

LEON STUCHLIK

MORFOLOGIA PYŁKU A TAKSONOMIA

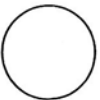








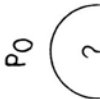
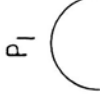
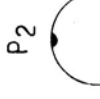

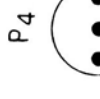
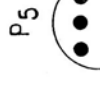

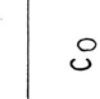
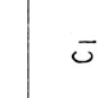
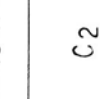
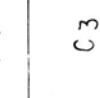
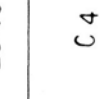
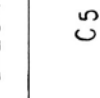
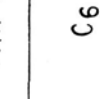
WSTĘP

Prace nad systematyką sporomorf zapoczątkowane już w XIX wieku rozwijały się zasadniczo w dwu kierunkach: jeden kierunek badań to opisy morfologiczne ziarn pyłku i spor umożliwiające ich oznaczanie w oderwaniu od rośliny macierzystej; drugi kierunek — to badania przy pomocy morfologii sporomorf dróg rozwojowych i pokrewieństwa poszczególnych grup świata roślinnego. Pierwsze prace z palynotaksonomii (tak nazywa się ta gałąź wiedzy) ukazały się na początku XIX wieku (Fritsche 1832, 1837), ale prawdziwy jej rozkwit nastąpił dopiero w ostatnim dwudziestoleciu. Nowoczesne badania zapoczątkował profesor G. Erdtman w specjalnym dostosowanym do tego celu Laboratorium Palynologicznym w Solnej. Dziś palynotaksonomia rozwija się w wielu ośrodkach naukowych na całym świecie, mając za cel opracowanie flory pyłkowej świata (World Pollen Flora), na wzór dzieła Englera i Prantla pt. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (1896). Program ten został uchwalony w roku 1962 na I Konferencji Palynologicznej w Tucson (USA).

Opracowania palynotaksonomiczne poszczególnych grup roślin zawierają, poza szczegółowymi opisami morfologii sporomorf, wnioski taksonomiczne i filogenetyczne, mogące mieć znaczenie w klasyfikacji na niższe jednostki systematyczne. Nowsze prace z tego zakresu, a zwłaszcza wykonane w Laboratorium Palynologicznym w Solnej, uwzględniają ponadto klasyfikację sporomorf opartą na systemie NPC (Erdtman, Straka 1961). System ten (ryc. 1) umożliwia zaliczenie wszystkich sporomorf do 21 grup w zależności od liczby otworów (tremata), ich układu i charakteru.

W druku ukazywały się już monograficzne opracowania morfologii ziarn pyłku i spor, dotyczące szeregu rodzin. Nie sposób omawiać je tu wszystkie, ograniczę się jedynie do kilku wybranych przykładów.

W rodzinie *Caprifoliaceae* Rehder (1934) bardzo ostrożnie zwrócił uwagę na dwudzielność rodzaju *Abelia*, natomiast Erdtman (1952) wykazał wyraźne różnice w morfologii ziarn pyłku sekcji *Eu-Abelia* i *Zabelia*.

ATRE- ME		N O M O T R E M E								ANOMO- TREME							
N0		N1		N2		N3		N4		N5		N6		N7		N8	
		MONO-	DI-	TRI-	TETRA-	PENTA-	HEXA-	POLY-									
P0		P1		P2		P3		P4		P5		P6					
		CATA-	ANACATA-	ANA-	ZONO-	DIZONO-	PANTO-										
C0		C1		C2		C3		C4		C5		C6					
		-TREME	-LEPT	-TRICHO-	-COLPATE	-PORATE	-COLP-	-POR-									
				TOMO-			ORATE	ORATE									
				COLPATE													

Ryc. 1. Diagram przedstawiający system klasyfikacji sporomorf «NPC» Erdtmanna (za Erdtmanem, Praglow-skim, Nilssonem 1963.) Klasyfikacja oparta jest na aperturach: N — number = liczba; P — position = położenie; C — character = charakter. Klas «N» jest dziewięć (N O-8); «P» jest siedem (P O-6); «C» jest siedem (C O-6). N O — sporomorfy bez apertur; P O — sporomorfy o nieznanym układzie apertur; C O — sporomorfy o nieznanym charakterze apertur.

Stix (1960) badając morfologię ziarn pyłku rodziny *Compositae* doszła do przekonania, że niektóre rodzaje należałoby zaliczyć do innych podrodzin czy plemion, niż to czyniono dotychczas. I tak rodzaje *Osmites* i *Osmitopsis* powinny znaleźć się razem z rodzajem *Ursinia* w plemienu *Anthemideae*, rodzaj *Platycarpha* w plemienu *Mutisieae*, a *Gongrothammus* należy — jej zdaniem — do plemienia *Vernonieae*.

Raj (1961), po przeprowadzeniu gruntownych studiów nad morfologią ziarn pyłku 260 gatunków (103 rodzaje) rodziny *Acanthaceae*, wysunął pod adresem taksonomów szereg sugestii. Jego zdaniem podrodzinę *Nelsonioideae* należy w ogóle przenieść z rodziny *Acanthaceae* do *Scrophulariaceae*. Podrodziny *Mendoncioideae* i *Thunbergioideae* należy traktować jako oddzielne rodziny, pozostawiając w rodzinie *Acanthaceae* tylko rodzaj *Gillettiella* z podrodziny *Mendoncioideae*. Autor sugeruje ponadto przeniesienie kilku rodzajów do innych podrodzin lub plemion.

Dobrym przykładem wykorzystania badań palynotaksonomicznych w systematyce może być rodzina *Cucurbitaceae*. Morfologię ziarn pyłku tej rodziny opracował Marticorena (1963). Jego wnioski taksonomiczne odbiegają nieco od podziału Jeffreya (1962), monografa rodziny *Cucurbitaceae*. Zdaniem Marticoreny ziarna pyłku rodzaju *Schizopepon* odbiegają swą budową od pozostałych rodzajów grupy *Sicypos*, co Jeffrey uznał za wystarczającą podstawę do wydzielenia tego rodzaju w oddzielną grupę.

Rodzaj *Iris* opracował palynologicznie Schulze (1964). Zwrócił on uwagę na trzy gatunki tego rodzaju odbiegające budową morfologiczną ziarn pyłku od pozostałych gatunków. Precyzyjne badania palynotaksonomiczne wykazały tak duże różnice, że na ich podstawie Schulze wydzielił te gatunki w osobny rodzaj *Siphostylis*, który — jak się to później okazało — różni się także morfologicznie od rodzaju *Iris*.

Köhler (1965) opracowując morfologię ziarn pyłku rodziny *Euphorbiaceae* wyciągnął również szereg interesujących wniosków taksonomicznych. Badania jego dały podstawy do wydzielenia starej grupy o kolczastych ziarnach pyłku w oddzielną podrodzinę *Oldfieldioideae*, oraz do stworzenia dla rodzajów *Martretia* i *Hymenocardia* osobnego plemienia. Poza tym badania palynotaksonomiczne Köhlera przemawiają za rozdzieleniem niektórych rodzajów traktowanych łącznie przez Paxa i Hoffmana (1922).

Chanda (1966) zajmował się morfologią ziarn pyłku rodzin *Centrolepidaceae*, *Restionaceae* i *Flagellariaceae*. Opierając się na budowie apertur ziarn pyłku wykreślił on dla tych rodzin drzewo genealogiczne, z którego wynika, że najprymitywniejsza jest rodzina *Centrolepidaceae*, typ pośredni reprezentują *Restionaceae*, a najbardziej rozwinięta, zbliżona do *Poaceae*, jest rodzina *Flagellariaceae*. Wnioski te w znacznym stopniu są odmienne od dotychczasowych poglądów na pokrewieństwo tych rodzin. Engler (1930) uważał bowiem *Flagellariaceae*, a Hutchinson (1959), również *Centrolepidaceae* za zbliżone do *Juncaeeae*, czego nie potwierdzają wyniki badań przeprowadzonych przez Chandę. Jego badania przeczą również wnioskowi Gilig-

Benedicta (1930) jakoby *Centrolepidaceae* były blisko spokrewnione, poza *Restionaceae*, również z *Eriocaulaceae*. Chanda (1966) wykazał także, że z rodziny *Flagellariaceae* poprzez typ morfologiczny zbliżony do traw, a spotykany w grupie *Manpania* (*Cyperaceae*), mogły rozwinąć się pozostałe turzycowate.

Rodzaje i rodziny pod względem budowy morfologicznej ziarn pyłku mogą być jednolite i wtedy nazywamy je stenopalynicznymi, gdy natomiast ich budowa jest urozmaicona, wówczas mamy do czynienia z jednostkami eurypalynicznymi. Do badań palynotaksonomicznych najlepiej nadają się te ostatnie. Do rodzin typowo eurypalynicznych należą między innymi *Acanthaceae*, *Euphorbiaceae*, *Gentianaceae* i *Polemoniaceae*. Rodziną *Polemoniaceae* zająłem się nieco bliżej w czasie siedmioletniego pobytu na stypendium Polskiej Akademii Nauk w Laboratorium Palynologicznym w Solnej.

TYPY MORFOLOGICZNE ZIARN PYŁKU RODZINY *POLEMONIACEAE*

Z 316 gatunków należących do tej rodziny szczegółowym badaniom morfologii ziarn pyłku poddanych zostało 144 (Stuchlik 1967). Obejmują one wszystkie rodzaje (18), a w obrębie poszczególnych rodzajów wszystkie sekcje.

Ogółem wyróżniono 26 typów morfologicznych ziarn pyłku.

Typ morfologiczny *Cobaea* (tab. 1 fot. 1—3) — ziarna pyłku kuliste (średnica 92—216 μ), wieloporowe, pory rozmieszczone są równomiernie na całej powierzchni (pantoporate, NPC — 764). Seksyna jest siatkowata o dużych oczkach (średnica 9—40 μ). W oczkach siatki znajdują się pałeczki mniejsze od tych, które podpierają listewki. Do tego typu morfologicznego należą wszystkie gatunki rodzaju *Cobaea*.

Typ *Cantua* I (tab. 1 fot. 4—6) — ziarna pyłku kuliste (średnica 59—103 μ), pięcio- do wieloporowe, pory rozmieszczone są równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-564—764). Seksyna ma w charakterystyczny sposób wykształcony daszek (tectum) w postaci „wysepek“ przypominających brodawki. Pałeczki podpierające daszek zrosnięte są na szczycie w listewki. Brodawki mają kształt poligonalny, przylegają ściśle do siebie i na powierzchni mogą być gładkie lub z drobnymi kolcami. Należą tu wszystkie gatunki rodzaju *Cantua* (za wyjątkiem *C. quercifolia*) i rodzaju *Huthia*.

Typ *Cantua* II (tab. 1 fot. 7—9) w zasadzie jest podobny do poprzedniego, różni się jednak okrągłym kształtem brodawek i ich luźnym rozmieszczeniem, oraz znacznie większą liczbą por (28—34). Należy tu tylko *Cantua quercifolia*.

Typ morfologiczny *Bonplandia* (tab. 1 fot. 10, 11) charakteryzuje się kulistymi ziarnami (średnica 65—78 μ) o wielu złożonych porach, rozmieszczonych równomiernie na powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-766). Seksyna jest prążkowana o prążkach prostych. Rozgałęzione prążki razem z podpierającymi je pałeczkami tworzą przestrzenną siatkę. Należy tu tylko rodzaj *Bonplandia*.

Typ morfologiczny *Loeselia* (tab. 1 fot. 12—15) o ziarnach pyłku kulistych (średnica 31—64 μ), wieloporowych; pory rozmieszczone są równomiernie na całej

powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Zewnętrzna część seksyny wykształcona jest w postaci perforowanego daszka (tectate, punctate) z drobnymi kolcami na powierzchni. Daszek podparty jest licznymi pałeczkami. Należą tu wszystkie gatunki rodzajów *Loeselia* i *Allophyllum*.

Typ *Polemonium* I (tab. 1 fot. 16—18) — ziarna pyłku kuliste (średnica 30—70 μ), wieloporowe (do 100 por), o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna jest prążkowana, prążki na powierzchni gładkie lub opatrzone drobnymi ziarenkami, podtrzymywane są siatkowato rozmieszczonymi pałeczkami. Do tego typu morfologicznego należy większość gatunków rodzaju *Polemonium*.

Typ *Polemonium* II (tab. 1 fot. 19—21) — ziarna pyłku kuliste (średnica 28—45 μ), wieloporowe, o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna jest siatkowato-prążkowana; siatka utworzona z listewek układa się w charakterystyczne prążki. Należą tu tylko *Polemonium confertum* i *P. foliosissimum*.

Typ *Collomia* I (tab. 2 fot. 1—3) o ziarnach pyłku kulistych (średnica 39—53 μ), wieloporowych (liczba por 13), o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Zewnętrzna część seksyny (ektoseksyna) zbudowana jest z nieregularnych, powykrzywianych listewek, tworzących siatkę z oczkami o średnicy 0,7—3,9 μ . Listewki podtrzymywane są przez pałeczki. Należy tu tylko *Collomia heterophylla*.

Typ *Collomia* II (tab. 2 fot. 4—6) — ziarna pyłku lekko spłaszczone (suboblate) do kulistych (B* = 42—52 μ ; R** = 51—61 μ), 8—9 bruzdowoporowe (colporate, NPC-764). Wszystkie apertury rozmieszczone są w równiku ziarna, a seksyna jest fragmentarycznie siatkowata (fragmentimurate.) Należy tu tylko *Collomia biflora*.

Typ *Collomia* III (tab. 2 fot. 7—10) — ziarna pyłku kuliste (średnica 42—50 μ), wieloporowe o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna nierównej grubości, prążkowana. Prążki najgrubsze na odcinkach pomiędzy porami, najcieńsze w okolicy por. Każda pora znajduje się w charakterystycznym pięcio- lub sześciobocznym zagłębieniu o najcieńszej seksynie, ograniczonym seksyną najgrubszą. Pory są nieco nakryte seksyną tworzącą coś w rodzaju małych bruzd (colpi). Do tego typu morfologicznego należy *Collomia tinctoria*.

Typ *Gymnosteris* (tab. 2 fot. 11, 12) — ziarna pyłku kuliste (średnica 25—32 μ), wieloporowe, o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni (pantoporate, NPC-764). Seksyna jest siatkowata, a jej oczka małe (średnica 0,5—3,3 μ). W niektórych z nich znajduje się siatka drugiego rzędu o bardzo małych oczkach,

* B = oś biegunowa;

** R = oś równikowa.

Tablica 1

Fot. 1—3. *Cobaea aequatoriensis* Asplund (typ morfologiczny *Cobaea*): 1, retikulum, listewki pofalowane; 2, pałeczki (jasne kropki) podpierające listewki i «mikropałeczki» wewnątrz oczek siatki, (pow. 270×); 3, przekrój optyczny przez brzeg ziarna (pow. 770×).

Fot. 4—6. *Cantua buxifolia* Juss. (typ morfologiczny *Cantua* I), pow. 600×: 4, daszek (tectum) wykształcony w postaci wysepek o kształcie wielobocznym; 5, pałeczki podpierające daszek zrosnięte w listewki; 6, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

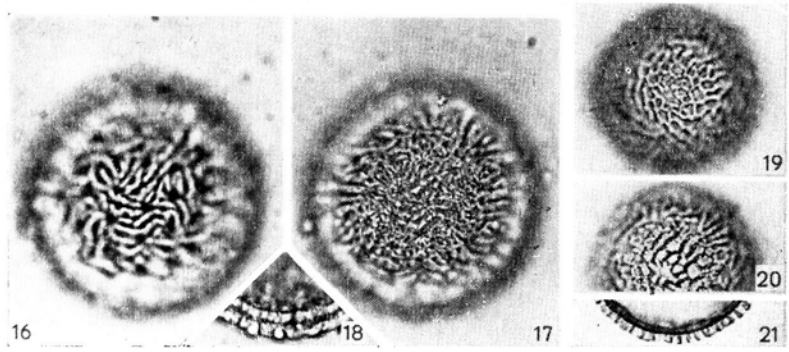
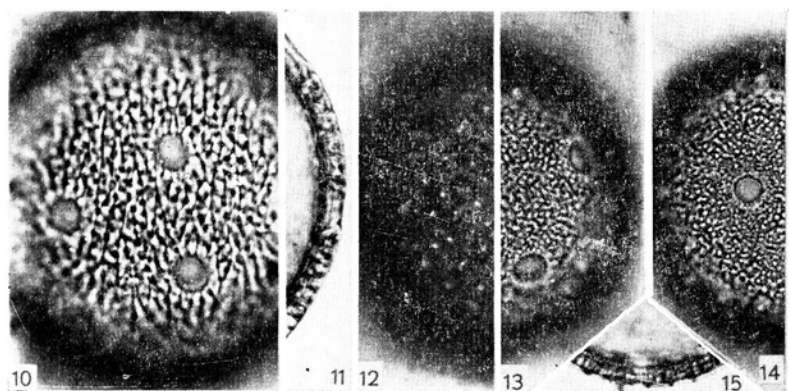
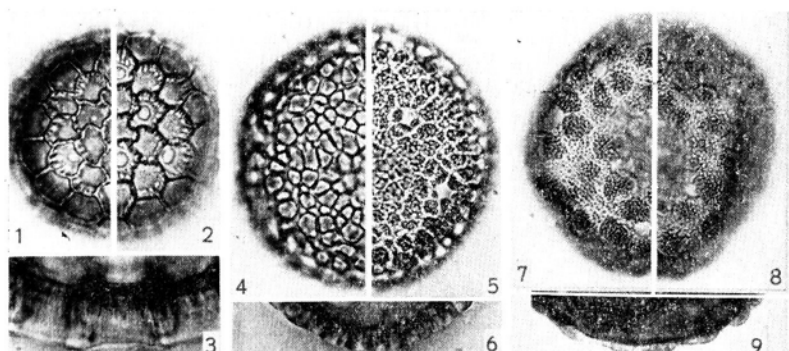
Fot. 7—9. *Cantua quercifolia* Juss. (typ morfologiczny *Cantua* II), pow. 1000×: 7, 8, daszek (tectum) wykształcony w postaci okrągłych i luźno rozmieszczonych wysepek, podtrzymywany przez pałeczki (szare kropki); 9, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 10, 11. *Bonplandia geminiflora* Cac. (typ morfologiczny *Bonplandia*), pow. 1000×: 10, seksyna prążkowana, prążki (jasne) podtrzymywane przez pałeczki (ciemne kropki); 11, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 12—15. *Loeselia mexicana* (Lam.) Brand (typ morfologiczny *Loeselia*), pow. 1000×: 12, daszek (tectum) z kolcami na powierzchni (jasne kropki); 13, perforacja daszka (ciemne kropki); 14, pałeczki podtrzymujące daszek (jasne kropki); 15, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 16—18. *Polemonium caeruleum* L. (typ morfologiczny *Polemonium* I) pow. 1000×: 16, seksyna prążkowana; 17, pałeczki podtrzymujące prążki; przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 19—21. *Polemonium confertum* Gray (typ morfologiczny *Polemonium* II), pow. 1000×: 19, retikulum o prążkowanym układzie; 20, pałeczki podtrzymujące listewki (jasne i ciemne kropki); 21, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.



Tablica 2 (pow. 1000×)

Fot. 1—3. *Collomia heterophylla* Hook. (typ morfologiczny *Collomia* I). 1, retikulum, listewki pofalowane; 2, pałeczki podtrzymujące listewki (jasne i ciemne kropki); 3, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 4—6. *Collomia biflora* (R. & P.) Brand (typ morfologiczny *Collomia* II). 4, powykrzywiane listewki tworzące fragmentaryczną siatkę; 5, pałeczki podtrzymujące listewki (jasne kropki); 6, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 7—10. *Collomia tinctoria* Kell. (typ morfologiczny *Collomia* III). 7, prążkowanie najgrubsze pomiędzy porami; 8, prążkowanie najcieńsze w okolicy por i pałeczki (ciemne kropki) podtrzymujące grube prążki; 9, przekrój optyczny przez brzeg ziarna; 10, pałeczki podtrzymujące prążki cienkie w okolicy por.

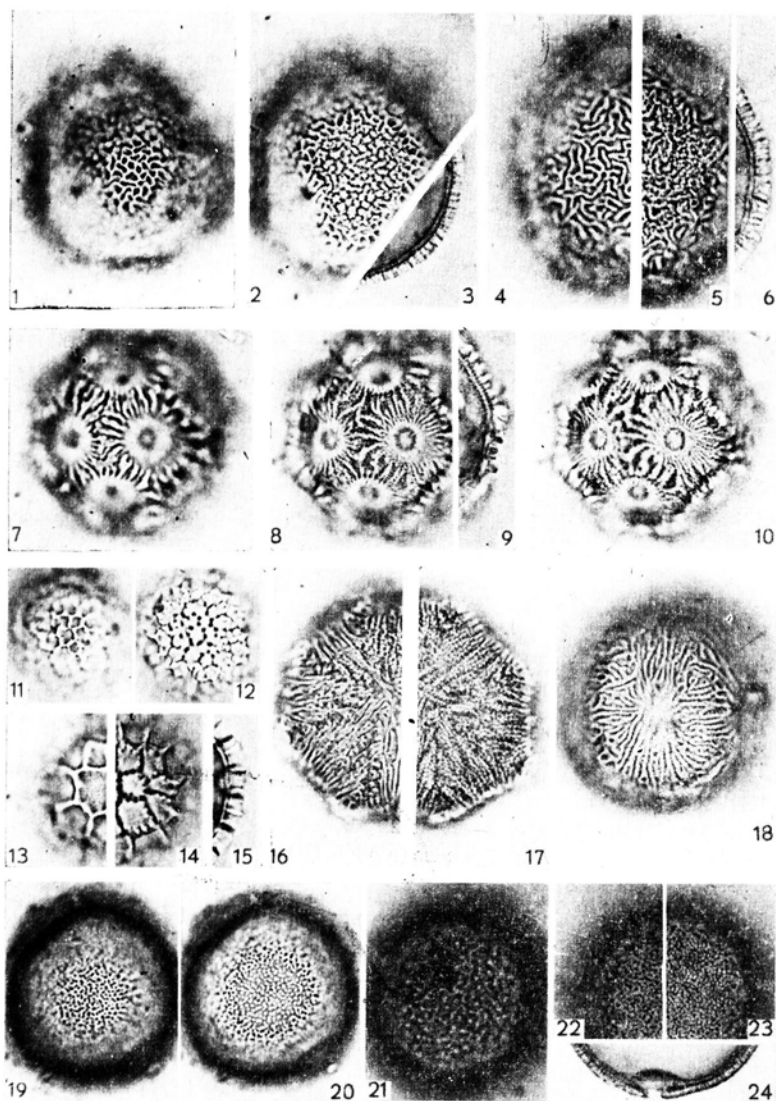
Fot. 11, 12. *Gymnosteris nudicaulis* (Hook. & Arnott.) Greene (typ morfologiczny *Gymnosteris*). 11, retikulum; 12, pałeczki podtrzymujące listewki (ciemne kropki).

Fot. 13—15. *Phlox diffusa* Benth. (typ morfologiczny *Phlox*). 13, retikulum z siatką drugiego rzędu; 14, pałeczki podtrzymujące listewki; 15, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 16—18. *Collomia debilis* (Wats.) Greene (typ morfologiczny *Gilia* I). 16, 17, położenie biegunowe ziarna: 16, seksyna prążkowana; 17, pałeczki podtrzymujące prążki; 18, położenie równikowe ziarna z charakterystycznym promienistym prążkowaniem wokół apertury.

Fot. 19, 20. *Gilia subnuda* Gray (typ morfologiczny *Gilia* II), delikatne retikulum.

Fot. 21—24. *Gilia rigidula* Benth. (typ morfologiczny *Gilia* IV) 21, daszek (szara powierzchnia) z drobnymi kolcami na powierzchni (jasne kropki) i drobną perforacją (ciemne kropki); 22, 23, pałeczki podtrzymujące daszek; 24, przekrój optyczny przez brzeg ziarna w okolicy apertury.



Tablica 3

Fot. 1, 2. *Gilia laciniata* R. & P. (typ morfologiczny *Gilia* III) pow. 800 × : 1, prążki tworzące zmarszczkowaną skulpturę (jasne listewki), 2, pałeczki podpierające prążki (jasne kropki).

Fot. 3—5. *Ipomopsis aggregata* (Pursh) Grant (typ morfologiczny *Ipomopsis* I) pow. 1000 × : 3, siatkowato-prążkowana powierzchnia ziarna; 4, pałeczki podpierające prążki i listewki (jasne i ciemne kropki); 5, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 6, 7. *Ipomopsis spicata* (Nutt.) Grant (typ morfologiczny *Ipomopsis* II) pow. 1000 × : 6, prążki biegnące promieniście od biegunów ziarna; 7, pałeczki podpierające prążki.

Fot. 8, 9. *Eriastrum Wilcoxii* (Nelson) Mason (typ morfologiczny *Ipomopsis* III) pow. 1000 × : 8, retikulum o charakterystycznie powykrzywianych listewkach; 9, pałeczki podpierające listewki (jasne kropki).

Fot. 10, 11. *Navarretia squarrosa* (Esch.) Hook. & Arn. (typ morfologiczny *Navarretia* I) pow. 1000 × : 10, delikatne retikulum na powierzchni ziarna; 11, pałeczki podpierające listewki.

Fot. 12, 13. *Eriastrum sapphirinum* (Jones) Mason (typ morfologiczny *Eriastrum*) pow. 1000 × : 12, daszek perforowany (ciemne kropki) z delikatnym prążkowaniem na powierzchni; 13, pałeczki podpierające daszek.

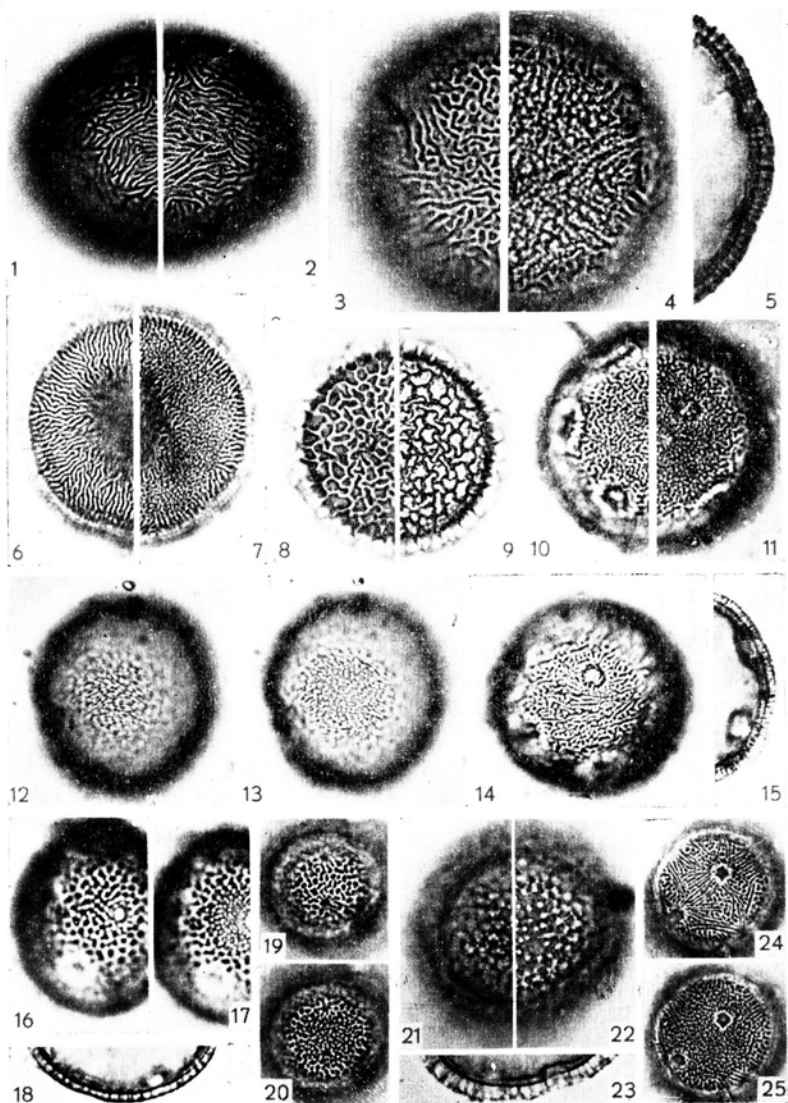
Fot. 14, 15. *Navarretia atractyloides* (Benth.) Hook. & Arn. (typ morfologiczny *Navarretia* II) pow. 1000 × : 14, prążkowano-siatkowata powierzchnia ziarna; 15, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 16—18. *Navarretia leucocephala* Benth. (typ morfologiczny *Navarretia* III) pow. 1000 × : 16, 17, pałeczki z rozszerzonymi główkami ułożone statkowato; 18, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 19, 20. *Leptodactylon californicum* Hook. & Arn. (typ morfologiczny *Leptodactylon*) pow. 1000 × : 19, retikulum na powierzchni ziarna; 20, pałeczki podpierające listewki (jasne kropki).

Fot. 21—23. *Linanthus aureus* (Nutt.) Greene (typ morfologiczny *Linanthus* I) pow. 1000 × : 21, pałeczki z rozszerzonymi główkami opatrzone drobnymi kolcami (jasne kropki); 22, drobne listewki zwisające z główek pałeczek tworzące delikatne retikulum; 23, przekrój optyczny przez brzeg ziarna.

Fot. 24, 25. *Linanthus demissus* (Gray) Greene (typ morfologiczny *Linanthus* II) pow. 1000 × : 24, siatkowato-prążkowana powierzchnia ziarna; 25, pałeczki podpierające listewki i prążki.



utworzona z listewek 2-ego rzędu zwisających z listewek 1-go rzędu. Należy tu cały rodzaj *Gymnosteris*.

Typ *Phlox* (tab. 2 fot. 13—15) — ziarna pyłku kuliste (średnica 22—56 μ), wieloporowe, o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna jest siatkowata, oczka siatki o średnicy 1,4—15 μ , otwarte lub nakryte siatką drugiego rzędu. Do tego typu morfologicznego należą wszystkie gatunki rodzajów *Phlox* i *Microsteris*.

Typ *Gilia* I (tab. 2 fot. 16—18) — ziarna pyłku spłaszczone (oblate) do kulistych (B = 26—65 μ ; R = 28—75 μ), 5-wielobruzdowo-porowe. Wszystkie apertury ułożone są w równiku ziarna (colporate, NPC-545—745). Seksyna jest prążkowana o charakterystycznym ich układzie — promieniście wokół apertur. Układ ten przypomina linie sił pola magnetycznego, którego biegun znajdowałby się w miejscu apertury. Jest to najpospolitszy typ morfologiczny w całej rodzinie. Należy tu większość gatunków rodzaju *Gilia*, wszystkie gatunki *Langloisia*, oraz niektóre gatunki rodzajów *Collomia*, *Eriastrum* i *Ipomopsis*.

Typ *Gilia* II (tab. 2 fot. 19—20) — ziarna pyłku lekko spłaszczone (suboblate) do kulistych (B = 25—39 μ ; R = 28—45 μ), 4—5 bruzdowo-porowe, o aperturach ułożonych w równiku (4—5 colporate, NPC 445—545). Seksyna jest delikatnie siatkowata (średnica oczek siatki 0,5—1,0 μ). Należy tu tylko *Gilia subnuda*.

Typ *Gilia* III (tab. 3 fot. 1, 2) — ziarna pyłku lekko spłaszczone do kulistych (B = 53—61 μ ; R = 56—73 μ), wielobruzdowo-porowe (colporate, NPC 745) o wszystkich aperturach ułożonych w równiku ziarna. Seksyna zewnętrzna (ektoseksyna) złożona jest z silnie powykrzywianych prążków, tworzących charakterystyczną zmarszczkowatą (rugulate) powierzchnię. Należy tu tylko *Gilia laciniata*.

Typ *Gilia* IV (tab. 2 fot. 21—24) — ziarna pyłku spłaszczone do kulistych (B = 25—48 μ ; R = 31—50 μ), 3-wielobruzdowo-porowe, o wszystkich aperturach ułożonych w równiku ziarna (3-polycorporate, NPC-345—745). Seksyna zewnętrzna tworzy bardzo cienki perforowany daszek. Na jego powierzchni znajdują się drobne, kolczaste (lub wydłużone) wyrostki. Ten typ podobny jest do *Loeselia* i obejmuje 4 gatunki *Gallia* oraz *Navarretia mitracarpa*.

Typ *Ipomopsis* I (tab. 3 fot. 3—5) — ziarna pyłku spłaszczone do kulistych (B = 34—64 μ ; R = 39—77 μ), 6-wielobruzdowo-porowe, o wszystkich aperturach ułożonych w równiku ziarna (6-polycorporate, NPC-645—745). Seksyna jest prążkowano-siatkowata. Prążki są mniej więcej proste, rozgałęzione, anastomozujące. Należy tu 5 gatunków rodzaju *Ipomopsis* oraz *Collomia diversifolia* i *C. linearis*.

Typ *Ipomopsis* II (tab. 3 fot. 8, 9) — ziarna pyłku płasko-kuliste (oblatespheroidal) do kulistych (B = 28—56 μ ; R = 31—64 μ), 6-wielobruzdowo-porowe, o wszystkich aperturach ułożonych w równiku (6-polycorporate, NPC-645—745). Seksyna jest siatkowata o silnie falistych listewkach. Należą tu *Ipomopsis pinnata*, *I. laxiflora* i *Eriastrum wilcoxii*.

Typ *Ipomopsis* III (tab. 3 fot. 6, 7) — ziarna pyłku lekko spłaszczone do kulistych (B = 34—45 μ ; R = 36—50 μ), 6-wielobruzdowo-porowe, o wszystkich

aperturach ułożonych w równiku ziarna (6-polycolporate, NPC 645—745). Seksyna jest prążkowana, o prążkach prostych lub nieco pofalowanych, promieniujących od biegunów ziarna. Należy tu tylko *Ipomopsis spicata*.

Typ *Eriastrum* (tab. 3 fot. 12, 13) — ziarna pyłku kuliste lub nieco jajowate (średnica 28—53 μ), wielobruzdowo-porowe, o aperturach ułożonych w równiku lub równomiernie na całej powierzchni ziarna (colporate lub pantocolporate, NPC 745—765). Zewnętrzna część seksyny tworzy daszek (tectum) perforowany z bardzo delikatnym prążkowaniem na powierzchni. Daszek podtrzymywany jest przez pałeczki. Należą tu *Eriastrum sapphirinum*, *E. virgatum* i *Navarretia heterodoxa*.

Typ *Navarretia* I (tab. 3 fot. 10, 11) — ziarna pyłku kuliste lub nieco jajowate (średnica 34—45 μ), wielobruzdowe, o aperturach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantocolporate, NPC-765). Seksyna jest delikatnie prążkowano-siatkowata. Prążki są bardzo powykrzywiane, czasami rozwidlone, tworzące drobną siatkę. Należy tu tylko *Navarretia atractyloides*.

Typ *Navarretia* II — (tab. 3 fot. 14, 15) — ziarna pyłku kuliste lub lekko jajowate (średnica 28—45 μ), wielobruzdowo-porowe, o aperturach rozmieszczonych równomiernie na powierzchni całego ziarna (pantocolporate, NPC-765). Seksyna jest delikatnie siatkowata, listewki proste. Należą tu *Navarretia divaricata*, *N. prolifera* i *N. squarrosa*.

Typ *Navarretia* III (tab. 3 fot. 16—18) — ziarna pyłku kulisto-jajowate (średnica 28—42 μ), wieloporowe lub wielobruzdowo-porowe o aperturach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate lub pantocolporate? NPC-764—765). Seksyna złożona jest z wolno stojących pałeczek z rozszerzonymi główkami. Pałeczki rozmieszczone są siatkowato (relitipilate). Należą tu *Navarretia leucocephala* i *N. prostrata*.

Typ *Leptodactylon* (tab. 3 fot. 19, 20) — ziarna pyłku kuliste (średnica 19—28 μ), wieloporowe, o aperturach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna jest delikatnie siatkowata (średnica oczek siatki 0,4—2,8 μ). Do tego typu należy cały rodzaj *Leptodactylon* i 5 gatunków rodzaju *Linanthus*.

Typ *Linanthus* I (tab. 3 fot. 21—23) — ziarna pyłku kuliste (średnica 27—48 μ), wieloporowe, o aperturach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna utworzona jest z pałeczek (pila). Pomiedzy główkami pałeczek znajdują się delikatne listewki tworzące drobną siatkę. Główki pałeczek opatrzone są ponadto drobnymi kolcami. Należą tu wszystkie gatunki *Linanthus* z sekcji I—IV oraz *Navarretia intertexta* i *N. minima*.

Typ *Linanthus* II (tab. 3 fot. 24, 25) — ziarna pyłku kuliste lub jajowate (średnica 22—31 μ), wieloporowe, o porach rozmieszczonych równomiernie na całej powierzchni ziarna (pantoporate, NPC-764). Seksyna jest siatkowato-prążkowana (pomiedzy płatami o seksynie siatkowatej znajdują się płaty o seksynie prążkowanej). Do tego typu morfologicznego należą tylko *Linanthus demissus*.

W badaniach taksonomicznych największą trudnością jest znalezienie kryteriów, które cechy morfologiczne są pierwotne, a które bardziej zaawansowane w poszczególnych grupach roślinnych. Według Granta (1959) w rodzinie *Polemoniaceae* najwięcej cech prymitywnych spotkać można w rodzajach tropikalnych. Pod względem budowy morfologicznej ziarna pyłku rodzaje te są bardzo jednolite.

Pozycja systematyczna rodzaju *Cobaea* ulegała częstym zmianom. Jedni badacze (Don 1824, Dumotier 1829 i inni) wydziłali ten rodzaj w odrębną rodzinę *Cobaeaceae*, inni (Lindley 1830, 1846, Bentham 1845 i inni) zaliczali go do rodziny *Polemoniaceae*. Niektórzy ponadto (Reichenbach 1837, Wherry 1940) włączyli rodzaj *Cobaea* razem z *Polemonium* do osobnego plemienia. Większość jednak systematyków traktuje rodzaj *Cobaea* jako część składową rodziny *Polemoniaceae*, tworząc dla niego oddzielne plemię (Meisner 1839, Brand 1907, Grant 1959). Badania palynologiczne potwierdzają opinię tych ostatnich, gdyż ziarna pyłku *Cobaea* reprezentują wprawdzie oddzielny typ morfologiczny, ale w ogólnych zarysach podobny do typu *Phlox*. O pewnym podobieństwie rodzajów *Cobaea* i *Phlox* oraz *Microsteris* mówi również Grant (1959). Badania moje przeczą jednakże sugestiom Granta jakoby istniały powiązania rodzaju *Cobaea* z *Polemonium*.

Badania palynologiczne potwierdzają sugestie niektórych badaczy (Peter 1891, Brand 1907, Grant 1959) wydzielających drzewiasty rodzaj *Cantua* do oddzielnego plemienia, natomiast nie potwierdzają opinii Wherriego (1940) łączącego ten rodzaj razem z *Collomia*, *Bonplandia*, *Gymnosteris* i *Navarretia* do plemienia *Collomia*. Palynologicznie rodzaje *Cantua* i *Huthia* reprezentują całkowicie odrębny typ morfologiczny nie dający żadnych powiązań z innymi typami. Okazuje się, że zarówno *Cantua* jak i *Huthia* są rodzajami ściśle endemicznymi dla niewielkich obszarów Ameryki Południowej. Według Granta (1959) są to rodzaje prymitywne i razem z *Cobaea* najstarsze z całej rodziny, spotykane już w trzeciorzędzie. Pokrewieństwo rodzajów *Cobaea* i *Cantua* sugerowane przez Granta nie zostały palynologicznie potwierdzone.

Plemię *Bonplandiaeae* ma wyraźne nawiązania do grupy rodzajów klimatu umiarkowanego, zwłaszcza rodzaj *Loeselia* spokrewniony jest z rodzajem *Gilia*. Grant (1959) sugeruje, że *Gilia*, a być może i całe plemię *Gilieae* rozwinęło się z rodzaju *Loeselia* lub ze wspólnego przodka, przy czym za gatunek najprymitywniejszy z tej grupy uważa *Gilia rigidula*. Badania palynologiczne w zupełności potwierdzają tę sugestię. *Gilia rigidula* razem z trzema innymi gatunkami tego rodzaju (*G. capillaris*, *G. incisa* i *G. latifolia*) należy do typu morfologicznego bardzo zbliżonego do *Loeselia*. Ponadto ziarna pyłku *Gilia incisa* i *G. rigidula* mają najmniejszą liczbę por z całej rodziny, co również uważane jest za cechę pierwotną. *Loeselia* ma jeszcze powiązania z rodzajem *Navarretia* poprzez *N. mitracarpa*, oraz bezpośrednią łączność z rodzajem *Allophyllum*. Badania moje przeczą jednakże sugestiom Wherriego (1940) o pokrewieństwie rodzajów *Loeselia* z *Phlox* i *Bonplandia* z *Collomia*. W bu-

dowie morfologicznej ziarn pyłku nie ma również bezpośrednich powiązań między rodzajami *Loeselia* a *Bonplandia* zgrupowanymi przez Branda (1907) i Granta (1959) w jednym plemienu.

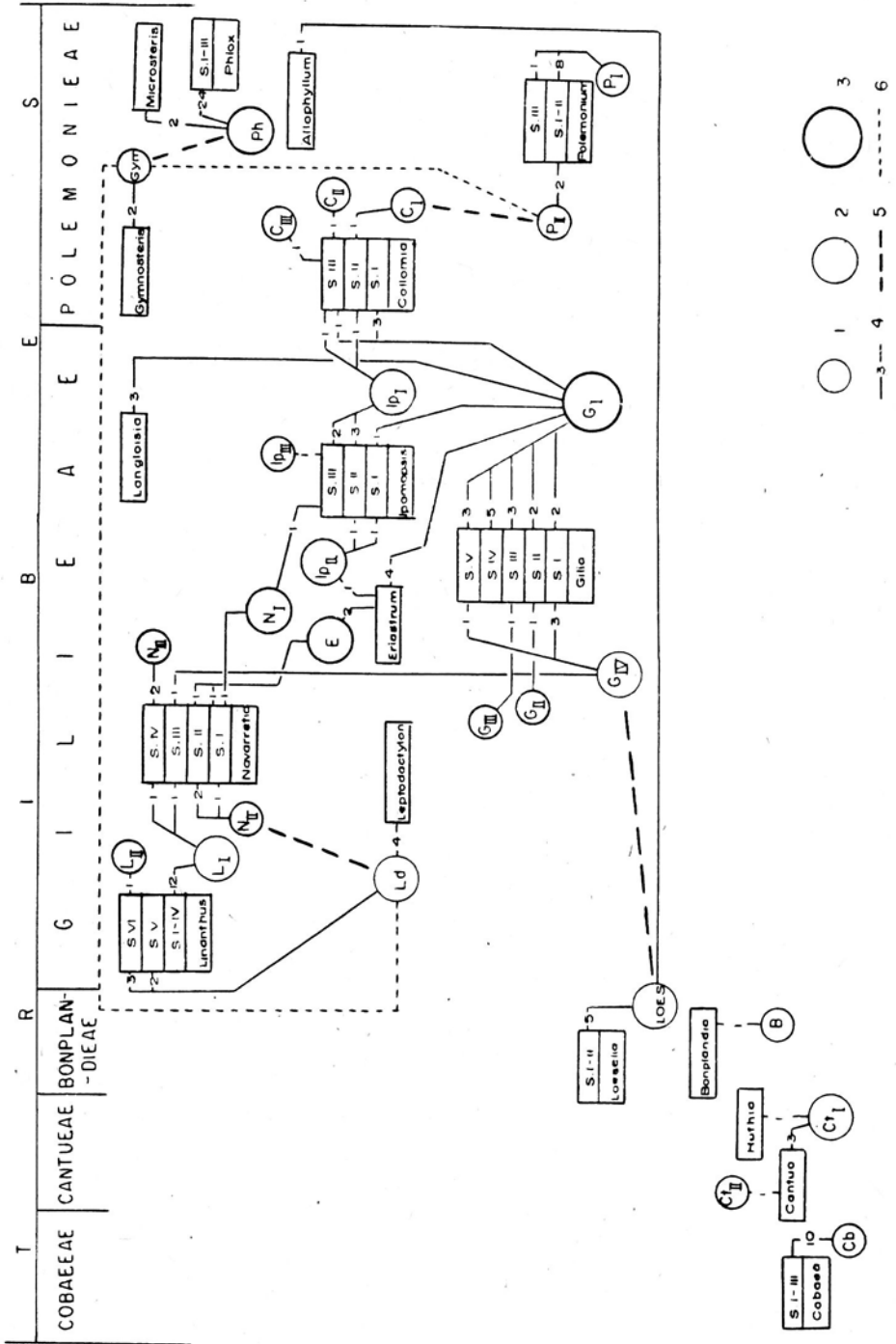
Druga część rodziny *Polemoniaceae* obejmująca rodzaje klimatu umiarkowanego, jest pod względem budowy morfologicznej ziarn pyłku znacznie bardziej urozmaicona. Należą tu dwa duże plemiona *Gilieae* i *Polemonieae*. Według Granta (1959) całe plemię *Polemonieae* (rodzaje *Allophyllum*, *Collomia*, *Gymnosteris*, *Microsteris* i *Polemonium*) rozwinęło się ze wspólnego pnia zwanego „*Collomia*“. Z drugiej strony całe plemię *Gilieae* (północno amerykańskie) rozwinęło się ze wspólnego pnia „*Gilia*“. Oba te przypuszczenia zostały potwierdzone przez badania palynologiczne.

Typ morfologiczny *Gilia* I jest najpospolitszy w całej rodzinie, gdyż występuje aż w pięciu rodzajach. Jest to typ wyjściowy dla pozostałych rodzajów plemienia *Gilieae*. Rodzaje *Collomia* i *Gilia* są spokrewnione przez gatunki należące do typu morfologicznego *Gilia* I. Według Granta (1959) rodzaj *Allophyllum* jest spokrewniony z *Polemonium*, *Gymnosteris* z *Collomia*, a *Microsteris* z *Phlox*. Badania palynotaksonomiczne potwierdziły jedynie pokrewieństwo rodzajów *Phlox* i *Microsteris*, należących zresztą do tego samego typu morfologicznego. Brak natomiast w budowie ziarn pyłku jakichkolwiek związków pomiędzy rodzajami *Allophyllum* i *Polemonium*. *Allophyllum* reprezentuje całkiem odrębny typ morfologiczny i stoi blisko rodzaju *Loeselia* o tym samym typie ziarn pyłku. Reprezentuje on całkiem odrębną linię rozwojową w omawianym plemienu, dającą się bezpośrednio wyprzewodzić od *Loeselia*.

W budowie morfologicznej ziarn pyłku nie ma również bezpośrednich związków pomiędzy rodzajami *Gymnosteris* i *Collomia*. Ten ostatni jest natomiast spokrewniony z rodzajem *Polemonium* poprzez gatunki należące do typu morfologicznego *Polemonium* II (*P. confertum*, *P. foliosissimum*) i *Collomia* I (*C. heterophylla*). Pośrednio można jedynie wykreślić linię rozwojową od *Collomia* poprzez *Polemonium* do *Gymnosteris* i dalej do *Phlox* i *Microsteris*.

W plemienu *Gilieae* można wyróżnić cały szereg typów morfologicznych co przeczyłoby sugestiom Granta (1959) jakoby rodzaje *Eriastrum*, *Ipomopsis*, *Langloisia* i *Navarretia* należały do jednolitej grupy. Istnieją pomiędzy nimi tylko pewne powiązania. *Ipomopsis* spokrewniony jest z rodzajem *Gilia* przez *Ipomopsis polyantha* należący do typu morfologicznego *Gilia* I, a z rodzajem *Collomia* przez *C. diversifolia* należącą do typu morfologicznego *Ipomopsis* I, który również łączy ten rodzaj z *Eriastrum*. Brak jest natomiast powiązań pomiędzy rodzajami *Ipomopsis* i *Navarretia* oraz pomiędzy *Navarretia* i *Langloisia*, z drugiej strony *Eriastrum* spokrewnione jest z *Navarretia* przez gatunki należące do typu morfologicznego *Eriastrum*.

Według Granta (1959) *Leptodactylon* i *Linanthus* tworzą całkiem odrębną grupę, co badania palynotaksonomiczne potwierdzają tylko częściowo. Rodzaj *Linanthus* łączy się bardzo ściśle z *Navarretia* przez gatunki należące do typu morfologicznego *Linanthus* I, a pośrednio również przez gatunki należące do typów morfologicznych



Ryc. 2.

Leptodactylon i *Navarretia* II. Rodzaje *Leptodactylon* i *Linanthus* są ze sobą spokrewnione przez gatunki z sekcji V i VI rodzaju *Linanthus*, należące do tego samego typu morfologicznego co rodzaj *Leptodactylon*.

Problem podziału na rodzaje w omawianej rodzinie był przez długi czas dyskutowany, a zwłaszcza w zakresie plemion klimatu umiarkowanego. Początkowo wyróżniano w tej grupie zaledwie cztery rodzaje (*Gilia*, *Collomia*, *Phlox* i *Polemonium*). Dyskusja toczyła się przede wszystkim wokół rodzaju *Gilia*. Greene (1887, 1892, 1896, 1898) wydzielił z rodzaju *Gilia* rodzaje *Collomia*, *Gymnosteris*, *Langloisia*, *Linanthus*, *Microsteris* i *Navarretia*; Jepson (1925) wydzielił *Eriastrum* i *Leptodactylon*, a ostatnio Grant (1955, 1959) wydzielił rodzaje *Allophyllum* i *Ipomopsis*. Z punktu widzenia palynotaksonomii brak podstaw do traktowania tych rodzajów jako jednolitej grupy i podziału na poszczególne rodzaje należało dokonać w nieco inny sposób.

Eriastrum było początkowo traktowane jako niższa jednostka rodzaju *Gilia*, a później rodzaju *Navarretia*. Badania palynologiczne wykazały, że gatunki należące do typu *Gilia* I mogłyby być uważane za należące do tego rodzaju, ale tylko jeden z nich ma układ apertur identyczny jak w typie *Gilia* I, pozostałe mają apertury ułożone spiralnie z tendencją do układu, jaki jest w typie *Navarretia* I. Na podstawie badań palynologicznych można by rodzaj *Eriastrum* rozdzielić na dwie grupy: gatunki reprezentujące typ morfologiczny *Gilia* I zaliczyć do rodzaju *Gilia*, a gatunki o typie morfologicznym *Eriastrum* do *Navarretia*. Ogniwem łączącym byłyby w tym przypadku gatunki *Eriastrum* należące do typu morfologicznego *Gilia* I, ale posiadające układ apertur zbliżony do *Navarretia*.

Nie ma podstaw do zaliczania *Microsteris* do rodzaju *Gilia*, gdyż oba te rodzaje należą do całkowicie odrębnych typów morfologicznych ziarn pyłku. Morfologia pyłku przeczy również zaliczeniu przez Branda (1907) rodzaju *Ipomopsis* do *Gilia*, ponieważ tylko jeden gatunek *Ipomopsis polyantha* należy do typu morfologicznego *Gilia* I, pozostałe zaś tworzą całkiem odrębną grupę. Traktowanie przez Branda (l. c.) *Langloisia* i *Gilia* jako jednolitej grupy zostało potwierdzone przez badania

Ryc. 2. Diagram przedstawiający pokrewieństwo rodzajów i sekcji rodziny *Polemoniaceae* na podstawie morfologii ziarn pyłku: 1. Typ morfologiczny reprezentowany tylko w jednym rodzaju. 2. Typ morfologiczny reprezentowany w dwu rodzajach. 3. Typ morfologiczny reprezentowany w trzech rodzajach i więcej. 4. Linia łącząca rodzaje i sekcje z odpowiednimi typami morfologicznymi (cyfry wskazują liczbę zbadanych gatunków należących do odpowiedniego typu morfologicznego). 5. Linia łącząca bardzo podobne typy morfologiczne. 6. Linia łącząca mniej lub bardziej podobne typy morfologiczne. B — typ morfologiczny *Bonplandia*. C_I, C_{II}, C_{III}, — typy morfologiczne *Collomia* I, II, III. Cb — typ morfologiczny *Cobaea*. Ct_I, Ct_{II}, — typy morfologiczne *Cantua* I, II. E — typ morfologiczny *Eriastrum*. G_I, G_{II}, G_{III}, G_{IV}, — typy morfologiczne *Gilia* I, II, III, IV. Gym — typ morfologiczny *Gymnosteris*. Ip_I, Ip_{II}, Ip_{III}, — typy morfologiczne *Ipomopsis* I, II, III. L_I L_{II}, — typy morfologiczne *Linanthus* I, II. Ld — typ morfologiczny *Leptodactylon*. Loes — typ morfologiczny *Loeselia*. N_I, N_{II}, N_{III}, — typy morfologiczne *Navarretia* I, II, III. P_I, P_{II}, — typy morfologiczne *Polemonium* I, II. Ph — typ morfologiczny *Phlox*

morfologii ziarn pyłku tych rodzajów. Nie ma natomiast żadnych podstaw do łączenia rodzajów *Linanthus* i *Leptodactylon* z rodzajem *Gilia*, gdyż palynologicznie rodzaje te nie mają z rodzajem *Gilia* żadnych związków.

Wnioski taksonomiczne, uzyskane na podstawie badań nad morfologią ziarn pyłku w rodzinie *Polemoniaceae*, są przedstawione graficznie na ryc. 2. Kolejność rodzajów na rycinie od dołu do góry zgodna jest z poglądem Granta (1959, fig. 79, str. 258) na stan ich zaawansowania w rozwoju filogenetycznym (im wyżej na rycinie tym rodzaj jest młodszy, mniej prymitywny). Grubymi liniami zaznaczono połączenia rodzajów i sekcji z odpowiednimi typami morfologicznymi, linie grube przerywane łączą typy morfologiczne podobne i wreszcie przerywane linie cienkie łączą typy morfologiczne tylko nieco podobne. Liczby umieszczone w środku linii grubych odpowiadają liczbie zbadanych gatunków należących do odpowiedniego typu morfologicznego.

Instytut Botaniki PAN w Krakowie
Zakład Paleobotaniki

LITERATURA

- Bentham G., 1945. *Polemoniaceae*. — A. de Candolle, Prodr. regni veget., 9: 302—322.
- Brand A., 1907. *Polemoniaceae*. — A. Engler, Das Pflanzenreich 4 (250): str. 203.
- Chanda S., 1966. On the pollen morphology of the *Centrolepidaceae*, *Restionaceae* and *Flagellariaceae*, with special reference to taxonomy. Grana Palyn. 6 (3): 355—415.
- Don D., 1824. Observations on a new natural family of plants to be called *Cobaeaceae*. Edinburgh Phil. J., 10: 109—112.
- Dumotier B. C., 1928. Analyse des familles des plantes. Tournay pp. 20, 25.
- Engler A., 1930. *Flagellariaceae*. — Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 15a. Leipzig: 6—8.
- Engler A. et Prantl, 1896. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten III, 4: 1—362. Wilhelm Engelmann Verl. Leipzig. 1.
- Erdtman G., 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms pp. 539. Stockholm.
- Erdtman G., Pragłowski J., Nilsson S. 1963. An introduction to a Scandinavian pollen flora II. Almqvist and Wiksell, Stockholm. 89 pp.
- Erdtman G., Straka H., 1961. Cormophyte spore classification. Geol. Fören. Förhandl. 83 (1): 65—78.
- Fritsche J., 1832. Beiträge zur Kenntnis des Pollen. I Berlin, Stettin und Elbling.
- 1837. Ueber den Pollen. Mém. Sav. Étrang. Acad. Sci. Péterb 3, 122 ss.
- Gillig-Benedict C., 1930. *Restionaceae*. — Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 15a: 8—27.
- Grant V., 1959. Natural history of the *Phlox* family. Martinus Nijhoff, The Hague. 280 pp.
- Grant A., Grant V., 1955. The genus *Allophyllum* (*Polemoniaceae*). El Aliso 3: 93—110.
- Greene E. L., 1887. Some american *Polemoniaceae*. I Pittonia: 120—139.
- 1892. *ibid.* II Pittonia 2: 251—260.
- 1896. A new genus of *Polemoniaceae*. Pittonia 3: 29—30.
- 1898. Some western *Polemoniaceae*. Pittonia 3: 299—305.
- Hutchinson J., 1959. The families of flowering plants. II Monocotyledons. Oxford: 509—792.
- Jeffrey C., 1962. Notes on *Cucurbitaceae*, including a proposed new classification of the family. Kew Bull. 15 (3): 337—371.
- Jepson W. L., 1925. *Polemoniaceae*. A manual of the flowering plants of California: 781—809.

- Köhler E., 1965. Die Pollenmorphologie der Biovulaten *Euphorbiaceae* und ihre Bedeutung für die Taxonomie. Grana Palyn. 6 (1): 26—120.
- Lindley J., 1830. An introduction to the natural system of botany. London. 219—220 pp.
— 1846. The vegetable kingdom. 1 London: 635—638.
- Marticorena C., 1963. Material para una monografía de la morfología del polen de *Cucurbitaceae*. Grana Palyn. 4 (1): 78—91.
- Meisner C. E., 1839. Plantarum vascularium eorumque characteres naturale. 1 Leiden 273 pp.
- Pax & Hoffman 1931. *Euphorbiaceae* in Die natürlichen Pflanzenf. 2 Aufl., 19c: 11—233.
- Raj B., 1961. Pollen morphological studies in the *Acanthaceae*. Grana Palyn. 3 (1): 3—108.
- Rehder A., 1934. Manual of cultivated trees and shrubs. New York. The Mc. Millan Co. 930 pp.
- Reichenbach H. G. L., 1837. *Polemoniariae*. Handbuch des natürlichen Pflanzensystems, Aufl. 1, 194 SS.
- Schulze W., 1964. Beiträge zur Taxonomischen Anwendung der Pollenmorphologie.
I Die Gattung *Iris* L. Grana Palyn. 5 (1): 40—79.
- Stix E., 1960. Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. Grana Palyn. 2 (2): 41—114.
- Stuchlik L., 1967. Pollen morphology and taxonomy in the *Polemoniaceae*. Grana Palyn. 7 (1): 146—240.
- Wherry E. T., 1940. A provisional key to the *Polemoniaceae*. Bartonia 20: 14—17.