The variability of the pollen grains of *Picea excelsa* Link

J. DYAKOWSKA

The possibility of determination of the specific appartenance of single pollen grains separated from the plant is a fundamental problem in applied palynology e.g. palaeopalynology. This, however, is not an easy task, because the difference in the shape, size and sculpture of pollen grains of the species belonging to the same genus are so small that they escape our direct observation. Therefore, biometrical methods are sometimes used in palynology; even if they do not allow to determine the particular specimens, they at least help to state the presence of two or more forms in the whole mass of dispersed sporomorphs. Such research must of course be based first of all upon an exact knowledge of the variability of the pollen grains of a given species. However even biometrical methods often fail, if we only measure the size and do not pay attention to the shape, as the curves of variability of size of closely related species often overlap in such a way, that the determination of species on this basis is not possible and even the statement of the presence of two or more species in a sample is impossible or at least doubtful.

The subject of this paper is the variability of the size and shape of pollen grains of the recent spruce (*Picea excelsa* Link.) which will perhaps allow us to distinguish the pollen of this species from that of the other species living in Europe (*P. obovata*, *P. omorica*).

The graphical method of comparing the shapes introduced to science by J. Jentys-Szaferowa (1951, 1959) was adopted in this research because applying biometrical measurements this method allows to examine not only the variability of size but also that of shape.

The material examined was derived from 15 localities, 7 of them in Poland, 3 in the Soviet Union, 2 in Southern Finland, one in each of the following countries: Jugoslavia, Switzerland and Sweden. The author endeavoured to obtain the pollen from natural localities only; in Poland it was gathered first of all in the National Parks (Fig. 1).

The pollen from the Tatra Mountains was gathered from 5 trees growing in the valley Mała Łąka at the altitude of 950—955 m a.s.l. and from one tree at the altitude of 1200 m a.s.l. In the Pieniny Mountains pollen was gathered from 3 trees in Zielone Skałki, 2 in Uroczysko Stolarzówka and 1 on Macalowa

Fig. 1. 1—15 Localities.

1 — The Tatra Mts, 2 — The Pieniny Mts, 3 — Babia Góra, 4 — The Gorce Mts, 5 — Ojców, 6 — The Świętokrzyskie Mts, 7 — Białowieża, 8 — Mińsk, 9 — Witebsk, 10 — Leningrad, 11 — Finland I, 12 — Finland II, 13 — Medvoda, 14 — Lausanne, 15 — Granhammer. I—II — The south-western area of *Picea excelsa*, III — The north-eastern area of *Picea excelsa* (after K. Rubner 1953).

1—15 Stanowiska:

1 — Tatry, 2 — Pieniny, 3 — Babia Góra, 4 — Gorce, 5 — Ojców, 6 — Góry Świętokrzyskie, 7 — Puszcza Białowieża, 8 — Mińsk, 9 — Witebsk, 10 — Leningrad, 11 — Finlandia I, 12 — Finlandia II, 13 — Medvoda, 14 — Lozanna, 15 — Granhammer. I, II — Południowo-zachodnie zasięgi *Picea excelsa*, III — Północno-wschodni zasięg *Picea excelsa* (według K. Rubnera 1953)

Góra. In the Babia Góra National Park 6 of the trees examined grow along Polana Stanów (section 141), 5 along Dolny Płaj at Czarny Szlak, 5 along Górny Płaj (sect. 180), 2 at the foot of Mt. Sokolica (sect. 181a) at the altitude of 1200 m a.s.l., 3 in section 180 (Sokolica) at the altitude of 1360 m a.s.l. and 1 in section 181a (Sokolica) at the altitude of 1367 m. a.s.l. From the Gorce Mountains pollen was collected only from two specimens growing near Spalone (sect. 4) and near the forester's hut at Obidowa. In the Ojców National Park 5 of the trees examined grow in the forestry Korona—Złota Góra, 4 — in that of Pieskowa Skała (sect. 3). In the Świętokrzyski National Park the flowers were gathered from 2 trees in Wilkowska Valley (sect. 20) and from 2 trees growing on the northern slopes of the range Łysogóry (sect. 141h and 166d). The pollen from Puszcza Białowieża differs in some way from that of the other samples. A part of this pollen was gathered from 9 trees in several types of the forest (sect. 398, 369, 314, 224, 287).

Besides this pollen derived from trees, 5 surface samples of peat (obtained after removing living parts of plants) were examined and pollen grains of spruce measured. These samples of peat were gathered by M. Dąbrowski during his palynological research on the history of the Białowieża primeval forest. I wish to thank here Dr Dąbrowski for his kindness in placing his peat samples at my disposal. From the White Ruthenia pollen of 2 trees in the forestry Pleszczenickie (province of Minsk) and of 3 trees in the forestry Lepielskie (province of Witebsk) was received. The rest of the material from the Soviet Union was derived from 8 trees growing at Lake Kałgałowskie near Leningrad. The material marked "Finland I" on Table I was derived from Lahti (*Tavastia australis*) and Kerava (*Nylandia*) — "Finland II" from Tohnajärvi (*Karelia borealis*), Korpiselka (*Tavastia australis*) and Savonaranta (*Savonia borealis*). The Yugoslavian material was collected from one tree in the locality Medvoda, the Swiss from 8 trees in Bois du Joret near Lausanne, the Swedish from one tree in Granhammer (Central Sweden).

I wish to express my cordial thanks to all persons who helped me to acquire the material for my research, i.e. the Polish and foreign botanists and the staff of the Polish National Parks for gathering the flowering twigs of spruce, which sometimes is not an easy task. I would like also to express my gratitude to Prof. J. Jentys-Szaferowa for her methodical advice.

In consequence of the difficulties in the acquisition of the material for the research, this material is not statistically uniform, because the particular samples differ remarkably in the number of trees examined. This may, of course, be source of error.

The pollen of each tree was separately gathered to a paper bag. It was acetolised also separately by Erdtman's method and 10 pollen grains were measured from each tree. The pollen grain underwent 11 measurements, 6 of which concerned its size and 5 its angles (Table 1).

These measurements, together with the values representing the ratios of the particular features, make the 15 characters used for the drawing of the lines of size and shape of the pollen grains (Fig. 2, Tab. 2).

All the measurements necessary for the drawing of the graphs were made on the pollen grains lying in the equatorial position. Several measurements were also made in the polar position, but they did not prove usefull as it was very difficult to find pollen grains lying in a really polar position on the slide; the majority of the grains lie on the slide more or less obliquely.

The measurements of size were made directly under the microscope with the aid of a scaled occular. To measure the angles, each pollen grain was photographed on photographic paper and the angles were measured on the negatives obtained in this way.

The average value of the 15 characters obtained by measuring the pollen of all the 15 localities examined served as the unit of comparison for the graphs drawn after the J. Jentys-Szaferowa method (Table 3).

Table 1

Characters Cechy	I. The Tatra Mts, National Park, 6 trees Tatrzański Park Narodowy, 6 drzew	II. The Pieniny Mts, National Park, 6 trees Pieniński Park Narodowy, 6 drzew	III. Babia Góra, National Park, 21 trees Babiogórski Park Narodowy, 21 drzew	IV. The Gorce Mts, 2 trees Gorce, 2 drzewa	V. Ojców, National Park, 9 trees Ojcowski Park Narodowy, 9 drzew	VI. The Świętokrzyskie Mts, National Park, 4 trees Świętokrzyski Park Narodowy, 4 drzewa
1. Height of the body (in μ) Wysokość korpusu (w μ)	59.54	55.10	69.16	56.00	50.62	53.04
2. Breadth of the body (in μ) Szerokość korpusu (w μ)	66.60	68.00	81.28	60.60	64.76	63.10
3. Height of the crest (in μ) Wysokość grzebienia (w μ)	2.44	2.58	2.62	2.52	2.32	2.48
4. Height of the crest in percentage of the height of the body Wysokość grzebienia w procencie wysokości korpusu	4.14	4.76	3.88	4.52	4.60	4.58
5. Depth of the air-sac (in μ) Głębokość worka (w μ)	48.74	45.82	58.32	47.80	43.18	47.54
6. Height of the air-sac (in μ) Wysokość worka (w μ)	22.16	24.60	28.18	23.80	24.86	27.34
7. Base of the air-sac (in μ) Podstawa worka (w μ)	50.90	48.04	59.62	51.40	44.08	46.80
8. Ratio of the height of the body to its breadth Stosunek wysokości korpusu do jego szerokości	0.90	0.81	0.84	0.94	0.78	0.84
9. Ratio of the depth of the air-sac to its height Stosunek głębokości worka do jego wysokości	2.35	1.95	2.17	1.97	1.81	1.81
10. Ratio of the depth of the air-sac to its base Stosunek głębokości worka do jego podstawy	0.96	0.97	0.98	0.92	0.96	1.01
11. Angle α Kąt α	25.80	26.67	25.69	19.90	27.19	28.92
12. Angle β Kąt β	10.82	8.01	8.96	8.30	7.74	6.15
13. Angle γ Kąt γ	164.75	164.69	154.85	177.50	170.02	169.35
14. Angle δ Kąt δ	35.13	39.69	27.51	37.20	48.69	45.02
15. Angle ϵ Kąt ϵ	156.00	155.90	140.82	167.40	154.06	155.55

The character 1—3 and 5—7 give a general idea of the size of the pollen grain. The measuring of the value of character 5 (the depth of the air-sac) made special difficulties. The shape of the air-sacs of some pollen grains is similar to a part of a circle ($3/4$ of a circle). In these

VII. Białowieża National Park, 9 trees and 5 surface samples Białowieża Park Narodowy, 9 drzew i 5 próbek powierzchniowych	VIII. Province of Minsk, Pleszczenickie, 2 trees Okolice Mińska, Leśnictwo Pleszczenickie, 2 drzewa	IX. Province of Witebsk, Lepielskie, 3 trees Okolice Witebska, Leśnictwo Lepielskie, 3 drzewa	X. Province of Leningrad, The Kałgałowskie Lake, 8 trees Jezioro Kałgałowskie koło Leningradu, 8 drzew	XI. Finland I, 2 trees Finlandia I, 2 drzewa	XII. Finland II, 3 trees Finlandia II, 3 drzewa	XIII. Jugoslavia, Medvoda, 1 tree Jugosławia, Medvoda, 1 drzewo	XIV. Switzerland, Bois du Joret near Lausanne, 8 trees Szwajcaria, Bois du Joret koło Lozanny, 8 drzew	XV. Sweden, Granhammer, 1 tree Szwecja, Granhammer, 1 drzewo	The arithmetic means Średnie arytmetyczne
55.66	68.40	67.74	61.24	63.60	65.14	62.80	66.94	59.40	60.96
72.38	86.50	85.00	74.68	77.50	79.34	81.60	83.84	69.20	74.29
2.76	2.98	3.52	2.61	3.12	2.96	2.90	2.68	2.50	2.75
4.98	4.41	5.23	4.86	5.13	4.66	4.66	4.06	4.26	4.58
51.26	61.90	60.26	55.44	59.00	54.06	54.60	55.18	47.00	52.67
27.92	34.40	36.86	31.00	29.10	26.74	30.60	29.64	26.20	28.23
47.62	57.10	57.14	50.52	54.00	51.06	51.60	58.00	50.40	51.88
0.78	0.79	0.80	0.80	0.82	0.82	0.77	0.79	0.87	0.82
1.90	1.86	1.68	1.86	2.04	2.14	1.85	1.93	1.83	1.94
1.08	1.09	1.05	1.11	1.08	1.06	1.05	0.96	0.94	1.02
27.32	28.30	27.27	26.92	23.15	28.80	29.40	29.26	22.10	26.44
9.40	7.30	8.66	8.33	8.40	8.97	5.80	8.89	11.80	8.50
139.39	139.20	138.04	125.81	128.50	143.27	121.50	154.62	163.40	150.33
24.63	19.30	16.44	15.29	4.55	22.70	9.40	35.87	28.50	27.33
137.97	141.80	139.85	140.08	145.00	140.47	148.30	146.72	163.40	148.89

cases the depth of the air-sac is easy to measure and it is equal to the diameter of the circle. But among the pollen grains of *Picea excelsa* we also meet another type with a rather irregular parabolic outline of air-sacs. This outline runs from the angles γ and ϵ parallelly or slightly

convergent and changes abruptly in points c and c into the semicircular curve. In such pollen grains the value of character 5 (the depth of the air-sac) was measured on the line parallel to the base of air-sac joining the points where the curving of the outline begins. In such cases the value of character 5 is equal to that of character 7 (the base of the air-sac) or a little smaller.

Character 4 indicating the height of the crest expressed in percentage of the height of the body shows whether the crest is large or small. Character 8 i.e. the height/breadth ratio of the body, determines the shape of the body; it is nearly circular, if the value of character 8 approaches 1, or it may be more or less elliptical if the value is lesser than 1. Character 9, the ratio of the depth of the air-sac to its height, shows the shape of the air-sac; the smaller is this ratio the more convex is the sac. Character 10, the ratio of the depth of the air-sac to its base is very important for the shape. If this value is equal to or lesser than 1, the outline of the air-sac resembles a semicircle set on

Fig. 2. The 15 characters according to which the lines of size and shape were drawn

15 cech, według których kreślono linie wielkości i kształtu

the body with its diameter, or a parabola. If, on the other hand, the value of character 10 exceeds 1, the outline of the air-sac is larger than a semicircle and the air-sac is set on the body with its chord.

The angles are of course also very important for the characteristics of the shape. Angle α shows whether the back of the body, i.e. its proximal outline, is convex or flattened; angle β decides upon the distal bases of the air-sacs being close or distant. The angles γ and δ character-

ise the way in which the air-sacs are set on the proximal side of the body. The more obtuse is angle γ the more the outline of the whole grain resembles an oval and the outline of the back of the body passes gently in the outline of the air-sac. When angle γ is small the value of angle δ is either also small or even negative, which is always connected with character 10 being more than one, the air-sacs do not fit the body and the outline of the whole pollen grain reminds that of the pollen of *Abies*.

A glance at the angular lines representing the ratios of local samples to the comparative unit in the 15 characters mentioned above enables us to state that the examined population of *Picea excelsa* includes two distinct types of pollen: they differ both in size and in shape. Twelve local samples belong to these two types, the remaining three deviate from these types and also differ among themselves (Figs. 3, 4, 5).

Table 2 - Tabela 2

Characters - Cechy		
1. - A	Height of the body Wysokość korpusu	
2. - B	Breadth of the body Szerokość korpusu	
3. - x	Height of the crest Wysokość grzebienia	
4. -	Height of the crest in percentage of the height of the body Wysokość grzebienia w procencie wysokości korpusu	
5. - C	Depth of the air-sac Głębokość worka	
6. - D	Height of the air-sac Wysokość worka	
7. - E	Base of the air-sac Podstawa worka	
8.	Ratio of the height of the body to its breadth Stosunek wysokości korpusu do jego szerokości	
9.	Ratio of the depth of the air-sac to its height Stosunek głębokości worka do jego wysokości	
10.	Ratio of the depth of the air-sac to its base Stosunek głębokości worka do jego podstawy	
11.	Angle α - Kąt α	
12.	Angle β - Kąt β	
13.	Angle γ - Kąt γ	
14.	Angle δ - Kąt δ	
15.	Angle ε - Kąt ε	

Table 3

Characters Cechy	Comparativ unit Jednostka porównawcza	I. The Tatra Mts, National Park Tatrzański Park Narodowy	II. The Pieniny Mts, National Park Pieníński Park Narodowy	III. Babia Góra, National Park Babiogórski Park Narodowy	IV. The Gorce Mts Gorce	V. Ojców, National Park Ojcowski Park Narodowy
1. Height of the body (in μ) Wysokość korpusu (w μ)	60.96	0.98	0.90	1.13	0.92	0.83
2. Breadth of the body (in μ) Szerokość korpusu (w μ)	74.29	0.90	0.91	1.09	0.81	0.87
3. Height of the crest (in μ) Wysokość grzebienia (w μ)	2.75	0.89	0.94	0.96	0.92	0.85
4. Height of the crest in percentage of the height of the body Wysokość grzebienia w procencie wysokości korpusu	4.58	0.90	1.04	0.85	0.99	1.00
5. Depth of the air-sac (in μ) Głębokość worka (w μ)	52.67	0.92	0.87	1.11	0.91	0.82
6. Height of the air-sac (in μ) Wysokość worka (w μ)	28.23	0.79	0.87	1.00	0.84	0.88
7. Base of the air-sac (in μ) Podstawa worka (w μ)	51.88	0.98	0.92	1.15	0.99	0.85
8. Ratio of the height of the body to its breadth Stosunek wysokości korpusu do jego szerokości	0.82	1.10	0.99	1.02	1.15	0.95
9. Ratio of the depth of the air-sac to its height Stosunek głębokości worka do jego wysokości	1.94	1.21	1.01	1.12	1.01	0.93
10. Ratio of the depth of the air-sac to its base Stosunek głębokości worka do jego podstawy	1.02	0.94	0.95	0.96	0.90	0.96
11. Angle α Kąt α	26.44	0.98	1.01	0.97	0.75	1.03
12. Angle β Kąt β	8.50	1.27	0.94	1.05	0.98	0.91
13. Angle γ Kąt γ	150.33	1.09	1.09	1.03	1.18	1.13
14. Angle δ Kąt δ	27.33	1.28	1.45	1.01	1.36	1.78
15. Angle ϵ Kąt ϵ	148.89	1.05	1.05	1.00	1.12	1.03

The local samples I—VI belong to the first type. The specific characters of the pollen grains belonging to this type are as follows. The pollen grains are on the whole smaller than the average, their crests

T a b e l a 3

VI. The Świętokrzyskie Mts, National Park Świętokrzyski Park Narodowy	VII. Białowieża National Park Białowieżski Park Narodowy	VIII. Province of Mińsk, Pleszczenickie forestry Okolice Mińska, Leśnictwo Pleszczenickie	IX. Province of Witebsk, Lepielskie forestry Okolice Witebska, Leśnictwo Lepielskie	X. Province of Leningrad, The Kaigałowskie Lake Jezioro Kaigałowskie koło Leningradu	XI. Finland I Finlandia I	XII. Finland II Finlandia II	XIII. Jugoslavia, Medvoda Jugosławia, Medvoda	XIV. Switzerland, Bois du Joret near Lausanne Szwajcaria, Bois du Joret koło Lozanny	XV. Sweden, Granhammer Szwecja, Granhammer
0.87	0.91	1.12	1.11	1.00	1.04	1.07	1.03	1.10	0.97
0.85	0.97	1.16	1.14	1.00	1.04	1.07	1.10	1.13	0.93
0.90	1.01	1.09	1.28	1.03	1.14	1.08	1.06	0.99	0.91
1.00	1.09	0.96	1.14	1.06	1.12	1.02	1.02	0.89	0.93
0.90	0.97	1.17	1.14	1.05	1.12	1.03	1.04	1.05	0.89
0.97	0.99	1.22	1.31	1.10	1.03	0.95	1.08	1.05	0.93
0.90	0.92	1.10	1.10	0.97	1.04	0.98	0.99	1.12	0.97
1.02	0.95	0.96	0.97	0.97	1.00	1.00	0.94	0.96	1.06
0.93	0.94	0.96	0.86	0.96	1.05	1.10	0.95	0.99	0.94
0.99	1.06	1.07	1.03	1.09	1.06	1.04	1.03	0.94	0.92
1.09	1.03	1.07	1.03	1.02	0.88	1.09	1.11	1.11	0.84
0.72	1.10	0.86	1.02	0.98	0.99	1.05	0.68	1.04	1.39
1.13	0.93	0.92	0.92	0.84	0.85	0.95	0.61	1.03	1.09
1.65	0.90	0.71	0.60	0.56	0.17	0.83	0.34	1.31	1.04
1.04	0.93	0.95	0.94	0.99	0.97	0.94	0.99	0.98	1.10

are rather low, the bodies rather high and narrow (the value of character 8 is higher than average). The outline of the back of the body is rather flat, the bases of the air-sacs equal their depth or are a little longer

Fig. 3. The lines of size and shape of local samples I–XII.
Linie wielkości i kształtu prób lokalnych I–XII

(the value of character 10 is smaller than the average). The large angles γ and δ , remarkably larger than the average, together with the character 10 show that we have to deal here with the pollen grains hitherto considered as typical of the genus *Picea* (van Campo-Duplan 1950), i.e. the pollen grains with long bases of air-sacs and the proximal outline of the body passing gently in the outline of the air-sac. We shall call this type "the type *Picea*".

The other group of the graphs of variability consisting of the local samples VII–XII appears to be quite different. The pollen grains here are on the whole larger than the average, they have relatively higher crests (character 4), but their bodies are rather elongated equatorially, their polar axes being shorter; consequently they are more flattened than in type I, but their proximal outline is more convex, angle α being larger. Like in the type "*Picea*", the characters 4, 10, 13 and 14 are most characteristic here. The base of the air-sac is shorter than its depth, the angles γ and δ distinctly smaller than average; thus, an acute angle is formed in the line of shape and size at characters 13 and 14 to the left of the comparative unit, which precisely corresponds to the angle on the right side of the lines of type I. This is therefore a pollen the grains of which are rather large; by the way their air-sacs

are set they correspond to the definition given by van Campo to the pollen of the genus *Abies*. For the time being we shall call this type "the type *Abies*".

The study of the two types just distinguished shows which of the characters examined are of a greater diagnostic value. The characters 10, 13 and 14 belong undoubtedly to the more important, because they decide upon the shape of the pollen grain and allow to distinguish the two types mentioned above among the trees examined (Figs. 6, 7).

To examine more exactly the most typical characters, frequency polygons have been drawn for the value of size, namely that of the breadth of the body (character 2) (Fig. 8) and for two characters of the shape, i.e. the ratio of the depth of the air-sac to its base (10) (Fig. 9) and for one of the angles determining the proximal set of the air-sac to the body (Fig. 10).

In all the three cases the polygons form two groups, which differ both in respect to the position of their peaks and their arithmetic means. In the characters 10 and 14 the extension of the frequency polygons also differs a little in these two types. But in the extension of the frequency polygons of the breadth of the body (2) — a character of the size — no difference can be seen in the two types of pollen.

In spite of the pronounced division of the frequency polygons of the characters 10 and 14 (characters of shape) into two groups the mean frequency polygon has only one peak in these two characters; this rather flat peak lies in the middle between the peaks of the mean polygons of the types "*Picea*" and "*Abies*". Only in the case of character 2 — the character of size — the frequency polygon has two hardly marked peaks.

Such a form of the frequency polygons clearly shows how deceptive are all trials to distinguish in a mass of dispersed sporomorphs any

Fig. 4. The lines of size and shape of local samples XIII—XV.

Linie wielkości i kształtu prób lokalnych XIII—XV

Fig. 5

morphological types or taxonomical units with the aid of size measurements only. But when the graphical method of comparing the shapes was used the result was positive. In our case, the study of the variability of size or of angles only would not allow to distinguish the two types of pollen in the population; but their presence was easily and distinctly detected with the aid of the lines of shape.

We can therefore speak at least about two forms of *Picea excelsa* in the population examined; the forms differ in the structure of their pollen grains. There arises the problem of the taxonomic rank of these forms.

The three remaining local samples (XIII, XIV and XV) (Fig. 4) differ a little from those described above; they do not show any greater similarity among themselves.

The line of shape of the local sample XIII (Yugoslavia) resembles most closely type II; the pollen grains are here larger than the average, the setting of the air-sacs is of "*Abies*" type. The local sample XIV (Switzerland) is slightly similar to type I; the pollen grains are larger but have low crests which are so characteristic for type "*Picea*", the bases of the air-sacs are long, the proximal angle between the air-sac and the body is great. The local sample XV (Sweden) approaches the same type. These three samples, however, represent a hardly reliable material, because they are too scanty for statistical purposes. The pollen from Yugoslavia was derived from one tree only, that from Switzerland from 8 trees growing in one locality; the material from Sweden also was collected from one tree only. Consequently, it is not possible to try to distinguish the morphological type of such a local sample.

The geographical distribution of the two types distinguished above throws some light upon the problem of these two forms of *Picea excelsa*, it allows namely to refer the results obtained to the interesting phenomenon of the Central-European disjunction of *Picea excelsa*.

It appears that the 6 local samples of type I "*Picea*" (the Tatry, Pieniny, Babia Góra, Gorce, Ojców, Świętokrzyskie Mts) are derived from localities lying to the south-west of the spruceless zone which crosses Poland; the 6 local samples of type II "*Abies*" come from the localities (Puszcza Białowieska, Mińsk, Witebsk, Leningrad, Finlandia I, Finlandia II) lying to the north-east of this zone.

We see then, that the morphological differentiation of the pollen of *Picea excelsa* is strictly connected with the two geographical areas of

Fig. 5. Theoretical outlines of pollen grains of 15 local samples drawn from the arithmetical means of each sample.

Teoretyczne zarysy ziarn pyłku z 15 prób lokalnych, wykreślone na podstawie średnich arytmetycznych każdej próby

Fig. 6. Comparison of the lines of shape of pollen grains of the two types of *Picea excelsa*. Type I — local samples I—VI, type II — local samples VII—XII. Porównanie krzywych kształtu ziarn pyłku dwu typów *Picea excelsa*. Typ I — próby lokalne I—VI, typ II — próby lokalne VII—XII

distribution of this tree in Central Europe, in other words, that each of the two areas of *Picea excelsa* divided by the spruceless zone has a peculiar form of this species characterised by the morphological structure of its pollen.

The statement of this fact with the aid of the analysis of the variability of shape of the pollen grains, confirms once more the generally

Fig. 7. Comparison of the mean lines of shape of pollen grains of the two types of *Picea excelsa*. Type I — local samples I—VI, type II — local samples VII—XII. Porównanie średnich krzywych kształtu ziarn pyłku obu typów *Picea excelsa*. Typ I — próby lokalne I—VI, typ II — próby lokalne VII—XII

accepted theory of the different postglacial history of *Picea excelsa* in Poland in the two recent areas, the south-western and the north-eastern, to which this tree migrated from two distant territories of refuge during the time of the postglacial formation of forests.

A thorough study of the lines of size and shape in the two forms shows some deviation from the general type in the particular local samples. In type I ("*Picea*") we have such a less typical line of shape in the sample of Babia Góra (III). All the dimensions here exceed the average so that the upper part of the line lies on the right side of the comparative unit instead of its left side, i.e. like in type II; but the ratios of the particular values as well as the angles, i.e. the characters determining the shape, are proper to type I. It is especially distinct in character 4 (the relative height of the crest), which lies more to the left of the comparative unit than in the rest of local samples. The crests also are especially low in these large pollen grains. Character 10, an important morphological feature, is also fully in accordance with all the samples of type I, the angles γ and δ deviate slightly but distinctly to the right. The remaining 5 samples of type I show a still greater conformity.

Fig. 8. Frequency polygons of character 2 (the breadth of the body).
Wieloboki zmienności cechy 2 (szerokość korpusu)

What makes the spruce from Babia Góra so "not typical"? Probably it is the deformation of the primeval forests in consequence of human economy. The second half of the XIXth century and the beginning of XXth century were periods of an intensive forest exploitation in the West Beskid Mountains; unfortunately, that economy consisted chiefly in changing the natural fir and fir-beech stands of the Carpathian lower forest zone into spruce monocultures. Therefore the present forests of

Fig. 9. Frequency polygons of character 10 (ratio of the depth of the air-sac to its base).
Wieloboki zmienności cechy 10 (stosunek głębokości worka do jego podstawy)

Fig. 10. Frequency polygons of character 14 (angle δ).
Wieloboki zmienności cechy 14 (kąt δ)

Babia Góra do not include natural stands especially in the part of the lower forest zone. As at that time very often foreign seeds were imported to afforest the clearings, the spruce of Babia Góra is today probably not an indigenous species, but a mixture of several foreign geographical forms at least in the lower forest zone. The comparison of the lines of shape of the Babia Góra sample with that of the Swiss sample shows some similarity. It is quite possible therefore that it was the Swiss Alps which supplied the seeds of spruce to afforest the slopes of Babia Góra.

Another graph of the variability of shape deviating from the type is that from Puszcza Białowieska. Here we also may attempt to explain the cause of this deviation. To draw the graph of the variability of shape all the measured material was used, i.e. the pollen of 9 trees and of 5 surface samples of peat. The drawing of separate graphs of shape for each of the two parts of Białowieża local sample (Fig. 11) throws some light upon our question. The line of shape of the 9 trees is in its lower part completely in conformity with the angular lines of the other samples belonging to the type "*Abies*", because the two most important characters (13 and 14), i.e. the proximal angles between the body and the air-sacs, lie to the left of the comparative unit. We have therefore in 9 trees growing in the primeval forest of Białowieża the pollen characteristic of the type "*Abies*", deviating slightly from this type by its size. On the other hand, the line of shape of the pollen from surface samples of peat deviates distinctly in its lower part from the type "*Abies*"; the angles γ and δ which are so important for the morphology for the spruce pollen, lie here on the right side of the comparative unit. These pollen grains are therefore of a shape characteristic for the type "*Picea*" and are only a little larger than those derived from other local

Fig. 11. The lines of shape of the Białowieża local sample. *a* — 9 trees, *b* — surface samples of peat.

Linie kształtu próby lokalnej z Puszczy Białowieskiej. *a* — 9 drzew, *b* — podpowierzchniowe próbki torfu

samples of this type. As the Białowieża Primeval Forest lies close to the border of the spruceless zone which is rather narrow here, we are justified to suppose, that the pollen of the spruce trees growing on the other side of this zone and therefore belonging to the area of the type *Picea* is carried by the wind to Białowieża and together with the local

pollen forms a component of the pollen rain. Of course if such is the case, the pollination of the trees in Białowieża by the air-borne pollen from the south-western area of the spruce is also possible; it might lead to the origin of hybrids of the two types distinguished. In fact, the pollen of the trees growing in the Białowieża Primeval Forest, though clearly belonging to the type "*Abies*", shows some features which bring it closer to the type "*Picea*". This may be explained by the presence of hybrids in the sample. However the whole Białowieża local sample, i.e. pollen from trees and the air-borne pollen preserved in peat, is still more pronouncedly of an intermediary character between the two types distinguished, very likely because it includes the air-borne pollen from the west.

CONCLUSIONS

1. If measurements of dimensions only are applied in the study of the variability of the pollen of *Picea excelsa*, without taking into account the variability of shape, no positive results are achieved. They can be obtained only when the graphical method of comparing the shapes is adopted.

2. The graphical method of comparing the shapes finds full application in palynology and may prove very useful in the intrageneric and intraspecific palynotaxonomy.

3. The research on the variability of pollen of *Picea excelsa* carried out on a material derived from an extensive part of the area of distribution of this species, encourages us to undertake a review of our opinion concerning the morphological differences between the pollen grains of the genera *Picea* and *Abies*. It was hitherto believed that this difference depends on the fact, that the air-sac of the pollen grain of *Picea* is semicircular and set on the body with the diameter of the semicircle, while in *Abies* the air-sac is greater than a semicircle and set on the body with the cord of the circle. Now we know that not only in the genus *Picea*, but even in the species *P. excelsa* there appear the forms, which by their shape resemble the pollen grains of *Abies*, their air-sacs being set on the body with their base shorter than their diameter.

4. In the population of *Picea excelsa*, within the limits of the whole area of its distribution, there may be distinguished at least two forms which are well characterised by the structure of their pollen grains. These two forms occurring in Poland and in the adjacent countries and differing distinctly by the shape of sporomorphs are separated territorially; one appears on the south-western, the other on the north-eastern part of the spruceless zone running across Poland.

REFERENCES

- Campo-Duplan M. van, 1950, Recherches sur la phylogénie des Abiétinées d'après leurs grains de pollen, Trav. du Labor. Forest. de Toulouse 2 : 1—182.
- Jentys-Szaferowa J., 1951, Graficzna metoda porównywania kształtów roślinnych. (The graphical Method of Comparison Plants Shape), Kosmos. Ser. A. 66 : 345—377.
- Jentys-Szaferowa J., 1959, Graficzna metoda porównywania kształtów roślinnych, Nauka Polska 7(3) : 79—110.
- Jentys-Szaferowa J., 1959, A Graphical Method of Comparing the Shape of Plans, The Rev. of Pol. Acad. of Sc. 4(1) : 9—38.
- Rubner K. 1953, Die pflanzengeographische Grundlagen des Waldbaues, Radebeul u. Berlin.

Zmienność ziarn pyłku świerka pospolitego (Picea excelsa Link)

Streszczenie

Możliwość oznaczenia przynależności gatunkowej ziarn pyłku w oderwaniu od rośliny jest zagadnieniem podstawowym dla palynologii stosowanej np. dla paleopalynologii. Problem ten jednak nie jest łatwy, gdyż różnice w budowie ziarn pyłku gatunków jednego rodzaju bywają tak nieznaczne, że uchodzą naszej obserwacji. Stosuje się więc nieraz w palynologii metody biometryczne, których podstawą musi być przede wszystkim dokładna znajomość zmienności właściwej każdemu interesującemu nas gatunkowi.

Celem tej pracy jest poznanie zmienności wielkości i kształtu ziarn pyłku żyjącego dziś świerka pospolitego (*Picea excelsa*), co pozwoli może na odróżnianie jego pyłku od pyłku innych występujących w Europie gatunków (*P. obovata*, *P. omorica*).

W pracy zastosowano wprowadzoną do nauki przez J. Jentys-Szaferową (1951, 1959) graficzną metodę porównywania kształtów, jako pozwalającą na uchwycenie, przy zastosowaniu pomiarów biometrycznych, nie tylko zmian wielkości, ale i kształtu.

Zbadany materiał pochodzi z 15 stanowisk; 7 z nich leży w Polsce, 3 w Związku Radzieckim, 2 w południowej Finlandii i po jednym w Jugosławii, Szwajcarii i Szwecji. Pyłek starano się uzyskiwać ze stanowisk naturalnych, w Polsce przede wszystkim z Parków Narodowych (ryc. 1).

Z powodu dużych trudności w zdobyciu materiału jest on statystycznie niejednorodny, gdyż poszczególne próby lokalne różnią się znacznie liczbą zbadanych okazów. Może to oczywiście być źródłem błędów.

Z każdego drzewa pyłek zbierano do osobnej torebki, osobno acetolizowano metodą Erdtmanna i z każdego drzewa osobno mierzono 10 ziarn pyłku. Na każdym ziarnie wykonywano 11 pomiarów: 6 pomiarów wielkości i 5 pomiarów kątów. Pomiary te wraz z czterema wartościami, przedstawiającymi stosunek do siebie poszczególnych wielkości, które to stosunki wraz z kątami warunkują kształt ziarna pyłku, stanowią 15 cech, których użyto przy kreśleniu linii kształtu (Ryc. 2, tabl. 1, 2). Wszystkie pomiary dotyczą równikowego położenia ziarna pyłku.

Pomiarów wielkości dokonywano bezpośrednio pod mikroskopem przy pomocy okularu z podziałką. W celu zmierzenia kątów fotografowano każde ziarno pyłku na papierze fotograficznym i na uzyskanych tym sposobem negatywach mierzono kąty.

Jako jednostkę porównawczą dla krzywych kreślonych metodą J. Jentys-Szaferowej przyjęto średnią z wszystkich 15 stanowisk (tabl. 3).

Cechy 1—3 i 5—7 mówią ogólnie o wielkości ziarna pyłku. Pewną trudność stanowiło mierzenie cechy 5, tzn. głębokości worka. Część ziarn pyłku ma worki zbliżone kształtem do koła, ściślej: do mniej więcej $\frac{3}{4}$ koła; wtedy głębokość równa jest średnicy koła. U *Picea excelsa* występuje jednak i inny typ pyłku, którego worki mają zarys nieregularnie paraboliczny. Zarys ten przebiega od kątów γ i ε (ryc. 2) mniej więcej równolegle lub lekko zbieżnie, po czym nagle przechodzi w krzywiznę półkola. W takich przypadkach jako wartość C (cecha 5) mierzono linię równoległą do nasady worka, łączącą punkty (c i c), w których rozpoczyna się krzywizna półkola. Wartość C jest tu więc równa wartości E lub od niej nieco mniejsza.

Cecha 4 — wysokość grzebienia wyrażona w procencie wysokości korpusu wskazuje na to, czy grzebień jest mały czy duży. Cecha 8 — stosunek wysokości korpusu do jego szerokości określa kształt tegoż korpusu. Cecha 9 — stosunek głębokości worka do jego wysokości mówi ogólnie o kształcie worka; im mniejsza jest ta wartość tym bardziej wypukły jest worek.

Bardzo ważna dla charakterystyki kształtu jest cecha 10 — stosunek głębokości worka do jego nasady. Jeżeli wartość ta równa się jedności lub też jest od niej mniejsza zarys worka ma kształt połowy koła osadzonego średnicą na korpusie lub też kształt paraboli. Jeżeli natomiast wartość cechy 10 jest większa od jedności zarys worka przedstawia więcej niż połowę koła osadzonego na korpusie cięciwą.

Również ważne dla charakterystyki kształtu są oczywiście kąty. Kąt α wskazuje na to, czy grzbiet korpusu jest wypukły czy spłaszczony, kąt β — czy dystalne nasady worków są do siebie zbliżone. Kąty γ i δ charakteryzują sposób osadzenia worków po stronie proksymalnej. Im bardziej jest rozwarty kąt γ , tym bardziej zarys całego ziarna zbliża się do owalu, a linia grzbietowa korpusu przechodzi łagodnie w zarys worka. Przy małym kącie γ i małym lub ujemnej wartości kąta δ (co łączy się zawsze z większą od jedności wartością cechy 10) worki wyraźnie odstają od korpusu, a ziarno przypomina zarysem pyłek jodły.

Rzut oka na 15 linii kształtu, wykreślonych według 15 omówionych cech (ryc. 3, 4, 5), pozwala stwierdzić w badanej populacji dwa wyraźne typy pyłku.

Typ I obejmuje próby lokalne I—VI. Pyłek należący do świerków tego typu charakteryzuje się następującymi cechami. Ziarna pyłku są na ogół mniejsze od średniej, ich grzebień są raczej niskie, a korpusy raczej wysokie i węższe. Linia grzbietowa korpusu jest dość płaska, nasady worków równe ich głębokości lub nieco od niej dłuższe (cecha 10). Kąty γ i δ znacznie większe od wartości średnich mówią wraz z cechą 10, że mamy tu ziarna pyłku takie, jakie uważano dotąd za charakterystyczne dla rodzaju *Picea* (van Campo-Duplan 1950). Typ ten nazwiemy typem „*Picea*”.

Typ II. Zupełnie inaczej przedstawia się druga grupa linii kształtu obejmująca próby lokalne VII—XII. Ziarna pyłku są tu na ogół większe od średniej i mają wysokie grzebień, natomiast korpusy są wyciągnięte w kierunku osi równikowej. Ich zarys grzbietowy jest jednak bardziej wypukły (większy kąt α). Najbardziej charakterystyczne są jak i w typie I cechy 4, 10, 13 i 14. Nasada worka jest krótsza od jego głębokości, kąty γ i δ wyraźnie mniejsze od średniej, tak że linia kształtu w cechach 13 i 14 tworzy po lewej stronie jednostki porównawczej kąt ostry — niemal zwierciadlane odbicie ostrego kąta po jej prawej stronie w typie „*Picea*”. Jest to zatem pyłek o ziarnach, które sposobem osadzenia worków odpowiadają podanemu przez van Campo opisowi pyłku rodzaju *Abies*. Nazwiemy go więc typem „*Abies*”.

Pozostałe trzy próby lokalne (XIII, XIV i XV) różnią się nieco od opisanych form, nie wykazują też większych podobieństw między sobą. Próba XIII (Jugosławia) zbliża się najbardziej linią kształtu do typu II, osadzenie worków jest tu bowiem typowe dla jodły. Próba XIV (Szwajcaria) zbliża się do typu I, ma jednak ziarna pyłku większe. Do tego samego typu zbliża się próba XV (Szwecja). Trzy te próby jednak przedstawiają materiał zaledwie orientacyjny, są bowiem za małe do celów statystycznych (ryc. 4).

W celu dokładniejszego zanalizowania cech najbardziej charakterystycznych wykreślono wieloboki zmienności dla cech 8, 10 i 14 (ryc. 8, 9, 10). We wszystkich trzech przypadkach wieloboki zmienności układają się wyraźnie w dwie grupy, różniące się od siebie zarówno położeniem wierzchołków, jak i średnimi arytmetycznymi. Mimo to jednak średni wielobok zmienności cech 10 i 14 jest jednowierzchołkowy, a jedynie w przypadku cechy 2 zaznacza się słaba dwuwierzchołkowość.

Takie kształtowanie się wieloboków zmienności wskazuje jasno, jak zawodne są próby wyróżniania różnych typów morfologicznych lub jednostek systematycznych w zbiorze sporomorf rozproszonych przy pomocy samych tylko pomiarów wielkości. Dopiero zastosowanie graficznej metody porównywania kształtów daje wynik pozytywny.

Możemy zatem mówić w zbadanej populacji *Picea excelsa* o dwu przynajmniej formach, różniących się od siebie budową ziarna pyłku. Powstaje więc zagadnienie, jaką rangę systematyczną mogą mieć te dwie formy.

Pewne światło na zagadnienie dwu form świerka zwyczajnego, różniących się budową ziarna pyłku, rzuca ich geograficzne rozmieszczenie, pozwala ono bowiem związać osiągnięte wyniki z interesującym zjawiskiem środkowoeuropejskiej dysjunkcji tego gatunku.

Oto bowiem sześć prób lokalnych typu I „*Picea*” (próby I—IV) pochodzi ze stanowisk leżących na południowy zachód od przebiegającego przez Polskę pasa bezświerkowego, a sześć prób lokalnych typu II „*Abies*” (próby VII—XII) — ze stanowisk leżących na północny wschód od tegoż pasa. Widzimy więc, że zróżnicowanie morfologiczne pyłku świerka wiąże się ściśle z jego dwoma zasięgami w Europie środkowej, inaczej mówiąc, że każdy z dwu rozdzielonych pasem bezświerkowym zasięgów *Picea excelsa* ma sobie właściwą, a wyróżniającą się budową ziarn pyłku, formę.

Stwierdzenie tego faktu przy pomocy analizy zmienności kształtu ziarna pyłku potwierdza raz jeszcze ogólnie przyjętą teorię różnej polodowcowej historii świerka zwyczajnego w obu jego dziś istniejących zasięgach.

Szczegółowa analiza linii kształtu w obrębie obu wyróżnionych form wykazuje pewne odchylenia od ogólnego typu w poszczególnych próbach lokalnych. W typie I taką mniej typową krzywą spotykamy w próbie z Babiej Góry. Wszystkie wymiary są tu większe od średniej, a więc tak jak w typie II, natomiast stosunki wielkości oraz kąty — cechy określające kształt, są charakterystyczne dla typu I.

Co może być przyczyną takiej „nietypowości” świerka z Babiej Góry? Prawdopodobnie jest nią zniekształcająca szatę leśną gospodarka człowieka polegająca przez długi czas w dużej mierze na zastępowaniu rodzimych dolno-reglowych lasów jodlowych i jodłowo-bukowych przez jednolite świerczyny. Posługiwano się przy tym często nasionami sprowadzanymi z zagranicy. Świerk babiogórski, zwłaszcza dolnoregłowy nie jest więc dziś prawdopodobnie świerkiem rodzimym, lecz mieszaniną formy miejscowej z jakimiś formami obcymi. Porównanie linii kształtu prób babiogórskiej i szwajcarskiej wykazuje pewne podobieństwo. Nie jest więc niemożliwe, że to Alpy Szwajcarskie dostarczyły nasion świerka na obsadzenie zboczy Babiej Góry.

Druga odbiegająca od typu linia kształtu to linia próby białowieskiej. I tu można pokusić się o wyjaśnienie przyczyny „nietypowości”. Linia kształtu została wykreślona na podstawie pomiarów całego materiału, to jest pyłku z 9 drzew i z 5 podpowierzchniowych próbek torfu. Wykreślenie osobnych linii kształtu dla obu wymienionych części składowych białowieskiej próby rzuca nieco światła na nasze zagadnienie. Oto linia kształtu dla 9 drzew (ryc. 11) jest w dolnej części zupełnie zgodna z liniami kształtu innych prób typu „*Abies*”, a różni się od nich jedynie nieco wielkością ziarn pyłku. Natomiast linia kształtu pyłku z podpowierzchniowych prób torfu odbiega w dolnej części wyraźnie od typu II, gdyż oba tak ważne dla charakteru morfologicznego kąty (γ i δ) leżą po prawej stronie jednostki porównawczej. Te więc ziarna pyłku mają kształt typu „*Picea*”. Położenie Puszczy Białowieskiej, tuż przy granicy wąskiego w tej części pasa bezświerkowego, pozwala przypuszczać, że pyłek świerków rosnących po drugiej stronie tego pasa dostaje się do Puszczy Białowieskiej drogą powietrzną jako deszcz pyłkowy. Oczywiście, jeżeli tak jest, to możliwe jest również zapylenie rosnących w Puszczy drzew pyłkiem z południowo-zachodniego zasięgu świerka, co prowadziłoby do powstawania mieszańców między oboma wyróżnionymi typami. W rzeczywistości pyłek drzew rosnących w Puszczy, choć wyraźnie daje się zaliczyć do typu „*Abies*”, ma jednak pewne cechy zbliżające go do typu „*Picea*”, co można wytłumaczyć obecnością w próbce mieszańców. Próba zaś białowieska, wzięta jako całość (pyłek drzew, i deszcz pyłkowy zachowany w torfie), ma jeszcze wyraźniej charakter pośredni między obu wyróżnionymi typami, zapewne wskutek obecności w niej nawianego z zachodu pyłku atmosferycznego.

WNIOSKI

1. Zastosowanie przy badaniu zmienności pyłku świerka pospolitego samych tylko pomiarów bez uwzględnienia zmian kształtu nie daje pozytywnych wyników. Osiągnąć je można dopiero przy zastosowaniu graficznej metody porównywania kształtów.

2. Graficzna metoda porównywania kształtów znajduje pełne zastosowanie w palynologii i może być bardzo użyteczna w wewnątrzrodzajowej i wewnątrzgatunkowej palynotaksonomii.

3. Zbadanie zmienności pyłku *Picea excelsa* na materiale pochodzącym ze znacznej części zasięgu tego gatunku zmusza do rewizji poglądu na morfologiczne różnice między ziarnami pyłku rodzajów *Picea* i *Abies*. Sądzone bowiem, iż różnica ta polega na tym, że worek powietrzny u świerka ma zarys półkola i jest przyczepiony do korpusu średnicą, a u *Abies* ma zarys większy niż pół koła i osadzony jest na worku cięciwą. Obecnie wiemy, że nie tylko u rodzaju *Picea*, ale nawet w obrębie gatunku *P. excelsa* występują formy, których ziarna pyłku przypominają kształtem ziarna pyłku jodły, gdyż worki ich osadzone są na korpusie linią krótszą niż ich średnica.

4. W populacji *Picea excelsa* w obrębie całego zasięgu można wyróżnić co najmniej dwie formy charakteryzujące się dobrze budową ziarna pyłku. Dwie z tych form, występujące w Polsce i na ziemiach ościennych i różniące się od siebie wyraźnie kształtem sporomorf, są od siebie odgraniczone terytorialnie, jedna występuje po południowo-zachodniej, druga po północno-wschodniej stronie przebiegającego przez Polskę pasa bezświerkowego.