Blütenbereiche. Wir konnten mehrmals beobachten, daß die Prolifikationen aus den Achseln der Kelchblätter entstehen (Taf. I, Abb. 7). Besonders sind aber diejenigen interessant, die sich im Innern des Fruchtknotens bilden (prolification endocarpique; s. Penzig 1921). Bisweilen tritt eine neue Blütenknospe in der Mitte des Fruchtknotens auf (diaphyse floripare, s. Penzig 1921: Taf. I, Abb. 2 und 3; Taf. VI, Abb. 22).

In diesem Falle bleibt die Querwand zwischen zwei Fruchtknoten-fächern unentwickelt, und die Plazenten tragen wenige oder keine Samenanlagen. Häufiger sind jedoch die Fälle, daß sich in jedem Fach je eine Blütenknospe bildet (Taf. I, Abb. 5; Taf. VI, Abb. 23). Am Anfang der Entwicklung befinden sich die Knospen noch im geschlossenen Fruchtknoten, erst später treten sie heraus (Taf. I, Abb. 2 und 3).

Wir müssen auch hier darauf hinweisen, daß unserer Vermutung nach die Anomalienformen auch von äußeren Bedingungen abhängig sein könnten. Wir konnten nämlich während unserer im Winter (Februar) ausgeführten Untersuchungen sehr häufig beobachten, daß die Fruchtknotenwandung infolge des Plazentenwachstums zerriß. Demgegenüber waren im Frühling (Mai), als höhere Temperaturen und stärkeres Licht vorhanden waren, die Risse verschwunden, und anstatt dieser konnten wir viele Prolifikationen in den Blüten wahrnehmen.

Diskussion der Ergebnisse

Wie aus Obigem hervorgeht, kommt es bei Tabak unter dem Einfluß des Stolburvirus zu vielen Blütenanomalien, die sich besonders in den Veränderungen der Kronenblätter, des Fruchtknotens und der Samenanlagen äußern. Im Unterschied von diesen Blütenteilen verändert sich der Kelch nicht sehr.

Eigenartig sind die Mißbildungen des Fruchtknotens, der größer als der normale Fruchtknoten wird und länger als dieser den saftigen Charakter und die grüne Färbung beibehält. Die Blumenkrone ist dagegen regelmäßig sehr stark verkümmert. Deshalb stammt die grüne Färbung des Blütenstandes hauptsächlich von den grünen Fruchtknoten und Kelchen.

Die Samenlosigkeit der mit Stolbur infizierten Tabakpflanzen ist zweifelsohne von starken Mißbildungen und Nekrosen der Samenanlagen verursacht. Die deformierten Samenanlagen können ungefähr dieselbe Größe wie die normalen behalten, sie verlieren aber viele andere Eigenschaften der gesunden Samenanlagen (Taf. VIII, Abb. 26—29). So können bei mißgebildeten Samenanlagen oft der anatrophe Charakter, die Mikropyle und der Embryosack verschwinden; es entstehen aber neue Gebilde, wie z. B. die Drüsenhaare. Was die häufigen Nekrosen anbelangt, konnten wir diese nur an denjenigen kranken Samenanlagen beobachten, die noch einige Eigenschaften der normalen bewahrt haben. Solche Samenanlagen enthielten noch Reste der Mikropyle oder des Embryosackes oder entsprachen in ihrer Größe den normalen Gebilden.

Manchmal vergrößern sich die Samenanlagen sehr stark und werden dabei einem Blatt ähnlich. Solche Anlagen konnten wir nur bei jenen Fruchtknoten wahrnehmen, bei denen durch die anschwellende Plazenta die Karpellwandung zerrissen wurde. Nach dem Zerreißen konnte die Plazenta nach außen auswachsen und größere Samenanlagen bilden. Es scheint uns, daß sich die blattförmigen Samenanlagen erst unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen, speziell des Lichtes, entwickeln

können, so daß ihrem Erscheinen das Zerreißen der Karpellwandung vorangehen muß. Michailowa (1936) hat auch die Umwandlung der Samenanlagen in blattförmige Gebilde beschrieben; sie bringt aber ihre Entstehung nicht mit dem Reißen der Fruchtknotenwandung in Verbindung.

Während Michailowa (1936) die Blütenanomalien stolburkranker Tomaten behandelt hat, haben wir hier einen Beitrag zur Kenntnis derselben Anomalien bei Tabak geliefert.

Zusammenfassend kann man zu den Ergebnissen dieser Untersuchungen Folgendes sagen: Auf den stolburkranken Tabakpflanzen kommt es regelmäßig zu Blütenanomalien. Die entstehenden Veränderungen fallen besonders auf den Kronenblättern und dem Gynäzeum auf. Größere Bedeutung haben die Mißbildungen und die Nekrosen der Samenanlagen, weil diese zur Sterilität der Blüten führen. Infolge des intensiven Wachstums der Plazenta wird die Fruchtblätterwandung manchmal zerrissen, und dann treten die Plazenta und die Samenanlagen aus dem Fruchtknoten heraus. Solche Samenanlagen vergrößern sich zuweilen stark und nehmen dann eine blattartige Gestalt an.