

JERZY ZIELIŃSKI

Studia nad rodzajem *Rosa* L. — Systematyka sekcji *Caninae* DC. em. Christ

Abstract

Zieliński J., 1985. Studies on the genus *Rosa* L. — Systematics of section *Caninae* DC. em. Christ. Arboretum Kórnickie 30: 3-109

Results are presented of investigations conducted so far by the author on the genus *Rosa* and particularly on the most complex and taxonomically incomprehensible section *Caninae* DC. Basing on own investigations and the results of cytological observations conducted on roses so far, author presents his point of view on the origin of section *Caninae* and the genesis of the unique type of meiosis occurring in this group. He explains also the exceptionally complexity of the systematics of section *Caninae* and the difficulties associated with the division of this group.

Key words: Systematics, *Rosa* L., Sect. *Caninae* DC.

Address: Institute of Dendrology, 62-035 Kórnik, Poland.

Wstęp	3
Systematyka i geograficzne rozmieszczenie rodzaju <i>Rosa</i>	5
Cytologia sekcji <i>Caninae</i>	18
Koncepcja gatunku w sekcji <i>Caninae</i>	26
Geneza sekcji <i>Caninae</i>	29
Powstanie i rozprzestrzenienie się mejozy typu <i>Caninae</i> oraz jej ewolucyjne znaczenie	35
Pozycja systematyczna sekcji <i>Caninae</i> w systemie rodzaju <i>Rosa</i>	43
Hybrydyzacja w obrębie sekcji <i>Caninae</i>	47
Cechy diagnostyczne gatunków sekcji <i>Caninae</i>	49
Konspekt systematyczny sekcji <i>Caninae</i>	52

WSTĘP

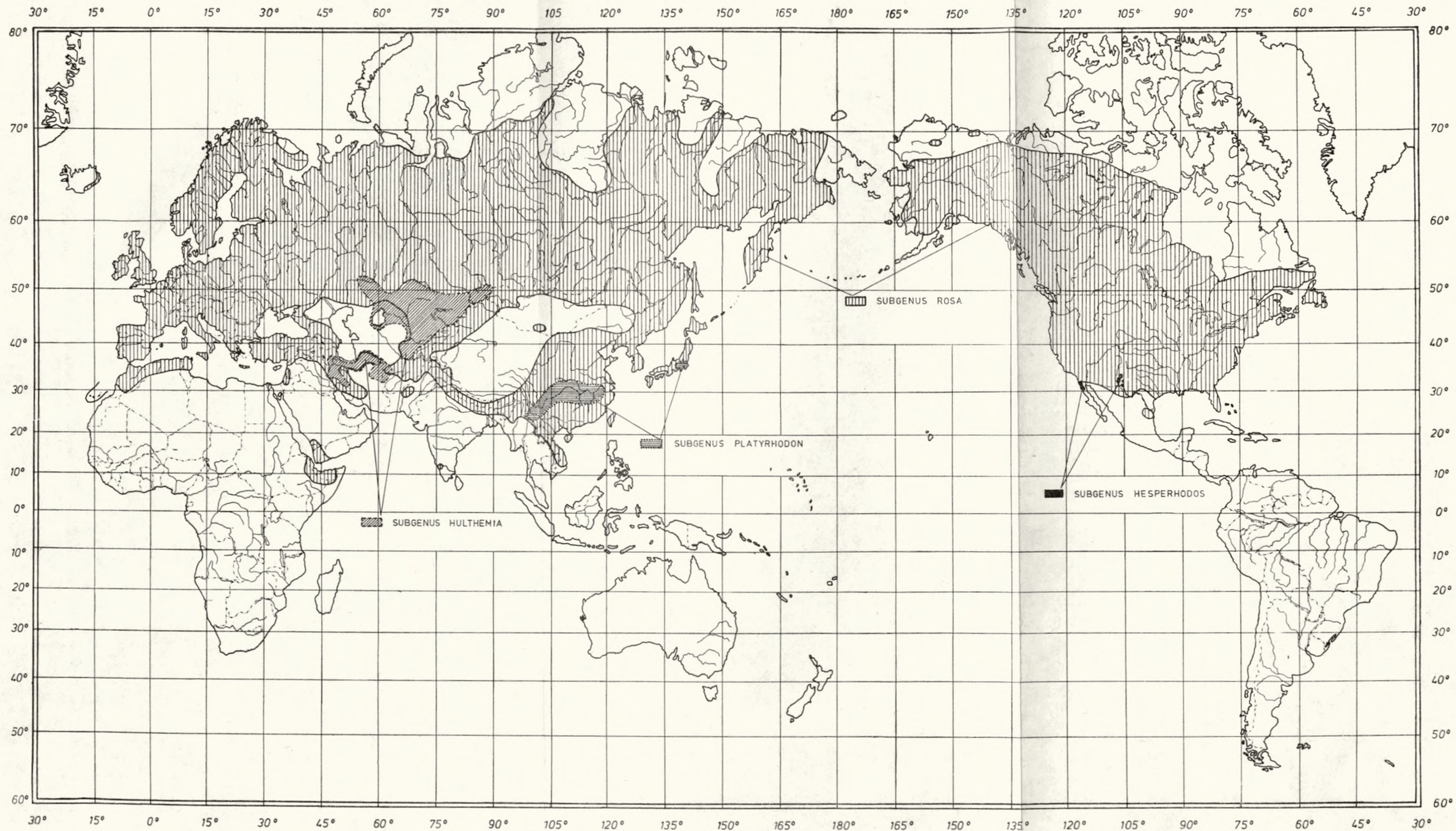
Rodzaj *Rosa* posiada opinię jednego z najbardziej złożonych i trudnych pod względem systematycznym taksonów. Od ponad 200 lat jest on przedmiotem licznych studiów i opracowań kilku pokoleń badaczy,

jednakże znajomość jego systematyki jest wciąż niedostateczna. Gdy przed 15 laty rozpoczynałem badania nad tym rodzajem, interesowały mnie przede wszystkim zagadnienia związane z systematyką i rozmieszczeniem róż krajowych. Jedyne pełniejsze ich opracowanie, opublikowane w 1935 roku w ramach „Flory polskiej” (Szafer 1935), w dużym stopniu zdezaktualizowało się pod względem ujęć systematycznych wielu taksonów, ich nazewnictwa, a także z uwagi na zmianę granic kraju. Zaistniała więc konieczność ponownego opracowania rodzaju *Rosa* w Polsce.

Prace rozpocząłem od rewizji krajowych materiałów zielnikowych. Przeanalizowałem wszystkie dostępne zbiory, co pozwoliło na ukierunkowanie poszukiwań terenowych. Prowadziłem je niemal w całej Polsce, przede wszystkim jednak w rejonach najsłabiej w zbiorach reprezentowanych, a więc na północnym wschodzie oraz w środkowej i zachodniej części kraju. Szczególnie dokładnie pod tym względem spenetrowany został obszar Wysoczyzny Lubuskiej, gdzie na wszystkich niemalże napotykanym okazach starałem się prześledzić zmienność cech stosowanych w systematyce krajowych róż. Materiały zebrane podczas kilkuletnich badań wykorzystałem w pracach nad „Atlasem rozmieszczenia drzew i krzewów w Polsce” (Zieliński 1981) i opracowywaniu rodzaju *Rosa* do drugiego wydania „Flory polskiej” (Zieliński, w druku).

Już na początku swych prac nad różami stwierdziłem, że panująca powszechnie opinia na temat wyjątkowej zawiloci systematycznej rodzaju *Rosa* nie jest bynajmniej przesadzona. Zdałem sobie jednocześnie sprawę, że chcąc wyjaśnić wiele problemów i niejasności związanych z systematyką rodzimych gatunków będę zmuszony do rozszerzenia badań i poza granice kraju. Temu celowi poświęcony był mój kilkumiesięczny pobyt w Instytucie Botaniki im. V. Komarova w Leningradzie, gdzie miałem możliwość zapoznania się nie tylko z różami występującymi w bezpośrednim sąsiedztwie naszych wschodnich granic, ale także z różami Syberii, Kaukazu i Dalekiego Wschodu Związku Radzieckiego. Poznaniu róż krajów ościennych poświęcone były również pobyty w Czechosłowacji w zielnikach Uniwersytetu im. Karola w Pradze, Instytutu Botaniki ČAV w Pruhonicach, Instytutu Botaniki SAV w Bratysławie, Uniwersytetu w Jenie w Niemieckiej Republice Demokratycznej, Uniwersytetów w Sztokholmie oraz w Lund w Szwecji. I te doświadczenia okazały się niewystarczające. Z czasem zająłem się więc systematyką całego rodzaju *Rosa*.

Najwięcej uwagi poświęcałem różom Bałkanów i południowo-zachodniej Azji, gdzie szereg naszych, rodzimych gatunków osiąga południowe i wschodnie granice swych zasięgów. Róże tych rejonów miałem okazję obserwować wielokrotnie podczas prac terenowych w Bułgarii, Grecji, Turcji, Iranie i na Kaukazie. Jednocześnie przeprowadziłem rewizję materiałów zielnikowych z wielu zielników europejskich, a także spoza



Ryc. 1. Zasięg rodzaju *Rosa* L. (oryg.)

Fig. 1. Distribution of the genus *Rosa* L. (orig.)



Fig. 1. *Rosa* L. (1897).
Distribution of the genus *Rosa* L. (1897).

Europy w tym ze Stanów Zjednoczonych i Meksyku. Ogółem przeanalizowałem ponad 44 tysiące arkuszy zielnikowych. Zebrane materiały umożliwiły mi opracowanie punktowych map róż do wydawanego w Instytucie Dendrologii PAN w Kórniku atlasu „Chorology of trees and shrubs in southwest Asia and adjacent regions” (Browicz, Zieliński, 1984) a także zamieszczonych w niniejszej pracy map ogólnych zasięgów wielu taksonów. Pozwoliło to zarazem na opracowanie rodzaju *Rosa* dla wydawanej w Kopenhadze „Mountain Flora of Greece” (Zieliński, w druku) oraz publikowanej w Austrii „Flora Iranica” obejmującej obszar Iranu, Afganistanu, zachodniego Pakistanu i północno-wschodniego Iraku (Zieliński 1982).

Przez cały czas przedmiotem mego szczególnego zainteresowania była najbardziej krytyczna grupa rodzaju, sekcja *Caninae*, której taksony zdecydowanie dominują w Polsce, a których klasyfikacja sprawia najwięcej kłopotów. W wyniku morfologiczno-geograficznej analizy wielu tysięcy zarówno zielnikowych, jak i żywych okazów, byłem w stanie przeprowadzić stosunkowo praktyczny i, jak sądzę, naturalny podział tej grupy. Dane zebrane podczas wieloletnich prac oraz wyniki dotychczasowych badań cytologicznych nad różami pozwoliły mi na opracowanie hipotezy wyjaśniającej powstanie sekcji *Caninae*, występującego w niej unikalnego sposobu reprodukcji, a także uzasadniającej podstawy przyjętej przeze mnie koncepcji gatunku.

Czuję się mile zobowiązany do podziękowania Panu Profesorowi K. Browiczowi za życzliwe zainteresowanie moimi badaniami oraz za wszelką pomoc udzielaną mi w trakcie ich trwania. Równie serdecznie pragnę podziękować Pani Dr I. Kląsterskiej z Laboratorium Wallenberga Uniwersytetu w Sztokholmie za udostępnienie mi opracowanego przez siebie przeglądu literatury dotyczącej cytologii róż oraz Panu mgrowi J. Dolatowskiemu za wykonanie wielu rysunków.

SYSTEMATYKA I GEOGRAFICZNE ROZMIESZCZENIE RODZAJU ROSA

Rodzaj *Rosa* występuje wyłącznie na półkuli północnej. Zasięgiem swym obejmuje obszary położone pomiędzy 8 a 74° szerokości geograficznej, jednakże zdecydowana większość gatunków ograniczona jest swym występowaniem do sfery umiarkowanej (ryc. 1).

Pewną miarą zawilości systematycznej rodzaju *Rosa* może być liczba gatunków, jaką przypisują mu poszczególni badacze. Pomijając najstarsze opracowania, w których podaje się, że liczy on zaledwie kilkanaście gatunków oraz osobiwą pracę Gandogera (1892 - 93), gdzie z samej Europy i południowo-zachodniej Azji autor wymienia ich blisko 6000, w różnych współczesnych opracowaniach szacunkowa liczba gatunków waha się od 80 do 400. W rzeczywistości dobrych gatunków, to znaczy



Ryc. 2. Cechy podrodzajów i sekcji rodzaju *Rosa*

Fig. 2. Characters of subgenera and sections of the genus *Rosa*

dających się scharakteryzować zarówno pod względem morfologicznym jak i geograficznym jest prawdopodobnie nie więcej niż 120 - 140.

Rodzaj *Rosa* jest pod względem morfologicznym ogromnie zróżnicowany. W jego ramach wyodrębniają się 4 zasadnicze grupy gatunków, którym najczęściej nadaje się rangę podrodzajów: *Hesperhodos* Cockerell, *Platyrhodon* (Hurst) Rehd., *Huthemia* (Dum.) Petermann i *Rosa* (ryc. 2). Podrodzaj *Hesperhodos* posiada niewielki zasięg przypadający na peryferyczne rejony zasięgu rodzaju. Do podrodzaju tego należą dwa wąskoendemiczne, reliktowe gatunki: *R. minutifolia* Engelman, o areale ograniczonym do meksykańskiej części Kalifornii oraz *R. stellata* Woot., występująca na obszarze Stanów Zjednoczonych, w środkowych i południowych rejonach New Mexico oraz w zachodnim Teksasie (Lewis 1965). Najbardziej charakterystyczne dla tych róż cechy zaznaczają się w budowie hypancjum: posiada ono bardzo szerokie orificjum*, nie mięsniące w trakcie dojrzewania, a owocki ustawione są na jego stożkowato wypukłym dnie (ryc. 1, 2).

Do podrodzaju *Platyrhodon* należy tylko 1 gatunek, *R. roxburghii* Tratt. Zasięg tej róży przypada na południowo-wschodnie Chiny oraz centralne obszary japońskiej wyspy Honshu. Różę tę wyróżniają przede wszystkim wyjątkowo duże, twarde, zielonkawe i kolczaste hypancja o silnie wypukłym dnie (ryc. 1, 2).

Podrodzaj *Huthemia* jest również reprezentowany przez jeden gatunek, *R. persica* Michx. Zasięg jego ograniczony jest do południowo-zachodniej i środkowej Azji. Największą osobliwością *R. persica* są jej żółte kwiaty o brunatno zabarwionych u nasady płatkach oraz pojedyncze, pozbawione przylistków liście (ryc. 1, 2).

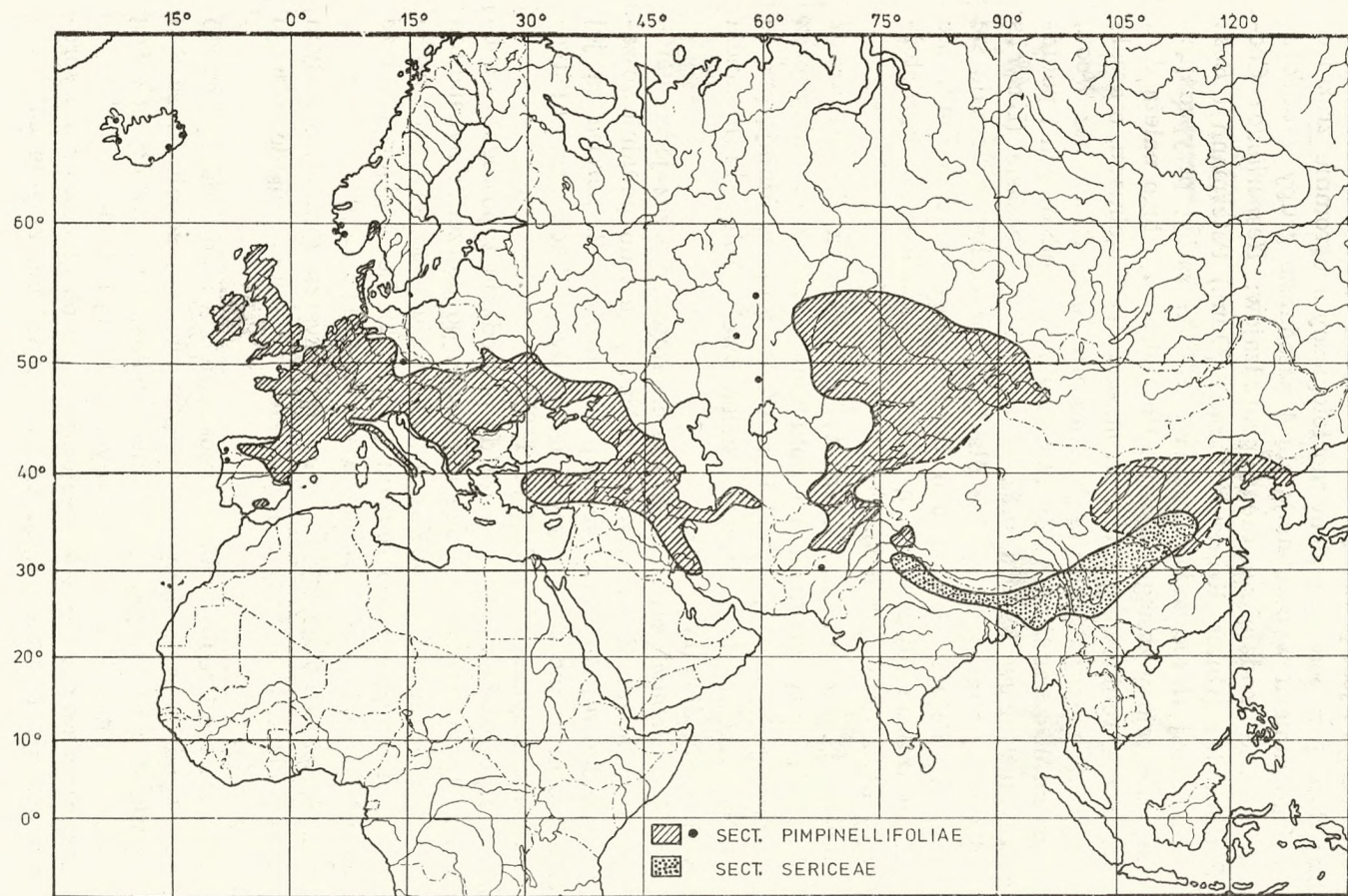
Wszystkie pozostałe gatunki należą do podrodzaju typowego — subgenus *Rosa*. Charakteryzują się one mięsistym po dojrzeniu hypancjum i stosunkowo wąskim orificjum. Zasięg podrodzaju *Rosa* wyznacza praktycznie granice zasięgu całego rodzaju (ryc. 1, 2). Ze względu na duże zróżnicowanie podrodzaj ten dzielony bywa na 9 - 11 sekcji:

— sect. *Pimpinellifoliae* DC. — grupuje wszystkie gatunki o żółtych (wyjątkowo białych kwiatach) i o zasięgach ograniczonych do Starego Świata (ryc. 2, 3).

— sect. *Sericeae* Crépin — blisko spokrewniona z poprzednią i często z niej nie wyodrębniana. Jedyńy przedstawiciel tej sekcji *R. sericea* Lindley posiada charakterystyczne, czterodzielne, białe kwiaty i zasięg ograniczony do Himalajów i południowych Chin (ryc. 2, 3).

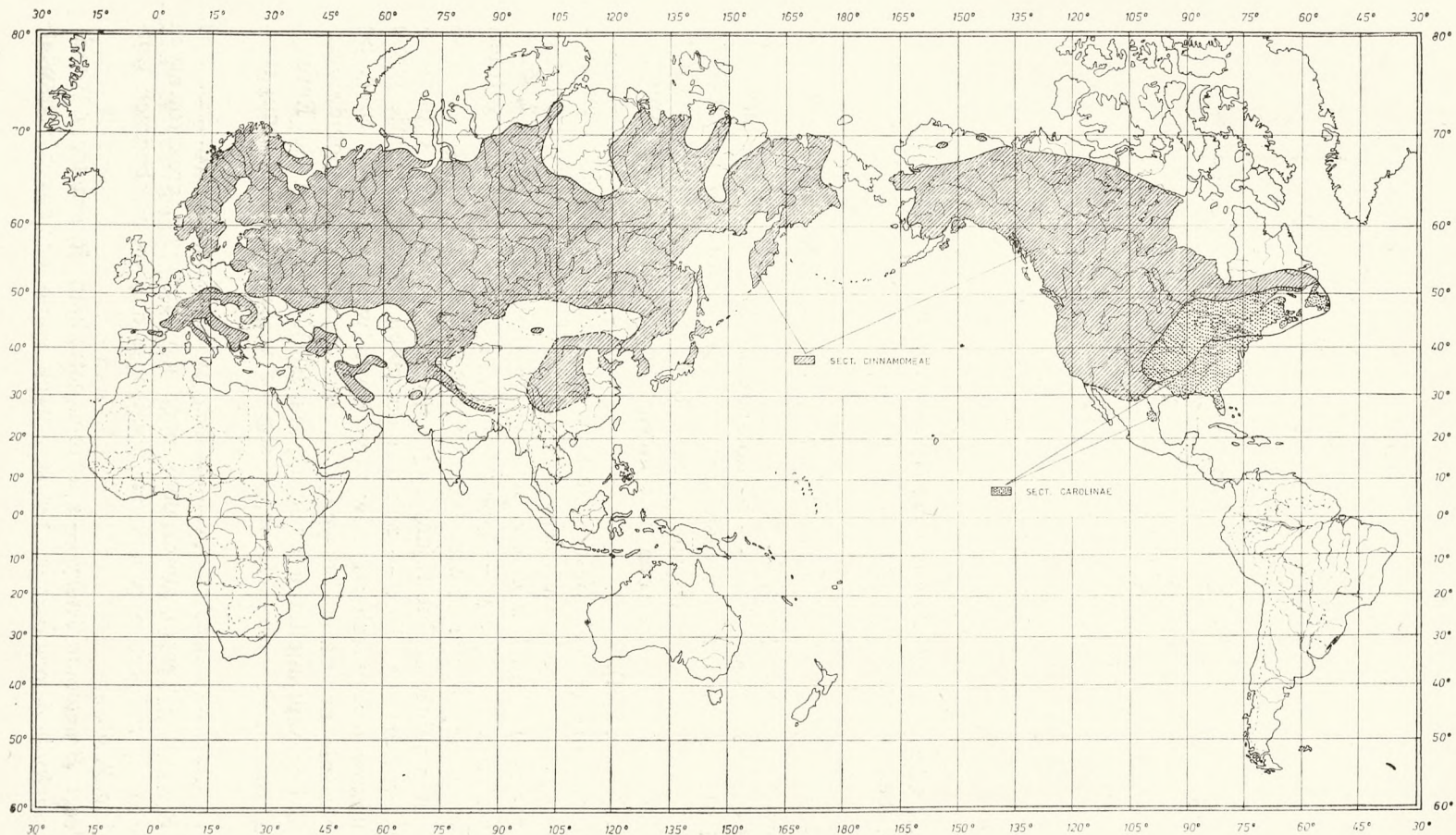
— sect. *Cinnamomeae* DC. — obejmuje około 50 gatunków o wyprostowanym pokroju i wzniesionych w górę, trwałych, zwykle całobrze-

* Ujście hypancjum, przez które wychodzą na zewnątrz szyjki słupków i znamiona.



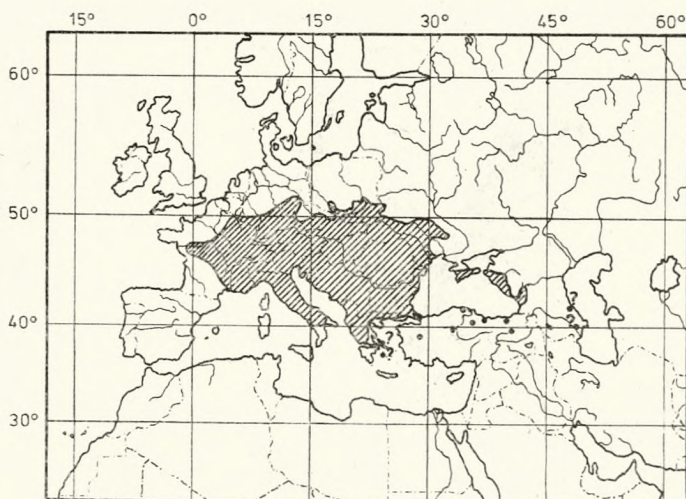
Ryc. 3. Zasięgi sekcji *Pimpinellifoliae* DC. i *Sericeae* Crépin (oryg.)

Fig. 3. Ranges of the sections *Pimpinellifoliae* DC. and *Sericeae* Crépin (orig.)



Ryc. 4. Zasięgi sekcji *Cinnamomeae* DC. i *Carolinae* Crépín (oryg.)

Fig. 4. Ranges of the sections *Cinnamomeae* DC. and *Carolinae* Crépín (orig.)



Ryc. 5. Zasięg sekcji *Rosa* (według Muesela et al. 1965, uzupełniony)

Fig. 5. Range of the section *Rosa* (after Meusel et al. 1965, supplemented)

gich działkach. Gatunki tej sekcji występują zarówno w Starym, jak i w Nowym Świecie (ryc. 2, 4).

— sect. *Carolinae* Crépin — blisko spokrewniona z sekcją *Cinnamomeae* i nie zawsze z niej wydzielana; grupuje 7 gatunków o działkach rozchylonych, wczesnie odpadających i o charakterystycznie ustawionych załączniach. Ograniczona jest swym występowaniem do Ameryki Północnej (ryc. 2, 4).

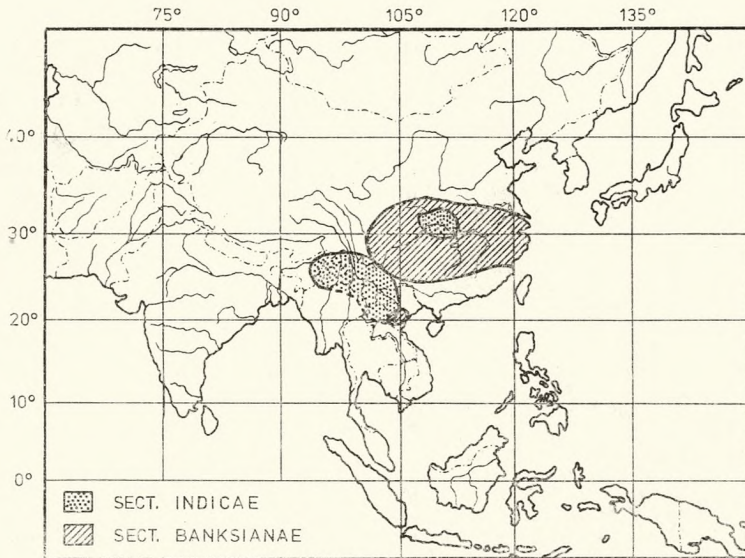
— sect. *Rosa* (=sect. *Gallicanae* DC. — z jednym przedstawicielem, *R. gallica* L., o dużych kwiatach, skórzastych, dużych listkach i zasięgu przypadającym niemal w całości na kontynent europejski (ryc. 2, 5).

— sect. *Indicae* Thory — reprezentują ją 2-3 zimozielone gatunki o długich, wolnych, nie zarośniętych szyjkach słupków. Zasięg tej sekcji przypada na subtropikalne rejony Azji południowo-wschodniej (ryc. 2, 6).

— sect. *Synstylae* DC. — zbliżona do sekcji *Indicae*, grupuje około 30 gatunków o szyjkach słupków zrosniętych w długą kolumnkę. Są to przeważnie pnącza, z których większość występuje w południowo-wschodniej Azji; nieliczne docierają na Bliski Wschód i do Europy, a tylko jeden, *R. setigera* Michx, występuje w Ameryce Północnej (ryc. 2, 7).

— sect. *Banksianae* Lindley — należą tu dwa gatunki (*R. banksiae* Ait. i *R. cymosa* Tratt.), zimozielone pnącza o drobnych, groszkowatych hypancjach i wolnych przylistkach. Występują one we wschodnich Chinach (ryc. 2, 6).

— sect. *Bracteatae* Thory — z dwoma gatunkami *R. bracteata* Wendl. i *R. clinophylla* Thory o charakterystycznych, silnie wcinanych podkwiat-



Ryc. 6. Zasięgi sekcji *Indicae* Thory i sekcji *Banksianae* Lindley (oryg.)

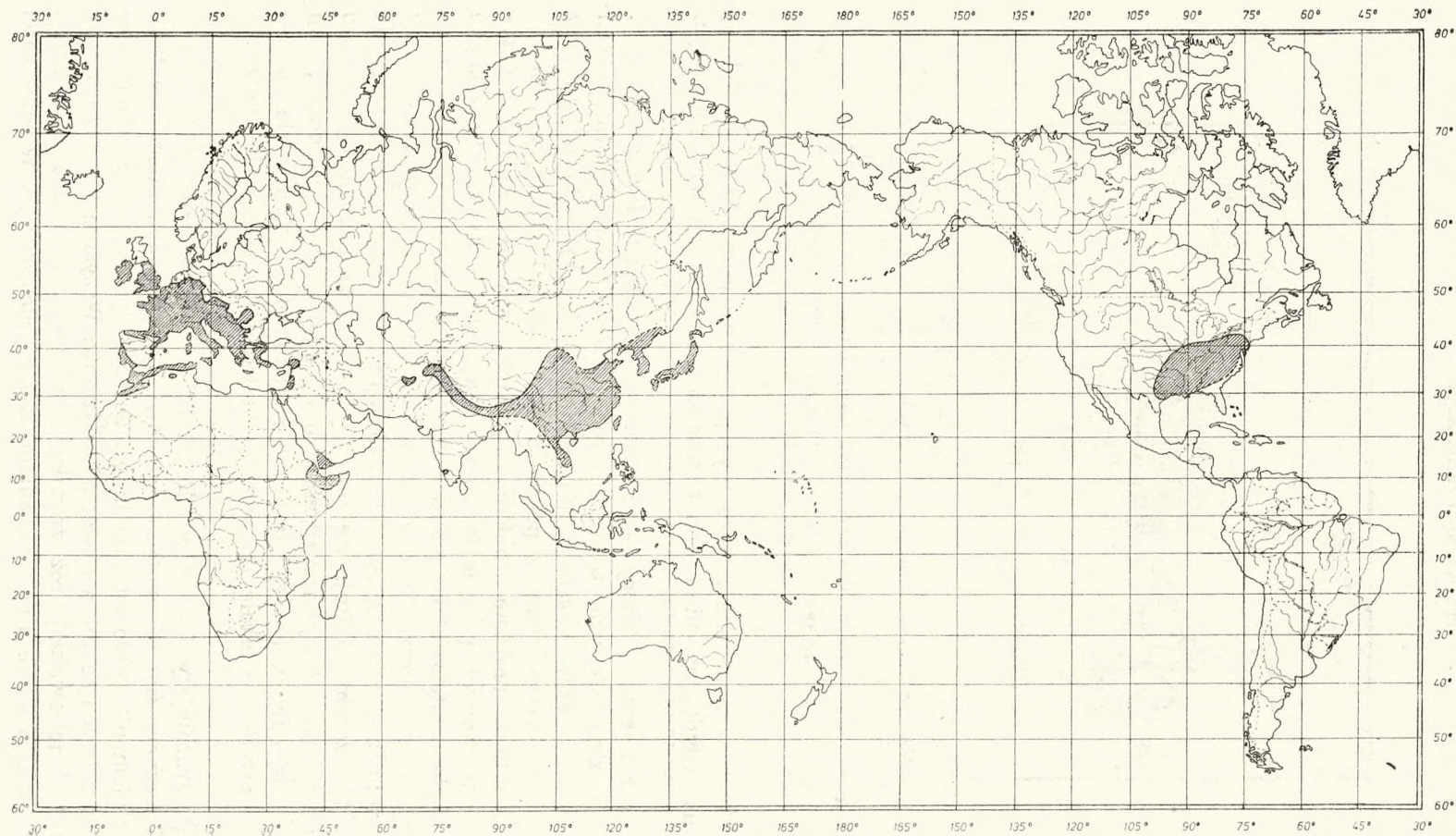
Fig. 6. Ranges of the sections *Indicae* Thory and *Banksianae* Lindley (orig.)

kach. Są to zimozielone pnącza występujące w południowo-wschodniej Azji, na wilgotnych, nierzadko okresowo podtapianych obszarach (ryc. 2, 8).

— sect. *Laevigata* Thory — reprezentowana przez *R. laevigata* Michx, pnącze o zimozielonych, trójlistkowych liściach, wolnych, nitkowatych przylistkach i szczeciniastych hypancjach. Zasięg tej róży ograniczony jest do niewielkich obszarów południowo-wschodniej Azji (ryc. 2, 8).

Liczne taksonomiczne problemy, z jakimi mamy do czynienia w przypadku omówionych powyżej grup wynikają w dużym stopniu z ciągle jeszcze niedostatecznej znajomości flory niektórych rejonów. Stosunkowo najslabiej reprezentowane są w zbiorach zielnikowych materiały z południowo-wschodniej Azji. Jest to rejon najobfitszego występowania róż, a tymczasem kolekcje zielników z tego obszaru są na ogół bardzo skąpe. Podobnie niewystarczające są zbiory z południowo-zachodniej Azji i północnej Afryki. Fragmentaryczne i niekompletne zbiory nie pozwalają na ostateczne ustalenie rangi wielu taksonów względnie ich zasięgów.

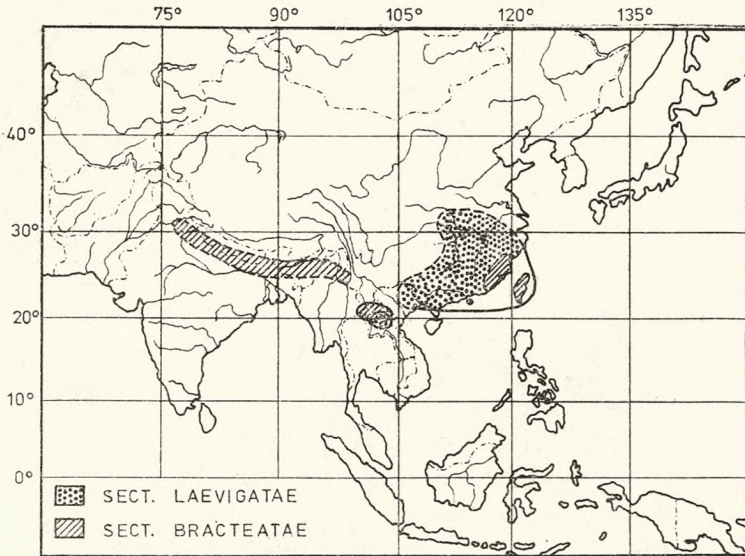
Najpoważniejszy jednak problem i to zarówno z teoretycznego, jak i praktycznego punktu widzenia stanowi hybrydyzacja. Mieszaniec tworzą bowiem nie tylko gatunki blisko ze sobą spokrewnione, ale i należące do różnych sekcji, a nawet podrodzajów. Wszystko wskazuje na to, że w trakcie ewolucji róż zróżnicowanie morfologiczne i ekologiczne rzadko szło w parze z powstawaniem barier genetycznych. W większości



Ryc. 7. Zasięg sekcji *Synstylae* DC. (oryg.)

Fig. 7. Range of the section *Synstylae* DC. (orig.)

<http://rcin.org.pl>



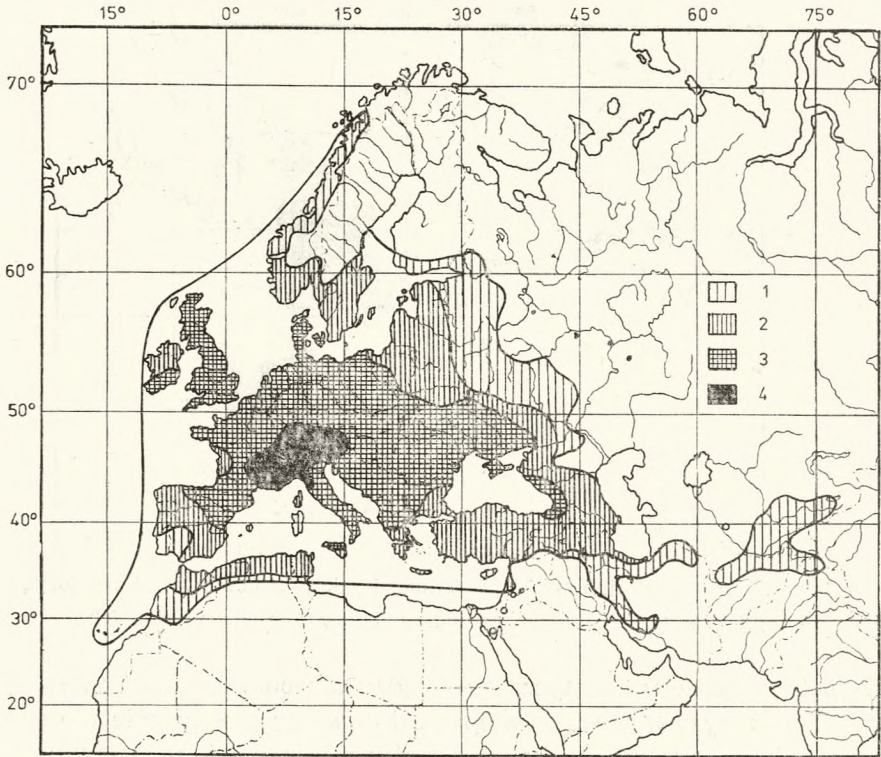
Ryc. 8. Zasięgi sekcji *Laevigatae* Thory i sekcji *Bracteatae* Thory (oryg.)

Fig. 8. Ranges of the sections *Laevigatae* Thory and *Bracteatae* Thory (orig.)

przypadków bariery genetyczne pomiędzy taksonami, nawet morfologicznie dobrze zarysowanymi, są niepełne lub wręcz praktycznie nie istnieją. Dzięki tej kłopotliwej dla systematyków właściwości, róże stanowią tak wdzięczny obiekt prac hodowlanych.

W naturalnych, nie zakłóconych warunkach siedliskowych przepływowi genów pomiędzy gatunkami róż zapobiegają przede wszystkim bariery ekologiczne i geograficzne. W wielu przypadkach naturalne siedliska zostały jednak przez człowieka zmienione, w wyniku czego gatunki uprzednio izolowane weszły z sobą w bezpośredni kontakt. Następstwem tego jest intensywne hybrydyzacja, która przebiega niekiedy na ogromnych obszarach. Przykładem takiego obszaru może być zwłaszcza środkowa Azja.

W zmienionych warunkach, na nowych siedliskach, przynajmniej niektóre formy mieszańcowego pochodzenia (segreganty, krzyżówki wsteczne itd.) wykazywać mogą wyraźną przewagę selekcyjną nad czystymi formami wyjściowymi. Wiele z nich, zwiększając swą homozygotyczność, podlega z czasem stabilizacji. Powstają wówczas liczne, wyrównane pod względem morfologicznym biotypy. Są one często traktowane jako odrębne gatunki, zwłaszcza przez badaczy pracujących na niewielkich, ograniczonych obszarach i wyłącznie na miejscowym materiale. Wnikliwa analiza przeprowadzona na dostatecznie dużym obszarze pozwala z reguły wykryć mieszańcowy charakter wielu takich „lokalnych” gatunków. Procesy hybrydyzacyjne a zwłaszcza introgresja w znacznym stopniu utrudniają ustalenie granic międzygatunkowych. Jest to tym bardziej



Ryc. 9. Zasięg sekcji *Caninae* DC., zagęszczenie gatunków: 1 — 1-3 gatunki, 2 — 4-6 gatunków, 3 — 7-10 gatunków, 4 — powyżej 10 gatunków (oryg.)

Fig. 9. Range of the section *Caninae* DC., agglomeration of species: 1 — 1-3 species, 2 — 4-6 species, 3 — 7-10 species, 4 — more than 10 species (orig.)

kłopotliwe, że w przypadku róż granice te są często bardzo subtelne i niejako giną w zestawieniu z ogromną skalą zmienności gatunków.

Hybrydyzacja i wynikające z niej teoretyczne i praktyczne problemy zaznaczają się jednak nie tylko w rodzaju *Rosa*, ale w bardzo wielu grupach roślin. Nasuwać się więc mogą wątpliwości, czy wyjątkowo zła reputacja róż jest w pełni uzasadniona.

W przedstawionym powyżej przeglądzie ponadgatunkowych taksonów rodzaju pominięta została i to nie bez przyczyny, jedna osobliwa jego grupa, a mianowicie sekcja *Caninae* DC. Bez większej przesady można stwierdzić, że właśnie jej zawdzięcza rodzaj *Rosa* panującą wśród botaników tak złą opinię. Grupie tej poświęcono większość studiów i opracowań systematycznych, a tym samym zaniedbywano pod tym względem resztę rodzaju. Ten stan rzeczy staje się bardziej zrozumiały, gdy uświadomimy sobie, że sekcja *Caninae* w Europie zdecydowanie dominuje i to zarówno pod względem liczby taksonów, jak i częstotliwości ich występowania (ryc. 9). Pierwsze badania systematyczne, we współ-

czesnym tego słowa znaczeniu, zapoczątkowane zostały właśnie w Europie i na ogół dotyczyły flory tego kontynentu. W przypadku róż takim pierwszym obiektem studiów była, siłą rzeczy, sekcja *Caninae*. W miarę rozwoju badań jej obraz stawał się jednak coraz bardziej złożony i niezrozumiały. W końcu doprowadziło to do wyraźnej stagnacji nie tylko w pracach nad systematyką tej grupy, ale nad systematyką róż w ogóle.

Sekcja *Caninae* wyodrębniona została po raz pierwszy w 1818 roku (De Candolle 1818), jednakże w obecnej postaci sprecyzowana została dopiero w ponad pół wieku później przez Christa (1873). Jest to zdecydowanie najbardziej polimorficzna grupa rodzaju, jednakże wszelkie próby jej wewnętrznej klasyfikacji napotykały ogromne trudności. Wielkie zróżnicowanie tej sekcji fascynowało systematyków od samego początku, istniały bowiem wręcz nieograniczone możliwości opisywania nowych taksonów, na co zwłaszcza w wieku XIX panowała swoista moda. Duża stałość poszczególnych form sprawiała, że traktowano je najczęściej jako odrębne gatunki. Takich „gatunków” opisywano dziesiątki i setki, z czasem doprowadziło to do całkowitego chaosu. Jednocześnie zaznaczają się również próby wykorzystania w klasyfikacji sekcji *Caninae* koncepcji szeroko rozumianego gatunku. Jej zwolennicy utrzymują, że czystych, dobrych gatunków sekcji *Caninae* jest stosunkowo mało, a ogromna większość opisywanych dotychczas lokalnych gatunków to w rzeczywistości nic innego jak wewnątrzgatunkowe formy, względnie mieszańce pomiędzy dobrymi gatunkami.

Próbując stosować tę koncepcję napotykamy również ogromne trudności tak teoretyczne, jak i praktyczne. Formy czyste i formy mieszańcowe przechodzą w siebie w sposób absolutnie ciągły, toteż nie jesteśmy w stanie ustalić, gdzie kończy się jedna, a gdzie zaczyna druga grupa form. W rezultacie są one w całkowicie subiektywny sposób rozdzielane. Staje się zatem zrozumiałe tak znaczne zróżnicowanie poglądów na zakres gatunków sekcji *Caninae* i to nawet wśród systematyków pojmujących gatunki dość szeroko.

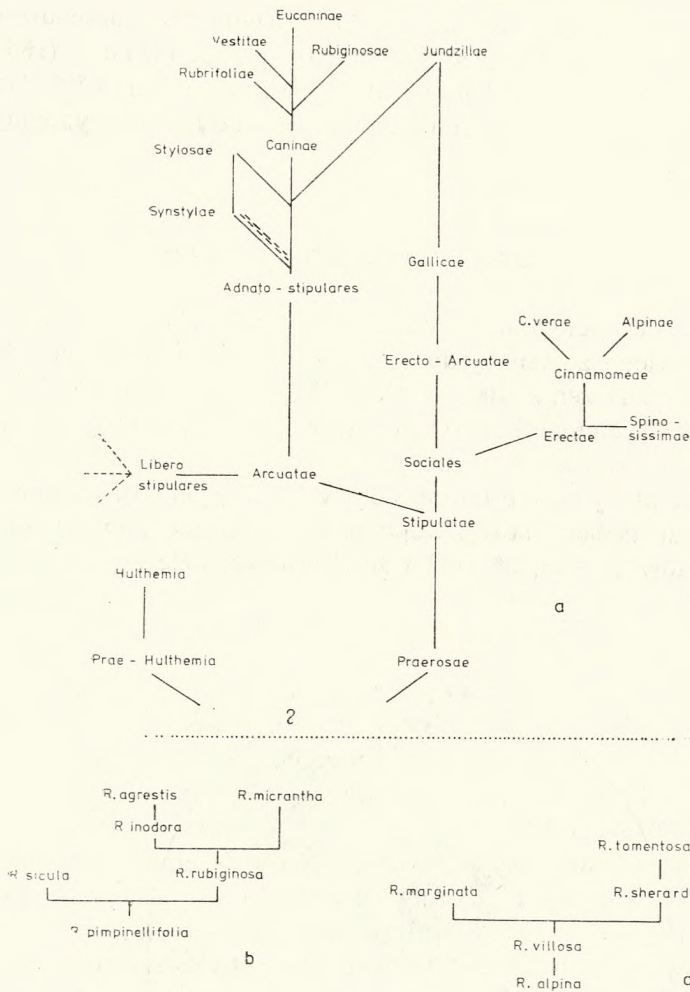
W ostatnich czasach zdecydowana większość autorów, jak gdyby na zasadzie wyboru mniejszego zła, skłania się w kierunku koncepcji szeroko rozumianego gatunku. Stosunkowo największą popularność zdobyły koncepcje Christa (1873), Cépina (1889), Wooley-Doda (1930-31), Kellera (1931) i Boulengera (1924, 1932). Autorzy ci do „czystych” gatunków zaliczają przede wszystkim formy pod względem morfologicznym najbardziej skrajne, traktując wszystkie formy pośrednie jako mieszańce. Obydwie te grupy form, z wymienionych już wyżej powodów, są różnie przez poszczególnych autorów rozumiane. Niektóre formy, zdaniem jednych autorów jeszcze „czyste” są zdaniem innych już mieszańcami i odwrotnie. Niektórzy autorzy, z praktycznych względów, włączają do „swoich” gatunków część tych niezwykle licznych, rzekomych mieszańców, zaznaczając niekiedy ich wtórny charakter po-

przez zaszerogowanie do odrębnych wewnątrzgatunkowych taksonów (jak np. *R. glauca* Vill. subsp. *subcanina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth.). Z przykładami takiego ujęcia można spotkać się w pracach Kellera (1931), Schenka (1955 - 57) itd.

Swoistą niespodziankę w dziedzinie systematyki sekcji *Caninae* stanowi opracowanie Klášterský'ego (1968) zamieszczone we *Flora Europaea*. W opracowaniu tym autor wprowadza koncepcję mikrospecies, ale tylko częściowo, dzieląc szeroko dotychczas ujmowaną *R. canina* L. na kilka małych gatunków. W późniejszych pracach Klášterský (1969 a, b) czyni to samo jeszcze z kilkoma innymi gatunkami sekcji *Caninae*. Podział wprowadzony przez niego zawodzi jednak całkowicie przy analizowaniu sekcji *Caninae* jako całości i w pewnym sensie sprzeczny z dyskusją nad systematyką omawianej sekcji do punktu wyjściowego.

Bezskuteczność dotychczasowych prób mających na celu wewnętrzną klasyfikację sekcji *Caninae* nasuwać może pytanie, czy najpraktyczniejszym wyjściem z tej kłopotliwej sytuacji nie byłoby rozpatrywanie wszystkich form sekcji *Caninae* w ramach jednego polimorficznego gatunku. Rozwiązanie powyższe, jako zbyt pragmatyczne nie znalazłoby zapewne wielu zwolenników. W gatunku takim znalazłyby się bowiem obok siebie m.in. formy odpowiadające *R. canina* L., *R. villosa* L. czy *R. glauca* Pourret, których odrębność gatunkowa nie budzi najmniejszych wątpliwości.

W przeciwieństwie do gatunków z innych grup rodzaju, gatunki sekcji *Caninae* posiadają w dużym stopniu zdegenerowany pyłek. Crépin (1890), który jako pierwszy zwrócił na ten fakt uwagę, wysunął przypuszczenie, że gatunki tej sekcji są ustabilizowanymi mieszańcami. Hipoteza o mieszańcowym pochodzeniu sekcji *Canina* została powszechnie uznana za fakt niemalże oczywisty. Uważa się obecnie, że sekcja *Caninae* jest stosunkowo młodą grupą, powstałą w Europie lub w najbliższym jej sąsiedztwie w plejstocenie. Wówczas miały tu miejsce gwałtowne migracje gatunków wywołane zmianą klimatu. Ich następstwem była intensywna hybrydyzacja pomiędzy gatunkami uprzednio geograficznie izolowanymi. Bliższe pochodzenie większości gatunków sekcji *Caninae* pozostaje jednakże nieznanie i tylko w przypadku dwóch taksonów, a mianowicie *R. jundzillii* Besser i *R. stylosa* Desv. wysuwane są co do tego pewne sugestie. Pierwszy z tych taksonów jest prawdopodobnie starym mieszańcem pomiędzy *R. canina* a formą zbliżoną do współczesnej *R. gallica* L. z sekcji *Rosa*, drugi natomiast mieszańcem *R. canina* z gatunkiem morfologicznie podobnym do współczesnej *R. arvenis* Hudson z sekcji *Synstylae* DC. Z tych też względów obydwie gatunki bywają zaliczane do odrębnych podsekcji, a nawet sekcji *Stylosae* i *Jundzillae*, co np. zaznacza Keller (1931) w przedstawionym przez siebie schemacie — drzewie genealogicznym róż. Pozostałe gatunki sekcji



Ryc. 10. Pozycja systematyczna sekcji *Caninae* w obrębie rodzaju *Rosa*: a — według Kellera (1931); b, c — według Boulengera (1924)

Fig. 10. Systematic position of section *Caninae* within genus *Rosa*: a — after Keller (1931); b, c — after Boulenger (1924)

Caninae tworzą, zdaniem tego autora, odrębną, monofiletyczną grupę (ryc. 10).

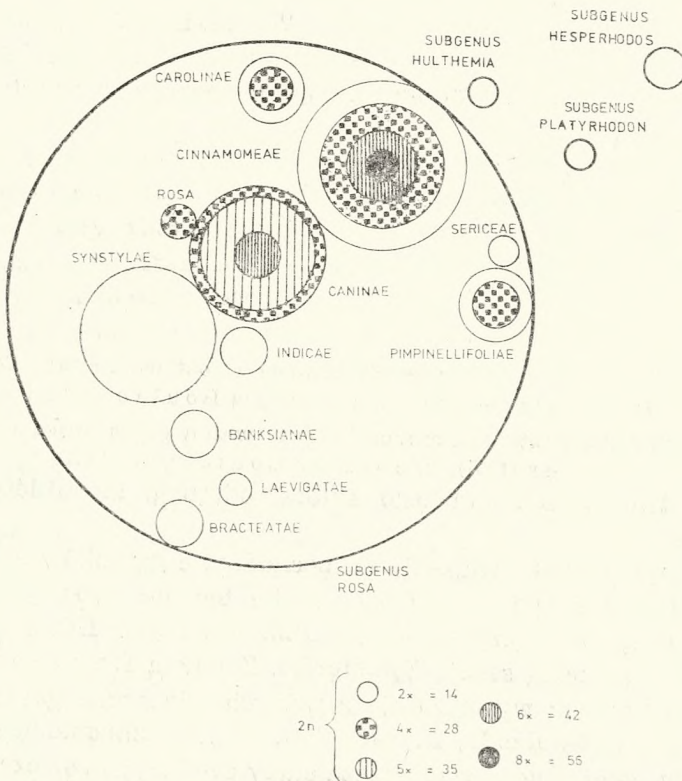
Oryginalny punkt widzenia na pochodzenie gatunków sekcji *Caninae* reprezentuje Boulenger (1924). Autor ten nie wyodrębnia ich w oddzielną sekcję, ale łączy z sekcjami *Pimpinellifoliae* DC. i *Cinnamomeae* DC. w jedną wielką sekcję *Eglanteriae*. Zdaniem Boulengera taksony sekcji *Caninae* wywodzą się z różnych „dobrych” gatunków, takich jak *R. pimpinellifolia* L., *R. pendulina* L. i *R. cinnamomea* L. i reprezentują w sekcji *Eglanteriae* wyższe etapy ewolucyjnego rozwoju (ryc. 10).

Na ogół sądzi się, że gatunki sekcji *Caninae* powstały w wyniku hy-

brydyzacji wielu nie istniejących już obecnie trzeciorzędowych gatunków. Odmienne na tę sprawę zapatruje się Rowley (1967). Uważa on bowiem, że sekcji *Caninae* dał początek tylko jeden mieszaniec, który dzięki mutacjom zróżnicował się na tak liczne, występujące obecnie biotypy.

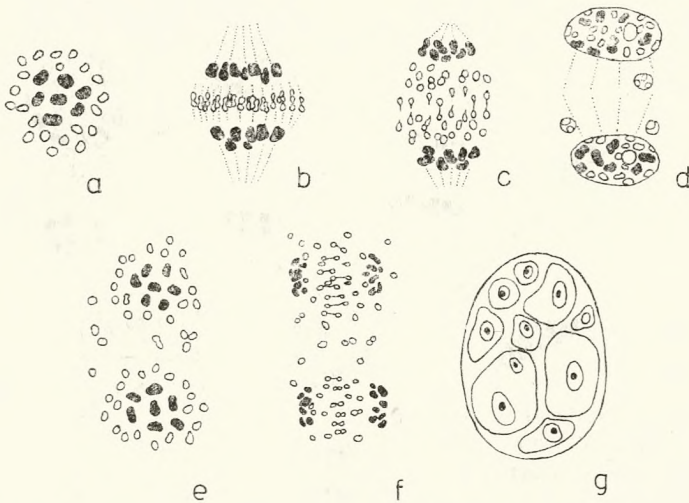
CYTOLOGIA SEKCJI CANINAE

Spośród licznych prac poświęconych cytologii róż, w niniejszym rozdziale omówione zostaną jedynie te prace, które moim zdaniem, posiadają istotne znaczenie dla wyjaśnienia genezy sekcji *Caninae* oraz dla zrozumienia systematyki tej kłopotliwej grupy. Już pierwsze badania wykazały, że rodzaj *Rosa* obejmuje całą serię ploidów od $2x$ do $8x$ przy haploidalnej liczbie chromosomów = 7 (ryc. 11). Stwierdzono równocześnie, że taksony sekcji *Caninae* są wyłącznie poliploidami o liczbie chromosomów $2n=28$, 35 i 42 i że charakteryzują się wyjątkowym, nie



Ryc. 11. Zróżnicowanie kariologiczne rodzaju *Rosa*

Fig. 11. Karyological differentiation within the genus *Rosa*



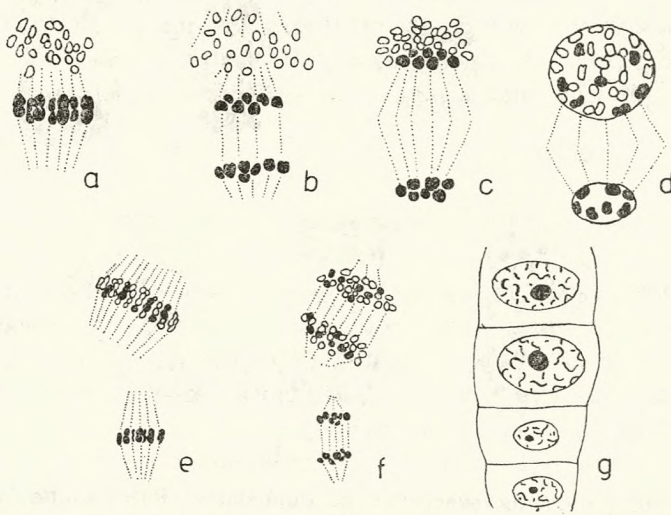
Ryc. 12. Przebieg mikrosporogenezy u pentaploidalnej *Rosa canina* L., objaśnienia w tekście (według Darlingtona 1937)

Fig. 12. Course of microsporogenesis in a pentaploid *Rosa canina* L., explanations in text (after Darlington 1937)

spotykanym w żadnej innej grupie roślin typem mejozy. Po raz pierwszy niezwykłość mejozy *Caninae* była sygnalizowana w 1909 roku przez Rosenberga, jednakże szczegółowy opis tego osobliwego procesu podali dopiero kilkanaście lat później, niemal równocześnie, Täckholm (1920, 1922) oraz Blackburn i Harrison (1921). Autorzy ci wykazali, że taksony sekcji *Caninae*, niezależnie od stopnia poliploidalności, tworzą w mejozie, w diakinezie tylko 7 bivalentów oraz odpowiednią liczbę uniwalentów ($2n-14$). Dalsze etapy mejozy przebiegają inaczej w trakcie mikrosporogenezy, inaczej podczas makrosporogenezy.

W metafazie mikrosporogenezy (ryc. 12), bivalenty otoczone uniwalentami gromadzą się w centralnej części komórki. W anafazie I chromosomy tworzące poszczególne bivalenty rozłączają się i jako pierwsze zmierzają ku biegunom. Tymczasem uniwalenty dzielą się (po raz pierwszy) i ich pochodne z pewnym opóźnieniem podążają za chromosomami pochodzącymi z bivalentów. Na biegunach obydwa rodzaje chromosomów włączane są do jąder interkinetycznych i następuje podział homeotypowy: najpierw dzielą się chromosomy tworzące bivalenty (po raz pierwszy), a następnie uniwalenty (po raz drugi). Powstaje w ten sposób 8-12 pyłków, jednakże funkcjonalne są tylko cztery pyłki zawierające pochodne bivalentów. Pozostałe ziarna pyłku zawierające pochodne uniwalentów są sterylne i zwykle zniekształcone.

W diakinezie makrosporogenezy (ryc. 13) powstaje również 7 bivalentów oraz odpowiednia liczba uniwalentów. W anafazie I, te ostatnie nie dzielą się ale gromadzą na jednym z biegunów. W interkinizie pow-

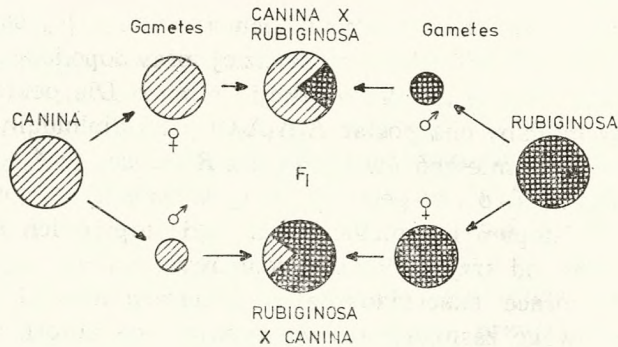


Ryc. 13. Przebieg makrosporogenezy u pentaploidalnej *Rosa canina* L., objaśnienia w tekście (według Darlingtona 1937)

Fig. 13. Course of megasporogenesis in a pentaploid *Rosa canina* L., explanations in text (after Darlington 1937)

stają więc dwa jądra; jedno zawiera 7 chromosomów pochodzących z biwalentów, natomiast drugie wszystkie chromosomy pozostałe ($2n-7$). Podczas drugiego podziału obydwie grupy chromosomów dzielą się równocześnie. Powstaje więc tetrada, w której dwie komórki mniejsze zawierają po 7 chromosomów, natomiast dwie pozostałe, większe, $2n-7$. Jedna z dwu większych komórek daje początek gamecie żeńskiej. Tak więc gamety zawierają różną liczbę chromosomów, męska — 7, natomiast żeńska $2n-7$. Zapłodnienie prowadzi jednakże do odtworzenia wyjściowej, somatycznej liczby chromosomów. Z tego względu typ reprodukcji *Caninae* nazywany jest również zrównoważoną heterogamią. Ponieważ geny formy matecznej zawsze przeważają, potomstwo tych samych rodziców jest pod względem genetycznym różne w zależności od kierunku krzyżówki (ryc. 14). Mamy tu zatem do czynienia ze zjawiskiem matroklinalności. W trakcie mejozy typu *Caninae* drogą płciową przenoszone są tylko geny związane z chromosomami tworzącymi biwalenty, natomiast geny związane z uniwalentami transmitowane są w sposób bezpłciowy jedynie przez formę mateczną.

Z przebiegu mikrosporogenezy wynika, że ziarna pyłku powinny zawierać wyłącznie 7 chromosomów. W rzeczywistości jednak, jak wykazał Täckholm (1922), w pyłkach jest ich bardzo często więcej niż 7. Biorąc pod uwagę stosunkowo rzadkie występowanie aneuploidów oraz dużą stałość poszczególnych form *Caninae*, autor ten wysunął wniosek, że taksony sekcji *Caninae* reprodukują się drogą agamospermii. Fagerlind (1940, 1942) i Gustafsson (1931, 1942, 1944) udowodnili jed-



Ryc. 14. Mieszance gatunków o mejozie typu *Caninae* (według Rowleya 1967)
 Fig. 14. Hybrids of species with *Caninae* meiosis (after Rowley 1967)

nak ostatecznie, że agamospermia w sekcji *Caninae* nie występuje. Z ich licznych doświadczeń wynikało jednoznacznie, że w przypadku krzyżowania dwóch form o mejozie typu *Caninae*, potomstwu przekazywane są nie tylko cechy formy matecznej, ale również cechy ojcowskie.

Dalsze prace cytologiczne nad sekcją *Caninae* idą w kierunku ustalenia w jaki sposób mechanizm mejozy *Caninae* jest kontrolowany. Podejmuje się próby krzyżowania przedstawicieli sekcji *Caninae* między sobą, jak również próby krzyżowania ich z gatunkami o mejozie regularnej.

Harrison (1954 - 55) podaje interesujące wyniki krzyżowania *R. rubiginosa*, pentaploida o mejozie *Caninae* z tetraploidalną *R. pimpinellifolia* L. o mejozie regularnej. W *F₁* mieszance te wykazywały poważne zakłócenia w mejozie, natomiast w *F₂* otrzymano oprócz aneuploidów całą serię euploidów o liczbie chromosomów $2n=14, 28, 35$ i 42 . Ostatecznie przeżyły tylko tetraploidy, ich mejoza była regularna a rośliny w pełni płodne. Podobne, tetraploidalne i w pełni płodne rośliny uzyskano w *F₃* i w *F₄*.

Jeszcze bardziej interesujące są wyniki badań cytologicznych prowadzonych przez Gustafssona i Hakanssona (Gustafsson, Hakansson 1942, Gustafsson 1944). Mieszance pomiędzy *R. canina* L. i *R. rubiginosa* L. (pentaploidy o mejozie *Caninae* jako ♀), a odległą systematycznie *R. rugosa* Thunb. (diploid o mejozie regularnej jako ♂), tworzyły w metafazie 11-14 biwalentów. Jak stwierdzają autorzy, jedynym wytłumaczeniem tego zjawiska może być fakt, że co najmniej 4-7 biwalentów powstało w wyniku autosyndezy chromosomów pochodzących z komórki jajowej. Tymczasem mieszance pomiędzy *R. rubiginosa* i *R. canina*, gatunków należących do sekcji *Caninae*, wykazywały obniżony stopień syndezy i tworzyły tylko 4-5 biwalentów. Zdaniem Gustafssona (1944, l.c.) *R. canina* i *R. rubiginosa* mają wewnętrzną autopoliploidalność", która umożliwia koniu-

gację dwóch zespołów chromosomów pochodzących z tej samej gamety macierzystej. Autor ten podaje najbardziej prawdopodobną, jego zdaniem, genomową formułę taksonów sekcji *Caninae*. Dla pentaploidalnych róż z tej grupy miałyby ona postać $A_1A_1A_2CD$, dla diploidalnej *R. rugosa* — CC , natomiast dla mieszańców *Caninae* z *R. rugosa* w F_1 — A_1A_2CCD . Zdaniem Gustafssona genomy A_1A_2 wykazują u poszczególnych gatunków różny stopień homologiczności, stąd stopień ich syntezy jest różny w zależności od krzyżowanych taksonów.

Interesujące prace eksperymentalne przeprowadzał Fagerlind. Na szczególną uwagę zasługują doświadczenia tego autora z indukowaniem poliploidalności za pomocą kolchicyny (Fagerlind 1945 a). Wbrew oczekiwaniom u tetraploidów otrzymanych z diploidów autor nie stwierdził występowania tetrawalentów, natomiast najczęściej powstawały biwalenty oraz różna liczba uniwalentów. Fagerlind wysuwa wniosek, że koniugację blokuje najprawdopodobniej jakiś czynnik genetyczny i w związku z tym podkreśla, że o stopniu homologiczności chromosomów róż nie możemy wypowiadać się jedynie na podstawie stopnia ich syntezy.

W 1945 roku publikuje również Fagerlind (1945 b) wyniki cytologicznych badań nad krzyżówkami tetraploidalnej *R. glauca* Pourret o mejozie *Caninae* z diploidalną *R. rugosa* Thunb. i tetraploidalną *R. pendulina* L. o mejozie regularnej. U tetraploidalnego mieszańca, dla którego *R. glauca* była matką a *R. rugosa* formą ojcowską autor obserwował 7-14 biwalentów, natomiast w krzyżówce odwrotnej (u roślin, u których nie doszło wcześniej do degeneracji archesporu) powstawało tylko 7 biwalentów. W przypadku pentaploidalnego mieszańca *R. glauca* i *R. pendulina* w komórkach macierzystych pyłku tworzyło się 14 biwalentów i 7 uniwalentów. W konkluzji Fagerlind stwierdza, że wszystkie gatunki róż są w wysokim stopniu autogenomatyczne. Podkreśla również i w tej pracy, że stopień syntezy nie może być podstawą oceny homologiczności chromosomów. Zdaniem autora mejoza typu *Caninae* jest kontrolowana przez specjalny kompleks genów. W trakcie hybrydyzacji pomiędzy gatunkami sekcji *Caninae* a gatunkami o mejozie regularnej, geny tych ostatnich zakłócają w różnym stopniu działanie kompleksu genów *Caninae*.

Do podobnych wniosków dochodzi również Blackhurst (1948). Stwierdza ona, że mejoza typu *Caninae* kontrolowana jest przez allelomorficzną serię genów. Wnioski Fagerlinda na temat autogenomatyczności róż potwierdzają także Wulff i Heldt (1953). U badanego przez tych autorów skomplikowanego międzysekcyjnego mieszańca z grupy *R. 'Lambertiana'* powstawały przeważnie biwalenty.

Szereg prac poświęconych amerykańskim różom opublikowała Erlanson. Dzięki badaniom tej autorki, róże amerykańskie są stosunkowo najlepiej poznane pod względem cytologicznym. Erlanson

(1929) podaje, że u znalezionej przez nią triploidalnego mieszańca przebieg mejozy przypominał częściowo przebieg mejozy w sekcji *Caninae*. W komórkach macierzystych pyłku tworzyło się 7 biwalentów i 7 uniwalentów. Uniwalenty, podobnie jak w przypadku taksonów sekcji *Caninae*, dzieliły się dwukrotnie. Ponieważ taksony sekcji *Caninae* nie występują dziko w Ameryce, nie jest możliwe wyjaśnienie tej anomalii przypadkowym wpływem tej grupy. Erlanson (1932) podaje również przypadek dwukrotnego podziału uniwalentów u gatunków o regularnej mejozie już w profazie; zanim doszło do konjugacji chromosomów uniwalenty dzieliły się dwukrotnie. Podobny przypadek dwukrotnego podziału uniwalentów opisuje Erlanson MacFarland również w 1961 roku. U dwóch tetraploidalnych mieszańców powstałych z normalnego diploida i heksaploida autorka obserwowała 7 par chromosomów oraz 14 uniwalentów. Te ostatnie podczas mikrosporogenezy dzieliły się dwukrotnie.

W tym miejscu warto wspomnieć o niezwyklej spostrzeżeniu Wulffa (1954 a). Diploidalna *R. × ruga* Lindley będąca prawdopodobnie mieszańcem *R. arvensis* Hudson i *R. chinensis* Jacq. tworzy zwykle 7 biwalentów, jednakże w jednym pączku tej róży, jak stwierdził Wulff, w somatycznej tkance pylników nastąpiła zmiana liczby chromosomów z 14 do 35. W pylnikach tych pojawiła się mejoza typu *Caninae*, a więc powstało 7 biwalentów i 21 uniwalentów. Rowley (1967) przypuszcza, że Wulff miał do czynienia z chimerą zawierającą elementy podkładki typu *Caninae*. Przeciwno takiej sugestii przemawia jednak fakt, że w nitkach pręcików stwierdzono diploidalną liczbę chromosomów.

Z cytologicznych badań Wulffa na uwagę zasługują prace nad krzyżówkami pomiędzy tetraploidalną *R. villosa* L. o mejozie typu *Caninae* z tetraploidalną *R. pendulina* L. o mejozie regularnej (Wulff 1954 b). Większość roślin potomnych była tetraploidalna, jednakże cztery wykazywały zaskakującą liczbę chromosomów $2n=21, 28$ i 35 .

Interesujące są również badania nad aneuploidalnością u róż. Z większości z nich wynika, że aneuploidy w rodzaju *Rosa* występują w naturze tylko sporadycznie. Tymczasem jak wykazał Rowley (1960) w ponad 100 przypadkach aneuploidy powstawały podczas badań eksperymentalnych. Rowley wysiewał otrzymane z wolnego zapylenia nasiona dzikorosnących osobników sekcji *Caninae* oraz form stosowanych w ogrodnictwie jako podkładki. Wśród otrzymanych siewek 1/3 stanowiły formy aneuploidalne. Autor ten stwierdził, że zróżnicowanie genotypów w potomstwie ma niewątpliwą wpływ na fenotypową zmienność, ale jego zadaniem nie jest możliwe wykazanie, która zmiana wywołana jest aneuploidalnością, która wynika z utraty lub uzyskania dodatkowego chromosomu, a która jest wynikiem segregacji. Aneuploidy są częstsze w obrębie sekcji *Caninae*, gdzie ma miejsce unikalny mecha-

nizm mejozy. Według Rowleya brak danych o występowaniu aneuploidalności w naturze wynika stąd, że obiektem dotychczasowych badań były zwykle formy uprawne.

Na zakończenie warto jeszcze wspomnieć o badaniach Roberta (1975) nad środkowoazjatycką *R. nanothamnus* Bouleng. (= *R. webbiana* Wall. ex Royle s. 1.). Wynikałoby z nich, że takson ten zaliczany dotychczas do sekcji *Cinnamomeae* jest tetraploidem o mejozie typu *Caninae*. Te zaskakujące wyniki wymagają jednak potwierdzenia na materiałach z naturalnych stanowisk. Nie wykluczone bowiem, że pochodząca z uprawy próba, jaką ten autor dysponował, należała nie do *R. nanothamnus*, lecz do bardzo jej morfologicznie bliskiej, ale należącej do sekcji *Caninae* *R. elymaitica* Boiss. et Hausskn.

W trakcie dotychczasowych badań nie zdołano ostatecznie wyjaśnić istoty mejozy typu *Caninae*. Nagromadzona została wprawdzie ogromna liczba informacji, lecz ich synteza okazała się wyjątkowo kłopotliwa. W rezultacie w badaniach cytologicznych nad sekcją *Caninae* nastąpiła zdecydowana stagnacja. Na ten stan rzeczy składają się, jak sądzę, dwie zasadnicze przyczyny, a mianowicie: brak przekonującej hipotezy, która ukierunkowałaby zwłaszcza badania eksperymentalne oraz podejmowanie prac na materiale nieznanego pochodzenia.

Z powodzi fragmentarycznych, często zaskakujących i niekiedy wręcz sprzecznych informacji wyłowić można jednakże szereg danych, moim zdaniem, niezwykle istotnych zarówno dla zrozumienia mejozy *Caninae*, jak i dla wyjaśnienia genetyki samej sekcji *Caninae*. Podstawowe pod tym względem znaczenie ma wykazanie, że mechanizm mejozy *Caninae* nie jest kontrolowany przez pojedyncze geny, ale przez cały ich kompleks. Wszystko wskazuje zarazem na to, że inna seria genów determinuje przebieg mikrosporogenezy, a inna jest odpowiedzialna za przebieg makrosporogenezy. Nic więc dziwnego, że niepowodzeniem kończyły się nie tylko próby syntezy mejozy *Caninae*, ale również wysiłki mające na celu przeniesienie jej na mieszańce pomiędzy gatunkami o mejozie *Caninae* a gatunkami o mejozie regularnej. Próby powyższe były mało prawdopodobne i z tego względu, że większość genów determinujących mejozę *Caninae* posiada najprawdopodobniej recesywny charakter. Aby mejoza *Caninae* mogła być zainicjowana geny te muszą wystąpić nie tylko w pełnym komplecie, ale również w stanie homozygotycznym.

Niezwykle ważne wydają mi się również wyniki doświadczeń wskazujące na wysoką autogenomatyczność róż. Wszystko przemawia bowiem za tym, że powstawanie uniwalentów w trakcie mejozy *Caninae* nie jest wynikiem niehomologiczności, ale efektem działania jakiegoś genetycznego czynnika blokującego częściowo syndezę. Nasuwa się stąd wniosek, że zbieżność formowania się uniwalentów podczas mejozy *Caninae* z powstawaniem uniwalentów u współczesnych mieszańców normalnych róż może być całkowicie przypadkowa. Fakty te podważają powszechne

przekonanie, że bezpośrednią przyczyną powstania mejozy *Caninae* była hybrydyzacja. Przemawiają one jednocześnie za tym, że proces reprodukcji *Caninae* został wywołany dzięki mutacjom odpowiednich genów.

Jak już wspomniano, geny ograniczające syndezę chromosomów tylko do dwóch genomów działają najprawdopodobniej w stanie homozygotycznym. Zrozumiałe wydaje się zatem zwiększenie liczby biwalentów u mieszańców gatunków sekcji *Caninae* z odległymi systematycznie normalnymi gatunkami, u których takiego blokującego syndezę czynnika brak. Za całkowicie zaskakujące i sprzeczne z oczekiwaniami uważa się również obniżenie liczby biwalentów i w efekcie występowanie dużych zakłóceń u mieszańców *R. canina* L. i *R. rubiginosa* L. należących do sekcji *Caninae*. Niektórzy autorzy dopatrują się tutaj istnienia bariery genetycznej pomiędzy tymi gatunkami. Nie wykluczone jednak, że powyższa sprzeczność jest tylko pozorna. Być może mamy tutaj do czynienia ze swoistym efektem heterozji, efekt działania genów blokujących syndezę po skrzyżowaniu dwóch różnych, posiadających te geny, taksonów może być w pewnych przypadkach spotęgowany.

Istotne znaczenie dla zrozumienia genezy sekcji *Caninae* mogą mieć obserwacje Erlanson nad mieszańcami normalnych gatunków, u których podziały mejozyczne przypominały przebieg mejozy typu *Caninae*. Podobnie cenne, aczkolwiek wręcz nieprawdopodobne, są dane przytoczone przez Wulffa odnośnie do przekształcenia się tkanki diploidalnej w pentaploidalną i wystąpienie w niej mejozy typu *Caninae*. Powyższe fakty przemawiałyby za tym, że czynniki determinujące przebieg mejozy *Caninae* występują nie tylko w sekcji *Caninae*, ale w całym rodzaju *Rosa*.

Dużą wartość dla ewentualnego wyjaśnienia powstania obecnego zróżnicowania kariologicznego sekcji *Caninae* przedstawiają wyniki badań nad krzyżówkami pomiędzy gatunkami o mejozie *Caninae* z gatunkami o mejozie normalnej, zwłaszcza doświadczenia Harrisona (1954-55) i Wulffa (1954 b). Wykazują one bowiem, że w stosunkowo prosty sposób mogła powstać cała seria poliploidów charakterystyczna dla sekcji *Caninae*.

Za niezwykle ważny moment w przebiegu mejozy typu *Caninae* uważa się podwójny podział uniwalentów podczas mikrosporogenezy. Biorąc pod uwagę fakt, iż w trakcie mejozy regularnej centromer dzieli się tylko jeden raz, Gustafsson (1944) kwestionował występowanie podwójnego podziału uniwalentów u róż sekcji *Caninae*. Fakt ten nie budzi obecnie wątpliwości, niemniej jego istota pozostaje nadal zagadką. Najbardziej zaskakujące jest, moim zdaniem to, że mimo dwukrotnego podziału uniwalenty nie wchodzi do funkcjonalnych ziaren pyłku. Nasuwa się pytanie, czy do tej ostatecznej eliminacji uniwalentów nie przyczynia się właśnie dwukrotny ich podział. Nie wykluczone bowiem, że w stosunkowo krótkim czasie, między pierwszym a drugim podziałem

uniwalenty nie są w stanie w pełni zreplikować swego DNA. W trakcie drugiego podziału, jako niezupełnie „dojrzałe” są one być może mechanicznie rozrywane i uszkodzane. Wydaje się, że przynajmniej częściowo z uniwalentami może wiązać się zauważona przez Täckholm a sprzeczność polegająca na bardzo częstym występowaniu pyłków o zwiększonej liczbie chromosomów, a stosunkowo rzadkim występowaniu aneuploidów. Nasuwa się przypuszczenie, że w wielu przypadkach tymi dodatkowymi chromosomami w ziarnach pyłku mogą być „uszkodzone” i dopiero później eliminowane, pochodne uniwalentów.

KONCEPCJA GATUNKU W SEKCJI CANINAE

Analizując sekcję *Caninae* w ramach całego jej zasięgu zwracamy w pierwszym rzędzie uwagę na formy pod względem morfologicznym najbardziej skrajne. Różnią się one między sobą istotnie a większość z nich posiada jakiś właściwy sobie areał, toteż na ogół uważa się, że właśnie te formy reprezentują „czyste” gatunki. Najpoważniejszym jednak problemem w klasyfikacji sekcji *Caninae* są formy przejściowe łączące poszczególne ekstrema. Form tych nie można niestety traktować marginesowo; są one znacznie liczniejsze od form uważanych za czyste, a co więcej obydwie te grupy form przechodzą w siebie w sposób całkowicie ciągły. Prowadzone od ponad 200 lat badania nad systematyką sekcji *Caninae* sprowadzają się faktycznie do prób ustalenia ścisłej granicy pomiędzy formami czystymi i przejściowymi. Granice te były w krańcowo różny sposób precyzowane, lecz jak dotąd żadne z proponowanych rozwiązań nie wydaje się w pełni przekonujące.

Śledząc wysiłki mające na celu rozgraniczenie czystych gatunków od form przejściowych stwierdzamy, że praktycznie jedynym kryterium podziału jest morfologia. Mógłby to być poważny zarzut pod adresem systematyków, gdyby nie fakt, że żaden inny sposób podziału rzeczywiście nie może wchodzić w rachubę. Formy uważane za przejściowe reprodukują się bowiem bez większych zakłóceń, nie wykazują uchwytnego rozszczepienia cech w potomstwie, a ich zasięg zbliżony jest bądź to do zasięgu jednej, bądź to do zasięgu drugiej czystej formy. Nie istnieją więc żadne kryteria, które pozwoliłyby obiektywnie stwierdzić, gdzie kończą się formy czyste, a gdzie zaczynają przejściowe.

Wyobraźmy sobie, że w trakcie analizowania jakiegoś konkretnego roju form, nie wiemy z jakichś przyczyn o istnieniu dwu skrajnych, czystych jego form. W tej sytuacji, opierając się, siłą rzeczy, wyłącznie na morfologii, za czyste uznamy dwa kolejne znane nam ekstrema, które w rzeczywistości mają już charakter przejściowy. Względność i subiektywizm podziału na formy czyste i przejściowe są więc oczywiste. W skrajnym bowiem przypadku każda z form analizowanego roju może

być uznana za czystą, a tym samym i za dobry gatunek. Nie jest to wszakże jedyna alternatywa. Równie łatwo można wyobrazić sobie i taką sytuację, że wszystkie elementy danego roju, łącznie z tymi najbardziej skrajnymi, uważanymi za czyste, posiadają przejściowy, mieszańcowy charakter, że formy prawdziwie czyste, które krzyżując się dały im początek, nie są nam znane, gdyż najprawdopodobniej już nie istnieją. Pierwsza z tych alternatyw mogąca w pewnym sensie uzasadnić koncepcję mikrospecies, jest praktycznie niemożliwa do zaakceptowania. Liczba gatunków jakie musielibyśmy przyjąć równałaby się bowiem nieograniczonej wręcz liczbie istniejących form. Przybliżoną wizję takiego stanu rzeczy daje nam wspomniana uprzednio praca Gandogera (1892 - 93, l.c.). Druga wersja wydaje się o wiele bardziej prawdopodobna, chociażby z tego względu, że potwierdza w pełni tezę o mieszańcowym charakterze sekcji *Caninae*. W świetle powyższych rozwiązań staje się całkowicie zrozumiała bezskuteczność dotychczasowych prób podziału form sekcji *Caninae* na czyste i przejściowe. Próby te były bowiem z góry skazane na niepowodzenie.

Nasuwa się w związku z tym pytanie, czy istnieje jakaś inna możliwość naturalnego podziału sekcji *Caninae*? Biorąc pod uwagę, że wszystkie elementy danego roju form są w pewnym sensie równorzędne, gdyż prawdopodobnie pochodzą od tych samych form wyjściowych, wystarczyłoby cały taki rój, łącznie z formami skrajnymi, zaklasyfikować pod jedną binominalną nazwą. Okazuje się jednak, że większość skrajnych form, a zwłaszcza formy odpowiadające *R. canina*, tworzą przejścia niejako w kilku kierunkach, z różnymi morfologicznymi ekstremami. W efekcie, w pewnych przypadkach ta sama skrajna forma musiałaby być zaklasyfikowana pod różnymi nazwami gatunkowymi równocześnie. A zatem należy szukać jeszcze innego rozwiązania.

Gdy dysponując odpowiednio obfitym materiałem, analizujemy poszczególne ekstrema oraz łączące je roje przejść, to nie bez pewnego zdziwienia zauważamy, że formy zajmujące mniej więcej centralną pozycję, to znaczy stojące pod względem morfologicznym niejako pośrodku pomiędzy skrajnymi formami są albo stosunkowo nieliczne, albo też brak ich zupełnie. Mamy więc do czynienia z osobliwymi depresjami czy lukami, dzielącymi sekcję *Caninae* na szereg kręgów form, z których każdy obejmuje właściwe sobie morfologiczne ekstremum oraz formy mniej lub bardziej do niego fenotypowo zbliżone. Istnienie takich luk i depresji mogłoby wydawać się zgoła przypadkowe, gdyby nie fakt, że każdy z wyznaczonych przez nie kręgów form charakteryzuje się mniej lub bardziej odrębnym, właściwym sobie zasięgiem, a zwykle i nieco odmienną fenologią oraz zakresem wymagań siedliskowych. Można sądzić zatem, że kręgi te nie są zbiorami przypadkowych osobników, ale najprawdopodobniej jakimś realnie istniejącymi biologicznymi kategoriami. Skoro jest to wewnętrzny, naturalny podział sekcji *Caninae*, a przy tym,

jak się okazuje, jedyny możliwy do wykorzystania w praktyce, to wyłonione kręgi form mogą być rozpatrywane jako podstawowe jednostki klasyfikacji omawianej grupy, a więc jako odpowiedniki gatunków.

Stosowanie pojęcia „gatunek” w przypadku taksonów sekcji *Caninae* może być uzasadnione tylko z czysto praktycznych względów. Od gatunków, w tradycyjnym tego słowa znaczeniu, różnią się one bowiem w sposób zasadniczy. Odmienność ich przejawia się w wewnętrznej, charakterystycznej dla roju mieszańców strukturze oraz w wyjątkowo silnych i złożonych wzajemnych powiązaniach. Taksony sekcji *Caninae* tworzą praktycznie jeden wielki ciąg morfologiczny, toteż różnice między nimi sprowadzają się zwykle do odmiennej kombinacji poszczególnych cech, a niejednokrotnie tylko do ich różnego stopnia frekwencji. Szczególnie subtelne są różnice pomiędzy taksonami bezpośrednio ze sobą spokrewnionymi i wówczas poszczególne formy mogą być właściwie zaklasyfikowane jedynie na podstawie stopnia ich morfologicznej zbieżności z charakterystycznymi dla tych taksonów ekstremami.

Prawidłowa klasyfikacja sekcji *Caninae* możliwa jest tylko w przypadku dobrej znajomości wspomnianych skrajnych form. Stanowią one bowiem specyficzny wzorzec morfologiczny gatunków umożliwiający zaklasyfikowanie znacznie liczniejszych form fenotypowo od nich odbiegających. Właściwe skrajne formy, a tym samym i gatunki sekcji *Caninae*, mogą być wyłonione jedynie na drodze analizy możliwie dużej liczby cech u możliwie wielkiej liczby osobników.

Analiza sekcji *Caninae* w ramach całego jej zasięgu wykazuje, że w grupie tej istnieje około 20 kręgów form, które można umownie traktować jako gatunki; dają się one bowiem względnie łatwo scharakteryzować zarówno pod względem morfologicznym, jak i geograficznym. Liczba form trudnych do jednoznacznego zaklasyfikowania jest w przypadku takiego podziału zdecydowanie najmniejsza. Przy próbach innej klasyfikacji sekcji *Caninae* napotykamy ogromne trudności albo ze sprecyzowaniem zasięgów geograficznych wydzielonych jednostek, albo też liczba form pośrednich jest tak duża, że podziały te tracą swój praktyczny sens. Nie do przyjęcia jest także koncepcja małego gatunku (mikro-species), prowadzi ona jedynie do zwielokrotnienia liczby nazw gatunkowych. Koncepcja ta zawodzi, zwłaszcza przy całościowej analizie sekcji *Caninae*.

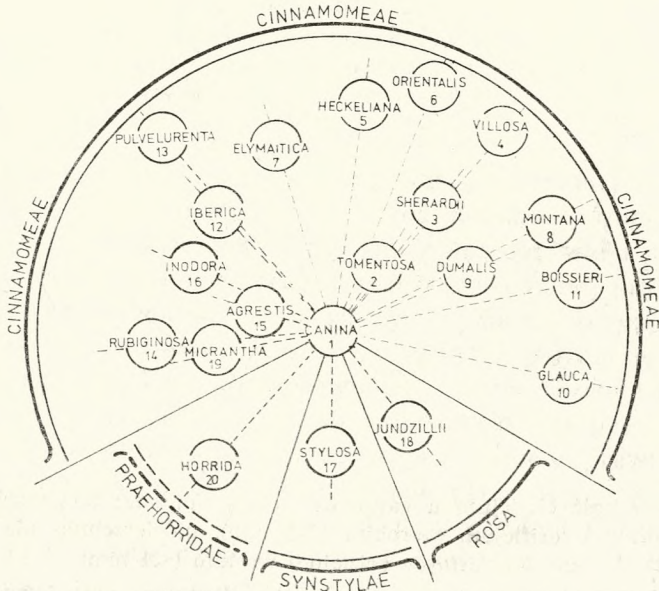
Przedstawiony powyżej system podziału sekcji *Caninae* wykazuje dużą zbieżność z koncepcjami prezentowanymi przez Christa (1873), Crépina (1889), Wolley-Doda (1930-31), Boulengera (1924, 1932) i Kellera (1931). W większości bowiem przypadków autorzy ci próbowali precyzować swe gatunki również na podstawie form skrajnych pod względem morfologicznym. Przypisywali im jednak niesłusznie jakąś specjalną wartość sądząc, że są to jedyne czyste formy sekcji *Caninae*. Tym samym przy określaniu zakresu poszczególnych ga-

tunków stawiali przed sobą niewykonalne zadanie rozgraniczenia form „czystych” od form, ich zdaniem, mieszańcowych. Wszelkie takie próby były ze zrozumiałych względów całkowicie sztuczne i subiektywne, stąd wyodrębniane gatunki precyzowane były w skrajnie różny sposób.

GENEZA SEKCJI CANINAE

Rozpatrując sekcję *Caninae* w całości odnosimy w pierwszej chwili wrażenie, że jest ona konglomeratem krańcowo różnych form o niejasnej pozycji systematycznej i bardzo zawiłych wzajemnych powiązaniach. Po skrupulatnej analizie wszystkich gatunków jesteśmy jednak w stanie przedstawić schemat obrazujący prawdopodobne stosunki pokrewieństwa w obrębie tej grupy (ryc. 15). Wydawać by się mogło, że niewiele on nam mówi o genezie całej sekcji *Caninae*. Stosunkowo oczywiste jest tylko pochodzenie *R. jundzillii* i *R. stylosa*. Jak już uprzednio wspomniano pierwsza z nich jest prawdopodobnie starym mieszańcem pomiędzy *R. canina* a zbliżonym do *R. gallica* gatunkiem sekcji *Rosa*, natomiast druga mieszańcem *R. canina* z podobnym do *R. arvensis* gatunkiem sekcji *Synstylae*. *R. canina* jest więc swego rodzaju morfologicznym ogniwem łączącym te dwa bardzo różne taksony.

Analizując szczegółowo pozostałą grupę stwierdzamy, że wbrew pozorom, zmienność jej jest wyraźnie ukierunkowana. Ujawnia się to

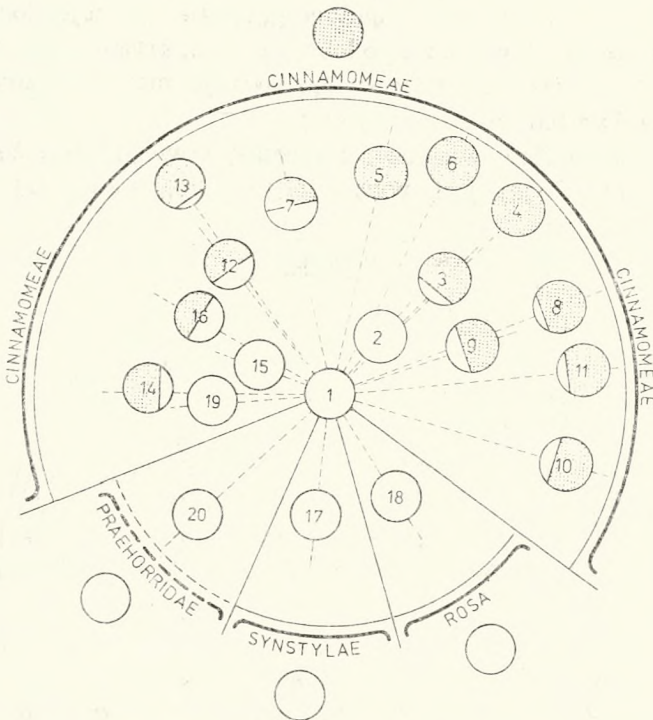


Ryc. 15. Stosunki pokrewieństwa w obrębie sekcji *Caninae*

Fig. 15. Affinities within section *Caninae*

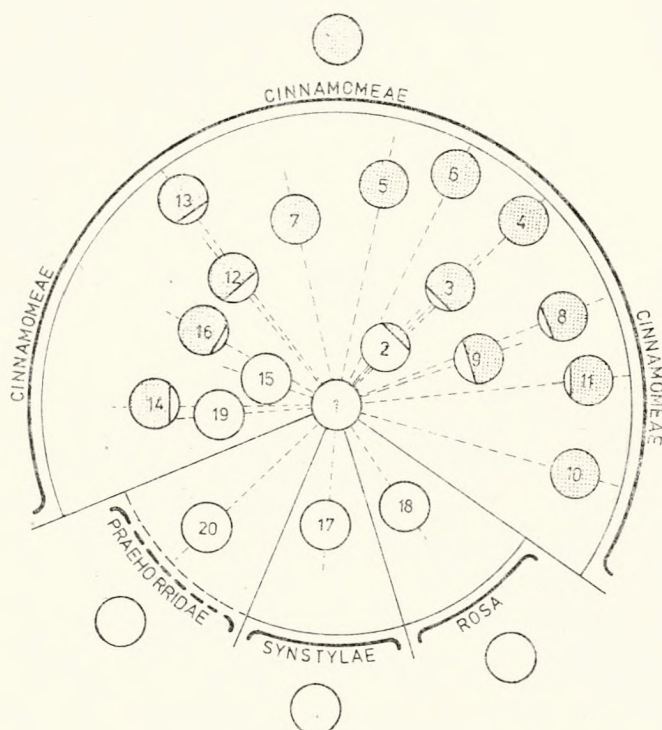
w dość oczywisty sposób we frekwencji cech w poszczególnych taksonach, ale tylko wówczas, gdy za punkt odniesienia przyjmiemy *R. canina* (rys. 16 - 19). Im bliżej *R. canina* jest dany takson usytuowany tym, ogólnie rzecz biorąc, węższe jest jego orificjum, bardziej pierzaste działki, tym bardziej są one w dół odchylone i wcześniej odpadają. I odwrotnie, im gatunek jest bardziej od *R. canina* oddalony tym bardziej wzrasta u niego stopień frekwencji cech dla *R. canina* przeciwnych. U niektórych „peryferycznych”, najbardziej oddalonych od *R. canina* taksonów, przeważają zdecydowanie formy o szerokim orificjum, trwałych, wzniesionych w górę i nierzadko całobrzegich działkach. Można by sądzić, że jest to właśnie poszukiwany trend rozwojowy sekcji *Caninae*, okazuje się jednak, że poprzez te ostatnie formy sekcja *Caninae* wkracza niejako w zakres zmienności sekcji *Cinnamomeae*. Z tego względu niektóre gatunki sekcji *Caninae* (np. *R. glauca* Pourret) były niekiedy błędnie zaliczane do sekcji *Cinnamomeae* (Klášterský 1968).

W przypadku omawianej grupy gatunków mamy zatem do czynienia



Ryc. 16. Szerokość orificjum u gatunków sekcji *Caninae*: powierzchnia zakropkowana — formy o orificjum szerokim (≥ 1 mm), powierzchnia nie zakropkowana — formy o orificjum wąskim (< 1 mm)

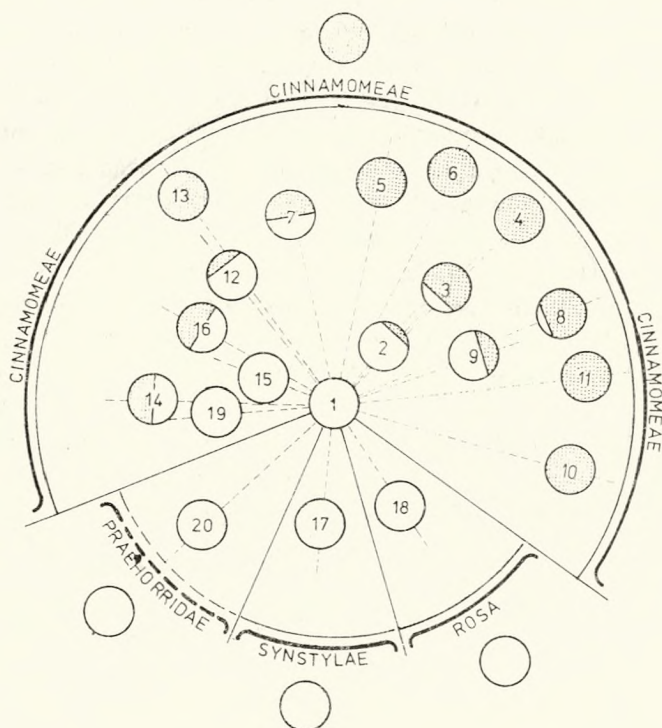
Fig. 16. Orifice width in species of section *Caninae*: dotted area forms with a wide orifice (≥ 1 mm), open area — forms with narrow orifice (< 1 mm)



Ryc. 17. Trwałość działek u gatunków sekcji *Caninae*: powierzchnia zakropkowana — formy o działkach trwałych lub odpadających dopiero po pełnym dojrzeniu hypancjów, powierzchnię nie zakropkowaną — formy o działkach wcześniej odpadających

Fig. 17. Persistence of sepals in species of section *Caninae*: dotted area — forms with persistent sepals or falling after full ripening of hypanthium, open area — forms with early caducous sepals

z kompleksem form stojących jak gdyby pomiędzy dwoma morfologicznymi biegunami. Jednym z nich jest *R. canina*, natomiast drugim sekcja *Cinnamomeae*. Ta uderzająca morfologiczna zbieżność wielu taksonów sekcji *Caninae* z sekcją *Cinnamomeae*, a zarazem ich mniej lub bardziej wyraźny związek z *R. canina* nie mogą być wynikiem przypadku ani też konwergencyjnego rozwoju. Mogły one powstać jedynie w wyniku hybrydyzacji pomiędzy *R. canina*, względnie jakimś bezpośrednim jej przodkiem a różnymi gatunkami sekcji *Cinnamomeae*. Na poparcie tych przypuszczeń można przytoczyć wyniki eksperymentów prowadzonych przez Gustafssona (1944). Prezentowane przez tego autora mieszańce pomiędzy *R. canina* i *R. rugosa* Thunb. z sekcji *Cinnamomeae* przypominają do złudzenia niektóre gatunki sekcji *Caninae*, a zwłaszcza *R. dumalis* Bechst. Podobnych danych dostarcza nam także i sama natura. I tak na przykład współczesne mieszańce pomiędzy *R. canina* i *R. pendulina* L. wykazują często tak dużą morfologiczną zbieżność z przed-



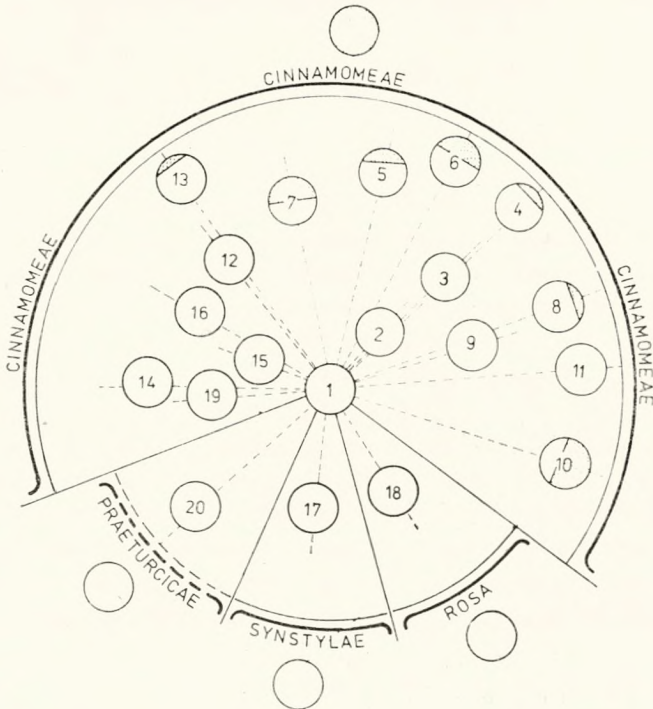
Ryc. 18. Pozycja działek u gatunków sekcji *Caninae*: powierzchnia zakropkowana — formy o działkach w górę wzniesionych, powierzchnia nie zakropkowana — formy o działkach w dół odchylonych lub rozpostartych

Fig. 18. Position of sepals in species of section *Caninae*: dotted area — forms with ascending sepals, open area — forms with deflexed or patent sepals

stawicielami sekcji *Caninae*, *R. montana* Chaix i *R. dumalis* Bechst., że niekiedy są praktycznie od tych gatunków nieodróżnialne.

Jedynym gatunkiem sekcji *Caninae*, którego pochodzenie wydaje się trudne do wyjaśnienia w powyższy sposób jest *R. horrida* Fischer. Nie znamy dziś bowiem takiego gatunku, który skrzyżowany z *R. canina* mógłby ewentualnie dać formę fenotypowo zbliżoną do *R. horrida*. Nie wykluczone jednak, że taki gatunek istniał w przeszłości, w trzeciorzędzie lub jeszcze w plejstocenie. Reprezentował on zapewne wówczas, nie istniejącą już obecnie grupę, którą można by hipotetycznie określić jako sekcję *Praehorridae*. Z powyższych rozważań wynika, że ze względu na swe mieszańcowe pochodzenie i związki z innymi sekcjami, *R. jundzillii* i *R. stylosa* nie są w sekcji *Caninae* niczym wyjątkowym. Takie pozasekcyjne powiązania wykazują w mniejszym lub większym stopniu także i pozostałe taksony tej sekcji.

R. canina jest prawdopodobnie jedynym dobrym, niemieszańcowym gatunkiem sekcji *Caninae*. Zanim doszło do hybrydyzacji, *R. canina*

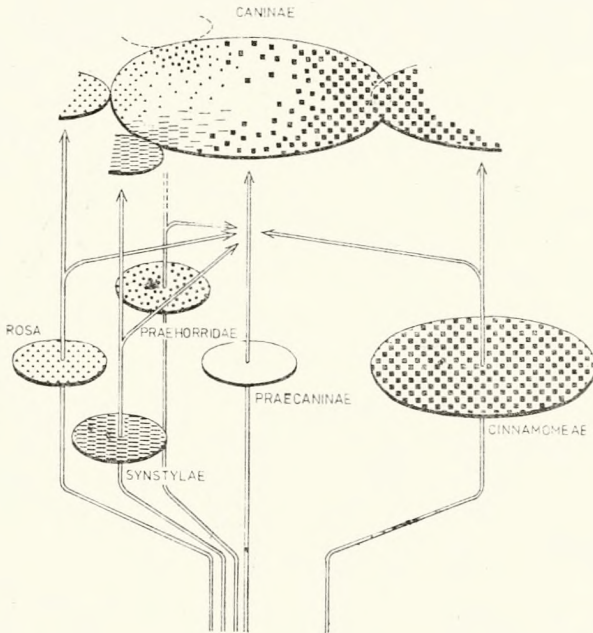


Ryc. 19. Budowa działek u gatunków sekcji *Caninae*: powierzchnia zakropkowana — formy o działkach całobrzegich, powierzchnia nie zakropkowana — formy o działkach klapowanych

Fig. 19. Sepals form in species of section *Caninae*: dotted area — forms with entire sepals, open area — forms with more or less lobed sepals

względnie bezpośredni jej przodek, reprezentowała prawdopodobnie odrębną, jednorodną morfologicznie grupę — sekcję *Praecaninae*. W wyniku hybrydyzacji *R. canina* z przedstawicielami różnych grup systematycznych, sekcja *Praecaninae* stopniowo powiększała zakres swej morfologicznej zmienności przekształcając się z czasem we współczesną sekcję *Caninae* (rys. 20). Teoretycznie rzecz biorąc, gatunki sekcji *Caninae*, z wyjątkiem *R. canina*, można więc traktować jako międzysekcyjne mieszańce.

W związku z mieszańcowym pochodzeniem sekcja *Caninae*, obok genów *R. canina*, zawiera w sobie także część genów sekcji *Cinnamomeae*, *Rosa*, *Synstylae* oraz hipotetycznej sekcji *Praehorridae*. Zrozumiałe są więc trudności jakie napotykamy próbując na podstawie morfologii wyznaczyć ścisłą granicę pomiędzy sekcją *Caninae* a wymienionymi grupami. Wbrew ogólnemu przekonaniu taką granicę wyznacza jedynie charakterystyczny dla taksonów sekcji *Caninae* typ mejozy. Spośród pięciu grup systematycznych, które brały udział w powstawaniu sekcji *Caninae*, cztery mają przedstawicieli i we współczesnej florze.



Ryc. 20. Powstanie sekcji *Caninae*, hipotetyczny schemat
 Fig. 20. The origin of section *Caninae*, hypothetical scheme

Wyginęła całkowicie tylko sekcja *Praehorridae*, z której pozostał jednak ślad w postaci należącej do sekcji *Caninae* *R. horrida* (rys. 20).

Ze względu na swą genezę sekcja *Caninae* wykazuje interesującą analogię w stosunku do sekcji *Corylifolii* Lindl. w rodzaju *Rubus* L. Sekcja *Corylifolii* obejmuje również młode, powstałe najprawdopodobniej w plejstocenie, mieszańce pomiędzy szeroko rozprzestrzenioną *Rubus caesius* L. a gatunkami należącymi do różnych grup systematycznych. Ze względu na panującą w sekcji *Corylifolii* apomiksję problemy taksonomiczne związane z tą grupą są jednak zasadniczo odmienne.

W przeciwieństwie do szeroko rozprzestrzenionej apomiksji typ reprodukcji *Caninae* jest związany jedynie ze stosunkowo niewielką grupą rodzaju *Rosa* i ograniczony przy tym do Europy i najbliższych obszarów. Wydaje się zatem prawdopodobne, że mejoza *Caninae* została zainicjowana tylko jeden jedyny raz, przypuszczalnie na terenach zajmowanych przez współczesne taksony sekcji *Caninae*.

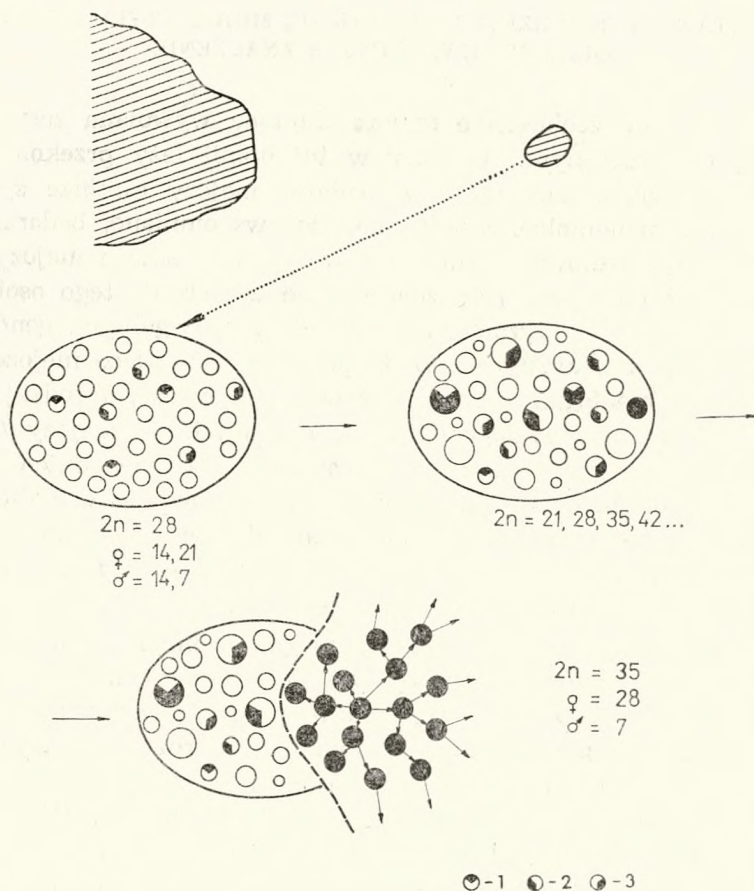
Biorąc pod uwagę powyższe rozważania na temat roli jaką odegrała *R. canina* w powstaniu sekcji *Caninae* oraz wspólny dla wszystkich taksonów tej grupy osobliwy mechanizm reprodukcji, dochodzimy do wniosku, że jedynym gatunkiem, w ramach którego mogło dojść po raz pierwszy do zainicjowania mejozy *Caninae* była *R. canina*, a drogą na jakiej ten typ mejozy mógł się potem rozprzestrzeniać była hybrydyzacja pomiędzy *R. canina* a gatunkami o mejozie regularnej.

POWSTANIE I ROZPRZESTRZENIENIE SIĘ MEJOZY TYPU CANINAE
ORAZ JEJ EWOLUCYJNE ZNACZENIE

Uważa się powszechnie, że mejoza *Caninae* wywołana została procesami hybrydyzacyjnymi. U podstaw tej opinii leży przekonanie, że niepełna koniugacja chromosomów podczas mejozy *Caninae* spowodowana jest ich niehomologicznością. Jak już wspomniano, badania cytologiczne rzucają całkowicie odmienne światło na podłoże mejozy *Caninae*. Wynika z nich dość jednoznacznie, że u podstaw tego osobliwego procesu leży nie hybrydyzacja, ale mutacje poszczególnych genów.

Szereg danych wskazuje na to, że geny determinujące mejozę *Caninae* występują nie tylko w sekcji *Caninae*, ale w całym rodzaju *Rosa*. Wydaje się bardzo prawdopodobne, że do powstania mejozy *Caninae* doszło w wyniku przypadkowego skumulowania odpowiednich „genów *Caninae*” w jednym osobniku. Geny te utrzymujące się w naturalnych populacjach tylko dzięki recesywności, niezależnie od siebie posiadają semiletalny charakter, skompletowane natomiast w jednym osobniku tworzą działający sprawnie mechanizm reprodukcji.

Najniższy poziom poliploidalności, na jakim mejoza *Caninae* może prawidłowo funkcjonować reprezentują tetraploidy ($2n=28$). Wydaje się, że właśnie w obrębie tetraploidów proces powstawania mejozy *Caninae* został zapoczątkowany. Z poprzednich rozważań wynika, że populacja, w ramach której mejoza *Caninae* po raz pierwszy została zainicjowana należała najprawdopodobniej do *R. canina*. Populacja ta musiała zawierać w sobie utajone, recesywne geny *Caninae*. W populacji dużej, otwartej i wymieniającej geny z innymi populacjami powstawanie homozygot z genami *Caninae* mogło być tylko sporadyczne i nie miało istotnego wpływu na całość populacji. Musiały zatem zaistnieć jakieś specjalne okoliczności, które doprowadziły do zwiększenia liczebności takich homozygot. Nie wykluczone, że doszło do tego poprzez ograniczenie liczebności populacji oraz jej pełną genetyczną izolację. Przypuszczalny przebieg procesu powstania mejozy *Caninae* przedstawia rycina 21. W małej izolowanej, tetraploidalnej populacji *R. canina* długotrwały chów wsobny prowadzi do silnego wzrostu homozygotyczności; powstają między innymi homozygoty z genami *Caninae*. Oprócz gamet normalnych o 14 chromosomach zaczynają być produkowane gamety męskie o 7 chromosomach i gamety żeńskie o 21 chromosomach. Dalszy chów wsobny prowadzi do powstania nowych cytotypów o $2n=21$, 28, 35 i 42 chromosomach. Wzrastają równocześnie szanse spotkania się wszystkich genów *Caninae* w jednym osobniku. O tym na jakim poziomie poliploidalności doszło do ich skumulowania zdecydował najprawdopodobniej przypadek. Odpowiednią kombinację genów uzyskał zapewne pentaploid; taki bowiem wyłącznie cytotyp reprezentuje współczesna, najbardziej rozprzestrzeniona *R. canina*. Osobnik dysponujący odmiennym typem



Ryc. 21. Powstanie mejozy typu *Caninae*. Dla uproszczenia na hipotetycznym schemacie zaznaczono tylko 3 podstawowe czynniki konieczne dla zainicjowania mejozy: 1 — czynnik determinujący wytwarzanie gamet męskich o 7 chromosomach, 2 — czynnik decydujący o powstaniu gamet żeńskich o $2n - 7$ chromosomów, 3 — samopylność. W rzeczywistości przynajmniej 2 pierwsze z nich są kontrolowane prawdopodobnie przez więcej niż jedną parę genów, szczegóły w tekście

Fig. 21. Origin of *Caninae* meiosis. For simplicity on the hypothetical scheme only 3 basic factors necessary for the initiation of meiosis are shown: 1 — the factor determining the formation of male gametes with 7 chromosomes, 2 — factor determining the formation of female gametes with $2n - 7$ chromosomes and 3 — selfpollination. In reality at least the first two are probably controlled by more than one pair of genes, details in text

mejozy, dzięki samopylności, został genetycznie izolowany od reszty populacji. Mógł on jednak bez tej rodzimej, zdegenerowanej chowem wsobnym populacji egzystować, a co więcej dać początek nowej populacji, a w końcu gatunkowi o nowym mechanizmie reprodukcji.

Na obecnym etapie znajomości mechanizmu mejozy *Caninae* nie jesteśmy w stanie wykazać przez ile par genów ten proces jest kontrolo-

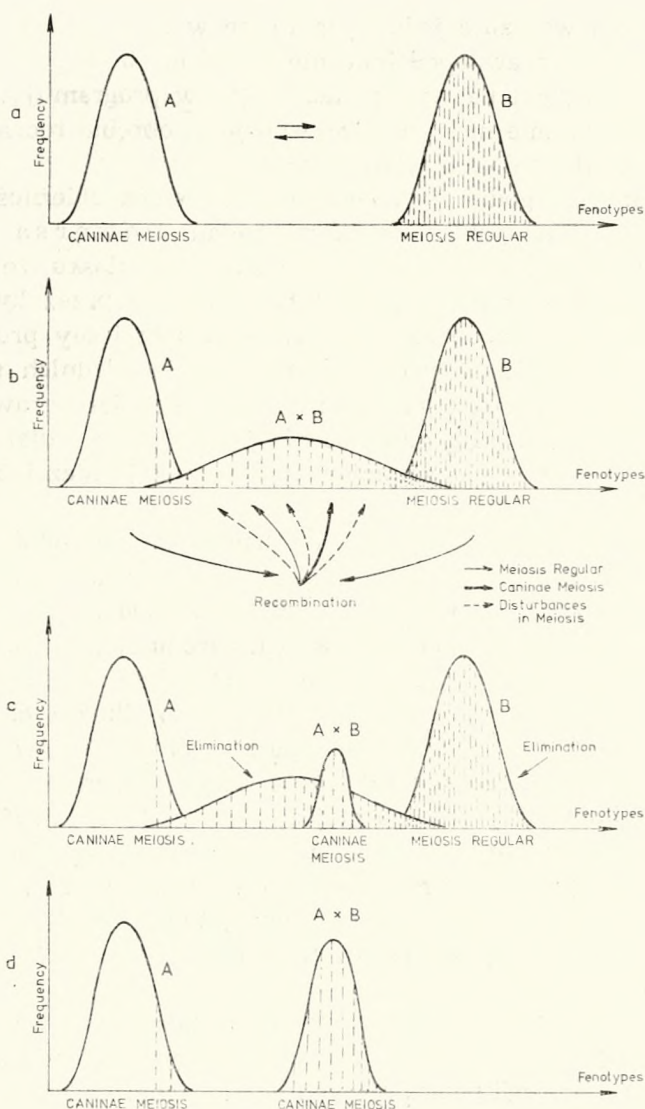
wany. Wszystko wskazuje jednak na to, że w grę wchodzi stosunkowo wysoka ich liczba, prawdopodobnie nie mniej niż 5-6 par. Wydaje się, iż właśnie ze względu na wysoką liczbę genów programujących mejozę *Caninae* i jednocześnie niską ich frekwencję w obrębie rodzaju, do syntezy mejozy *Caninae* doszło tylko jeden raz.

W tym miejscu godna jest podkreślenia pewna zbieżność przedstawionych powyżej danych z wynikami badań Powersa (1945) nad mechanizmem apomiksji. Autor ten dochodzi do wniosku, że wbrew pozorom, powstanie apomiksji nie zostało wywołane przez hybrydyzację, ale że jest to prawdopodobnie całkowicie autonomiczny proces polegający na skumulowaniu w jednym osobniku odpowiednich genów apomiksji. Liczba genów kontrolujących ten proces jest prawdopodobnie stosunkowo niewielka (sam autor ocenia ją na 3 pary), dlatego też, jak się wydaje, możliwe było zainicjowanie apomiksji niezależnie w różnych grupach roślin.

R. canina dysponująca nowym mechanizmem reprodukcji rozprzestrzeniając się napotykała zapewne na swej drodze różne gatunki o mejozie regularnej. W wielu przypadkach dochodziło niewątpliwie do hybrydyzacji (ryc. 22). Z całą pewnością u ogromnej większości mieszańców miały miejsce w mejozie większe lub mniejsze zakłócenia, ale zdarzało się zapewne również, że po odpowiednio długim okresie introgresji, w przypadkowych osobnikach poszczególnych rojów mieszańców dochodziło do ponownego skumulowania wszystkich czynników decydujących o prawidłowym przebiegu mejozy *Caninae* (rys. 22). Każdy z tych osobników, dzięki mejozie *Caninae* był nie tylko zdolny do reprodukcji, ale i do rozszczepienia oraz rekombinacji swych cech w potomstwie. Z czasem zainicjowany przez niego nowy gatunek sekcji *Caninae* obejmował całą gamę form oscylujących pomiędzy formami wyjściowymi (rys. 22, 23).

W świetle tych rozważań staje się zrozumiała wewnętrzna struktura współczesnych gatunków sekcji *Caninae* oraz występowanie omówionych uprzednio luk i depresji pozwalających na rozgraniczenia tych gatunków. Z powyższego wynika, że liczne formy uważane dotychczas za mieszańce „czystych” gatunków sekcji *Caninae* z *R. canina* są w istocie segregantami, w których skumulowała się większość cech *R. canina*, jako jednego z gatunków wyjściowych. Formy morfologicznie skrajne, traktowane dotychczas jako „czyste” są również segregantami, z tą jedynie różnicą, że przeważają w nich cechy drugiego gatunku wyjściowego (z sekcji *Rosa*, *Cinnamomeae* czy *Synstylae*). Jedne i drugie są w rzeczywistości równorzędnymi, związanymi wspólnym pochodzeniem elementami tego samego roju mieszańców — gatunku sekcji *Caninae*.

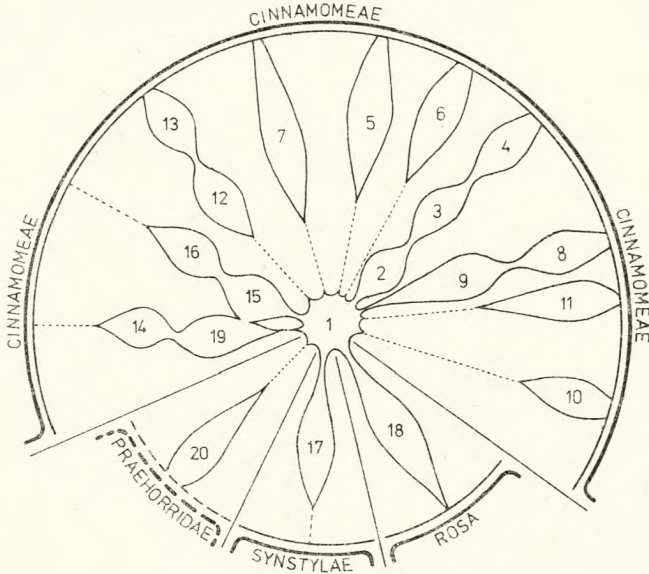
Resynteza mejozy *Caninae* następowała najprawdopodobniej na zasadzie przypadku w bardzo różnych pod względem morfologicznym osobnikach (rys. 24). W pewnych przypadkach pełny komplet genów uzyski-



Ryc. 22. Prawdopodobny sposób rozprzestrzenienia się mejozy typu *Caninae* poprzez hybrydyzację gatunków o mejozie *Caninae* z gatunkami o mejozie regularnej; szczegóły w tekście

Fig. 22. The most probable mode of expansion of *Caninae* meiosis when a species with *Caninae* meiosis hybridizes with a species having regular meiosis; details in text

wały osobniki morfologicznie zbliżone do *R. canina*, w innych osobniki przypominające drugą formę wyjściową (z sekcji *Cinnamomeae*, *Rosa* względnie *Synstylae*), w jeszcze innych stojące mniej więcej pośrodku pomiędzy formami wyjściowymi. Stąd zapewne pochodzi różny „dystans morfologiczny” pomiędzy *R. canina* a pozostałymi gatunkami sekcji *Ca-*



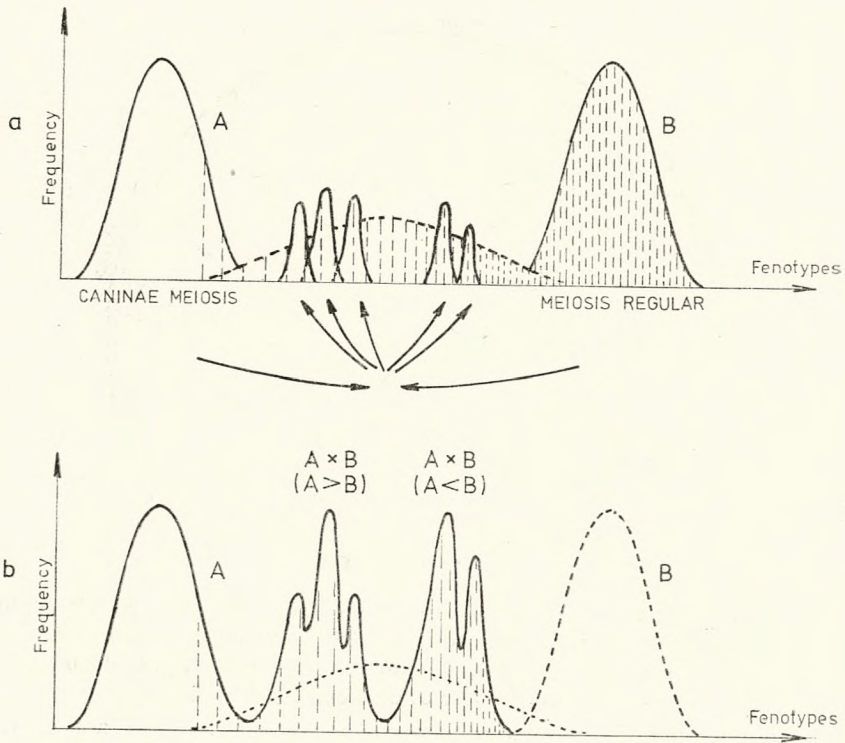
Ryc. 23. Pod względem morfologicznym gatunki sekcji *Caninae* są jak gdyby rozciągnięte pomiędzy *R. canina*, jako jednym z ich gatunków wyjściowych a sekcjami *Rosa*, *Synstylae* i *Cinnamomeae*, do których należały najprawdopodobniej pozostałe formy wyjściowe; szczegóły w tekście

Fig. 23. In morphological appearance species of section *Caninae* are as it were extended between *R. canina* as one of the original species and sections *Rosa*, *Synstylae* and *Cinnamomeae* to which most probably the other original forms belonged; details in text

ninae. Tym można również wytłumaczyć „wkraczanie” niektórych gatunków sekcji *Caninae* w zakres zmienności innych grup, a zwłaszcza sekcji *Cinnamomeae* (ryc. 24).

Nie wykluczone, że do resyntezy mejozy *Caninae* dochodziło więcej niż jeden raz w obrębie tego samego roju mieszańców i w różnych rejonach kontaktu *R. canina* z jednym i tym samym gatunkiem o regularnej mejozie. Za każdym razem resynteza ta mogła mieć miejsce w odmiennym pod względem morfologicznym mieszańcu (rys. 24). Być może tutaj ma swe źródło wyjątkowo szeroki zakres morfologiczny niektórych gatunków (jak np. *R. dumalis* Bechst. lub *R. jundzillii* Besser), a także geograficzna zmienność pewnych taksonów (np. *R. agrestis* Savi).

Taksony o regularnej mejozie, z którymi krzyżowała się *R. canina* były niewątpliwie w bardzo różnym stopniu ze sobą spokrewnione. Były wśród nich gatunki pod względem morfologicznym sobie bliskie oraz gatunki o bardzo odległym pokrewieństwie. Taksony te w wyniku hybridyzacji z jednym i tym samym gatunkiem, jakim była *R. canina*, dały formy pochodne morfologicznie znacznie sobie bliższe i w większości



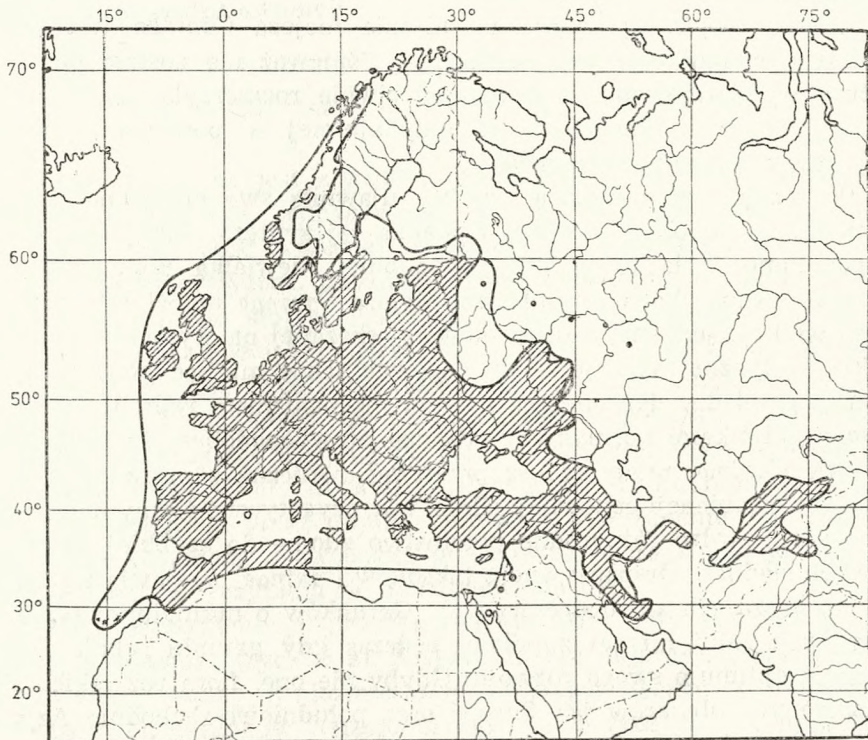
Ryc. 24. Schemat wyjaśniający przyczyny różnego „dystansu morfologicznego” pomiędzy *R. canina* a pozostałymi gatunkami sekcji *Caninae*; objaśnienia w tekście
 Fig. 24. Scheme explaining the cause of different “morphological distance” between *R. canina* and the remaining species of section *Caninae*; explanations in text

przypadków bardziej zmienne niż formy wyjściowe. W przypadku gdy z *R. canina* krzyżowały się dwa niezależne, ale morfologicznie bliskie sobie gatunki, to powstałe mieszańce mogą być obecnie bardzo trudne lub wręcz niemożliwe do ścisłego rozgraniczenia. Praktycznie te dwa roje form będą musiały być traktowane jako jeden polimorficzny takson. Sytuacja ta mogła być w rzeczywistości jeszcze bardziej złożona. Wydaje się, że może to być również jedna z przyczyn wyjątkowego polimorfizmu niektórych gatunków sekcji *Caninae*, takich np. jak *R. pulverulenta* Bieb., i *R. villosa* L. Jeśli uwzględnimy również wtórną hybrydyzację w obrębie samej sekcji *Caninae*, to niezwykle złożoność tej grupy oraz praktyczne trudności z jej klasyfikacją stają się całkowicie zrozumiałe.

Silnie heterozygotyczny mieszańiec o mejozie typu *Caninae* dawał potomstwo bardzo zróżnicowane nie tylko pod względem morfologicznym, ale i pod względem ekologicznym. Istniało tym samym duże prawdopodobieństwo, że przynajmniej część jego potomstwa trafi na właściwe warunki dla swego rozwoju. Dzięki charakterystycznej dla sekcji *Caninae*

nae samopłodności, nawet formy w ten czy inny sposób izolowane mogły się reprodukować i opanowywać nowe tereny. Wydaje się, że jest to zasadnicza przyczyna podkreślanej między innymi przez Stebbinsa (1958) agresywności gatunków sekcji *Caninae*.

Z poprzednich rozważań wynika, że *R. canina* jest prawdopodobnie jedynym taksonem sekcji *Caninae*, któremu dała początek forma czysta, a nie mieszaniec. U swego zarania musiała ona być więc stosunkowo mało zmienna. Obecny swój ogromny polimorfizm zawdzięcza najprawdopodobniej introgresji; krzyżując się z wieloma gatunkami należącymi do różnych grup systematycznych, *R. canina* dała nie tylko początek wszystkim taksonom zaliczanym obecnie do sekcji *Caninae*, ale zarazem, dzięki introgresji, wzbogacała swą pulę genów. W ten sposób zwiększała ona nie tylko zakres swej morfologicznej zmienności, ale także zakres tolerancji ekologicznej. W efekcie tych stopniowych zmian stawała się coraz bardziej zdolna do zajmowania najbardziej różnorodnych pod względem ekologicznym siedlisk. Miało to zapewne zasadniczy wpływ na tempo rozprzestrzeniania się tego gatunku, a w efekcie na wyjątkową rozległość jego zasięgu (ryc. 25).



Ryc. 25. Zasięg *R. canina* L. (zakreskowany) i zasięg sekcji *Caninae* (oryg.)

Fig. 25. Range of *R. canina* L. (striped) and the range of section *Caninae* (orig.)

Na ogół uważa się, że do powstania sekcji *Caninae* doszło w plejstocenie. Rozległe i dysjunktywne zasięgi niektórych gatunków tej grupy zdają się przemawiać za tym, że sekcja *Caninae* początkami swymi może sięgać trzeciorzędu, a przynajmniej jego schyłku. Bardzo prawdopodobne, że już w trzeciorzędzie dochodziło lokalnie do hybrydyzacji pomiędzy *R. canina* i gatunkami o mejozie regularnej, a w efekcie i do resyntezy mejozy *Caninae* w mieszańcach. W niezmienionych, naturalnych warunkach mieszańce o mejozie *Caninae* występowały zapewne tylko lokalnie, nie miały bowiem większych szans na rozprzestrzenienie się. Takie możliwości powstały dopiero w plejstocenie i w holocenie w wyniku zmian spowodowanych przesuwaniem się kolejnych lodowców. Na silnie zmienionych zarówno pod względem florystycznym jak i siedliskowym obszarach, mieszańce te, a przynajmniej niektóre ich segreganty, znajdowały optymalne warunki rozwoju. W wyniku tych samych zmian zginęła najprawdopodobniej większość „czystych”, niezdolnych do szybkiego przystosowania się, trzeciorzędowych róż. Druga dynamiczna ekspansja gatunków sekcji *Caninae* związana jest z działalnością człowieka. Wylesiając ogromne obszary, niszcząc tym samym naturalną roślinność, człowiek stworzył dla taksonów sekcji *Caninae* nieograniczone wprost możliwości rozszerzenia swego areалу.

Z embriologicznego punktu widzenia mejoza *Caninae* jest jedynie osobliwą anomalią mejozy regularnej. Ponieważ nie została ona przez naturę wyeliminowana, a wręcz przeciwnie rozszerzyła pokaźnie swój zasięg, można przypuszczać, że przynajmniej w pewnych sytuacjach była przez naturę preferowana.

Po raz pierwszy mejoza *Caninae* ujawniła swe korzystne działanie w populacji, w obrębie której nastąpiła jej synteza. Jak już uprzednio wspomniano, była to najprawdopodobniej niewielka populacja, silnie zdegenerowana chowem wsobnym. Mejoza *Caninae* umożliwiła przeżycie i reprodukcję jednemu z osobników tej skazanej na wymarcie populacji. Takie krytyczne sytuacje miały zapewne także miejsce podczas hybrydyzacji pomiędzy dysponującą nowym mechanizmem reprodukcji *R. canina* a gatunkami normalnymi. Bardzo prawdopodobne, że tylko dzięki mejozie *Caninae* miały szansę przetrwać nieliczne z mieszańców o korzystnej kombinacji genów. Te silnie heterozygotyczne formy mogły z kolei wydać bardzo różnorodne potomstwo zdolne do szybkiej kolonizacji nowych siedlisk. Ekspansywność taksonów *Caninae* przejawia się zwłaszcza na obszarach antropogenicznych. Gatunków o normalnym typie mejozy brak tutaj niemal zupełnie, podczas gdy gatunki sekcji *Caninae* osiągają optimum swego rozwoju. Gdyby nie one, flora róż takich silnie zniszczonych obszarów jak Europa oraz południowo-zachodnia Azja byłaby obecnie bardzo uboga.

W obrębie samej sekcji *Caninae* oddziaływanie mejozy jest dwojakie i w pewnym sensie przeciwstawne. Z jednej strony samopylność zapo-

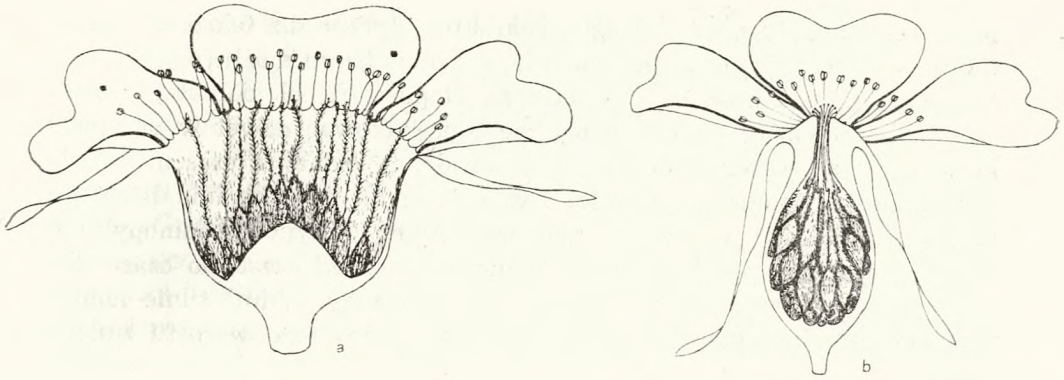
biega krzyżowaniu się, a z drugiej charakterystyczne dla taksonów sekcji *Caninae* zróżnicowanie gamet sprawia, iż potencjalnie możliwe jest krzyżowanie się gatunków bez względu na stopień ich ploidalności. Dzięki samopylności formy *Caninae* mogą się reprodukować nawet w przypadku silnego rozproszenia osobników, prowadzi to jednak z czasem do silnego wzrostu homozygotyczności i w efekcie do powstawania licznych, wyrównanych pod względem morfologicznym biotypów. Samopylność w sekcji *Caninae* nie jest jednak obligatoryjna. Od czasu do czasu dochodzi więc do krzyżowego zapłodnienia pomiędzy takimi silnie homozygotycznymi biotypami, co doprowadza do ponownego wzrostu zmienności.

Korzystne oddziaływanie mejozy *Caninae* posiada jednak tylko do-
rażny, przystosowawczy charakter. Ogólnie biorąc ograniczenie koniugacji chromosomów tylko do dwóch genomów, oraz samopylność ograniczają silnie wymianę genów w obrębie sekcji *Caninae*. Istnieją zatem minimalne szanse, aby ewentualne korzystne mutacje mogły być rozprzestrzenione. Mało jest więc prawdopodobne, aby sekcja *Caninae* wytworzyła jakąkolwiek jednostkę wyższego rzędu, rodzaj czy nawet podrodzaj. W tym sensie stanowi ona, podobnie jak grupy apomiktyczne, swoisty ślepy zaułek ewolucji.

POZYCJA SEKCJI CANINAE W SYSTEMIE RODZAJU ROSA L.

Rodzina *Rosaceae* jest z ewolucyjnego punktu widzenia grupą stosunkowo prymitywną, jednakże sam rodzaj *Rosa* (typ rodziny) może być przykładem dość wysokiej złożoności i specjalizacji. Kielich róż tworzy charakterystyczne, dzbaneczkowate hypancjum, na dnie którego ustawione są wolno stojące słupki; ich szyjki i znamiona wystają na zewnątrz poprzez specjalne ujęcie, tzw. orificjum (rys. 26 b). W czasie dojrzewania ścianki hypancjum mniej lub bardziej mięśnieją tworząc pozorny owoc szupinkowy. Owoce właściwe — orzeszki, zamknięte są wewnątrz mięśniatego hypancjum. Wiosną, we wczesnych stadiach rozwoju, hypancjum chroni delikatne załężnie przed skutkami suszy oraz przed uszkodzeniem przez owady, natomiast po dojrzewaniu jest ono zjadane przez zwierzęta, a zwłaszcza przez ssaki, które wydalając niestrawione owocki, przyczyniają się do rozsiewania róż.

Kwiaty bezpośredniego przodka rodzaju *Rosa* były zapewne o wiele prościej zbudowane (ryc. 26 a). Kielich ich był najprawdopodobniej szeroko otwarty, suchy i niezmięśniały. Przebieg naczyń w hypancjach współczesnych gatunków rodzaju przemawia za tym, że dno hypancjum pierwotnych róż było wypukłe (Jackson 1933). Na tym wypukłym, silnie owłosionym dnie umieszczone były w podobny sposób owłosione słupki. Włoski pełniły wówczas funkcję ochronną, jak dziś pełnią ścian-



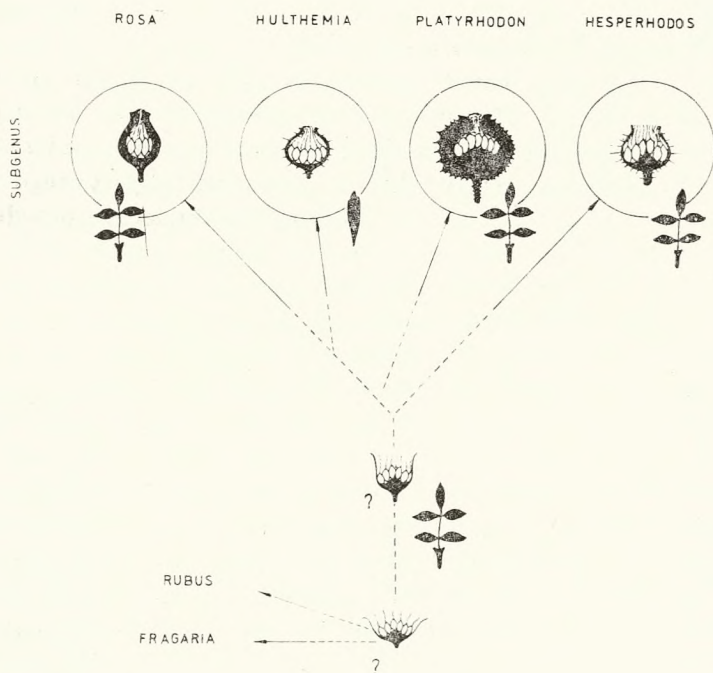
Ryc. 26. Budowa kwiatu róż: a — kwiat hipotetycznego przodka róż, b — kwiat współczesnej *R. canina* reprezentującej młodą filogenetycznie grupę rodzaju

Fig. 26. Structure of rose flower: a — flower of the hypothetical ancestor of rose, b — flower of present *R. canina* representing a phylogenetically young group within the genus

ki hypancjum, a mianowicie chroniły zalążnie przed skutkami suszy. Suche, niemięsniące ścianki kielicha nie przyciągały zapewne zwierząt, można więc przypuszczać, że róże rozprzestrzeniały się wtedy poprzez mechaniczne wysypywanie się nasion z hypancjum albo też drogą epizoochorii. Ten ostatni sposób rozsiewania ułatwiały prawdopodobnie ostre włoski pokrywające owocki.

Ogólnie biorąc kwiaty pierwotnej róży przypominały zapewne swą budową kwiaty *Rubus* i *Fragaria*. Przodkowie tych trzech rodzajów ewoluowali jednak w całkowicie różnych kierunkach: w rodzaju *Rubus* nastąpiło mięsnienie perikarpu, u *Fragaria* mięsniało wypukłe dno kwiatowe, natomiast u rodzaju *Rosa* stopniowo zaczął zwięzać się kielich oraz mięsniły jego ścianki. W efekcie nastąpiło przejście z epizoochorycznego sposobu rozsiewania na bardziej efektywną endozoochorię. Zamknięte ścianki hypancjum stanowiły lepszą osłonę dla młodych zalążni niż włoski. Te ostatnie zachowały się jednak u większości gatunków, aczkolwiek przestały całkowicie spełniać swą uprzednią funkcję. Ich występowanie u współczesnych róż ma prawdopodobnie atawistyczny charakter. Dla ewolucyjnego rozwoju rodzaju zamknięcie się i mięsnienie ścianek hypancjum miało, jak się wydaje, ogromne znaczenie; umożliwiło różom opanowanie terenów uprzednio niedostępnych, a w efekcie doprowadziło do ogromnego zróżnicowania rodzaju.

Geograficzne rozmieszczenie gatunków, a zwłaszcza form najbardziej prymitywnych oraz budowa ich kwiatów, przemawiają za tym, że rodzaj *Rosa* wyodrębnił się w strefie umiarkowanej, w stosunkowo ciepłych rejonach, charakteryzujących się jednak sezonowym zróżnicowaniem opadów i temperatur w ciągu roku. Stąd róże dotarły zarówno w rejon



Ryc. 27. Filogenetyczne związki pomiędzy podrodzajami rodzaju *Rosa*
 Fig. 27. Phylogenetic affinities between subgenera of the genus *Rosa*

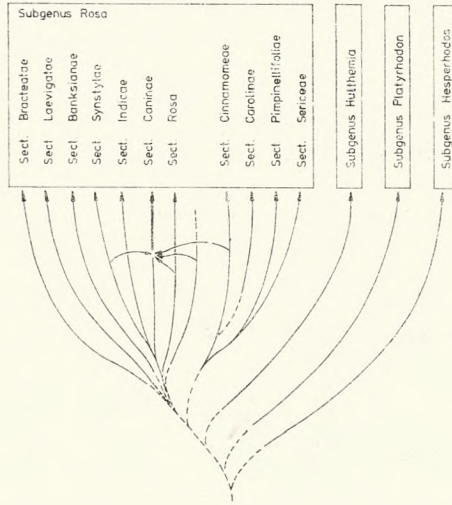
koła podbiegunowego, jak i na obszary półpustynne. Pierwotna róża była najprawdopodobniej niewielkim krzewem, o złożonych listkach i licznych szczeciniastych kolcach. Największej transformacji uległa w warunkach subtropikalnych lasów, gdzie wytworzyła bogatą grupę lianopodobnych form oraz w środowisku półpustynnym, gdzie powstała jej najbardziej kserofityczna forma, *R. persica* Michx.

Ogólnie biorąc akceptowany jest podział rodzaju *Rosa* na scharakteryzowane uprzednio podrodzaje: *Hesperhodos*, *Platyrhodon*, *Hulthemia* i *Rosa*. Każda z tych grup omawiana była niekiedy w randze podrodzaju co jednak nie wydaje się dostatecznie uzasadnione. W ogólnej budowie kwiatów wszystkich róż istnieją bowiem bardzo daleko idące zbieżności, a ponadto między przedstawicielami niektórych z wymienionych grup dochodzi w naturze do hybrydyzacji. Szczególnie interesujące z ewolucyjnego punktu widzenia są gatunki podrodzaju *Hesperhodos*. Reprezentują one bowiem najstarszą filogenetycznie grupę rodzaju. Zachowały najbardziej prymitywne cechy takie jak suche, twarde hypancja oraz wyjątkowo szerokie orificjum.

Interesującą budowę kwiatów obserwujemy także u jedyne go przedstawiciela podrodzaju *Platyrhodon*, u *R. roxburghii* Tratt. Morfologia tego gatunku, brak form łączących go z pozostałymi gatunkami rodzaju

oraz ograniczony zasięg przemawiają za tym, że i *R. roxburghii* jest reliktem jakiejś wcześniej powstałej grupy.

Jedną z najbardziej kontrowersyjnych pod względem systematycznym róż jest *R. persica* Michx, z podrodzaju *Hulthemia*. Ze względu na swe pojedyncze, pozbawione przylistków liście jest ona najczęściej wydzielana w niezależny rodzaj. Gdy analizujemy kwiaty tego gatunku, to okazuje się, że są one bardzo zbliżone do kwiatów przedstawicieli



Ryc. 28. Filogenetyczne związki pomiędzy podrodzajami i sekcjami rodzaju *Rosa*
Fig. 28. Phylogenetic affinities between subgenera and sections of the genus *Rosa*

typowego podrodzaju *Rosa*. Mieszance jakie *R. persica* tworzy w naturze z typowymi różami (*R. × kopetdagensis* Meff., *R. × guzarica* Juz.) wskazują, że geny kontrolujące jej najbardziej charakterystyczne cechy są najprawdopodobniej recesywne. Cechy te, jak się wydaje, mają wtórny, przystosowawczy charakter. Redukcja liści ułatwiła *R. persica* opanowanie skrajnie niekorzystnych, półpustynnych siedlisk w środkowej Azji, a zwłaszcza w rejonie Morza Aralskiego, gdzie nie występuje już żaden inny przedstawiciel rodzaju (Zieliński 1980). Wprawdzie tempo ewolucji na takich obszarach jest stosunkowo szybkie, niemniej wydaje się, że podrodzaj *Hulthemia* wyodrębnił się również dość wcześnie.

Najmłodszą, a zarazem najliczniejszą i najbardziej rozprzestrzenioną grupę rodzaju tworzą gatunki podrodzaju *Rosa*. Istnieje generalna zgodność co do podziału sekcyjnego tej niezwykle polimorficznej grupy, jednakże bardzo kontrowersyjna jest jego interpretacja. Wydaje się, że przyczyna tego stanu rzeczy tkwi w niewłaściwej ocenie sekcji *Caninae*.

W rozważaniach ewolucyjnych sekcję tę traktowano z reguły równorzędnie z pozostałymi grupami, a co więcej, ze względu na to, że taksony jej dominują w Europie, stawała się ona niejako punktem wyjściowym dla tych rozważań. W systematyce rodzaju nie doceniano znaczenia ewolucyjnego szeregu istotnych cech (takich jak szerokość orificjum, budowa, pozycja oraz trwałość działek) ponieważ właśnie w sekcji *Caninae* cechy te podlegają ogromnej zmienności.

Gdy uświadomimy sobie, że sekcja *Caninae*, jako całość jest grupą wtórną, mieszańcową i z tego względu pominiemy ją we wstępnych ewolucyjnych rozważaniach, to obraz podrodzaju *Rosa* staje się znacznie bardziej zrozumiały (ryc. 28). Na jednym biegunie stoją formy otwartych miejsc charakteryzujące się mniej lub bardziej wyprostowanym pokrojem i stosunkowo szerokim orificjum. Są to gatunki sekcji *Cinnamomeae*, *Carolinae*, *Pimpinellifoliae* i *Sericeae*, nawiązujące morfologią do omówionych uprzednio, starszych filogenetycznie podrodzajów *Hesperodos*, *Plathyrodon* i *Hulthemia*. Na biegunie przeciwnym znajdują się mezofilne pnącza o wąskim orificjum, a więc gatunki zaliczane do sekcji *Indicae*, *Synstylae*, *Banksianae*, *Laevigatae* i *Bracteatae*. Najprawdopodobniej wykształciły się one stosunkowo późno w warunkach subtropikalnych lasów.

Chcąc określić pozycję systematyczną sekcji *Caninae* należy rozpocząć rozważania od jedynego „dobrego” i zarazem najbardziej pod względem morfologicznym skrajnego gatunku tej sekcji, *R. canina*. Gdy analizujemy ten gatunek w jego „klasycznej” postaci to nie bez pewnego zdziwienia stwierdzamy, że najwięcej wspólnego ma on z występującymi w subtropikalnych rejonach południowo-wschodniej Azji z gatunkami sekcji *Indicae*. Spokrewniony jest on również dość blisko z gatunkami sekcji *Synstylae*, w mniejszym stopniu także i z sekcją *Rosa*. Współczesna sekcja *Caninae*, obejmująca obok *R. canina* także liczne mieszańce tego gatunku z przedstawicielami sekcji *Rosa*, *Synstylae*, *Cinnamomeae* i *Praehorridae*, wykazuje siłą rzeczy, bardziej ściśle i rozległe morfologiczne związki z resztą rodzaju.

HYBRYDYZACJA W OBREBIE SEKCJI CANINAE

Do najbardziej obszernych prac poświęconych mieszańcom róż należą opracowania Fockego (1894), Crépina (1894), Kellera (1931), Boulengera (1932) i Melvilla (1975). Rozważania tych autorów dotyczą róż europejskich, a więc także i gatunków sekcji *Caninae*. Uważa się powszechnie, że wszystkie problemy związane z systematyką sekcji *Caninae* wynikają z wyjątkowo intensywnej hybrydyzacji w obrębie tej grupy. Rzekoma łatwość z jaką gatunki sekcji *Caninae* wzajem-

nie się krzyżują jest jednak trudna do pogodzenia z panującą tutaj samopylnością, która zapobiega hybrydyzacji. Wydaje się, iż opinia powyższa wynika w dużym stopniu, że zbyt konwencjonalnego pojmowania gatunków tej grupy. Jak to wykazano uprzednio one same są już rojami mieszańców. Hybrydyzacja w sekcji *Caninae* niewątpliwie ma miejsce, ale najprawdopodobniej nie jest ona tutaj zjawiskiem częstszym niż w pozostałych grupach rodzaju. W porównaniu z mieszańcami gatunków o mejozie regularnej mieszańce gatunków o mejozie *Caninae* znacznie jednak łatwiej reprodukują się, tworząc nierzadko dość liczne, mniej lub bardziej wyrównane pod względem morfologicznym populacje.

Wyodrębnianie współczesnych mieszańców pomiędzy gatunkami sekcji *Caninae* wymaga dużego doświadczenia i ostrożności. Gatunki tej sekcji są już same trudne do rozgraniczenia, a to ze względu na swą osobliwą wewnętrzną strukturę i wzajemne skomplikowane powiązania. Dotyczy to zwłaszcza taksonów blisko ze sobą spokrewnionych, między którymi, praktycznie biorąc, brak jest ścisłych granic, toteż wyróżnianie mieszańców między takimi gatunkami jak np. *R. agrestis* Savi i *R. canina* L. czy *R. micrantha* Sm. i *R. rubiginosa* L. jest niezmiernie trudne i rzadko możemy je przeprowadzić z pełną odpowiedzialnością, tym bardziej, że jedynym kryterium jakim faktycznie dysponujemy jest morfologia. Zdarza się bowiem, że niewątpliwie mieszańce są w pełni płodne i odwrotnie, formy nie wykazujące mieszańcowego charakteru posiadać mogą całkowicie sterylne pyłek względnie płone hypancja. Nie należy również do łatwych zadań wyodrębnianie mieszańców pomiędzy odległymi taksonami sekcji *Caninae*. Okazuje się bowiem, że w wielu przypadkach istnieje duża morfologiczna zbieżność pomiędzy nimi a „dobrymi” gatunkami sekcji. I tak na przykład mieszańce *R. villosa* L. i *R. tomentosa* Sm. są pod względem morfologicznym zbliżone i trudne do odróżnienia od *R. sherardii* Davies. Mieszaniec *R. canina* z *R. sherardii* jest często praktycznie nieodróżnialny od *R. tomentosa* Sm.

Stosunkowo najłatwiejsze jest wyodrębnianie mieszańców pomiędzy gatunkami sekcji *Caninae* a gatunkami z innych sekcji, jednakże i tutaj wskazana jest duża ostrożność, zwłaszcza w przypadku mieszańców pochodzących od *R. canina*. Niektóre z tych mieszańców wykazują również dużą morfologiczną zbieżność z gatunkami sekcji *Caninae*. Jak już wspomniano w jednym z poprzednich rozdziałów, mieszaniec *R. canina* z *R. pendulina* L. z sekcji *Cinnamomeae*, a zwłaszcza jego segreganty, mogą być praktycznie nieodróżnialne od *R. montana* Chaix względnie od niektórych form *R. dumalis* Bechst. Rzekome mieszańce pomiędzy *R. canina* i *R. gallica* L. z sekcji *Rosa* mogą być w istocie formami *R. jundzillii* Besser i odwrotnie. Większą pewność co do mieszańcowego charakteru powyższych form możemy uzyskać dopiero po zbadaniu ich mejozy, należy się bowiem spodziewać, że w mejozie tych mieszańców będą miały miejsce mniejsze lub większe zakłócenia.

CECHY DIAGNOSTYCZNE GATUNKÓW SEKCJI CANINAE

W literaturze rodologicznej omawiane były wielokrotnie cechy morfologiczne rodzaju, ponowne rozpatrywanie wszystkich tych cech nie wydaje się więc uzasadnione. Poniżej przeanalizowane zostały jedynie cechy wykorzystywane w klasyfikacji sekcji *Caninae*, a zwłaszcza te, których wartość systematyczna czy diagnostyczna budzi kontrowersje i bywa przyczyną nieporozumień.

Analizując dotychczasowe opracowania sekcji *Caninae* dochodzimy do wniosku, że najwięcej kłopotów z jej klasyfikacją sprawia niewłaściwa ocena wartości taksonomicznej poszczególnych cech. Zasadnicza przyczyna tego stanu rzeczy tkwi, jak się wydaje, w nieuświadomianiu sobie przez większość autorów konsekwencji wynikających z mieszańcowego pochodzenia sekcji *Caninae*. Uważa się na ogół, że skoro pewne cechy charakteryzują się dużą stałością w wielu innych grupach rodzaju to podobnie mało zmienne powinny być one również w obrębie tej sekcji. Z drugiej strony pewnym cechom jak np. owłosieniu liści przypisuje się w sekcji *Caninae* dużą wartość, aczkolwiek w grupach, z którymi sekcja *Caninae* jest bezpośrednio spokrewniona, te same cechy uważa się za mało istotne.

Stosunkowo duże znaczenie w systematyce róż przypisywano cechom związanym z kolcami. Wykorzystywano je nie tylko przy rozgraniczaniu gatunków, ale także w klasyfikacjach ponadgatunkowych. W wielu przypadkach bywają one w dużym stopniu użyteczne, jednakże generalnie biorąc, ich wartość jest dość ograniczona. Cechy te bowiem podlegają znacznej zmienności m. in. w obrębie tak charakterystycznych gatunków jak *R. gallica* L., *R. pendulina* L. czy *R. pimpinellifolia* L.

W obrębie sekcji *Caninae* zmienność ta jest szczególnie duża. Przejawia się ona nie tylko w występowaniu lub braku kolców, ale także w ich kształcie oraz rozmieszczeniu na pędzie. Stosunkowo mało zmienne pod względem tych cech są m. in. *R. canina* L., *R. agrestis* Savi i *R. micrantha* Sm. Kolce tych gatunków są z reguły jednorodne, ± silnie zakrzywione, zdarzają się jednak formy o kolcach niemal całkowicie prostych lub też formy zupełnie bezbronne. Stosunkowo mało zmienne są również kolce u *R. villosa* L. Z reguły są one jednorodne, proste i sztydlaste, niemniej i u tego gatunku pojawiają się niekiedy formy o kolcach lekko zgiętych, względnie formy o kolcach niejednorodnych, gdzie oprócz kolców sztydlastych występują drobne kolce igiełkowate.

Do najbardziej zmiennych pod tym względem należy *R. pulverulenta* Bieb. Kolce tej róży mogą być proste, względnie silnie hakowato zakrzywione, a ponadto bardzo często przechodzą one w drobne kolce igiełkowate i szpecinki. Formy o silnie zróżnicowanych kolcach przeciwstawiane są niesłusznie formom o kolcach jednorodnych i na tej właśnie podstawie oddzielane są od siebie *R. pulverulenta* s. str. i *R. si-*

cula Tratt. w istocie reprezentujące ten sam gatunek. Taki typ zmienności kolców znany jest niemal we wszystkich grupach rodzaju.

Budowa kolców podlega dość istotnej zmienności w obrębie jednego i tego samego osobnika. Zwykle inaczej wyglądają kolce na pędach kwiatowych, a inaczej na długopędach, nieco inny kształt mają one w dolnej ich partii, a nieco inny na szczycie. Najbardziej charakterystyczne dla poszczególnych gatunków i zarazem najbardziej porównywalne są kolce z górnych partii długopędów, w strefie pojawiania się pędów kwiatowych.

Krótkiego omówienia wymaga również cecha owłosienia pędów. Większość gatunków sekcji *Caninae* posiada pędy całkowicie nagie. Do wyjątków należą pod tym względem *R. orientalis* Dupont i *R. heckeliana* Tratt., których pędy, a zwykle także i szypułki są wyraźnie owłosione. W pewnych jednak przypadkach owłosienie pędów może całkowicie zanikać i wówczas gatunki te określane są mylnie bądź to jako *R. villosa* L., bądź to jako *R. dumalis* Bechst. Wyjątkowo rzadko pojawia się owłosienie na pędach *R. pulverulenta* i *R. villosa*. W pierwszym przypadku formy te są klasyfikowane niesłusznie jako mieszance *R. pulverulenta* z *R. orientalis* lub z *R. heckeliana*, a w drugim wyodrębniane są one jako *R. hirtissima* Lonacz.

W przypadku liści omówienia wymaga przede wszystkim owłosienie oraz ogruczolenie listków, z którymi to cechami w systematyce sekcji *Caninae* związanych jest najwięcej nieporozumień. Na podstawie owłosienia wyodrębniane są między innymi *R. corymbifera* Borkh. z *R. canina* i *R. caesia* Sm. z *R. dumalis* Bechst. W rzeczywistości pomiędzy formami o listkach całkowicie nagich i formami o listkach obustronnie owłosionych istnieje pełna gama przejść. Nie istnieje przy tym jakkolwiek geograficzna prawidłowość w rozmieszczeniu omawianych form.

Podobną, aczkolwiek bardziej ograniczoną zmienność wykazuje cecha ogruczolenia liści. W próbach klasyfikacji sekcji *Caninae* uważana jest ona za cechę bardzo istotną. Wykorzystuje się ją nie tylko w diagnostyce gatunków, ale na podstawie tej cechy próbuje się wyodrębnić w obrębie tej grupy podsekcje *Rubiginosae* i *Sepiaceae*. W rzeczywistości cecha ta podlega mniejszej lub większej zmienności w obrębie większości gatunków sekcji *Caninae*. Nieuświadomienie sobie tej zmienności prowadzi do istotnych nieporozumień w klasyfikacji niektórych form. I tak na przykład ogruczolone formy *R. dumalis* Bechst., gatunku, który z reguły posiada liście gładkie, bez gruczołów, zaliczane są w konsekwencji do *R. inodora* Fries, względnie wyodrębniane w niezależny takson *R. rhaetica* Greml.

Z błędną oceną wartości systematycznej omawianej cechy związane były trwające od wielu lat problemy dotyczące *R. caryophyllacea* Besser; okazało się, że róża ta jako niezależny takson nie istnieje. Do *R. caryophyllacea* zaliczano bowiem należące do różnych gatunków

formy o listkach ogruczolonych po górnej stronie blaszki i o pędach kwiatowych pokrytych drobnymi igiełkowatymi kolcami (Větvicka, Zieliński 1981).

Podobnie dyskusyjny charakter ma cecha ogruczolenia szypułek kwiatowych. Wykorzystywana jest ona przy rozgraniczaniu niektórych gatunków sekcji *Caninae* jak np. *R. indora* Fries od *R. rubiginosa* L., *R. agrestis* Savi od *R. micrantha* Sm. Niektórzy autorzy wyłącznie na podstawie tej cechy wyodrębniają nawet niezależne taksony (np. *R. de-seglisei* Boreau). W rzeczywistości jest to jedna z najbardziej zmiennych cech i niemal wszystkie gatunki rodzaju posiadają zarówno formy o szypułkach ogruczolonych, jak i formy o szypułkach gładkich. U niektórych gatunków ogruczolenie szypułek występuje jednak z dość dużą częstotliwością i wówczas może być ono ewentualnie rozpatrywane jako cecha pomocnicza. Cecha ta powinna być jednak stosowana ze szczególnie dużą ostrożnością, niejednokrotnie bowiem podlega ona zmienności nawet w obrębie jednego i tego samego osobnika.

W systematyce rodzaju *Rosa* wykorzystuje się również bardzo często cechy związane z działkami: ich budową, pozycją na hypancjum oraz stopniem trwałości. Charakteryzują one dość dobrze wiele gatunków, a nawet całe sekcje; w dół odgięte, wcześniej odpadające działki są charakterystyczne dla całej sekcji *Synstylae*, a działki zwykle całobrzegie, trwałe i w górę wzniesione są typowe m. in. dla sekcji *Cinnamomeae*. Prawdopodobnie z tego też względu liczni autorzy oczekują, że cechy te powinny występować z podobną stałością i u wszystkich przedstawicieli sekcji *Caninae*. W istocie u większości taksonów tej sekcji podlegają one mniej lub bardziej wyraźnej zmienności. Staje się to zrozumiałe, gdy ponownie uświadomimy sobie, że większość gatunków sekcji *Caninae* to najprawdopodobniej mieszańce pomiędzy *R. canina* o działkach pierzastych, w dół odgiętych, wcześniej odpadających z gatunkami sekcji *Cinnamomeae* o działkach całobrzegich, w górę wzniesionych i trwałych. Do najmniej zmiennych pod tym względem należą *R. villosa* L., *R. orientalis* Dupont, *R. heckeliana* Tratt., *R. canina* L., *R. agrestis* Savi i *R. micrantha* Sm., a do najbardziej *R. dumalis* Bechst., *R. indora* Fries. i *R. elymaitica* Boiss. et Hausskn.

Cechą bardzo istotną w systematyce róż jest omawiana w jednym z poprzednich rozdziałów szerokość orificjum. W wielu grupach cecha ta wykazuje dużą stałość, lecz w sekcji *Caninae*, z tych samych co w przypadku działek względów może być ona wykorzystywana jedynie w dość ograniczonym zakresie. W przeciwieństwie do pozostałych grup w sekcji *Caninae* obserwujemy obydwie skrajne typy orificjum. Szerokie orificjum posiadają m. in. *R. villosa* L., *R. orientalis* Dupont i *R. pulverulenta* Bieb., a bardzo wąskie *R. canina* L., *R. agrestis* Savi i *R. micrantha* Sm. W obrębie szeregu gatunków cecha ta podlega jednak ogromnej zmienności jak np. u *R. indora* Fries, *R. dumalis* Bechst.

i *R. rubiginosa* L. Te ostatnie posiadają zarówno formy o orificjum szerokim, jak i o orificjum wąskim oraz całą gamę form pośrednich.

Sekcja *Caninae*, jako stosunkowo młoda grupa mieszańcowego pochodzenia i dysponująca mechanizmem reprodukcji nie sprzyjającym szybkiej ewolucji, nie zdołała wytworzyć własnych, charakterystycznych tylko dla siebie cech. Klasyfikacja tej grupy musi być, siłą rzeczy, oparta na cechach wniesionych przez formy, które krzyżując się dały sekcji *Caninae* początek. Cechy te w sekcji *Caninae* podlegają jednak ogromnej zmienności i mogą być wykorzystywane w stosunkowo ograniczonym zakresie. Praktycznie rzecz biorąc żadna z nich rozpatrywana oddzielnie nie może być podstawą w rozgraniczaniu taksonów sekcji. Takie rozgraniczanie może być dokonywane wyłącznie na podstawie kombinacji wielu cech.

KONSPEKT SYSTEMATYCZNY SEKCJI CANINAE

Sekcja *Caninae* DC. in Sér., Musée helvétique d'histoire naturelle 1 : 3 (1818) em. Christ, Rosen der Schweiz 36 (1873)

Typ sekcji: *R. canina* L., Sp. Pl. 491 (1753).

Wyprostowane krzewy lub pnącza, z rozłogami podziemnymi lub bez. Pędy z reguły kolczaste, kolce zwykle \pm nieregularnie rozmieszczone na pędzie, jednorodne lub z domieszką gruczołowatych szczecinek lub igielek. Zewnętrzne działki \pm pierzaste, wyjątkowo całobrzegie, w górę wzniesione, rozchylone na boki lub w dół odgięte, długo utrzymujące się na hypancjum lub wcześniej odpadające. Orificjum wąskie lub szerokie. * Dysk szeroki lub wąski, płaski lub stożkowato \pm wypukły. Szyjki słupków wolne, \pm gęsto owłosione lub nagie. Mejoza typu *Caninae*.

Praktyczne rozgraniczanie gatunków sekcji *Caninae* jest zadaniem stosunkowo trudnym wymagającym uprzedniego zorientowania się w całym kompleksie zagadnień związanych z tą sekcją. Mieszańcowy charakter, gatunków sekcji *Caninae*, ich osobliwa wewnętrzna struktura, wyjątkowo złożone i ściśle wzajemne powiązania oraz brak tradycyjnie rozumianych międzygatunkowych granic, sprawiają, że opracowanie klucza, który pozwoliłby na jednoznaczne określenie wszystkich form, a jednocześnie byłby praktyczny jest niemożliwe. Klucz prezentowany poniżej umożliwia określenie form najbardziej pod względem morfologicznym charakterystycznych i rozprzestrzenionych. Formy te przedstawiono na zamieszczonych w pracy ilustracjach. Zarówno w kluczu, jak i w opisach uwzględnione zostały przede wszystkim cechy pędów kwia-

* Orificjum jest szerokie, gdy jego średnica jest równa lub większa od szerokości dysku, czyli na ogół ≥ 1 mm średnicy.

towych, a cechy długopędów brane były pod uwagę jedynie w przypadku kolców. Jak to już uprzednio zaznaczono, najbardziej charakterystyczne dla poszczególnych gatunków są kolce pojawiające się w szczytowych partiach długopędów, w strefie wyrastania pędów kwiatowych.

Klucz do oznaczania gatunków sekcji *Caninae*

- 1a. Orificjum wąskie. Szyjki słupków nagie lub \pm luźno owłosione. Działki zwykle odpadają przed pełnym dojrzaniem owoców * 2
- b. Orificjum szerokie, o średnicy zwykle powyżej 1 mm. Szyjki słupków zwykle gęsto, wełnisto owłosione, tworzą wyraźną zwartą główkę. Działki trwałe, jeśli odpadają to często dopiero po pełnym dojrzaniu owoców 15
- 2a. Szyjki słupków długie, wystające wyraźnie z hypancjum, tworzą zwykle kolumienkę. Listki gładkie (bez gruczołów). Pędy łukowato wygięte lub rozpostarte. Zachodnia Europa 18. *R. stylosa*
- b. Szyjki słupków krótkie; jeśli długie, to albo pędy wyprostowane albo listki ogruczone 3
- 3a. Wyprostowany krzew, do 1 m wysoki. Kolce jednorodne, bez igiełek, proste lub \pm częściej zakrzywione. Listki drobne, okrągławe, pojedynczo piłkowane, zwykle bez gruczołków. Owoce drobne, groszkowate, na bardzo krótkich szypułkach. Szyjki słupków owłosione, niekiedy \pm wystające. Wschodnia Anatolia, zachodni Iran, północno-wschodni Irak 10. *R. elymaitica*
- b. Krzewy o innej kombinacji cech 4
- 4a. Listki \pm sztywne, skórzaste, stosunkowo duże, o ostrych, \pm odgiętych na zewnątrz ząbkach; siateczka nerwów zwykle wyraźnie widoczna. Owoce okrągławe na stosunkowo sztywnych, zwykle \pm ogruczonych szypułkach. Kolce na ogół proste lub słabo zgięte 19. *R. jundzillii*
- b. Listki na ogół cienkie, drobne lub średniej wielkości; siateczka nerwów na ogół słabo widoczna 5
- 5a. Listki gładkie, bez gruczołków pod spodem 6
- b. Listki pod spodem \pm ogruczone 8
- 6a. Działki w górę wzniesione lub rozchylone na boki. Listki zwykle sinawe. Szypułki najczęściej gładkie, przeważnie znacznie krótsze od owoców 4. *R. dumalis*
- b. Działki na boki rozchylone lub w dół odgięte. Jeśli działki w górę wzniesione to szypułki znacznie dłuższe od owoców i silnie ogruczone 7
- 7a. Liście obustronnie owłosione, sinawe. Kolce proste lub słabo zgięte. Szypułki kwiatowe długie, \pm ogruczone. Działki na boki rozchylone lub ukośnie ku górze wzniesione 7. *R. tomentosa*
- b. Liście nagie lub owłosione. Kolce zwykle hakowate. Szypułki kwiatowe zwykle gładkie lub z nielicznymi gruczołkami na trzoneczkach. Działki w dół odgięte 17. *R. cantna*
- 8a. Listki okrągławe lub szerokoeliptyczne, u nasady okrągławe lub szeroko-klinowate, jednobarwnie zielone; ząbki szerokie, płytkie 9
- b. Listki eliptyczne, ząbki ostre, jeśli listki szerokoeliptyczne to wówczas sinawe 12

* Termin „owoc”, użyty tutaj dla uproszczenia, oznacza mięsiste, dojrzałe hypancjum, wewnątrz którego znajdują się owoce właściwe — niełupki.

- 9a. Kwiaty białe. Działki z licznymi bocznymi łatkami. Szypułki znacznie krótsze od owoców. Szyjki słupków nagie. Zwarty silnie kolczasy krzew. Południowo-zachodnia Azja, Bałkany 20. *R. horrida*
- b. Kwiaty różowe; jeśli kwiaty białe to albo szyjki słupków wyraźnie owłosione albo szypułki dłuższe, albo działki słabiej klapowane i dłużej utrzymujące się na owocu 10
- 10a. Szyjki słupków zwykle nagie. Kolce jednorodne, bez igiełek i szczecinek. Działki odpadają przed dojrzewaniem owoców. Szypułki zwykle równe lub dłuższe od owoców. Pędy zwykle \pm łukowato wygięte 16. *R. micrantha*
- b. Szyjki słupków zwykle \pm owłosione. Kolce często z domieszką igiełek i szczecinek. Działki odpadają w trakcie lub dopiero po dojrzewaniu owoców. Wyprostowane krzewy 11
- 11a. Krzew do 1 m wysoki, często z podziemnymi rozłogami. Kolce zwykle proste lub słabo zgięte rzadziej hakowate, szczecinki i igiełki częste. Listki zwykle obustronnie ogruczone, lepkie. Południowo-zachodnia Azja, Śródziemnomorze 11. *R. pulverulenta*
- b. Krzew zwykle wyższy. Kolce zwykle hakowate; szczecinki i gruczołki nieliczne. Listki na ogół tylko pod spodem ogruczone. Środkowa i zachodnia Europa 15. *R. rubiginosa*
- 12a. Działki zwykle z bardzo licznymi bocznymi łatkami. Kwiaty drobne, białe. Owoce na ogół drobne. Słupki nieliczne, ich szyjki bardzo często nagie 14. *R. agrestis*
- b. Boczne łatki na działkach na ogół nieliczne. Kwiaty zwykle różowe. Słupki liczne, ich szyjki zwykle \pm owłosione 13
- 13a. Działki wąskie, długie, z nitkowatymi bocznymi łatkami. Listki jednobarwnie zielone. Kwiaty drobne, jasnoróżowe 13. *R. inodora*
- b. Działki o łatkach stosunkowo szerokich, nie nitkowatych 14
- 14a. Działki na boki rozchylone lub w górę wzniesione, odpadają w trakcie dojrzewania lub po dojrzewaniu owoców. Listki na ogół \pm sine. Szypułki zwykle znacznie krótsze od owoców. Pędy \pm wyprostowane 4. *R. dumalis*
- b. Działki w dół odgięte, wczesnie odpadające. Pędy zwykle \pm łukowato wygięte 17. *R. canina*
- 15a. Zwarty krzew do 1 m wysoki. Pędy nagie. Liście drobne, pojedynczo piłkowane. Owoce drobne, groszkowate na bardzo krótkich szypułkach. Wschodnia Anatolia, zachodni Iran, północno-wschodni Irak 10. *R. elymaitica*
- b. Krzewy o innej kombinacji cech 16
- 16a. Liście nagie, gładkie, pojedynczo, grubo piłkowane, sinawe, często czerwono nabiegłe. Działki bardzo wąskie do 3(-4) mm szerokie, nitkowate. Kwiaty drobne, ciemnoczerwone. Góry Europy 1. *R. glauca*
- b. Działki szersze. Jeśli działki wąskie to albo kwiaty jaśniejsze, albo listki inne 17
- 17a. Listki pod spodem bez gruczołków 18
- b. Listki pod spodem ogruczone (gruczołki ukryte niekiedy wśród kutneru) 25
- 18a. Kolce \pm silnie zgięte, hakowate. Szypułki znacznie krótsze od owoców, nagie, zwykle gładkie 4. *R. dumalis*
- b. Kolce proste lub lekko zakrzywione. Szypułki zwykle obficie ogruczone lub owłosione 19
- 19a. Pędy i szypułki zwykle owłosione. Liście międko aksamitno owłosione, zwykle pojedynczo piłkowane 20
- b. Pędy i szypułki nagie 21
- 20a. Kolce sztyldaste, proste, słomkowobiałe, listki zwykle nierówno nieregularnie

- piłkowane. Południowo-zachodnia Azja 8. *R. orientalis*
- b. Kolce zwykle czerwono nabiegłe, często lekko zakrzywione. Listki zwykle ± regularnie piłkowane. Sycylia, Bałkany 9. *R. heckeliana*
- 21a. Liście nagie 22
- b. Liście owłosione 23
- 22a. Szypułki na ogół znacznie krótsze od owoców. Góry Europy 2. *R. montana*
- b. Szypułki na ogół dłuższe. Południowo-zachodnia Azja 3. *R. boissieri*
- 23a. Pędy zwykle ± zygzakowate, pogięte. Działki na boki rozchylone lub ukośnie w górę wzniesione. Środkowa i północna Europa 6. *R. sherardii*
- b. Pędy proste 24
- 24a. Listki ± skórzaste, podwójnie gruczołowato piłkowane. Działki na owocach wyprostowane. Kwiaty różowe 5. *R. villosa*
- b. Listki cienkie, pojedynczo, rzadziej podwójnie piłkowane. Kwiaty białe, rzadziej jasnoróżowe. Południowo-zachodnia Azja 3. *R. boissieri*
- 25a. Listki przynajmniej pod spodem ± sinawe 26
- b. Listki obustronnie zielone 28
- 26a. Kolce ± silnie zakrzywione do hakowatych. Szypułki znacznie krótsze od owoców, zwykle gładkie 4. *R. dumalis*
- b. Kolce zwykle proste lub słabo zgięte. Szypułki zwykle obficie ogruczone 27
- 27a. Pędy proste. Kolce zwykle proste, sztydłaste. Działki na owocu zwykle wyprostowane 5. *R. villosa*
- b. Pędy ± zygzakowate, pogięte. Kolce często lekko zakrzywione, z reguły silne. Działki na boki rozchylone lub ukośnie w górę wzniesione 6. *R. sherardii*
- 28a. Listki eliptyczne lub odwrotnie wąskojajowate, ostro piłkowane. Kolce jednorodne. Działki wąskie do 3(-4) mm szerokie. Środkowa Europa 13. *R. inodora*
- b. Listki szerokoeliptyczne, odwrotnie szerokojajowate lub okrągławe, grubo piłkowane 29
- 29a. Krzew do 1 m wysoki. Listki okrągławe lub szerokoeliptyczne, obustronnie ogruczone, lepkie. Kolce bardzo często z domieszką licznych gruczołków i szczecinek. Południowo-zachodnia Azja, Śródziemnomorze 11. *R. pulverulenta*
- b. Krzewy o innej kombinacji cech 30
- 30a. Listki szerokoeliptyczne, po górnej stronie zwykle gładkie. Hypancja nagie. Europa 15. *R. rubiginosa*
- b. Listki odwrotnie szerokojajowate, rzadziej szerokoeliptyczne, po górnej stronie z reguły ± ogruczone. Hypancja często owłosione. Południowo-zachodnia Azja 12. *R. iberica*

1. *R. glauca* Pourret, Mém. Acad. Toulouse 3: 326 (1788).

Gatunek opisany z Alp.

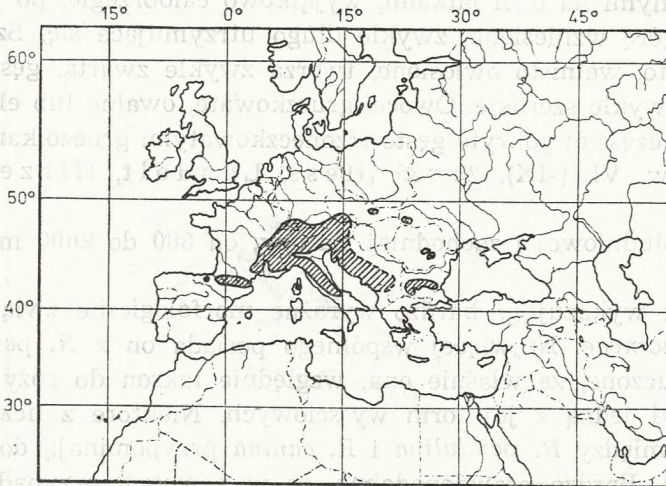
Syn.: *R. rubrifolia* Vill., Hist. Pl. Dauph. 3: 549 (1789); *R. ferruginea* auct. non Vill.

Krzew do 2(-3) m wysoki, bez lub z krótkimi rozłogami podziemnymi. Kolce na ogół nieliczne i nieregularnie na pędzie rozmieszczone, zwykle smukłe, zmienne w kształcie, proste do hakowatych. Liście 5 - 7(-9) — listkowe. Listki eliptyczne, podługowatoeliptyczne lub

Ryc. 29. *R. glauca* Pourret. Rys. J. Dolatowski

jajowate, z reguły nagie i sine, często także czerwonawo lub fioletowo nabiegłe, pojedynczo, grubo piłkowane, zwykle od nasady do 1/4-1/3 długości całobrzegie. Kwiatostan zwykle kilkukwiatowy. Szypułki gładkie lub pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. Płatki drobne, znacznie krótsze od działek, purpurowoczerwone. Działki 2-3 mm szerokie, całobrzegie lub z delikatnymi, nitkowatymi łatkami, po przekwitnieniu w górę wzniesione lub wyjątkowo na boki rozchylone, z reguły odpadające tuż po pełnym dojrzeniu owoców. Szyjki słupków gęsto, wernisto owłosione. Orificjum szerokie. Dysk płaski. Owoce kulistawe, drobne, do 10(-15) mm średnicy, gładkie lub ogruczołone. — Kw. VI-VII. Ow. VIII-IX. — $2n=28$ (Klášterská 1969; Končalová, Klášterská 1978) — Ryc. 29.

Góry środkowej, zachodniej i południowej Europy; od 1000 do 2100 m n.p.m. — Ryc. 30.

Ryc. 30. Zasięg *R. glauca* Pourret (oryg.)Fig. 30. Range of *R. glauca* Pourret (orig.)

R. glauca jest jednym z najbardziej charakterystycznych i zarazem najmniej zmiennych gatunków sekcji *Caninae*. Pod względem morfologicznym wkracza ona niemal całkowicie w zakres zmienności sekcji *Cinnamomeae*, do której bywa niekiedy błędnie zaliczana. Za jej przynależnością do sekcji *Caninae* przemawiają jednak stosunkowo wczesnie odpadające działki, nieco węższe niż u przedstawicieli sekcji *Cinnamomeae* orificjum, \pm nieregularnie rozmieszczone kolce, a przede wszystkim typ mezozy. Z *R. glauca* mylone są często mieszańce *R. pendulina* L. (sect. *Cinnamomeae*) z *R. dumalis* lub z *R. canina*. Odróżnić je można po znacznie szerszych działkach, większych płatkach, kształcie owocu oraz po odmiennym piłkowaniu listków.

2. *R. montana* Chaix in Vill., Hist. Pl. Dauph. 1: 346 (1886).
Gatunek opisany z Alp.

Syn.: *R. chavinii* Rapin ex Reut., Cat. Pl. Vasc. Genève, ed. 2, 69 (1861) pro parte.

Krzew 0,5 - 2(-3) m wysoki. Pędy wyprostowane. Kolce smukłe, proste lub lekko zakrzywione, nagle rozszerzone u nasady, \pm nieregularnie rozmieszczone na pędzie. Liście 5 - 7-listkowe. Listki eliptyczne, odwrotnie jajowate do okrągławych, zaostrome lub zaokrąglone na szczycie, zielone lub sine z wierzchu, jaśniejsze pod spodem, często czerwono lub fioletowo nabiegłe, nagie, gładkie lub \pm na nerwach ogruczone, zwykle podwójnie, gruczołowato piłkowane. Kwiatostany 2 - 3-kwiatowe. Kwiaty białe lub jasno różowe. Szypułki krótkie, znacznie krótsze od owoców, zwykle pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. Dział-

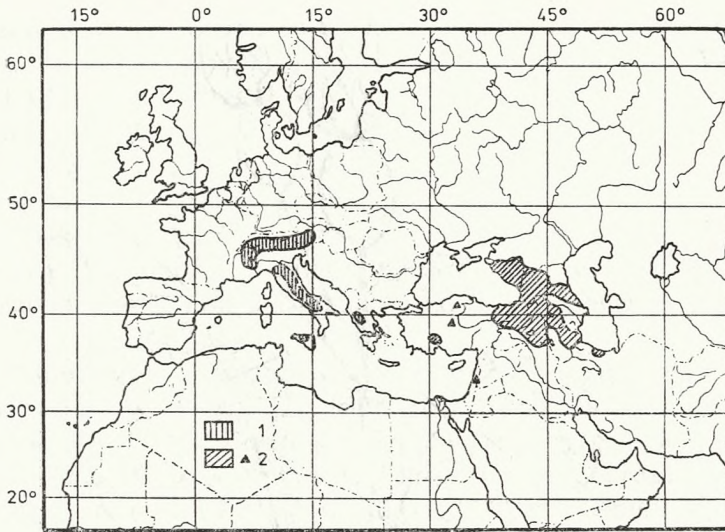
ki z nielicznymi na ogół łatkami, wyjątkowo całobrzegie, po przekrwieniu \pm w górę wzniesione, zwykle długo utrzymujące się. Szyjki słupków \pm gęsto, wełnisto owłosione, tworzą zwykle zwartą, gęstą główkę. Orzeczki zwykle szerokie. Owoce, gruszkowate, owalne lub elipsoidalne, gładkie lub częściej pokryte gęsto trzoneczkowatymi gruczołkami. — Kw. VI - VII. Ow. VIII(-IX). $2n=35$ (Hess, Landolt, Hirzel 1970) — Ryc. 31.

Góry południowej i zachodniej Europy; od 800 do 2000 m n.p.m. — ryc. 32.

Gatunek wykazujący bardzo wyraźne morfologiczne związki z sekcją *Cinnamomeae*. Najwięcej wspólnego posiada on z *R. pendulina* L. i nie wykluczone, że właśnie ona, względnie takson do róży alpejskiej zbliżony był jedną z jej form wyjściowych. Niektóre z licznych mieszańców pomiędzy *R. pendulina* i *R. canina* przypominają do złudzenia *R. montana*. Bardzo prawdopodobne, że w pewnych przypadkach mieszańce te nie są odróżniane od „czystej” *R. montana*.



Ryc. 31. *R. montana* Chaix. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 32. Zasięgi *R. montana* Chaix (1) i *R. boissieri* Crépin (2) (oryg.)

Fig. 32. Ranges of *R. montana* Chaix (1) and *R. boissieri* Crépin (2) (orig.)

Do typowej *R. montana* zalicza się na ogół jedynie formy o słabo klapowanych, trwałych, w górę wzniesionych działkach. Formy od nich odbiegające, o działkach silniej klapowanych, nieco wcześniej odpadających, lekko zgiętych kolce wyodrębniane są w randze podgatunku względnie jako niezależny takson *R. chavinii*. Podział powyższy jest jednak całkowicie sztuczny, gdyż brak jest korelacji pomiędzy cechami, na podstawie których został on przeprowadzony. *R. montana* s. str. i *R. chavinii* reprezentują skrajne pod względem morfologicznym formy jednego i tego samego gatunku.

W obrębie sekcji *Caninae* *R. montana* jest najbliższej spokrewniona z *R. boissieri* i *R. dumalis*. Różnice morfologiczne między nimi są dość subtelne, jednakże gatunki te różnią się także zasięgami.

3. *R. boissieri* Crépin, Bull., Soc. Bot. Belg. 8: 340 (1869).

Gatunek opisany z Turcji.

Syn.: *R. britzenis* Koehne, Feddes Repert. 8: 21 (1910); *R. woronowii* Lonacz., Trudy Bot., Sada Jur'evsk. Univ. 13, 2: 107 (1912); *R. sosnovskiana* Tamamsch., Not. Syst. Leningrad 11: 90 (1949); *R. montana* Chaix subsp. *woronowii* (Lonacz.) Ö Nilsson in Davies, Fl. Turkey 4: 123 (1972); *R. dumalis* Bechst. em. Bouleng. subsp. *boissieri* (Crépin) Ö. Nilsson, l.c. 125.

Krzew do 2-3(-4) m wysoki. Kolce proste lub lekko zakrzywione, smukłe, nagle rozszerzone u nasady. Liście 7-9-listkowe. Listki elipcyjne lub odwrotnie jajowate, tępe lub zastrzone na szczycie, rzadko

Ryc. 33. *R. boissieri* Crépin. Rys. J. Dolatowski

zaokrąglone, nagie lub obustronnie owłosione, gładkie, wyjątkowo \pm oguczolone, pojedynczo lub podwójnie (gruczołowato) piłkowane. Kwiatostany z reguły nielicznokwiatowe. Płatki białe lub jasnorożowe. Szypułki zmiennej długości, na ogół jednak znacznie dłuższe od owoców, pokryte obficie trzoneczkowatymi gruczołkami, wyjątkowo gładkie. Działki z reguły z bocznymi łatkami, długie, wyraźnie łopatkowato rozszerzone na szczycie, po przekwitnieniu w górę wzniesione, trwałe. Szyjki słupków gęsto owłosione, tworzą dużą, siedzącą główkę. Orifi-

ejum szerokie. Owoce owalne lub gruszkowate, pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami lub szczecinkami, rzadko gładkie. — Kw. (V-)VI - VII. Ow. (VII-)IX. — $2n=35$ (Täckholm 1922, dane dotyczące *R. britzensis* Koehne), 42 (Täckholm 1920, dane dotyczące *R. britzensis* Koehne) — Ryc. 33.

Zwarty zasięg *R. boissieri* pokrywa niemal cały Kaukaz, wschodnią Anatolię, północny Irak oraz północno-zachodni Iran. Na izolowanych stanowiskach *R. boissieri* rośnie w środkowej i południowej Anatolii, w północnym Iranie oraz w Libanie; od 1000 do 2600 (-2750) m. — Ryc. 32.

Pod względem morfologicznym takson ten zbliżony jest najbardziej do występującej w Europie *R. montana*. Również i on wykazuje podobne ścisłe powiązania z sekcją *Cinnamomeae*, szczególnie z występującą na Kaukazie *R. oxyodon* Boiss. Takson ten jest bardzo polimorficzny, zwłaszcza pod względem uzbrojenia pędów, owłosienia i ogruczolenia liści, ogruczolenia szypułek kwiatowych i owoców.

Zdaniem niektórych autorów typowa *R. boissieri* ma się charakteryzować \pm zgiętymi kolcami i stopniowo zwążającymi się ku szczytowi działkami w związku z czym formy o kolcach prostych, sztydlastych i działkach na szczycie rozszerzonych opisywane są zwykle jako *R. woronowii* Lonacz. Cechy na podstawie, których próbuje się rozdzielać obydwie grupy form nie są jednak wzajemnie skorelowane.

Wrażenie dużej zmienności *R. boissieri* potęgują dość liczne mieszańce jakie gatunek ten tworzy z *R. canina*. Przypominają one często *R. dumalis*, która jak wszystko na to wskazuje, w południowo-zachodniej Azji już nie występuje.

4. *R. dumalis* Bechst., Forstbot. 939 (1810) em. Bouleng., Bull. Soc. Bot. Belg. 59: 113 (1927).
Gatunek opisany z Niemiec.

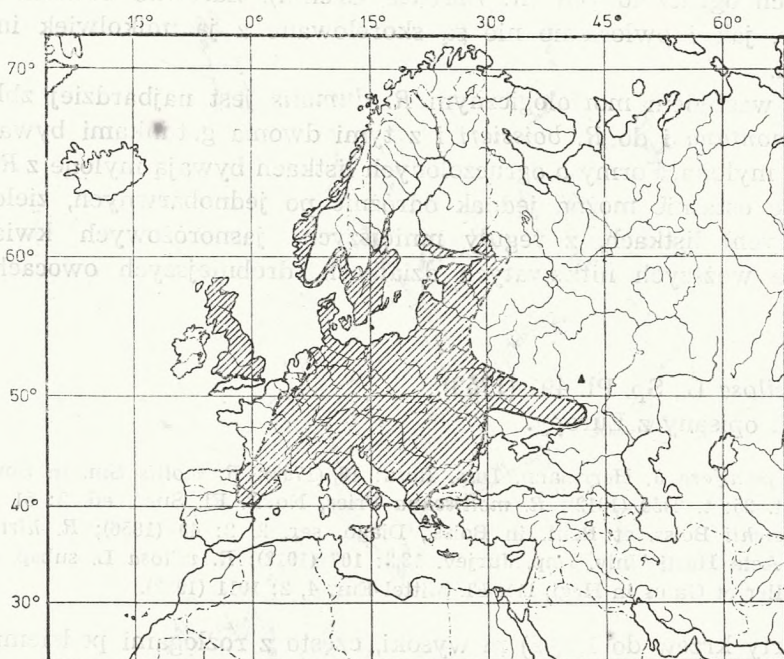
Syn.: *R. glauca* Vill. ex Loisel in Desv., Jour. Bot. 2: 336 (1809), non Pourret 1788; *R. caesia* Sm. in Sowerby, Engl. Bot. 33: t. 2367 (1812); *R. coriifolia* Fries, Novit. Fl. Suec. ed. 1: 33 (1814); *R. caryophyllacea* Besser, Cat. Pl. Jard. Krzemien. Suppl. 4: 18 (1815) pro parte; *R. afzeliana* Fries, Liljebals Utrast Svensk Fl. 3 (1816); *R. vosagiaca* Desportes, Ros. Gall. 88 (1828); *R. reuteri* Godet in Reuter, Cat. Genève, ed. 2: 68 (1861); *R. rhaetica* Gremli, Excurs.-Fl. Schweiz. ed. 4, 164 (1881); *R. subcanina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth., Fl. Tirol 6, 2: 515 (1909); *R. subcollina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth., l.c. 516; *R. afzeliana* Fries subsp. *rhaetica* (Gremli) Keller et Gams, in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur. 4 (2): 1041.

Bujny krzew do 2(-3) m wysoki. Pędy wyprostowane, rzadziej łukowato przegięte na szczycie. Kolce z reguły jednorodne, \pm zakrzywione lub hakowate, rzadko z domieszką szczecinek i trzoneczkowatych gruczołków. Liście 5-7-listkowe. Listki z reguły sine, jajowate, (szeroko)

eliptyczne lub odwrotnie jajowate, nagie lub obustronnie owłosione, gładkie lub rzadziej spodem a czasem i po obydwu stronach oguczolone; gruczołki drobne, bezwonne lub słabo pachnące; brzeg liścia pojedynczo lub podwójnie piłkowany. Kwiaty pojedynczo lub w dość licznokwiatowych kwiatostanach. Płatki z reguły ciemnoróżowe. Centralne szypułki na ogół krótkie, przeważnie znacznie krótsze od owoców, gładkie, rzadziej z trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki z nielicznymi na ogół łatkami bocznymi, po przekwitnieniu w górę wzniesione lub na boki rozchylone, przeważnie odpadają dopiero po pełnym dojrzeniu owoców lub tuż przed samym ich dojrzeniem. Szyjki słupków tworzą z reguły dużą, zwartą, gęsto owłosioną główkę. Orificjum zmiennej wielkości, na ogół jednak powyżej 1 mm średnicy. Dysk płaski. Owoce okrągławe, jajowate lub gruszkowate, gładkie, rzadziej pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami — Kw. VI. Ow. VIII(-IX). — $2n=35$ (Kláš-



Ryc. 34. *R. dumalis* Bechst. em. Bouleng. Rys. J. Dolatowski

Ryc. 35. Zasięg *R. dumalis* Bechst. em. Bouleng. (oryg.)Fig. 35. Range of *R. dumalis* Bechst. em. Bouleng. (orig.)

terską, Klášterský 1974; Končalová, Klášterský 1978; Małecka, Popek 1982) — Ryc. 34.

Środkowa i południowa Europa, od Sycylii i Krety po koło podbiegunowe. Informacje o występowaniu *R. dumalis* w południowo-zachodniej Azji dotyczą najprawdopodobniej blisko z nią spokrewnionego gatunku *R. boissieri*, względnie jego mieszańców z *R. canina*. — Od poziomu morza po około 2000 m. — Ryc. 35.

Gatunek o wyjątkowo szerokiej skali zmienności. Z jednej strony obejmuje formy o trwałych, w górę wzniesionych działkach i szerokim orificjum, nawiązujące morfologią do gatunków sekcji *Cinnamomeae*, a z drugiej strony formy zbliżone pod względem morfologicznym do *R. canina*. Tym ostatnim przypisuje się na ogół wtórny, mieszańcowy charakter i wyodrębnia w randze podgatunku *R. dumalis*, względnie jako niezależne taksony, *R. subcanina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth. i *R. subcollina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth. Podziały te nie są jednak uzasadnione ani z teoretycznego, ani też z praktycznego punktu widzenia. Obydwie te skrajne pod względem morfologicznym grupy form połączone są znacznie od nich liczniejszymi formami o pośrednim charakterze.

Nieuzasadnione są również próby wyodrębniania z *R. dumalis* form o liściach owłosionych (*R. caesia* Sm., *R. coriifolia* Fries) oraz form

o liściach ogruczolonych (*R. rhaetica* Greml). Zarówno bowiem ogruczolenie, jak i owłosienie nie są skorelowane z jakimikolwiek innymi cechami.

Pod względem morfologicznym *R. dumalis* jest najbardziej zbliżona do *R. montana* i do *R. boissieri* i z tymi dwoma gatunkami bywa najczęściej mylona. Formy o ogruczolonych listkach bywają mylone z *R. inodora*. Te ostatnie można jednak odróżnić po jednobarwnych, zielonych (nie sinych) listkach, z reguły mniejszych, jasnoróżowych kwiatach, znacznie węższych nitkowatych działkach, drobniejszych owocach itd.

5. *R. villosa* L., Sp. Pl. 491 (1753).

Gatunek opisany z Europy.

Syn.: *R. pomifera* J. Herrmann, Diss. Rosa: 16 (1762); *R. mollis* Sm. in Sowerby, Engl. Bot. 35: t. 2459 (1812); *R. mollissima* Fries, Novit. Fl. Suec. ed. 2: 51 (1828); *R. heldreichii* Boiss. et Reut. in Boiss., Diagn. ser. 2, 2: 49 (1856); *R. hirtissima* Lonacz., Acta Horti Univ. Imp. Jurjev. 13,2: 107 (1912); *R. villosa* L. subsp. *mollis* (Sm.) Keller et Gams in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur. 4, 2: 1011 (1923).

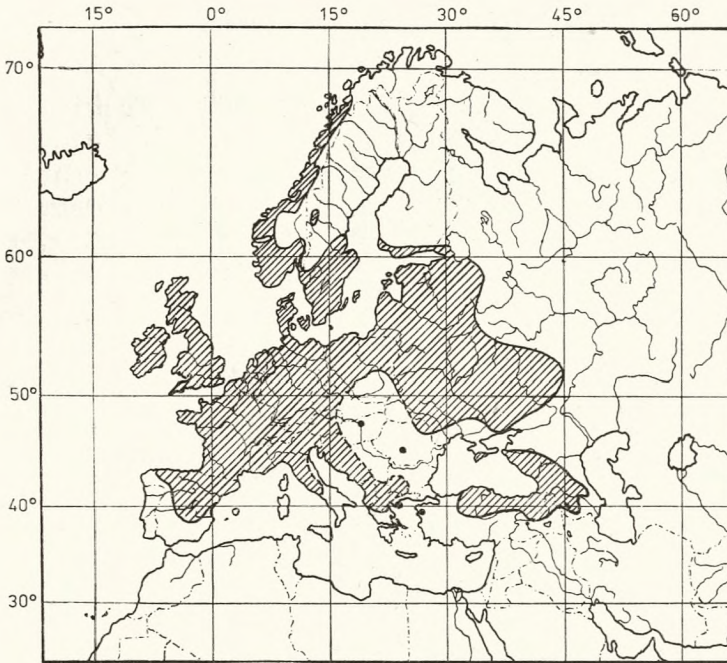
Zwarty krzew do 1,5(-2) m wysoki, często z rozłogami podziemnymi. Pędy wyprostowane, nagie, rzadko \pm owłosione. Kolce z reguły silne, proste, rzadziej lekko zakrzywione, nagle rozszerzające się u nasady, jednorodne, rzadziej z domieszką drobnych kolców igiełkowatych i szczecinek. Liście 5-7-listkowe. Listki zmienne pod względem wielkości i kształtu, eliptyczne, podługowatojajowate do okrągławych, wyraźnie sinozielone, zwykle po obu stronach lub tylko dołem \pm gęsto owłosione, pod spodem a czasem i z wierzchu ogruczolone, wyjątkowo gładkie; ząbki gruczołowe, złożone, na ogół szerokie i płytke; gruczołki po rozstaniu pachną żywicą. Kwiaty pojedynczo lub w kilkukwiatowych kwiatostanach. Płatki intensywnie różowe, na szczycie niekiedy króciutko orzęsione. Szypułki stosunkowo krótkie, na ogół nie dłuższe od owoców, z reguły pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami a ponadto szczecinkami. Działki z reguły pierzaste, rzadziej całobrzegie, po przekwitnięciu w górę wzniesione, często stykające się końcami, trwałe. Owoce okrągławe, szerokojajowate lub gruszkowate. Szyjki słupków gęsto, wełnisto owłosione, tworzą dużą siedzącą główkę. Orificjum szerokie. Dysk płaski. Owoce okrągławe, szerokojajowate lub gruszkowate, pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, często z dodatkiem szczecinek, rzadko gładkie. — Kw. VI. Ow. VIII. $2n=28$ (Klášterská 1969) — Ryc. 36.

Środkowa i północno-zachodnia Europa, Mała Azja, Kaukaz, od poziomu morza po 2500 m. — Ryc. 37.

R. villosa wykazuje wyraźne morfologiczne związki z sekcją *Cinnamomeae*, z której niewątpliwie pochodziła jedna z jej form wyjściowych.

Ryc. 36. *R. villosa* L. Rys. J. Dolatowski

Poglądy na zakres morfologiczny tego gatunku są bardzo rozbieżne. Za typowe uważa się na ogół jedynie formy o dużych wydłużonych listkach i dużych szpeciniastych hypancjach. Formy o listkach drobniejszych, okrągławych i mniejszych, słabiej ogruczołonych lub gładkich hypancjach wyodrębniane są często jako niezależny takson *R. mollis* Sm. względnie włączane do *R. villosa* w randze podgatunku. Podaje się także, że zasięg *R. mollis* posiada subatlantycki charakter, z czym jednak trudno się pogodzić. Formy odpowiadające *R. mollis* obserwujemy bowiem w ramach całego zasięgu *R. villosa* począwszy od Skandynawii poprzez Anatolię aż po Kaukaz.

Ryc. 37. Zasięg *R. villosa* L. (oryg.)Fig. 37. Range of *R. villosa* L. (orig.)

Największą zmienność wykazuje *R. villosa* w północno-zachodniej Europie, a zwłaszcza w Skandynawii i nadbałtyckich republikach Związku Radzieckiego, gdzie, jak utrzymują niektórzy autorzy, dziko rośnie wyłącznie *R. mollis*. I rzeczywiście w tych rejonach występują często formy różniące się niekiedy wyraźnie od typowej *R. villosa* okrągławymi, mniej ogruczolonymi listkami, nieco słabiej ogruczolonymi lub zupełnie gładkimi hypancjami lub \pm zagiętymi kolcami. Ich ściśle odgraniczenie od skrajnych form *R. villosa* nie jest jednak możliwe. Wrażenie dużej zmienności *R. villosa* na omawianym obszarze potęgują, jak się wydaje, mieszańce tego gatunku z *R. dumalis*, a zwłaszcza z *R. majalis* J. Hermann (sect. *Cinnamomeae*) i *R. spinosissima* L. (sect. *Pimpinellifoliae*). Niekiedy, zwłaszcza na podstawie materiałów zielnikowych, trudno je odróżnić od „czystej” *R. villosa*.

Podobne problemy wynikają w praktyce przy rozgraniczaniu *R. villosa* i *R. sherardii*. Są to wyjątkowo blisko spokrewnione ze sobą taksony i w całkowicie płynny sposób wzajemnie w siebie przechodzą. Praktycznie ich rozgraniczanie może być przeprowadzane jedynie na podstawie kombinacji cech. Dotychczasowe badania cytologiczne wykazują, że *R. villosa* i *R. sherardii* różnią się liczbą chromosomów, wymaga to jednak potwierdzenia na bardziej obfitym materiale z naturalnych stanowisk.

Opisana z Kaukazu *R. hirtissima* Lonacz. jest, moim zdaniem, jedynie wysokogórską formą *R. villosa*. Cechy na podstawie, których została wyodrębniona (niski wzrost, owłosienie pędów, kolce z domieszką igiełek) pojawiają się sporadycznie i niezależnie od siebie w różnych rejonach zasięgu *R. villosa*.

R. villosa posiada jeden z najbardziej rozległych zasięgów spośród gatunków sekcji *Caninae*, a jej pierwotny areal występowania odbiegał prawdopodobnie dość znacznie od współczesnego. Była ona do niedawna jedną z najczęściej uprawianych dzikich róż i w wielu miejscach, jest zapewne tylko gatunkiem zdziczałym z uprawy. Jak się wydaje, dotyczy to zwłaszcza środkowej i zachodniej Polski, Czechosłowacji i północnych Niemiec. Obecnie rozprzestrzeniona jest tutaj niemal wyłącznie wielkoowocowa forma gatunku, bardzo wyrównana pod względem morfologicznym.

6. *R. sherardii* Davies, Welsh Botanol. 1: 49 (1813).
Gatunek opisany z Anglii.

Syn.: *R. omissa* Déséglise, Billotia 1: 47 (1894); *R. tomentosa* Sm. subsp. *pseudoscabriuscula* Keller, Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 65: 276 (1931); *R. tomentosa* auct. non Sm. 1800; *R. scabriuscula* auct. non Sm. 1808.

Bujny, silnie gałęzisty krzew do 2-3 m wysoki, zwykle z krótkimi rozłogami podziemnymi. Pędy \pm wyprostowane lub częściej łukowato przegięte, zwykle wyraźnie zygzakowate, pogięte. Kolce na ogół jednorodnie, ale bardzo zmienne, proste lub lekko zakrzywione, często ukośnie w dół skierowane, stopniowo rozszerzające się ku nasadzie; wyjątkowo kolce hakowate. Liście 5-7-listkowe. Listki eliptyczne, jajowate lub odwrotnie jajowate, rzadziej okrągławe, zwykle wyraźnie sine lub sinozielone, z reguły obustronnie \pm gęsto owłosione (młode, niezupełnie wyrosnięte listki często jedwabiste), pod spodem, a czasem i po górnej stronie zwykle ogruczone (gruczołki często ukryte pod kutnerem), rzadziej gładkie, podwójnie lub niekiedy pojedynczo piłkowane. Kwiaty pojedynczo lub w nielicznokwiatowych kwiatostanach. Płatki na ogół intensywnie różowe. Szypułki zmiennej długości z reguły pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, wyjątkowo gładkie, niekiedy \pm owłosione. Działki pierzaste, po przekwitnieniu ukośnie w górę wzniesione lub na boki rozchylone, z reguły trwałe. Szyjki słupków zwykle gęsto, wełnisto owłosione, tworzą dużą, zwartą główkę. Orificjum na ogół szerokie. Dysk płaski. Owoce okrągławe, jajowate lub gruszkowate, \pm ogruczone lub gładkie. — Kw. VI(-VII). Ow. VIII-IX. — $2n=35$ (Klásterská, Klásterský 1974; Małecka, Poppek 1982) — Ryc. 38.

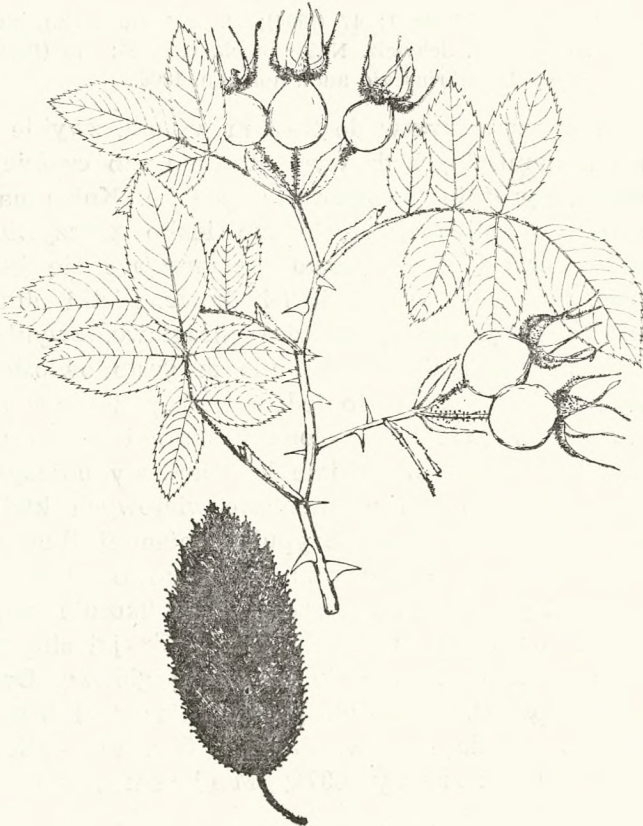
Zasięg ograniczony głównie do środkowej i północno-zachodniej Eu-

ropy, od Irlandii i środkowej Francji na zachodzie po wschodnią Ukrainę na wschodzie, pomiędzy 45 a 60° szerokości geograficznej północnej. Rośnie na nizinach i w niższych położeniach górskich do 1300 - 1600(-2000) m n.p.m. — Ryc. 39.

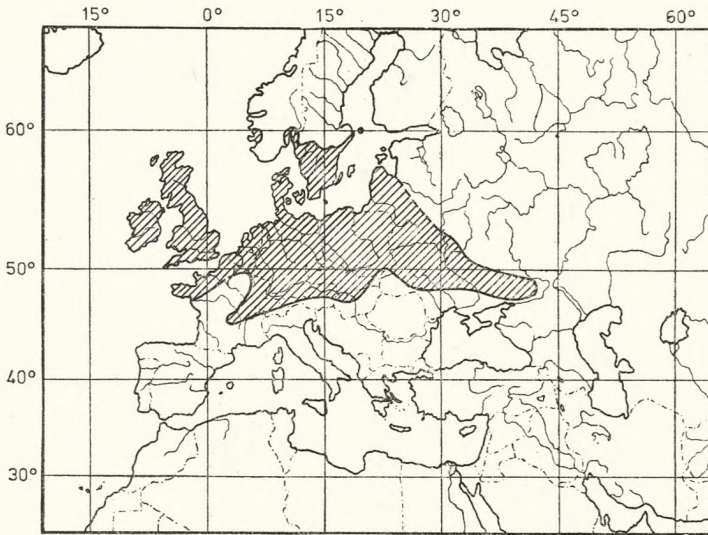
R. sherardii jest jednym z najbardziej zmiennych gatunków sekcji *Caninae*. Zmienność ta zaznacza się niemal we wszystkich jej cechach, a zwłaszcza w pozycji działek, w stopniu ich trwałości, budowie kolców, stopniu ogruczolenia liści, długości szypułek kwiatowych itd.

Na podstawie kształtu kolców i długości szypułek róża ta dzielona bywa niekiedy na dwa niezależne gatunki *R. sherardii* s. str. i *R. scabriuscula* auct. Kolce zgięte i szypułki krótsze lub równe hypancjum przypisuje się *R. sherardii*, natomiast kolce proste i szypułki dłuższe od hypancjum mają być charakterystyczne dla *R. scabriuscula*. Analiza materiału z całego zasięgu gatunku wykazała jednak, że długość szypułek i kształt kolców nie są ze sobą skorelowane.

R. sherardii jest najbliższej spokrewniona z *R. villosa* i *R. tomentosa* z którymi, praktycznie biorąc, tworzy jeden wielki ciąg morfologiczny.



Ryc. 38. *R. sherardii* Davies. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 39. Zasięg *R. sherardii* Davies (oryg.)
 Fig. 39. Range of *R. sherardii* Davies (orig.)

Od obydwu tych taksonów, a zwłaszcza od *R. villosa* może być odróżniana jedynie na podstawie kombinacji wielu cech. Dość subtelne różnice dzielą *R. sherardii* również i od *R. dumalis*.

Morfologia, a zwłaszcza charakter zmienności *R. sherardii* wskazują, że gatunek ten mógł powstać w wyniku hybrydyzacji pomiędzy jakimś przedstawicielem sekcji *Cinnamomeae* a gatunkiem morfologicznie bardzo bliskim współczesnej *R. canina*. W obrębie sekcji *Caninae* *R. sherardii* zajmuje pozycję pośrednią pomiędzy *R. tomentosa* i *R. villosa*, nasuwać się więc może przypuszczenie, że jest ona młodym mieszańcem właśnie tych dwóch gatunków sekcji *Caninae*. Wydaje się jednak bardzo prawdopodobne, że wszystkie te trzy taksony powstały niezależnie, a ich ścisłe powiązania są wtórne i wynikają z bliskiego pokrewieństwa ich form wyjściowych.

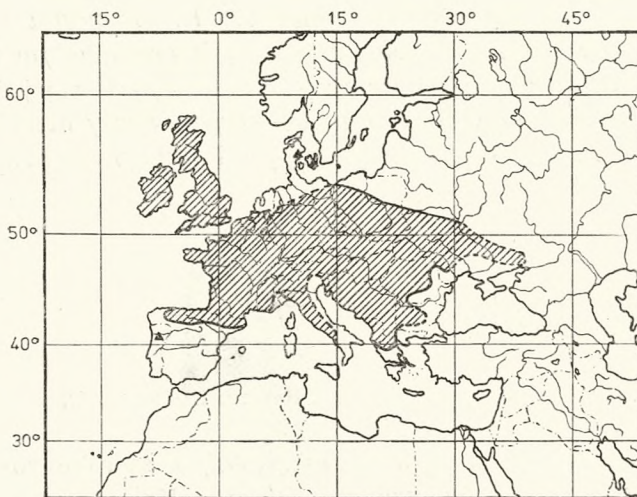
7. *R. tomentosa* Sm., Fl. Brit. 2: 539 (1800).
 Gatunek opisany z Anglii.

Syn.: *R. scabriuscula* Sm. in Sowerby, Engl. Bot. 27: t. 1896 (1808).

Krzew dorastający do 2-3 m wysokości, z szeroko rozpostartymi, przeważnie łukowato przewieszonymi pędami. Kolce jednorodne, silne, lekko zakrzywione, rzadziej zupełnie proste, wyjątkowo hakowate. Liście 5-7-listkowe. Listki wyraźnie sine lub szarozielone, eliptyczne, ja-



Ryc. 40. *R. tomentosa* Sm. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 41. Zasięg *R. tomentosa* Sm. (oryg.)
 Fig. 41. Range of *R. tomentosa* Sm. (orig.)

jowate lub odwrotnie jajowate, obustronnie \pm owłosione, gładkie lub częściej pod spodem \pm ogruczołone, pojedynczo lub podwójnie piłkowane. Kwiatostany na ogół nielicznokwiatowe. Płatki na ogół bladioróżowe. Szypułki stosunkowo długie, przeważnie równe lub dłuższe od owoców, z reguły gęsto pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, niekiedy także owłosione. Działki zwykle bogato klapowane, po przekwitnieniu w dół odgięte, na boki rozpostarte, względnie ukośnie w górę wzniesione, odpadają na ogół w trakcie dojrzewania owoców lub wkrótce po ich dojrzewaniu. Szyjki słupków nagie lub \pm luźno owłosione, tworzą niewielką, luźną główkę. Orificjum wąskie. Dysk \pm stożkowaty, rzadziej płaski. Owoce okrągławe, jajowate, rzadziej gruszkowate, gładkie lub częściej \pm gęsto pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. — Kw. VI. Ow. (VIII-)IX. — $2n=35$ (Kláštorská, Kláštorský 1974; Končalová, Kláštorský, Kláštorský 1978; Małecka, Popek 1982) — Ryc. 40.

Środkowa, zachodnia i południowa Europa, na niżu i w niższych położeniach górskich, po około 1500 m n.p.m. Informacje o występowaniu *R. tomentosa* na wysokości około 2000 m (Keller 1931) dotyczą najprawdopodobniej *R. sherardii* — Ryc. 41.

Systematyczne problemy związane z *R. tomentosa* sprawiają, że próby ustalenia dokładnego arealu występowania tego gatunku napotykają poważne trudności. Zasięg *R. tomentosa* opracowany został przez Meusela, Jägera i Weinerta (1965), okazuje się jednak, że obejmuje on częściowo również zasięg *R. sherardii*. W sumie na przedstawionej przez autorów mapie rzeczywistości odpowiada jedynie przebieg południowej granicy zasięgu *R. tomentosa*. Wiele wątpliwości budzą informacje o występowaniu tego gatunku w Turcji, na Kaukazie oraz na Bliskim Wschodzie. Wszystko wskazuje na to, że przynajmniej w większości dotyczą one form *R. canina* o owłosionych liściach i ogruczołonych szypułkach kwiatowych.

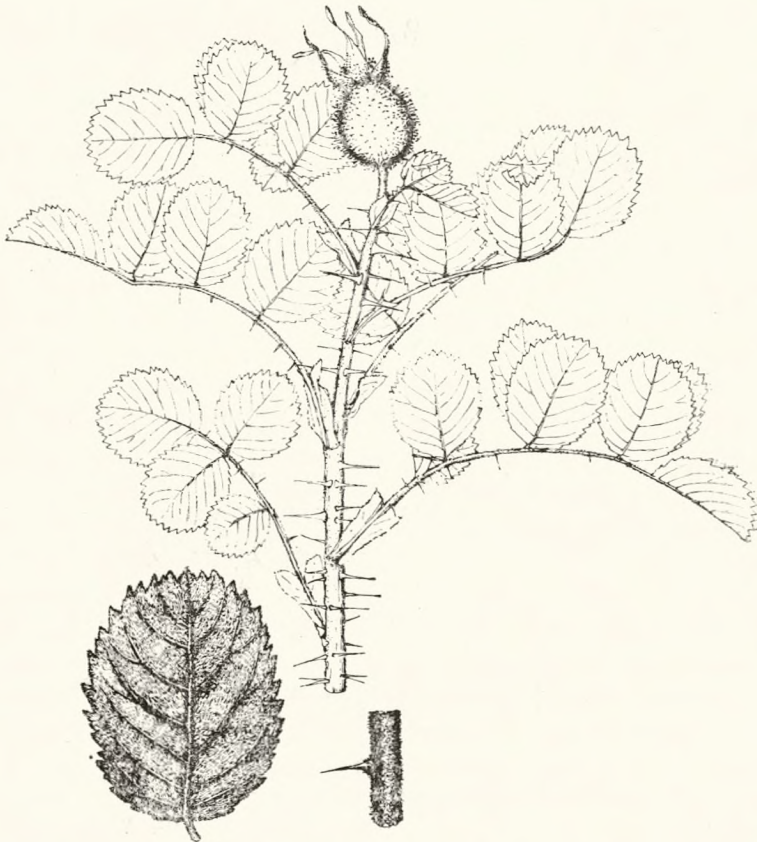
W systemie sekcji *Caninae* *R. tomentosa* stoi w najbliższym sąsiedztwie *R. canina* i *R. sherardii* i z tymi też gatunkami bywa najczęściej mylona. Śledząc historię systematyki tego gatunku stwierdziłem, że najwięcej problemów było z ustaleniem ścisłej granicy z *R. sherardii*, co wiązało się przede wszystkim z przecenianiem wartości systematycznej kolców. W przekonaniu, że *R. tomentosa* ma jedynie \pm zakrzywione kolce, wyłączono z tego gatunku formy o kolcach prostych, a z drugiej strony zaliczano do *R. tomentosa* formy *R. sherardii* o kolcach silnie zakrzywionych. W efekcie zacierają się całkowicie i tak już bardzo subtelne granice pomiędzy obydwoma gatunkami. Generalnie biorąc te dwa taksony mogą być od siebie oddzielone wyłącznie na podstawie kombinacji wielu cech. W praktyce jednak, wąskie orificjum, wcześniej odpadające działki oraz łukowato wygięte pędy pozwalają zidentyfikować ogromną większość form *R. tomentosa*.

8. *R. orientalis* Dupont ex Sér. in DC., Prodr. 2: 607 (1825).

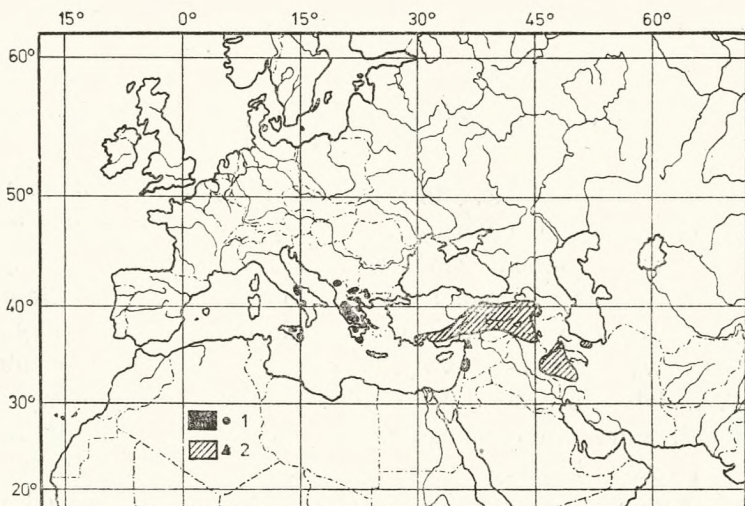
Gatunek opisany na okazach uprawianych pochodzących z Iranu.

Syn.: *R. vanheurckiana* Crépin in Boiss., Fl. Or. 2: 683 (1872); *R. atropatana* Sosn., Izv. Azerb. Fil. Akad. Nauk SSSR 10: 22 (1944); *R. heckeliana* Tratt. subsp. *orientalis* (Dupont ex Sér.) Meikle, Kew Bull. 19: 229 (1944); *R. heckeliana* Tratt. subsp. *vanheurckiana* (Crépin) Ö. Nilsson in P. H. Davis, Fl. Turkey 4: 127 (1972).

Krzew dorastający do 1(-1,5) m wysokości, zwykle z rozłogami podziemnymi. Młode pędy \pm gęsto owłosione, wyjątkowo nagie. Kolce proste, sztydlaste, na początku białe lub żółtawe, później jasnobrązowe, zwykle owłosione, nierównomiernie na pędzie rozmieszczone lub po 2 u nasady liści. Liście 5 - 7-listkowe. Listki zmienne, eliptyczne, okrągławe lub szeroko-odwrotnie-jajowate, na szczycie zaokrąglone, tępe, zaokrąglone lub wycięte, szarzielone lub szare, zwykle gęsto owłosione, aksamitne, gładkie, brzegiem pojedynczo lub podwójnie piłkowane; ząbki duże, nierówne. Kwiaty pojedynczo lub po 2 - 3(-5), jasnoróżowe lub



Ryc. 42. *R. orientalis* Dupont ex Sér. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 43. Zasięgi *R. heckeliana* Tratt. (1) i *R. orientalis* Dupont ex Sér. (2) (oryg.)
 Fig. 43. Ranges of *R. heckeliana* Tratt. (1) and *R. orientalis* Dupont ex Sér. (2)
 (orig.)

białe. Szypułki zmiennej długości, gęsto owłosione i z reguły pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, a często także ze szczecinkami. Działki całobrzegie lub częściej z drobnymi bocznymi łatkami, po przekwitnięciu w górę \pm wzniesione, trwałe. Szyjki słupków gęsto owłosione, tworzą dużą, siedzącą główkę. Orificjum szerokie. Owoce okrągławe lub owalne, \pm owłosione i z reguły pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami lub szczecinkami. — Kw. VI(-VII). Ow. (VII)-VIII. — $2n=35$ (Fedorov 1969) — Ryc. 42.

Endemit południowo-zachodniej Azji: Anatolia, Syria, Liban, Irak, Iran, Armenia; od 1200 do 3300 m n.p.m. — Ryc. 43.

Gatunek bardzo blisko spokrewniony z europejską *R. heckeliana*, z którą omawiany bywa niekiedy łącznie jako jej podgatunek. Różnice morfologiczne są istotnie dość subtelne, jednakże obydwa taksony są całkowicie geograficznie izolowane. Powstały one prawdopodobnie w różnych rejonach, ale z gatunków niewątpliwie bardzo sobie bliskich pod względem morfologicznym.

R. orientalis, podobnie jak *R. heckeliana*, wykazuje silne morfologiczne powiązania z sekcją *Cinnamomeae*. Niektóre jej formy posiadają praktycznie wszystkie cechy tej sekcji, łączą się one jednak w sposób całkowicie ciągły z formami wyraźnie nawiązującymi morfologią do *R. canina*. Te ostatnie, charakteryzujące się nieco węższymi listkami i silniejszymi kolcami, wyodrębniane bywają w ramach *R. orientalis* jako jej podgatunek względnie jako niezależny takson *R. vanheurckiana* Crépin. Podział ten nie jest jednak uzasadniony.

9. *R. heckeliana* Tratt., Rosac. Monogr. 2: 85 (1823).
 Gatunek opisany z Sycylii.

Syn.: *R. orphanidis* Boiss. et Reut. in Boiss., Diagn. ser. 2, 2: 50 (1856); *R. orientalis* auct. fl. balc. non Dupont ex Sér.; *R. coriifolia* auct. non Sm.

Krzew do 1 m wysoki, często z rozłogami podziemnymi. Pędy często czerwono nabiegłe, \pm owłosione, rzadziej nagie. Kolce \pm nieregularnie na pędzie rozmieszczone, smukłe, nagle rozszerzone u nasady, proste lub częściej lekko zakrzywione, szare, często czerwone. Liście 5 - 7-listkowe. Listki drobne, jajowate, eliptyczne do okrągławych, przynajmniej pod spodem wyraźnie sine, zwykle obustronnie, niekiedy aksamitno owłosione, wyjątkowo prawie nagie, gładkie, z wystającymi wyraźnie po dolnej stronie nerwami drugiego rzędu, pojedynczo lub nierówno, podwójnie piłkowane. Kwiaty na ogół pojedynczo, różowe, rzadziej białe, wyjątkowo purpurowe. Szypułki krótkie, znacznie krótsze od owoców, z reguły \pm owłosione, często z trzoneczkowatymi gruczołkami lub ze szczecinkami. Działki z nielicznymi bocznymi łatkami, rzadko całobrzegie, po przekwitnieniu w górę \pm wzniesione, trwałe. Szyjki słupków gęsto, wehniście owłosione, tworzą dużą, siedzącą główkę. Dysk wąski. Orficjum szerokie. Owoce elipsoidalne lub okrągławe, na szczycie przewężone, z reguły owłosione, a ponadto najczęściej pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami lub szczecinkami. — Kw. VI - VII(-VIII). Ow. VIII(-IX). — Ryc. 44.



Ryc. 44. *R. heckeliana* Tratt. Rys. J. Dolatowski

Grecja, południowo-zachodnia Bułgaria, Albania, południowa Jugosławia, Sycylia; od (1300-)1700 do 2350 m n.p.m. — ryc. 43.

R. heckeliana charakteryzuje się stosunkowo szerokim zakresem zmienności. Większość form, w tym również i typ gatunku, skłaniają się wyraźnie pod względem morfologicznym ku sekcji *Cinnamomeae*, niemniej stosunkowo częste są także formy wskazujące na ścisły związek tego gatunku z *R. canina*. Te ostatnie wyodrębniane są niejednokrotnie jako *R. orphanidis* Boiss.

Godną uwagi zmienność *R. heckeliana* zaznacza się w stopniu owłosienia pędów. Wprawdzie jest ona jedną z cech najbardziej charakterystycznych dla tego gatunku, to jednak nie należą do rzadkości również i formy o pędach całkowicie nagich. Bywają one niekiedy mylone z *R. villosa*, od której różnią się drobnymi, okrągławymi, zwykle pojedynczo piłkowanymi listkami o bezgruczołowych ząbkach.

R. heckeliana najbardziej spokrewniona jest z azjatycką *R. orientalis* (patrz: dyskusja przy *R. orientalis*).

10. *R. elymaitica* Boiss. et Hausskn. in Boiss., Fl. Or. 2: 675 (1872).
Gatunek opisany z Iranu.

Syn.: *R. albicans* Godet in Boiss., Fl. Or. 2: 675 (1872)

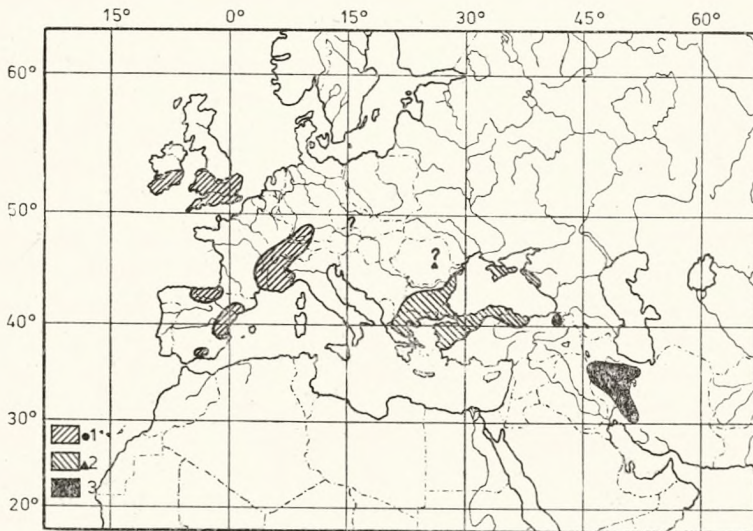
Gęsty krzew do 1 m wysoki. Pędy zwykle zygzakowate, pogiete, często czerwonawo nabiegłe. Kolce jednorodne, zakrzywione, rzadziej zupełnie proste, często po 2 u nasady liści. Liście z reguły 5-listkowe. Listki okrągławe, szeroko jajowate, nagie lub obustronnie \pm owłosione, gładkie, wyjątkowo ogruczołone, pojedynczo piłkowane. Kwiaty pojedynczo lub po 2 - 4(-6), różowe, wyjątkowo białe. Szypułki 1 - 4(-6) mm długie, pokryte gruczołkami siedzącymi i gruczołkami trzoneczkowatymi, rzadko gładkie. Działki całobrzegie lub z drobnymi bocznymi łatkami, na szczycie najczęściej rozszerzone, po przekwitnieniu na boki rozchylone, rzadziej w dół odgięte lub w górę \pm wzniesione, trwałe lub odpadające. Szyjki słupków najczęściej \pm wystające ponad dysk, tworzą luźną główkę. Owoce drobne, 6 - 10 mm średnicy, okrągławe, okryte trzoneczkowatymi gruczołkami, rzadko gładkie. — Kw. (V-)VI. Ow. VIII - IX. — Ryc. 45.

Zasięg *R. elymaitica* ograniczony jest do południowo-zachodniej Azji i składa się z dwóch części rozdzielonych dystansem około 800 km. Większa część przypada na wschodni Irak i zachodni Iran, mniejsza na północno-wschodnią Anatolię; od 800 m w anatolijskiej części zasięgu po 3300 m n.p.m. w Iranie (okolice Hamadanu) — Ryc. 46.

Gatunek bardzo charakterystyczny, ale o znacznej skali zmienności. Z jednej strony obejmuje on formy nawiązujące wyraźnie morfologią



Ryc. 45. *R. elymaitica* Boiss. et Hausskn. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 46. Zasięgi *R. stylosa* Desv. (1) i *R. horrida* Fischer (2) i *R. elymaitica* Boiss. et Hausskn. (3) (oryg.)

Fig. 46. Ranges of *R. stylosa* Desv. (1), *R. horrida* Fischer (2) and *R. elymaitica* Boiss. et Hausskn. (3) (orig.)

do *R. canina*, a z drugiej formy mieszczące się niemal całkowicie w ramach zmienności sekcji *Cinnamomeae*. Te ostatnie przypominają niekiedy do złudzenia drobnolistkowe formy środkowoazjatyckiego gatunku *R. webbiana* Wall. ex Royle z sekcji *Cinnamomeae*. Bardzo prawdopodobne, że *R. webbiana* względnie gatunek morfologicznie bardzo jej bliski, była jedną z form wyjściowych *R. elymaitica*.

R. elymaitica zaliczana jest zgodnie przez większość autorów do sekcji *Caninae*, aczkolwiek typ mejozy tego gatunku nie jest, o ile mi wiadomo, jak dotąd znany. Informacja podana przez Täckholma (1922) zgodnie, z którą *R. elymaitica* miałyby być normalnym diploidem dotyczy nie *R. elymaitica*, ale wspomnianej drobnolistkowej formy *R. webbiana*; podany przez tego autora opis badanej formy nie pozostawia pod tym względem wątpliwości.

11. *R. pulverulenta* Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 1: 399 (1808).

Gatunek opisany z Kaukazu.

Syn.: *R. glutinosa* Sibth. et Sm., Fl. Gr. Prodr. 1: 348 (1809); *R. sicula* Tratt., Rosac. Monogr. 2: 86 (1823); *R. thurretii* Burn. et Gremli, Rev. Orient.: 30 (1887); *R. cocqueberti* Burn. et Gremli, op. cit. 47; *R. sicula* Tratt. var. *cocqueberti* (Burn. et Gremli) Christ in Boiss., Fl. Or. Suppl. 219; *R. glutinosa* Sibth. et Sm. var. *cocqueberti* (Burn. et Gremli) Dingler, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 10: 481 (1928).

Krzew do 0,5(-1) m wysoki, zwykle z rozłogami podziemnymi. Pędy nagie lub \pm owłosione. Kolce proste lub hakowate, obok nich zwykle drobne kolce igielkowate, szczecinki i trzoneczkowate gruczołki. Liście 5-7-listkowe. Listki drobne lub średniej wielkości, okrągławe, do szeroko odwrotnie jajowatych, nagie lub obustronnie owłosione, przynajmniej po dolnej stronie gęsto ogruczołone, lepkie; brzeg listków podwójnie gruczołowato piłkowany, ząbki szerokie, płytke. Kwiaty pojedyncze lub w nielicznokwiatowych kwiatostanach, różowe rzadziej białe. Szypułki na ogół znacznie krótsze od owoców nagie lub owłosione, pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, rzadziej gładkie. Działki klapowane, rzadziej całobrzegie, po przekwitnięciu \pm w górę wzniesione, rzadko rozpostarte na boki, zachowują się zwykle aż do pełnego dojrzewania owoców. Szyjki słupków \pm owłosione, zwykle tworzą zwartą główkę. Orficjum szerokie. Owoce owalne lub okrągławe, zwykle pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, nagie lub owłosione. — Kw. (V-)VI - VII. Ow. (VIII-)IX. — $2n=35, 42$ (Fedorov 1969) — Ryc. 47.

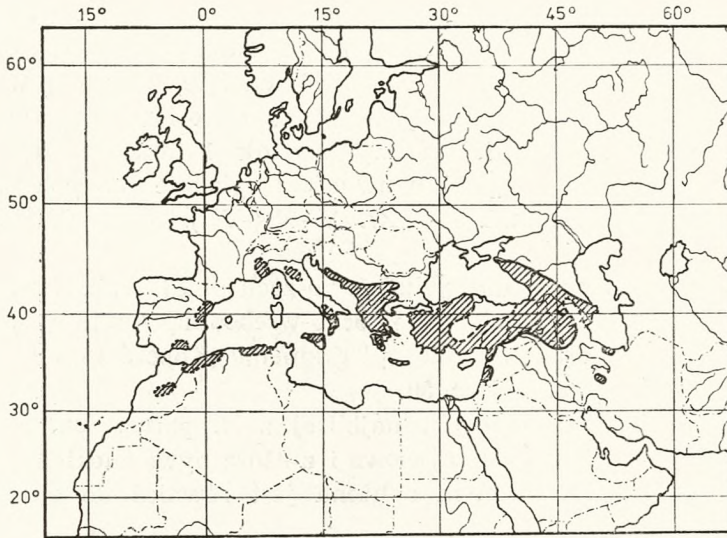
Rozległy zasięg *R. pulverulenta* rozciąga się wąskim pasem począwszy od północno-zachodniej Afryki, poprzez całe północne Śródziemnomorze, a ponadto obejmuje Anatolię, Kaukaz, północno-zachodni i północny Iran oraz południową Turkmenię (Kopetdag); od (500-)700 po 2500(-3000) m n.p.m. — Ryc. 48.



Ryc. 47. *R. pulverulenta* Bieb. Rys. J. Dolatowski

Gatunek wyjątkowo zmienny i dzielony najczęściej na 3 drobne taksony: *R. pulverulenta* Bieb. s. str., *R. glutinosa* Sibth. et Sm. i *R. sicula* Tratt. Próbuje się je rozgraniczać na podstawie różnic w budowie kolców, w wielkości i owłosieniu listków, jednakże cechy te nie są między sobą w uchwytny sposób skorelowane.

Największą zmienność wykazuje *R. pulverulenta* we wschodnich rejonach zasięgu, gdzie uderzająco różne formy rosną często w bezpośrednim sąsiedztwie. Szczególnie godne uwagi są formy o białych kwiatach, drobnych, nagich listkach, niejednorodnych kolcach oraz nieco słabiej owłosionych szyjkach słupków, traktowane jako *R. coqueberti* Burn. et Gremli. Często są one mylone z *R. horrida*. Ten ostatni gatunek charakteryzuje się jednak nagimi szyjkami słupków, bardziej kłapowanymi i wcześniej odpadającymi działkami oraz występowaniem na

Ryc. 48. Zasięg *R. pulverulenta* Bieb. (oryg.)Fig. 48. Range of *R. pulverulenta* Bieb. (orig.)

terenach niżej położonych. Na uwagę zasługują również formy *R. pulverulenta* o stosunkowo dużych, słabo ogruczolonych listkach i rozpostartych działkach. Występują one stosunkowo często w północnych rejonach Bałkanów i wydaje się, że związane są z bardziej wilgotnymi i cienistymi miejscami.

Pod względem morfologicznym *R. pulverulenta* nawiązuje wyraźnie do sekcji *Cinnamomeae*. Do złudzenia przypomina zwłaszcza formy *R. webbiana* Wall. ex Royle z ogruczolonymi listkami i niejednorodnymi kolcami. W obrębie sekcji *Caninae* jest ona najbliższej spokrewniona z *R. iberica*, z którą bywają mylone jej formy o jednorodnych, silnych kolcach.

12. *R. iberica* Stev. in Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 3: 345 (1819).
Gatunek opisany z Kaukazu.

Syn.: *R. aucheri* Crépin, Bull. Soc. Bot., Belg. 8: 344 (1869); *R. rechingeri* Klášť., Stud. Bot. Čechica 5: 63 (1942)

Krzew do 1 - 2 m wysoki. Pędy proste lub lekko na szczycie przegięte. Kolce jednorodne, \pm zakrzywione, rzadziej proste, zwykle nieregularnie na pędzie rozmieszczone. Liście 5 - 7-listkowe. Listki średniej wielkości, okrągławe, szerokoeliptyczne lub odwrotniejąjowate, na szczycie tępe, zaokrąglone lub ucięte, sztywne, nagie lub \pm owłosione, obustronnie lub tylko pod spodem ogruczolone, wyjątkowo prawie bez gruczołków. Kwiaty pojedynczo lub po 2 - 4. Płatki różowe, rzadko

białe. Szypułki krótsze od owoców, nagie lub owłosione, gładkie lub pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki pierzaste, po przekwitnieniu na boki rozpostarte lub w dół odgięte, odpadają w trakcie dojrzewania owoców. Szyjki słupków gęsto owłosione, zwykle tworzą zwartą, gęstą główkę. Orificjum zwykle około 1 mm średnicy. Owoce okrągławe lub owalne, nagie lub owłosione, gładkie lub pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. — Kw. V - VI(-VII). Ow. (VIII)-IX. — Ryc. 49.

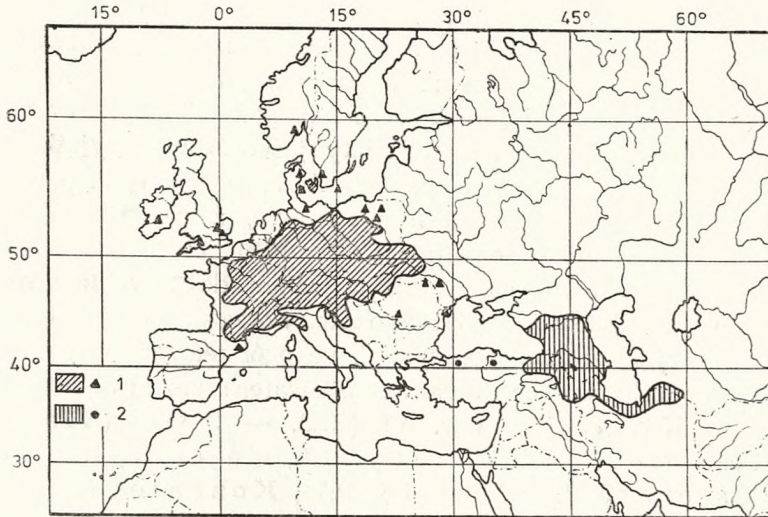
Gatunek endemiczny dla południowo-zachodniej Azji. Zasięg jego obejmuje niemal cały Kaukaz, północno-wschodnią Anatolię, północny Irak, północny Iran oraz południową Turkmenię (Kopetdag); od (700-)900 do 2400(-2600) m n.p.m. — Ryc. 50.

R. iberica spokrewniona jest najbliżej z *R. pulverulenta*, z którą łączy ją dość liczne formy przejściowe i z którą bywa niekiedy mylona. Pod względem morfologicznym zbliżona jest również do europejskiej *R. inodora*.

Podobnie jak *R. pulverulenta*, tak i *R. iberica* wykazuje wyraźne



Ryc. 49. *R. iberica* Stev. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 50. Zasięgi *R. inodora* Fries (1) i *R. iberica* Stev. (2): 1 — według Meusela et al. 1965, uzupełniony, 2 — oryg.

Fig. 50. Ranges of *R. inodora* Fries (1) and *R. iberica* Stev. (2): 1 — after Meusel et al. 1965, supplemented, 2 — orig.

morfologiczne związki z sekcją *Cinnamomeae*, jednakże równie oczywiste są jej powiązania z *R. canina*. Uzewnętrzniają się one zwłaszcza w budowie i w pozycji działek, w budowie kolców oraz w pokroju.

Zmienność *R. iberica* przejawia się przede wszystkim w kształcie i wielkości listków oraz w budowie kolców. Wbrew ogólnemu przekonaniu dużej zmienności podlega także stopień ogruczolenia listków. Są one z reguły \pm gęsto ogruczolone, jednakże nie należą do rzadkości również formy o liściach słabo ogruczolonych lub wręcz całkowicie gładkich. Zwykle mylone są one z *R. canina*, od której odróżnić je można po szerszym orificjum oraz bardziej sztywnych, tępych lub zaokrąglonych na szczycie listkach.

13. *R. inodora* Fries, Nov. Fl. Suec. ed. 1: 9 (1814).

Gatunek opisany ze Szwecji.

Syn.: *R. elliptica* Tausch, Flora (Regensb.) 2: 465 (1819); *R. elliptica* Tausch var. *inodora* (Fries) Christ, Flora 57: 495 (1874); *R. graveolens* Gren. et Godron, Fl. France 1: 560 (1847); *R. agrestis* Savi var. *inodora* (Fries) Borbás, Prim. Monogr. Ros. Hung. 479 (1880); *R. elliptica* Tausch subsp. *inodora* (Fries) Schwertschl., Ros. Frankenj. 60 (1910).

Bujny krzew do 2(-2,5) m wysoki. Pędy wyprostowane lub \pm łukowato przegięte na szczycie. Kolce jednorodne, na ogół silne, zwykle \pm hakowate; pędy kwiatowe niekiedy bezbronne. Liście 5-7-listkowe.

Listki obustronnie zielone (nie sine) eliptyczne lub odwrotnie (wąsko) jajowate, zastrzone, rzadziej tępe na szczycie, z reguły klinowate u nasady, nagie lub pod spodem \pm owłosione, po stronie górnej zwykle gładkie, pod spodem \pm gęsto ogruczolone, podwójnie piłkowane. Kwiatostany zwykle skąpokwiatowe. Kwiaty jasnorożowe, wyjątkowo białe. Szypułki gładkie, wyjątkowo pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki długie i wąskie, 3-4 mm szerokie, z wąskimi nitkowatymi bocznymi łatkami, po przekwitnieniu na boki rozpostarte lub w górę \pm wzniesione, zasychają i odpadają w trakcie dojrzewania owoców lub częściej po ich dojrzewaniu. Szyjki słupków tworzą zwykle gęsto owłosioną główkę. Orficjum zmiennej wielkości, na ogół jednak około 1 mm szerokie. Dysk płaski. Owoce kulistawe, jajowate, rzadziej dzbaneczkowate, gładkie. — Kw. VI - VII. Ow. VIII(-IX). — $2n=35$ (Klásterská 1969; Končalová, Klásterský 1978; Małecka, Popek 1982), 42 (Klásterská, Klásterský 1974, Končalová, Klásterský l.c.) — Ryc. 51.

Gatunek endemiczny dla Europy. Występuje w środkowych i zachodnich rejonach tego kontynentu przeważnie na niżu i w niższych położeniach górskich. Najwyżej rośnie w Alpach, gdzie dochodzi do około 2000 m n.p.m. — ryc. 50.



Ryc. 51. *R. inodora* Fries. Rys. J. Dolatowski

Najpoważniejsze problemy związane są z ustaleniem zakresu morfologicznej zmienności *R. inodora* oraz z oddzielaniem tego gatunku od *R. agrestis*. W przeszłości *R. inodora* traktowana była jako takson o charakterze przejściowym pomiędzy *R. elliptica* i *R. agrestis*. Omawiano je oddzielnie względnie włączano do jednego z wymienionych wyżej gatunków w randze podgatunku lub odmiany. Bliższa analiza licznych materiałów zielnikowych oraz obserwacje terenowe potwierdziły punkt widzenia autorów utrzymujących, że *R. inodora* i *R. elliptica* są jedynie skrajnymi pod względem morfologicznym formami tego samego gatunku (Schwertschläger 1910, Nilsson 1967). Cechy na podstawie których próbuje się rozgraniczać *R. inodora* i *R. elliptica* nie są w istocie pomiędzy sobą skorelowane, a zasięgi obydwu tych form są praktycznie identyczne.

Dość subtelne różnice zaznaczają się pomiędzy *R. inodora* i *R. agrestis*. Zakresy zmienności poszczególnych cech tych gatunków w znacznym stopniu bowiem pokrywają się ze sobą. Uwzględniając jednak cały kompleks cech jesteśmy w stanie rozgraniczyć ogromną większość tych form.

Pod względem morfologicznym *R. inodora* zbliżona jest bardzo do występującej w południowo-zachodniej Azji *R. iberica*, od której jednak jest całkowicie geograficznie izolowana.

14. *R. agrestis* Savi, Fl. Pis. 1: 475 (1798).

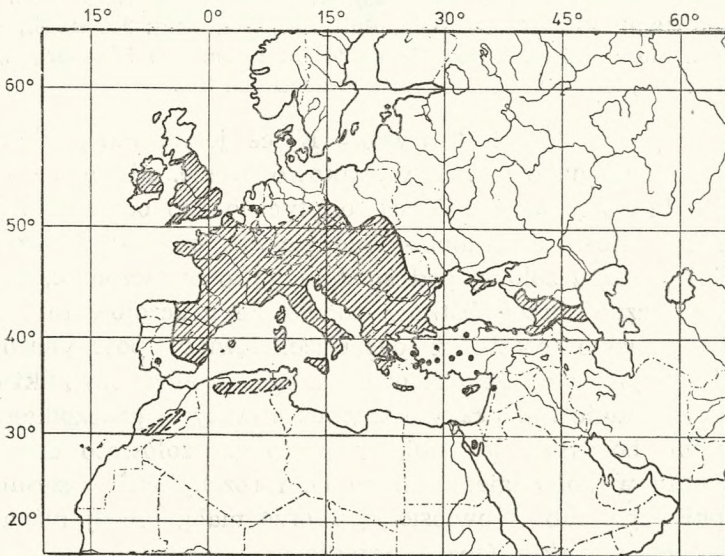
Gatunek opisany z Włoch.

Syn.: *R. sepium* Thuill., Fl. Par. 252 (1799); *R. floribunda* Stev. in Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 3: 343 (1819); *R. arabica* Crépin, Bull. Soc. Bot. Belg: 344 (1869); *R. gizellae* Borbás, Prim. Monogr. Ros. Hung. 479 (1880); *R. chionistrae* Lindberg f., Soc. Sci. Fenn. Arsbok 20B, f. 13 (1942); *R. micrantha* auct. non Sm.

Gęsty krzew do 2(-2,5) m wysoki. Kolce jednorodne, silne, zwykle \pm zakrzywione do hakowatych, wyjątkowo proste. Liście 5-7-listkowe. Listki małe lub średniej wielkości, eliptyczne lub odwrotnie jajowate, nagie lub \pm owłosione, jednobarwnie zielone, po górnej stronie gładkie rzadziej \pm ogruczone, pod spodem gęsto ogruczone, wyjątkowo gruczołki nieliczne; brzeg listków podwójnie gruczołowato piłkowany, ząbki ostre, wąskie, często \pm odstające. Kwiaty pojedynczo lub po kilka, białe, wyjątkowo lekko różowe, na ogół drobne. Szypułki o zmiennej długości, gładkie lub pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki z licznymi bocznymi łatkami, \pm gęsto gruczołowato orzęsione, po przekwitnieniu w dół odgięte lub na boki rozchylone, wcześniej odpadają. Słupki nagie lub \pm owłosione, tworzą małą, raczej luźną główkę. Orificjum bardzo wąskie. Owoce okrągławe lub owalne, gładkie, wyjątkowo z nielicznymi gruczołkami na trzoneczkach. Kw. (V)-VI, Ow. (VIII)-IX - X. — $2n=35$ (Täckholm 1922), 42 (Klásterská 1969;



Ryc. 52. *R. agrestis* Savi. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 53. Zasięg *R. agrestis* Savi (orig.)
 Fig. 53. Range of *R. agrestis* Savi (orig.)

Klášterská, Klášterský 1974; Končalová, Klášterský 1978; Małecka, Poppek 1982) — Ryc. 52.

Zasięg *R. agrestis* obejmuje środkową, zachodnią i południową Europę, północno-zachodnią Afrykę, zachodnią i północną Anatolię oraz Kaukaz. Ponadto gatunek ten występuje na Cyprze oraz na Synaju. W południowo-zachodniej Azji *R. agrestis* jest gatunkiem stosunkowo rzadkim. Traktowana jest tutaj przeważnie jako *R. micrantha*, która w Azji już nie występuje, a której zasięg ograniczony jest do Europy i północno-zachodniej Afryki. Zasięg pionowy od poziomu morza po około 1700 m, jednak stanowiska położone powyżej 1400 m należą już do rzadkości. — Ryc. 53.

W obrębie sekcji *Caninae* *R. agrestis* stoi w bezpośrednim sąsiedztwie *R. canina*, *R. micrantha* i *R. inodora* i z tymi też gatunkami bywa najczęściej mylona.

Gatunek zmienny zwłaszcza pod względem stopnia ogruczolenia liści i szypułek kwiatowych i owłosienia słupków. Formy o silniej ogruczolonych szypułkach kwiatowych mylone są często z *R. micrantha*. Odróżnić je na ogół można po białych kwiatach i węższych, ostro piłkowanych listkach. Formy o słabiej ogruczolonych lub wręcz gładkich, bezgruczolowych listkach są zwykle nieodróżniane od *R. canina*. Zidentyfikować je można po drobnych, białych kwiatach, nagich szyjkach słupków, silnie pierzastych na boki rozchylonych działkach i ostro piłkowanych listkach.

Podobnie duża zmienność zaznacza się również w stopniu owłosienia szyjek słupków. Formy o silniej owłosionych szyjkach są stosunkowo częste w południowo-wschodnich rejonach zasięgu *R. agrestis* i bywają mylone z *R. inodora*. Od tego ostatniego gatunku odróżnić je można po białych zwykle kwiatach, silniej pierzastych działkach i nieco odmiennym kształcie listków. W tych samych rejonach występują dość często formy *R. agrestis* o intensywnie, często obustronnie ogruczolonych listkach. Są one mylnie traktowane jako formy *R. iberica* względnie jako mieszańce *R. agrestis* z *R. pulverulenta*. Opisano je z Cypru jako *R. chionistrae* Lindberg f., a z Synaju jako *R. arabica* Crépin.

15. *R. rubiginosa* L., Mantissa Alt. 564 (1771).

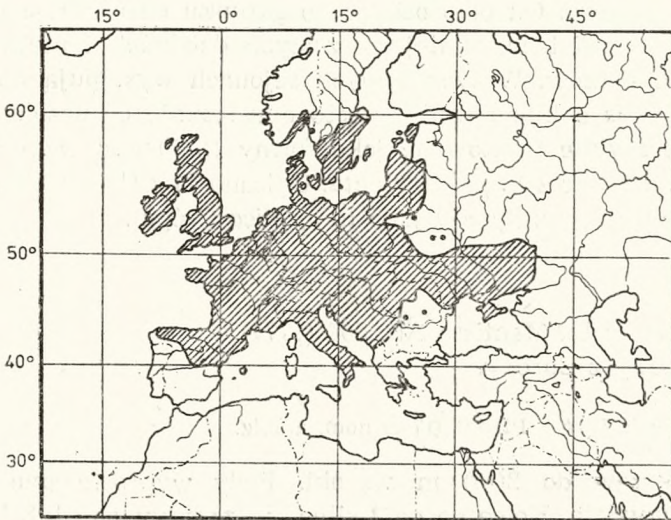
Gatunek opisany z Europy.

Syn.: *R. eglanteria* L., Sp. Pl. 491 (1753) nom. ambig.

Zwarty krzew do 2(-3) m wysoki. Pędy wyprostowane, rzadziej ± łukowato wygięte. Kolce na ogół silne, ± zakrzywione lub hakowate, wyjątkowo proste, obok nich często drobne kolce igielkowate i szczecinki. Liście 5 - 7-listkowe. Listki zwykle zachodzące na siebie brzegami, drob-



Ryc. 54. *R. rubiginosa* L. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 55. Zasięg *R. rubiginosa* L. (oryg.)
 Fig. 55. Range of *R. rubiginosa* L. (orig.)

ne, okrągławe, (szeroko) jajowate lub odwrotnie jajowate, na szczycie lekko zaostrome lub tępe, u nasady z reguły zaokrąglone lub szeroko-klinowate, nagie lub częściej pod spodem \pm owłosione, po górnej stronie gładkie lub \pm ogruczone, spodem z reguły gęsto ogruczone, po roz-tarciu pachnące; podwójnie piłkowane; ząbki na ogół dość płytkie i sze-rokie. Kwiaty pojedynczo lub w \pm obfitych kwiatostanach. Płatki drobne, na ogół intensywnie różowe. Szypułki z reguły gęsto pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami lub szczecinkami, bardzo rzadko gładkie. Działki z nielicznymi i stosunkowo szerokimi bocznymi łatkami, po przekwitnieniu w górę wzniesione lub na boki rozpostarte, trwale wzglę-dnie opadają tuż po dojrzeniu owoców, wyjątkowo wcześniej. Szyjki słup-ków z reguły gęsto owłosione, bardzo rzadko nagie. Orificjum zmiennej wielkości, na ogół jednak około 1 mm średnicy. Dysk płaski, owoce ja-jowate lub okrągławe, pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami lub szcze-cinkami, rzadziej gładkie. — Kw. VI - VII. Ow. VIII(-IX). — $2n=35$ (K l á š t e r s k á 1969; K o n č a l o v á, K l á š t e r s k ý 1978; M a ł e c k a, P o p e k 1982) — Ryc. 54.

Gatunek europejski o zasięgu rozciągającym się od Hiszpanii poprzez Francję, środkową Europę do zachodnich rejonów Związku Radzieckiego. Występuje od poziomu morza po 1800(-2100) m. — Ryc. 55.

Róża stosunkowo charakterystyczna, niemniej bardzo zmienna, przy czym zmienności podlegają również cechy uważane za najbardziej dla tego gatunku typowe, a mianowicie ogruczenie liści i szypulek kwia-towych. Formy o całkowicie gładkich, bezgruczołowych liściach i szypuł-kach zdarzają się jednak stosunkowo rzadko.

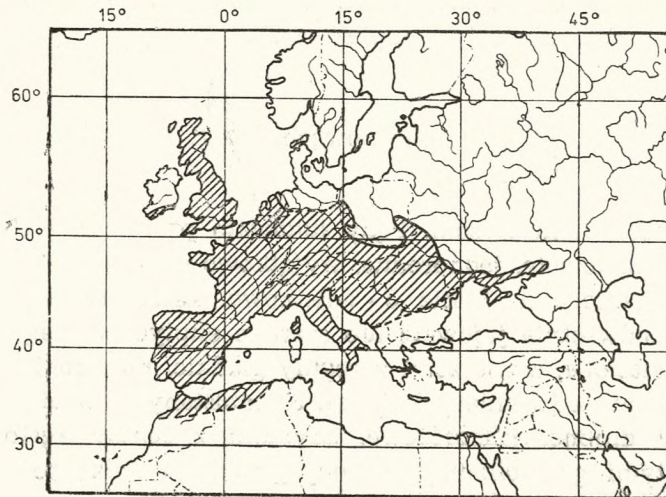
Największe problemy związane są jednak z praktycznym oddziela-niem *R. rubiginosa* od *R. micrantha*. Możliwe jest to tylko wówczas, gdy bierzemy pod uwagę cały kompleks cech.

16. *R. micrantha* Borrer ex Sm. in Sowerby, Engl. Bot. 35, t. 2490 (1812). Gatunek opisany z Anglii.

Krzew do 2,5(-3) m wysoki. Pędy łukowato przegięte. Kolce \pm za-krzywione lub hakowate, jednorodne, wyjątkowo obok nich drobne kolce igiełkowe i szczecinki. Liście 5-7-listkowe. Listki drobne, okrągła-we, jajowate, odwrotnie jajowate lub szeroko eliptyczne, nagie lub pod spodem \pm owłosione, z wierzchu z reguły gładkie, po stronie dolnej \pm gęsto ogruczone, podwójnie piłkowane. Kwiatostany na ogół skąpokwia-towe. Kwiaty drobne, jasnoróżowe. Szypułki z reguły gęsto pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami, rzadziej gładkie. Działki pierzasto po-dzielone, po przekwitnieniu w dół odgięte, zasychają i odpadają przed pełnym dojrzeniem owoców. Słupki nieliczne, ich szyjki nagie. Orificjum bardzo wąskie. Dysk \pm stożkowaty. Owoce jajowate, rzadziej okrągła-



Ryc. 56. *R. micrantha* Sm. Rys. J. Dolatowski



Ryc. 57. Zasięg *R. micrantha* Sm. (oryg.)

Fig. 57. Range of *R. micrantha* Sm. (orig.)

we, pokryte trzonczkowatymi gruczołkami, rzadko gładkie. Kw. VI - VII. Ow. IX(-X). — $2n=25$ (Končalová, Klášterský 1978; Małecką, Poppek 1982) — Ryc. 56.

Gatunek o zasięgu ograniczonym do południowej i zachodniej Europy oraz do północno-zachodniej Afryki. Informacje o występowaniu *R. micrantha* w południowo-zachodniej Azji dotyczą w istocie *R. agrestis* oraz silniej ogruczolonych form *R. canina*. Rośnie od poziomu morza po około 2000(-2200) m. — Ryc. 57.

Najpoważniejsze nieporozumienia związane z klasyfikacją *R. micrantha* wynikają z błędnej oceny taksonomicznej wartości niektórych jej cech. I tak na przykład przypisywanie zbyt wielkiego znaczenia ogruczoleniu szypułek kwiatowych uniemożliwiało ustalenie granicy pomiędzy tym gatunkiem a *R. agrestis*. Wbrew powszechnemu przekonaniu zarówno *R. micrantha*, jak i *R. agrestis* wykazują dużą zmienność pod tym względem i różnią się jedynie odmiennym stopniem frekwencji tej cechy. Formy o szypułkach ogruczolonych zdecydowanie dominują w obrębie *R. micrantha*, natomiast są znacznie rzadsze w przypadku *R. agrestis*. Podobnie przeceniane bywa ogruczolenie listków i w efekcie do *R. micrantha* zaliczane są często niektóre silniej ogruczolone formy *R. canina*.

Na szczególną uwagę w przypadku *R. micrantha* zasługuje osobliwa zmienność liści pędów kwiatowych. Kształt listków i typ ich piłkowania zależą bowiem u tego gatunku w dużym stopniu od pozycji liści na pędzie. Na dolnych i środkowych liściach listki są bardziej okrągławe, tępe, grubo piłkowane i przypominają listki charakterystyczne dla *R. rubiginosa*, natomiast listki liści szczytowych są z reguły węższe, ostro piłkowane i zwykle bardzo podobne do listków *R. agrestis* i *R. canina*. Cecha ta ułatwia praktyczne wyodrębnianie *R. micrantha* spośród zbliżonych do niej form.

17. *R. canina* L., Sp. Pl. 491 (1753).

Gatunek opisany z Europy.

Syn.: *R. corymbifera* Borkh., Vers. Forstbot. Besch. Holzart. 319 (1790); *R. dumetorum* Thuill., Fl. Par. ed. 2. 250 (1800); *R. andegavensis* Bastard, Essai Fl. Maine Loire 189 (1809); *R. obtusifolia* Desv., Jour. Bot. Rédigé 2: 317 (1809); *R. tomentella* Léman, Bull. Soc. Philom. 94 (1818), *R. pouzinii* Tratt., Rosac. Monogr. 2: 112 (1823); *R. montezumae* Humb., Bonpl. et Kunth, Nov. Gen. Sp. 6: 222 (1824); *R. squarrosa* (Rau) Boreau, Fl. Centr. Fr. ed. 3, 2: 222 (1857); *R. deseglisei* Boreau l.c. 224; *R. blondeana* Ripart ex Déséglise, Essai Mon. 133 (1861); *R. achburensis* Chrshan., Bot. Mat. Herb. Inst. Bot. Akad. Nauk Uzbek. SSR 13: 47 (1952); *R. dumalis* auct. non Bechst. 1810.

Krzew dorastający w warunkach swobodnego wzrostu do 2 - 3 m wysokości, jego pędy są wówczas charakterystycznie łukowato wygięte.

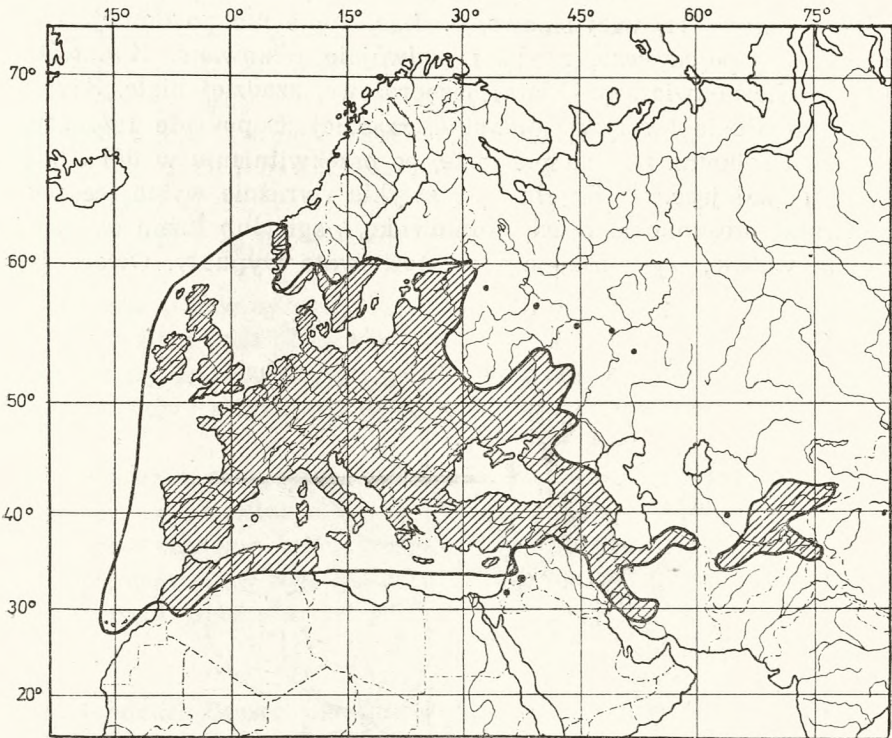
W wysokich zaroślach i na obrzeżach lasów przyjmuje on często postać liany i osiąga wysokość 10 i więcej metrów. Kolce jednorodne, silne, z reguły \pm hakowato zakrzywione, nieregularnie na pędzie rozmieszczone, wyjątkowo kolców brak. Liście 5-7-listkowe. Listki bardzo zmienne, eliptyczne, szerokoeliptyczne, jajowate lub odwrotnie jajowate, zielone, rzadziej sine, nagie lub obustronnie \pm owłosione, gładkie, wyjąt-



Ryc. 58. *R. canina* L. Rys. J. Dolatowski

kowo pod spodem ogruczone, pojedynczo lub złożono piłkowane. Kwiaty pojedynczo lub w \pm licznokwiatowych kwiatostanach. Płatki jasnoróżowe, rzadziej białe. Szypułki często znacznie dłuższe od owoców, gładkie, rzadziej z trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki pierzaste, na brzegach bez gruczołków lub z nielicznymi trzoneczkowatymi gruczołkami, po przekwitnieniu w dół odchyłone, rzadko na boki rozpostarte, wczesnie zasychające, odpadają z reguły już na początku dojrzewania owoców.

Szyjki słupków nagie lub częściej \pm luźno owłosione, wąskie. Dysk przeważnie \pm stożkowaty. Owoce zmienne, jajowate, okrągławe lub gruszkowate, gładkie lub rzadziej pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami — Kw. VI. Ow. IX(-X). — $2n=35$ (Klášterská 1969; Klášterská, Klášterský 1974; Končalová, Klášterský 1978; Małecka, Poppek 1982) — Ryc. 58.



Ryc. 59. Zasięg *R. canina* L. (oryg.)

Fig. 59. Range of *R. canina* L. (orig.)

Europa z wyjątkiem dalekiej północy i najbardziej wschodnich rejonów, północno-zachodnia Afryka, południowo-zachodnia i środkowa Azja; dość pospolicie od poziomu morza po 2500(-2900) m — Ryc. 59.

R. canina jest zdecydowanie najbardziej zmiennym gatunkiem sekcji *Caninae*. Przypuszczalne przyczyny tego wyjątkowego poliformizmu przedstawione zostały w poprzednich rozdziałach.

Niemal od chwili opisanego tego taksonu podejmowano liczne, lecz jak dotąd bezskuteczne próby jego podziału na jednostki bardziej jednorodne. Podziały te, mające w najlepszym przypadku lokalne znaczenie, zawodzą całkowicie przy całościowej analizie *R. canina*.

18. *R. stylosa* Desv., Jour. Bot. Rédigé 2: 317 (1809).
Gatunek opisany z Francji.

Syn.: *R. systyla* Bastard, Essai Fl. Maine-Loire, suppl. 31 (1812).

Rozłożysty krzew do 2(-3) m wysoki o pędach łukowato przewieszonych, podkładających lub wspinających się. Kolce jednorodne, hakowate, nieregularnie na pędzie rozmieszczone. Liście 5-7-listkowe. Listki (szeroko) eliptyczne do odwrotnie jajowatych, zielone, rzadziej sinawe, gładkie, nagie lub po dolnej stronie \pm owłosione, pojedynczo, rzadziej podwójnie piłkowane. Kwiatostany na ogół nielicznokwiatowe. Płatki jasnoróżowe, rzadziej białe. Szypułki stosunkowo długie i sztywne, gładkie, rzadziej \pm pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki pierzaste, po przekwitnieniu w dół odgięte, wczesnie odpadające. Szyjki słupków zwykle wyraźnie wystające ponad dysk, tworzą stosunkowo długą kolumienkę, nagie lub luźno owłosione. Orificjum wąskie. Dysk z reguły \pm stożkowato wypukły. Owoce jajo-



Ryc. 60. *R. stylosa* L. Rys. J. Dolatowski

wate, elipsoidalne, rzadziej okrągławe, z reguły gładkie. Kw. VI. Ow. (VIII)-IX. — $2n = 35, 42$ (Fedorov 1969). — Ryc. 60.

Na silnie rozproszonych stanowiskach w zachodniej i północno-zachodniej Europie; po 1200 - 1400 m n.p.m. — Ryc. 46.

Pod względem morfologicznym *R. stylosa* zajmuje pośrednią pozycję pomiędzy *R. canina* a należącą do sekcji *Synstylae* *R. arvensis* Hudson. Jak to już zaznaczono jest ona najprawdopodobniej starym mieszańcem tych dwóch gatunków lub ich bezpośrednich przodków. Związek *R. stylosa* z sekcją *Synstylae* zdradzają przede wszystkim stosunkowo długie, wystające z orificjum szyjki słupków oraz stosunkowo wiotkie, często pokładające się pędy. Cechy te jednak nie zawsze są dobrze wyrażone, toteż odróżnianie *R. stylosa* od domniemyanych form wyjściowych, a zwłaszcza od *R. canina* bywa niekiedy kłopotliwe. Niektórzy autorzy, np. Boulenger (1932, 1937), całkowicie kwestionują istnienie *R. stylosa*, sądząc, że mamy tu do czynienia jedynie z osobliwymi formami *R. canina*.

Powyższe problemy stają się bardziej zrozumiałe, gdy uświadomimy sobie, że różnice morfologiczne pomiędzy *R. canina* a gatunkami sekcji *Synstylae* są dość subtelne i praktycznie sprowadzają się one do odmiennej budowy słupkowiec; *R. stylosa* niemal całkowicie zacierza te różnice.

W związku z powyższymi informacjami na temat rozmieszczenia *R. stylosa* muszą być traktowane z dużą ostrożnością. W wielu przypadkach dotyczą one zapewne tylko różnych form *R. canina*, względnie współczesnych mieszańców tego gatunku z *R. arvensis* Hudson lub *R. semper-virens* L. (sect. *Synstylae*).

19. *R. jundzillii* Besser, Cat. Horto Cremen. 117 (1816).

Gatunek opisany z Ukrainy.

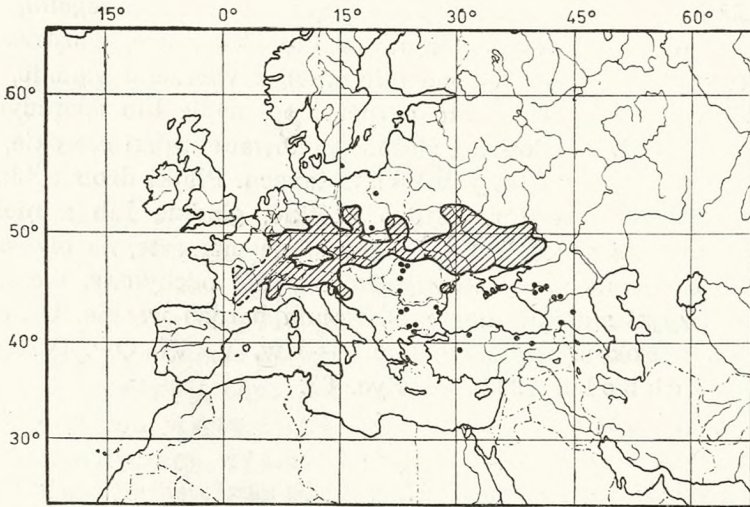
Syn.: *R. trachyphylla* Rau, Enum. Ros. Wirceb. 124 (1816); *R. marginata* auct. non. Wallr.

Krzew dorastający do 1,5(-2) m wysokości, często z rozłogami podziemnymi. Pędy wyprostowane lub rzadziej lekko łukowato przegięte na szczycie. Kolce na ogół smukłe, nieregularnie na pędzie rozmieszczone, \pm proste lub lekko zakrzywione, często z domieszką kolców igiełkowatych i szpecinek. Liście 5-7-listkowe. Listki dojrzałe sztywne, blaszkowate, zwykle z wyraźnie widoczną po obydwu stronach siateczką nerwów, eliptyczne lub jajowate, spodem z reguły jaśniejsze, nagie lub po dolnej stronie \pm luźno owłosione, gładkie lub na nerwach ogruczone, złożono, wyjątkowo pojedynczo piłkowane; ząbki zwykle duże, ostre, lekko na zewnątrz odchylone. Kwiaty pojedynczo lub po 2-3(-4). Płatki stosunkowo duże, różowe. Szypułki na ogół sztywne i grube, zwy-



Ryc. 61. *R. jundzili* Besser. Rys. J. Dolatowski

kle równe lub dłuższe od owoców, pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami lub szczecinkami, rzadko gładkie. Działki pierzaste, po przekwitnieniu zwykle w dół odgięte, rzadziej na boki rozpostarte, zasychają i odpadają przed pełnym dojrzewaniem owoców. Szyjki słupków nagie lub częściej owłosione. Orificjum zmiennej wielkości, na ogół jednak jego średnica wynosi mniej niż 1 mm. Dysk płaski lub \pm stożkowato wypukły. Owoce okrągławe lub jajowate, gładkie lub częściej pokryte trzoneczkowatymi gruczołkami. — Kw. VI. Ow. VIII - IX. — $2n=42$ (Klášterská 1969; Klášterská, Klášterský 1974) — Ryc. 61.



Ryc. 62. Zasięg *R. jundzillii* Besser (według Meusela et al. 1965, uzupełniony)
 Fig. 62. Range of *R. jundzillii* Besser (after Meusel et al. 1965, supplemented)

Zasięg *R. jundzillii* obejmuje centralne rejony zachodniej i środkowej Europy, ponadto gatunek ten występuje na rozproszonych stanowiskach na Kaukazie oraz w Anatolii; po około 1100 m n.p.m. — Ryc. 62.

Pod względem morfologicznym *R. jundzillii* zajmuje pozycję pośrednią pomiędzy *R. canina* i należącą do sekcji *Rosa R. gallica* L. Jak już była o tym mowa, jest ona najprawdopodobniej starym mieszańcem tych dwóch gatunków lub raczej ich bezpośrednich przodków. Fenotypowa zbieżność mieszańców pomiędzy *R. canina* i *R. gallica* z *R. jundzillii* wykazana została eksperymentalnie (Dimitrov 1968).

R. jundzillii charakteryzuje się szerokim zakresem zmienności morfologicznej. Z jednej strony obejmuje ona formy bardzo bliskie *R. canina*, a z drugiej formy niekiedy dość trudne do odróżnienia od *R. gallica*.

Na ogół dość charakterystyczne są dla *R. jundzillii* sztywne, ostro piłkowane listki z wyraźnie widoczną od spodu siateczką nerwów oraz okrągławe owoce na stosunkowo sztywnych i szpeciniasto ogruczołonych szypułkach.

20. *R. horrida* Fischer, Cat. Jard. Gorenk.: 66 (1812)
 Gatunek opisany z Krymu.

Syn.: *R. ferox* Bieb., Cent. Pl. Rar. Ros. 1: t. 37 (1810) non Lawrance 1799; *R. turcica* Rouy, Ill. Pl. Eur. Rar. 6: 45 (1896).

Krzew dorastający do 1(-1,5) m wysokości, niekiedy z rozłogami podziemnymi. Kolce silne, hakowate, nieregularnie rozmieszczone na pędzie, oprócz nich często także drobne kolce igiełkowate i gruczołowate szcze-

cinki. Liście 5-listkowe. Listki zachodzące na siebie brzegami, szeroko-eliptyczne, odwrotnie szerokokojawate lub okrągławe, zastrzone, tępe lub wycięte na szczycie, zielone (nie sine), z wierzchu gładkie, rzadziej \pm gruczołowe, spodem gęsto ogruczołone, nagie lub sporadycznie po dolnej stronie luźno owłosione, złożono piłkowane; ząbki szerokie, płytkie. Kwiaty w nielicznokwiatowych kwiatostanach. Płatki drobne białe. Szypułki centralnych kwiatów bardzo krótkie, gładkie lub z nielicznymi trzoneczkowatymi gruczołkami. Działki silnie pierzaste, na brzegach gruczołowato orzęsione, po przekwitnieniu w dół odchylone, wczesnie odpadające. Szyjki słupków nagie. Orificjum bardzo wąskie. Owoce okrągławe lub szerokokojawate, gładkie. — Kw. V - VI. Ow. (VIII) IX. — $2n=35$ (Täckholm 1922). — Ryc. 63.



Ryc. 63. *R. horrida* Fischer. Rys. J. Dolatowski

Południowo-wschodnia Rumunia, wschodnia Grecja, europejska część Turcji, północno-zachodnia Anatolia, Krym oraz zachodni Kaukaz (Abchazja); od 200 do 1200(-1700) m n.p.m. — Ryc. 46.

Gatunek bardzo charakterystyczny, niemniej stosunkowo zmienny, zwłaszcza pod względem uzbrojenia pędów. Obejmuje on zarówno formy o kolcach jednorodnych jak i formy, u których obok kolców tęgich występują drobne kolce igiełkowate i szpecinki. Uważa się na ogół, że tylko te ostatnie reprezentują właściwą *R. horrida*. Formy o kolcach jednorodnych są w efekcie klasyfikowane błędnie jako *R. micrantha*. Od gatunku tego odróżnić je można łatwo po czysto białych kwiatach, bardzo krótkich szypułkach kwiatowych, silniej pierzastych działkach, bardziej zwartym pokroju, a także na podstawie zasięgu. W stanie wegeta-

tywnym *R. horrida* bywa mylona z drobnolistkowymi formami *R. pulverulenta*; różni się od nich nagimi słupkami oraz w dół skierowanymi i wcześniej odpadającymi działkami.

STRESZCZENIE

Sekcja *Caninae* obejmuje występujące w Europie, w południowo-zachodniej Azji i w północnej Afryce poliploidy ($2n=28, 35, 42$) o nie spotykanym w żadnej innej grupie roślin typie mejozy. Określany on bywa jako mejoza typu *Caninae* lub jako zrównoważona heterogamia. Osobliwość mejozy typu *Caninae* polega na tym, że w jej wyniku gamety męska i żeńska, otrzymują odmienną liczbę chromosomów: ziarna pyłku 7, natomiast komórka jajowa $2n-7$. Zapłodnienie prowadzi jednak do utworzenia somatycznej, wyjściowej liczby chromosomów ($2n$).

Sekcja *Caninae* jest zdecydowanie najbardziej polimorficzną grupą rodzaju, jednakże wszelkie próby jej wewnętrznej klasyfikacji napotykały ogromne trudności. Istnieją wszelkie podstawy do przypuszczeń, że sekcja *Caninae* jest stosunkowo młodą grupą mieszańcowego pochodzenia, że powstała ona najprawdopodobniej dopiero u schyłku trzeciorzędu i w plejstocenie, lecz na temat bliższej jej genezy wiadomo, jak dotąd, niewiele. Jedynie w przypadku dwóch taksonów a mianowicie *R. jundzilli* Besser i *R. stylosa* Desv., wysuwano co do tego pewne sugestie. Pierwszy z nich, jak przypuszcza większość autorów, jest prawdopodobnie mieszańcem *R. canina* L. z gatunkiem zbliżonym do współczesnej *R. gallica* z sekcji *Rosa*, drugi natomiast mieszańcem *R. canina* z gatunkiem podobnym do współczesnej *R. arvensis* Hudson z sekcji *Synstylae* DC. Z uwagi na te związki obydwie taksony wydzielane są niekiedy w odrębne podsekcje, a nawet sekcje.

Przeprowadzona przez autora analiza frekwencji cech w poszczególnych gatunkach sekcji wykazuje, że pozasekcyjne związki *R. jundzilli* i *R. stylosa*, a zarazem ich mniej lub bardziej wyraźne pokrewieństwo z *R. canina*, nie są w sekcji *Caninae* niczym wyjątkowym. Wbrew pozorom podobne powiązania są charakterystyczne także i dla pozostałych taksonów sekcji *Caninae*. Przy bliższej analizie okazuje się, że w mniejszym lub większym stopniu nawiązują one pod względem morfologicznym do sekcji *Cinnamomeae* DC. Morfologiczna zbieżność gatunków sekcji *Caninae* z sekcjami *Rosa*, *Synstylae* i *Cinnamomeae*, a zarazem ich ścisły związek z *R. canina*, mogły powstać, zdaniem autora, jedynie w wyniku hybrydyzacji pomiędzy *R. canina* bądź jakimś bezpośrednim jej przodkiem a przedstawicielami wymienionych sekcji. Tylko w ten sposób wyjaśnić można młody wiek sekcji *Caninae*, jej wyjątkowy polimorfizm oraz zbieżność morfologiczną taksonów z tej grupy z kilkoma innymi sekcjami.

Zanim doszło do powstania sekcji *Caninae*, pierwotna *R. canina* re-

prezentowała prawdopodobnie wyrównaną morfologicznie grupę, którą hipotetycznie określić można jako sekcję *Praecaninae*. W wyniku hybrydyzacji *R. canina* z gatunkami należącymi do różnych grup systematycznych, sekcja *Praecaninae* powiększała stopniowo swój morfologiczny zakres, przekształcając się z czasem w sekcję *Caninae* we współczesnej jej postaci.

Sekcja *Caninae*, jako grupa mieszańcowego pochodzenia, zawiera w sobie obok genów *R. canina* także część genów sekcji *Rosa*, *Synstylae* i *Cinnamomeae*. Zrozumiałe są więc trudności z wyznaczeniem ścisłej morfologicznej granicy pomiędzy sekcją *Caninae* a grupami, które przyczyniły się do jej powstania. Jedynym, niezawodnym kryterium podziału jest charakterystyczny dla taksonów sekcji *Caninae* typ mejozy.

Analizując wyniki dotychczasowych badań cytologicznych nad różami, autor kwestionuje powszechne przekonanie, że bezpośrednią przyczyną powstania mejozy typu *Caninae* była hybrydyzacja. Jego zdaniem, do syntezy mejozy *Caninae* doszło w wyniku przypadkowego skumulowania w jednym osobniku, występujących w rodzaju *Rosa* „genów *Caninae*”. Każdy z tych genów niezależnie od siebie posiada semiletalny charakter, skumulowane w jednym osobniku tworzą jednak sprawnie działający mechanizm reprodukcji. Z rozważań na temat pozycji i roli *R. canina* w obrębie sekcji *Caninae* wynika, że jest ona właśnie tym gatunkiem, w ramach którego mejoza typu *Caninae* została po raz pierwszy zainicjowana. Ten typ reprodukcji rozprzestrzenił się niewątpliwie dzięki hybrydyzacji. Dysponująca nim *R. canina* krzyżowała się z gatunkami o mejozie regularnej. U większości mieszańców miały zapewne w mejozie miejsce silne zakłócenia, ale zdarzało się z pewnością, że po odpowiednio długim okresie introgresji, w przypadkowych mieszańcach dochodziło do ponownego skumulowania wszystkich czynników decydujących o prawidłowym przebiegu mejozy *Caninae*. Mieszaniec o mejozie typu *Caninae* był nie tylko zdolny do reprodukcji, ale także do rozszczepienia i rekombinacji swych cech w potomstwie. Nowa, zainicjowana przez niego populacja, a z czasem nowy gatunek sekcji *Caninae*, obejmowała w efekcie całą gamę form oscylujących pod względem morfologicznym i ekologicznym pomiędzy formami wyjściowymi.

Bezskuteczność dotychczasowych prób mających na celu wewnętrzną klasyfikację sekcji *Caninae* wynika, zdaniem autora, ze stosowania zbyt konwencjonalnych metod. Mieszańcowe pochodzenie sekcji *Caninae* nie jest wprawdzie kwestionowane, jednakże oczekuje się, że taksony tej grupy powinny być morfologicznie podobnie wyrównane jak „dobre” gatunki. Zdaniem autora, gatunki sekcji *Caninae*, z wyjątkiem *R. canina*, nigdy „dobrymi” nie były. Od swego zarania mają one strukturę charakterystyczną dla roju mieszańców.

Ze studiów autora przeprowadzonych w ramach zasięgu całej sekcji *Caninae* wynika, że w praktyce możliwe jest wydzielenie około 20 krę-

gów form (rojów mieszańców), które umownie mogą być traktowane jako gatunki. Dają się one bowiem względnie łatwo scharakteryzować zarówno pod względem morfologicznym, jak i geograficznym oraz ekologicznym. Zdaniem autora, stosowanie koncepcji małego gatunku (mikrospecies) w przypadku sekcji *Caninae* nie jest uzasadnione ani z teoretycznych ani też z praktycznych względów. Prowadzi ono jedynie do zwielokrotnienia liczby nazw gatunkowych. Duża stałość morfologiczna wielu lokalnych form, przemawiająca pozornie na korzyść koncepcji mikrospecies, wynika jedynie z dużej homozygotyczności tych form spowodowanej ich izolacją i samozapyleniem.

Przewaga selekcyjna mejozy typu *Caninae* nad mejozą regularną przejawia się wyraźnie w przypadkach silnego rozproszenia osobników i na terenach wtórnych o zmienionej naturalnej roślinności. Dzięki mejozie *Caninae* i ogromnemu wewnętrznemu różnicowaniu pod względem ekologicznym gatunki sekcji *Caninae* są zdolne do szybkiej kolonizacji nowych, często silnie zniszczonych siedlisk. Korzystne oddziaływanie mejozy *Caninae* ma jednak tylko doraźny, przystosowawczy charakter. Ograniczenie konjugacji chromosomów jedynie do dwóch genomów i samopylność utrudniają w wysokim stopniu wymianę genów w obrębie sekcji *Caninae*. Mało jest zatem prawdopodobne, aby sekcja *Caninae* wytworzyła wyższą jednostkę w randze rodzaju, a nawet podrodzaju. W tym sensie sekcja *Caninae* stanowi „ślepy zaułek ewolucji”.

Ostatnie rozdziały pracy poświęcone są praktycznej klasyfikacji sekcji *Caninae*. Sekcja ta nie wytworzyła własnych, właściwych tylko sobie cech, a co więcej takie cechy stałe w innych grupach z nią spokrewnionych, jak szerokość orificjum, pozycja i trwałość działek podlegają w sekcji *Caninae* zmienności często w ramach jednego i tego samego gatunku. Najczęstszą przyczyną nieporozumień w klasyfikacji sekcji *Caninae* jest, zdaniem autora, przecenianie wartości taksonomicznej wielu cech. W rzeczywistości żadna cecha rozpatrywana oddzielnie nie może być podstawą przy rozgraniczaniu gatunków sekcji *Caninae*. Mogą być one rozdzielane jedynie na podstawie całego kompleksu cech, ich różnej kombinacji bądź różnego stopnia frekwencji. Zamieszczony na końcu pracy konspekt sekcji *Caninae* zawiera klucz do oznaczania gatunków, najczęściej używane synonimy, opisy morfologiczne, mapy ogólnego rozmieszczenia gatunków, uwagi na temat ich taksonomii oraz rysunki przedstawiające najczęściej spotykane formy poszczególnych taksonów.

LITERATURA

1. Blackburn K., Harrison J., 1921. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. *Ann. Bot.* 35: 155 - 188.
2. Blackhurst H., 1948. Cytogenetic studies on *Rosa rubiginosa* and its hybrids. *Proc. Amer. Hort. Sci.* 52: 510 - 516.

3. Boulenger G., 1924. Les Roses d'Europe de l'Herbier Crépin I. Bull. Jard. Bot. Bruxelles 10: 1 - 417.
4. Boulenger K., 1932. Les Roses d'Europe de l'Herbier Crépin II. Bull. Jard. Bot. Bruxelles 12: 1 - 542.
5. Boulenger G., 1937. Note sur le *Rosa stylosa* des auteurs. Bull. Jard. Bot. Bruxelles 14: 373 - 377.
6. Browicz K., Zieliński J., 1984. Chorology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions 4. Warszawa, Poznań.
7. Christ H., 1873. Die Rosen der Schweiz. Basel, Gent, Lyon.
8. Crépin F., 1889. Sketch of a new classification of Roses. Jour. Roy. Hort. Soc. 11, 3: 217 - 228.
9. Crépin F., 1890. Recherches sur l'état du développement des grains de pollen dans diverses espèces du genre *Rosa*. Bull. Soc. Bot. Belg. 28: 114 - 125.
10. Crépin F., 1894. Rosae Hybridae. Études sur les roses hybrides Bull. Soc. Bot. Belg. 33: 7 - 149.
11. Darlington C., 1937. Recent advances in cytology. 2 ed. London.
12. De Candolle A., 1818. w: Séringe, Musée helvétique d'histoire naturelle 1.
13. Dimitrov S., 1968. Njakoj osobenosti na formo- i vidoobrazovaneto pri hibridizacijata na roda — *Rosa* L. Nauč. Trud. Agr. Fak. VSI (Plovdiv) 17: 169 - 179.
14. Erlanson E., 1929. Cytological conditions and evidences for hybridity in North American wild roses. Bot. Gaz. 87: 443 - 506.
15. Erlanson E., 1932. Chromosome pairing, structural hybridity and fragments in *Rosa*. Bot. Gaz. 94: 551 - 566.
16. Erlanson MacFarlane E., 1961. Report of hybrids of American wild *Rosa* species and the Botanical Gardens of Ann Arbor. Michigan. Am. Rose Ann. 107 - 116.
17. Fagerlind F., 1940. Sind die Canina Rosen agamosperimische Bastarden? Svensk. Bot. Tidskr. 34: 334 - 354.
18. Fagerlind F., 1942. Kommt Agamospermie bei den Canina-Rosen vor? Hereditas 28: 224 - 227.
19. Fagerlind F., 1945 a. Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Gattung *Rosa*. Acta Horti Berg. 14: 1 - 5.
20. Fagerlind F., 1945 b. Die Bastarde der Canina Rosen, ihre Syndeze und Formbildungsverhältnisse. Acta Horti Berg. 14: 7 - 37.
21. Fedorov A. (edit.), 1969. Chromosomnye čisla cvetkovych rastenij. Leningrad.
22. Focke W., 1881. Die Pflanzenmischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Borntraeger, Berlin.
23. Gandoger M., 1892 - 93. Monographia Rosarum Europae et orientis 1 - 4. Paris.
24. Gustafsson A., 1931. Sind die Canina-Rosen apomiktisch? Bot. Not.: 21 - 30.
25. Gustafsson A., 1942. Cross experiments in the genus *Rosa*. Hereditas 28: 235 - 238.
26. Gustafsson A., 1944. The constitution of the *Rosa canina* complex. Hereditas 30: 405 - 428.
27. Gustafsson A., Hakansson A., 1942. Meiosis in some *Rosa* Hybrids. Bot. Not.: 335 - 343.
28. Harrison J., 1954 - 55. Durham wild roses. Proc. Bot. Brit. Isl. 1,3: 369 - 371.
29. Hess H., Landolt E., Hirzell R., 1970. Flora der Schweiz 2. Basel, Stuttgart.
30. Jackson G., 1933. The morphology of the flowers of *Rosa* and certain closely related genera. Amer. Jour. Bot. 21: 453 - 466.

31. Keller R., 1931. Synopsis Rosarum Spontaneorum Europae Mediae. Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. 65: 1 - 796.
32. Klášterská I., 1969. Cytology and some chromosome numbers of czechoslovak roses I. Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 4: 175 - 189.
33. Klášterská I., Klášterský I., 1974. Cytology and some chromosome numbers of czechoslovak roses II. Bot. Not. 127: 328 - 337.
34. Klášterský I., 1968. *Rosa* L. w: Flora Europaea 2: 25 - 32. Cambridge.
35. Klášterský I., 1969 a. Komplex *Rosa canina* v Československu. Zpr. Čs. Bot. Společ. (Praha) 4: 174 - 179.
36. Klášterský I., 1969 b. Komplex *Rosa agrestis* v Československu. Zpr. Čs. Bot. Společ. (Praha) 4: 179 - 184.
37. Končalová N., Klášterský I., 1978. Cytology and chromosome numbers of some czechoslovak roses III. Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 13: 67 - 93.
38. Lewis W., 1965. Monograph of *Rosa* in North America V. Subgenus *Hesperhodos*. Ann. Miss. Bot. Garden 52, 2: 99 - 113.
39. Małecka J., Popek R., 1982. Karyological studies in the polish representatives of the genus *Rosa* L. I. Acta Biol. Cracov. 24: 79 - 90.
40. Melville R., 1975. *Rosa* L. w: Stace C. (edit.). Hybridization and the Flora of the British Isles. London. pp. 212 - 227.
41. Meusel H., Jäger W., Weinert E., 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena.
42. Nilsson Ö., 1967. Drawings of scandinavian plants. *Rosa* L. Bot. Not. 120: 137 - 143.
43. Powers L., 1945. Fertilization without reduction in guayale (*Parthenium argentatum* Gray) and hypothesis as to the evolution of apomixis and polyploidy. Genetics 30: 323 - 346.
44. Roberts A., 1975. The nature and taxonomic significans of inheritance in *Rosa nanothamnus* (Rosaceae). Jour. Linn. Soc. London 71: 59 - 66.
45. Rosenberg O., 1909. Ueber die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* and *Rosa*. Svensk Bot. Tidskr. 3, 2: 150 - 162.
46. Rowley G., 1960. Aneuploidy in the genus *Rosa*. Jour. Gen. 57: 253 - 268.
47. Rowley G., 1967. Chromosome studies and evolution in *Rosa*. Bull. Jard. Bot. Belg. 37: 45 - 52.
48. Schenk E., 1955 - 57. Bestimmungsflora der deutschen Wildrosen. Mitt. Flor. Soziol. Arbeitsgemeinschaft. N.F. 5 - 6/7: 5 - 81.
49. Szafer W., 1935. *Rosa* L., Róża. w: Flora polska 5. Kraków.
50. Stebbins G., 1958. Zmienność i ewolucja roślin. Warszawa.
51. Schwertschläger J., 1910. Die Rosen des südlichen und mittlern Frankenjura. München.
52. Täckholm G., 1920. On the cytology of the genus *Rosa*. Svensk Bot. Tidskr. 14: 300 - 311.
53. Täckholm G., 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Berg. 7, 3: 97 - 381.
54. Wolley-Dod A., 1930 - 31. A Revision of the British Roses. Jour. Bot. (London) 68 - 69 (Suppl.): 1 - 111.
55. Wulff H., 1954 a. Ueber das spontane Auftreten einer Caninae Meiosis bei der Microsporogenese der diploiden *Rosa ruga* Lindl. Oesterr. Bot. Zeitsch. 101: 539 - 557.
56. Wulff H., 1954 b. Zytologische Untersuchungen an einem pentaploiden Rosenbastard (*Rosa hybrida* „315") und seiner Nachkommenschaft. Planta 43: 420 - 439.
57. Wulff H., Heldt L., 1953. Ueber die Genealogie der Lambertiana Rose „Hamburg". Züchter 23: 87 - 93.

58. Vétvička V., Zieliński J., 1981. *Rosa zalana* Wiesb., its systematics and geographic distribution. *Fragm. Flor. Geobot.* 27, 3: 343 - 348.
59. Zieliński J., 1980. Distribution of *Rosa persica* Michx ex Juss. and its hybrids. *Arbor. Kórnickie* 25: 41 - 51.
60. Zieliński J., 1981. Atlas rozmieszczenia drzew i krzewów w Polsce. Zeszyt 32. Warszawa, Poznań.
61. Zieliński J., 1982. *Rosaceae* II — *Rosa* L. w: K. H. Rechinger, *Flora Iranica* 152. Graz.
62. Zieliński J., *Rosa* L. w: *Flora polska* 5 ed. 2 (w druku).
63. Zieliński J., *Rosa* L. w: A. Strid (edit.), *Mountain Flora of Greece* 1. Kopenhagen.

Studies on genus *Rosa* L. — Systematics of section *Caninae* DC. *em.* Christ

Summary

Results are presented of investigations conducted so far by the author on the genus *Rosa* and particularly on the most complex and taxonomically incomprehensible section *Caninae*. For the study the author had access to rich herbarium collections of roses from many European herbaria as well as from behind Europe inclusive of USA and Mexico. Roses were also the subject of his special observations during field studies conducted over several years in Poland and abroad.

Basing on own investigations and the results of cytological observations conducted on roses so far the author presents his point of view on the origin of section *Caninae* and the genesis of the unique method of reproduction occurring in this group. He explains also the exceptional complexity of the systematics of section *Caninae* and the difficulties associated with the division of this group.

Section *Caninae* is decidedly the most polymorphic group in the genus, however all attempts at its internal classification encounter immense difficulties. The section includes polyploids ($2n=28, 35, 42$) occurring in Europe, North Africa and southwest Asia with type of meiosis that is not found in any other group of plants. It is usually referred to as *Caninae* meiosis or as balanced heterogamy. The peculiarity of *Caninae* meiosis is that the gametes, male and female, receive a different number of chromosomes. Pollen grains contain 7 chromosomes, the egg-cell $2n-7$, but by the fecundation the somatic numbers ($2n$) of the parents is restored.

There is every reason to suspect that section *Caninae* is a relatively young group of hybrid origin. It most probably formed towards the end of the Tertiary and in the Pleistocene, however very little is known about the genesis of this group so far. The origin of only two taxa is relatively more obvious, namely of *R. jundzillii* Besser and *R. stylosa* Desv. The former, as the majority of investigators agree, is probably an old hybrid between *R. canina* L. and a species akin to the present *R. gallica* L. from section *Rosa*. The latter on the other hand is a hybrid between *R. canina* and a species akin to the present *R. arvensis* Hudson from section *Synstylae* DC. In view of these affinities both the taxa are sometimes placed in separate subsections or even sections.

The analysis performed by the author of the frequency of occurrence of traits in individual taxa indicates that affinities with other sections such as are attributed to *R. jundzillii* and *R. stylosa* are nothing unusual for section *Caninae*. Contrary to expectations the affinities with other sections are also characteristic

for the remaining taxa or section *Caninae*. A closer analysis has shown that they are more or less clearly related to section *Cinnamomeae*. The striking similarity in morphology between species from section *Caninae* and sections *Rosa*, *Synstylae* and *Cinnamomeae* as well as the close relation to *R. canina* may have resulted, according to the author, only as a consequence of hybridization between *R. canina* or its direct ancestor with the representatives of the above mentioned sections. Only in this way one can explain the relatively young age of section *Caninae*, its exceptional polymorphism and the morphological similarities of its taxons with several other groups within the genus.

The only species the origin of which appears difficult to explain in the above manner is *R. horrida* Fischer. Among the existing sections none had any the species which would be similar to *R. horrida*. The author suspect that such a section (*Praehorridae*) may have existed in the past.

R. canina, the most characteristic species of section *Caninae* is most closely related with the species of section *Indicae* Thory occurring in southwest Asia. Before section *Caninae* came to existence *R. canina* most probably represented a separate morphologically uniform group which could be hypothetically described as section *Praecaninae*. As a result of hybridization of *R. canina* with species belonging to various systematic groups *Praecaninae* gradually expanded their morphological range transforming with time to what we now know as section *Caninae* (Fig. 20).

In view of its origin section *Caninae* represents an interesting analogy to section *Corylifolii* Lindl. in the genus *Rubus* L. Section *Corylifolii* also includes young hybrids between the widely distributed *Rubus caesius* L. and species belonging to various systematic groups.

Section *Caninae*, being a group of hybrid origin, contains besides genes of *R. canina* also some genes from sections *Rosa*, *Synstylae* and *Cinnamomeae*. Whence the difficulties in defining a strict morphological boundary between section *Caninae* and the above mentioned groups that have contributed to its origin. The only reliable criterion of delimitation is the characteristic for section *Caninae* type of meiosis.

Analysing the cytological investigations conducted so far on roses the author questions the common belief that the direct cause of *Caninae* meiosis formation was hybridization. He suggests on the contrary that *Caninae* meiosis developed as a result of an accidental accumulation in one individual of the "Caninae genes" occurring in the genus *Rosa*. Each of the genes independently is of semi-lethal nature. However when accumulated in one individual they form a satisfactory functional reproduction mechanism.

From the discussion of the role and position of *R. canina* within section *Caninae* it appears, that it is the species within which *Caninae* meiosis was first initiated. Synthesis of this unique type of meiosis most probably occurred in a small isolated population of *R. canina* (Fig. 21). The longlasting inbreeding in the population led to an increase of homozygosity and caused the appearance of recessive *Caninae* genes and with time an accidental configuration of all of them in one individual. This individual having a different type of meiosis and due to selfpollination remains reproductively isolated from the rest of the population. It most likely was able to exist without the original population which degenerated by inbreeding and what is more it could have given rise to a new population with a different mechanism of reproduction. The new form of *R. canina* with an irregular meiosis must have hybridized with other normal species as it expanded its range of occurrence. In the majority of hybrids most probably there were disturbances in the course of meiosis however it must have sometimes occurred

also that after a sufficiently long period of introgression in some individual within a hybrid swarm there again resulted an accidental configuration of all the factors needed for the proper course of *Caninae* meiosis. Such an individual thanks to the *Caninae* meiosis was not only able to reproduce but also to lead to segregation and recombination of traits in the progeny. Thus the new population and in course of time new species of *Caninae* initiated by it included a whole series of forms varying in morphology between the parental species (Fig. 22, 23).

Resynthesis of *Caninae* meiosis occurred most probably in accidental individuals from a hybrid swarm. In some cases a full set of *Caninae* genes was obtained by individuals morphologically akin to *R. canina* whereas in others the other parental forms predominated (from sections *Rosa*, *Synstylae* or *Cinnamomeae*), and still others were intermediate between these forms. It is most probably because of this that there occur various "morphological distances" between *R. canina* and the remaining species of section *Caninae* (Fig. 24).

The only "good" species within section *Caninae* is *R. canina* itself. At the origin of the section it was probably a taxon that was little differentiated, morphologically uniform. Its present great polymorphism is most likely the result of introgression. Hybridizing with many species belonging to various systematic groups has not only resulted in the creation of section *Caninae* but also enriched its gene pool. This has increased not only its morphological variability but also its range of ecological tolerance. This has most probably had a basic influence on the rate of its expansion and on the present nature of its range (Fig. 25).

Attempts at an internal classification within section *Caninae* were unsuccessful because too conventional methods were being employed. The hybrid origin of section *Caninae* is not questioned but it is being expected that taxa within the section should be divided into uniformly "good" species. It is generally believed that the cause of the present variability within *Caninae* taxa is secondary hybridization between supposedly "pure" species within the section. According to this author the *Caninae* taxa, except for the original *R. canina*, have never constituted pure species. From their very origin they have had a structure typical for hybrid swarms. Forms treated as secondary hybrids between a "pure" species and *R. canina* are in the majority of cases segregants in which the majority of *R. canina* traits accumulated as from one of the parental forms. Contrary to common opinion forms believed to be pure are also segregants, with the only difference that in them traits of the other parental species predominate (from section *Rosa*, *Synstylae* or *Cinnamomeae*). Both are equivalent elements of the same hybrid swarm linked by common origin. Attempts to separate them are by their very nature doomed to be unsuccessful.

From the studies conducted by the author within the whole section *Caninae* it appears that in practice it is possible to identify about 20 groups of forms (hybrid swarms) which may be conventionally referred to as species. These can be characterized both in terms of morphology and geographically and ecologically. Basically speaking they correspond to the species recognized in the works of Christ (1873), Boulenger (1924, 1932), Wolley-Dod (1930-31) and Keller (1931). Quite significant differences between the divisions of the section proposed by these authors and that presented by the present author lie in the interpretation of the range of morphological variability of each species and in the classification of its many forms. According to this author the introduction of the microspecies concept to section *Caninae* is not justified both from the theoretical and practical points of view. This only leads to a multiplication of the number of species names. Considerable morphological stability of many local forms, superficially concomitant with the concept of microspecies, is only the consequ-

ence of considerable homozygosity of these forms resulting from their isolation and self-pollination.

The selective advantage of *Caninae* meiosis over the regular one is manifested clearly in the strong scattering of individuals over secondary sites, with much deformed natural vegetation. Thanks to this type of meiosis and the great internal variability in terms of ecological adaptation the *Caninae* species are capable of rapid colonisation of new, strongly deformed sites. However the positive function of this type of reproduction is only temporary. Restriction of conjugation to only two genomes and selfpollination substantially hinder the gene exchange within section *Caninae*. It is rather unlikely therefore that section *Caninae* will ever produce a higher taxonomic unit in the rank of genus or even subgenus. In this sense section *Caninae* represents a unique "dead end of evolution".

In the further part of the study the author discusses the evolutionary trends throught the genus *Rosa*. According to him the direct ancestor of the roses was a small, strongly armed shrub with pinnate leaves and a dry, not becoming fleshy hypanthium, with pubescent styles located in a similarly pubescent, concave hypanthium bottom (Fig. 26). Dense, rigid hairs have probably protected the ovary against the consequences of spring drought and at the same time they allowed for the dispersal of fruits through epizoochoria. The further development led in the direction of the closure of the hypanthium orifice and its walls becoming fleshy. As a consequence a change occurred from an epizoochoric mode of dispersal to a more effective endozoochoric one.

The genus *Rosa* most probably developed into a separate unit in the temperate zone of the northern hemisphere, in the relatively warm regions characterized by periodic differentiation in precipitation and temperatures during the year. From there it expanded both to the semideserts and into regions of the Polar circle. It underwent the greatest transformation in the conditions of the subtropical forests, where it formed a rich group of liana forms and in the semi-desert environment where its most xerophytic form originated, *R. persica* Mchx.

In the final chapter practical classification of section *Caninae* is proposed. Section *Caninae* has not produced any unique traits typical only for the section. What is more, such traits as width of the orifice, position and persistence of sepals etc., which are stable in other related sections, here in *Caninae* are very variable frequently within one and the same species. The most common source of misunderstandings in the classification of *Caninae* lies in the overestimation of the taxonomic value of various traits. In fact none of them discussed alone can be used for the definition of taxa within *Caninae*. They can be difined only using a complex of traits, their different combinations or various degree of their frequency.

The conspect of section *Caninae* presented at the end of the work include a key for the identification of species, the most commonly employed synonyms, morphological descriptions, maps of general distribution and opinions on the subject of taxonomy together with drawings representing the most common forms of individual taxa.

Исследование рода *Rosa* L. — Систематика секции *Caninae* DC. em. Christ.*

Резюме

В работе автором представлены результаты исследования рода *Rosa*, а в особенности чрезвычайно сложной и таксономически непонятной секции *Caninae*. Во время

* Автор: Е. Зелиньски

исследования в распоряжении автора находились богатые гербарные материалы роз как с многочисленных европейских гербариев, так и с внеевропейских, в том числе с США и Мексики. Розы являлись также объектом специальных наблюдений автора в период ведения им в течение многих лет полевых исследований в Польше и за ее пределами.

Опираясь на собственные исследования и результатах цитологических исследований роз, автор излагает свою точку зрения на происхождение секции *Caninae*, происхождение выступающего у этой группы уникального способа размножения. Им также дано объяснение причин чрезвычайной систематической сложности секции *Caninae*, а также трудностей связанных с формальным делением этой группы.

Секция *Caninae* является решительно самой полиморфной группой рода, однако все попытки ее внутренней классификации встречали громадные затруднения. К этой секции принадлежат встречающиеся в Европе, северной Африке и юго-западной Азии полиплоиды ($2n=28, 35, 42$) с мейозом не встречающимся ни в одной другой группе растений. Отличие мейоза типа *Caninae* состоит в том, что возникающие в этом процессе гаметы — мужская и женская получают различное число хромосом: пыльца — 7, а яйцеклетка $2n-7$. Оплодотворение ведет однако к воспроизведению соматического числа хромосом ($2n$).

Можно предполагать, это секция *Caninae* является сравнительно молодой группой гибридного происхождения. Возникла она очевидно на исходе третичного периода и плейстоцена, однако относительно происхождения этой группы известно пока еще очень мало. Достаточно ясно представляется лишь происхождение двух ее таксонов, а именно *R. jundzillii* Besser и *R. stylosa* Desv. Первый из них, как согласно предполагает большинство авторов, является по всей вероятности древним гибридом *R. canina* с видом сходным с нынешней *R. gallica* из секции *Rosa*, второй же гибридом *R. canina* с видом сходным с нынешней *R. arvensis* Hudson из секции *Synstylae* DC. Имея ввиду эти связи оба таксона выделяются иногда в собственные подсекции или даже секции.

Проведенный автором анализ встречаемости признаков у отдельных таксонов указывает на то, что внесекционные связи *R. jundzillii* и *R. stylosa* и одновременное более или менее четкое их сходство с *R. canina* не являются в секции *Caninae* ничем исключительным. Вопреки видимости, такого рода связи характерны также и для остальных таксонов *Caninae*. При их более пристальном анализе оказывается, что они более или менее четко с секцией *Cinnamomea*. Поразительное морфологическое сходство видов *Caninae* с секциями *Rosa*, *Synstylae* и *Cinnamomeae* и одновременно их тесная связь с *R. canina* могли, по мнению автора, возникнуть лишь в результате гибридизации между *R. canina* или каким то непосредственным ее предком и представителями перечисленных секций. Только таким образом можно объяснить относительно молодой возраст секции *Caninae* ее исключительный полиморфизм и морфологическое сходство ее таксонов с несколькими другими группами этого рода.

Единственным видом, происхождение которого кажется труднообъяснимым вышеуказанным способом, является *R. horrida* Fischer. Среди существующих ныне секций нет такой, виды которой были бы похожими на *R. horrida*. Автор предполагает однако, что такая секция (*Praehorridae*) могла существовать в прошлом.

R. canina будучи наиболее характерным и древним видом секции *Caninae* является, по мнению автора, наиболее сходной со встречающимися в юго-восточной Азии видами секции *Indicae Thory*. До того как дошло до образования секции *Caninae* древняя *R. canina* представляла очевидно обособленную, выравненную морфологическую группу, которую предположительно можно определить как секцию *Praecaninae*. В результате гибридизации *R. canina* с видами принадлежащими к разным систематическим группам, секция *Praecaninae* постепенно расширила свой морфологи-

ческий предел, преобразуясь со временем в секцию *Caninae* в ее современном понимании (фиг. 20).

Из-за своего происхождения секция *Caninae* проявляет интересную аналогию по отношению к секции *Corylifolii* Lindl. из рода *Rubus* L. В состав секции *Corylifolii* входят также молодые гибриды между широко распространенной *Rubus caesius* L. и видами принадлежащими к различным систематическим группам.

Секция *Caninae* будучи группой гибридного происхождения, включает в себя паряду с генами *R. canina* также часть генов секции *Rosa*, *Synstylae* и *Cinnamomeae*. Поэтому понятными становятся трудности в определении четкой морфологической границы между секцией *Caninae* и вышеуказанными группами, которые способствовали ее возникновению. Единственным надежным критерием разделения является характерный для таксонов *Caninae* тип мейоза.

Анализируя существующие до сих пор результаты цитологического исследования роз автор отвергает распространенное мнение, что непосредственной причиной возникновения мейоза *Caninae* была гибридизация. По его мнению к синтезу мейоза *Caninae* дошло в результате случайной кумуляции в одной особи, встречающихся в роде *Rosa*, „генов *Caninae*“. Каждый из этих генов, независимо друг от друга, имеет полулетальный характер. Кумулированные же в одной особи создают четко действующий механизм репродукции.

С рассуждений по поводу роли и позиции *R. canina* в рамках секции *Caninae* следует, что она является именно тем видом, в рамках которого мейоз *Caninae* впервые возник. Синтез этого отличительного мейоза произошел очевидно в малой изолированной популяции *R. canina* (фиг. 21). Длительное родственное спаривание вызывая сильный рост гомозиготности привело к проявлению рецессивных генов *Caninae* и со временем их случайное укрупнение в одной особи. Эта особь, располагая отличным типом мейоза, благодаря самопыльности, стала генеративно изолированной от остальной части популяции. Очевидно она могла существовать без этой дегенерированной родственного спариванием популяции давая начало новой популяции с отличительным механизмом репродукции. Форма *R. canina* характеризующаяся нерегулярным мейозом распространяясь скрещивалась несомненно с новыми видами. У большинства гибридных особей имели несомненно место значительные нарушения в течение мейоза, однако, наверное, случалось также, что после достаточно длительного периода интродукции, в случайной особи гибридной популяции возникла вновь кумуляция всех факторов определяющих правильный ход мейоза *Caninae* (фиг. 22). Эта особь благодаря мейозу *Caninae*, была не только способна к размножению, но и расщеплению признаков в потомстве. Новая, начатая ею популяция включала в результате в себя целую гамму форм осцилирующих в морфологическом отношении между исходными формами (фиг. 22 - 23).

Ресинтез мейоза *Caninae* встречался вероятно у случайных особей в гибридных популяциях. В некоторых случаях полный набор генов получали особи морфологически сходные с *R. canina*, в иных напоминающие вторую исходную формы (из секций *Rosa*, *Synstylae* или *Cinnamomeae*) а в еще иных стоящие ± посередине между исходными формами. Отсюда, наверное, происходит различная „морфологическая дистанция“ между *R. canina* и остальными видами секции *Caninae* (фиг. 24).

Единственным по всей вероятности четким видом секции *Caninae* является *R. canina*. У истоков секции она была очевидно таксоном мало изменчивым, морфологически выравненным. Свой нынешний большой полиморфизм у нее возник благодаря интродукции. Скрещиваясь со многими видами принадлежащими к различным систематическим группам она не только способствовала возникновению секции *Caninae*, но также дополнила свой генный фонд. Она повысила не только предел своей морфологической изменчивости, но также и рамки экологической толерантности. Это имело

очевидно решающее влияние на темп распространения и нынешний вид ареала (фиг. 25).

Безуспешность попыток имеющих целью внутреннюю классификацию секции *Caninae* является, по мнению автора, следствием применения слишком традиционных методов. Хотя гибридное происхождение секции *Caninae* не подлежит сомнению, ожидается однако, что таксоны этой секции должны быть так же выравненными как и „хорошие” виды. Повсеместно считается, что причиной нынешней изменчивости таксонов *Caninae* является вторичная гибридизация между якобы „чистыми” когда-то видами секции. По мнению автора, таксоны *Caninae* за исключением древней *R. canina* никогда не были чистыми видами. От своих истоков они имеют структуру характерную для гибридной популяции. Формы относимые к вторичным гибридам между „чистым” видом и *R. canina* являются в значительном большинстве расщепленными особями, в которых кумулировалось большинство признаков *R. canina* являющегося одним из исходных видов. Вопреки распространенному мнению формы считающиеся чистыми являются также расщепленными особями, однако с той разницей, что в них преобладают черты другого исходного вида (из секции *Rosa*, *Synstylae* или *Cinnamomeae*). И одни и другие равноценные связаны общим происхождением, элементами той же гибридной популяции. Попытки их разделения неизбежно обречены на провал.

Из исследований автора проведенных в рамках всей секции *Caninae* следует, что на практике возможным является выделение около 20 совокупностей форм (гибридных популяций) которые условно можно отнести к викам. Их можно охарактеризовать морфологически, географически и экологически. В основном они соответствуют видам описанным в трудах Христа (Christ 1873); Буланжера (Boulenger 1924, 1932); Уолей-Дода (Wolley-Dod 1939 - 31) и Келлера (Keller 1931). Довольно существенные различия между предлагаемым этими авторами разделением секции *Caninae* и подходом представляемым автором проявляются в интерпретации морфологического диапазона отдельных видов классификации многих форм и т.д. По мнению автора введение концепции микровида в случае секции *Caninae* не оправдано ни с теоретических ни с практических соображений. Оно ведет лишь к увеличению числа видовых названий. Большая морфологическая стабильность многих местных форм, которая создает видимость оправданности концепции микровида является результатом лишь большой гомозиготности этих форм вызванной их изоляцией и самоопылением.

Селекционное превосходство мейоза *Caninae* над регулярным мейозом проявляется отчетливо в случае большого расстояния особей и на вторичных территориях с измененной естественной растительностью. Благодаря этому мейозу и значительному внутреннему экологическому разнообразию, виды секции *Caninae* обладают способностью быстрой колонизации новых, зачастую значительно деградированных местообитаний. Положительное влияние такого типа размножения имеет однако лишь временный характер. Ограничение конъюгации двумя геномами и самоопыление в большой степени затрудняют обмен генов в рамках секции *Caninae*. Поэтому мало вероятным является, чтобы секция *Caninae* образовала более высокую таксономическую единицу род или даже подрод. В этом отношении секция *Caninae* является специфическим „тупиком эволюции”.

В следующей части работы автор представляет эволюционные течения для всего рода *Rosa*. По его мнению непосредственный предок роз был очевидно небольшим, сильно колючим кустарником с сухим не образующим мякоти гипанциумом, опушенными орешками расположенным в так же опушенном с выпуклым дном гипанциуме (фиг. 26). Густые жесткие волоски хранили очевидно завязи от последствий весенней засухи и одновременно облегчали рассеивание плодов путем эпизоохории. Дальнейшее развитие вело к закрыванию зева гипанция и образованию его мясистых сте-

нок. В результате наступил переход от эпизоохорного способа рассеивания к более эффективному эндозоохорному.

Род *Rosa* обособился вероятнее всего в умеренной зоне северного полушария, в относительно теплых районах характеризующихся однако периодическим разнообразием осадков и температур в течение года. Отсюда он дошел как в полупустынные так и в районы полярного круга. Самой большой трансформации он подвергся в условиях субтропических лесов, где образовал обширную группу лиановидных форм, а также в условиях полупустынь, где возникла его самая ксерофитная форма *R. persica* Mchx.

Последние разделы работы посвящены практической классификации секции *Caninae*. Секция *Caninae* не образовала собственных, свойственных только ей черт, более того, такие постоянные черты в группах с ней сходных как например ширина зева гипанция, позиция и прочность чашелистиков изменяются зачастую у *Caninae* даже в рамках одного и того же вида. Самой частой причиной недоразумений в классификации секции *Caninae* является, по мнению автора, переоценка таксационного значения многих признаков. В действительности ни один из них рассматриваемый в отдельности не может являться основанием разграничения таксонов секции *Caninae*. Они могут быть разделены лишь опираясь на весь комплекс признаков, из различные сочетания или различную степень их встречаемости.

Помещенный в конце работы конспект секции *Caninae* состоит из ключа для определения видов, наиболее часто встречающиеся синонимы, морфологические описания, карты общего размещения, таксономические заметки, а также рисунки с изображением наиболее часто встречающихся форм отдельных таксонов.