Odrębność gatunkowa i próba wyjaśnienia genezy *Alisma lanceolatum* With.

The origin of Alisma lanceolatum With. in light of karyological
and morphological studies

E. POGAN

Rodzaj *Alisma* L. stanowi od wielu lat przedmiot żywego zainteresowania botaników, zarówno systematyków, jak i kariologów. Z przeglądu obszernej literatury, dotyczącej systematyki rodzaju *Alisma* L. (M. Micheli 1881, F. Buchenau 1903, G. Hegi 1906, P. Ascherson i P. Gräbner 1913, M. Raciborski i W. Szafer 1919, G. Samuelsson 1922, 1932, 1933, H. Glück 1936, M. L. Fernald 1950, W. Szafer, S. Kulczyński, B. Pawłowski 1924, 1953, A. J. Hendricks 1957, J. Dostal 1958 i inni) wynika, iż poszczególni autorzy wyrażają różne poglądy w odniesieniu do wartości systematycznej wyróżnianych o obrębie tego rodzaju taxa. Przyczyną tych rozbieżności jest, obok innych, trudność w wyborze odpowiednich kryteriów diagnostycznych. Niektóre z cech morfologicznych, uderzające na pierwszy rzut oka (np. wielkość roślin, wielkość liści, pewne cechy ich kształtu), nie mają w istocie wartości diagnostycznej. Cechy te bowiem wykazują u *Alisma* (podobnie jak u wielu roślin wodnych i błotnych) znaczną plastyczność, a określane na ich podstawie taxa okazały się tylko modyfikacjami.

Natomiast, jak to już podkreślał Samuelsson (1932), doskonałymi cechami diagnostycznymi dla gatunków rodzaju *Alisma* są drobne wprowadzenie, ale bardzo stałe cechy dotyczące budowy kwiatów i owoców.

W oparciu o bogate materiały zielnikowe, pochodzące z całego świata, Samuelsson (1932) wyróżnił w obrębie rodzaju *Alisma* L. 6 mniej lub bardziej dobrych gatunków, 3 podgatunki i 1 odmianę:

Alisma plantago-aquatica L. (typicum)

A. plantago-aquatica L. ssp. *orientale* Sam. n. comb.

A. plantago-aquatica L. ssp. *brevipes* (Greene) Sam. n. comb.

Alisma lanceolatum Withering

Alisma canaliculatum A. Braun et Bouché

Alisma rariflorum Sam. n. sp.

Alisma subcordatum Rafinesque*Alisma gramineum* Gmelin (typicum)*A. gramineum* Gmel. var. *Geyeri* (Torrey) Sam. n. comb.*A. gramineum* Gmel. ssp. *Wahlenbergii* Holmberg.

Samuelsson zaznacza w odniesieniu do grupy 5 pierwszych gatunków, iż pokrewieństwo pomiędzy nimi jest bliższe niż pokrewieństwo jakiegokolwiek gatunku tej grupy z *A. gramineum*. *A. canaliculatum*, *A. rariflorum*, *A. subcordatum* i *A. gramineum* są ostro odgraniczone od

Fig. 1. Rozmieszczenie geograficzne *Alisma plantago-aquatica* L. A — *A. plantago-aquatica* L. (typicum); w obszarze zakreskowanym głównie ssp. *orientale* Sam.; — — — — granica nieokreślona (wg Samuelssona, 1933)

Area of distribution of *Alisma plantago-aquatica* L. A — *A. plantago-aquatica* L. (typicum); in the hatched part — mainly ssp. *orientale* Sam; — — — — the limit undefined (after Samuelsson, 1933)

siebie i od pozostałych dwu gatunków. Natomiast mniej wyraźnie zaznacza się w cechach morfologicznych odrębność gatunkowa *A. lanceolatum* w odniesieniu do *A. plantago-aquatica*. Według Samuelssona różnice morfologiczne pomiędzy tymi dwoma gatunkami są tak nieznaczne, że

Fig. 2. Rozmieszczenie geograficzne *Alisma plantago-aquatica* L. A — *A. plantago-aquatica* L. (typicum); B = ssp. *brevipes* (Greene) Sam. (wg Samuelssona, 1933)

Area of distribution of *Alisma plantago-aquatica* L. A — *A. plantago-aquatica* L. (typicum); B. — ssp. *brevipes* (Greene) Sam. (after Samuelsson, 1933)

można by powątpiewać, czy *A. lanceolatum* zasługuje na rangę gatunku; większość autorów uważała ten taxon tylko za odmianę. Jednakże za odrębnością gatunkową *A. lanceolatum* przemawia bardzo wyraźnie charakter zasięgu tego gatunku.

A. plantago-aquatica, łącznie z obydwoma podgatunkami ma zasięg najszerszy (fig. 1, 2). Obejmuje on niemal całą Europę i prawie całą Azję, śródziemnomorską część Afryki Pn., i pewne, wyżej położone tereny na obszarach równikowej Afryki Wschodniej, zachodnią część Ameryki Pn., pewien obszar pd.-wsch. Kanady i pn.-wsch. stanów USA.

A. lanceolatum (fig. 3) występuje w śródziemnomorskiej części Europy, Afryki, w krajach bałkańskich, na obszarze środkowej Europy; na północy dochodzi do Anglii, Szwecji, Finlandii. Na wschodzie występuje w pd.-wsch. i środkowej Azji oraz w Małej Azji. W obszarze śródziemnomorskim *A. lanceolatum* jest gatunkiem znacznie częstszym niż *A. plantago-aquatica*. Występowanie *A. plantago-aquatica* (typicum) i *A. lanceolatum*

Fig. 3. Rozmieszczenie geograficzne *Alisma lanceolatum* Withering. (? — egzemplarze niepewne); — — — granica nieokreślona (wg Samuelssona, 1933)
Area of distribution of *Alisma lanceolatum* Withering. (? uncertain specimens);
— — — limit undefined (after Samuelsson, 1933)

w Ameryce Samuelsson tłumaczy ich zawleczeniem na te tereny przypuszczalnie w czasach nowszych. Prawdopodobnie również zawleczona została *A. plantago-aquatica* do Australii, wydaje się jednak że w czasach dawniejszych.

Bliskie pokrewieństwo systematyczne obu omawianych gatunków, jak również zasięg *A. lanceolatum* samodzielny, znacznie mniejszy i mieszczący się w obrębie zasięgu *A. plantago-aquatica* (typicum) wskazują na to, iż ten gatunek mógł brać udział w wytworzeniu gatunku *A. lanceolatum*.

Z badań kariologicznych wynika, że zarówno *A. plantago-aquatica*, jak i *A. lanceolatum* wykazują różnicowanie śródgatunkowe (tabela 1). Obok najczęściej podawanej dla *A. plantago-aquatica* liczby $2n = 14$, zna-

Tabela 1 — Table 1

Liczba chromosomów gatunków rodzaju *Alisma* L.Chromosome numbers of the species of the genus *Alisma* L.*Alisma plantago-aquatica* L.

Anglia	2n = 14	Heppel, nie publ. wg P. Maude, 1939
	2n = 14	A. A. Priestley, 1953
Szwecja	2n = 12	A. Löve i D. Löve, 1942
	2n = 12	O. Palmgren, 1943
	n = 6	
	2n = 12	I. Blomstrand, nie publ., wg A. Löve i D. Löve, 1944
	2n = 14	
	2n = 14	S. Erlandsson, 1946
	2n = 14	A. Löve i D. Löve, 1948
	2n = 14	A. Löve, 1954
Finlandia	2n = 14	S. Erlandsson, 1946
Dania	n = 7	O. Hagerup, 1944
	2n = 14	S. Erlandsson, 1946
	2n = 14	E. Tschermak-Woess, 1948
Niemcy	2n = 10	H. D. Wulff, 1939
	n = 7, 8	
	2n = 14, 16	H. D. Wulff, 1950
Austria	2n = 14	E. Tschermak-Woess, 1948
	2n = 14	K. Holzer, 1952
Węgry	2n = 14	L. Pólya, 1949
Rumunia	2n = 12	J. T. Tarnavski, 1948, wg A. Löve i D. Löve, w druku
Portugalia	2n = 14	D. de Castro i N. M. Noronha-Wagner, 1950, wg A. Löve i D. Löve, w druku.
Ameryka Pn. Wisconsin Columbia Co.	2n = 14	E. Oleson, 1941

Materiały z Ogródów Botanicznych oraz inne o nie zidentyfikowanym pochodzeniu

Niemcy, Kilonia	n = 14	H. D. Wulff, 1950
Ogr. Bot.	2n = 28	
Włochy, Piza	2n = 14	H. D. Wulff, 1950
Ogr. Bot.		
—	2n = 10	Wewetzer, 1956
—	2n = 12	O. Liehr, 1916
—	2n = 14	A. J. Hendricks, 1957

Alisma plantago-aquatica L. var. *americanum* J. A. Schultes et Schult

—	2n = 14	A. J. Hendricks, 1957
—	2n = 28	

(Tabela I. c. d.)

Alisma lanceolatum With.

Anglia	2n = 28	A. A. Priestley, 1953
Szwecja	2n = 28	S. Erlandsson, 1946
	2n = 28	A. Löve i D. Löve, 1948
Dania	n = 14	O. Hagerup, 1944
	2n = 28	S. Erlandsson, 1946
	2n = 26	E. Tschermark-Woess, 1948
	n = 13	
Austria	2n = 26	E. Tschermark-Woess, 1948
	n = 13	
Rumunia	2n = 24	Tarnavski 1948 (wg A. Löve i D. Löve w druku)
Portugalia	2n = 26	D. de Castro i N. M. Noronha-Wagner, 1950, wg A. Löve i D. Löve, w druku

Materiały z Ogrodów Botanicznych oraz inne o nie zidentyfikowanym pochodzeniu

Szwecja, Uppsala	2n = 26	A. Löve i D. Löve, 1944
Ogr. Bot.	2n = 28	S. Erlandsson, 1946

Alisma gramineum Gmel.

Szwecja	2n = 14	A. Löve, 1954
Dania	2n = 14	S. Erlandsson, 1946
Austria	2n = 14	E. Tschermark-Woess, 1948

Materiały z Ogrodów Botanicznych oraz inne o nie zidentyfikowanym pochodzeniu

—	2n = 14	A. J. Hendricks, 1957
---	---------	-----------------------

Alisma triviale Pursh.

Ameryka Pn.		
New Hampshire	2n = 14	W. V. Brown, 1946
Grafton Co.		

Alisma subcordatum Raf.

Ameryka Pn.		
Colorado	2n = 28	W. V. Brown, 1946
California	2n = 28	C. B. Heiser i T. W. Whitaker, 1948
Virginia	n = 7	J. T. Baldwin i B. M. Speese, 1955
	2n = 14	

Alisma canaliculatum A. Br. and Bouché

—	2n = 28	A. J. Hendricks, 1957
---	---------	-----------------------

Tabela 2 — Table 2

Alisma plantago-aquatica L., *Alisma lanceolatum* With. *Alisma plantago-aquatica* × *Alisma lanceolatum*: wykaz stanowisk*. List of habitats

Lp.	Stanowisko i lata prowadzonych obserwacji Habitats and years of observation	Nr populacji — Strain N.			Szer. geogr. pn. N. Lat.	Dług. geogr. wsch. E. Long.
		<i>A. plantago-aquatica</i>	<i>A. plantago-aquatica</i> × <i>A. lanceolatum</i>	<i>A. lanceolatum</i>		
1	Kośne Hamry k. Zakopanego (1960)	124			49°18'	19°58'
2	Lasek k. Nowego Targu (1960)	125, 127, 129		126, 128 coll. E. Pogan	49°30'	19°59'
3	Sidzina k. Jordanowa (1956)	4			49°37'	19°46'
4	Maków Podhalański (1959)	70			49°44'	19°41'
5	Zarzyce k. Leńcz (1959)	72			49°53'	19°45'
6	Leńcze (1959)	71			49°53'	19°43'
7	Wieliczka (1959)	42			49°58'	20°4'
8	Szarów (1959)	56			50°1'	20°17'
9	Staniątki (1959—1960)	57		120 (d) coll. R. Izma- iłow	50°1'	20°13'
10	Łąźnie k. Niepołomic (1958)	16			50°3'	20°13'
11	Bochnia (1959)	59			49°58'	20°26'
12	Jadowniki Mokre (1958—1959)	17, 79			49°58'	20°37'
13	Mokrzyska (1958—1960)	75—78, 91— 94, 96, 97, 99—101, 103, 123(a)	105, 123(b) coll. E. Pogan	19, 95, 98 102, 104 coll. M. Skalińska	50°2'	20°38'
14	Brzesko-Okocim (1960)	122(b, c)		113, 122(a, d) coll. K. Turała E. Pogan	49°58'	20°38'
15	Ciężkowice k. Tarnowa (1957)	8			49°47'	20°59'
16	Muszyna (1959)	85			49°21'	20°54'
17	Biecz (1959)	80			49°44'	21°17'
18	Rybnik-Paruszowiec (1958)	21			50°7'	18°34'
19	Gliwice (1956)	6			50°47'	18°42'
20	Goczałkowice k. Cze- chowic (1959)	67			49°57'	18°58'
21	Polanka Wielka k. Oświę- cimia (1958)	29			49°59'	19°20'
22	Kłucze k. Olkusza (1959)	90			50°20'	19°34'

(Tabela 2 c.d.)

Lp.	Stanowisko i lata prowadzonych obserwacji Habitats and years of observation	Nr populacji—Strain N			Szer. geogr. pn. N. Lat.	Dług. geogr. wsch. E. Long.
		<i>A. plantago- -aquatica</i>	<i>A. plantago- -aquatica</i> × <i>A. lanceola- -tum</i>	<i>A. lanceola- -tum</i>		
23	Kraków-Eiżanów (1957—1960)	9, 110, 112	121(e) coll. E. Pogan	55, 111, 121 (a, b, c) coll. E. Pogan	50°1'	20°2'
24	Kraków-Ludwinów (1958)	32			50°3'	19°57'
25	Kraków-Pychowice (1958)	33			50°3'	19°55'
26	Kraków-Płaszów (1958)	34			50°3'	20°0'
27	Kraków-Pleszów (1959)	41			50°5'	20°5'
28	Kraków-Wieczysta (1958)	30			50°5'	20°0'
29	Kraków-Zakrzówek (1959)	68			50°3'	20°6'
30	Kraków-Mogiła (1960)	106, 107, 108, 109			50°4'	20°5'
31	Kraków-Swoszowice (1958)	27			49°58'	19°58'
32	Mydlniki (1958)	25			50°6'	19°51'
33	Owczary k. Buska (1957)	10			50°27'	20°47'
34	Szczaworyż k. Buska (1957)	11			50°27'	20°49'
35	Busko (1960)	115		114 coll. R. Cza- pik	50°28'	20°46'
36	Sobków n. Nidą (1959)	58			50°42'	20°27'
37	Dęba-Rozalin k. Huty Komorowskiej (1959)	84			50°26'	21°48'
38	Huta Komorowska (1959—1960)	141, 142		61, 138—140, 143—145 coll. Z. Treła	50°24'	21°47'
39	Grębow k. Sandomierza (1959)	54			50°37'	21°50'
40	Chwałowice k. Zaw- choštu (1959)	60(a, c)		60(b) coll. Z. Treła	50°48'	21°50'
41	Lublin (4 różne stano- wiska) (1959)	43, 44, 52, 53			51°15'	22°35'
42	Dorohucza (1959)	45, 46			51°10'	23°2'
43	Stręczyn (1959)	47			51°15'	23°8'
	Pojezierze Łęczyńsko- Włodawskie					
44	Jezioro Czarne (1959)	48, 49				
45	Jezioro Białeckie (1959)	50			51°35'	23°8'
46	Jezioro Białe (1949)	51				
47	Tomaszów Mazowiecki (Niebieskie Źródła) (1959)	40			51°35'	20°0'
48	Warszawa (Wał Miedze- szyński) (1959)	74			52°15'	21°0'
49	Toruń (1960)	135		132—134, 136, 137 coll. E. Pogan	53°0'	18°36'

(Tabela 2 c.d.)

Lp.	Stanowisko i lata prowadzonych obserwacji Habitats and years of observation	Nr populacji — Strain No.			Szer. geogr. pn. N. Lat.	Dług. geogr. wsch. E. Long.
		<i>A. plantago- -aquatica</i>	<i>A. plantago- -aquatica</i> × <i>A. lanceola- -tum</i>	<i>A. lanceola- -tum</i>		
50	Jezioro Skępskie (1960)	146			52°53'	19°22'
51	Fordon k. Bydgoszczy (1957, 1960)	118, 119		12 coll. R. Czapik	53°15'	18°15'
52	Pojezierze Mazurskie Olsztyn, Jezioro Pod- kówka (1959)	86			53°46'	20°27'
53	Olsztyn, Jezioro Długie (1959)	89				
54	Wybrzeże Bałtyku Wolin (1958)	35			53°50'	14°35'
55	Niechorze, Jezioro Liwia Łuża (1960)	130			54°2'	14°51'
56	Karwia (Błota Karwiń- skie) (2 różne stan.) (1958, 1959)	15, 62, 63			54°48'	18°7'
57	Jastrzębia Góra (1958, 1959)	24, 64			54°48'	18°18'
58	Błota Bielawskie (1959)	65			54°46'	18°17'
59	Władysławowo (1959)	83			54°47'	18°26'
60	Puck (1960)	116			54°45'	18°25'
61	Ogród Botaniczny w Cam- bridge (pochodzenie ma- teriału: Nantes, Francja) (1959)	37		38		

* Wszystkie stanowiska *Alisma lanceolatum* i *A. plantago-aquatica* × *A. lanceolatum* wykryte zostały w toku niniejszej pracy.

lezione zostały na stanowiskach naturalnych w różnych partiach zasięgu tego gatunku typy kariologiczne $2n = 10, 12, 16$.

W obrębie gatunku *A. lanceolatum* zostały poprzednio wykryte trzy typy kariologiczne — $2n = 24, 26, 28$. Liczba $2n = 24$ znaleziona została dotychczas tylko przez Tarnavskiego (1948, wg Löve i Löve, w druku) w materiale pochodzącym z Rumunii. Biotypy $2n = 28$ zostały zidentyfikowane w Szwecji, Anglii, Danii — w bardziej północnych partiach zasięgu *A. lanceolatum*; natomiast biotypy $2n = 26$ zostały wykryte w Danii, w okolicach Wiednia, w Portugalii — bardziej na południe od poprzednich. Jedynie w Danii, w materiale pochodzącym z wyspy Moen, stwierdzone zostało występowanie obydwu biotypów ($n = 14$ — Hagerup 1944, $2n = 26$ — Tschermak-Woess 1948). Należy dodać,

że podana dla *A. lanceolatum* z Ogrodu Botanicznego w Uppsali liczba chromosomów $2n=26$ przez Löve i Löve (1944) została ustalona dla roślin o nieokreślonym bliżej pochodzeniu.

W związku z tym nasuwa się pytanie, czy typy kariologiczne *A. lanceolatum* $2n=26$ i $2n=28$ reprezentują odrębne rasy geograficzne. Odpowiedź na to pytanie mogłaby dać dopiero wszechstronna analiza kariologiczna i morfologiczna populacji *A. lanceolatum* z różnych partii zasięgu tego gatunku, z uwzględnieniem stanowisk przy jego granicach.

Badania kariologiczne rzuciły również pewne światło na zagadnienie genezy *A. lanceolatum*. Zagadnienie to było dyskutowane przez Erlandsson (1946) oraz przez Tschermak-Woess (1948). Erlandsson przypuszcza, że *A. lanceolatum* jest autotetraploidem powstałym w wyniku podwojenia liczby chromosomów *A. plantago-aquatica*. Autor opiera swój pogląd na dotychczasowych danych taksonomicznych, z uwzględnieniem rozmieszczenia geograficznego obydwu gatunków, jak również na ustalonych przez siebie liczbach chromosomów (*A. plantago-aquatica* — $2n=14$, *A. lanceolatum* — $2n=28$) oraz na szczegółach ich morfologii.

Natomiast w inny sposób interpretuje pochodzenie *A. lanceolatum* Tschermak-Woess (1948). Autorka przypuszcza, że badane przez nią formy *A. lanceolatum* ($2n=26$) mogą być pochodzenia allopoliploidalnego. Ich domniemane formy rodzicielskie stanowić mogły typy $2n=14$, o morfologii chromosomów zupełnie podobnej do określonej przez autorkę dla *A. gramineum* i *A. plantago-aquatica*, oraz typy $2n=12$, jakie wg wszelkiego prawdopodobieństwa występują w obrębie *A. plantago-aquatica*. Tschermak-Woess podkreśla, że formami rodzicielskimi *A. lanceolatum* nie mogły być współczesne, badane przez autorkę biotypy *A. plantago-aquatica* i *A. gramineum*, ponieważ ich morfologia chromosomów różni się w pewnych szczegółach od morfologii chromosomów *A. lanceolatum*. Krótkie ramię chromosomów nierównoramiennych jest u *A. lanceolatum* niemal tej samej szerokości co ramię dłuższe, natomiast u obydwu pozostałych gatunków jest ono drobnych rozmiarów, niemal punktowate. Zdaniem autorki za allopoloidalnym pochodzeniem *A. lanceolatum* przemawiają również i pewne cechy morfologiczne tego gatunku, takie jak kształt liści, słabo zgięta szyjka słupka o pośredniej długości pomiędzy długą i prostą szyjką *A. plantago-aquatica* a krótką, silnie zgiętą szyjką *A. gramineum*. Cechą pośrednią byłoby również rozmieszczenie owoców *A. lanceolatum* oraz wykształcenie na ich stronie grzbietowej 1—2 rowków (*A. gramineum* — 2 rowki, *A. plantago-aquatica* — 1 rowek).

Z powyższego wynika, że istnieje znaczna rozbieżność w poglądach autorów na pochodzenie *A. lanceolatum*. Zagadnienie to powinno być rozważane w oparciu o połączone badania cytologiczne i morfologiczne.

Fig. 4. Mapa stanowisk zbadanych karyologicznie populacji z Polski
Map of habitats of strains from Poland, investigated karyologically: $\triangle$ — *Alisma plantago-aquatica* L. $2n = 14$; $\blacksquare$ — *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$); $\times$ — *A. plantago-aquatica* L. $\times$ *A. lanceolatum* With. ($2n = 20$) (w miejscach dużego zagęszczenia stanowisk *A. plantago-aquatica* wyznaczony został tylko jeden trójkąt) (the areas in which the habitats of *A. plantago-aquatica* occur in close proximity were marked only by one triangle)

Niniejsze badania nad populacjami gatunków *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* z Polski zostały podjęte w tym właśnie celu. W badaniach tych zwróciłam szczególną uwagę na następujące momenty mogące mieć znaczenie ewolucyjne:

Przeanalizowanie możliwie największej liczby populacji *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* ze stanowisk naturalnych, zarówno pod względem karyologicznym, jak i morfologicznym. Analiza ta umożliwiłaby

stwierdzenie, czy i na terenie Polski gatunki te wykazują zróżnicowanie kariologiczne; pozwoliłaby ona również na określenie typów morfologicznych biotypów określonych na podstawie kryteriów kariologicznych, co mogłoby rzucić światło na zagadnienie odrębności gatunkowej *A. lanceolatum*. Poznanie typu kariologicznego *A. lanceolatum* mogłoby przyczynić się do wyjaśnienia, czy występujące w obrębie tego gatunku biotypy $2n = 26, 28$ mają charakter ras geograficznych.

Przeprowadzenie u obydwu gatunków dokładnej analizy morfologii chromosomów wydawało się szczególnie ważne dla wyjaśnienia genezy *A. lanceolatum* i ewolucji kariotypu w obrębie rodzaju *Alisma* L.

Praca została wykonana w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu Jagiellońskiego. Kierownikowi Zakładu Pani Profesor Dr M. Skalińskiej wyrażam serdeczne podziękowanie za cenne rady i wskazówki. Dziękuję również za okazaną mi życzliwość i stałe, żywe zainteresowanie tokiem badań.

Panu Profesorowi Dr. B. Pawłowskiemu bardzo dziękuję za uwagi dotyczące pewnych zagadnień poruszanych w morfologicznej części mojej pracy.

MATERIAŁ I METODY

Na terenie Polski występują trzy gatunki rodzaju *Alisma*: *A. plantago-aquatica* L., *A. lanceolatum* With. oraz *A. gramineum* Gmel. *A. plantago-aquatica* jest w naszej florze gatunkiem bardzo pospolitym, natomiast dwa pozostałe, uważane za rzadkie, podawane są dotychczas we florze Polski tylko z nielicznych stanowisk. Zebrany do badań cytologicznych materiał *A. plantago-aquatica* pochodzi z 64 stanowisk z obszaru Polski. Materiał *A. lanceolatum* jest szczuplejszy i obejmuje populacje pochodzące z 10 stanowisk, w których rośliny należące do obydwu zbadanych gatunków występowały w bliskim swoim sąsiedztwie, nierzadko w tych samych kępach (tab. 2, fig. 4).

Materiał do badań kariologicznych stanowiły stożki wzrostu korzeni utrwalanych głównie w terenie. Z utrwalonych roślin pobierano próby kwiatów, owoców i liści do badań morfologicznych i anatomicznych; część roślin hodowano w basenach na terenie Zakładu Anatomii i Cytologii Roślin UJ, część zaś pozostawiono jako materiał zielnikowy dla badań morfologicznych. Utrwalanie korzeni powtarzano w wielu przypadkach na roślinach hodowanych w Zakładzie.

Dla orientacji uwzględniony został również w badaniach cytologicznych materiał *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* otrzymany w 1959 r. w postaci nasion z Ogrodu Botanicznego w Cambridge (pochodzenie roślin: Nantes, Francja, 1957).

Podstawę dla badań morfologicznych stanowił własny materiał zielnikowy zbadany uprzednio kariologicznie. Materiał ten został zdeponowany w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin UJ.

Tabela 3 — Table 3

Alisma lanceolatum With.: zbadane morfologicznie okazy, pochodzące z 6 zielników
Specimens from 6 herbaria studied morphologically

	Stanowisko i siedlisko Habitat	Zebral: Coll.:	Materiał ze zbiorów: Herbaria:
1	Hostynice (okolice Hrubieszowa)	Waśniewski VII.1911	Zielnik Zakładu Botaniki PAN, Kraków
2	Busk	A. Rehman 20.IV.1905	"
3	Przemyśl, rowy łupkowskiej kolei pod Bakończycami	B. Kotula 26.VIII.1876	"
4	Opoka Duża k. Annapola, Lubelszczyzna: łąka nad Senną	D. Fijałkowski 22.VIII.1959	Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniw. M. Curie-Skłodowskiej Lublin
5	Santok, woj. Zielona Góra: łąka nad Notecią	M. Kociotek 2.VIII.1950	Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniw. Łódzkiego
6	Pabianice k. Łodzi; n. rzeką (egz. niekompletny)	K. Rzydzińska 18.VIII.1949	"
7	Dębina pod Poznaniem: rów	H. Kosińska 14.VIII.1930	Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniw. Poznańskiego
8	Jezioro Młyńskie w Prusimiu; pow. Międzychód. Na brzegu wschodnim	I. Dąmbska 26.VI.1952	"
9	„Marienwerder” koło Polaszek, pow. sztumski, woj. gdańskie	„Herbarium von Klinggräff” IX.1855	Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniw. M. Kopernika w Toruniu
10	Okręg Elbląg: nad brzegiem Nogatu, przy „Ellerwald”	nieczytelne 19.VIII.1883	"
11	Wrocław: między miastem a „Marienau”, nad brzegiem Odry	nieczytelne IX.1862	Zielnik Katedry Morfologii i Systematyki Roślin Uniw. Wrocławskiego
12	Wrocław: Rów nad starą drogą, Ołtaszyn	nieczytelne VII.1877	Zielnik Katedry Morfologii i Systematyki Roślin Uniw. Wrocławskiego
13	Wieś Lubiąż: pow. wrocławski, woj. wrocławskie	Kabała —	"
14	Siedlce, pow. wrocławski	Kabała 7.VIII.1879	"
15	Opatowice, pow. wrocławski	E. Kuźniewski 18.VII.1951	"

Badania morfologiczne zostały rozszerzone na liczne okazy *A. plantago-aquatica* i na zestawione w tabeli 3 okazy *A. lanceolatum*, pochodzące z następujących zbiorów:

1. Zielnik Zakładu Botaniki PAN, Kraków.
2. Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
3. Zielnik prywatny Prof. Dr B. Pawłowski, Kraków.
4. Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu: Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin.
5. Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź.
6. Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu Poznańskiego, Poznań.
7. Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu Mikołaja Kopernika, Toruń.
8. Zielnik Katedry Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
9. Zielnik Katedry Morfologii i Systematyki Roślin Uniwersytetu Wrocławskiego.

Poza tym uwzględnione zostały w badaniach morfologicznych materiały zielnikowe zebrane przez autorkę, a nie zidentyfikowane kariologicznie.

Równocześnie z badaniami wykonywanymi na materiałach zielnikowych prowadzone były przez 4 sezony wegetacyjne obserwacje na materiale żywym, w warunkach naturalnych, jak również na roślinach hodowanych w warunkach wyrównanych.

Kierownikom Zielników, którzy udostępni mi materiały do badań, oraz wszystkim osobom, które wskazały mi stanowiska, dostarczyły żywe rośliny lub nasiona, składam wyrazy podziękowania.

KARIOLOGIA

Badania dotychczasowe

Liczby chromosomów

Z dotychczasowych badań kariologicznych (tabela 1) wynika, że *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* wykazują wewnątrzgatunkowe różnicowanie kariologiczne. W materiałach pochodzących ze stanowisk naturalnych zostały stwierdzone dla *A. plantago-aquatica* liczby chromosomów $2n = 10, 12, 14, 16$. Typ kariologiczny $2n = 14$ jest najczęstszy, a reprezentujące go rośliny znalezione zostały zarówno w Europie północnej,

środkowej i południowej, jak również w Ameryce Pn. W obrębie *A. plantago-aquatica* var. *americanum* Hendricks (1957) stwierdził sporadyczne występowanie form tetraploidalnych $2n = 28$ oprócz typowych dla tej odmiany — $2n = 14$.

Typy kariologiczne $2n = 10, 12, 16$ podawane były obok typu $2n = 14$ z różnych partii zasięgu *A. plantago-aquatica*. W materiale ze Szwecji, najpełniej dotychczas opracowanym pod względem kariologicznym, znaleziona została obok $2n = 14$ również liczba $2n = 12$. Podają ją Löve i Löve (1942) dla materiału z Åhus, wzmiankując w swojej późniejszej pracy (1944), że liczbę tę znalazła Blomstrand, oprócz $2n = 14$ (stanowisko nie podane). Palmgren (1943) ustalił $2n = 12$ ($n = 6$) w materiale pochodzącym z Gryft w prowincji Södermanland oraz z Tynderö w Medelpad. Jest faktem godnym uwagi, iż Erlandsson (1946) mając do dyspozycji obszerne materiały pochodzące głównie ze Szwecji (11 stanowisk w Szwecji, 1 — w Danii, 1 — w Finlandii) stwierdził w nich wyłącznie $2n = 14$. Liczba chromosomów $2n = 12$ podawana była przez Tarnavskiego (1948: wg Löve i Löve, w druku) dla materiału z Rumunii. Upřednio znacznie wcześniej znalazł ją Liehr (1916, str. 183) przypuszczalnie dla materiału z Niemiec. Obszar Niemiec stanowi drugie centrum występowania biotypów aneuploidalnych. Wulff (1939) ustalił dla materiału pochodzącego z Trönnelsee w pobliżu Kilonii liczbę chromosomów $2n = 10$. Ponieważ jednak liczba ta nie została potwierdzona w latach późniejszych, Wulff (1950) przebadał materiały ponownie zebrane z tego samego stanowiska i chociaż nie znalazł w nich typów kariologicznych $2n = 10$, to jednak po powtórnym przebadaniu starych preparatów stwierdził, iż liczba ta jest z całą pewnością ustalona poprawnie. Tę samą liczbę podał dla *A. plantago-aquatica* prócz Wulffa tylko Wetzer (1956, wg Löve i Löve, w druku). W nowo zebranym materiale z okolic Kilonii Wulff (1950) znalazł obok biotypów $2n = 14$ ($n = 7$) nowe o nie podawanej dotychczas liczbie chromosomów $2n = 16$ ($n = 8$).

A. lanceolatum, podobnie jak *A. plantago-aquatica*, wykazuje zróżnicowanie kariologiczne. W obrębie tego gatunku stwierdzone zostało występowanie typów kariologicznych $2n = 24, 26, 28$.

Pierwsze dane dotyczące kariologii *A. lanceolatum* mamy w pracy Hagerupa (1944), w której autor podaje dla materiału z wyspy Moen w Danii $n = 14$. Tę samą liczbę chromosomów ($2n = 28$) znalazł Erlandsson (1946) w materiale z 1 stanowiska w Danii i 2 stanowisk w Szwecji, jak również w materiale z Ogrodu Botanicznego w Uppsali (pochodzenie materiału nie podane), upřednio badanym przez Löve i Löve (1944). Autorzy ci ustalili natomiast na materiale z tego samego Ogrodu Bot. nową nie podawaną poprzednio dla *A. lanceolatum* liczbę

$2n=26$. Dla materiału z Anglii Priestley (1953) podaje $2n=28$. Liczba $2n=26$ podawana przez Löve i Löve (1942) została potem potwierdzona przez innych badaczy. Znależona ona została przez Tschermak-Woess (1948) w materiale z 6 stanowisk w okolicach Wiednia, jak również u 10 roślin stanowiących potomstwo roślin z Ogrodu Botanicznego w Kopenhadze (pochodzących z wyspy Moen, a być może i z innych stanowisk w Danii). Liczbę chromosomów $2n=26$ podają także de Castro i Noronha-Wagner (1950, wg Löve i Löve, w druku) dla materiału z Portugalii.

Biotypy $2n=28$ zostały znalezione w bardziej północnych partiach zasięgu gatunku *A. lanceolatum*, zaś biotypy $2n=26$ bardziej na południe od nich. Tylko na terenie Danii stwierdzone zostało występowanie obydwu typów kariologicznych. Typy kariologiczne $2n=26, 28$ wydają się stanowić odrębne rasy geograficzne.

Liczba $2n=24$ ustalona została dla *A. lanceolatum* tylko przez Tarnavskiego (wg Löve i Löve, w druku) dla materiału z Rumunii i dlatego nie można na tej podstawie wyciągać ogólniejszych wniosków, dotyczących charakteru tych biotypów.

Z uwagi na fakt, iż ustalenie liczby chromosomów gatunków rodzaju *Alisma* przedstawia znaczne trudności, niektórzy autorzy poddają w wątpliwość poprawność liczb nie stanowiących wielokrotności liczby podstawowej $x=7$, nie wykluczając jednak możliwości występowania w obrębie tego rodzaju gatunków o zróżnicowaniu aneuploidalnym (Baldwin i Speese 1955).

Morfologia chromosomów

W pracach wcześniejszych z zakresu kariologii gatunków rodzaju *Alisma* najczęściej brak danych dotyczących morfologii chromosomów, albo dane te są fragmentaryczne, oparte często na kryteriach subiektywnych. Zamieszczone w niektórych pracach ryciny są trudne do zanalizowania, a tym samym trudno porównywalne.

Ważne uwagi dotyczące morfologii chromosomów zamieszczone są w pracy Erlandssona (1946). Uwagi te, jak również odpowiednie liczne ryciny płytek metafazowych trzech występujących w Europie gatunków rodzaju *Alisma*, pozwalają jednak jedynie na ogólne zorientowanie się w typie chromosomów tych gatunków. Autor wyróżnia u *A. plantago-aquatica* ($2n=14$) trzy typy chromosomów: długie, średnie i krótkie. Chromosomy długie mają centromer zlokalizowany medialnie lub subterminalnie. We wszystkich płytkach autor obserwował tylko jeden chromosom szczególnie długi. W jednej płytce metafazowej widoczne były 2 chromosomy z trabantami. Chromosomy *A. lanceolatum* są również trzech typów i tego samego kształtu co u *A. plantago-aquatica*.

Wnikliwą analizę morfologii chromosomów *A. plantago-aquatica*, *A. lanceolatum* i *A. gramineum* przeprowadziła Tschermak-Woess (1948) na rozmazach ze stożków wzrostu korzeni i pędów uprzednio poddawanych działaniu kolchicyny dla przykurczenia chromosomów. W materiałach pochodzących z okolic Wiednia autorka ta stwierdziła w płytkach metafazowych *A. plantago-aquatica* ($2n=14$) i *A. gramineum* ($2n=14$):

- 5 par chromosomów równoramiennych (w czym jedna para chromosomów szczególnie długich, pozostałe $\pm$ jednakowej średniej wielkości);
- 2 pary chromosomów nierównoramiennych, krótkich; jedno ramię tych chromosomów jest drobne, kuliste, niemal punktowate; jedna z tych dwu par chromosomów nierównoramiennych jest nieco dłuższa, z trabantem na krótszym ramieniu.

W płytkach metafazowych *A. lanceolatum* ($2n=26$) Tschermak-Woess znalazła: 22 chromosomy równoramienne oraz 4 chromosomy nierównoramienne, z których dwa mają trabanty na krótszym ramieniu; trabanty *A. lanceolatum* są większe niż u obydwu poprzednio omówionych gatunków.

Morfologia chromosomów okazów *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* pochodzących z Danii jest zdaniem Tschermak-Woess bardzo podobna do morfologii chromosomów odpowiednich gatunków z okolic Wiednia, a różnica polega tylko na wielkości trabantów: w materiale z Danii są one większe niż w materiale z okolic Wiednia.

Dla zanalizowania i porównania kariotypów $2n=10, 14, 16$ Wulff (1950) ustalał w nich zarówno w mitozie, jak i mejozie liczbę najmniejszych chromosomów, określonych przez niego jako chromosomy „G”. Typ $2n=14$ ma dwa chromosomy „G” (w mejozie jeden mały biwalent „G”); typ hypodiploidalny — $2n=10$ nie ma w ogóle tych chromosomów i nie ma jednej pary chromosomów równoramiennych, zaś typ hyperdiploidalny ma cztery chromosomy „G” (w mejozie dwa biwalenty „G”). Genezę tego śródgatunkowego zróżnicowania kariologicznego *A. plantago-aquatica* Wulff tłumaczy zjawiskami eliminacji albo podwojenia pewnych typów chromosomów.

Oleson (1941) zbadała liczbę chromosomów i ich morfologię u okazów *A. plantago* L. pochodzących z Ameryki Pn. Wyróżniła ona u nich trzy typy chromosomów: długie, średnie i krótkie. Spośród czterech chromosomów długich dwa mają centromer medialny, zaś dwa subterminalny. Pozostałych 10 chromosomów ma centromer subterminalny: sześć z nich jest średniej długości, zaś cztery są krótkie. W nielicznych płytkach autorka obserwowała obecność trabanta na krótkim ramieniu jednego z krótkich chromosomów.

Zupełnie inny typ morfologii chromosomów, wykazujący jednak daleko idące podobieństwa do morfologii chromosomów *A. plantago-aquatica* (opracowanej przez Tschermak-Woess), został stwierdzony przez Browna (1946) dla amerykańskiego gatunku *A. triviale* Pursh ($2n=14$), blisko spokrewnionego z *A. plantago-aquatica*. Autor wyodrębnił tu 10 chromosomów z centromerem medialnym oraz 4 chromosomy z centromerem subterminalnym. Długości chromosomów mieszczą się w granicach 8—22 μ . Brown podkreśla, że tetraploidalny gatunek amerykański *A. subcordatum* Raf. ($2n=28$) zdaje się mieć dwa kompleksy chromosomów, z których każdy jest bardzo podobny z kształtu i długości chromosomów do kompleksu chromosomowego *A. triviale*.

Na materiale diploidalnego biotypu *A. subcordatum* ($2n=14$), uprzednio traktowanym dla przykurczenia chromosomów paradichlorobenzenem, Baldwin i Speese (1955) stwierdzili daleko idące podobieństwo w morfologii chromosomów tego biotypu oraz *A. plantago-aquatica* i *A. gramineum*, zinterpretowanej przez Tschermak-Woess. Podkreślają oni jednak u *A. subcordatum* brak trabantów, dających się zidentyfikować u poprzednich dwu gatunków. Z idiogramu jak również z zamieszczonej w pracy ryciny płytki metafazowej wynika, o czym autorzy nie wzmiankują, że w kompleksie chromosomowym *A. subcordatum* występuje para chromosomów z centromerem submedialnym. Tego typu chromosomów nie obserwowała Tschermak-Woess w materiałach przez siebie badanych.

Badania własne

Metodyka badań.

Liczby chromosomów zostały ustalone na płytkach metafazowych w stożkach wzrostu korzeni roślin zebranych ze stanowisk naturalnych (tabela 2). W nielicznych przypadkach badania te zostały przeprowadzone na stożkach wzrostu korzeni siewek wyhodowanych z nasion.

Dla uzyskania potrzebnego do badań cytologicznych materiału siewek zostały przeprowadzone próby kiełkowania nasion w różnych warunkach doświadczalnych. Najlepsze rezultaty osiągnęłam po wypreparowaniu nasion z owocni albo też po mechanicznym uszkodzeniu owocni. W obydwu przypadkach nasiona wysiane na szalkach Petriego na bibule filtracyjnej kiełkowały już w następnym dniu po wysiewie. Dobre rezultaty dawało również wysiewanie nasion w piasku pod warstewką wody. W 2—4 tygodni po wysianiu ukazywał się liścień. Wyniki te są różne od otrzymanych poprzednio przez Wulffa (1950), który w doświadczeniach swoich stwierdził, że nasiona *Alisma plantago-aquatica* kiełkowały dopiero w drugim roku po wysianiu.

Stożki wzrostu korzeni do badań kariologicznych utrwaląłem zwykle w terenie; często powtarzałem utrwalanie na materiale hodowanym (w Zakładzie). Stosowano zawsze utrwalacz Navashina rozcieńczony wodą destylowaną w stosunku 1 : 1. Skrawki parafinowe grubości 18μ barwiono fioletem gencjanowym wg Newtona.

Fig. 5—7. Idiogramy. Idiograms: 5 — *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$); 6 — *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$); 7 — *A. plantago-aquatica* L. $\times$ *A. lanceolatum* With. ($2n = 20$)

Chromosomy *Alisma* są długie, wykazują tendencję do skupiania się w płytkach metafazowych zarówno w mitozie, co już podkreślali Wulff (1950) i Erlanðsson (1946), jak i w mejozie Hagerup (1944). Z tego powodu obrazy cytologiczne płytek są trudne do interpretacji. Niektórzy autorzy podkreślali, że dobre rezultaty w ustaleniu liczby chromosomów i ich morfologii dawało traktowanie obiektów substancjami powodującymi przykurczanie się chromosomów, takimi jak kolchicina (Tschermak-Woess 1948) lub paradichlorobenzen (Baldwin i Speese 1955). Metoda ta, jakkolwiek bardzo pomocna przy określaniu liczby chromosomów, wydaje się mimo wszystko przedstawiać pewne niebezpieczeństwo w analizie ich morfologii, zwłaszcza wtedy gdy różnice długości chromosomów kompleksu, czy też różnice długości ramion chromosomów są nieznaczne.

Ustalenie liczby chromosomów na materiale z Polski oparte zostało na analizie obszernego materiału z różnych stanowisk. Z setek płytek metafazowych wybrane zostały dla każdej rośliny 3—10 płytek o dobrze rozstawionych, silnie zespiralizowanych chromosomach, nie nastrożające trudności w określeniu ich liczby.

Badania nad morfologią chromosomów przeprowadziłam na płytkach metafazowych o uprzednio określonej liczbie chromosomów. Płytki te rysowane były spod mikroskopu w powiększeniu $3000\times$ i na podstawie rysunków ustalone zostały długości ramion chromosomów. Średnie wartości tych pomiarów, zestawione w tabeli 4, posłużyły do wykonania idioграмów (fig. 5, 6, 7). Zidentyfikowanie par chromosomów homologicznych *Alisma* przedstawia znaczne trudności z uwagi na niezbyt duże różnice wielkości długich chromosomów kompleksu, jak również na nieznaczne różnice długości ich ramion.

„Wzorzec” różnych typów morfologicznych chromosomów *Alisma* uzyskano na podstawie obserwacji przeprowadzonych na anafazowych grupach chromosomów, widocznych niekiedy na poprzecznych przekrojach wierzchołka wzrostu korzenia, w różnicujących się członach naczyń. W wielkich komórkach inicjalnych członów naczyń chromosomy grupy anafazowej mają niekiedy ramiona silnie odchylone od długiej osi wrzeciona, przy tym wskutek ruchu anafazowego są one wyprostowane. Analiza takiej grupy anafazowej chromosomów, oglądanej szczególnie w widoku od strony bieguna, pozwala na zorientowanie się w typach chromosomów oraz w stosunkach długości ich ramion.

Liczby chromosomów i ich morfologia

We wszystkich roślinach *A. plantago-aquatica* z Polski znaleziona została tylko jedna liczba chromosomów: $2n = 14$ (fig. 13a, 13b). Pomimo przeanalizowania obszernego materiału z 64 stanowisk nie znaleziono

typów aneuploidalnych podawanych z innych obszarów zasięgu tego gatunku. Również i u roślin z grodu Botanicznego w Cambridge (pochodzących z Nantes) znaleziono $2n = 14$.

Morfologia chromosomów *A. plantago-aquatica* opracowana na materiale z Polski wykazuje w ogólnych zarysach podobieństwo do opisanej dla tego gatunku przez Tschermak-Woess (1948).

Jak widać w idiogramie (fig. 5), wyznaczonym dla materiału z Polski, w diploidalnym kompleksie chromosomowym *A. plantago-aquatica* ($2n = 14$) występują dwie pary chromosomów z centromerem wyraźnie medialnym (II, III). Dwie inne mają centromer submedialny (I, IV); różnice długości ramion każdego z tych chromosomów są wprawdzie nieznaczne, ale w dobrze rozstawionych płytkach metafazowych zawsze dostrzegalne. Jedna para chromosomów ma centromer wyraźnie submedialny (V). Prócz powyższych typów chromosomów w kompleksie *A. plantago-aquatica* występuje: jedna para dłuższych (VI) i jedna para krótszych (VII) chromosomów z centromerem subterminalnym; w niektórych płytkach widoczna jest w tych chromosomach wyraźnie nie barwiąca się strefa centromerowa („przewężenie pierwotne“). Na krótkim ramieniu pary dłuższych chromosomów z centromerem subterminalnym obserwowano w kilku płytkach drobny trabant (nie uwzględniony w idiogramie).

Wszystkie przebadane z Polski okazy *A. lanceolatum* okazały się typami $2n = 26$ (fig. 14a, 14b). Znalezionę one zostały w materiałach zarówno z południowego, jak i północnego obszaru Polski i należy przypuszczać, że tylko ten typ kariologiczny *A. lanceolatum* występuje na całym obszarze Polski. Również w materiale siewek — wykiełkowanych z nasion pochodzących z Nantes stwierdzono $2n = 26$. Jest to zgodne z wyrażonym we wstępie przypuszczeniem dotyczącym geograficznego rozgraniczenia biotypów $2n = 26$ i $2n = 28$.

Dokładna analiza kompleksu chromosomowego *A. lanceolatum* — $2n = 26$ (fig. 6) wykazała, że można w nim zidentyfikować wszystkie typy chromosomów, jakie występują u *A. plantago-aquatica*. Z porównania idiogramów obydwu gatunków (fig. 5, 6) wynika, że chromosomy I, II, III, IV, V są reprezentowane u *A. lanceolatum* w liczbie poczwórnej, a więc dwukrotnie większej niż u *A. plantago-aquatica*. Natomiast w liczbie podwójnej, tak samo jak u *A. plantago-aquatica*, występuje tu każdy z obydwu chromosomów z centromerem subterminalnym (VI, VII). Na krótkim ramieniu pary chromosomów, oznaczonych w idiogramie liczbą „VI“, obserwowano w kilku płytkach drobny trabant (nie uwzględniony w idiogramie). Oprócz tych typów chromosomów występuje w płytkach metafazowych *A. lanceolatum* jedna para chromosomów z centromerem submedialnym (VIII), których nie ma u *A. plantago-aquatica*. Zastępuje ona dwie, spośród czterech par chromosomów z centromerem subterminalnym,

które teoretycznie powinnyby występować u formy euploidalnej *Alisma lanceolatum* ($2n=28$). Jest możliwe, iż ten nowy typ chromosomów powstał w wyniku zmian strukturalnych, jakie objęły niehomologiczne chromosomy z centromerem subterminalnym. Zmiany te polegały przypuszczalnie na nierównej translokacji, która zaszła pomiędzy chromosomami VI i VII. Poprzedzającą translokację fragmentacja chromosomów otwarła możliwości dla wymiany ich odcinków. Powstanie chromosomu VIII możemy wyobrazić sobie zatem w sposób następujący:

Dłuższe ramię chromosomu VI zostało rozdzielone wskutek fragmentacji w pobliżu centromeru na dwa fragmenty: krótszy — centryczny, oraz dłuższy — acentryczny. Zachodząca równocześnie fragmentacja krótkiego ramienia chromosomu VII spowodowała odszczepienie się od niego drobnego acentrycznego fragmentu. Krótkie ramię chromosomu VII, pozbawione końcowego odcinka, uległo następnie zespoleniu z fragmentem acentrycznym chromosomu VI i w wyniku tej translokacji powstał chromosom VIII z centromerem submedialnym. Natomiast acentryczny fragment chromosomu VII oraz fragment centryczny chromosomu VI mogły ulec eliminacji, być może również po ich uprzednim zespoleniu się.

Teoretycznie możliwa jest również i druga ewentualność, mianowicie taka, iż fragmentacja ramion dokonała się w obrębie dłuższego ramienia chromosomu VII i krótkiego ramienia chromosomu VI; dalszy proces przebiegałby analogicznie jak w przypadku poprzednio opisanym.

Wyjaśnienie tego zagadnienia mogłaby dać jednak dopiero analiza przebiegu procesu mejozy u mieszańców. Projekt takich badań jest realny wobec znalezienia w toku niniejszej pracy organizmów mieszańcowych.

W zanalizowanym pod względem kariologicznym materiale z Polski znalezione zostały w 1960 r. trzy rośliny (nr 105, 121d, 123b), których liczba chromosomów różniła się od ustalonej dla obydwu gatunków. Rośliny te pochodziły z dwu stanowisk (tab. 2), z środowisk silnie zaburzonych przez człowieka. Na stanowiskach tych występowały również łącznie populacje *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum*. W płytkach metafazowych tych trzech roślin liczono $2n=20$. Ponieważ sygnalizowane było z innych krajów występowanie typów aneuploidalnych, a poza tym istniało teoretyczne prawdopodobieństwo sporadycznego występowania triploidalnych form *A. plantago-aquatica* ($2n=21$) było bardzo ważne sprawdzenie tych wyników. Dlatego badania zostały powtórzone na nowo utrwalonym w następnym sezonie wegetacyjnym materiale stożków wzrostu jedynej z trzech roślin utrzymanej przy życiu (nr 105), hodowanej w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin UJ. Zbadany też został cały dostępny materiał korzonków utrwalonych poprzednio, a pochodzący z dwu pozostałych roślin, zachowanych jako materiał zielnikowy.

Powtórne badania potwierdziły pierwotny wynik. Okazało się z całą

Tabela 4—Table 4

Alisma plantago-aquatica, *A. lanceolatum*, *A. plantago-aquatica* × *A. lanceolatum*: długość chromosomów w μ Length of chromosomes in μ

	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Alisma lanceolatum</i>	<i>Alisma plantago-aquatica</i> × × <i>A. lanceolatum</i>
Typ chromosomów I			
liczba w płytce	2	4	3
długość ramion	4,73	4,76	4,70
	3,03	2,73	2,90
dł. całego chrom.	7,76	7,49	7,60
Typ chromosomów II			
liczba w płytce	2	4	3
długość ramion	3,86	4,03	3,96
	3,83	4,00	4,00
dł. całego chrom.	7,69	8,03	7,96
Typ chromosomów III			
liczba w płytce	2	4	3
długość ramion	3,00	3,23	3,16
	3,00	3,23	3,16
dł. całego chrom.	6,00	6,46	6,32
Typ chromosomów IV			
liczba w płytce	2	4	3
długość ramion	4,00	3,93	3,66
	2,80	2,50	2,46
dł. całego chrom.	6,80	6,43	6,12
Typ chromosomów V			
liczba w płytce	2	4	3
długość ramion	3,96	3,90	3,86
	1,66	1,63	1,76
dł. całego chrom.	5,62	5,53	5,62
Typ chromosomów VI			
liczba w płytce	2	2	2
długość ramion	3,35	3,40	3,33
	0,95	1,00	0,90
dł. całego chrom.	4,30	4,40	4,23
Typ chromosomów VII			
liczba w płytce	2	2	2
długość ramion	2,46	2,30	2,33
	0,70	0,66	0,67
dł. całego chrom.	3,16	2,96	3,00
Typ chromosomów VIII			
liczba w płytce	—	2	1
długość ramion	—	3,06	2,50
	—	1,83	1,73
dł. całego chrom.	—	4,89	4,23

pewnością, że w płytkach metafazowych tych roślin występuje dokładnie 20 chromosomów (fig. 15a, 15b, 16a, 16b). Już więc sama liczba chromosomów nasuwała przypuszczenie, iż mamy tu do czynienia z roślinami pochodzenia mieszańcowego.

Przypuszczenie to zostało potwierdzone wynikami analizy morfologii chromosomów domniemanych mieszańców (fig. 7). Jak to było teoretycznie do przewidzenia, chromosomy I, II, III, IV, V występują w płytkach 20-chromosomowych w liczbie potrójnej (po jednym z *A. plantago-aquatica* i po dwa z *A. lanceolatum*); oprócz nich daje się stwierdzić obecność jednej pary chromosomów dłuższych VI i jednej pary chromosomów krótszych VII, z centromerem subterminalnym, pochodzących w jednakowej liczbie od obu form rodzicielskich, a ponadto jeden chromosom z centromerem submedialnym VIII wprowadzony do kompleksu przez *A. lanceolatum* (tab. 4).

Wynik analizy cytologicznej roślin, mających 20 chromosomów jako liczbę somatyczną, pozwolił zatem na bezsporne zidentyfikowanie ich jako mieszańców pomiędzy *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum*.

Znalezienie mieszańców w materiale z Polski było dla mnie zupełnie nieoczekiwane; gdyż nie spotkałam w literaturze doniesień o ich występowaniu w warunkach naturalnych. Wręcz przeciwnie, Samuelsson (1932, str. 23) stwierdził, że „In den Fällen wo ich *A. lanceolatum* in der Natur studieren konnte, habe ich vergeblich nach Übergangsformen oder Bastarden gesucht, obgleich die Art wenigstens an ein paar Stellen mit *A. plantago-aquatica* zusammen auftrat“. Samuelsson (1932, str. 4) nie wyklucza jednak możliwości ich występowania.

Brak mieszańców w naturze między tymi gatunkami podkreśla również Priestley (1953).

MORFOLOGIA

Morfologia *A. plantago-aquatica* (fig. 33—38) i *A. lanceolatum* (fig. 39—41, 43)

W dotychczasowej literaturze botanicznej mamy szereg bardzo wartościowych publikacji dotyczących systematyki rodzaju *Alisma* L.

Niektóre z tych prac stanowią wynik długoletnich badań, opartych na materiałach pochodzących z całego świata. Jeżeli mimo tego zostały podjęte w toku niniejszych badań obserwacje nad morfologią *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* z Polski, to uczyniłam to z uwagi na stwierdzony przez kariologów fakt występowania w obrębie obydwu gatunków różnicowania kariologicznego. Być może, że opracowanie typu morfologicznego określonych typów kariologicznych przyniesie wyjaśnienie

pewnych rozbieżności zaznaczających się w diagnozach tych taxa podawanych przez różnych autorów. Podjęcie analizy morfologicznej było konieczne z uwagi na wyrażone we wstępie przypuszczenie zróżnicowania *A. lanceolatum* na dwie rasy geograficzne.

A. plantago-aquatica i *A. lanceolatum* są roślinami trwałymi o kłaczu silnie bulwiasto zgrubiałym. Łodyga 2 lub więcej razy dłuższa niż liście, prosto wzniesiona, u *A. plantago-aquatica* 10—100 (140) cm, u *Alisma lanceolatum* 10—90 (100) cm długa, mniej więcej do połowy nierozgałęziona, nieulistniona, wyżej rozgałęziona okółkowo. Kwiatostan stopniowo zwężający się ku górze, piramidalny, typu wiechy. Liczba okółków kwiatostanu u *A. plantago-aquatica* 3—8 (9), u *A. lanceolatum* (2) 3—6 (7). Szypułki kwiatowe delikatne 1—2,5 (3) cm długie. Liście przykwiatowe lancetowate. Blaszki liściowe u obydwu gatunków wykazują znaczną zmienność w zależności od wielkości osobnika, jego stadium rozwojowego, położenia liści w rozecie oraz charakteru środowiska, w jakim żyje roślina i oczywiście od charakteru genotypowego rośliny. Już najstarszym monografem rodzaju *Alisma* znany był fakt, iż liście gatunków *Alisma*, podobnie zresztą jak liście licznych innych gatunków roślin wodnych, wykazują znaczną plastyczność budowy morfologicznej, a opisywane na ich podstawie jednostki okazały się modyfikacjami, wykształconymi pod wpływem określonych czynników środowiskowych (poziom wody, szybkość prądu, warunki świetlne). Wysoki poziom wody powoduje wykształcenie się liści znacznie węższych, odpowiadających postacią liściom młodocianym, czy też liściom najstarszym, najwcześniej rozwijającym się z kłacza w danym sezonie wegetacyjnym. Typowe liście *A. plantago-aquatica* są jasnozielone; ogonek liściowy jest niekiedy nieco krótszy, zwykle jednak 1—3 (4) razy tak długi jak blaszka liściowa. Blaszki liściowe jajowate, eliptyczno-jajowate, jajowatolancetowate (2,5) 4,5—15 (25) cm dł., 1,5—7,5 (11) cm szer., zwykle na szczycie zaostrome o podstawie płytkosercowatej, zaokrąglonej lub niekiedy (w liściach dużych) krótkoklinowatej.

Liście *A. lanceolatum* są nieco sinawozielone; ogonek liściowy 1—2,5 (4) razy dłuższy niż blaszka. Blaszki liściowe wąskolancetowate, do jajowatolancetowatych, (2) 4,5—15 (25) cm dł., (0,5) 1—4,5 (6) cm szer., na szczycie zaostrome, u podstawy wydłużenie klinowate (wyjątkowo w liściach dużych ściągnięte).

Dla otrzymania wartości porównywalnych, określających kształt liści, obliczone zostały współczynniki wydłużenia (stosunek długości blaszki liściowej do jej szerokości). Pomiaru przeprowadzone były na materiale zielnikowym, zidentyfikowanym uprzednio kariologicznie, a otrzymane wyniki porównane zostały z wynikami uzyskanymi na nie opracowanym kariologicznie materiale zielnikowym z różnych stanowisk w całej Polsce. Do pomiarów brano tylko liście całkowicie wyrosnięte

dojrzałych roślin, pomijając w pomiarach liście najstarsze, zbliżone kształtem do liści młodocianych, oraz liście najmłodsze.

Zmienność współczynników wydłużenia liści (tabela 5, fig. 8) u *A. plantago-aquatica* waha się w granicach 1,6—3,4, u *A. lanceolatum* zaś w granicach 2,9—8,6*. Niezbyt typowa postać krzywej współczynników wydłużenia liści *A. plantago-aquatica* w materiale karyologicznym

Fig. 8. Wykresy współczynników wydłużenia liści. — wyższy szczyt *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$), materiał zielnikowy, zbadany karyologicznie; — *A. plantago-aquatica* L., materiał zielnikowy nie zbadany karyologicznie; - - - - - wyższy szczyt *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$), materiał zielnikowy zbadany karyologicznie; - - - - - *A. lanceolatum* With., materiał zielnikowy nie zbadany karyologicznie

Graphs of the ratio length/width of the leaves. — higher peak *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$), herbarium material investigated karyologically; — *A. plantago-aquatica* L., herbarium material not studied karyologically; - - - - - higher peak *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$), herbarium material investigated karyologically; - - - - - *A. lanceolatum* With., herbarium material not studied karyologically

nie zidentyfikowanym wynika być może z faktu, iż materiał ten jest wyselekcjonowany w kierunku wyboru okazów mieszczących się w standardowych arkuszach zielnikowych. Zachodzenie na siebie skali zmienności współczynników wydłużenia liści obydwu gatunków w zakresie wartości 2,9—3,4 jest wynikiem występowania w różyczkach liściowych obok liści o wartościach współczynników charakterystycznych tylko dla danego gatunku (*A. plantago-aquatica* — współczynnik wydłużenia liści mniejszy od 2,9; *A. lanceolatum* — współczynnik wydłużenia liści większy od 3,4) liści o wartościach współczynników z zakresu wspólnego dla obydwu gatunków. Współczynniki wydłużenia liści obydwu gatunków różnią się wyraźnie. Różnica ich średnich arytmetycznych jest zna-

* Hendricks (1957) podaje, iż stosunek szer. do dł. liści u *A. lanceolatum* wynosi od $\frac{1}{4}$ do $\frac{1}{3}$.

Tabela 6 — Table 6

Alisma plantago-aquatica, *Alisma lanceolatum*: długość aparatów szparkowych w μ (Length of stomata in μ)

Gatunek Species	Liczba roślin Number of plants	Liczba stanowisk Number of habitats	Klasy — Classes										n	Min — Max	M ± m
			35 — 40	— 45	— 50	— 55	— 60	— 65	— 70	— 75					
<i>A. plantago-aquatica</i> (2n = 14)	11	8	15	120	306	105	4						550	35—55	47,16 ± 0,16
<i>A. lanceolatum</i> (2n = 26)	11	6			7	87	289	147	19	1			550	45—70	58,29 ± 0,16

mienna (*A. plantago-aquatica* $M \pm m = 2,33 \pm 0,030$; $2,25 \pm 0,025$; *A. lanceolatum* $M \pm m = 4,79 \pm 0,13$; $4,96 \pm 0,11$). Wstępne obserwacje przeprowadzone na materiale hodowanym w warunkach wyrównanych wykazały, iż cechą najbardziej plastyczną jest wielkość liści; natomiast współczynniki wydłużenia liści mieszczą się w granicach wyznaczonych dla materiału zebranego ze stanowisk naturalnych. Podstawa blaszki liściowej pozostaje u *A. lanceolatum* zawsze klinowata (niekiedy w liściach najszerszych krótkoklinowata). Liście *A. plantago-aquatica* zachowują nasadę zaokrągloną albo płytkosercowatą. Pochodzące ze środowisk wybitnie eutroficznych rośliny *A. plantago-aquatica* o liściach wielkich z podstawą blaszki liściowej krótkoklinowatą wykazały, po przeniesieniu ich w środowisko uboższe w substancje azotowe, tendencję do wykształcenia blaszek liściowych mniejszych i, co charakterystyczne, z nasadą zaokrągloną czy też nawet płytkosercowatą. Przypuszczalnie taki właśnie typ nasady jest uwarunkowany u tego gatunku genetycznie, a specyficzne warunki środowiskowe (eutroficzne) zaburzając tempo wzrostu typowe dla określonych stref liścia maskują tę cechę.

Kształt liści, określony wartością współczynników wydłużenia liści oraz kształtem podstawy blaszki liściowej, jest jedną z cech rozróżniających te dwa gatunki. Różnice w budowie liści obydwu omawianych gatunków zaznaczają się również w wielkości ich aparatów szparkowych. Pomiarzy zostały przeprowadzone na materiale alkoholowym liści. Preparaty wykonane zostały z epidermy górnej powierzchni liści mniej więcej w połowie ich długości. Badaniami zostało objętych 11 roślin każdego gatunku pochodzących głównie ze stanowisk, na których obydwie te gatunki występowały łącznie. Dla każdej rośliny pomierzono długość 50 aparatów szparkowych. Skala zmienności długości aparatów szparkowych (tabela 6, fig. 9) *A. plantago-aquatica* wynosi 35—55 μ , zaś u *Alisma lanceolatum* — 45—70 μ ; (odpowiednie średnie arytmetyczne: *A. plantago-aquatica*: $M \pm m = 47,16 \pm 0,16 \mu$. *A. lanceolatum*: $M \pm m = 58,29 \pm 0,16 \mu$). Otrzymane wyniki są zgodne z przewidywanymi teoretycznie. Podwyższenie stopnia poliploidalności pociąga za sobą i w tym przypadku zwiększenie wielkości komórek. W związku z powyższym należy zaznaczyć, iż długość aparatów szparkowych działek kielicha dla *A. plantago-aquatica* L. var. *Michaletti* (Aschers. et Graebner) Buchenau (taxon odpowiadający *A. plantago-aquatica* (typicum) w ujęciu Samuelssona) wynosi 48,7 μ , odchylenie standartowe 4,7 μ (Hendricks 1957).

Kwiaty obydwu gatunków są obupłciowe promieniste. Okrywa kwiatowa sześciolistkowa jest zróżnicowana na kielich i koronę. Działki kielicha siedzące, szeroko jajowate, brzegiem błoniaste, na szczycie są kształtu kapturkowego. Płatki międzyległe w stosunku do działek 2—3 $\times$ tak długie jak działki, po przekwitnięciu szybko opadające; u *A. plantago-aqua-*

lica są one na szczycie ścięte, lub zaokrąglone, drobno karbowane, białe lub białofioletowe, (3) 4—6 mm dł., (3) 4—6 mm szer.; u *A. lanceolatum* są one (3) 4—6 mm dł., 4—6 mm szer., odległe ząbkowane, zwykle na szczycie mniej lub bardziej wyraźnie trójkątne; niekiedy tylko środkowa łatka wyciągnięta w trójkątny ząbek. Płatki zwykle bladofioletowe.

Fig. 9. Wykresy długości aparatów szparkowych w μ (materiał alkoholowy liści). Graphs of the stomata length in μ (alcohol material of leaves). — *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$); — — — *A. lanceolatum* W i t h. ($2n = 26$)

Pręcików 6, $\pm 2 \times$ dłuższych od zalążni: pylniki wolne, wydłużone. Długość pylników pomierzona została dla obydwu gatunków w materiale alkoholowym kwiatów. Po wypreparowywaniu pręcików rysowano ich pylniki w pow. $30 \times$, a otrzymane wartości przeliczane zostały na mm. Skala długości pylników *A. plantago-aquatica* jest szersza (0,7—1,2 mm) niż u *A. lanceolatum* (0,5—0,86 mm). Natomiast skala szerokości pylników obydwu gatunków jest mniej więcej tego samego rzędu (*A. plantago-aquatica* — 0,36—0,8 mm; *A. lanceolatum* — 0,33—0,73 mm).

Współczynniki wydłużenia pylników (stosunek długości pylników do ich szerokości) wyrażają się u *A. plantago-aquatica* wartościami 1,1—2,5 ($M \pm m = 1,73 \pm 0,015$); u *A. lanceolatum* skala ta jest węższa 1—1,7,

($M \pm m = 1,39 \pm 0,014$) i przesunięta ku niższym wartościom w skali zmienności *A. plantago-aquatica* (tabela 7, fig. 10).

Ziarna pyłku są kuliste i już na pierwszy rzut oka widoczne są różnice ich wielkości u tych dwu gatunków. Dla porównania wielkości ziarn pyłku pomierzono ich średnicę w materiale zielnikowym (uprzednio rozgotowanym). Do pomiarów wziętych zostało 10 roślin każdego gatunku głównie

Fig. 10. Wykresy współczynników wydłużenia pylników (materiał alkoholowy). Graphs of the ratio length/width of anthers (alcohol material). — length/width of anthers (alcohol material). - - - *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$)

ze stanowisk, na których występowały obydwie te gatunki. Dla każdej rośliny mierzono średnicę 50 ziarn pyłku. Ponieważ wyniki z poszczególnych osłonek w obrębie gatunku pokrywały się, zostały one zestawione sumarycznie (tab. 8, fig. 11). Skale zmienności średnicy ziarn pyłku obydwu gatunków częściowo na siebie zachodzą; u *A. plantago-aquatica* jest ona jednak przesunięta ku wartościom niższym — $19,5\text{--}30\ \mu$ ($M \pm m = 25,41 \pm 0,09\ \mu$), u *A. lanceolatum* ku wartościom wyższym — $24\text{--}36\ \mu$ ($M \pm m = 30,71 \pm 0,11\ \mu$) zgodnie z liczbami chromosomów tych gatunków.

Słupki u obydwu gatunków liczne ustawione są kuliście na płaskim dnie kwiatowym. Zalążnie nie stykają się ze sobą wewnętrznymi brzegami, pozostawiając w środku wolną przestrzeń. Szyjki słupków proste, lub prawie proste, u *A. plantago-aquatica* są smuklejsze, białawe, nieco dłuższe do znacznie dłuższych od zalążni; znamię drobniotko brodawkowane (fig. 17—25) u *A. lanceolatum* są one krótsze do nieco dłuższych od zalążni, żółtawe o znamieniu grubo brodawkowanym (fig. 28—32).

Z uwagi na fakt, iż cecha ta jest bardzo ważną cechą diagnostyczną, przeprowadzone zostały pomiary długości szyjek słupków na obszernym materiale. Pomiary wykonane zostały na materiale alkoholowym roślin

Tabela 8 — Table 8

Alisma plantago-aquatica, *Alisma lanceolatum*: średnica ziarn pyłku w μ (Diameter of pollen grains in μ)

Gatunek Species	Liczba roślin Number of plants	Liczba stanowisk Number of habitats	Klasy — Classes								n	Min—Max	M ± m
			18	21	24	27	30	33	36	39			
<i>A. plantago-aquatica</i> (2n = 14)	10	9	7	101	298	88	6				500	19,5—30	25,41 ± 0,09
<i>A. lanceolatum</i> (2n = 26)	10	7			30	164	223	74	9		500	24—36	30,71 ± 0,11

przebadanych kariologicznie, ponadto badania te zostały rozszerzone na nie opracowane kariologicznie materiały zielnikowe z różnych stanowisk w Polsce. Z każdej rośliny zostały wzięte do pomiarów słupkowi trzech kwiatów. Materiały zielnikowe przed rozpreparowaniem kwiatów

Fig. 11. Wykresy średnicy ziarn pyłku w μ . Graphs of pollen grain diameter in μ . ——— *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$); - - - - *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$)

rozgotowano. Wypreparowywane słupki rysowano spod aparatu rysunkowego w pow. $30\times$ i na rysunkach wykonywano pomiary długości szyjek słupków łącznie ze znamieniem. Uzyskane wartości zostały zestawione w tabeli 9 (fig. 12), przy czym osobno uwzględniony został materiał alkoholowy i osobno materiał zielnikowy. Z pomiarów przeprowadzonych na materiale alkoholowym wynika, że skala zmienności długości szyjek słupków u *A. plantago-aquatica* obejmuje wartości z zakresu (0,7) 0,8—1,43 mm ($M \pm m = 1,07 \pm 0,0041$ mm); natomiast u *A. lanceolatum* jest ona przesunięta ku wartościom niższym w zakresie (0,3) 0,4—0,83 mm ($M \pm m = 0,62 \pm 0,0054$ mm). Nieznaczne zachodzenie na siebie skal w zakresie wartości (0,7) 0,8—0,83 mm jest wynikiem sporadycznego występowania niektórych słupków o tej właśnie długości szyjek w słupkowiach obydwu gatunków, których inne słupki mają typową dla każdego z tych gatunków

Tabela 9 — Table 9

Alisma plantago-aquatica, *Alisma lanceolatum*, *Alisma plantago-aquatica* × *A. lanceolatum*: Długość szyjek słupków łącznie ze znamieniem w mm
(Length of styles together with the stigmata in mm)

Gatunek Species	Liczba roślin Number of plants	Liczba stanowisk Number of habitats	%	Klasy — Classes						n	Min—Max	M ± m
				0,3—0,5	0,7	0,9	1,1	1,3	1,5			
<i>A. plantago-aquatica</i> (materiał alkohol.) (2n = 14)*	20	10	0/0	53	512	339	23	927	1,07 ± 0,0041	927	0,8—1,33	1,07 ± 0,0041
				5,7	55,3	36,5	2,5	100				
<i>A. plantago-aquatica</i> (materiał zielnik. z okazów nie badanych cytologicznie)**	10	10	0/0	40	174	158	10	382	1,07 ± 0,0072	382	0,7—1,43	1,07 ± 0,0072
				10,5	45,5	41,4	2,6	100				
<i>A. lanceolatum</i> (materiał alkohol.) (2n = 26)*	10	7	0/0	65	307	126		498	0,62 ± 0,0054	498	0,3—0,83	0,62 ± 0,0054
				13	61,7	25,3		100				
<i>A. lanceolatum</i> (materiał zielnik. z okazów nie badanych cytologicznie**	7	7	0/0	25	171	38		234	0,61 ± 0,0067	234	0,36—0,83	0,61 ± 0,0067
				10,7	73,1	16,2		100				
<i>A. plantago-aquatica</i> × <i>A. lanceolatum</i> (materiał alkohol.) (2n = 20)*	2	1	0/0	31	77	16		124	0,77 ± 0,011	124	0,6—1,03	0,77 ± 0,011
				25	62,1	12,9		100				

* alcohol material of specimens investigated cytologically

** herbarium material of specimens not investigated cytologically

długość spoza granic powyższego przedziału. Pomiary słupków przeprowadzone na materiale zielnikowym stanowią, z nieistotnymi tylko odchyleniami, potwierdzenie wyników uzyskanych w badaniach przeprowadzonych na materiale alkoholowym.

Owoce jednonasienne silnie spłaszczone o błoniastej owocni u *A. plantago-aquatica* 2—2,5 mm dł., 1,25—1,5 mm szer.; u *A. lanceolatum*: 2—

Fig. 12. Wykresy długości szyjek słupków łącznie ze znamieniem w mm. — wyższy szczyt *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$); materiał alkoholowy zbadany karyologicznie; — *A. plantago-aquatica* L., materiał zielnikowy nie zbadany karyologicznie; - - - - - wyższy szczyt *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$), materiał alkoholowy zbadany karyologicznie; - - - - - *A. lanceolatum* With., materiał zielnikowy nie zbadany karyologicznie; - - - - - *A. plantago-aquatica* L. $\times$ *A. lanceolatum* With. ($2n = 20$), materiał alkoholowy zbadany karyologicznie

Graphs of the length of the styles together with the stigmata in mm. — higher peak *Alisma plantago-aquatica* L. ($2n = 14$), alcohol material investigated karyologically; — *A. plantago-aquatica* L., herbarium material not studied karyologically; - - - - - higher peak *A. lanceolatum* With. ($2n = 26$), alcohol material investigated karyologically; - - - - - *A. lanceolatum* With., herbarium material not studied karyologically; - - - - - *A. plantago-aquatica* L. $\times$ *A. lanceolatum* With. ($2n = 20$), alcohol material investigated karyologically

2,25 mm dł., 1,25—1,5 mm szer. Na wypukłej stronie grzbietowej owoce obydwu gatunków mają zwykle jeden rowek. Niekiedy występować mogą dwa rowki, ale wówczas żeberko środkowe oddzielające obydwa rowki jest wyższe od żeberek brzeżnych ograniczających je z boku. Samuelsson (1932) podkreśla, że najbardziej uderzającymi cechami *A. lanceolatum* odróżniającymi ten gatunek od *A. plantago-aquatica* są

jego wąskie liście, trójkątne na szczycie płatki i większe brodawki na znamieniu słupka. Autor ten podkreśla również, że *A. lanceolatum* zaczyna kwitnąć wcześniej niż *A. plantago-aquatica*.

Wyniki obserwacji nad morfologią typów kariologicznych *A. plantago-aquatica* ($2n=14$) oraz *A. lanceolatum* ($2n=26$) z Polski (rozszerzonych również na rośliny o nieokreślonym uprzednio typie kariologicznym) w odniesieniu do większości cech są zgodne, z niewielkimi odchyleniami, z wynikami badań Samuelssona. Rozbieżność zaznacza się jednak wyraźniej w budowie słupka.

Samuelsson (1932) podaje, iż długość szyjek słupków u *A. plantago-aquatica* wynosi 1—1,25 mm, zaś u *A. lanceolatum* 0,75—1,35 mm. Te same wartości są podawane dla roślin polskich (Szafer, Kulczyński, Pawłowski 1953). Natomiast Glück (1936) w swojej publikacji „Süsswasser-Flora Mitteleuropas“ podkreśla, że szyjki słupków *A. plantago* var. *lanceolatum* są przeciętnie biorąc krótsze niż u var. *latifolium*. Wyniki niniejszych obserwacji wykazują w odniesieniu do tej cechy zgodność z obserwacjami Glücka, wnoszą przy tym liczbowe ujęcie tych różnic.

Dalszymi cechami pozwalającymi na odróżnienie obydwu gatunków są nie uwzględniane w monografii Samuelssona cechy anatomiczne, dotyczące długości aparatów szparkowych w epidermie liści oraz średnicy ziarn pyłku. Mają one bezsporną wartość diagnostyczną.

Obserwacje wstępne nad morfologią mieszańców *A. plantago-aquatica* ×
× *A. lanceolatum* (fig. 42, 44)

Jak wzmiankowano już uprzednio, na dwu stanowiskach naturalnych znalezione zostały w 1960 r. rośliny, które na podstawie liczby chromosomów $2n=20$ oraz ich morfologii zostały zidentyfikowane jako rośliny pochodzenia mieszańcowego. Jedna z tych roślin (nr 123b) została po utrwaleniu korzonków do badań kariologicznych zasuszona, z drugiej (nr 105) zasuszono tylko liście i kwiatostan; roślina ta jest nadal w hodowli na terenie Zakładu Anatomii i Cytologii Roślin UJ. Roślina trzecia (nr 121d), przeniesiona po utrwaleniu w stanie niecałkowicie dojrzałym do prywatnego ogrodu, nie rozwinęła kwiatostanu (wskutek powodzi) i tym samym nie nadaje się do obserwacji morfologicznych. Pozostający mi do dyspozycji materiał mieszańców jest bardzo szczupły, a podane poniżej uwagi, dotyczące morfologii mieszańców, mają charakter obserwacji wstępnych. Dalsze badania nad roślinami mieszańcowymi są w toku.

W obserwacjach nad morfologią roślin pochodzenia mieszańcowego zwrócono szczególną uwagę na te cechy, które odróżniają od siebie gą-

tunki rodzicielskie. Pozostałe bowiem cechy mieszczą się w ramach zmienności wspólnych dla obydwu gatunków.

Co się tyczy liści roślin pochodzenia mieszańcowego, to roślina nr 105 wykształciła blaszki liściowe eliptyczne o podstawie krótkoklinowatej. Natomiast roślina nr 123b ma liście eliptycznolancetowate z klinowatą podstawą blaszki liściowej. Materiał liści mieszańców jest zbyt szczupły, aby na jego podstawie przeprowadzić porównanie współczynników wydłużenia liści.

Jest faktem godnym uwagi, że liście rośliny nr 105, hodowanej w Zakładzie, które wykształciły się w sezonie wegetacyjnym 1961, mają płytkosercowatą podstawę blaszki liściowej i są znacznie mniejsze od liści wykształconych w warunkach naturalnych. Być może, że taki typ liści wykształcają rośliny pochodzenia mieszańcowego również w warunkach naturalnych, i może tu kryje się jedna z przyczyn trudności zidentyfikowania ich w naturze.

Tabela 10 — Table 10

Alisma plantago-aquatica × *A. lanceolatum*: długość aparatów szparkowych w μ
Length of stomata in μ

	Klasy — Classes					n	Min—Max	M ± m
	40 — 45	50	55	60	65			
<i>Alisma plantago-aquatica</i> × <i>A. lanceolatum</i> (Roślina Nr 105) (Plant Nr 105) (2n = 20)	6	30	49	14	1	100	43,3—61,6	51,2 ± 0,40

W materiale alkoholowym liści rośliny nr 105 pomierzono długość 100 aparatów szparkowych w sposób uprzednio opisany (tabela 10). Skala zmienności długości aparatów szparkowych obejmuje tu wartości 43,3—61,6 μ ($M \pm m = 51,2 \pm 0,40 \mu$).

Płatki roślin pochodzenia mieszańcowego (nr 105, 123b) są 5—6 mm dł., 5—6 mm szer., odległe ząbkowane, zaokrąglone lub z łatką środkową wyciągniętą w tępy, trójkątny ząbek; barwa płatków bladofioletowa.

Pylniki zredukowane; pyłek zdegenerowany w 100% (roślina 123b) albo tylko w pewnym procencie (u rośliny 105 — do 20% płodny). Średnica żywych ziarn pyłku 21—30 μ ($M \pm m = 25,74 \pm 0,35 \mu$) (tabela 11).

Skala zmienności długości szyjek słupków, pomierzonych dla obydwu roślin, ma wartości pośrednie pomiędzy wartościami wyznaczonymi dla obydwu gatunków rodzicielskich (0,6—1,03 mm; $M \pm m = 0,77 \pm 0,011$ mm) (tab. 9, fig. 12, 26, 27). Znamiona słupków są grubo brodawkowane, podobnie jak u *A. lanceolatum*.

Owoce (roślina nr 123b) nie wykształcają się; niekiedy ściana zalążni rozrasta się nieco, ale w jej wnętrzu nie tworzy się nasienie.

Jak widać z powyższego omówienia, pewne cechy roślin, zidentyfikowanych na podstawie kryteriów kariologicznych jako mieszańce, mają

Tabela 11 — Table 11

Alisma plantago-aquatica × *Alisma lanceolatum*: średnica ziarn pyłku w μ
Diameter of pollen grains in μ

	Klasy — Classes				n	Min—Max	M $\pm$ m
	21 — 24	— 27	— 30	— 33			
<i>Alisma plantago-aquatica</i> × <i>Alisma lanceolatum</i> (Roślina nr 105) (Plant nr 105) (2n = 20)	14	19	16	1	50	21—30	25,74 $\pm$ 0,35

charakter pośredni pomiędzy cechami domniemanych form rodzicielskich (długość aparatów szparkowych, kształt płatków, długość szyjek słupków). Budowa znamienia słupka mieszańców wskazuje na dominujący wpływ genomu *A. lanceolatum*. Natomiast skala zmienności średnicy żywych ziarn pyłku (rośliny nr 105) mieści się w obrębie skali zmienności średnicy ziarn pyłku *A. plantago-aquatica*. Z uwagi na budowę kariologiczną mieszańców (triploidy) należy przypuszczać, że przebieg procesu mejozy ulega silnym zakłóceniom i większość ziarn ulega degeneracji; żywotnymi zdają się być tylko ziarna pyłku o liczbie $n = 7$ albo różniacej się od niej tylko nieznacznie.

DYSKUSJA

Zagadnieniem niniejszej pracy było ustalenie wzajemnego stosunku dwóch gatunków rodzaju *Alisma* L., *A. plantago-aquatica* L. i *A. lanceolatum* With. oraz próba wyjaśnienia genezy *A. lanceolatum*.

Zdaniem systematyków *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* wykazują bliskie pokrewieństwo, przy czym większość wcześniejszych badaczy przypisywała *A. lanceolatum* rangę systematyczną niższą od gatunku. Natomiast nowsze ujęcia systematyczne (Samuelsson 1922, 1932, 1933; Szafer, Kulczyński, Pawłowski 1953, Hendricks 1957; Dostal 1958) traktują *A. lanceolatum* jako odrębny gatunek; na korzyść tego poglądu przemawiają również przeprowadzone w toku niniejszej pracy badania morfologiczne nad populacjami obydwu gatunków z licznych stanowisk naturalnych w Polsce oraz wstępne obserwacje prze-

przewodzone na materiałach hodowanych w warunkach wyrównanych. Prócz podkreślanych przez systematyków cech diagnostycznych (kształt liści, płatków, typ brodawkowania znamion słupków), na odrębność gatunkową *A. lanceolatum* wskazują nie uwzględniane dotychczas cechy anatomiczne, mające bezsporną wartość diagnostyczną (długość aparatów szparkowych w epidermie liści, średnica ziarn pyłku). Dotąd jedynie Hendricks (1957) uwzględnił dla *A. plantago-aquatica* L. var. *Michaletii* (Aschers. et Graebner) Buchenau dane dotyczące długości aparatów szparkowych ($48,7\mu$; odchylenie standartowe $4,7\mu$).

Na szczególną uwagę zasługują wyniki pomiarów długości szyjek słupków; cecha ta ma dużą wartość diagnostyczną, zwłaszcza w przypadkach krytycznych (Samuelsson 1932). Według Samuelssona skala zmienności długości szyjek słupków *A. plantago-aquatica* obejmuje wartości $1-1\frac{1}{4}$ mm, u *A. lanceolatum* zaś — wartości $\frac{3}{4}-1\frac{1}{3}$ mm. Skala zmienności długości szyjek słupków, wyznaczona na materiałach z Polski (fig. 12), jest w odniesieniu do *A. plantago-aquatica* tylko nieznacznie szersza — $(0,7) 0,8-1,43$ mm — od podanej przez Samuelssona. Natomiast wyraźna rozbieżność zaznacza się w odniesieniu do *A. lanceolatum*. W materiale z Polski długości szyjek słupków mieszczą się w granicach $(0,3) 0,4-0,83$ mm. Skala ta obejmuje więc wartości niższe spoza zakresu skali, podawanej dla tego gatunku przez Samuelssona i tylko nieznacznie na nią zachodzi. Szyjki słupków *A. lanceolatum* są więc u okazów z Polski krótsze niż u *A. plantago-aquatica* (fig. 12, 17—25, 28—32). Dane powyższe zgodne są z obserwacjami Glück (1936) dotyczącymi roślin pochodzących z Europy środkowej i dają ich liczbowe ujęcie.

Za odrębnością gatunkową *A. lanceolatum* przemawia również występowanie pomiędzy obydwooma gatunkami bariery izolacyjnej w postaci całkowitej albo przynajmniej częściowej sterylności mieszańców naturalnych. W tym jednak przypadku triploidalny charakter mieszańców i stanowiący jego naturalną konsekwencję nienormalny przebieg procesu mejozy mogą maskować udział innych czynników ewolucyjnych w wykształceniu się tej bariery. Przypuszczalnie dopiero badania nad przebiegiem mejozy u eksperymentalnych mieszańców pomiędzy sztucznie wytworzoną tetraploidalną formą *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* mogłyby rzucić światło na rolę, jaką odgrywają w tym względzie inne procesy o znaczeniu ewolucyjnym, takie jak strukturalne zmiany chromosomów i mutacje genowe.

Analogiczne bariery seksualne natury ilościowej stwierdzone zostały i w obrębie innych rodzajów. W doświadczeniach nad krzyżowaniem diploidalnych i tetraploidalnych typów *Aquilegia* Skalińska (1937, 1945) stwierdziła tylko w rzadkich przypadkach rozwój nasion i powstawanie

organizmów triploidalnych. Organizmy te wykazały bardzo niski stopień płodności w związku z zaburzeniami w przebiegu mejozy.

Podobne zjawiska występują wg Müntzinga (1941) w obrębie rodzaju *Galeopsis*. Gatunki tetraploidalne *G. tetrahit* ($2n=32$) i *G. bifida* ($2n=32$) nie krzyżują się z gatunkami diploidalnymi *G. speciosa* ($2n=16$) i *G. pubescens* ($2n=16$) albo co najwyżej wykształcają w wyniku krzyżowania zarodki ginące we wczesnych stadiach rozwoju. Przypuszczalnie bariera seksualna pomiędzy tymi gatunkami wynika z różnic w liczbie kompleksów chromosomowych. Za słusznością tego poglądu przemawia fakt, że uzyskane eksperymentalnie autotetraploidy *G. pubescens* i *G. speciosa* nie krzyżują się z diploidalnymi formami wyjściowymi, natomiast krzyżują się stosunkowo bez trudności z tetraploidalnym gatunkiem *G. tetrahit*.

Dane taksonomiczne wskazują na odrębność gatunkową *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum*, z drugiej jednak strony sugerują one istnienie związku genetycznego pomiędzy tymi gatunkami. Pozwalają one przypuszczać, że *A. lanceolatum* jest gatunkiem młodszym, w którego powstaniu brał udział gatunek *A. plantago-aquatica*.

Pewne światło na zagadnienie genezy *A. lanceolatum* rzuciły również badania kariologiczne (tab. 2). Wykazały one, że *A. plantago-aquatica* jest gatunkiem diploidalnym, reprezentowanym najczęściej przez biotypy $2n=14$. W różnych partiach zasięgu tego gatunku stwierdzono również typy o liczbach chromosomów $2n=10, 12, 16$. Natomiast *A. lanceolatum* jest gatunkiem tetraploidalnym, w obrębie którego znaleziono typy o liczbach $2n=24, 26, 28$. Liczba chromosomów $2n=24$ została podana dotychczas tylko przez Tarnavskiego (1948, wg Löve i Löve w druku) dla roślin pochodzących z Rumunii. Cytotypy $2n=28$ zostały znalezione w bardziej północnej partii zasięgu *A. lanceolatum* (Anglia, Szwecja, Finlandia, Dania), natomiast cytotypy $2n=26$ — bardziej na południe od poprzednich (Dania, okolice Wiednia, Portugalia, Francja). Tylko w Danii zatem występują obydwie te cytotypy.

W oparciu o kryteria kariologiczne, geneza *A. lanceolatum* była dyskutowana przez Erlandssona (1946) oraz przez Tschermak-Woess (1948). Erlandsson przypuszcza, że *A. lanceolatum* jest autotetraploidem powstałym w wyniku podwojenia liczby chromosomów *A. plantago-aquatica* ($2n=14$). Wręcz odmienny pogląd na zagadnienie genezy *A. lanceolatum* wyraża Tschermak-Woess. Autorka ta przypuszcza, że badane przez nią formy *A. lanceolatum* ($2n=26$) są pochodzenia allopoliploidalnego i wywodzą się od typów $2n=14$, o morfologii chromosomów zupełnie podobnej do określonej przez nią dla *A. gramineum* i *A. plantago-aquatica*, oraz typów $2n=12$, jakie według wszelkiego prawdopodobieństwa występują w obrębie *A. plantago-aquatica*.

Na poparcie swojej koncepcji autorka wzmiankuje, że pewne cechy morfologii zewnętrznej *A. lanceolatum* mają charakter pośredni pomiędzy cechami domniemanych form rodzicielskich.

Koncepcja Tschermak-Woess, dotycząca pochodzenia *A. lanceolatum*, nie zdaje się jednak mieć poparcia w danych morfologicznych; nie mogą też mieć znaczenia rozstrzygającego kryteria wyłącznie kariologiczne, gdyż, jak sama autorka podkreśla, kariotypy *A. plantago-aquatica* i *A. gramineum* są identyczne.

Jak widać z dotychczasowych badań systematycznych oraz z własnych obserwacji przeprowadzonych na (szczupłym wprawdzie) materiale zielnikowym (Banach-Pogan, nie publ.), szereg cech morfologicznych wyraźnie odróżnia obydwie gatunki: *A. plantago-aquatica* i *A. lanceolatum* od *A. gramineum*. W odróżnieniu od tych obydwu gatunków *A. gramineum* ma kłace słabiej zgrubiałe, wydłużone, cylindryczne. Liście form lądowych są podługnie eliptyczne lub lancetowate, krótkoogonkowe, o szczycie i podstawie blaszki liściowej gwałtownie zwężającej się, zaś u form wodnych wstęgowe, równowąskie.

Pędy kwiatowe są ukośne albo łukowato wyrastające ku górze, albo pokładające się. Rozgałęziają się one już w dolnej połowie. Kwiatostan jest krótszy o mniejszej liczbie okółków, zwykle 3—4, gwałtownie zwężający się ku górze. Gałązki kwiatostanu są poziome lub odgięte ku dołowi. Kwiaty mniejsze; płatki 2—4 mm dł. są tylko 1,5 raza dłuższe niż działki. Pręciki tak długie jak załącznik albo nieco dłuższe od nich. Pylniki okrągławe lub owalne $\pm 0,3$ — $0,4$ mm dł., $0,3$ mm szer. Pomiedzy słupkami nie ma wolnej przestrzeni, gdyż załącznik stykają się ze sobą krawędziami brzuszными. Szyjki słupków, łącznie ze znamieniem krótsze niż załącznik lub co najwyżej tak długie jak załącznik, $\pm 0,3$ — $0,7$ mm dł., odgięte haczykowato lub spiralnie na zewnątrz; znamiona słupków grubobrodawkowane. Owoce mają na stronie grzbietowej dwa rowki, ograniczone trzema żeberkami ostrymi o jednakowej wysokości.

Zatem z uwagi na cechy morfologiczne i wyniki analizy cytologicznej udział *A. gramineum* w powstaniu *A. lanceolatum* jest raczej wątpliwy; wydaje się bardziej prawdopodobne, że tetraploidalny gatunek *A. lanceolatum* powstał w obrębie diploidalnego gatunku *A. plantago-aquatica* być może jeszcze z udziałem jakiegoś wygasłego gatunku rodzaju *Alisma*. Badania kariologiczne rzucają światło na domniemane szlaki ewolucyjne *A. lanceolatum*.

W toku niniejszych badań nad licznymi populacjami obydwu gatunków ze stanowisk naturalnych w Polsce jak również, dla porównania, potomstwa roślin z Ogrodu Botanicznego w Cambridge (pochodzącego z Nantes) została stwierdzona dla *A. plantago-aquatica* tylko jedna liczba chromosomów $2n = 14$ oraz jedna tylko liczba chromosomów $2n = 26$ dla

A. lanceolatum With. Obydwa gatunki nie wykazują na obszarze Polski zróżnicowania kariologicznego.

Liczba chromosomów *A. lanceolatum* $2n=26$, podawana już uprzednio dla materiałów z innych krajów (Löve i Löve 1942; Tschermak-Woess 1948; de Castro i Noronha-Wagner 1950) nie jest liczbą ściśle euploidalną. Liczbowe zestawienie typów chromosomów zamieszczone w pracy Tschermak-Woess nasuwa wprawdzie pewne sugestie dotyczące powstania tego kariotypu, niemniej ani w pracy autorki, ani w innych dotychczasowych publikacjach nie spotkałam się z interpretacją jego genezy. Nie zostały również opracowane dotychczas dokładnie dla gatunków rodzaju *Alisma*, występujących na terenie Europy, idiogramy, które umożliwiłyby porównanie kariotypów. Dopiero tego rodzaju badania mogłyby wyjaśnić genezę *A. lanceolatum* z kariologicznego punktu widzenia.

Ogromna większość liczb chromosomów podawanych dla gatunków *Alisma* L. stanowi całkowitą wielokrotność liczby podstawowej $x=7$; tę liczbę należy przeto uważać za najbardziej pierwotną u *Alisma*. W związku z tym i kariotyp $2n=14$ powinien być uznany za najbardziej pierwotny.

Z teoretycznego punktu widzenia zatem można przypuszczać, że ewolucja kariotypu *A. lanceolatum* wyszła od ściśle diploidalnego kariotypu ($2n=14$).

Porównanie kariotypu *A. plantago-aquatica* ($2n=14$) z kariotypem *A. lanceolatum* ($2n=26$) przeprowadzone w toku niniejszych badań wykazało, że powstać on mógł w wyniku co najmniej dwu procesów cytologicznych, mianowicie zmian strukturalnych chromosomów oraz poliploidalności. Jak wynika z idiogramów, wyznaczonych dla obydwu gatunków (fig. 5, 6), te zmiany strukturalne dotyczyły przypuszczalnie niehomologicznych chromosomów z centromerem subterminalnym (VI, VII). Z czterech par tych chromosomów, jakie teoretycznie powinny występować w kariotypie formy euploidalnej *A. lanceolatum* ($2n=28$), występuje tu tylko jedna para chromosomów dłuższych (VI) i jedna para chromosomów krótszych (VII). Pozostałe dwie pary są u *A. lanceolatum* zastąpione przez jedną parę chromosomów z centromerem submedialnym (VIII), których nie ma w kompleksie *A. plantago-aquatica* ($2n=14$).

Ten nowy typ chromosomów powstał najprawdopodobniej w wyniku nierównej translokacji, jaka dokonała się pomiędzy niehomologicznymi chromosomami z centromerem subterminalnym, oraz eliminacji fragmentu centrycznego przypuszczalnie genetycznie inercyjnego.

Zmiany te mogły zajść na szczeblu diploidalnym. Ich naturalną konsekwencją były zaburzenia normalnego przebiegu procesu mejozy u odpowiednich aberantów i powstawania w coraz dalszych pokoleniach

form zdolnych do wytwarzania gamet nie zredukowanych $n=12$ oraz $n=14$, zawierających łącznie całkowity zespół chromosomów występujących u *A. lanceolatum* ($2n=26$). Oczywiście wyżej podany schemat mógł być realizowany w różnych, teoretycznie równie możliwych kombinacjach. Nie jest wykluczona również i ta możliwość, że zmiany strukturalne chromosomów zaszyły na szczeblu tetraploidalnym i dokonały się w obrębie kompleksu formy euploidalnej. Poliploidalność w takim razie byłaby etapem ewolucyjnym poprzedzającym zmiany strukturalne chromosomów. Strukturalne zmiany chromosomów mogły znaleźć odzwierciedlenie w morfologii roślin i stanowić jeden z etapów wyodrębniania się nowego gatunku. W jego różnicowaniu się mogły odegrać również rolę mutacje genów.

Na możliwość wyjaśnienia zróżnicowania kariologicznego w obrębie *A. plantago-aquatica* w wyniku strukturalnych zmian chromosomów wskazują już Löve i Löve (1942), jak również Darlington (1956).

Rozstrzygające znaczenie dla powyżej przedyskutowanych zagadnień miałyby badania kariologiczne i morfologiczne roślin z całego zasięgu tych gatunków, szczególnie z obszarów, gdzie wykazują one zróżnicowanie kariologiczne.

Występowanie większych zmian strukturalnych chromosomów, prowadzące do ewolucji kariotypu oraz zmian w podstawowych liczbach chromosomów, było stwierdzone dla szeregu grup roślinnych. Tendencja ku filogenetycznej redukcji liczb chromosomów była obserwowana zarówno w obrębie okrytozależkowych, jak u nagozależkowych i mchów.

Jednym z najwcześniej poznanych pod tym względem rodzajów był rodzaj *Fritillaria* (Darlington 1937, str. 77). Osiem gatunków tego rodzaju, uwzględnionych w zestawieniu, ma $n=12$ (2 „V” + 10 „I”). Z gatunków różniących się od nich liczbą chromosomów *F. ruthenica* ma $n=9$ (5 „V” + 4 „I”) i powstała przypuszczalnie w wyniku „fuzji”, natomiast *F. pudica* ($n=13$) (1 „V” + 12 „I”) w wyniku fragmentacji z form 12-chromosomowych.

Udział zmian strukturalnych chromosomów obok innych procesów ewolucyjnych był podkreślany również w różnicowaniu się kariotypów w obrębie rodzaju *Lycoris* (Inariyama 1932, 1937; Satô 1938, Bose 1958a, b). U *Lycoris* można wyróżnić dwie zasadnicze klasy chromosomów: chromosomy „V” z centromerem medialnym, lub prawie medialnym, oraz chromosomy „I” z centromerem niemal terminalnym. Zbadane kariologicznie gatunki rodzaju *Lycoris* (Bose 1958b — tabela 4) różnią się między sobą liczbami chromosomów oraz liczbą występujących w ich kariotypach chromosomów „V”, oraz „I”. Niektóre mają wyłącznie chromosomy „I” (*L. haywardii* — $2n=22$, *L. radiata* var. *pumila* — $2n=22$, *L. radiata* — $2n=33$, *L. sanguinea* $2n=22$, *L. sprengeri* —

$2n = 22$). U innych natomiast występują zarówno chromosomy „I”, jak i chromosomy „V”, przy czym istnieje regularna liczbowa zależność pomiędzy tymi dwiema klasami chromosomów. Jeśli przyjmiemy — miałowicie — że chromosom „V” jest odpowiednikiem dwu chromosomów „I”, wówczas wszystkie liczby chromosomów występujące u *Lycoris* stanowią całkowitą wielokrotność liczby $x = 11$ (przy założeniu, że są to tylko chromosomy „I”). Wydaje się więc prawdopodobne, że ewolucja kariotypu u *Lycoris* odbywała się w wyniku zmian strukturalnych chromosomów, polegających na „fuzji” chromosomów „I” (obustronnej translokacji połączonej z eliminacją fragmentu centrycznego) albo fragmentacji chromosomów „V” (zaburzeń w podziale centromeru). Wskazuje na to występowanie triwalentów u niektórych gatunków rodzaju *Lycoris* (Inariyama 1932, 1937). Dziś nie jest już możliwe stwierdzenie, który z powyższych dwu procesów — fuzja czy fragmentacja — miał znaczenie decydujące w ewolucji kariotypu *Lycoris*. Inariyama (1937) wychodząc z założenia, że u *Amaryllidaceae* najczęściej występuje liczba podstawowa $x = 11$ przypuszcza, że najbardziej pierwotny jest kariotyp $2n = 22$ zbudowany z chromosomów „I”, występujący u *L. sanguinea*. Inne kariotypy powstały z niego w wyniku fuzji chromosomów „I” oraz innych procesów ewolucyjnych, takich jak poliploidalność i krzyżowanie. Natomiast Darlington (1956) jak również Bose (1958a) są raczej skłonni wyjaśniać strukturalne zmiany chromosomów u *Lycoris* fragmentacją chromosomów „V” (zaburzeniami w podziale centromeru i powstawanie tzw. izochromosomów).

Również zjawiskiem fuzji chromosomów tłumaczy Satô (1937, 1938) ewolucję kariotypu w obrębie rodzaju *Leucojum*. *L. vernum*, *L. vernum* var. *carrathicum* i *L. aestivum* mają w płytkach somatycznych 22 chromosomy (jedna para chromosomów „V” z centromerem medialnym, zaś pozostałe, różnej wielkości, z centromerem subterminalnym). *L. autumnale* ma natomiast somatyczną liczbę $2n = 14$ (pięć par chromosomów „V” oraz dwie pary chromosomów „I”). Satô uważa, że kariotyp *L. autumnale* $2n = 14$ powstał z kariotypu $2n = 22$ w wyniku fuzji czterech par chromosomów „I”.

Fuzja chromosomów odegrała również przypuszczalnie rolę (obok innych procesów ewolucyjnych) w różnicowaniu kariotypu w obrębie rodzaju *Scilla* (Satô 1935, 1936).

Zagadnienie ewolucji kariotypu zostało opracowane w sposób najbardziej wszechstronny dla rodzaju *Crepis* (Babcock 1947a, b; Stebbins 1951). Różnicowanie się kariotypu w obrębie rodzaju *Crepis* odbywało się w wyniku skomplikowanych procesów ewolucyjnych takich, jak zmiany strukturalne chromosomów, wzrost asymetrii chromosomów, redukcja ich całkowitej długości, jak również poliploidalność i krzyżowanie. Najbardziej wyraźną cechą ewolucji kariotypu u *Crepis* jest

progresywne obniżenie podstawowej liczby chromosomów. Mechanizm tego procesu został zanalizowany przez T o b g y' e g o (1943) na podstawie badań cytogenetycznych przeprowadzonych na blisko ze sobą spokrewnionych gatunkach rodzaju *Crepis*: *C. neglecta* ($n = 4$) i *C. fuliginosa* ($n = 3$), jak również ich mieszańców. Z porównania idiogramów tych dwu gatunków oraz sposobu koniugacji chromosomów u mieszańców autor wyciąga wniosek, że kariotyp *C. fuliginosa* powstał przypuszczalnie z kariotypu *C. neglecta* (albo z kariotypu wygasłych już przodków tego gatunku) w wyniku obustronnych translokacji pomiędzy niehomologicznymi chromosomami. W kompleksie chromosomowym *C. fuliginosa* brak jednego chromosomu występującego u *C. neglecta*; jeden fragment tego chromosomu — acentryczny — uległ zespoleniu z jednym z chromosomów *C. fuliginosa*, natomiast drugi fragment, centryczny, przypuszczalnie genetycznie inercyjny, uległ eliminacji.

Jak wynika z badań H a i r a i B e u z e n b e r g a (1958) przeprowadzonych na 52 gatunkach z rodziny *Podocarpaceae*, również u roślin nagonasiennych wyraźnie zaznacza się rola strukturalnych zmian chromosomów w ewolucji kariotypu. U *Podocarpaceae*, przy każdej sukcesywnej zmianie liczby podstawowej, chromosom „V” zastępuje („fuzja”) albo jest zastępowany („fragmentacja”) przez dwa chromosomy „I”. Potwierdzeniem tych przypuszczeń jest występowanie w mejozie u naturalnego mieszańca ($2n = 36$) pomiędzy blisko spokrewnionymi gatunkami *Podocarpus nivalis* ($2n = 38$) i *Podocarpus hallii* ($2n = 34$) 15 biwalentów oraz 2 triwalentów. Obserwacje nad budową kariotypu dzikiej populacji *Podocarpus longifolius* ($2n = 38, 37$) oraz hodowanej populacji *Podocarpus elatus* ($2n = 36, 35$) wskazują na to, że nie fragmentacja chromosomów, ale raczej ich „fuzja” (nierówna wymiana segmentów niehomologicznych chromosomów „I” połączona z eliminacją fragmentu centrycznego, przypuszczalnie inercyjnego) odegrała rolę w różnicowaniu kariotypu u *Podocarpaceae*. Następnym jej było progresywne obniżanie liczby podstawowej chromosomów. Proces ten rozpoczął się przypuszczalnie od liczby podstawowej $x = 20$ (chromosomy „I”) dając następnie serię liczb podstawowych $x = 19, 18, 17, 15, 13, 12, 11, 10, 9$ występujących u *Podocarpaceae*.

Zjawiskiem fuzji chromosomów tłumaczy V a a r a m a (1950, 1953, 1954) powstanie kariotypu $n = 5$ występującego u *Pleurozium schreberi* (= *Hylocomium Schreberi*). Dwa spokrewnione z *P. Schreberi* gatunki: *Ptilium crista castrensis* i *Hylocomium splendens* mają haploidalną liczbę chromosomów $n = 11$. Jeden z tych chromosomów jest heterochromatynowy, natomiast 10 pozostałych — euchromatynowe. Według autora haploidalny kompleks chromosomowy *P. schreberi* — $n = 5$ mógł powstać z kompleksu $n = 11$ w wyniku fuzji całych chromosomów („end-tu-end

fusion“). Największy chromosom kompleksu chromosomowego *P. schreberi* („A“) stanowi produkt fuzji trzech chromosomów: dwu euchromatynowych oraz trzeciego chromosomu heterochromatynowego.

W powyżej omówionych przykładach, podobnie jak u *Alisma lanceolatum*, zmiany strukturalne chromosomów prowadzą do zmian w liczbie chromosomów.

Zróżnicowanie kariologiczne *A. lanceolatum* zdaje się wykazywać związek z rozmieszczeniem geograficznym, a typy kariologiczne $2n = 26$ i $2n = 28$ mają przypuszczalnie charakter ras geograficznych. Cytotypy $2n = 28$ przestawiałyby rasę występującą w najbardziej północnej partii zasięgu *A. lanceolatum*, natomiast zasięg cytotypu $2n = 26$ rozciąga się bardziej na południe. Wykrycie w materiale z Polski wyłącznie biotypów $2n = 26$ przemawia na korzyść powyższej koncepcji.

Być może że wyrazem tego zróżnicowania jest, obok liczby chromosomów, różnica w długości szyjek słupków określonych przez Samuelsona (1932) dla materiałów z całego zasięgu *A. lanceolatum* oraz ustalonych w toku niniejszych badań dla biotypów $2n = 26$.

STRESZCZENIE WYNIKÓW

Zagadnieniem niniejszej pracy było ustalenie wzajemnego stosunku dwu gatunków rodzaju *Alisma* L., mianowicie *A. plantago-aquatica* L. i *A. lanceolatum* With. oraz próba wyjaśnienia genezy *A. lanceolatum* ($2n = 26$).

Zagadnienia te zostały rozważone w oparciu o połączone badania cytologiczne i morfologiczne obejmujące liczne populacje obydwu gatunków.

Zbadany kariologicznie materiał *A. plantago-aquatica* pochodził z 64 stanowisk naturalnych na obszarze całej Polski; materiał znacznie rzadszego we florze Polski gatunku *A. lanceolatum* był szczuplejszy; pochodził on z 10 stanowisk naturalnych w różnych okolicach Polski.

Dla porównania został też opracowany materiał obydwu gatunków otrzymany z Ogrodu Botanicznego w Cambridge (pochodzenie materiału: Nantes, Francja).

W toku badań kariologicznych zostały ustalone następujące liczby chromosomów:

A. plantago-aquatica L. — $2n = 14$.

A. lanceolatum With. — $2n = 26$.

Wyniki badań kariologicznych, jak również morfologicznych i anatomicznych, wskazują na odrębność gatunkową *A. lanceolatum*, podkreślając przy tym genetyczny związek tego gatunku z *A. plantago-aquatica* L.

Porównanie morfologii chromosomów obydwu gatunków pozwala przypuszczać, że kariotyp *A. lanceolatum* $2n = 26$ wykształcił się w wyniku

zmian strukturalnych chromosomów oraz poliploidalności z kariotypu $2n = 14$ występującego u *A. plantago-aquatica*.

Zmiany strukturalne chromosomów *A. lanceolatum* można interpretować jako wynik obustronnej translokacji oraz eliminacji fragmentu centrycznego, przypuszczalnie genetycznie inercyjnego. Zmiany ewolucyjne kariotypu, mutacje genowe i być może krzyżowanie były przypuszczalnie czynnikami, które doprowadziły do wyodrębnienia się nowego gatunku *A. lanceolatum*.

Wśród zbadanych okazów zostały wykryte trzy rośliny mające w tkankach somatycznych po 20 chromosomów. Jak wykazała analiza ich kariotypów oraz obserwacje morfologiczne i anatomiczne, są to mieszańce *A. plantago-aquatica* $\times$ *A. lanceolatum*. Występowanie mieszańców pomiędzy tymi gatunkami nie było dotychczas notowane w literaturze botanicznej.

Na terenie Polski i we Francji występuje typ kariologiczny *A. lanceolatum* — $2n = 26$ podobnie jak w Danii, Austrii i Portugalii. Natomiast drugi typ — $2n = 28$ podawany był z najbardziej północnej części zasięgu tego gatunku.

Badania przeprowadzone na materiale z Polski przemawiają na korzyść przypuszczenia, że gatunek ten wykazuje zróżnicowanie na dwie rasy geograficzne, odpowiadające dwu typom kariologicznym — bardziej północną — $2n = 28$, oraz na południe od niej występującą rasę — $2n = 26$.

Praca została wykonana z częściowym zasiłkiem Komitetu Botanicznego PAN.

Zakład Anatomii i Cytologii Roślin UJ
w Krakowie

(Wpłynęło: 26.6.1961 r.)

SUMMARY

The purpose of the present study was to establish the mutual relation of *Alisma plantago-aquatica* L. and *A. lanceolatum* With., as well as to elucidate the problem of origin of *A. lanceolatum* from the karyological point of view.

According to the opinion of taxonomists these two species are very closely related. However, in view of morphological and phytogeographical differences occurring between them they are considered by recent taxonomists as separate species.

The present morphological investigations carried out on the Polish material confirm and supplement these results. In addition to the morphological features previously taken into consideration (shape of leaf blades, shape of petals, size of the stigma papillae), they led to establish some anatomical differences (length of stomata, Fig. 9, diameter of pollen grains, Fig. 11) which are helpful for distinguishing these two species.

Special attention has been paid to the length of styles — a feature of a high diagnostic value. According to Samuelsson (1932) the length of the styles of *A. plantago-aquatica* ranges from 1 to 1¼ mm.; that of *A. lanceolatum* from ¾ to 1⅓ mm. The resp. data established for the Polish material are: (0.7) 0.8 to 1.43 mm. for *A. plantago-aquatica* and (0.3) 0.4 to 0.83 mm. for *A. lanceolatum* (Figs 12, 17—25, 28—32). Thus, in Poland the latter species has notably shorter styles. The above data are in accordance with the results of Glück (1936) based on materials from Central Europe.

In view of the occurring differences *A. lanceolatum* is regarded as a separate species; it may be assumed that *A. plantago-aquatica* has taken part in its origin.

Karyological investigations done hitherto (Table 1) throw some new light on the problem of origin of *A. lanceolatum*. They showed that *A. plantago-aquatica* is a diploid species and its most frequent cytotype is $2n = 14$. In some parts of the area of its distribution *A. plantago-aquatica* shows some degree of karyological differentiation: the cytotypes $2n = 10, 12, 16$ could be found there in addition to the largely distributed cytotype $2n = 14$; they are, however, notably rarer than the latter. On the other hand, *A. lanceolatum* is a tetraploid species. It is differentiated into three cytotypes with $2n = 24, 26, 28$ resp. The number $2n = 24$ was established till now only by Tarnavský (1948, cit. from Löve and Löve, in press) for specimens originating from Rumania. The cytotypes $2n = 28$ have been found in the northern part of the area of distribution of *A. lanceolatum* (Great Britain, Sweden, Finland, Denmark); by contrast, the occurrence of cytotypes $2n = 26$ was established more southwards (Denmark, vicinity of Vienna, Portugal, as well as France: Nantes, established in the course of the present study). Thus, a simultaneous occurrence of these two cytotypes has been established till now only in Denmark.

The problem of origin of *A. lanceolatum* was discussed from the karyological point of view by Erlandsson (1946) and Tschermak-Woess (1948). According to Erlandsson, the slight morphological differences between these two species, as well as their chromosome numbers, indicate that *A. lanceolatum* ($2n = 28$) is an autotetraploid derived from *A. plantago-aquatica* ($2n = 14$) in the way of doubling of the chromosome number.

By contrast, Tschermak-Woess assumed that the forms of *A. lanceolatum* ($2n = 26$) studied by her are allopolyploids which originated from diploid types with $2n = 14$, possessing karyotypes quite similar to those found by this author in *A. gramineum* and *A. plantago-aquatica*, and from the types $2n = 12$ which seem to occur among the forms of *A. plantago-aquatica*. This author emphasized that some morphological features of *A. lanceolatum* are apparently intermediate between those of the putative parental forms.

The results of the morphological observations carried out on the Polish material do not favour this assumption. They are rather in accordance with the opinion suggesting the origin of *A. lanceolatum* from some forms of *A. plantago-aquatica*, possibly with the part of some extinct species within the genus.

Some points of the problem of origin of *A. lanceolatum* could be elucidated in the course of the present study. *A. plantago-aquatica* is very common in the Polish flora. Numerous strains of this species were studied in the course of the present work. They originated from 64 natural habitats distributed over the whole area, extending from the Baltic coast to the foreland of the Tatra Mts. In ten of these habitats specimens of *A. lanceolatum* which is a rather rare species in our flora, occurred together with *A. plantago-aquatica* (Table II); specimens of these two species grew there in close neighbourhood, not infrequently in the same tufts.

In our flora the two species seem to be karyologically uniform. Only one chromosome number was invariably found for each of them in all specimens studied, namely $2n = 14$ for *A. plantago-aquatica* and $2n = 26$ for *A. lanceolatum*.

The list of chromosome numbers given for the species of *Alisma* (Table 1) permits to infer that the basic number in this genus is $x = 7$. Therefore within the genus the cytotype with $2n = 14$ has the most primitive karyotype, corresponding with that occurring in *A. plantago-aquatica*. The karyotype of *A. lanceolatum* with $2n = 26$ may have evolved in consequence of at least two different cytological processes: the doubling of the chromosome number, as well as some structural changes leading to a decrease of the chromosome number.

The comparison of the idiograms of *A. plantago-aquatica* ($2n = 14$) and *A. lanceolatum* ($2n = 26$) (Figs. 5, 6) suggests that these structural changes concerned two nonhomologous chromosomes with subterminal centromeres (VI, VII). Of two pairs of the longer (VI) and two pairs of the shorter chromosomes (VII) which ought to be present in the karyotype of an euploid form of *A. lanceolatum* ($2n = 28$), only one pair of each type of these chromosomes occurs in the form $2n = 26$. The two remaining pairs are replaced in this form by one pair of chromosomes with a submedian centromere (VIII), a type which is absent from the karyotype of *A. plantago-aquatica* ($2n = 14$). This new type of chromosomes could have arisen through the process of reciprocal translocation between the nonhomologous chromosomes with subterminal constriction, connected with the elimination of the centric fragment which is probably genetically inert.

Thus, the present karyological investigation brings new evidence in favour of the distinctness of *A. lanceolatum* as a separate species and throws light on the way in which it could have arisen.

In the ample material originating from different habitats in Poland three plants with 20 somatic chromosomes were found. The analysis of their karyotype (Fig. 7) as well as preliminary morphological and anatomical observations led to identify the resp. plants as hybrids between *A. plantago-aquatica* and *A. lanceolatum*. It should be added that hybrids between these two species were not reported hitherto.

Institute of Plant Anatomy and Cytology
Jagiellonian University,
Kraków, św. Jana 20.

(Entered: 15.X.1961.)

LITERATURA

- Ascherson P. und Graebner P., 1913, Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, Leipzig.
- Babcock E., 1947, Cytogenetics and speciation in *Crepis*, Adv. in Gen. 1: 69—93.
- Babcock E., 1947, The genus *Crepis*. I. University of California press, Berkeley and Los Angeles.
- Baldwin J. T. a. B. M. Speese., 1955, Chromosomes of taxa of the *Alismaceae* in the range of Gray's Manual, Amer. J. Bot. 42: 406—410.
- Bose S., 1958 a, Cytological investigations in *Lycoris*, 2. Cytological similarities between *Lycoris aurea* and *L. Traubii*, Plant Life 14: 33—37.
- Bose S., 1958 b, Cytological investigations in *Lycoris*. 3. Chromosome number and karyotype analysis in *Lycoris incarnata*. Plant Life 14: 37—41.

- Brown W. V., 1946, Cytological studies in the *Alismaceae*, Bot. Gaz. 108: 262—267.
- Euchenau F., 1903, *Alismaceae*, Engler's Das Pflanzenreich 16 (IV.15), 1—66.
- Darlington C. D., 1937, Recent advances in Cytology, London.
- Darlington C. D., 1956, Chromosome Botany, London.
- Dostal J., 1958, Klíč k úlpné květeně ČSR, Praha.
- Erlandsson S., 1946, Chromosomenstudies in the *Alisma* species, Svensk Bot. Tidskr. 40: 427—435.
- Fernald M. L., 1950, Gray's manual of botany, 8th ed. 83—84.
- Glück H., 1936, Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas, Jena.
- Hagerup O., 1944, Notes on some boreal polyploids, Hereditas 30: 152—160.
- Hair J. B. and Beuzenberg E. J., 1958, Chromosomal evolution in the *Podocarpaceae*, Nature, 181, 1584—1586.
- Heiser C. B. Jr. and Whitaker T. W., 1948, Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds, Amer. J. Bot. 35: 179—186.
- Hendricks A. J., 1957, A revision of the genus *Alisma* (Dill.) L., Amer. Midl. Nat. 58: 470—493.
- Holzer K., 1952, Untersuchungen zur karyolog'schen Anatomie der Wurzel, Österr. Bot. Zeitschr. 99: 118—155.
- Inariyama S., 1932, Cytological studies in the genus *Lycoris*. Conjugation of chromosomes in meiosis of *Lycoris albiflora*, Koidz. Bot. Mag. Tokyo 46: 426—434.
- Inariyama S., 1937, Karyotype studies in *Amaryllidaceae* 1. Sc. Rep. T. B. D. Sect. B. 3: 95—113.
- Liehr O., 1916, Ist die angenommene Verwandtschaft der *Helobiae* und *Polycarpicae* auch in ihrer Cytologie zu erkennen, Beitr. Biol. Pfl. 13: 135—220.
- Löve A., 1954, Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa, Vegetatio, Acta geobot. 5—6: 212—224.
- Löve A. a. Löve D., 1942, Cyto-taxonomic studies on boreal plants. I., Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund. Förhand. 12 (6): 58—76.
- Löve A. a. Löve D., 1944, Cytotaxonomic studies in boreal plants. III., Arkiv f. Bot. 31. A 1—22.
- Löve A. a. Löve D., 1948, Chromosome numbers of Northern plant species, Reykjavik.
- Löve A. a. Löve D., Cytotaxonomical manual of the Higher Plants of NW. Europe (w druku).
- Maude P. F., 1939, The Merton catalogue. A list of the chromosome numerals of species of British flowering plants. New Phytol. 38: 1—31.
- Micheli M., 1881, *Alismaceae*. D. C. Monog. Phan. 3: 28—38.
- Müntzing A., 1941, New material and cross combinations in *Galeopsis* after colchicine induced chromosome doubling, Hereditas 27: 193—201.
- Oleson E. M., 1941, Chromosomes of some *Alismaceae*, Bot. Gaz. 103: 198—202.
- Palmgren O., 1943, Chromosome numbers in Angiospermous plants, Bot. Not. 348—352.
- Pólya L., 1949, Chromosome numbers of some Hungarian plants, Acta Geobot. Hung. 6: 124—138.
- Priestley C. A. 1953, *Alisma plantago-aquatica* and *A. lanceolatum* in Cambridge district, Bot. Soc. Brit. Isles Year Book 1953. 63.
- Raciborski M. i Szafer W., 1919, Flora Polska, Tom I, Kraków.
- Samuelsson G., 1922, Floristika Fragment. III, Svensk Bot. Tidskr. 16: 35—59.
- Samuelsson G., 1932, Die Arten der Gattung *Alisma* L. Ark. f. Bot., 24 A. 7: 1—46.

- Samuelsson G., 1933, *Alisma* L. Die Pflanzenareale, 3 Reihe, H. 8, Jena.
- Satô D., 1935, Analysis of karyotypes in *Scilla* with special reference to the origin of aneuploids. Bot. Mag. Tokyo 49: 298—305.
- Satô D., 1936, Analysis of karyotypes of *Scilla permixta* and the allied species with special reference to the dislocation of the chromosomes. Bot. Mag. Tokyo 50: 447—456.
- Satô D., 1937, Analysis of karyotypes in *Leucojum*, Bot. Mag. Tokyo 51: 59—63.
- Satô D., 1938, Karyotype alteration and Phylogeny. IV. Karyotypes in *Amaryllidaceae* with special reference to the SAT chromosome, Cytologia 9: 203—242.
- Skalińska M., 1937, The taxonomical value of two tetraploid groups of *Aquilegia*, Bibl. Univ. Lib. Pol. 5—34.
- Skalińska M., 1945, Cytogenetic studies in triploid hybrids of *Aquilegia*. J. of Gen. 47: 87—111.
- Stebbins G. L. Jr., 1951, Variation and evolution in plants, New York.
- Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., 1924, Rośliny Polskie, Lwów.
- Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., 1953, Rośliny Polskie, Warszawa.
- Tobgy H. A., 1943, A cytological study of *Crepis fuliginosa*, *C. neglecta* and their F_1 hybrid, and its bearing of the mechanism of phylogenetic reduction in chromosome number, J. of Gen., 45: 67—110.
- Tschermak-Woess E., 1948, Zytologische Untersuchungen an den *Alisma*-Arten der Umgebung Wiens. Österr. Bot. Ztsch. 95: 270—276.
- Vaarama A., 1950, Studies on chromosome numbers and certain meiotic features of several Finnish moss species, Bot. Nat. 1950, 239—256.
- Vaarama A., 1953, Some chromosome numbers of Californian and Finnish moss species, The Bryologist. 56: 169—177.
- Vaarama A., 1954, Cytological observations on *Pleurozium Schreberi*, with special reference to centromere evolution, Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fen. „Vanamo”. 28: 1—59.
- Wulff H., 1939, Chromosomenstudien an der Schleswig-holsteinischen Angiospermen Flora. III, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 57: 84—91.
- Wulff H., 1950, Chromosomenstudien an der Schleswig-holsteinischen Angiospermen Flora, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 63: 64—70.

Explanations of the Plates I—XI; figs 13—44

Objaśnienia do tablic I—XI; fig. 13—44

Fig. 13—16. Mikrofotografie oraz odpowiednie rysunki płytek metafazowych w stożkach wzrostu korzeni (pow. mikrofotografii 2000 ×, rysunków — c. 2000 ×)

Microphotos and the corresponding drawings of the root-tip metaphases (microphotos — 2000 ×, drawings — c. 2000 ×)

13a, 13b — *Alisma plantago-aquatica* L. (2n = 14); 14a, 14b — *A. lanceolatum* With. (2n = 26); 15a, 15b, 16a, 16b — *A. plantago-aquatica* L. × *A. lanceolatum* With. (2n = 20)

Fig. 17—32. Fotografie słupków (materiał alkoholowy z roślin zbadanych karyologicznie; w nawiasach — numery populacji, ob. Tabela 2)

Photos of the pistils (alcohol material from specimens investigated karyologically; in brackets — the corresponding strain N., see Tabl. 2)

Fig. 17—25. *Alisma plantago-aquatica* L. (2n = 14); 17 — (Nr 101); 18 — (Nr 123a); 19 — (Nr 129); 20 — (Nr 124); 21 — (Nr 127); 22 — (Nr 122c); 23 — (Nr 108); 24 — (Nr 8); 25 — (Nr 142)

Fig. 26—27. *Alisma plantago-aquatica* L. × *A. lanceolatum* With. (2n = 20); 26 — (Nr 105); 27 — (Nr 123b)

Fig. 28—32. *Alisma lanceolatum* With. (2n = 26); 28 — (Nr 122b); 29 — (Nr 122a); 30 — (Nr 12); 31 — (Nr 55); 32 — (Nr 126)

Fig. 33—44. Fotografie roślin (odstęp podziałki — 10 cm) oraz należących do nich kwiatów (wielkość naturalna); w nawiasach numery populacji

Photos of herbarium specimens (intervals of the scale — 10 cm), and their flowers (nat. size); in brackets strain N.

Fig. 33—38. *Alisma plantago-aquatica* (2n = 14); 33 — (Nr 123a); 34 — (Nr 122b); 35 — (Nr 76); 36 — (Nr 129); 37 — (Nr 101); 38 — (Nr 124)

Fig. 39—41, 43. *Alisma lanceolatum* With. (2n = 26); 39 — (Nr 122d); 40 — (Nr 122a); 41 — (Nr 55); 43 — (Nr 140)

Fig. 42, 44. *A. plantago-aquatica* L. × *A. lanceolatum* With. (2n = 20); 42 — (Nr 105); 44 — (Nr 123b)

Fot. J. Rychlewski

Tablica I — Plate I

Tablica II — Plate II

Tablica III — Plate III

33

34

35

36

Tablica VII — Plate VII

39

Tablica IX -- Plate IX