

KRYSTYNA SKAWIŃSKA

**KIERUNKI ZMIAN EWOLUCYJNYCH W BUDOWIE MORFOLOGICZNEJ
ZIARN PYŁKU *ANGIOSPERMAE*****Wstęp**

Początki wielu działów nauk biologicznych pozostają w ścisłym związku z rozwojem technik optycznych. Najstarszy przyrząd powiększający, soczewką z kryształu górskiego liczy około 4000 lat i została odnaleziona w greckiej miejscowości Niveveth. Od czasu skonstruowania pierwszych mikroskopów na przełomie XVI i XVII wieku [14, 15, 31], stały postęp w tej dziedzinie pozwolił osiągnąć wysoki stopień zdolności rozdzielczej w mikroskopach świetlnych, nie mówiąc o tak precyzyjnych urządzeniach, jakimi są różnego rodzaju mikroskopy elektronowe. To z kolei umożliwiło coraz dokładniejszą obserwację bardzo drobnych struktur biologicznych, w tym także ziarn pyłku i spor roślin.

Pierwsze udokumentowane obserwacje sporomorf sięgają 1628 roku [32]. Dokonywano ich przy okazji badania morfologii roślin i często stanowiły uzupełnienie opisów diagnostycznych różnych taksonów.

Podstawy palinologii, nauki zajmującej się budową ziarn pyłku roślin wyższych i spor roślin zarodnikowych, zostały nakreślone w początkach XIX stulecia i ujęte w dziele C. J. Fritzscha „Ueber den Pollen” z 1837 roku [39]. Od tej pory badania palinologiczne prowadzone były coraz częściej i dotyczyły coraz to nowych zagadnień. Za prekursora palinotaksonomii uznać można J. Hookera, który, opracowując florę Indii i Cejlonu w latach 1892—1897, opisał dokładnie ziarna pyłku z rodzin *Malvaceae*, *Leguminosae*, *Passifloraceae* i in., a przede wszystkim zwrócił uwagę na różnice między ziarnami *Nymphaea alba* i *N. speciosa*. Badania prowadzone przez szwajcarskiego geologa J. Früha oraz botaników C. A. Webera i G. Lagerheima na przełomie XIX i XX wieku zapoczątkowały rozwój paleopalinologii i zyskały im miano ojców analizy pyłkowej [4]. Momentem przełomowym stał się dla tej nauki rok 1916, w którym szwedzki geolog Lennart von Post przedstawił wyniki badań torfu metodą palinologiczną, określił znaczenie sporomorf w śle-

dzeniu czwartorzędowej sukcesji roślinnej oraz zademonstrował pierwszy diagram pyłkowy. Od tej pory badania nad morfologią spóromorf rozwijały się bardzo szybko, powstawała odpowiednia terminologia, opracowywano i doskonalono metody badań palinologicznych materiałów współczesnych i kopalnych. Wspomniana powyżej analiza pyłkowa, znacznie udoskonalona i poszerzona, jest obecnie niezwykle subtelną metodą czwartorzędowych badań geologicznych i botanicznych, wykorzystywaną również przy badaniu osadów starszych.

Podstawowe wiadomości z zakresu palinologii znaleźć można przede wszystkim w pracach R. P. Wodehouse'a [39], G. Erdtmana [4, 5, 6, 7, 8], K. Faegriego i J. Iversena [12], J. Dyakowskiej [3].

Do chwili obecnej zaznaczyły się wyraźnie w palinologii cztery zasadnicze kierunki badań. Pierwszy to opracowania lokalnych i regionalnych flor pyłkowych. Jest ich obecnie wiele, a do najważniejszych zaliczyć należy między innymi florę pyłkową północno-zachodniej Europy [29, 30], Skandynawii [9, 10], europejskiej części ZSRR [20, 21], florę Chin [13], Taiwanu [16], Chile [15] czy Argentyny [23]. Drugi kierunek zmierza do opracowania Flory Pyłkowej Świata i w tym celu prowadzone są badania palinotaksonomiczne poszczególnych grup roślin, a ich wyniki publikowane są w specjalnym czasopiśmie „World Pollen and Spore Flora”. Kolejnymi są studia nad wybranymi zagadnieniami z zakresu rozwoju i budowy spóromorf, wykorzystywane często w taksonomii, oraz badania paleopalinologiczne prowadzone w ramach opracowań paleobotanicznych i geologicznych. Wyniki badań z powyższych tematów publikowane są głównie w takich czasopismach, jak „Pollen et Spores”, „Grana”, „Review of Palinology and Paleobotany”, „Journal of Palynology” i „Japanese Journal of Palinology” oraz w szeregu czasopismach botanicznych i geologicznych.

Zgromadzone dotychczas wiadomości z dziedziny palinologii dały interesujące spojrzenie na zagadnienie ewolucji roślin [2, 24, 25, 26, 27, 38], umożliwiły podjęcie próby uchwycenia etapów ewolucyjnego rozwoju budowy ziarn pyłku, które doprowadziły do powstania typów charakterystycznych dla większości współczesnych *Angiospermae*. Poniżej zostaną w skrócie przedstawione wyniki takiej próby przeprowadzonej przez J. Walkera, a opartej na szczegółowych studiach porównawczych wśród jednych z najbardziej interesujących roślin współczesnych, tak zwanych prymitywnych *Angiospermae* [33, 34, 35, 36, 37]. Na powyższe badania zwrócono uwagę nie tylko ze względu na grupę roślin, która jest ich przedmiotem, ale również na ich znaczenie dla innych prac palinotaksonomicznych i paleobotanicznych zmierzających do odnalezienia ziarn pyłku pierwszych *Angiospermae*.

Tendencje ewolucyjne w rozwoju budowy morfologicznej ziarn pyłku *Angiospermae*

Podstawowymi cechami budowy morfologicznej ziarn są: typ apertury, czyli rodzaj tzw. otworów występujących na powierzchni oraz związane z tą cechą polarność, symetria i kształt ziarn; budowa ściany ziarna (sporodermy), ich wielkość

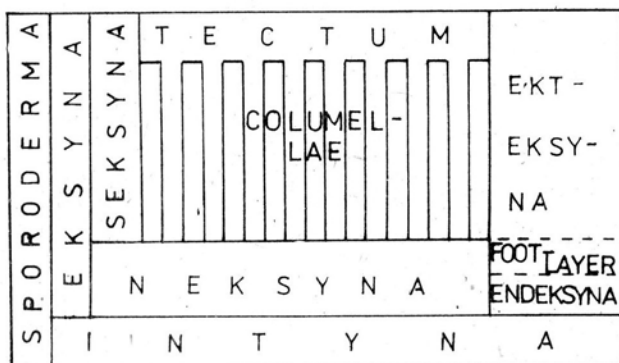
ceae, Aristolochiaceae. Bardzo często spotykano też ziarna colpate (wielobruzdowe) występujące w 9 rodzinach, np. Illiaceae, Schisandraceae, Nelumbonaceae, Trochodendraceae, Tetracentraceae, Eupteleaceae czy Cercidiphyllaceae. Ziarna pozostałych typów spotykane są znacznie rzadziej. Szczególnie interesujące są ziarna tzw. anatrichotomosulcate (z pojedynczą, trójramienną aperturą na biegunie dystalnym), które występują zawsze w niewielkiej ilości z ziarnami jednobruzdowymi, a oba typy mogą pochodzić z tego samego pylnika lub nawet tej samej tetrady. Zjawisko takie obserwowano u *Pseudoksandra coriacea* z *Annonaceae* [34].

Przy konstruowaniu szeregu ewolucyjnego pojawił się problem, jaki typ ziarna należy uznać za wyjściowy. Zagadnienie to interesuje palinologów od dawna i jakkolwiek najczęściej mówi się o ziarnach jedno- lub trójbruzdowych, to brak jest na ten temat jednoznacznej opinii [1, 27, 28, 34]. Zaproponowany przez Walkera [34, 36] schemat ewolucji typów apertury przedstawia ryc. 1. Na podstawie przeprowadzonej analizy, ziarna o budowie anasulcate uznane zostały za typ najbardziej pierwotny, a rodzina *Magnoliaceae* za palinologicznie najstarszą wśród współczesnych *Angiospermae*, ponieważ wszyscy jej przedstawiciele (12 rodzajów z 230 gatunkami) posiadają ten typ ziarn. Z tego punktu prowadzą dwie drogi. Pierwsza do ewolucyjnie zamkniętych typów ziarn takich jak anaulcerate u *Winteraceae*, zonasulcate, np. u niektórych *Nymphaeaceae* czy *Eupomatiaceae* oraz cataulcerate-catasulcate, np. u *Annonaceae*. Druga droga, najważniejsza z punktu widzenia ewolucji, prowadzi do ziarn inaperturate, z których wywodzą się nieliczne typy diulculate u *Calycatheaceae*, czy forate częste w rodzinie *Trimeniaceae*, ale przede wszystkim ziarna colpate. Te z kolei dały początek pozostałym różnym typom ziarn pyłku tak powszechnie występującym u większości dwuliściennych.

Ewolucję innych cech związanych z typem apertury można również prześledzić na ryc. 1. Biorąc pod uwagę polarność ziarn, przebiegała ona od ziarn heteropolarnych (monosulcate) poprzez apolarne ziarna inaperturate do trój- i wielobruzdowych ziarn isopolarnych. Kolejną cechą jest symetria. Dominują ziarna o symetrii bilateralnej, etapem pośrednim były prawdopodobnie typy isobilateralne (powstałe z połączenia apertury anasulcate z \pm kulistym kształtem ziarna), wreszcie symetria promienista, która charakteryzuje ziarna wielobruzdowe. Trzecią cechą związaną z typem apertury jest kształt ziarn, który określany jest na podstawie stosunku długości osi biegunowej do równikowej. Jak wynika z badań, typem podstawowym są ziarna o kształcie łódkowatym (boatshape), z których przez etapy pośrednie obserwowane m. in. u *Canellaceae* i *Myristicaceae* powstały najbardziej rozpowszechnione ziarna kuliste.

Drugą obok typu apertury podstawową cechą budowy morfologicznej ziarn pyłku jest budowa sporodermy (ryc. 2). Mówiąc o niej, mamy najczęściej na myśli warstwę zewnętrzną, eksynę. Wewnętrzna intyna bardzo łatwo ulega zniszczeniu i jest praktycznie nieobecna w poddanych acetolizie ziarnach współczesnych jak i kopalnych. Budowę eksyny charakteryzuje jej warstwowanie (stratyfikacja), struktura (budowa wewnętrzna) i skulptura czyli rzeźba powierzchni.

Obserwacje przeprowadzone przy użyciu mikroskopu świetlnego pozwalają wyróżnić dwie podstawowe, morfologiczne warstwy eksyny: wewnętrzną neksynę



Ryc. 2. Budowa sporodermy ziarn pyłku *Angiospermae*.

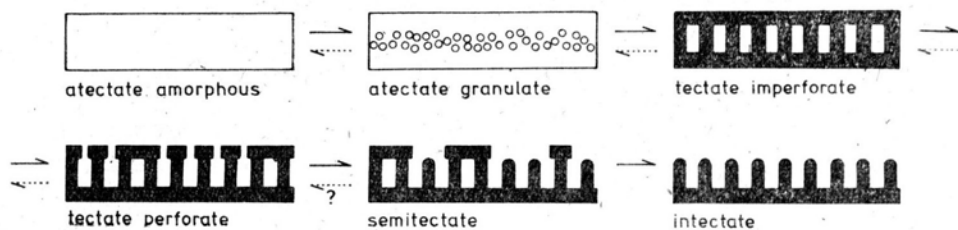
oraz zewnętrzną seksynę, obejmującą columelle wspierające tectum. Natomiast zastosowanie mikroskopu elektronowego umożliwiło wydzielenie jeszcze warstw chemicznych nazwanych ekteksyną i endeksyną. W zależności od wzajemnego stosunku warstw chemicznych i morfologicznych seksyny, opisane zostały 4 typy jej stratyfikacji (ryc. 3): I. gdy ekteksyna odpowiada seksynie, II. tzw. typ z foot-layer, tym mianem określa się najbardziej zewnętrzną warstwę neksyny, która chemicznie jest ekteksyną, III. gdy cała seksyna jest chemicznie ekteksyną i IV. typ, w którym seksyna odpowiada w całości endeksynie.



Ryc. 3. Typy stratyfikacji seksyny. 1 — ekteksyna, 2 — endeksyna. (wg Walkera [37])

Zaproponowany szereg ewolucyjnego rozwoju typów stratyfikacji seksyny rozpoczyna typ III, czyli ziarna pozbawione endeksyny. Kolejnymi etapami są typy II i I. Wskazuje na to między innymi brak typowej endeksyny u przedstawicieli takich rodzin, jak *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae*, *Annonaceae* czy *Chloranthaceae* oraz występowanie jej w ziarnach z *Amborellaceae* jedynie w rejonie apertur. Dobrze wykształcona endeksyna charakteryzuje rząd *Winterales* oraz ziarna z rodzin *Nymphaeaceae*, *Nelumbonaceae*. Czwarty typ stratyfikacji może być wynikiem ewolucji ziarn zarówno II jak i I typu.

Kolejną cechą budowy seksyny jest jej struktura, a o tym jak się zmieniały poglądy na jej szczegółową budowę świadczy najlepiej praca A. A. Mantena z 1970 roku [22]. Poniżej przyjęto najbardziej ogólną budowę seksyny (ryc. 4). Pod względem tej cechy, ziarna pyłku opisywane są jako: atectate — o niezróżnicowanej seksynie, tectate — z wyraźnie wykształconym tectum, semitectate — z tectum tylko częściowo pokrywającym powierzchnię ziarna i intectate — pozbawione tectum. W szeregu ewolucyjnym punktem wyjścia jest seksyna jednorodna tzw. atectate amorphous, charakterystyczna dla ziarn pyłku roślin z *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae*, *Annona-*



Ryc. 4. Kierunki zmian ewolucyjnych w strukturze eksyny. (wg Walkera [37], zmienione)

ceae i *Eupomatiaceae*, czyli przedstawiciele najbardziej prymitywnego rzędu *Magnoliales*. Następny etap — ziarna o eksynie słabo, ale już wyraźnie zróżnicowanej obserwowano u *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Canelaceae* czy *Trimeniaceae* (eksyna tzw. atectate-granulate). Ziarna tectate, czyli posiadające eksynę zróżnicowaną na neksynę, columelle i tectum są najczęstszym typem wśród *Angiospermae*. Zwraca uwagę fakt, że eksyna z jednolitym tectum (tectate-imperforate) spotykana jest u mniej zaawansowanych przedstawicieli rodzin, natomiast z tectum perforowanym (tectate-perforate) przeciwnie, u bardziej zaawansowanych. Ziarna semitectate są charakterystyczne dla rzędu *Winterales* oraz niektórych przedstawicieli *Annonaceae* czy *Myristicaceae*. Natomiast typ eksyny pozbawionej całkowicie tectum (intectate) występuje jedynie w rodzajach *Ophrypetalum* i *Tryginea* z *Annonaceae* oraz *Horsfieldia* z *Myristicaceae*, i przypuszcza się, że może on ewoluować w kierunku eksyny całkowicie pozbawionej seksyny (etectate), na co jednak brak jeszcze dowodów. Sugeruje się również możliwość redukcji elementów strukturalnych eksyny u taksonów ewolucyjnie zaawansowanych i powstania tą drogą ziarn wtórnie tectate-imperforate, tectate-granulate (np. *Nerium* z *Apocynaceae*), czy wręcz atectate, a jako przykład mogą służyć ziarna saprofitycznego rodzaju *Voyria* z *Gentianaceae*.

Dalszą cechą budowy morfologicznej ziarn jest ich wielkość. W badanej grupie roślin przeważają ziarna duże (50—100 μm) oraz średniej wielkości (25—50 μm). Najdrobniejsze należą do rodziny *Piperaceae*, największe spotykane są u *Annonaceae*. Większość dojrzałych ziarn pyłku występuje pojedynczo (monady); połączenia ziarn w diady, tetrazy i polyady są ewolucyjnie późniejsze.

W podsumowaniu badań J. Walker sugeruje 3 etapy w ewolucji budowy morfologicznej ziarn pyłku zakończonej powstaniem form trój- i wielobruzdowych, najczęściej średniej wielkości, o eksynie zbudowanej z neksyny, columelli i tectum, z endeksyną pokrywającą całą powierzchnię ziarna i z footlayer, od których pochodzą tak różne typy sporomorf charakteryzujące współczesne *Angiospermae*. Pierwszy etap to ziarna duże, łódkowatego kształtu, o jednolitej eksynie, pozbawione endeksyny i prawdopodobnie gładkiej powierzchni. Współcześnie taki typ ziarn charakteryzuje *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae* i *Annonaceae*. Etap drugi, to ziarna średniej wielkości, kształtu łódkowatego do kulistego, jednobruzdowe, o nieco zróżnicowanej eksynie lub nawet z columellami i endeksyną występującą w rejonie apertur (m. in. ziarna u *Canelaceae*, *Myristicaceae*). Występujące u *Chloranthaceae*, *Trochodendraceae* czy *Lardizabalaceae* ziarna średniej wielkości (i małe), kuliste, jedno- i trójbrzdowe, z tectum

perforowanym lub nawet semitectate, z endeksyną dobrze wykształconą na całej powierzchni ziarna, reprezentują najwyższy, trzeci poziom rozwoju.

Badania palinologiczne przeprowadzone wśród współczesnych tzw. prymitywnych *Angiospermae* mają duże znaczenie dla paleobotanicznych poszukiwań pierwszych, a zarazem najstarszych *Angiospermae*. Wynika z nich bowiem, że szczególną uwagę należy zwrócić na te kopalne ziarna, które posiadają cechy pierwszego i drugiego, ale nie trzeciego etapu rozwoju. Chodzi tu między innymi o ziarna opisywane do tej pory jedynie jako tzw. „magnolialean pollen”, czy „cycadophyte pollen”, a które powinny być poddane dokładnym badaniom palinologicznym.

Spośród kopalnych ziarn pyłku, które, jak się przypuszcza, należą już do *Angiospermae*, najlepiej udokumentowane reprezentują sztuczny rodzaj *Clavatipollenites*. Znane są one z osadów kredowych m. in. Wielkiej Brytanii czy Północnej i Południowej Ameryki. Są to ziarna małe (12—25 μm), jednobruzdowe, u których w eksynie stwierdzono występowanie delikatnych, ale wyraźnych columelli i tectum [17]. Te ostatnie cechy zadecydowały o zaklasyfikowaniu tych ziarn do *Angiospermae*, ponieważ nie posiadają ich ziarna *Gymnospermae*. Jednakże inne cechy, jak małe rozmiary i raczej kulisty kształt wskazują na to, że *Clavatipollenites* nie są najstarszym typem ziarn *Angiospermae* [37]. Pisała o tym również Kuprianova [18], której wyniki badań wskazują na znaczne podobieństwo *Clavatipollenites* do ziarn z rodzaju *Ascarina* [*Chloranthaceae*], czyli taksonu, który wśród tzw. prymitywnych *Angiospermae* jest względnie zaawansowany.

LITERATURA

- [1] Archangel'skij D. B., 1982. Morfologiceskie typy pyl'cevykh zeren sovremennykh cvietkovykh rastenij. Bot. Žurn. 67 (7), 890—897.
- [2] Doyle J. A., 1978. Origin of *Angiosperms*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 365—392.
- [3] Dyakowska J., 1959. Podręcznik palinologii. Wyd. Geol. Warszawa.
- [4] Erdtman G., 1943. An Introduction to Pollen Analysis. Chronica Bot. Co., Waltham, Mass., USA.
- [5] Erdtman G., 1965. Pollen and Spore Morphology /Plant Taxonomy. III. *Gymnospermae, Bryophyta* (Text). Almqvist, Wiksell, Stockholm.
- [6] Erdtman G., 1969. Handbook of palynology. Munksgaard, Copenhagen.
- [7] Erdtman G., 1971. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. *Angiosperms*. Hafner Publ. Co., New York.
- [8] Erdtman G., 1972. Pollen and Spore Morphology /Plant Taxonomy. II. *Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta* (Illustrations). Hafner Publ. Co., New York.
- [9] Erdtman G., Berglund B., Pragłowski J., 1961. An Introduction to A Scandinavian Pollen Flora. Almqvist, Wiksell, Stockholm.
- [10] Erdtman G., Pragłowski J., Nilsson S., 1963. An Introduction to A Scandinavian Pollen Flora. II. Almqvist, Wiksell, Stockholm.
- [11] Erdtman G., Straka H., 1961. Cormophyte Spore Classification. Geol. Fore. Forhandl. 83 (1), 65—78.
- [12] Faegri K., Iversen J., 1978. Podręcznik Analizy Pyłkowej. Wyd. Geol., Warszawa.
- [13] Fu-Hsung W., Nan-Feng Ch., 1960. Morphology of Pollen of Chinese Plants. Bot. Inst. of Acad. of Science of China.
- [14] Heurck H., 1865. Le microscope. Paris.

- [15] Heusser C. J., 1971. Pollen and Spore of Chile. Modern types of the *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. The Univ. of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- [16] Huang T.-Ch., 1972. Pollen Flora of Taiwan. Nat. Taiwan Univ., Bot. Dept. Press.
- [17] Hughes N. B., 1976. Palaeobiology of *Angiosperms* Origin. Camb. Univ. Press.
- [18] Kuprianova L. A., 1967. Palynological date for the history of the *Chloranthaceae*. Pollen et Spores 9, 95—100.
- [19] Kuprianova L. A., 1969. Ob evoljucionnyh urovnjach v morfologii pyl'cy i spor. Bot. Žurn., 54 (10), 1502—1512.
- [20] Kuprianova L. A., Alešina L. A., 1972. Pyl'ca i Spory Rastenij Flory Evropejskoj Časti SSSR. I. Nauka, Leningrad.
- [21] Kuprianova L. A., Alešina L. A., 1978. Pyl'ca Dvudol'nyh Rastenij Flory Evropejskoj Časti SSSR. Nauka, Leningrad.
- [22] Manten A. A., 1970. Ultra-Violet and Elektron Microscopy and their application in palinology. Rev. of Palaeobot. and Palinol., 10 (1), 5—37.
- [23] Marcegraf V., D'Antoni H., 1978. Pollen Flora of Argentina. Modern Pollen Types of *Pteridophyta*, *Gymnospermae* nad *Angiospermae*. The Univ. of Arizona Press, Tucson, Arizona
- [24] Mehra P. N., 1968. Palynology of Archegoniate — An Evolutionary Approach. Journ. of Palynol. IV (1), 56—72.
- [25] Muller J., 1970. Palynological evidence on early differentiation of *Angiosperms*. Biol. Reviews of the Cambridge Philosophical Soc., 45 (3), 417—450.
- [26] Nair P. K. K., 1968. A concept on Pollen Evolution in the „Primitive” *Angiosperms*. Journ. of Palynology IV (1), 15—20.
- [27] Nair P. K. K., 1970. Pollen Morphology of *Angiosperms*. Barnes, Noble Inc., New York.
- [28] Nair P. K. K., 1979. The Palynological basis for the triphyletic theory of *Angiosperms*. Grana 18 (3), 141—144.
- [29] Punt W., 1976. The Northwest European Pollen Flora. I. Elsevier Scientific Publ. Co., Amsterdam—Oxford—New York.
- [30] Punt W., Clarke G. C. S., 1980. The Northwest European Pollen Flora. II. Elsevier Scientific Publ. Co., Amsterdam—Oxford—New York.
- [31] Rochow T. G., Rochow E. G., 1978. An Introduction to Microscopy Means Light, Elektrons, X-Rays or Ultrasund. Plenum Press, New York, London.
- [32] Singer C., 1953. The earliest figures of microscopic objects. Endeavour 12, 197—201.
- [33] Walker J., 1974a. Evolution of exine structure in the pollen of primitive *Angiosperms*. Am. J. of Bot., 61 (8), 891—902.
- [34] Walker J., 1974b. Aperture evolution in the pollen of the primitive *Angiosperms*. Am. J. of Bot., 61, (10), 1112—1137.
- [35] Walker J., 1975. Primitively columellales Pollen: A new concept in the Evolutionary Morphology of *Angiosperms*. Science, 187 (4175), 445—447.
- [36] Walker J., 1976a. Comparative morphology and phylogeny of the Ranalean Complex. W.: Origin and Early Evolution of *Angiosperms*. Ch. B. Beck, Columbia Univ. Press, New York, London.
- [37] Walker J., 1976b. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive *Angiosperms*. W.: Evolutionary significance of the exine. Linnean Soc. Symp. Series 1, London, 251—308.
- [38] Walker J., Doyle J. A., 1975. The bases of *Angiosperms* phylogeny: palinology. Ann. Missouri Bot. Gard., 62 (3), 664—723.
- [39] Wodehouse R. P., 1935. Pollen Grains. Mc. Graw Hill Book Co., New York.

Mgr Krystyna Skawińska

Zakład Paleobotaniki, Instytut Botaniki PAN, 31-512 Kraków,
ul. Lubicz 46.