

ELŻBIETA KUTA I LESŁAW PRZYWARA

## BADANIA CYTOLOGICZNE NAD MSZAKAMI. I

CYTOLOGICAL INVESTIGATION ON BRYOPHYTES. I

### Wstęp

Mszaki jako najprostsze lądowe rośliny tkankowe zajmują specjalną pozycję w łańcuchu ewolucyjnym, stanowiąc tym samym niezwykle interesujący obiekt badań. Jest to jedyna grupa roślin lądowych, gdzie gametofit jest pokoleniem dominującym. W porównaniu z roślinami kwiatowymi, procesy różnicowania i specjacji przebiegają tutaj nieco inaczej. Zarówno w grupie wątrobowców jak i mchów występowanie euploidalnych jak i aneuploidalnych ras chromosomowych danego gatunku świadczy o istnieniu różnicowania wewnątrzpopulacyjnego. Znane są również przykłady międzypopulacyjnej zmienności obserwowanej w różnych rejonach geograficznych. U podstaw tych zjawisk leżą głównie procesy prowadzące do powstania autopoliplidów. Natomiast u *Angiospermae* 30—35% gatunków stanowią allopoliploidy.

Badania cytologiczne są przydatne, a niekiedy nawet niezbędne w rozwiązywaniu skomplikowanych problemów taksonomicznych jak również w zrozumieniu mechanizmów ewolucji w tej grupie roślin. Szczególne znaczenie ma tutaj analiza kariotypu oraz przebieg procesu mejozy.

Mszaki stanowią ciekawy obiekt badań cytologicznych również ze względu na specyficzne struktury obserwowane w ich kariotypie. Dyskusyjnymi i wymagającymi dalszych badań są zagadnienia związane z obecnością heterochromosomów (H, h), z determinacją płci u gatunków dwupiennych, a co się z tym wiąże, sprawa występowania chromosomów płci (X, Y) oraz problem mikro-chromosomów (m) i dodatkowych chromosomów wykrytych w kompleksie niektórych gatunków.

### Metody badań

Liczby chromosomów u mszaków ustalane są zarówno na podstawie analizy mitozy jak i mejozy. Należy tutaj podkreślić, iż większość danych kariologicznych dla wątrobowców pochodzi z badań nad komórkami gametofitu, czyli nad mitozą,

podczas gdy dla mchów nad mejozą. W badaniach kariologicznych stosowano zarówno techniki trwałych preparatów parafinowych jak również metody rozgniotów. Klasyczna metoda skrawków parafinowych barwionych następnie fioletem krystalicznym, hematoksyliną czy odczynnikiem Schiffa (Feulgen) została prawie zupełnie wyparta przez metodę rozgniotów, która została po raz pierwszy zastosowana przez Heitza [23] rozpoczynając nową erę w badaniach kariologicznych nad mszakami. Technika skrawków parafinowych znalazła szersze zastosowanie w przypadku ustalania liczb chromosomów wątrobowców. W odniesieniu do mchów wydaje się być użyteczna dla rodzaju *Sphagnum* [28, 84].

#### Techniki stosowane w badaniach chromosomów mitotycznych

Mitozę u wątrobowców i mchów obserwować można w komórkach wierzchołków wzrostu pędów i młodych liści gametofitu, jak również w dzielących się komórkach archesporu. Materiał do badań może być poddawany dalszym procesom bezpośrednio po zebraniu w terenie, lub po pewnym okresie hodowli. Zwykle rośliny przechowuje się na szalkach pod workami foliowymi, na świetle w temperaturze pokojowej do momentu wytworzenia nowych wierzchołków wzrostu [29].

Przed utrwalaniem można stosować wstępne traktowanie substancjami chemicznymi np. kolchicyną, 8-hydroksychinoliną, 1-bromonaftalenem i acenaftenem [14, 64, 96, 106, 111, 114]. Podobne wyniki uzyskuje się poddając materiał działaniu obniżonej temperatury [112, 114]. Najczęściej stosowanym utrwalaczem jest płyn Carnoy'a (3 : 1 alkohol absolutny: lodowaty kwas octowy) i jego modyfikacje. Jako barwniki używane były: orceina octowa, karmin octowy, hematoksylina octowa oraz odczynnik Schiffa (Feulgen), metoda wprowadzona do badań nad mszakami przez Newton [55] i następnie praktykowana przez licznych badaczy [56, 57, 110, 111, 114]. W ostatnich latach zaczęto stosować metodę różnicowego barwienia chromosomów Giemsa C-banding, po raz pierwszy wprowadzoną przez Newton [58] do analizy porównawczej kariotypu *Riccardia*, *Cryptothallus* i trzech gatunków *Pellia*. Zestawienie metod stosowanych dotychczas w badaniach nad chromosomami mitotycznymi mchów zawarte jest w pracy Ramsay [71].

#### Techniki stosowane w badaniach chromosomów mejotycznych

Jak już wyżej wzmiankowano większość danych kariologicznych dla mchów pochodzi z analizy mejozy. Niewątpliwie jest to najprostsza metoda ustalania liczb chromosomów, chociaż uzyskuje się mniej informacji o morfologii chromosomów. Należy również zachować szczególną ostrożność przy analizie mejozy, bowiem u wielu gatunków w metafazie I chromosomy bivalentów rozchodzą się niesynchronicznie i to powodować może błędne ustalenia. Niekiedy aby podać wiarygodne dane, konieczna jest obserwacja całego pierwszego podziału, a szczególnie anafazy I, chociaż i to może zawodzić, gdyż w czasie tego stadium chromosomy mogą dzielić się przedwcześnie. Częstą przyczyną błędów są również m-chromosomy zachowujące się bardzo różnie w czasie mejozy [102].

U wątrobowców proces mejozy jest trudny do uchwycenia, gdyż nie ma dobrego kryterium pozwalającego na ustalenie kiedy puszki są w odpowiednim stadium rozwojowym. Stąd też nieliczne są obserwacje nad mejozą w tej grupie roślin. Natomiast u mchów stosunkowo łatwo, nawet przy niewielkiej wprawie, rozpoznać puszki, w których z dużym prawdopodobieństwem można przypuszczać, że będzie zachodziła mejoza. Zwykle wtedy kolor puszki jest jeszcze jasnozielony, a piersień zaczyna zmieniać barwę z zielonej na czerwoną lub brązową.

Materiał do badań z reguły utrwalany był w utrwalaczu Carnoy'a (3 : 1) i jego modyfikacjach [49, 101], lub można ominąć proces utrwalania przechodząc bezpośrednio do barwienia żywych obiektów [76]. Niekiedy, w przypadku badań nad mejozą u gatunków, w których chromosomy wykazały tendencję do zlepiania się, stosowano wstępnie traktowanie niskimi temperaturami [1, 2, 9, 88] i substancjami chemicznymi [101]. Najczęściej stosowanymi barwnikami były: karmin octowy, orceina octowa i odczynnik Schiffa (Feulgen). Ostatnio z bardzo dobrymi rezultatami używano również hematoksyliny octowej [65].

### Liczby chromosomów u mszaków

Pierwsze dane na temat liczb chromosomów u mszaków pochodzą z 1891 roku z pracy Krucha (cyt. wg Anderson [5]), który dla *Riella clausonis* podał  $n = 8$ . Nieco później Beer [10] ustalił dla *Funaria hygrometrica*  $n = 4$  i było to pierwsze doniesienie o liczbach chromosomów mchów. Ogromne zasługi w historii badań cytologicznych nad mszakami położył Heitz [23, 24, 25, 26, 27]. Po raz pierwszy zastosował metodę rozgniotów, ustalił liczby chromosomów dla 70 gatunków reprezentujących 26 rodzin i 47 rodzajów, pierwszy opisał heterochromatynę i heteromorficzne bivalenty, sugerując równocześnie, że mogą to być chromosomy płci, oraz pierwszy odkrył w kariotypie mszaków m-chromosomy.

Nasuwa się pytanie, jaki jest stan badań kariologicznych nad mszakami obecnie. Istnieje kilka prac zestawiających liczby chromosomów. Z wcześniejszych na uwagę zasługują listy chromosomów: Wylie [115], Berrie [11], Mehra i Khanna [52], Fritsch [18] i Steere [87]. Ostatnie, niezwykle dokładne opracowanie Fritscha [22] przedstawia aktualny stan badań kariologicznych nad mszakami. Obejmuje ono ogółem liczby dla około 2.000 taksonów, w tym dla 700 gatunków wątrobowców i 1300 gatunków mchów. Trudno jednak na podstawie powyższych danych wyciągać wnioski na temat stanu zbadania pod względem kariologicznym flory mszaków w skali światowej. Po pierwsze, duże trudności stwarza określenie realnej liczby gatunków mszaków występujących na kuli ziemskiej. Przez różnych autorów podawane są bardzo rozbieżne liczby, np. dla mchów od 7 000 do 15 000 gatunków. Touw [97] po samej tylko rewizji taksonów pochodzących z obszarów tropikalnych uznał, iż śmiało można te dane zredukować o 50%. Po drugie, istnieją flory, zwłaszcza tropikalnych obszarów Afryki, Ameryki Południowej, czy wysp Pacyfiku, które stanowią białą kartę w historii badań cytologicznych. Przyjmując jednak za Andersonem [6], iż szacunkowo liczba gatunków waha się od 20 do 25 tysięcy,

można powiedzieć, iż flora mszaków pod względem kariologicznym jest przebadana w około 10%. Należy jednak zdać sobie sprawę, iż te 10% to są dane dotyczące głównie półkuli północnej. Stosunkowo dobrze opracowane są mszaki Europy [15, 19, 20, 21, 48, 55, 56, 57, 68, 73, 76, 77, 78, 98, 99, 100, 104, 105, 107, 108, 109, 110, 111, 113, 114], Ameryki Północnej [1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 32, 33, 34, 80, 81, 82, 83, 85, 86, 88], Japonii (liczne prace nad wątrobowcami prowadzone przez: H. Inoue, Segawa, Tatuno, oraz nad mchami przez: S. Inoue, Ono, Yano; szczegółowe informacje w pracy Fritscha [22]) oraz Indii, głównie zachodnie Himalaje [16, 35, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 103]. Flora Arktyki została opracowana przez Steere'a [85]. Nieliczne są dane kariologiczne z obszarów półkuli południowej, zwłaszcza ze strefy subtropikalnej i tropikalnej. Ramsay [69, 70] podała liczby chromosomów dla 84 gatunków z Australii i kilku z Nowej Gwinei oraz Tasmanii [72], fragmentaryczne są również doniesienia z Afryki i dotyczą głównie wątrobowców [11, 13, 14]. Natomiast flora Antarktydy, na którą składa się około 80 gatunków mszaków [60, 75] jest przebadana w ok. 40% [31, 46, 59, 62, 66, 95].

Mszaki z Polski do niedawna były tylko sporadycznie badane kariologicznie. Ustalono liczby chromosomów dla 20 gatunków wątrobowców [19, 36, 53, 54, 89, 90, 92, 93] oraz 5 gatunków mchów [116]. Od roku 1980 rozpoczęto systematyczne opracowywanie materiałów z Polski. Badania te są planowane na wiele lat zważywszy, iż flora mszaków naszego kraju liczy ok. 900 gatunków, w tym 248 wątrobowców [91] i 661 gatunków mchów [63]. Do chwili obecnej zostały ustalone liczby chromosomów dla 75 gatunków [47, 61, 67].

Na podstawie list chromosomów Fritscha [18, 22] oraz doskonałych opracowań Smitha [74] i Andersona [5, 6] łatwo zauważyć, iż liczby chromosomów różnie kształtują się w obrębie poszczególnych jednostek systematycznych. Z tego względu łatwiej jest omawiać stosunki panujące w każdej z dużych wydzielonych grup.

*Anthocerotopsida* jest to nieliczna grupa wyraźnie różniąca się od wątrobowców. Odębność tę również potwierdzają badania cytologiczne. Taksony pochodzące z Europy i Ameryki Północnej posiadają  $n = 5$ , natomiast z Japonii  $n = 6$ .

*Takakiales* i *Hepaticopsida*. Rząd *Takakiales* z dwoma gatunkami *T. lepidozoides*  $n = 4$  i *T. ceratophylla*  $n = 5$  jest traktowany oddzielnie i uważany za bardzo interesującą, a zarazem dyskusyjną grupę. Inoue [30] sugerował, iż wyjściowy, podstawowy kompleks chromosomowy wątrobowców był taki, jaki reprezentują obecnie te dwa gatunki rzędu *Takakiales*. Takie rozumowanie zakłada uznanie *Takakia* za reliktową, prymitywną grupę wątrobowców. Dla wytłumaczenia stosunków istniejących w obrębie wątrobowców należałoby wobec tego przyjąć istnienie dwóch linii filogenetycznych. Od podstawowej liczby chromosomów  $x = 4$  może pochodzić  $n = 8$  oraz od  $x = 5$  może wywodzić się  $n = 10$  i poprzez zmiany strukturalne chromosomów  $n = 9$ . Jednak dosyć dziwnym wydaje się fakt, iż w całej klasie wątrobowców te dwie liczby  $n = 4$  i  $n = 5$  nie zostały do tej pory znalezione. Ostatni Ramsay [72] podaje  $n = 4$  dla dwóch gatunków *Hypnodendron*: *H. dendroides* z Nowej Gwinei i *H. comosum* z Tasmanii i jest to pierwsze doniesienie o występowaniu tej najniższej liczby chromosomów u mchów. W związku z tym odkry-

ciem rodzaj *Takakia* znowu stał się obiektem zainteresowania cytologów i systematyków.

Dotychczasowe badania cytologiczne wykazują, iż wątrobowce pod względem kariologicznym stanowią stosunkowo jednolitą grupę. Liczbą, która dominuje jest  $n = 9$ . Wszystkie liściaste wątrobowce z wyjątkiem rodzaju *Porella* ( $n = 8$ ), większość *Metzgeriales* i wiele *Marchantiales* posiada  $n = 9$  lub wielokrotność tej liczby. W różnicowaniu się tej grupy mszaków poliploidalność odgrywa małą rolę.

TABELA I

Liczby chromosomów u mchów. Wg Andersona 1980

Jednostki taksonomiczne	n
<b>SPHAGNOPSISIDA</b>	
<i>Sphagnales</i>	(19), 38 + (x)m
<b>ANDREAEOPSISIDA</b>	
<i>Andraeales</i>	(10), 11
<b>BRYOPSISIDA</b>	
„ARTHRODONTEAE”	
„HAPLOLEPIDEAE”	
<i>Fissidentales</i>	5, (6), 8, 10, (12), 13, 14, 15, (16), 24
<i>Archidiales</i>	(13)
<i>Dicranales</i>	6, 7, 8, 9, 10, 11, (12), (13), (14), (15), 23, (26), 28, 36, 42
<i>Pottiales</i>	7, 8, 10, 11, 12, (13), (14), 15, 16, 20, 21, 24, 25, (26), 27, 28, 30, 32, 38, 39, 42, 48, 49, 50, 52, 55, 60, 66
<i>Grimmiales</i>	(12), (13), (14), 22, 26, 27
„DIPLOLEPIDEAE”	
„Diplolepeidae acrocarpe”	
<i>Funariales</i>	8, (9), 10, 11, 12, (14), 16, 18, 19, 22, 24, 26, (27), (28), 30, 31, 36, 52, 54
<i>Schistostegales</i>	(11), (14),
<i>Eubryales</i>	5, (6), (7), 8, (10), (11), 12, 13, 15, 16, 17, (20), (22), 24, 27, 30, 33
„Diplolepeidae pleurocarpae”	
<i>Isobryales</i>	(6), 7, 8, 9, (10), (11), 12, 13, 18, 21, 22, 23, 24
<i>Hookeriales</i>	5, 7, 10, (11), 12, 18, 20
<i>Hypnobryales</i>	5, 6, 7, 8, 9, (10), (11), (12), 13, 14, 17, 18, 19, (20), 21, (22), 24, 25, 30, 40, 72
„NEMATODONTEAE”	
<i>Tetraphidales</i>	(7), (8)
<i>Buxbaumiales</i>	(8), (9)
<i>Polytrichales</i>	(7), (14), 21

Wyjątek stanowią rodzaje *Riccia* i *Riccardia*, w których spotykane są gatunki o cytotypach poliploidalnych.

*Musci*. Tabela I przedstawia liczby chromosomów występujące u mchów. Jednostki systematyczne wydzielone zostały na podstawie klasyfikacji Dixona [17]. Liczby najczęściej występujące w danej grupie objęto nawiasami.

Jak wynika z powyższego zestawienia, liczby chromosomów w obrębie małych jednostek taksonomicznych są słabo zróżnicowane. Przykładem mogą tutaj być *Sphagnopsida*, obejmujące jeden rząd, jedną rodzinę i jeden rodzaj. Dla wszystkich przebadanych gatunków niezmiennie podawany był cytotyp  $n = 19$  lub  $n = 38$  plus różna liczba m-chromosomów. Podobnie dla przedstawicieli *Andreaeopsida* charakterystyczne jest występowanie tylko dwóch liczb:  $n = 10$  i  $n = 11$ . Natomiast ogromne zróżnicowanie daje się obserwować w poszczególnych grupach *Bryopsida*. Wydaje się, iż w przeciwieństwie do wątrobowców w zróżnicowaniu się mchów poliploidalność odgrywa znaczną rolę. Frekwencja poliploidów jest różna w poszczególnych jednostkach systematycznych.

U mszaków, a szczególnie u mchów znane są również przykłady zróżnicowania w liczbach chromosomów wynikającego prawdopodobnie ze zmian strukturalnych chromosomów związanych z utratą lub powstaniem pojedynczych chromosomów. Należy jednak bardzo ostrożnie interpretować te rasy chromosomowe podawane dla niektórych gatunków. Dotyczy to głównie mchów, dla których większość danych pochodzi z obserwacji mejozy i szereg ustaleń może być błędnych (różne zachowanie się w czasie mejozy m-chromosomów i heteromorficznych biwalentów). Nie można oczywiście wykluczyć, jeżeli ustalenia dla danego gatunku dotyczą różnych obszarów jego występowania, iż są to rasy geograficzne. Smith i Newton [78] podają szereg gatunków mchów, u których stwierdzono występowanie takiego zróżnicowania w zależności od rozmieszczenia geograficznego, np. *Dicranum fuscescens* z Wielkiej Brytanii wykazuje zróżnicowanie cytologiczne i znalezione zostały osobniki o  $n = 9$ ,  $n = 10$  i  $n = 10 + 1$ , natomiast populacje tego gatunku z Ameryki Północnej reprezentowane były przez cytotypy  $n = 12$  i  $n = 24$ , podobnie dla *Fissidens cristatus* z Ameryki Północnej ustalono  $n = 12 + 1$ ,  $n = 13 + 2$ , podczas gdy w Wielkiej Brytanii występuje jedynie cytotyp  $n = 12$ .

### Poliploidy

W populacjach wątrobowców poliploidy występują bardzo rzadko. Znane są przykłady z obrębu rzędu *Marchantiales*, gdzie np. gatunki rodzaju *Riccia* reprezentują różne poziomy poliploidalności:  $n = 8$ ,  $n = 16$ ,  $n = 24$  i  $n = 48$ . Natomiast jak już wyżej wspomniano poliploidalność u mchów odgrywa znaczną rolę w procesach specjacji. Pewne rodziny charakteryzują się szczególnie wysokim procentem poliploidów np. *Amblystegiaceae* — 38%, *Bryaceae* — 33%, *Funariaceae* — 68%, *Pottiaceae* — 44% [74].

Poliploidy powstają głównie trzema drogami przez: a) zaburzenia mitozy prowadzące do powstania diploidalnych komórek w gametoficie albo tetraploidalnych

w sporoficie, b) zaburzenia mejozy, w konsekwencji których powstają diploidalne spory diplosporia oraz c) aposporię, czyli rozwój gametofitu z tkanek sporofitu przez podziały somatyczne. U mchów cytotypy poliploidalne powstają wszystkimi wyżej wymienionymi drogami, natomiast u wątrobowców głównie dwie pierwsze drogi prowadzą do poliploidalności.

Na podkreślenie zasługuje fakt, iż zarówno u wątrobowców jak i mchów oba typy poliploidów tzn. wewnątrzgatunkowe i międzygatunkowe, to autopoliploidy. Tabela II przedstawia gatunki, u których stwierdzono występowanie kilku poziomów wewnątrzgatunkowej poliploidalności. W populacjach niektórych gatunków obok cytotypów euploidalnych znaleziono osobniki o aneuploidalnych liczbach chromosomów. W przypadku *Physcomitrium pyriforme* wyróżniono aż 5 poziomów ploidalności z najwyższą liczbą  $n = 54$ .

TABELA II

Przykłady gatunków mchów, u których występuje zróżnicowanie cytologiczne związane z wewnątrzgatunkową poliploidalnością. Liczby w nawiasach oznaczają aneuploidalne cytotypy danego gatunku. Wg Andersona 1980

Takson	Poziom ploidalności				
	n	2n	3n	4n	5n
<i>Bryobrittonia pellucida</i>	13	26		52	
<i>Encalypta vulgaris</i>	13	26	(36) 39		
<i>Tortula muralis</i>		24 (26)		48 (52)	60 (66)
<i>T. princeps</i>	12	24	36		
<i>T. subulata</i>	14	24 (26)		48	60
<i>Physcomitrium pyriforme</i>	9	18	(26) 27	36	(52) 54
<i>Funaria hygrometrica</i>	14	28		56	
<i>Pohlia cruda</i>	10 (11)	22		40	
<i>P. nutans</i>	11	22	33		
<i>Bryum creberrimum</i>	10	(22)	30		
<i>B. stenotrichum</i>	10	20	30		
<i>Cratoneuron filicinum</i>	10	20	30		
<i>Amblystegium riparium</i>	10 (12)	20 (24)	36		
<i>A. tenax</i>	(12)	20	30		
<i>A. varium</i>	10 (12)	20 (21)		40	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	5	10 (11)		20 (22)	
<i>Atrichum crispulum</i>	7	14	21		
<i>A. haussknechtii</i>	7	14	21		
<i>A. undulatum</i>	7	14	21		

Wyniki badań nad gatunkami, u których spotykane są rasy poliploidalne pozwalają twierdzić, iż w większości przypadków nie występuje korelacja między cechami morfologicznymi roślin a liczbami chromosomów. Smith i Newton [78] w swoich badaniach nad *Funaria hygrometrica*  $n = 28$ ,  $n = 54$ , *Pohlia nutans*  $n = 22$ ,  $n = 33$ , *Physcomitrium pyriforme*  $n = 26$ ,  $n = 52$  i *Atrichum undulatum*  $n = 7$ ,  $n = 14$ ,  $n = 21$  nie obserwowali żadnych różnic między cytotypami poszcze-

gólnych gatunków. Natomiast nieco inne są wyniki badań nad *Atricum undulatum* z Japonii [94]. Japońskie populacje tego gatunku wykazywały również zróżnicowanie cytologiczne, przy czym poszczególne rasy wyraźnie różniły się morfologicznie i zostały nawet wydzielone jako odmiany:  $n = 7$  — *A. undulatum* var. minus,  $n = 14$  — *A. undulatum* var. undulatum i  $n = 24$  — *A. undulatum* var. gracilius. Być może, iż różna jest droga cytologicznego i morfologicznego różnicowania się populacji w Europie i Japonii. Problem jest otwarty i wymaga szerokich badań prowadzonych na licznych populacjach z różnych partii zasięgu danego gatunku.

Tak więc wydaje się, iż jedynym widocznym efektem podwojenia liczby chromosomów jest w przypadku roślin dwupiennych przejście na jednopienność, jeżeli poliploidalne osobniki powstały na drodze aposporii lub diplosporii. Gametofity tych roślin są jednopienne, ponieważ zawierają w swoim kompleksie obydwa chromosomy płci X i Y. Jednorodne pod względem rozmieszczenia organów rozmnażania jest jednak tylko pierwsze pokolenie powstałe po aposporii czy diplosporii. W późniejszych generacjach mogą powstawać osobniki męskie YY, żeńskie XX i obupłciowe XY, co jest związane ze sposobem koniugacji w mejozie chromosomów X i Y. U poliploidów bowiem możliwe są trzy kombinacje: chromosomy X koniugują ze sobą, podobnie jak chromosomy Y, oraz mogą tworzyć się bivalenty typu XY.

Naturalnie wewnątrzgatunkowe poliploidy charakteryzują się normalnym przebiegiem mejozy i wysoką płodnością spor. Natomiast dobrze znany jest fakt występowania wysoce zaburzonej mejozy u indukowanych autopoliploidów. Zwykle u takich form tworzą się uniwalenty, bivalenty, triwalenty i kwadriwalenty w miejsce bivalentów, które są stałą asocjacją chromosomową w mejozie u diploidów. Zaburzenia takie obserwowane były u pierwszych eksperymentalnie uzyskanych poliploidów mchów. Wydaje się, iż początkowo istniejące przyczyny sterylności naturalnych autopoliploidów zostają stopniowo eliminowane drogą selekcji w ciągu długiego okresu czasu. Ponieważ gametofit mszaków może być reprodukowany na drodze aseksualnej, nowo powstały autopoliploid może niejako „przeczekać” okres zaburzeń mejozy sporofitu rozmnażając się wegetatywnie. Nie wyjaśnione są mechanizmy prowadzące do stabilizacji procesu mejozy u tych form. Lewis [50] wspomina o selekcji, która preferuje redukcję chiasm, co prowadzić by mogło do zmniejszenia frekwencji poliwalentów.

Międzygatunkowa poliploidalność została stwierdzona w obrębie wątrobowców w rodzajach: *Asterella*, *Riccia*, *Riccardia*, *Calypogeia*, *Cephalozia*, *Nardia*, *Plectocolea*, u mchów zaś np. w rodzajach: *Bryum*, *Distichium*, *Encalypta*, *Fissidens*, *Mnium*, *Philonotis*, *Weissia*, *Sphagnum* [74]. Klasycznym przykładem ilustrującym to zjawisko jest rodzaj *Mnium* [51], u którego stwierdzono występowanie charakterystycznych par gatunków: haploid — diploid. Na podstawie obserwacji cech morfologicznych i ustaleń liczb chromosomów uznano, iż diploidalne cytotypy powstają na drodze aposporii z osobników haploidalnych, np. *Mnium affine*  $n = 6$  i *M. medium*  $n = 12$  oraz *M. punctatum*  $n = 7$  i *M. pseudopunctatum*  $n = 14$ . Mehra i Khanna [52] podają liczne rodzaje, w których da się wyróżnić podobne pary gatunków. Stosując kolchicynę Berrie [12] eksperymentalnie potwierdził hipotezę autopoliploidalnego pochodzenia takich form. Uzyskany przez niego auto-



poliploid gatunku *Riccia fluitans* ( $n = 9$ ) o liczbie chromosomów  $n = 18$  był morfologicznie identyczny z istniejącym w naturze gatunkiem *R. rhenana* ( $n = 18$ ).

Na uwagę zasługuje fakt, iż nie ma wystarczająco przekonującego przykładu na potwierdzenie występowania allopoliploidów u mszaków. Mehra i Khanna [52] podają co prawda szereg taksonów jako allopoliploidalne, ale to wymaga weryfikacji. Najbardziej wiarygodnym przykładem wydaje się być *Weissia exserta*  $n = 26$  uznana za amfiploida powstałego na bazie dwóch gatunków diploidalnych: *W. longifolia* ( $n = 13$ ) i *W. controversa* ( $n = 13$ ). Hipoteza ta została potwierdzona przez porównawcze badania domniemanych gatunków rodzicielskich i formy mieszańcowej z uwzględnieniem morfologii, anatomii, cytologii i ekologii. Jest wysoce prawdopodobne, iż u mszaków poliploidy w naturze powstają i na tej drodze, ale dowiedzenie tego wymaga kompleksowych badań obejmujących zarówno gatunki rodzicielskie, jak i powstałe formy poliploidalne.

Na podstawie dotychczasowych danych dotyczących poliploidalności u mszaków trudno jest mówić o jej związku z rozmieszczeniem geograficznym. Próby takie podejmowane były przez różnych autorów, ale dotyczyły flor określonych obszarów [52, 66, 79, 85]. Ze względu na to, iż mszaki stref subtropikalnych i tropikalnych są bardzo słabo przebadane kariologicznie, jak również ze względu na brak danych dotyczących niektórych dużych rodzin jak np. *Pterobryaceae* z 22 rodzajami czy tylko nielicznych danych dla innych, np. dla *Hookeriaceae*, wyciąganie ogólnych wniosków nie jest jeszcze możliwe.

Podobnie zresztą, na podstawie wrywkowych tylko informacji, nie opartych o szerokie badania populacyjne, trudno jest wnioskować o istnieniu korelacji pomiędzy poliploidalnością a adaptacją do życia w skrajnych i zaburzonych siedliskach.

Podsumowując powyższe rozważania, stwierdzić można, iż niewątpliwie auto-poliploidalność, prowadząca do powstawania euploidalnych cytotypów wewnątrzgatunkowych jak również międzygatunkowych, odgrywa ważną rolę w ewolucji i specjacji mszaków, a w szczególności mchów.

#### LITERATURA

- [1] Al-Aish M., Anderson L. E. 1960 a. Chromosome numbers of some Arizona mosses. *Bryologist* 63, 17—25.
- [2] Al-Aish M., Anderson L. E. 1960 b. Chromosome numbers of some mosses of Florida. *J. Elisha Mitchel Sc. Soc.* 76, 113—120.
- [3] Al-Aish M., Anderson L. E. 1960 c. Chromosome number in some mosses from Quebec. *Canad. J. Bot.* 38, 335—341.
- [4] Al-Aish M., Anderson L. E. 1961. Chromosome studies on some mosses of the southeastern United States. *Bryologist* 64, 289—314.
- [5] Anderson L. E. 1964. Biosystematic evaluations in the *Musci*. *Phytomorph.* 14, 27—51.
- [6] Anderson L. E. 1980. Cytology and reproductive biology of mosses. W: Taylor R. J., Leviton A. E. (Wyd.). *The mosses of North America — based on a symposium on the biology of mosses*; 36—76. AAAS Pacific division, San Francisco.
- [7] Anderson L. E., Al-Aish M. 1963. Chromosome numbers of some mosses of North America. *Bryologist* 66, 165—178.

- [8] Anderson L. E., Bryan V. S. 1958. Chromosome numbers of mosses of eastern North America. *J. Elisha Mitchell Sc. Soc.* 74, 173—199.
- [9] Anderson L. E., Crum H. 1958. Cytotaxonomic studies on mosses of the Canadian Rocky Mountains. *Bull.* 160, Departm. Northern Affairs Nat. Resources, Contr. Bot. 1—89.
- [10] Beer R. 1903. The chromosomes of *Funaria hygrometrica*. *New Phytologist* 2, 166.
- [11] Berrie G. K. 1960. The chromosome numbers of liverworts. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 3, 688—705.
- [12] Berrie G. K. 1964. Experimental studies on polyploidy in liverworts. I. The *Riccia fluitans* complex. *Bryologist* 67, 146—152.
- [13] Berrie G. K. 1966. Polyploidy in some west African species of *Riccardia*. *Rev. Bryol. Lich.* 34, 302—308.
- [14] Berrie G. K. 1974. Sex chromosomes of *Plagiochila praemorsa* Stephani and the status of structural sex chromosomes in liverworts. *Bull. Soc. Bot. France* 121, 129—135.
- [15] Bryan V. S. 1973. Chromosome studies on mosses from Austria, Czechoslovakia and other parts of Central Europe. *Österr. Bot. Z.* 121, 187—226.
- [16] Chopra N. 1959. Cytological studies in Indian mosses V. *Current Science* 28, 114—115.
- [17] Dixon H. N. 1932. Classification of mosses. W: Verdoorn F., *Manual of Bryology*. Martinus Niehoff, The Hague s. 396—412.
- [18] Fritsch R. 1972. Chromosomenzahlen der Bryophyten. Eine Übersicht und Diskussion ihres Ausgabewertes für das System. *Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, Math.-Nat. R.* 21, 839—944.
- [19] Fritsch R. 1974. Chromosomenzahlen einiger Lebermoose aus der Hohen Tatra. *Lindbergia* 2, 234—236.
- [20] Fritsch R. 1975. Zytologische Untersuchungen an Bryophyten aus den Harz I. Chromosomenzahlen einiger Lebermoose aus den Bodetal. *Hercynia*, N. F. 12, 75—79.
- [21] Fritsch R. 1979. Chromosome numbers of some Hungarian liverworts. *Abstracta Botanica* 5, Suppl. 3, 75—78.
- [22] Fritsch R. 1982. Index to plant chromosome numbers — *Bryophyta*. *Regn. Veget.* 108, 1—268.
- [23] Heitz E. 1926. Der Nachweis der Chromosomen. *Z. Botanik* 18, 625—681.
- [24] Heitz E. 1927 a. Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. *Abh. Naturwiss. Vereins Hamburg* 21, 47—57.
- [25] Heitz E. 1927 b. Geschlechtschromosomen bei *Pellia fabroniana* (diöcisch) und *P. epiphylla* (monöcisch). *Ber. Deut. Bot. Ges.* 45, 607—610.
- [26] Heitz E. 1928 a. Das Heterochromatin der Moose I. *Jahrb. Wiss. Bot.* 69, 762—818.
- [27] Heitz E. 1928 b. Der bilaterale Bau der Geschlechtschromosomen und Autosomen bei *Pellia fabroniana*, *P. epiphylla* und einigen anderen Jungermanniaceen. *Planta* 5, 725—768.
- [28] Holmen K. 1955. Chromosome numbers of some species of *Sphagnum*. *Bot. Tids.* 52, 37—42.
- [29] Inoue S. 1965. Karyological studies in mosses II. *Meteoriaceae* and *Neckeraceae*. *Bot. Mag. Tokyo* 78, 220—224.
- [30] Inoue S. 1973. Karyological studies on *Takakia ceratophylla* and *T. lepidosoides*. *J. Hattori Bot. Lab.* 37, 275—286.
- [31] Inoue S. 1976. Chromosome studies on five species of Antarctic mosses. *Kumamoto J. Sci., Biol.* 13, 1—5.
- [32] Ireland R. R. 1963. Chromosome studies on mosses from the State of Washington. *Bryologist* 66, 179—183.
- [33] Ireland R. R. 1965. Cytotaxonomic studies on mosses from Washington and Idaho. *Bryologist* 68, 72—85.
- [34] Ireland R. R. 1967. Chromosome studies on mosses from the State of Washington II. *Bryologist* 70, 335—338.
- [35] Khanna K. R. 1960. Cytological studies on some Himalayan mosses. *Caryologia* 13, 559—618.
- [36] Krzakowa M. 1969. Chromosome number and karyotype analysis in *Pleuroclada albescens* (Hook.) Spruce (*Hepaticae*, *Hygrobiellaceae*). *Acta Soc. Bot. Pol.* 38, 35—37.
- [37] Kumar S. S. 1973 a. Cytological studies on some west Himalayan mosses. III. *Bryologist* 76, 202—206.

- [38] Kumar S. S. 1973 b. Cytological studies on some west Himalayan mosses II. *Misc. Bryol. Lich.* 6, 69—72.
- [39] Kumar S. S. 1973 c. Cytological observations on some west Himalayan mosses IV. *Bot. Not.* 126, 433—436.
- [40] Kumar S. S. 1973 d. Cytological observations on some west Himalayan mosses V. *Chrom. Inform. Serv.* 15, 5—6.
- [41] Kumar S. S., Garg R. G. 1974. Cytological studies on some west Himalayan mosses. *Misc. Bryol. Lich.* 6, 153—156.
- [42] Kumar S. S., Narula N. 1978. Cytological studies on some west Himalayan mosses. *Misc. Bryol. Lich.* 8, 2—5.
- [43] Kumar S. S., Verma S. K. 1975. Cytological observations on some west Himalayan mosses. *Misc. Bryol. Lich.* 7, 33—38.
- [44] Kumar S. S., Verma S. K. 1976. Cytological observations on some west Himalayan mosses. *Misc. Bryol. Lich.* 7, 70—74.
- [45] Kumar S. S., Verma S. K. 1979. Cytological investigation in some west Himalayan mosses. *Bryologist* 82, 583—593.
- [46] Kuta E., Ochyra R., Przywara L. 1982. Karyological studies on Antarctic mosses I. *Bryologist* 85, 131—138.
- [47] Kuta E., Przywara L., Ochyra R. 1984. Chromosome studies on Polish bryophytes I. *Bryol. Beitr.* 3, 28—45.
- [48] Lazarenko A. S., Vysotskaya E. I., Lesnyak E. N. 1971. Atlas chromosom listwiennych mchow SSSR. Kiew, Nauk. Dumka, s. 144.
- [49] Lewis K. R. 1957. Squash techniques in the cytological investigation of mosses. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 3, 279—285.
- [50] Lewis K. R. 1961. The genetics of Bryophytes. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 4, 111—130.
- [51] Lowry R. J. 1948. A cytotaxonomic study of the genus *Mnium*. *Mem. Torrey Bot. Club* 20, 1—48.
- [52] Mehra P. N., Khanna A. L. 1961. Recent cytological investigation in mosses. *Res. Bull. Penjab Univ.* 12, 1—29.
- [53] Mendelak M. 1971. The variability of *Pellia borealis* Lorbeer (*Hepaticae*) in Poland. *Bull. Soc. amis sci et lettr. Poznań D*, 12/13, 73—78.
- [54] Mendelak M. 1974. Variability of the Polish species of the genus *Riccardia* (*Hepaticae*, *Aneuraceae*) II. Culture material. *Acta Soc. Bot. Pol.* 43, 331—355.
- [55] Newton M. E. 1971. Chromosome studies in some British and Irish bryophytes. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 6, 244—257.
- [56] Newton M. E. 1973. Chromosome studies in some British and Irish bryophytes II. *J. Bryol.* 7, 379—398.
- [57] Newton M. E. 1975. Chromosome studies in some British bryophytes. *J. Bryol.* 8, 365—382.
- [58] Newton M. E. 1977. Heterochromatin as a cyto-taxonomic character in liverworts: *Pellia*, *Riccardia* and *Cryptothallus*. *J. Bryol.* 9, 327—342.
- [59] Newton M. E. 1980. Chromosome studies in some Antarctic and sub-Antarctic bryophytes. *Brit. Surv. Bull.* 50, 77—86.
- [60] Ochyra R. 1983. Świat roślinny Antarktyki. *Kosmos* 32, 277—292.
- [61] Ochyra R., Kuta E., Przywara L. (w druku). Chromosome studies on Polish bryophytes III. *Acta Biol. Crac. ser. Bot.* 26.
- [62] Ochyra R., Przywara L., Kuta E. 1982. Karyological studies on some Antarctic liverworts. *J. Bryol.* 12, 259—263.
- [63] Ochyra R., Szmajda P. 1983. Atlas rozmieszczenia geograficznego roślin zarodnikowych w Polsce. S. V. *Mchy. Z.* 1. stron 31+10 map. PWN Warszawa — Poznań.
- [64] Ono K. 1970. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae*, with special reference to the structural sex-chromosomes III. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2*, 13, 167—221.
- [65] Przywara L., Kuta E. 1983. An acetic-haematoxylin method for cytological investigations of *Bryophyta*. *Bryologist* 86, 141—143.

- [66] Przywara L., Kuta E., Ochyra L. 1984. Cytological studies on Antarctic mosses II. *J. Hattori Bot. Lab.* 57, 127—137.
- [67] Przywara L., Ochyra R., Kuta E. 1983. Chromosome studies on Polish bryophytes II. *Lindbergia* 9, 178—185.
- [68] Ramsay H. P. 1969. Cytological studies on some mosses from the British Isles. *Bot. J. Linnean Soc.* 62, 85—121.
- [69] Ramsay H. P. 1974. Cytological studies of Australian mosses. *Austral. J. Bot.* 22, 293—348.
- [70] Ramsay H. P. 1977. Chromosome numbers of some mosses from Western Australia. *J. Bryol.* 9, 343—347.
- [71] Ramsay H. P. 1982. The value of karyotype analysis in the study of mosses. *J. Hattori Bot. Lab.* 53, 51—71.
- [72] Ramsay H. P. 1983. A moss with four chromosomes. *Lindbergia* 9, 89—92.
- [73] Schmidt A. 1964. Chromosomenzahlen foliöser Lebermoose aus Mittel-europa. *Österr. Bot. Z.* 111, 320—323.
- [74] Smith A. J. E. 1978. Cytogenetics, biosystematics and evolution in the *Bryophyta*. *Advances Bot. Res.* 6, 195—276.
- [75] Smith A. J. E. 1984. Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. W: Laws R. M. (wydawca) *Antarctic ecology*. Academic Press, London, s. 61—161.
- [76] Smith A. J. E., Newton M. E. 1966. Chromosome studies on some British and Irish mosses I. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 5, 117—130.
- [77] Smith A. J. E., Newton M. E. 1967. Chromosome studies on some British and Irish mosses II. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 5, 245—270.
- [78] Smith A. J. E., Newton M. E. 1968. Chromosome studies on some British and Irish mosses III. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 5, 463—522.
- [79] Smith A. J. E., Ramsay H. P. 1982. Sex, cytology and frequency of Bryophytes in the British Isles. *J. Hattori Bot. Lab.* 52, 275—281.
- [80] Snider J. A. 1970. Chromosome studies of some mosses of the Douglas Lake region. *Michigan Bot.* 9, 67—71.
- [81] Snider J. A. 1972. Chromosomes studies of some mosses of the Douglas Lake region II. *Michigan Bot.* 11, 125—128.
- [82] Snider J. A. 1973. Chromosomes studies of some mosses of the Douglas Lake region III. *Michigan Bot.* 12, 107—117.
- [83] Snider J. A. 1977. Chromosomes studies of some mosses of the Douglas Lake region IV. *Michigan Bot.* 16, 51—55.
- [84] Sorsa V. 1956. The quadripolar spindle and the change of orientation of the chromosomes in meiosis of *Sphagnum*. *Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A, IV. Biol.* 33, s. 65.
- [85] Steere W. C. 1954a. Chromosome number and behavior in Arctic mosses. *Bot. Gaz.* 116, 93—133.
- [86] Steere W. C. 1954 b. Chromosome studies on wild populations of American mosses. *Proc. VII. Intern. Bot. Congress.* 72—79.
- [87] Steere W. C. 1972. Chromosome numbers in bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.* 35, 99—125.
- [88] Steere W. C., Anderson L. E., Bryan W. S. 1954. Chromosome studies on Californian mosses. *Mem. Torrey Bot. Club.* 20, 1—75.
- [89] Szweykowski J. 1958. Materiały do flory wątrobowców Sudetów I. Wątrobowce z Gór Kaczawskich. *Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Wydz. Mat.-Przyrodniczy, Prace Kom. Biol.* 17, 361—414. Poznań.
- [90] Szweykowski J. 1960. Materiały do flory wątrobowców Tatr. *Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Wydz. Mat.-Przyrodniczy, Prace Kom. Biol.* 21, 153—242. Poznań.
- [91] Szweykowski J., Koźlicka M. 1974. Atlas rozmieszczenia roślin zarodnikowych w Polsce. S. IV. Wątrobowce. Stron 25+10 map. PWN Warszawa—Poznań.
- [92] Szweykowski J., Krzakowa M. 1969. The variability of *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. s. l. (*Hepaticae, Plagiochilaceae*) as grown in parallel cultures under identical conditions I. The status of *Plagiochila maior* (Nees) S. Arnell. *Bull. Soc. amis sci. Lettr. Poznań D*, 9, 85—103.

- [93] Szweykowski J., Mendelak M. 1969. *Oxymitra paleacea* Bischoff in North Poland. Bull. Soc. amis sci. Lettr. Poznań, D, 9, 65—70.
- [94] Tatuno S. 1960. Chromosomen der Gattung *Atrichum* von Japan. (w j. japońskim z niemieckim streszczeniem). J. Hattori Bot. Lab. 23, 115—121.
- [95] Tatuno S. 1963. Zytologiczne badania nad mchami z Antarktyki. (w j. japońskim z niemieckim streszczeniem). Hikobia 3, 268—274.
- [96] Tatuno S., Yano K. 1953. Geschlechtschromosomen bei vier Arten von *Mniaceae*. Cytologia 18, 36—42.
- [97] Touw A. 1974. Some notes on taxonomic and floristic research on exotic mosses. J. Hattori Bot. Lab. 38, 123—128.
- [98] Vaarama A. 1950. Studies on chromosome numbers and certain meiotic features of several Finnish moss species. Bot. Not. 103, 239—256.
- [99] Vaarama A. 1953. Some chromosome numbers of Californian and Finnish moss species. Bryologist 56, 169—177.
- [100] Vaarama A. 1956. A contribution to the cytology of some mosses of the British Isles. Irish Natur. J. 12, 30—40.
- [101] Vaarama A. 1964. Notes on certain details of the karyological technique with mosses. Portug. Acta Biol. S. A. 8, 81—94.
- [102] Vaarama A. 1976. A cytotaxonomic approach to the study of bryophytes. J. Hattori Bot. Lab. 41, 7—12.
- [103] Verma S. K., Kumar S. S. 1980. Cytological observation in west Himalayan mosses. J. Hattori Bot. Lab. 47, 245—268.
- [104] Vysotskaya E. I. 1970. Chromosome numbers of mosses from the Caucasus (w j. ukraińskim z angielskim streszczeniem). Ukrain. Bot. Żurnal 27, 179—182.
- [105] Vysotskaya E. I. 1972 a. New data on chromosome numbers for the mosses from the Ukraine (w j. ukraińskim z angielskim streszczeniem). Ukrain. Bot. Żurnal 29, 84—87.
- [106] Vysotskaya E. I. 1972 b. On the methods for investigation of somatic chromosomes in true mosses (w j. ukraińskim z angielskim streszczeniem). Ukrain. Bot. Żurnal 29, 793—796.
- [107] Vysotskaya E. I. 1975. New data on chromosome numbers of *Bryopsida* in the Ukraine (w j. ukraińskim z angielskim streszczeniem). Ukrain. Bot. Żurnal 32, 498—503.
- [108] Vysotskaya E. I. 1979. Chromosome numbers in leafy mosses of the Ukrainian Carpathians (w j. ukraińskim z angielskim streszczeniem). Ukrain. Bot. Żurnal 36, 209—213.
- [109] Vysotskaya E. I. 1982. The results of the karyological study of the leafy mosses from the mountains Altai. Bot. Żurnal 67, 793—799.
- [110] Wigh K. 1972 a. Chromosome numbers in some mosses from Central and South Europe. Bryologist 75, 136—146.
- [111] Wigh K. 1972 b. Cytotaxonomical and modification studies in some Scandinavian mosses. Lindbergia 1, 130—152.
- [112] Wigh K. 1973. Accessory chromosomes in some mosses. Hereditas 74, 211—224.
- [113] Wigh K. 1975. Scandinavian species of the genus *Brychythecium* (*Bryophyta*) II. Morphology, taxonomy and cytology in the *B. rutabulum* — *B. rivulare* complex. Bot. Not. 128, 476—496.
- [114] Wigh K., Strandhede S. O. 1971. Chromosome numbers in some Swedish and Danish mosses. Bot. Not. 124, 213—227.
- [115] Yllie A. P. 1957. The chromosome number of mosses. Trans. Brit. Bryol. Soc. 3, 260—278.
- [116] Zając K. 1977. Studia kariologiczne nad kilkoma gatunkami mchów z terenów południowej Polski. Acta Biol. Katowice 3, Prace Naukowe Uniw. Śląsk. 175, 52—57.

Dr Elżbieta Kuta

Dr hab. Lesław Przywara

Zakład Cytologii i Embriologii Roślin, Instytut Botaniki UJ.

ul. Grodzka 52, 31—044 Kraków