

STEFAN KRUPKO

## PRZYDATNOŚĆ EMBRIOLOGII ROŚLIN DLA USTALENIA EWOLUCYJNYCH LINII ROZWOJOWYCH<sup>1</sup> OKRYTONASIENNYCH

Ważność cech embriologicznych dla ustalenia linii rozwojowych i filogenetyki roślin wyższych rozumiano od dawna. Już Strasburger wypowiadał myśl, że filogenetyczna systematyka powinna się opierać na embriologii. W faktach embriologicznych szukano rozwiązania trudnych zagadnień ewolucji roślin kwiatowych. Uważano te fakty za więcej konserwatywne, mniej uległe wpływom zewnętrznym.

W końcu XIX wieku w oczekiwaniu rozwiązań wielu trudnych ewolucyjnych zagadnień ze strony embriologii, opierano się również na tym, że w pokrewnej dziedzinie, w embriologii zwierzęcej, osiągnięto wspaniałe rezultaty. Na faktach embriologicznych budowano tam szerokie teorie i hipotezy, które nowe formy i nowe paleontologiczne odkrycia zdawały się bez końca potwierdzać. To wyprzedzenie embriologii zwierzęcej zaciążyło na psychologicznej stronie badań embriologicznych w botanice. Od wielu lat ciągle się powtarzał ten sam schemat przenoszenia metod zoologicznych prawie bez zmian na materiał embriologiczny roślinny. Zapominano nieraz o zasadniczych różnicach w budowie samych obiektów embriologicznych zwierzęcych i roślinnych, o znacznie trudniejszym dostępie organów roślinnych dla eksperymentu. To wyprzedzanie zwierzęcej embriologii i supremacja jej do pewnego stopnia nad embriologią roślinną zachowały się nawet do naszych czasów. Jeszcze wciąż wielu embriologów roślinnych spogląda na wyniki zwierzęcej embriologii z pewną cichą zazdrością. Rzecz można, że między obu dziedzinami utrzymał się stosunek jakby między dwiema siostrami: starsza i zdolniejsza, a może tylko szczęśliwsza siostra — embriologia zwierzęca — jest wciąż wzorem do naśladowania dla młodszej siostry — embriologii roślinnej. Rzeczywiście embriologia zwierzęca wyprzedziła roślinną w dziedzinie przejścia ze szczebla embriologii opisowej na szczebel

<sup>1</sup> W poniższym przeglądzie najważniejszej literatury dotyczącej zagadnienia sformułowanego w tytule ograniczamy się do embriologii roślin wyższych, tj. *Angiospermae*, z pewnym pobieżnym uwzględnieniem *Gymnospermae*.

nauki porównawczej. Również przejście do embriologii eksperymentalnej zaszło w zoologii o 15—20 lat wcześniej niż w embriologii roślinnej. Eksperymentalna embriologia roślin wyższych stawia dopiero swe pierwsze, niepewne kroki. Przy tym zapatrzeniu się na przodownictwo embriologii zwierzęcej, przy uznaniu jakby jej supremacji, zapomniano o różnicy w zakresie terminu embriologia w świecie zwierzęcym i w roślinnym. Embriologia roślinna jest terminem dużo szerszym niż embriologia zwierzęca. Obejmuje nie tylko sam rozwój zarodka, do czego właściwie ogranicza się embriologia zwierzęca, lecz również rozwój woreczka zalążkowego, zalążka, pyłku i pylnika; czyli, że w tym tradycyjnym ujęciu, embriologia roślinna wychodzi poza granicę cytologii i wchodzi w obszar anatomii i morfologii organów rozrodczych.

Już pierwsze 25 lat badań embriologii roślinnej przynosi bardzo ważną zdobycz dla ustalenia ewolucyjnych linii rozwojowych. W tym okresie zachodzi ustalenie powszechności występowania woreczka zalążkowego u roślin okrytonasiennych, dzięki pracom Strasburgera i jego szkoły embriologicznej w Jenie. Również w tym czasie ta sama szkoła daje dowody występowania rodni u *Gymnospermae*. Prawdziwy przewrót w filogenetyce tego działu następuje jednak dzięki pracom embriologicznym uniwersytetu w Chicago. Powstaje tam cała szkoła badań embriologicznych i cytologicznych, której założycielami są Coulter i Chamberlain. Z tej to szkoły pochodzi albo pod jej wpływem zostaje dokonane odkrycie plemników u *Ginkgoinae* przez Hiraze (1895) i u *Cycadaceae* przez Ikeno (1896).

Odkrycie to od razu wykazuje niemożliwość rozpatrywania ewolucji nago-nasiennych jako procesu monofiletycznego i oddziela *Cycadaceae* jako grupę najprostszą i najstarszą wśród *Gymnospermae*. Dalsze prace tej szkoły pod kierownictwem Chamberlaina, a potem prace embriologiczne Buchholtza dalej ugruntowują pogląd na polifiletyczne pochodzenie *Gymnospermae*. Dalsze prace nad *Gnetales*, a szczególnie prace Pearsona, profesora Południowo-Afrykańskiego Uniwersytetu w Cape Town nad *Welwitschia*, wyodrębniają ten rząd embriologicznie jako oddzielną linię rozwojową. Stwierdzono, że różni się ona od wszystkich innych *Gymnospermae* zanikiem rodni, a jeszcze nie wchodzi w skład *Angiospermae*, bo nie ma zorganizowanego woreczka zalążkowego, a podwójne zapłodnienie zachodzi u nich tylko wyjątkowo. To, na co przedtem wskazywała morfologia kwiatu i anatomia, potwierdziła w sposób świetny embriologia. Następnie dzięki pracom tej szkoły ustala się ogromne różnice w wykształceniu męskiego gametofitu wśród *Coniferales*. Można tam spotkać przynajmniej pięć typów wykształcenia męskiego gametofitu z niezmiernie pierwotnym typem u *Podocarpus* i *Araucaria*, u których powstaje w pyłku aż do 40 komórek przedroślowych (protaliowych). Ustalenie polifiletycznego pochodzenia *Gymnospermae* i wykrycie powyżej wymienionych faktów należy i dotychczas do najświetniejszych i najtrwalszych osiągnięć embriologii w ustalaniu ewolucji roślin wyższych.

W początkach tego okresu w embriologii *Angiospermae* zachodzi odkrycie, które zupełnie zmieniło poglądy botaników na stosunek nagonasiennych do okrytonasiennych. Oto S. Nawaszyn, profesor Uniwersytetu w Kijowie, odkrywa w 1898 r. podwójne zapłodnienie u okrytonasiennych. Potwierdzają to odkrycie wkrótce Guignard i Strasburger. Następnie prace Nawaszyna i jego uczniów i prace szkoły Strasburgera i Goebela w Monachium dowiodły powszechności występowania tego zjawiska wśród *Angiospermae*. Przed embriologami i filogenetykami powstaje kapitalne zagadnienie: czy woreczek zalążkowy i podwójne zapłodnienie są organami i zjawiskami *sui generis*, powstałymi tylko wśród *Angiospermae*, czy są one dalszym ogniwem przekształceń i redukcji żeńskiego gametofitu *Gymnospermae*? To najważniejsze zagadnienie embriologii roślinnej nie zostało rozwiązane w ciągu 60 lat działalności embriologii w XX wieku. A jednak od ustosunkowania się do tego zagadnienia zależy cała postawa embriologii i filogenetyki w sprawie ewolucji tych dwóch grup świata roślinnego.

W ciągu tego długiego okresu żadna z gałęzi wiedzy botanicznej nie znalazła form przejściowych między najdoskonalszymi formami u *Gymnospermae* a najprostszych formami *Angiospermae*. Zdawało się, że to wielkie odkrycie ujawniło przepaść nie do zapełnienia między tymi dwoma grupami. Coraz dalsze badania licznych embriologów przyniosły bardzo ważne odkrycia, że oprócz 8-jądrowego, monosporialnego woreczka typu *Polygonum*, istnieją jeszcze inne typy. Oto Miss Stephens z Uniwersytetu w Cape Town w 1909 roku odkrywa u *Paenea* woreczek 16-jądrowy, a jej dalsze prace wykazały, że występuje on również i u innych przedstawicieli rodzin *Paenaceae* i *Bruniaceae*, a Miss Pace opisała 4-jądrowy woreczek dla *Cypripedium*. Chociaż rewizja jej pracy przez późniejszych badaczy wykazała, że wynalazczyni popełniła błąd, ten typ woreczka został ponad wszelką wątpliwość stwierdzony i opisany u innych roślin, np. w rodzinie *Onagraceae* i w gatunku *Plumbagella*.

W tym samym prawie czasie, bo w 1908 r. O. Porsch ogłasza swoją interpretację woreczka zalążkowego typu *Polygonum* jako kompleksu 2 zredukowanych rodni. Teoria ta szybko nabiera rozgłosu, zyskuje wielu zwolenników i zdawało się przez pewien czas, że ona wypełni przepaść embriologiczną między *Gymnospermae* i *Angiospermae*. Natrafia ona co prawda na pewne trudności z ustawieniem w ewolucyjnej kolejności coraz nowo odkrywanych typów woreczka zalążkowego, zwłaszcza z 16-jądrowym i 4-jądrowym. Musi mianowicie odpowiedzieć na pytanie, który z nich jest bardziej prymitywny i najbliższy do *Gymnospermae*. Nawet na takie pytanie embriologia roślinna nie była w stanie dać zgodnej odpowiedzi. Natomiast z trudnościami wywołanymi dalszymi odkryciami nowych typów woreczka zalążkowego poradzono sobie czasowo, tworząc naukową klasyfikację tych typów. Pierwszą taką zaproponował Palm i weszła ona do 3 i 4 wydania podręcz-

nika systematyki roślin Wettsteina. Ale wkrótce potem Schnarf ogłosił w podręczniku embriologii swoją ulepszoną klasyfikację, a wreszcie Maheshwari w 1950 r. w podręczniku embriologii roślin okrzytonasiennych ogłosił jeszcze pełniejszą i doskonalszą klasyfikację, która jest obecnie ogólnie przyjęta.

Botanika rosyjska stworzyła swoje próby klasyfikacji woreczków zalążkowych, które zaproponowali Romanow w swej trudno dostępnej w powojennych warunkach tezie doktorskiej, i Modilewskij w języku ukraińskim.

Jednak teoria O. Porscha spotykała z biegiem czasu coraz mocniejszą krytykę i coraz silniejsze argumenty. Nie ma tu miejsca i czasu, żeby je wylizczać; zainteresowany czytelnik znajdzie je w podręczniku embriologii Maheshwariego.

To doprowadziło wielu embriologów do porzucenia jej i przyjęcia teorii «gnetalnej», jako wolnej od błędów logicznych i zgodnej z najnowszymi faktami embriologii. Gnetalna teoria jednak nie mogła pochwalić się znalezieniem przejściowych embriologicznych form między *Gymnospermae* z zanikającą rodnią a najprostszymi formami z *Angiospermae*, które już miały wykształcony woreczek zalążkowy. Również nie mogła teoria gnetalna znaleźć przekonującego przejścia do zjawiska podwójnego zapłodnienia. W tym stanie rzeczy embriologia roślinna raczej wskazywała na niezależne, odrębne powstanie *Angiospermae*, na własnej ewolucyjnej drodze, niezależnej od ewolucji *Gymnospermae*. Pod tym względem była ona w sprzeczności z morfologią porównawczą i filogenetyką, które w tym samym czasie, budując współczesną teorię kwiatu, znajdowały w zdobyczach paleontologii przekonujące przejściowe formy. Na to zasadnicze zagadnienie ewolucji roślin kwiatowych embriologia roślinna nie znalazła dotychczas odpowiedzi, opartej na nowych, przekonujących odkryciach, ale w ostatnich latach przyszła nowa, ciekawa interpretacja już dawniej znanych faktów, zaproponowana przez Gerasimową-Nawaszynową, która próbuje tę lukę wypełnić. Uczona ta już od 10 prawie lat budowała swoją hipotezę, a ostatnie jej sformułowanie podała w tomie III «Problemów Botaniki» z r. 1958. Wychodzi ona z zasady akceleracji, przyśpieszenia rozwoju, zaproponowanej i stosowanej z dużym powodzeniem w anatomii porównawczej kręgowców przez znanego rosyjskiego uczonego Siewiercowa. Stosując tę zasadę Gerasimowa-Nawaszynowa uważa woreczek zalążkowy za żeński gametofit, w którym dojrzewanie do procesu płciowego zachodzi prędzej, nim zdążą się wytworzyć z jego jąder rodnie. Należy zatem rozpatrywać go w stadium wolnych jąder jako «coenocyt», czyli komórczak. Będzie się on formować i dalej różnicować zależnie od miejsca jemu wyznaczonego, ilości dostępnych substancji pokarmowych i niezbędnych czynności. Dalsze jego różnicowanie się nie jest specjalnym, twórczym procesem, typowym tylko dla *Angiospermae*, lecz po prostu wynikiem zastosowania praw fizyko-chemicznych, obowiązujących w czasie mitozy i cytokinezy.

Autorka wylicza te prawa w swojej pracy. Prawa te są już znane i obowiązujące u niższych organizmów, natomiast u *Angiospermae* zaistniały warunki, które inaczej pokierowały tymi prawami. Dowodem tego jest według Gerasimowej-Nawaszynowej fakt, że typowy woreczek zalążkowy może powstawać nie tylko z makrospor, lecz również z innych komórek zalążka.

Rzeczony woreczka zalążkowego u okrytonasiennych jest przede wszystkim wywołany specjalnym typem nagromadzenia się substancji «plastycznych». Oryginalne jest również tłumaczenie autorki powstania podwójnego zapłodnienia. Niezbędnym warunkiem dla zachodzenia tego zjawiska jest to, że oba spermie są jednakowe i żeby ich jądra znajdowały się w stadium niedorozwiniętej (niedokończony) mitozy; a dla takiego stadium zdaniem autorki jest typowe wzajemne odpychanie się jąder. Podwójne zapłodnienie zachodzi czasem również i u nagonasiennych, ale stało się regułą u okrytonasiennych, ponieważ: 1) żeński gametofit w tej grupie wcześniej dojrzewa i jego jądra są mniej więcej równosilne i równouprawnione, 2) łagiewka pyłkowa umożliwia swoim wpływem wejście obu spermów do woreczka zalążkowego wkrótce po ich powstaniu.

Hipoteza Gerasimowej-Nawaszynowej jest mało znana jeszcze poza Rosją i dlatego nie miała wpływu na stosunek embriologii do zagadnień ewolucji kwiatowych. Niewątpliwie spotka się ta teoria z dużą krytyką, ale również niewątpliwie jest, że ta wybitna uczona zaproponowała pierwszą od czasów Porscha przekonującą i oryginalną teorię, która stawia most między embriologiczną budową *Gymnospermae* i *Angiospermae* i czyni dopuszczalnym i z embriologicznego punktu widzenia wspólne pochodzenie obu wielkich grup, aczkolwiek sama autorka rozwój i powstawanie mniejszych grup wewnątrz *Angiospermae* uważa za polifiletyczne, stojąc w tej sprawie po stronie takich rosyjskich systematyków, jak Iljin, Krysztofowicz, Pierwuchin. Dodajmy do tego, że Gerasimowa-Nawaszynowa ma także swoisty pogląd na powstawanie męskiego gametofitu u *Angiospermae*, również niewątpliwie pobudzający do krytyki i dyskusji. Jej zdaniem jest to jaskrawy przykład zasady akceleracji. Gdy mówimy o dojrzałym pyłku, nie powinniśmy go nazywać mikrosporą, bo w pierwszej pomejotycznej mitozie cała komórka rozdzieliła się na dwie. Generatywna komórka nie jest homologiem plemni. Można ją co najwyżej homologizować z produktem pierwszego podziału w pyłku nagonasiennych i z niczym innym.

Jak zauważyliśmy powyżej, poglądy Gerasimowej-Nawaszynowej sformułowane w 1958 r. nie mogły jeszcze zaważyć na embriologii roślinnej poza Rosją, nie mogły również wpłynąć na jej ewolucyjne zastosowanie. Embriologia roślinna w 3 i 4 dziesięciolecie naszego stulecia znajdowała się w wyraźnym kryzysie metodycznym i ideologicznym, pomimo nowoodkrytych faktów i coraz większej liczby gatunków zbadanych embriologicznie.

Kryzys, że tak powiemy, ideologiczny, powstał głównie na tym tle, że

zauważono, iż cechy embriologiczne nie mają uniwersalności. Charakteryzowały one dobrze mniejsze jednostki taksonomiczne. Ich występowanie czasem było sprzeczne z hierarchią ewolucyjną innych cech. Stąd zaczęto mówić nie o przydatności ich dla ewolucji kwiatowych, lecz o przydatności dla systematyki niższych jednostek taksonomicznych.

A z tego wynikała potrzeba ustalenia jakiejś skali cech embriologicznych według ich przydatności dla systematyki, zgodnie z większą lub mniejszą stałością i uniwersalnością. Trzeba było ustalić również, które z cech embriologicznych i w jakich jednostkach taksonomicznych należy uważać za pierwotne, a które za postępowe lub doskonalsze. Próbowano nawet ustalić pewną hierarchię cech embriologicznych, lecz ta okazała się niezmiernie zmienną, zależną od miejsca w systemie i od jednostki taksonomicznej, w której występowała. Przytoczymy tu dla ilustracji jeden tylko przykład. Ta sama cecha, 16-jądrowy woreczek zalążkowy, który dotychczas charakteryzuje wiernie rząd *Myrtales*, okazuje się w rodzinie *Euphorbiaceae* cechą drugorzędną, związaną tylko z pewnymi gatunkami.

Stąd powstały listy cech embriologicznych ustalone przez różnych embriologów, a bynajmniej nie uznawane powszechnie. Jedną z pierwszych ogłosił Schürhoff (1924). Do tej sprawy wrócimy jeszcze nieco później. Kryzys metodyczny ujawniał się stopniowo w kilku dziedzinach. Przede wszystkim nastąpiły w tym czasie narodziny embriologii porównawczej. Kiedy zaszło przejście od embriologii czysto opisowej do porównawczej, trudno teraz ustalić. Ale musimy się liczyć z tym, że ostatecznie zwyciężył pogląd, że tylko studia oparte na dużym materiale porównawczym uprawniają do wniosków i zaleceń systematycznych i filogenetycznych. Stąd ciągnęła troska, że się zbadało za małą liczbę gatunków dla budowania embriologicznej charakterystyki nadrzędnej jednostki taksonomicznej. W tym samym okresie, dzięki pionierskim pracom Souègesa w 3 i w 4 dziesięcioleciu wyłoniła się nowa gałąź embriologii roślinnej — embriologia sensu stricto, badająca i opisująca tylko sam zarodek. Johansen i Wardlaw swoimi książkami spopularyzowali dla niej termin «embriogenii».

Na początku były to owocne wysiłki tylko jednego człowieka, prof. René Souèges. Wkrótce powstała cała szkoła. Souèges zbudował rozległą klasyfikację zarodków dzieląc je na periody, typy, podtypy itd., obejmującą przeszło 36 jednostek klasyfikacyjnych różnego stopnia. Oparł on swoją klasyfikację na kierunku powstawania pierwszych błon w zygocie, na stopniu rozbudowy pochodnych obu komórek dwukomórkowego zarodka, na liczbie pięter komórek, liczbie komórek w tych piętrach i kolejności ich powstawania. Sformułował on 5 praw zasadniczych embriogenii, które zostały uznane nie tylko przez jego uczniów i zwolenników, ale nawet przez takich wybitnych embriologów jak Schnarf i Donald Johansen, który je włączył do swego podręcznika embriologii. Prace Souègesa i jego embriogenia

znowu rozbudziły ogromne nadzieje na możliwość szerokiego zastosowania tego typów zarodków nie tylko dla systematyki, ale dla ustalenia szerszych linii rozwojowych. Niewątpliwie powodzenie teorii i metody Souègesa i wybudziły nadzieje na niej oparte w dużym stopniu były wywołane jej podobieństwem do metod klasyfikacji prazarodków zwierzęcych.

Jednak wkrótce nastąpiły wątpliwości i rozczarowania w tej teorii. Souèges na początku swych prac był pewien, że jego jednostki klasyfikacyjne zarodków posiadają uniwersalność i specyficzność, że pewien typ, odkryty w jednym gatunku, będzie występował również u innych gatunków tego rodzaju lub nawet trybu, lub rodziny i że w tej samej jednostce systematycznej już nie wystąpi inna jednostka klasyfikacyjna zarodków. Okazało się niestety, że tak nie jest. D. Johansen w pracy ogłoszonej w «Botanical Review» w 1945 r. i Wardlaw w «Plant Embryogenesis» cytują liczne przykłady zawadzenia uniwersalności i specyficzności typów zarodkowych Souègesa. Oto parę przykładów: Johansen wymienia, że typ zarodków *Onagrad* znaleziono aż w 6 różnych jednostkach systematycznych, bynajmniej nie bliskich sobie. Jakowlew (1946) natomiast wylicza przeszło tuzin jednostek taksonomicznych w obu klasach dwu- i jednoliściennych, w których występuje typ *Onagrad*. Rodzina *Cruciferae* ma aż dwa typy zarodków. Natomiast typy *Onagrad* i *Asterad* występują wśród przedstawicieli dwu rodzin *Gramineae* i *Liliaceae*.

Wobec tych faktów Wardlaw wyraża zdanie, że klasyfikacja Souègesa i nawet oparta na niej ulepszona klasyfikacja zarodków D. Johansena (1950) mają małą przydatność dla systematyki roślin, lecz że nie można jej odmówić dużej wartości dla opisów porównawczych zarodków i porównania różnych ich stadiów rozwojowych. Trudno więc nie zgodzić się z dużo wcześniej wypowiedzianym poglądem Schnarfa (1937), pełnym rezygnacji, że klasyfikacja Souègesa, aczkolwiek jest dużym postępem embriologii, ma w systematyce zastosowanie ograniczone raczej do charakterystyki małych jednostek taksonomicznych, np. gatunków.

Wardlaw cechuje w jego książkach niezmierna ostrożność w wypowiedzianiu uogólnień i obiektywność w krytyce. Gwoli tej obiektywności, dając liczne przykłady nieudatnego stosowania klasyfikacji Souègesa, Wardlaw też podaje jeden przykład przydatności tej klasyfikacji dla uzyskania szerszego poglądu i porównania większych taksonomicznych jednostek. Mianowicie przytacza on pracę A. Lebèque'a (1952), w której autor zajął się wyjaśnieniem metodą embriologiczną stosunku systematycznego rodzin *Rosaceae* i *Saxifragaceae* z rzędu *Rosales* z jednej strony, a rodzin *Cruciferae* i *Resedaceae* z rzędu *Rhoeadales* z drugiej strony. Chodziło autorowi o to, czy metodą porównania typów i rozwoju zarodków różnych przedstawicieli tych rodzin uda się wyjaśnić, czy te dwie pierwsze rodziny wywodzą się z *Rhoeadales*. Tego można było spodziewać się na podstawie poglądu Hutchisona

(1926), że część *Rosales*, mianowicie *Saxifragaceae*, i *Rhoeadales* pochodzą od *Ranales*. Hutchison bowiem uważał, że *Archichlamydeae* można sprowadzić do dwóch linii rozwojowych: drzewiastych, pochodzących od *Magnoliales*, i zielnych, pochodzących od *Ranales*. Przyznawał on, że obie linie rozwojowe zachodzą jedne na drugą, a więc np. wśród *Rosaceae* są formy drzewiaste, a również występują zielne.

Żeby do tego zagadnienia zastosować kryteria embriogeniczne, trzeba było ustalić wpieryw, jakie cechy w zarodku należy uważać za prymitywne, jakie za postępowe. Lebèque zakłada, że doskonalsze, postępowe zarodki są te, u których zróżnicowanie następuje wcześniej; za prymitywne uważa zarodki, gdzie zróżnicowanie następuje później. U podstawy swoich rozważań i porównań stawia on zasadę wczesności, «principle of precocity». Przyjęcie przez Lebèque'a tej zasady wprowadza nowy, zdrowy czynnik porównawczy, który — moim zdaniem — zdecydował o powodzeniu jego badań, a czego nie uwydatnia Wardlaw w swojej relacji o tej pracy. Po przyjęciu tej zasady metoda i klasyfikacja Souègesa staje się już nie głównym, lecz drugorzędym narzędziem. Staje się ona metodą opisową, sposobem doprowadzenia różnych stadiów rozwojowych do jednego porównalnego poziomu, jak to już sądził Schnarf (1957). I jako taka, w zagadnieniu opracowywanym przez Lebèque'a spełnia dobrze swoją rolę.

A teraz rozpatrzmy przykłady stosowania tej zasady, najpierw w rodzinie *Cruciferae*. Zarodek *Capsella* wcale nie jest typowy dla tej rodziny, bo większość rodzajów ma wydłużone nitkowate suspensory. Hypofysis zarodka powstaje w rodzaju *Cardamine* z piątej generacji komórek, u *Sisymbrium* z czwartej, u *Draba verna* z trzeciej. Więc najdoskonalszym i najbardziej zaawansowanym embriogenicznym typem jest *Draba*.

Następnie, typy zarodków w rodzinie *Resedaceae* są bardzo podobne do zarodków *Cruciferae*, ale mają wcześniejsze zróżnicowanie. Embriogenicznie więc *Resedaceae* są rodziną doskonalszą, a *Cruciferae* w porównaniu z nimi bardziej prymitywną. Te wnioski są zgodne z poglądami systematycznymi Hutchisona.

A oto dalszy przykład z tejeże pracy: między drzewiastymi i zielnymi *Rosaceae* zachodzi duża różnica w typie zarodków. Ale chociaż wśród zielnych *Rosaceae* jest duża różnica w budowie kwiatów, jest również zdumiewająca jednostajność w budowie zarodków. Jako typowy dla zielnych *Rosaceae* można uważać typ zarodka u *Geum urbanum*.

Pod względem embriogenicznym drzewiaste rodzaje *Rosaceae* stoją niżej niż zielne. Najniższe typy zarodków wśród drzewiastych form mają *Malus*, *Pyrus*, *Crataegus*. Więcej postępowe typy zarodków mają *Fragaria*, *Potentilla*, *Geum*, najwyżej zorganizowanym zarodkiem wyróżnia się *Spiraea*. *Rubus* i *Rosa* mają zarodki pośredniej doskonałości. Zdaniem Lebèque'a embriogeniczne różnice między *Crataegus* i *Spiraea* są większe niż między *Cruciferae*



i *Resedaceae* lub niż między *Saxifragaceae* i *Crassulaceae*. Między *Saxifragaceae* i *Rosaceae* istnieją duże embriogeniczne różnice; zarodki *Saxifragaceae* należą do 2 periodu Souègesa, a zarodki *Rosaceae* do jego 3 periodu. Typ zarodka w rodzinie *Saxifragaceae* ma duże podobieństwo do typu zarodka u *Myosurus* (z rodz. *Ranunculaceae*), a rodzina *Cruciferae* embriogenicznie też jest bliska *Myosurus*.

Zatrzymaliśmy się na pracy Lebèque'a, jako na przykładzie dodatnim, w którym embriogenia, metoda i klasyfikacja Souègesa dzięki szczęśliwemu połączeniu z nowym kryterium «principle of precocity» daje owocne wyniki; pozwala robić wystarczająco pewne wnioski o pochodzeniu i miejscu w systemie już nie tylko gatunków lub rodzajów, ale całych rodzin. Nie znaczy to jednak, że ta praca będzie wolna od krytyki. Przede wszystkim wielu obecnych embriologów zrobi słuszny zarzut, że Lebèque sprzeniewierzył się już zasadzie sformułowanej przez Schnarfa, która zaleca nie opierać szerszych wniosków na jednej cesze embriologicznej, a na możliwie szerokim kompleksie takich cech. Ten pogląd podzielają tacy wybitni embriologowie jak Maheshwari, Mauritzon, Arnoldi-Poddubnaja, Modilewskij.

Innym przedmiotem krytyki jest zgodność z systemem Hutchisona. Na przykład: Mauritzon w pracy z r. 1939 poświęca dużo miejsca wykazaniu niezgodności wielu ugrupowań systematycznych Hutchisona z faktami embriologicznymi. To nie przekona wszystkich filogenetyków, bo nie wszyscy uznają poglądy i system Hutchisona.

Ponadto w pracy z 1952 r. ustalono zgodność z wydaniem pierwszym dzieła Hutchisona (1926); tymczasem jest już następne wydanie, o którym wiadomo, że Hutchison wprowadził dużo w nim zmian. Niewątpliwie jest tu niezbędne porównanie zgodności wyników badań Lebèque'a z nowszymi poglądami Hutchisona. Te uwagi nie zmniejszają wcale dużej wartości próby podjętej przez Lebèque'a.

Zupełnie w innym kierunku użył embriologii dla rozważań nad ewolucją roślin kwiatowych rosyjski uczony Jakowlew (1946). Badacz ten zna dobrze systemy Souègesa i Johansena, ale ma do nich krytyczny stosunek. Dla Jakowlewa najciekawszym stadium w zarodkach jest proembrio i jego pierwsze przekształcenia.

Studiując te stadia w pracach Souègesa, a również innych autorów, Jakowlew znajduje na ich rysunkach u jednoliściennych zaczątki obu liścieni, w postaci małych uwypukleń, czasem nawet rozdzielonych bruzdką. Potem jeden z tych zaczątków zaczyna rozwijać się i rosnąć prędzej, zajmuje szczytowe położenie, a drugi zaczątek usuwany na bok pod naciskiem pierwszego zatrzymuje się w rozwoju i zanika. Taki przebieg Jakowlew stwierdził na rysunkach prac Souègesa u *Funkia ovata*, *Luzula Forsteri*. Wreszcie to samo autor stwierdził na własnym materiale, badając to stadium i *Triticum vulgare* var. *lutescens*. Tu również na krótkotrwałym stadium proembrio

zakładają się najpierw dwa zaczątki, z których tylko jeden rozwija się dalej, zajmując szczytowe położenie i tworząc ostatecznie coleoptile i scutellum, a drugi zaczątek wcześniej zanika. Jakowlew przypuszcza, że takie stadium trwa krótko i dlatego bywa ono zwykle przeoczone przez badaczy. Ze swoich spostrzeżeń Jakowlew wyprowadza bardzo daleko sięgające wnioski o pochodzeniu i ewolucji dwuliściennych i jednoliściennych. Sądzi on, że dwuliściennosc jest pierwotnym zjawiskiem, a jednoliściennosc jest wtórnym. Jednoliściennosc pochodzi od dwuliściennosci przez zanik zaczątku drugiego liścienia w stadium proembrio. W tym widzi Jakowlew dowód, że w ogóle wszystkie jednoliścienne powstały z dwuliściennych. Jak widzimy, embriogeniczne badania doprowadziły Jakowlewa do bardzo ważnego zagadnienia ewolucji roślin, może najważniejszego. Szkoda tylko, że jego śmiałe wnioski są oparte na tak małej liczbie zbadanych gatunków. Dziwne jest jednak, że praca Jakowlewa nie wywołała szerszych odgłosów poza Rosją. Tym bardziej, że w 1950 r. ogłosił on nową pracę, w której daje próbę użycia cech bielma traw dla wewnętrznej systematyki tej rodziny. Nowość tej pracy polega na tym, że przed nim ogół embriologów uważał, że wszystkie trawy posiadając ten sam nuklearny typ bielma, mają je wszędzie o niezmiernie jednostajnej budowie.

Jakowlew próbuje wykazać, że jest inaczej, przynajmniej jeżeli wykorzystamy się cytologiczne cechy komórek bielma np. budowę ziaren skrobi i typy ich powstawania.

Dobrze jest tutaj przypomnieć, że taki ostrożny autor, jak Mauritzon (1939), wśród wielu zalecanych ostrożności w używaniu pojedynczych cech dla celów systematyki i filogenetyki, przypomina, że w rodzinie *Solanaceae* występują wszystkie 3 główne typy bielma; u zbadanego przez niego *Tamarix terandra* w tym samym osobniku w różnych zalążkach występują też wszystkie trzy typy bielma.

Od embriologii wróćmy teraz do ogólnej embriologii roślin i do sprawy listy cech embriologicznych w związku z ich przydatnością dla ewolucji i systematyki roślin kwiatowych. Taką listę podał Schürhoff (1924), kładąc szczególnie nacisk na cechę 3-jądrowych pyłków. Uważa on, że trójjądrowość jest mocną cechą postępową, że nigdy nie stwierdzono wtórnego wytworzenia się dwujądrowości pyłku wśród gatunków o 3-jądrowych pyłkach.

Następnie Schnarf podawał taki spis cech kilka razy (1933, 1937 i w swojej książce «Embryologie der Angiospermen»). Wreszcie Maheshwari (1950) w swoim podręczniku embriologii w rozdziale XI również podaje tego rodzaju listę, najwidoczniej nie bez wpływu Schnarfa. Ta lista głównych cech embriologicznych, ważnych dla systematyki i filogenetyki roślin zyskała powszechne uznanie. Wymienia ona następujące cechy: 1) warstwa tapetalna pylnika, 2) typ podziału macierzystej komórki pyłku, 3) morfologia, rozwój, i wewnętrzna organizacja dojrzałego pyłku, 4) rozwój i bu-

dowa zalążka, 5) kształt i wykształcenie ośrodka zalążka (nucellus), 6) wykształcenie i liczba komórek żeńskiego gametofitu; 7) megasporogeneza i rozwój woreczka zalążkowego, liczba megaspor zużyta na budowę woreczka zalążkowego, liczba mitotycznych podziałów, doprowadzających do dojrzałego woreczka, 8) kształt i wewnętrzna budowa woreczka zalążkowego, liczba jąder i komórek, przetrwanie czy wczesne zanikanie synergid i antypod, ich liczba, haustorie woreczka, 9) przejście łagiewki i jej rozgałęzienia w zalążni, szczegóły zapłodnienia, 10) bielmo i jego typ, haustoria bielmowe, 11) zarodek, 12) nienormalność i odchylenia w budowie woreczka i procesu płciowego.

Naturalnie ta lista też nie jest wolna od krytyki i komentarzy. Na przykład Wardlaw w swojej książce, nie bez ironii zauważa, że na 12 cech wymienionych, tylko jedna cecha tyczy się embriologii. W każdym razie sam Maheshwari i wszyscy przodujący embriologowie są zgodni, że takie listy można stosować, zawsze mając na uwadze zastrzeżenie Schnarfa (1937), że żadna współczesna praca embriologiczna o celach filogenetycznych czy systematycznych nie może opierać się na jednej cesze. Dla wyprowadzenia trwałych wniosków trzeba opierać się na kompleksie cech embriologicznych, jak to nazwał Schnarf, na «embriologicznym diagramie». Tylko «embriologiczny diagram» pewnie charakteryzuje gatunek. Tylko porównanie embriologicznych diagramów taksonomicznych jednostek stawia pracę na pewnym gruncie.

Jednak nie mają takie listy zupełnej uniwersalności zastosowania. Zawsze zdarzają się badacze, mający ujemną ocenę wartości dla systematyki pewnych embriologicznych cech. Prowadzi to do tego, że np. Poddubnaja-Arnoldi proponuje wyrzec się używania takich cech, co do których są w pracach przeciwskazania co do ich pewności. Jej zdaniem wypadałoby wtedy wyłączyć z prac embriologicznych o celach systematycznych takie cechy jako dyskutowane o spornej pewności dla filogenetyki, jak np. typ tapetowej warstwy, typ bielma, typ powstawania pyłku.

My chcielibyśmy widzieć dołączenie bodaj na 13 miejscu występowania wiązki przewodzącej w integumencie jako cechy pierwotnej, a to zgodnie z opinią Mauritzona (1939).

Można bez trudu wykazać, że te właśnie cechy albo są bardzo wysoko cenione przez innych poważnych autorów, np. Mauritzona (1939), albo dość niekonsekwentnie sama Poddubnaja-Arnoldi na nie dalej powołuje się. Poddubnaja-Arnoldi również jest autorką pewnych list cech i zaleceń; mianowicie podaje ona spis cech prymitywnych i przeciwstawny im spis cech postępowych. Przy tym układa te cechy w sensie ogólnych tendencji rozwojowych roślin wyższych, czyli: redukcja gametofitu a równoczesny rozwój sporofitu. A więc w tym ujęciu za prymitywne tendencje należy uważać: większą liczbę jąder i komórek w gametoficie, większą liczbę mitoz, niezbędną do ostatecznego wykształcenia organu, lub niecelowe zużycie

większej ilości substancji pokarmowych, czy też mniejszą zdolność do wyznaczonej czynności. Odwrotnie, w zarodku będzie się uważało za cechy prymitywne: słabsze wykształcenie, mniejszą masę, większą lub dłuższą zależność zarodka od bielma. W tym sensie cechami wyjściowymi, prymitywnymi będą: prosty, gruboosrodkowy («crassinucellate») załazek, dwa integumenty, gruby i mocny ośrodek załazka, występowanie komórki przykrywkowej (tapetowej lub ściennej) w żeńskim archesporze, wielokomórkowy żeński archespor, typ *Polygonum* rozwoju woreczka załazkowego, porogamia, długa przerwa między zapyleniem a zapłodnieniem, długi okres między zapłodnieniem a pierwszym podziałem w zygocie, większa liczba załazków w załazni, brak haustoriów, nasiona z bielmem (a szczególnie z perispermem), zarodek mały, prosty, bez chlorofilu, brak apomiksis, 2-jądrowy pyłek. I odwrotnie, za doskonalsze, postępowe cechy autorka uważa: cienkoosrodkowy, anatropowy załazek z jednym integumentem, mało rozwinięty ośrodek, brak komórki przykrywkowej (tapetowej) w żeńskim archesporze, jednokomórkowy żeński archespor, inne niż u *Polygonum* typy woreczka załazkowego, występowanie różnych haustoriów, mniejszą liczbę załazków w załazni, aporogamię, krótką przerwę między zapyleniem a zapłodnieniem i między zapłodnieniem a pierwszym podziałem w zygocie, i wreszcie między zapłodnieniem a dojrzaniem zarodka i bielma, nasiona bezbielmowe, duży zgięty zarodek z chlofilem, apomiksis, pyłek 3-jądrowy.

Przy zestawieniu tych zaleceń autorki nasuwa się dużo uwag, z których może dla przykładu należy zatrzymać się na następujących: długa przerwa między zapyleniem a zapłodnieniem występuje czasem w najdoskonalszych rodzinach np. u *Orchidaceae*. Aporogamię S. Nawaszyn uważał za cechę bardziej prymitywną niż porogamię.

Sama autorka wzywa do ostrożnego stosowania swoich zaleceń. Ku temu również zmierza i jej uwaga na str. 218, w drugim ustępie od dołu, że w tej samej rodzinie lub w sąsiednich rodzinach mogą występować jednocześnie cechy wyjściowe, pierwotne, obok cech pochodnych, postępowych.

W wielu zasadniczych zagadnieniach ewolucji roślin kwiatowych Podubnaja-Arnoldi ocenia udział embriologii wręcz przeciwnie do stanowiska Gerasimowej-Nawaszynowej.

A więc uważa, że odkrycie woreczka załazkowego i podwójnego zapłodnienia odseperowało zupełnie *Gymnospermae* od *Angiospermae*. Powstała między nimi przepaść, której dotychczas nie zapełniły żadne nowe fakty i żadne teorie. Te same odkrycia przemawiają bezwzględnie za monofiletycznym pochodzeniem *Angiospermae*, bo trudno sobie wyobrazić, żeby te dwa zjawiska w każdej z oddzielnej linii rozwojowych powstawały de novo i po kilka razy w zupełnie identycznej formie.

Również bardzo oryginalne i swoiste są oceny autorki embriologicznych podstaw następujących ewolucyjnych zagadnień.

A więc zdaniem Poddubnaja-Arnoldi embriologia wcale nie przesądza, że *Monochlamydeae* są bardziej prymitywne niż *Polycarpicae*, jak to wielu współczesnych filogenetyków i embriologów przypuszcza. Rzeczywiście, *Monochlamydeae* mają następujące prymitywne cechy: 2-jądrowy pyłek, załączek o dwóch integumentach i grubym ośrodku, wielojądrowy żeński archespor, *Polygonum* — jako typ woreczka załączkowego, długą przerwę między zapyleniem a zapłodnieniem. Ale te cechy również spotykają się pojedynczo u różnych najwięcej postępowych okrytonasiennych. Jednocześnie z nimi występują u *Monochlamydeae* również pojedyncze cechy postępowe np. aporogamia.

Zdaniem autorki współczesne poglądy nie dostrzegają dużych różnic embriologicznych między dwuliściennymi a jednoliściennymi, poza różnicami w budowie zarodka, które występują w późnym stadium jego rozwoju. Johansen (1945) wymienia 6 typów embriogenicznych, które występują w obu klasach. Autorka uważa, że embriologiczne dane wcale nie upoważniają do odróżnienia zrosłopłatkowych od wolnopłatkowych. Z punktu widzenia embriologii lepiej byłoby embriologicznie wyróżnić kilka linii rozwojowych równoległych np. *Guttiferales* — *Ericales*, *Parietales* — *Cucurbitales* — *Campanulales*, *Umbelliferae* — *Rubiales* — *Compositales*.

Poddubnaja-Arnoldi również w swoich końcowych rozważaniach apeluje do ostrożności w wyprowadzaniu sądów na podstawie cech embriologicznych pojedynczych, zaleca opieranie się na «diagramatach» embriologicznych w sensie Schnarfa i na opieraniu porównań na większej liczbie jednostek taksonomicznych. Należy również zachowywać większą ostrożność w budowaniu sądów o jakiejś taksonomicznej jednostce na podstawie różnicy w jednej cesze, chociażby bardzo wyraźnej, bo może tu zajść: 1) że ta cecha jest szczytowym etapem pewnej linii rozwojowej, a my o tym nie wiemy, bo ją zauważyliśmy tylko w jednej taksonomicznej jednostce. Trzeba wtedy zebrać materiał dla opracowania tego tematu obejmujący większą liczbę jednostek. 2) Może również zdarzyć się, że ta jednostka taksonomiczna została niesłusznie dołączona do grupy taksonomicznej i właśnie ta wyraźna pojedyncza cecha może dowodzić tej niesłuszności, a my o tym nie wiemy, badając tylko tę jedną jednostkę taksonomiczną.

Wreszcie autorka zastanawia się, dlaczego w ostatnich czasach daje się zauważyć jakby zawężenie przydatności cech embriologicznych dla systematyki i filogenetyki roślin, i wymienia poniższe przyczyny dla tego stanu rzeczy: 1) w tej samej naturalnej grupie spotykają się różne typy wewnętrznej budowy; 2) ewolucja cech embriologicznych nie jest równoległa do ewolucji cech zewnętrzno-morfologicznych; 3) podobne cechy embriologiczne występują w różnych jednostkach taksonomicznych, czasem odległych od siebie, a w tej samej jednostce taksonomicznej można spotkać kilka różnych, czasem sprzecznych cech embriologicznych; 4) embriologia współczesna zbadała

za mało jednostek systematycznych, a poszczególni embriologowie za mało dbają w swoich pracach o powiązanie z systematyką i filogenetyką.

W tym stanie rzeczy cechy embriologiczne mogą decydująco charakteryzować gatunki i rodzaje, a rzadko tylko rodziny.

Z tym pesymizmem Poddubnoj-Arnoldi w zupełnej niezgodzie jest optymizm P. Maheshwari w odczycie wygłoszonym przez niego na VIII Kongresie Botanicznym w Paryżu (1954): «That embryology can be valuable tool for systematic botanist may now be considered as established beyond doubt» (str. 236).

Przytoczmy teraz parę wybranych przykładów przydatności cech embriologicznych dla systematyki i filogenetyki.

Schnarf (1933) uważa, że dobrze ugruntowany embriologicznie jest rząd *Centrospermae* z systemu Wettsteina. Cechy embriologiczne również charakteryzują poszczególne rodziny tego rzędu jako tworzące progresywny szereg ewolucyjny z rodziną *Caryophyllaceae* u szczytu tego szeregu. Za tym, że jest ona najdoskonalsza wśród *Centrospermae*, przemawia występowanie u niej haustoriów woreczka zalążkowego, specjalizacja bielma oraz pewna osobliwość zarodka. Również cechy embriologiczne utwierdzają nas w mniemaniu, że *Centrospermae* są bliskie *Plumbaginales*, bo mają szereg wspólnych cech: 1) w komórce pylnikowej powstaje tylko jeden rząd komórek macierzystych, 2) 3-jądrowe pyłki, 3) w żeńskim archesporze tworzy się komórka pokrywkowa, 4) endotroficzna łagiewka, 5) bielmo jądrowe, (u *Plumbagella* z haustoriami). W jednej tylko cesze te jednostki się różnią: u *Plumbaginales* w pewnych gatunkach występuje 4-jądrowy woreczek zalążkowy. Schnarf uważa to za mniej ważne, ale dla Maheshwariego jest to argumentem przemawiającym, zdaje się, przeciw zbliżeniu *Plumbaginales* do *Caryophyllaceae*.

Schnarf w tej pracy udziela dużo miejsca przestrogom o konwergencji cech embriologicznych.

A oto inny przykład podany według prac Maheshwariego (1950, 1954). Rodzinę *Empetraceae* w XIX w. próbowano najpierw zbliżyć do *Euphorbiaceae* na podstawie morfologii kwiatu, a potem do rzędu *Sapindales* obok rodzin *Celastraceae* i *Buxaceae*. Wreszcie embriologiczne badania Samuelsona (1913) przesądziły o jej pokrewieństwie z *Ericaceae*, wykazując że *Empetraceae* mają następujące embriologiczne cechy wspólne z *Ericaceae*: 1) brak w pylniku mechanicznej warstwy ze zgrubieniami; 2) tapetowe komórki typu gruczołkowatego, 3) dojrzały pyłek rozsiewa się w tetradach; 4) dojrzały pyłek ma dwa jądra, 5) zalążek z 1 integumentum i z bardzo cienkim ośrodkiem, wkrótce zanikającym, co powoduje, że woreczek zalążkowy jest okryty tylko 1 integumentem, 6) nie ma komórek parietalnych w zalążku; 7) monosporialny i 8-jądrowy woreczek zalążkowy z wcześniej zanikającymi antypodami. Jest on szerszy w mikropylarnym końcu i węższy w chalazalnym; 8) bielmo komórkowe, 9) szyjka rurkowata, 10) bielmo tworzy haustoria

w mikropylarnym i chalazalnym końcu, 11) jednowarstwowa okrywa nasienna, powstająca z zewnętrznej warstwy zewnętrznego integumentu, 12) nasiona białkowe z mięsistym bielmem i prostym zarodkiem. Taki zespół cech spotyka się tylko u *Bicornes*, a *Sapindales* i *Celastrales*, do których próbowano zbliżyć *Empetraceae*, bardzo się różnią od niego embriologicznie.

W rodzinie *Onagraceae* mamy niezawodny przykład przydatności cechy typu woreczka zalążkowego dla systematyki i filogenetyki. We wszystkich rodzajach tej rodziny (patrz poza tym Ishikawa) z wyjątkiem rodzaju *Trapa* stwierdzono monosporialny, 4-jądrowy woreczek zalążkowy, z jednym jądrem polarnym. *Trapa* ma monosporialny, 8-jądrowy woreczek typu *Polygonum* i dobrze rozwinięte haustoria powstające z suspensora. To są cechy, których nie posiada żaden rodzaj w rodzinie *Onagraceae*. Przy bliższym zbadaniu okazało się, że *Trapa* różni się również innymi cechami z resztą rodziny *Onagraceae*. To zestawienie cech przedstawia się następująco:.

*Onagraceae*: zalążnia dolna o 4 komorach, liczne zalążki w komorze, owoc — torebka.

*Trapa*: zalążnia półdolna, jednokomorowa, w każdej komorze po 1 zalążku, owoc — pestkowiec. Nic dziwnego, powiada Maheshwari, że się mnożą teraz głosy systematyków, żądające wyłączenia rodzaju *Trapa* z rodziny *Onagraceae* i stworzenia bodaj dla niej oddzielnej rodziny z jednym rodzajem.

Takich przykładów przydatności embriologii dla systematyki i filogenetyki można przytoczyć dużo więcej, nawet czerpiąc tylko z kilku dzieł sprawozdawczych. Ograniczymy się na teraz do wymienienia tytułu tylko jeszcze jednego zagadnienia.

Przynależność rodziny *Cactaceae* do rzędu *Centrospermae* została ostatecznie ugruntowana embriologicznie dzięki pracom uczniów Maheshwariego w Delhi. Ten sam zespół rozszerza dalej embriologicznie badania tej rodziny.

Uważny czytelnik już zauważył zapewne, że wszystkie powyższe przykłady dowodzą przydatności cech embriologicznych na szczeblu rzędów i rodzin, co dodatnio odbija od pesymizmu Poddubnoj-Arnoldi. My ze swej strony jesteśmy zupełnie i do końca po stronie optymizmu P. Maheshwari. Jednakże ten sam czytelnik może zarzucić naszym wywodom, że wykazujemy właściwie, jak embriologia z okresu śmiałych i owocnych dla szerokich ewolucyjnych zagadnień odkryć i koncepcji, z biegiem czasu przeszła w drugiej ćwierci XX stulecia do opracowywania drobniejszych ewolucyjnych zagadnień, właściwie przeszła ona na usługi systematyki i filogenetyki pomniejszych taksonomicznych jednostek. Może on zapytać się: czy to jest zastój, czy cofanie się embriologii? Przypuszczam, że nasza kategorycznie negatywna odpowiedź będzie zupełnie zgodna z intencjami cytowanych już autorów, jak P. Maheshwari, Mauritson, D. Johansen, Wardlaw,

Lebèque, i cytowanych rosyjskich uczonych, Ten okres w embriologii charakteryzuje ogromne wzmoczenie liczby prac. Nagromadzają one niezbędny materiał dla oparcia nowej wielkiej koncepcji na szerokiej embriologicznej podstawie, wprowadzają one coraz nowe metody do embriologii. Poza tym ten okres jest okresem wielkich oczekiwań, bo się właśnie narodziła nowa gałąź embriologii — embriologia eksperymentalna.

Ukazało się już sporo prac z zakresu eksperymentalnej embriologii ogólnej, jak również z eksperymentalnej embriologii. Wykrywają one zupełnie niespodziewane fizyko-chemiczne prawidłowości, wykazują nieoczekiwaną zgodność na bardzo pierwotnym szczeblu rozwoju zygoty i zarodka między dalekimi sobie organizmami. Jednak prawie wszystkie one nie są wolne od rażących sprzeczności. Eksperymentalna embriologia niecierpliwie czeka na pracę zestawiającą i uzgadniającą jej wyniki. Pracy takiej dla roślin kwiatowych dotąd nie ma. Natomiast wyszła w świat książka Wardława; w której autor miał zamiar omawiać głównie embriogenezę wyższych zarodnikowych roślin, ale ciągle wykracza daleko poza określone sobie granice. Z tego względu jest to książka niezmiernie ważna i dla embriologii kwiatowych, i dziwne jest, że nie ma jej w bibliografii prac Gerasimowej-Nawaszynowej, ani Poddubnoy-Arnoldi.

Wardław stara się ustalić prawa i właściwości najmłodszych stadiów: jaj, zygoty i młodego zarodka, które byłyby wspólne wszystkim działom roślin zarodnikowych i ma nadzieję, że one są wspólne również i takim samym stadiom roślin kwiatowych. Oto są one, w ujęciu tego autora: 1) w jajach dojrzałym albo w bardzo młodej zygocie istnieje polarność w układzie metabolitów. To znaczy, główne substancje są ułożone heterogenicznie. Oto jak się on o tym wyraża: «an accumulation of different metabolites takes place in two diametrically opposite regions, the polarity of the new organism being thereby established» (str. 317), 2) w jajach wolno pływających w wodzie duży wpływ na ustalenie tej biegunowości ma środowisko. W jajach pogrążonych w głębi tkanki taki sam wpływ na zmiany biegunowości może zależeć od fizjologicznej aktywności otaczającej tkanki; 3) w zygocie o ustalonych biegunach, na distalnym czyli wierzchołkowym jej biegunie powstaje ośrodek syntezy proteinów, wzrostu i przemian morfologicznych. Na proksymalnym czyli podstawowym biegunie nagromadzają się substancje osmotycznie czynne, tworzą się tam liczne wakuole; 4) kierunek pierwszej ściany poprzecznej w pierwszym podziale zygoty jest przeważnie poprzeczny do długiej osi zygoty i jest uwarunkowany nagromadzeniem się metabolitów. Podział ten i ta przegroda mają przywrócić zachwianą równowagę komórki przez stworzenie 2 nowych komórek, mniej więcej równych energetycznie i o jednakowej wartości; 5) przy dalszych podziałach przegrody powstają mniej więcej zgodnie z prawem Errera o minimalnej powierzchni; 6) zwykle skutkiem biegunowości zygoty jest wzrost osiowy w starszych stadiach zarodka. W miarę wzrostu



zarodka zaczynają się w nim uwidaczniać wpływy genetyczne i środowiskowe, co naturalnie może doprowadzić do ogromnej różnorodności kształtów i form; 7) kiedy zarodek jest jeszcze mały, ma on doszczytowe stopniowanie (gradient) zmniejszanie się wielkości komórek. Dystalny koniec pozostaje embrionalnym i zostaje zorganizowany histologicznie jako stożek wzrostu. Wyjątkiem od tej zasady są tutaj te glony, które rosną w ogóle interkalarnie; 8) pożywienie pobiera zwykle proksymalna podstawowa część zarodka i dostarcza je ku wierzchołkowi. Wzrost pierwotny ma charakter procesu przyrostowego (accretionary growth).

Z powyższego wykładu widać, że zarodki autotroficznych roślin mają aż 8 wspólnych cech. To wskazywałoby zdaniem Wardława albo na wspólne pochodzenie tych roślin, albo na morfogenetyczny wpływ takich samych fizycznych i chemicznych czynników, albo na rozwój równoległego lub zbieżnego systemu genetycznego. Jak widzimy Wardław, pomimo swego entuzjazmu dla eksperymentalnej morfologii i embriologii, jest bardzo ostrożny. Zapewne, żeby powiększyć ostrożność i obiektywność tego sformułowania czyni dalsze zastrzeżenia w innych miejscach:

1) skoro się uznaje, że auksyny, enzymy, itd. są w ostatecznej konsekwencji zależne od genów, to trzeba uznać, że całe jajo jest systemem chemicznych i fizycznych reakcji zależnych od genów. Skoro jednak geny są tylko dużymi cząsteczkami organicznej substancji, to cały system ostatecznie podlega prawom fizyki i chemii. Oto jak on tę myśl wreszcie streszcza: «As a working hypothesis, a fertilised ovum may be regarded as a complex, gene-determined reaction system». Ale jajo czy zygota jakiegoś gatunku nie jest prostym systemem reakcji. Są to reakcje zorganizowane i kierowane w każdym gatunku swoiście przez pewną organizmową konstytucję, czy może cytoplazmatyczną mikrostrukturę.

2) Różnice w zarodkach między taksonomicznymi jednostkami zależą od genetycznych czynników.

Zupełnie usprawiedliwione byłoby w tym miejscu zapytanie, czy Wardław jednak uważa, że embriologia porównawcza i eksperymentalna nadają się do budowania dużych koncepcji ewolucyjnych i filogenetycznych? Wardław na to odpowiada, że właśnie embriologia eksperymentalna jest powołana w przyszłości do największych rozwiązań ewolucyjnych. Embriologia porównawcza w obecnej chwili jego zdaniem nie może się ważyć na wielkie zagadnienia. Ale pomimo tego używa on w swej książce bardzo ważnych i szerokich uogólnień opartych na embriologii porównawczej. Na przykład uważa za niezmiernie ważną i słuszną inowację wprowadzenia podziału na rośliny z egzoskopicznymi zarodkami i z endoskopicznymi. Wszystkie zarodki z suspensorem są endoskopiczne, bo są one zwrócone swymi wierzchołkami w głąb woreczka zalążkowego lub w głąb prothallium. Egzoskopiczne zarodki albo wcale nie mają suspensora, albo w każdym razie wierzchołkami są zwró-

cone ku szyjce rodni. A więc endoskopiczne są: *Lycopodiales*, *Marattiales*, *Gymnospermae*, i *Angiospermae*. Egzoskopiczne są: *Bryophyta*, *Psilotales*, *Equisetales*, *Isoetales*. *Filicales leptosporangiatae* mają zarodki boczne. Stąd widać, jak istotna dla tej klasyfikacji jest obecność suspensora.

A jednak Wardlaw sam dodaje, że cecha obecności suspensora może być zawodna. Zdarzają się wypadki, kiedy z dwóch najbliższych sobie gatunków jeden ma suspensor, np. *Botrychium obliquum*, a drugi jest jego pozbawiony, np. *Botrychium lunaria*. Ale może być jeszcze gorzej z tą cechą, bo np. u *Angiopteris erecta* są osobniki z suspensorem, a są bez niego. Dodajmy od siebie, że wśród niezaprzeczenie endoskopicznych roślin należących do *Angiospermae* możemy znaleźć rodziny, a nawet rzędy, w których zupełnie na cesze obecności suspensora polegać nie można.

Zestawiając nasze sprawozdanie z książki Wardlawa musimy stwierdzić, że ta niezmiernie ważna i otwierająca szersze horyzonty książka nie zaspokaja naglącej potrzeby w eksperymentalnej embriologii dzieła uzgadniającego sprzeczności i zestawiającego wyniki już wydanych prac. Nie jest to dzieło, z którego możemy się nauczyć, co nam eksperymentalna embriologia dała konkretnego, niezaprzecznego. Takiego dzieła embriologii wciąż potrzeba.

Książka Wardlawa natomiast otwierając szerokie horyzonty na przyszłe zastosowania eksperymentalnej embriologii mówi nam, czym embriogenia powinna być i jakie zagadnienia przede wszystkim ma rozstrzygać. Mimo woli nasuwa się tu przez porównanie dowcipne dictum P. B. Medawara, który omawiając ostatnią książkę Waddingtona o osiągnięciach eksperymentalnej embriologii zwierząt narzeka, że ta książka nie usuwa wielu sprzeczności i nie potrafi objąć jednym systemem wielu faktów i wyraża się, że przypomina ona postaci sztuki teatralnej w poszukiwaniu autora (niewątpliwa aluzja do znanej sztuki dramatycznej Pirandello pod tytułem «Sześć postaci scenicznych w poszukiwaniu autora») lub rozproszonych wydarzeń w oczekiwaniu na zorganizowanie je w akcję. «The facts of embryology are still too much like characters in search of an author, or happenings in search of a plot». Do pewnego stopnia można to powiedzenie zastosować również i do książki Wardlawa.

#### LITERATURA

- Chamberlain C. J., 1935. *Gymnosperms*. Chicago.
- Gerasimowa-Nawaszina E. N., 1958. O gametoficie i o podstawach rozwoju i czynności elementów rozmnażania u roślin okrytonasiennych (ros.). *Problemy Botaniki*, III.
- Jakowlew M. S., 1946. Jednoliściennosc w świetle embriologii (ros.). *Sowietskaja Botanika* XIV, No 6.

- 1950. Budowa bielma i zarodka traw jako cechy systematyczne (ros.). Trudy Bot. Inst. im. Komarowa Ak. Nauk. SSSR, No 1, Seria VII.
- 1958. Zasady wyodrębniania podstawowych embriogenicznych typów i ich znaczenie dla filogenetyki roślin okrytonasiennych (ros.). Problemy Botaniki, III.
- Johansen D. A., 1950. Plant Embryology. Chronica Botanica Comp. Waltham Mass. U. S. A.
- 1945. A critical survey of the present status of plant embryology. Botanical Review, 11.
- Lebègue A., 1952. Recherches embryogéniques sur quelques dicotyledones dialypetalès. Masson. Paris.
- Maheswari P., 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms. Mc Graw-Hill Book Company. New York — London.
- 1954. Embryology of Angiosperms, a fruitful field for research. Compt. Rend. VIII Congrès Intern. de Botanique, Section 8.
- Mauritzon J., 1939. Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Acta Universitatis Lundensis 35.
- Medavar P. B. 1959. Books Review (o książce Waddingtona „Heredity“, 13, part 1, 134.
- Modilewskij J. S., 1953. Embriologia roślin okrytonasiennych. Kijów.
- Ishikawa M., 1918. Studies on the Embryo Sac and Fertilisation in *Oenothera*. Ann. of Bot., XXXII.
- Poddubnaja-Arnoldi W. A., 1958. O znaczeniu embriologicznych badań dla budowy filogenetycznego systemu roślin okrytonasiennych (ros.). Problemy Botaniki, III.
- Pearson H. H. W., 1929. *Gnetales*. Cambridge University Press.
- Schnarf K., 1933. Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Biol. Generalis (Wien). IX, 271.
- 1937. Ziele und Wege der vergleichenden Embryologie der Blütenpflanzen. Verhandl. d. Zool. Bot. Gesellschaft in Wien, 86/87, 140.
- 1929. Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. II. Abteilung, 2 Teil. Berlin. Bornträger Gebr.
- Schürhoff P. N., 1924. Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. Jahrb. f. Wis. Botanik, 63.
- Wardlaw C. W., 1955. Embryogenesis in Plants. London. Methuen & C. Ltd.

*Katedra Botaniki Ogólnej U. A. M. w Poznaniu*