Badania cytologiczne, morfologiczne i anatomiczne nad *Ammophila baltica* (Flügge) Link i jej domniemanymi gatunkami rodzicielskimi

*Cytological, morphological and anatomical studies in *Ammophila baltica*
(Flügge) Link and its putative parent species*

E. KUBIEN

WSTĘP

W pracy swojej opublikowanej w 1943 roku Westergaard zestawił poglądy różnych botaników na pochodzenie *Ammophila baltica* (Flügge) Link, która występuje na wydmach wzdłuż wybrzeży Morza Północnego i Bałtyku. Dawniejsi botanicy (Flügge, Link) uznawali ją za czysty gatunek. Po raz pierwszy koncepcję mieszańcowego pochodzenia *A. baltica* wysunął Roeper w oparciu o następujące kryteria: *A. baltica* rośnie razem z domniemanymi gatunkami rodzicielskimi: *Ammophila arenaria* (L.) Link i *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth; jej cechy morfologiczne są pośrednie, a ponadto jest ona bezpłodna. Tę koncepcję Roepera potwierdziły wyniki badań cytologicznych Westergaarda. Autor ten dał cytologiczną analizę zarówno domniemanych gatunków rodzicielskich, jak i różnych form objętych wspólną nazwą *Ammophila baltica* (Flügge) Link. U *A. arenaria* z wybrzeży Danii stwierdził on $2n=28$; jest to jedyna dotąd znana u tego gatunku liczba chromosomów; podana ona była poprzednio przez Tischlera (1934, wg Tischlera 1950), Wulffa (1937), Guinocheta (1943). Natomiast *C. epigeios* wykazuje śródgatunkowe różnicowanie kariologiczne. W Danii znalazł Westergaard dwa typy: 28- i 56-chromosomowy. Wyłącznie pierwszy z obu typów podany był przez Nielsena (1939) i Litardièrre (1949, wg Tischlera 1950). Natomiast Nygren (1946) znalazł u okazów tego gatunku ze Skandynawii aż trzy liczby somatyczne: 28, 42 i 56.

Należy dodać, że Avdulov (1931) na podstawie materiału z ogrodów botanicznych podał dla *C. epigeios* wyższą liczbę chromosomów $2n=c.70$; jednakże żadne późniejsze badania przeprowadzone na okazach z naturalnych stanowisk nie potwierdziły tego wyniku.

A. baltica wykazuje znaczną zmienność morfologiczną; w związku z tym Westergaard wyróżnił w jej obrębie trzy odmiany występujące na wybrzeżach Morza Północnego i Bałtyku:

var. *subarenaria* $2n = 42$

var. *intermedia* $2n = 28$

var. *epigeoidea* $2n = 42$

Nad *A. baltica* z wybrzeża Bałtyku w Polsce, oraz nad jej domniemanymi gatunkami rodzicielskimi przeprowadziła orientacyjne badania A. Szwabowicz (Skalińska et al. 1957), opracowując cytologicznie rośliny z trzech stanowisk (Jastarnia, Karwia, Międzyzdroje). Stwierdziła ona istnienie następujących typów chromosomowych:

Ammophila arenaria $2n = 28$

Ammophila baltica $2n = 42$

Calamagrostis epigeios $2n = 56$.

Celem niniejszej pracy było dokładniejsze zbadanie populacji na polskim wybrzeżu, dla poznania typów kariologicznych występujących w obrębie *C. epigeios* oraz *A. baltica* z tych terenów. Na podstawie otrzymanych wyników zostały ustalone cechy morfologiczne i anatomiczne określonych typów chromosomowych. Ponadto poczynione były orientacyjne obserwacje nad płodnością pyłku zbadanych typów.

MATERIAŁ I METODY

Prace wstępne rozpoczęłam na materiałach utrwalonych przez panią mgr A. Szwabowicz, której niniejszym dziękuję za ich przekazanie. Główne badania jednak przeprowadziłam na materiałach własnych zebranych latem 1961 i 1963 r. z terenów nadmorskich (Jelitkowo, Stogi, Sobieszewo, Mikoszewo, Jurata i okolice Jastrzębiej Góry) (fig. 1). Z każdego z powyższych stanowisk zbierane były okazy *A. arenaria*, *C. epigeios* i *A. baltica*. Rośliny przewieziono w stanie żywym do Zakładu. W celu pobudzenia rozwoju korzonków umieszczałam je w naczyniach z wodą lub w doniczkach z wilgotnym piaskiem. Korzonki były utrwalone utrwalaczem Navashina rozcieńczonym wodą destylowaną w stosunku 1:1. Po zatopieniu ich w parafinie, skrawki mikrotomowe grubości 10μ barwione były fioletem gencjanowym wg Newtona. Materiały do badań anatomicznych i morfologicznych (liście, kłoski) przechowywałam w 70% alkoholu. Preparaty anatomiczne sporządzałam odręcznie. Stosowałam barwienie podwójne (zieleń jodowa i karmin alunowy). Morfologię pyłku badałam na preparatach barwionych acetokarminem. Egzemplarze zielnikowe z badanych materiałów są złożone w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin UJ.

Fig. 1. Mapka stanowisk znalezionych typów chromosomowych
(Map of habitats of the particular chromosomal types):

czarne kółka (black circles) — *A. arenaria* $2n=28$; czarne kwadraty (black squares) — *A. baltica* var. *subarenaria* $2n=42$; puste kwadraty (plain squares) — *A. baltica* var. *intermedia* $2n=28$; czarne trójkąty (black triangles) — *C. epigeios* $2n=56$; puste trójkąty (plain triangles) — *C. epigeios* $2n=28$; gwiazdka (asterisk) — hiperheksaploid $2n=43-44$.

OBSERWACJE EKOLOGICZNE

A. arenaria i *A. baltica* rosną razem na wydmach w zespole *Elymeto-Ammophiletum*, który jest charakterystyczny dla zbiorowisk nadmorskich. Oba te gatunki mają zdolność intensywnego rozmnażania wegetatywnego, tworząc kępy o bujnie rozwiniętych kłaczach; cecha ta została wykorzystana praktycznie przy umacnianiu wydym. U *A. arenaria*, a także

A. baltica var. *subarenaria*, grube kłącza rosną pionowo w głąb gleby, dlatego kępy ich są silnie zwarte. Natomiast *C. epigeios* tworzy znacznie luźniejsze klony połączonych ze sobą osobników. Gatunek ten występuje raczej na zapleczu wydm w lasach sosnowych, czasami jednak wkracza na wydmy. Chociaż nie zawsze *C. epigeios* występuje w bezpośrednim sąsiedztwie *A. arenaria*, jednak ze względu na wiatropylność należy przypuszczać, że istnieje możliwość spontanicznego krzyżowania.

WYNIKI BADAŃ CYTOLOGICZNYCH

Badania kariologiczne przeprowadziłam na materiale z sześciu stanowisk. Wyniki tych badań zestawione są w tabeli 1, do której wniosłam również wyniki A. Szwabowicz. W rubrykach pionowych tej tabeli podane są liczby zbadanych populacji. Najpospolitszymi typami okazały się *A. arenaria*, *C. epigeios* $2n=56$ oraz *A. baltica* var. *subarenaria*. Występowanie wyłącznie tych typów dało się stwierdzić w trzech stanowiskach: Sobieszewo, Stogi, Jurata. Są to te same typy, które poprzednio znalazła w swoim materiale A. Szwabowicz. Zbadanie w toku niniejszej pracy obszerniejszego materiału doprowadziło jednak do wykrycia innych jeszcze, znacznie rzadszych typów nie znalezionych przez tę autorkę. Interesujące było stwierdzenie w trzech pozostałych stanowiskach występowania *A. baltica* var. *intermedia* ($2n=28$), oraz w jednym stanowisku tetraploidalnego typu *C. epigeios* ($2n=28$). Oba te typy podane były przez Westergaarda z Danii. Ponadto jednak w jednym stanowisku (Mikoszewo) znalazłam bardzo interesujący typ hiperheksaploidalny $2n=43-44$ (fig. 7), który jest zbliżony do

T a b e l a 1 - T a b l e 1

Znalezione typy i ich liczby chromosomów

The particular types and their chromosome numbers

Stanowiska Habitats	<i>A.arenaria</i> $2n=28$	<i>A.baltica</i> var. <i>subarenaria</i> $2n=42$	<i>A.baltica</i> var. <i>intermedia</i> $2n=28$	<i>C.epigeios</i> $2n=28$	<i>C.epigeios</i> $2n=56$	Hiperheksa- ploid $2n=43-44$
Sobieszewo	3	3			3	
Stogi	2	2			4	
Jurata	4	4			2	
Mikoszewo	2	2	3		2	1
Jelitkowo	1	3	3	4		
Jastrzębia Góra	1	1	1		1	
Jastarnia*	+	+			+	
Karwia*	+	+			+	
Międzyzdroje*	+	+			+	

* Według A. Szwabowicz

Fig. 2—7. Płytki metafazowe ze stożków wzrostu korzeni (Metaphases from root tips): 2 — *A. arenaria* $2n=28$; 3 — *C. epigeios* $2n=28$; 4 — *C. epigeios* $2n=56$; 5 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ II) $2n=28$; 6 — *A. baltica* var. *subarenaria* $2n=42$; 7 — hiperheksaploid $2n=43$.

C. epigeios pod względem morfologii i anatomii. Zidentyfikowanie tego typu napotyka pewne trudności. Może to być jakaś odmienna, nie podawana przez Westergaarda, forma *A. baltica*, lub też typ powstały w wyniku skrzyżowania oktoploidalnego *C. epigeios* z tetraploidem. Sprawa ta będzie omówiona szerzej w części dyskusyjnej.

A. arenaria ma chromosomy długie, przeważnie dwuramienne z centromerem medialnym lub submedialnym. W obrębie płytki wykazują one pewne zróżnicowanie pod względem wielkości (fig. 2). Można tu zauważyć niektóre chromosomy z przewężeniem wtórnym. W płytkach metafazowych *C. epigeios* chromosomy są również w większości dwuramienne; u typu tetraploidalnego są one większe, niż u typu oktoploidalnego, lecz na ogół nieco mniejsze niż u *A. arenaria* (fig. 3, 4). W płytkach poszczególnych form *A. baltica* można zauważyć znacznie większe zróżnicowanie wielkości, co pozwala wnioskować, że występują w nich chromosomy obu domniemyanych gatunków rodzicielskich (fig. 5, 6). Na ogół u opisanych wyżej typów płytki metafazowe pozwalały na dokładne ustalenie liczby chromosomów. Niekiedy jednak nie dość

luźne rozstawienie chromosomów nastroczało trudności w interpretacji pewnych części płytek. W tych przypadkach liczba chromosomów została określona w przybliżeniu; odchylenia wynosiły tu ± 1 chromosom. W korzonkach jednego z typów morfologicznych *A. baltica* var. *intermedia* zaobserwowałam wahania od 28—29 chromosomów. Takie odchylenie od euploidalnej liczby chromosomów jest zjawiskiem spotykanym u poliploidów. U hiperheksaploidalnego typu zbliżonego do *C. epigeios* udało mi się znaleźć w jednym korzonku oprócz normalnie występujących płytek metafazowych o 43—44 chromosomach również płytkę z podwojoną liczbą chromosomów w znacznie większej komórce.

WYNIKI BADAŃ MORFOLOGICZNYCH I ANATOMICZNYCH

Pod względem morfologicznym domniemane gatunki rodzicielskie różnią się znacznie. W toku mej pracy zanalizowałam różnice dotyczące morfologii i anatomii liści oraz szczegółów budowy kwiatów.

Liście *A. arenaria* są rurkowato zwinięte. Dolna ich powierzchnia gładka, górna z wyraźnie występującymi żebrami, wśród których żebro środkowe jest szczególnie widoczne (fig. 8). Oba typy chromosomowe *C. epigeios* są bardzo podobne do siebie pod względem morfologicznym tak, że jest niemożliwe odróżnienie ich w oparciu o kryteria wyłącznie morfologiczne. Wydaje się jednak, że oktoploid, który występuje częściej niż tetraploid, jest większy i bujniejszy. Ze względu na znaczne podobieństwo oba typy potraktowałam w opisie łącznie. Liście *C. epigeios* są rozplaszczone, ze słabiej zaznaczonymi żebrami; mają one tendencję do zwijania się (fig. 13, 14). Ściśle pośrednie wykształcenie tych cech można stwierdzić u *A. baltica* var. *intermedia*. Natomiast *A. baltica* var. *subarenaria* wykazuje większe podobieństwo do *A. arenaria*. Liście nie zidentyfikowanego typu hiperheksaploidalnego są wyraźnie podobne do *C. epigeios*.

Porównawcze badania anatomiczne zostały przeprowadzone na poprzecznych przekrojach blaszek liściowych. Pod tym względem *A. arenaria* przedstawia dość jednolity typ. Liść tego gatunku jest zwinięty ku górze, dolna powierzchnia gładka, pokryta dość grubą warstwą kutykiuli, na górnej powierzchni silnie wystające żebra gęsto owłosione (fig. 8, 15). Aparaty szparkowe występują tylko na górnej powierzchni liścia. Sklerenchyma zajmuje dużą przestrzeń nad i pod wiązką przewodzącą i sięga aż do epidermy dolnej powierzchni; występuje też pod

Fig. 8—14. Przekroje poprzeczne przez blaszki liściowe (Transverse sections of the leaves): 8 — *A. arenaria*; 9 — *A. baltica* var. *subarenaria*; 10 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ I); 11 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ II); 12 — hiperheksaploid; 13 — *C. epigeios*, tetraploid; 14 — *C. epigeios*, oktoploid.

Fig. 8-14

mezofilem otaczającym niewielkie komórki zawiasowe u podstawy bruzd. Pasma mezofilu ciągnące się po bokach żeber często są przerwane (mniej więcej w połowie wysokości żebra) grupami komórek sklerenchymatycznych. Ten typ liścia można określić zgodnie z Westergaardem jako kseromorficzny. Odmienne przedstawia się budowa liścia *C. epigeios*. Liść ma charakter raczej mezomorficzny. Jest rozplaszczony ze słabo wystającymi żebrami na górnej powierzchni (fig. 13, 14, 19, 21). Aparaty szparkowe występują w górnej i dolnej epidermie. Duże, wysokie komórki zawiasowe leżą w dole płytkich bruzd. Na dolnej, czasami też na górnej powierzchni liścia występują krótkie włoski, które często przybierają tu postać brodaweczek (papillae), wskutek czego liść jest szorstki. Sklerenchyma występuje nad i pod wiązką przewodzącą oraz tworzy małe grupy złożone z kilku komórek ponad dolną epidermą, w miejscach odpowiadających komórkom zawiasowym. Cechy te są wspólne dla typu tetra- i oktoploidalnego. U tetraploida jednak żebra mają nieco inny kształt niż u oktoploida. Są one bardziej strome i oddzielone głębszymi bruzdami. Wydaje się też, że na liściach tetraploida występują liczniej papillae; należy jednak zaznaczyć, że w obrębie typu 56-chromosomowego istnieje pod tym względem pewna zmienność; niektóre rośliny mają liście prawie nagie, a u innych występują włoski lub papillae.

Budowa liścia *A. baltica* var. *intermedia* jest pośrednia między *A. arenaria* i *C. epigeios*. W obrębie tej odmiany dają się stwierdzić dwa typy morfologiczne. Różnią się one dość znacznie również pod względem anatomicznym. *A. baltica* var. *intermedia* odpowiadająca pierwszemu typowi morfologicznemu ma budowę liścia ściśle pośrednią. Żebra liściowe stosunkowo wysokie, tkanka asymilacyjna tworzy nieprzerwane pasma i schodzi aż do epidermy dolnej powierzchni, stykając się z nią jednak tylko na przestrzeni jednej lub najwyżej kilku komórek; komórki zawiasowe średniej wielkości. Włoski są krótkie, rozmieszczone na górnej i rzadziej na dolnej powierzchni. Aparaty szparkowe występują w górnej i dolnej epidermie liścia (fig. 10, 17). Natomiast *A. baltica* var. *intermedia*, odpowiadająca drugiemu typowi morfologicznemu, wykazuje inną kombinację cech obu domniemych form rodzicielskich. Żebra liściowe są nieco niższe, mezofil więcej kontaktuje się z epidermą dolnej powierzchni. Komórki zawiasowe są duże. Włoski występują dość licznie, lecz tylko na górnej powierzchni. Aparaty szparkowe są w gór-

Fig. 15—21. Przekroje poprzeczne przez żebra środkowe blaszek liściowych (Transverse sections of midribs of the leaves): 15 — *A. arenaria*; 16 — *A. baltica* var. *subarenaria*; 17 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ I); 18 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ II); 19 — *C. epigeios*, tetraploid; 20 — hiperheksaploid; 21 — *C. epigeios*, oktoploid.

15

16

17

18

19

20

21

Fig. 15—21

Fig. 22—28. Kwiaty (Flowers): 22 — *A. arenaria*; 23 — *A. baltica* var. *subarenaria*; 24 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ I); 25 — *A. baltica* var. *intermedia* (typ II); 26 — *C. epigeios*, tetraploid; 27 — hiperheksaploid; 28 — *C. epigeios*, oktoploid.

nej i z rzadka w dolnej epidermie (fig. 11, 18). Spośród trzech typów *A. baltica*, var. *subarenaria* wykazuje w budowie anatomicznej największe podobieństwo do *A. arenaria*. Liść tej odmiany jest na dolnej powierzchni gładki, pokryty cieńszą warstwą kutykuli. Żebra nieco niższe, niż u *A. arenaria*, są pokryte na górnej powierzchni stosunkowo długimi włoskami (fig. 9, 16). Tkanka asymilacyjna, rzadko przerywana bocznymi grupami komórek sklerenchymatycznych, schodzi niżej do epidermy dolnej powierzchni, chociaż na ogół nie styka się z nią. Aparaty szparkowe występują tylko w górnej epidermie liścia. Komórki zawiasowe są nieco większe.

Budowa anatomiczna nowego nie zidentyfikowanego typu hiperheksa-

ploidalnego jest bardzo podobna do *C. epigeios*. Dotyczy to ogólnego rozmieszczenia tkanek, kształtu żeber itd. (fig. 12, 20).

Kwiatostan *A. arenaria* to zbity kłosokształtna wiecha o jasnożółtej, prawie białej barwie. Kłoski jednokwiatowe, duże. Plewki prawie jednakowej długości. Zewnętrzna plewka opatrzona małym ząbkem (ość) umieszczonym tuż pod szczytem. Włoski u podstawy plewek krótkie (fig. 22).

Kwiatostan *C. epigeios* jest luźną wiechą o różnej barwie. Znajdowałam kwiatostany brunatne, zielone, fioletowo-zielone, brunatnoczerwone. Kłoski są jednokwiatowe. Kwiaty znacznie mniejsze niż u *A. arenaria*. Plewki nierównej długości: plewka wewnętrzna znacznie mniejsza od zewnętrznej. Plewka zewnętrzna opatrzona ością, która wychodzi z jej grzbietu i sięga poza szczyt. Włoski u podstawy dłuższe od plewek (fig. 26, 28). Poszczególne populacje *A. arenaria* są na ogół jednolite pod względem morfologicznym, natomiast populacje *C. epigeios* wykazują znaczną zmienność. Dotyczy ona głównie kwiatostanów, które mogą być mniej lub więcej zbite i wykazywać różnice wielkości oraz zabarwienia. Zmienność wykazują też pewne cechy kwiatu (długość włosków, ości, plewek). Bardzo podobny pod względem morfologicznym do *C. epigeios* okazał się nie zidentyfikowany typ hiperheksaploidalny. Jego kwiatostan jest wiechowaty. Kłoski jednokwiatowe. Kwiaty na ogół podobne do kwiatów *C. epigeios*, jednakże są nieco większe; plewki są nieco dłuższe, mają dłuższą ość i dłuższe włoski u podstawy (fig. 27). Z opisanych przez Westergaarda odmian *A. baltica* największe podobieństwo do *A. arenaria* pod względem morfologii kwiatów wykazuje

Fig. 29. Morfologia pylników (Morphology of the anthers): a — *A. arenaria*; b — *A. baltica* var. *subarenaria*; c — *A. baltica* var. *intermedia* (typ I); d — *A. baltica* var. *intermedia* (typ II); e — *C. epigeios*, tetraploid; f — hiperheksaploid; g — *C. epigeios*, oktoploid.

var. *subarenaria*, chociaż i u tej odmiany można stwierdzić pewien stopień niejednorodności. Kwiatostany zwykle czerwono-brunatne, mogą być większe lub mniejsze, luźniejsze lub bardziej zbite. Budowa kwiatu jest mniej więcej jednolita; plewki nieco krótsze niż u *A. arenaria*; włoski u ich podstawy dłuższe i wyraźniej zaznaczony ząbek (ość) na plewce zewnętrznej (fig. 23). Cechy ściśle pośrednie między *A. arenaria* i *C. epigeios* można stwierdzić u *A. baltica* var. *intermedia*. Odmiana ta jednak

Fig. 30. Ziarna pyłku (Pollen grains): a — *A. arenaria*; b — *A. baltica* var. *subarenaria*; c — *A. baltica* var. *intermedia* (typ I); d — *A. baltica* var. *intermedia* (typ II); e — *C. epigeios*, tetraploid; f — hiperheksaploid; g — *C. epigeios*, oktoploid.

Tabella 2 - Tabella 2

[illegible]

nie jest jednolita pod względem morfologicznym. W badanym materiale znalazłam różnice odpowiadające wymienionym poprzednio obu typom morfologicznym. Pierwszy z nich ma bujne kwiatostany; wiechy są rozpięzchłe, podobnie jak u *C. epigeios*. Podobieństwo do *A. arenaria* wyrażone jest przez obecność stosunkowo dużych plewek, ale różnica długości obu plewek i występowanie stosunkowo długiej ości niemal na szczycie plewki zewnętrznej przesuwają podobieństwo w kierunku *C. epigeios* (fig. 24). Typ drugi ma mniej bujne kwiatostany, krótsze plewki i krótszą ość nieco poniżej szczytu plewki zewnętrznej (fig. 25). Podobne przejście od *A. arenaria* poprzez *A. baltica* var. *subarenaria* i *A. baltica* var. *intermedia* do *C. epigeios* wykazują też wielkości pylników (fig. 29).

Dla pełniejszego obrazu przeprowadziłam też analizę morfologii i płodności pyłku. Pomiary zostały wykonane na 100 ziarnach pyłku z każdej badanej rośliny. Wyniki ilustrują odpowiednie rysunki (fig. 30 oraz tabela 2). Jak wynika z przeprowadzonych badań, średnica ziarn pyłku *A. arenaria* waha się od 17,5—47,5 μ . Wśród tak różnych co do wielkości ziarn, spotkać można ziarna olbrzymie, być może o nie zredukowanej liczbie chromosomów. W każdej próbce pyłku znaleźć też można ziarna zdegenerowane, które stanowią przeciętnie kilkanaście procent. Oba typy chromosomowe *C. epigeios* mają nieco mniejsze ziarna pyłku (średnica ziarn pyłku tetraploida osiąga rozmiary 20—32,5 μ , a oktoploida 20—40 μ). Pyłek zawiera również dość znaczny procent ziarn zdegenerowanych. Różnice płodności u poszczególnych roślin są bardzo znaczne (tabela 2). U wszystkich typów *A. baltica* ziarna pyłku są prawie całkowicie zdegenerowane i dlatego średnica ich jest na ogół mniejsza niż u domniemanych gatunków rodzicielskich. Z rzadka znaleźć można w próbkach pyłku po jednym lub najwyżej kilka ziarn żywych na 100 przebadanych. Występowanie mikrocytów w licznych próbkach zdaje się być wynikiem zakłóceń w przebiegu mejozy w komórkach macierzystych pyłku. U hiperheksaploidalnego nie zidentyfikowanego typu pyłek jest prawie zupełnie zdegenerowany. Występują w nim też mikrocyty. Ziarna żywe stanowią zaledwie kilka procent.

DYSKUSJA

Badania niniejsze obejmują populacje z sześciu stanowisk we wschodniej części polskiego wybrzeża Bałtyku. Oprócz trzech najczęstszych typów:

Ammophila arenaria $2n=28$

Ammophila baltica var. *subarenaria* $2n=42$

Calamagrostis epigeios $2n=56$

podanych poprzednio przez A. S z w a b o w i c z i występujących prawie we wszystkich zbadanych przeze mnie stanowiskach, znalazłam jeszcze dwa znacznie rzadsze typy opisane przez W e s t e r g a a r d a:

Ammophila baltica var. *intermedia* $2n=28$

Calamagrostis epigeios $2n=28$

Interesujące było również wykrycie w jednym stanowisku (Mikoszewo) hiperheksaploidalnego typu podobnego do *C. epigeios*. Podobieństwo to jest silnie zaakcentowane zarówno jeśli chodzi o morfologię kwiatów, jak i szczegóły budowy anatomicznej liści. Typ ten ma liczbę chromosomów $2n=43-44$ i prawie całkowicie bezpłodny pyłek. Jest on trudny do zidentyfikowania wyłącznie na podstawie analizy morfologicznej, anatomicznej i kariologicznej.

Trzecia bardzo rzadka odmiana *A. baltica*, tj. *A. baltica* var. *epigeoidea* powstała według W e s t e r g a a r d a z międzyrodzajowego skrzyżowania *A. arenaria* $2n=28 \times C. epigeios$ $2n=56$. Mieszaniec ten ma zatem $2n=42$. Wobec znacznej przewagi kompleksów chromosomowych *C. epigeios* wykazuje on bardzo znaczne podobieństwo do tego gatunku; z tego powodu cechy *A. arenaria* są u tego mieszańca trudno uchwytne. Być może, że opisany przeze mnie hiperheksaploid ma właśnie takie pochodzenie; wydaje się jednak, że nie jest on identyczny z odmianą *epigeoidea*, chociażby ze względu na to, że jest on aneuploidem o liczbie chromosomów $2n=43-44$. Można również przypuszczać, że opisany przeze mnie typ jest wynikiem krzyżowania *A. baltica* var. *intermedia* z *C. epigeios* $2n=56$. U takiego mieszańca cechy *A. arenaria* uległyby zatarciu jeszcze w znaczniejszym stopniu. Nasuwa się również inne przypuszczenie co do powstania hiperheksaploida; może on przedstawiać produkt skrzyżowania okto- i tetraploidalnego typu *C. epigeios*; taki śródgatunkowy mieszaniec byłby ściśle heksaploidalny $2n=42$. Jak wynika z badań N y g r e n a nad *C. epigeios* w Skandynawii taki typ heksaploidalny ma stosunkowo dobry pyłek, płodny w około 75%. Natomiast znaleziony w toku niniejszych badań hiperheksaploid ma pyłek prawie całkowicie zdegenerowany, co być może wiąże się z jego aneuploidalną liczbą chromosomów. Wydaje się, że ostateczne rozstrzygnięcie pochodzenia tej formy można by uzyskać dopiero na drodze krzyżowań.

Co się tyczy pochodzenia *A. baltica* var. *intermedia*, to według W e s t e r g a a r d a w jej powstaniu brał udział tetraploidalny typ *C. epigeios* $2n=28$ i *A. arenaria* $2n=28$. Mieszaniec ma zatem liczbę chromosomów $2n=28$. Pod względem morfologicznym i anatomicznym jest to typ ściśle pośredni, ponieważ organizmy rodzicielskie wnoszą tu jednakową liczbę genomów. Wyniki niniejsze przemawiają na korzyść tej koncepcji dotyczącej pochodzenia odmiany *intermedia*. Istnienie zmienności morfologicznej i anatomicznej u var. *intermedia* może mieć w pewnym stopniu charakter modyfikacji; jest jednak bardziej prawdopodobne, że

wiąże się ona z niejednorodnością genetyczną w obrębie *C. epigeios*, na co już zwrócił uwagę Westergaard; może ona wpływać na różnice w wyglądzie mieszańców.

Pochodzenie odmiany: *A. baltica* var. *subarenaria* pozostaje nadal problemem otwartym. Mieszaniec ten ma liczbę chromosomów $2n=42$, co mogłoby sugerować, że powstał on w wyniku skrzyżowania *C. epigeios* $2n=56$ z *A. arenaria* $2n=28$; jednakże przeczy tej koncepcji jego podobieństwo, wyraźnie przesunięte w kierunku *A. arenaria*, zarówno jeśli chodzi o morfologię kwiatostanów, jak o szczegóły budowy anatomicznej liści. Westergaard przypuszcza, że skład genomów tej odmiany jest następujący: 28 chromosomów *A. arenaria* + 14 chromosomów *C. epigeios*. Odnośnie do powstania tej odmiany Westergaard wysunął dwa przypuszczenia: albo istnieje oktoploidalny typ *A. arenaria* $2n=56$ i on bierze udział w wytworzeniu tego mieszańca, albo *A. arenaria* wytwarza nie zredukowane gamety zdolne do funkcjonowania przy krzyżowaniu z tetraploidalnym typem *C. epigeios*. Pierwsza ewentualność wydaje się mało prawdopodobna, gdyż dotąd w ogóle nie jest znana *A. arenaria* o liczbie chromosomów $2n=56$. Pozostawałaby druga możliwość: udział nie zredukowanych gamet *A. arenaria* w powstaniu tej formy. Wprawdzie Westergaard nie obserwował w mejozie komórek macierzystych pyłku *A. arenaria* zakłóceń prowadzących do zachowania nie zredukowanej liczby chromosomów, lecz stwierdzone w toku mojej pracy występowanie olbrzymich ziarn pyłku sugeruje, że takie zjawisko może czasami występować. Interesujące byłoby również przeprowadzenie badań nad mejozą w zalążkach *A. arenaria* w celu sprawdzenia, czy nie występują tam sporadycznie zakłócenia prowadzące do zachowania w komórkach jajowych nie zredukowanej liczby chromosomów. Po zapłodnieniu ich pyłkiem niższego typu chromosomowego *C. epigeios* ($2n=28$), mógłby powstać typ odpowiadający *A. baltica* var. *subarenaria* w myśl koncepcji Westergaarda. Badania embriologiczne nie były dotąd prowadzone ani u *A. arenaria*, ani u mieszańców. Mogłyby one przyczynić się do wyjaśnienia pochodzenia *A. baltica* var. *subarenaria*.

Na podstawie wyników badań Westergaarda potwierdzonych w toku niniejszej pracy można zatem uważać, że *A. baltica* jest gatunkiem powstałym w wyniku krzyżowania międzyrodzajowego: *C. epigeios* $\times$ *A. arenaria*.

Należy zaznaczyć, że znane są w przyrodzie liczne przykłady powstawania nowych gatunków na drodze krzyżowań międzygatunkowych i stabilizacji typu przez podwojenie liczby chromosomów u mieszańców. Wystarczy wspomnieć chociażby trawę *Spartina Townsendi* (Huskins 1931, cyt. wg Skalińskiej 1958), która powstała w wyniku spon-tanicznego skrzyżowania europejskiej *S. stricta* $2n=56$ z amerykańską *S. alterniflora* $2n=70$ i podwojenia liczby chromosomów. Mieszaniec

osiągnął liczbę $2n=126$; odznacza się on zwiększoną żywotnością i siłą ekspansji, dzięki czemu opanował wybrzeża Europy zachodniej. Podobnych przykładów można przytoczyć więcej. *Penstemon neotericus* (Clausen 1933) oraz *Saxifraga Nathorsti* (Böcher 1941) są przykładem gatunków pochodzenia mieszańcowego, powstałych na takiej samej drodze; stabilizacja ich nastąpiła w wyniku podwojenia liczby chromosomów.

W przeciwieństwie do tych przykładów *A. baltica*, u której nie nastąpiło podwojenie liczby chromosomów, zachowała charakter mieszańcowy wiążący się z całkowitą bezpłodnością. Dużą żywotność zawdzięcza ten mieszańiec zdolności rozmnażania wegetatywnego.

Należy wspomnieć, że w jednym przypadku u formy nie zidentyfikowanej (hiperheksaploida) zostało stwierdzone przeze mnie spontaniczne podwojenie liczby chromosomów w jednej komórce merystemu stożka wzrostu korzenia. Podobne zjawiska obserwowane były również u pewnych roślin z Tatr: *Gentiana Clusii* (Skalińska 1951), u której poliploidalne komórki wytworzyły duży sektor w korzonku, *Ranunculus glacialis* (Bauer 1954), *Soldanella* L. Sateczek 1952). Podobne zjawisko występujące w stożku wzrostu pędu mogłoby doprowadzić w dalszym rozwoju do wykształcenia pędów i kwiatostanów o podwojonej liczbie chromosomów, podobnie jak u *Primula Kewensis* (Newton i Pellew 1929), i do uzyskania płodności.

STRESZCZENIE I WNIOSKI

Praca niniejsza obejmuje porównawcze badania kariologiczne, morfologiczne i anatomiczne nad *Ammophila baltica* (Flügge) Link i jej domniemanymi gatunkami rodzicielskimi: *Ammophila arenaria* (L.) Link i *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Badania zostały przeprowadzone na materiale pochodzącym z sześciu stanowisk polskiej części wybrzeża Bałtyku (Stogi, Sobieszewo, Jelitkowo, Mikoszewo, Jurata i okolice Jastrzębiej Góry). Pozwoliły one stwierdzić, że:

1. *A. baltica* wykazuje charakter mieszańcowy; niniejsze wyniki potwierdzają przypuszczenie, że jest ona produktem skrzyżowania *A. arenaria* $\times$ *C. epigeios*. *A. baltica* jest dość znacznie zróżnicowana. W zbadanym materiale była reprezentowana przez dwie (podane wcześniej przez Westergaarda z Danii) odmiany: *subarenaria* $2n=42$ i *intermedia* $2n=28$. W obrębie odmiany *intermedia* dało się ponadto wykryć zróżnicowanie na dwa odmienne typy morfologiczne. Niniejsze badania przemawiają na korzyść koncepcji Westergaarda co do pochodzenia odmiany *intermedia*: jest ona wynikiem skrzyżowania *A. arenaria* i *C. epigeios* $2n=28$. Otwartym problemem pozostaje jednak nadal pochodzenie odmiany *subarenaria*.

2. *A. arenaria* jest gatunkiem jednolitym; we wszystkich stanowiskach reprezentowana ona była przez typ 28-chromosomowy.

3. *C. epigeios* wykazuje śródgatunkowe zróżnicowanie kariologiczne i występuje jako typ oktoploidalny $2n = 56$ oraz tetraploidalny $2n = 28$.

Badania niniejsze doprowadziły ponadto do wykrycia nie znalezionej przez Westergaarda hiperheksaploidalnego typu zbliżonego do *C. epigeios*. Jest on jednak trudny do zidentyfikowania. Być może dalsze badania przyczynią się do wyjaśnienia jego powstania.

Praca niniejsza została wykonana w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu Jagiellońskiego. Składam serdeczne podziękowanie Pani Prof. dr M. Skalińskiej za stałe zainteresowanie postępami mej pracy oraz cenne rady i wskazówki udzielane mi w czasie przeprowadzania badań.

Zakład Anatomii i Cytologii Roślin UJ
w Krakowie

(Wpłynęło dn. 11. I. 1964 r.)

SUMMARY

The origin of *Ammophila baltica* (Flügge) Link regarded as an intergeneric hybrid *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth $\times$ *Ammophila arenaria* (L.) Link has been elucidated by Westergaard (1943) on the basis of detailed morphological, anatomical and cytological studies of populations from the coasts of Denmark. The present paper gives a similar analysis of populations of *Ammophila baltica* and its putative parents occurring on dunes along the Baltic coast in Poland (Map of habitats see Fig. 1).

The majority of the results obtained in the course of the present study is in accordance with the results of Westergaard. Some differences, however, could be observed.

The occurrence of the following chromosomic types could be established: *Ammophila arenaria* proved to be cytologically uniform with the tetraploid chromosome number ($2n=28$, Fig. 2).

Calamagrostis epigeios shows a polyploid differentiation. In the area explored it is represented by two chromosomic types: $2n=28$ and 56 (Figs 3, 4), the higher chromosomic type being notably more frequent.

In *Ammophila baltica*, likewise, two different chromosome numbers were found, in accordance with the results of Westergaard. The identification of the varieties of *A. baltica* distinguished by this author was based in the present paper on detailed comparative studies of the flower morphology (Figs. 23, 24, 25) and of the anatomy of the leaves (Figs 9, 10, 11).

A. baltica var. *intermedia* ($2n=28$, Fig. 5) seems to be of rare occurrence. It originated, according to Westergaard, from a spontaneous cross of *A. arenaria* with the tetraploid type of *C. epigeios*. It should be noted that two different types were detected within this variety in the material studied; although, on the whole, both are intermediate between the putative parent species, each represents a different combination of their morphological and anatomical features (Figs 10, 11, 24, 25). Such a differentiation was not observed by Westergaard. It seems to be due to some degree of diversity occurring within *C. epigeios*.

A. baltica var. *subarenaria* ($2n=42$, Fig. 6) is evidently the most common type widespread in different parts of the Baltic coast. It shows a distinct prevalence of the characters of *A. arenaria* (Figs 9, 16, 23, 29b). Its origin is not quite clear. According to Westergaard, it cannot be regarded as a cross-product of the octoploid *C. epigeios* with *A. arenaria*, in spite of its hexaploid chromosome number. The assumption of Westergaard that it could have arisen from a cross of the tetraploid *C. epigeios*, however, with the part of an unreduced gamete of *A. arenaria*, gets some support in the fact that in the pollen of *A. arenaria* giant grains could be found in the course of the present study.

The third variety, var. *epigeoidea* ($2n=42$), which according to Westergaard represents the rarest type in Denmark, could not be detected on the Polish coast.

On the other hand, a different type with a hyper-hexaploid chromosome number ($2n=43-44$) (Fig. 7) was found in a single habitat. The origin of this type is difficult to elucidate. In view of its pronounced similarity to *C. epigeios*, it could have arisen from a spontaneous intra-specific cross of the two chromosomic types; it differs, however, from the exactly hexaploid *C. epigeios*, reported by Nygren from Scandinavia by the excess of one or two chromosomes resulting probably from some meiotic disturbances, and by an almost complete pollen sterility. Another possibility, that of a spontaneous cross of the octoploid *C. epigeios* with *A. baltica* var. *intermedia* should be also taken into consideration in view of the occasional formation of viable pollen grains. It is evident that in such a cross-product it would be extremely difficult to discern the features of *A. arenaria*.

The present study has been carried out in the Institute of Plant Anatomy and Cytology of the Jagellonian University in Kraków. I desire to express my sincere gratitude to Professor Dr. M. Skalińska for her constant interest as well as for guidance, valuable advice and suggestions throughout the course of this work.

LITERATURA

- Avdulov N. P., 1931, Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen, Leningrad.
- Bauer Z., 1954, Badania cytoekologiczne nad trzema gatunkami tatrzańskimi rodzaju *Ranunculus* L., „Acta Soc. Bot. Pol.” 23: 229—242.
- Böcher T., 1941, On the origin of *Saxifraga Nathorsti* (Dusèn) v. Hayek, Medd. Grönl. 131(2): 1—14.
- Clausen J., 1933, Cytological evidence for the hybrid origin of *Penstemon neotericus* Keck, Hereditas 18: 65—76.
- Guinochet M., 1942—1943, Recherches de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes de la Région méditerranéenne occidentale, Rev. de Cytol. et de Cytophysiol. végét., 209—211.
- Kulczyński S., 1932, Atlas Flory Polskiej IV/2, Gramineae (pars 2).
- Löve A. and Löve D., 1961, Chromosome numbers of central and north-west European plant species, Opera Botanica 5.
- Metcalf C. R., 1960, Anatomy of the Monocotyledons I. Gramineae, Oxford.
- Newton W. C. F. and Pellew C., 1929, *Primula Kewensis* and its derivatives, Jour. of Gen. 20: 405—466.
- Nielsen E. L., 1939, Grass studies III. Additional somatic chromosome complements, Amer. Jour. of Bot. 26: 366—372.
- Nygren A., 1946, The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis*, Hereditas 32: 133—262.

- Satczek K., 1952, Cytological studies in species of the genus *Soldanella* L. from the Polish Carpathians, *Bul. Acad. Polon. Sc. Ser. B*: 285—299.
- Skalińska M., 1951, Cytological studies in *Gentiana*-species from the Tatra and Pieniny Mts, *Bul. Acad. Polon. Sc. Ser. B*: 119—136.
- Skalińska M., Banach-Pogan E., Wcisło H. et al., 1957, Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms, *Acta Soc. Bot. Pol.* 26: 215—246.
- Skalińska M., 1958, Pochodzenie gatunków roślinnych w świetle cytogenetyki. *Zeszyty Problemowe „Kosmos“ zeszyt 8*: 117—138.
- Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., 1953, *Rośliny Polskie*, Warszawa.
- Tischler G., 1950, *Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*, S-Gravenhage, W. Junk.
- Westergaard M., 1943, Cyto-taxonomical studies on *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Ammophila arenaria* (L.) Link, and their hybrids (*Ammophila baltica* (Flügge) Link). *Det Kongl. Danske Vidensk.-Selsk. Biol. Skr.* Bd. II, Nr 4: 1—66.
- Wulff H. D., 1937, Chromosomenstudien an der schleswigholsteinischen Angiospermen-Flora. I. *Ber. der Deutsch. Botan. Ges* 55: 262—269.