

MIKOŁAJ KOSTYNIUK

O NIEKTÓRYCH CECHACH PROCESU EWOLUCJI UTRUDNIAJĄCYCH USTALENIE POKREWIEŃSTWA RÓŻNYCH GRUP SYSTEMU ŚWIATA ROŚLINNEGO

WSTĘP

Ewolucja roślin to ogromny kompleks zagadnień w małym dopiero stopniu rozwiązanych. Z dwóch wielkich działów świata istot żywych na Ziemi, tj. roślin i zwierząt, dzieje świata zwierzęcego i jego rozwój zostały na ogół znacznie lepiej poznane niż dzieje roślin. Na kopalnym materiale pochodzenia zwierzęcego wykryto główne prawidłowości i cechy ewolucji, w czym w ostatnich czasach wiele zasłużył się amerykański paleontolog G. G. Simpson. Dla niektórych grup systematycznych świata zwierzęcego, jak np. koniowatych udało się odtworzyć stosunkowo dokładnie przebieg ewolucji w postaci paleontologicznych szeregów rozwojowych. Przyczyny słabszego dotychczas poznania historii świata roślinnego dopatrywać się można w większym ubóstwie kopalnego materiału roślinnego, w większej jego fragmentaryczności, no i w mniejszym nieco zaawansowaniu badań paleobotanicznych w porównaniu z paleozoologicznymi (paleobotanika jest młodsza od paleozoologii). Stąd znacznie więcej chyba znaków zapytania, problemów nierozwiązanych mamy obecnie w paleobotanice niż w paleozoologii, choć i tam ich jest nie mało.

Poznanie dróg, kierunków i przebiegu ewolucji świata roślinnego może być, oczywiście, osiągnięte tylko wspólnym wysiłkiem różnych dyscyplin botanicznych, jak morfologia i anatomia porównawcza, genetyka i paleobotanika. Zdaniem jednego z botaników holenderskich, filogenia roślin może dużo spodziewać się od poznania flor tropikalnych, gdyż tropiki tworzą zapewne najstarszy ośrodek roślin kwiatowych i kryją w sobie często formy o stosunkowo pierwotnych cechach budowy. Angielski botanik Sporne (1959) wyraził ostatnio opinię, że «jedynie paleobotanicy dzierżą klucze, które mogą ujawnić przebieg ewolucji». Niestety, z tymi kluczami nie jest jeszcze tak dobrze. Tymi, które paleobotanicy już mają, nie wszystkie zamki się otwierają, a bardzo jest jeszcze daleko do pełnego kompletu tych kluczy. Przyczyna tego stanu rzeczy tkwi we wspomnianej już fragmentaryczności

materiału kopalnego (nie wszystkie rośliny mają szanse przechować się w stanie kopalnym, nie z wszystkich siedlisk i środowisk, nie wszystkie ich organy) oraz w pewnych właściwościach i cechach samego procesu ewolucyjnego utrudniających prawidłową ocenę różnych faktów z zakresu morfologii i anatomii porównawczej. Do właściwości tych należą: 1) paralelizm rozwojowy i konwergencja, 2) nierówne tempo zmian ewolucyjnych, i 3) zjawiska redukcji i upraszczania się różnych organów roślinnych, aż do zupełnego ich zaniku. Zajmiemy się nimi po kolei.

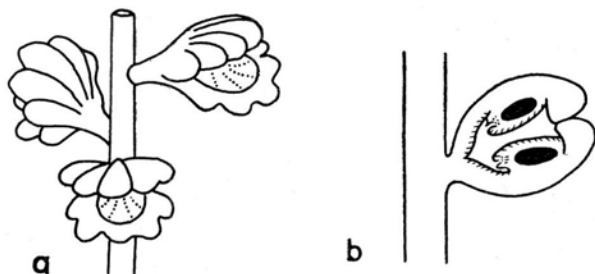
PARALELIZM ROZWOJOWY I KONWERCENCJA

Z paralelizmem rozwojowym czyli niezależnym powstawaniem pewnych cech budowy spotykamy się w świecie roślinnym dość często. Przykładem jego może być wytworzenie naczyń właściwych czyli trachej. Znajdujemy je u okrytonasiennych, gniotowych (*Gnetinae*), niektórych widłaków (*Selaginella*), niektórych paproci (*Pteridium*) i u skrzypów (*Equisetum*). U *Equisetum* znaleziono je dopiero przed kilkoma laty. Występowały one u kilku gatunków, m. in. u *E. arvense*, głównie w międzywęźlach kłączy. (Bierkorst D. W., 1958, American Journ. of Bot. 45, No 7).

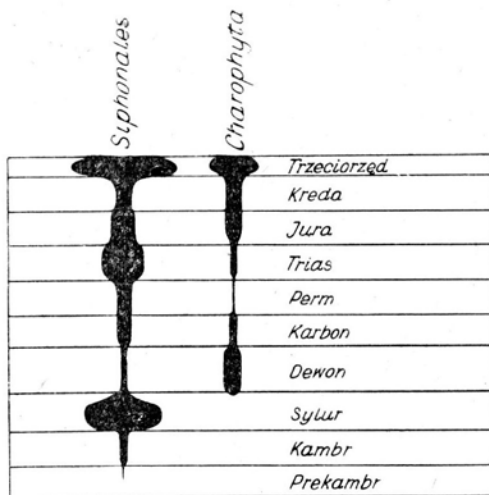
Obecność trachej u *Gnetinae* była długo wykorzystywana jako jeden z argumentów mających przemawiać za pochodzeniem od nich roślin okrytonasiennych, dopóki nie okazało się na podstawie badań anatomicznych, że tracheje *Gnetinae* mają inne pochodzenie niż naczynia okrytonasiennych, powstały bowiem z cewek o jamkach lejkowatych, podczas gdy tracheje u *Angiospermae* pochodzą od cewek typu drabinkowego. Mamy tu zatem do czynienia tylko z równoległością rozwoju, a nie z pokrewieństwem. Podobieństwo naczyń *Gnetinae* do okrytonasiennych jest tylko konwergencją — pisze amerykański botanik I. W. Bailey (1957). Tenże sam badacz zwraca też uwagę na inne fakty równoległego rozwoju w obrębie systemu przewodzącego. Równoległa ewolucja jest — jego zdaniem — bardzo pospolita w obrębie ksylemu roślin dwuliściennych (1957). Tak więc «bliskie podobieństwo budowy może być rezultatem równoległej lub zbieżnej ewolucji — stwierdza Bailey (1951).

Innym przykładem paralelizmu mogą być wachlarzowate, widlastodzielne liście charakterystyczne dla miłorzębowych (*Ginkgoinae*). Przez długi czas sądzono, że kopalne odciski liści tego typu należą bez wątpienia do tej klasy roślin nagonasiennych. Jednakże badania Harrisa wykazały, że żeńskie organy rozmnażania z jury przynależne — jak wszystko na to wskazuje — do tej samej rośliny, co liście zwane *Czekanowskia*, zaliczane do miłorzębowych, są zupełnie innej budowy niż narządy żeńskie niewątpliwych miłorzębowych jak *Ginkgo* czy *Trichopitys*, przemawiając za wyłączeniem rodzaju

Czekanowska z *Ginkgoinae*. Zdaniem Andrews'a (1955) organy te, nazwane *Leptostrobus longus* nie dadzą się zaliczyć do żadnej znanej już grupy roślin nagonasiennych.



Ryc. 1. Żeńskie organy rozmnażania *Czekanowskia* (*Leptostrobus longus*). a — fragment osi z trzema «torebkami», b — torebka w przekroju podłużnym. Według Harris'a (rekonstrukcja)



Ryc. 2. Schemat występowania *Siphonales* i ramienic w geologicznej przeszłości Ziemi oparty na liczebności gatunków. Ponieważ *Codiaceae* nie odgrywały poważniejszej roli, wykres dotyczący *Siphonales* odzwierciedla dobrze ilościowe występowanie *Dasycladaceae*. Według Masłowa (uzupełniony)

Jak one wyglądały? Na dość długiej osi, z drobnymi łuskowatymi liśćmi u podstawy, osadzone były skrętolegle szczególne organy podobne do torebek. Każda z tych «torebek» składała się z kolei z dwóch połówek u dołu zwężonych, podzielonych podłużnymi żebrami na 5 jakby komór. W każdej komorze znajdował się jeden odwrócony załazek, względnie nasienie. Owocowania te, jak już zaznaczono, różnią się tak dalece swą budową od owocowań innych miłorzębowych, a nawet wszystkich roślin nasiennych, że — zdaniem

Harrisa — budzi to poważne wątpliwości, czy rodzaj *Czekanowskia* powinien być nadal zaliczany do *Ginkgoinae*, mimo niewątpliwego podobieństwa do nich w budowie organów rastowych. Według Harrisa mamy tu do czynienia z analogicznym przypadkiem jak u cisa i najbliższych mu rodzajów iglastych, które zgodne są z pozostałymi iglastymi pod względem budowy narządów wegetatywnych, a różnią się od nich wybitnie w odniesieniu do organów żeńskich. Jeżeli do tego dodać, że w obrębie liściowego rodzaju miłorzębowych *Sphenobaiera* stwierdzono dwa zupełnie różne typy budowy kwiatów męskich (u *Sph. furcata* kotkowate, podobnie jak u innych miłorzębowych, a u *Sph. spectabilis* szyszkowate, o grubej osi i tarczowatych pręcikach z licznymi pylnikami po wewnętrznej stronie), to łatwo dojść do wniosku, że terażniejsza systematyka kopalnych miłorzębowych oparta na szczątkach liściowych nie pokrywa się z systematyką opartą na organach rozmnażania, wobec czego będzie musiała ulec rewizji. Wspólny typ morfologiczny liści, to objaw konwergencji. Takich przykładów paralelizmu postaci liści można znaleźć bardzo wiele.

Przykładem równoległości rozwoju jest także podobna budowa organów wegetatywnych u bennetytów i sagowców, co dało podstawę do złączenia obu tych klas roślin nagozalążkowych w jednostkę nadrzędną: sagowcowych (*Cycadophyta*).

Paralelizmu rozwojowego dopatrują się obecnie niektórzy paleobotanicy w kompleksie roślin kopalnych, który obejmujemy nazwą psylofitów. Zdaniem Axelroda (1959) jest to grupa mimo pewnych wspólnych cech zbyt morfologicznie różnorodna, aby mogła być wspólnego pochodzenia. Większość badaczy — pisze on — uważa psylofity za grupę nienaturalną. Mogą one być starą grupą roślin ze sobą niespokrewnionych, które rozwinęły się z różnych grup glonów i przedstawiają różne pierwotne stadia ewolucji. Są to rośliny o charakterze reliktywnym.

Paralelizm rozwojowy i konwergencja mieszają bardzo szyki filogenetykom i paleobotanikom, zmuszając ich do rewizji poglądów na pochodzenie i pokrewieństwo różnych grup systematycznych świata roślinnego. Dopóki wiele faktów z tej dziedziny nie było jeszcze znanych, chętnie poczynając od Haeckla, rysowano monofiletyczne drzewa rodowe świata roślinnego, zbudowane z jednego pnia, który rozdzielał się w górze na coraz większą liczbę gałęzi odpowiadających różnym jednostkom systemu. Później, w obliczu coraz to większej liczby faktów świadczących o równoległym rozwoju, coraz bardziej zaczęła wzrastać liczba zwolenników polifiletycznego pochodzenia wielu grup świata roślinnego. Zamiast drzew rodowych zaczęto coraz częściej rysować krzewy rodowe, tj. schematy, w których nie było już głównego pnia, ale coraz liczniejsze, równoległe do siebie biegnące pędy czy odrośla. Niektórzy zaś botanicy, zrażeni wzrastającymi trudnościami budowy systemu filogenetycznego, bądź uznali wszelkie tego rodzaju próby za fantastyczne

(Lotsy, 1916), bądź zdecydowali się nie zajmować się zagadnieniami filogenezy. Do tych ostatnich należał u nas Dezydery Szymkiewicz, w którego dużym przedwojennym podręczniku botaniki nie znajdziemy żadnych wypowiedzi na temat pochodzenia i pokrewieństwa omawianych w nim grup systemu świata roślinnego poza ustępem poświęconym pochodzeniu okrytonasiennych. Z botaników współczesnych za monofiletyzmem, przynajmniej w odniesieniu do osiowców (*Cormophyta*), opowiada się Lam, natomiast Axelrod skłania się ku przyjęciu polifiletycznego ich pochodzenia.

Jeśli chodzi o dziś istniejące klasy paprotników, to według Pichi-Sermollego najwięcej argumentów przemawia za monofiletycznym ich pochodzeniem. Ale nie psylofity były ich przodkami. Psylofity rozwinęły się równoległe do nich i wymarły, nie pozostawivszy po sobie bezpośrednich potomków w innych klasach roślin naczyniowych. Wspólnych przodków ich należy, zdaniem tego badacza, szukać w kambrze lub nawet w prekambrze.

Na marginesie poglądu kwestionującego pochodzenie pozostałych klas paprotników od psylofitów, można zauważyć, że bierze on pod uwagę dziś znane psylofity, które występowały w górnym sylurze i w dewonie. Nie jest jednak wykluczone, że zostaną znalezieni o wiele starsi tacy ich przedstawiciele, których można będzie uznać za protoplastów wszystkich paprotników, względnie roślin naczyniowych. Sprawa jest otwarta.

Za wyraz równoległego rozwoju uważa Pichi-Sermolli także morfologiczne podobieństwo paproci zarodnikowych do paproci nasiennych. Według niego obie te klasy roślin naczyniowych rozwinęły się równoległe do siebie, a ewentualnych wspólnych ich przodków doszukiwać się należy w czasach przedsylurskich, może w kambrze. Tego samego poglądu jest też belgijska paleobotaniczka Zuzanna Leclerq.

Przykładem równoległej ewolucji ma być także powstanie trachej u jedno- i dwuliściennych, gdyż obie te klasy roślin okrytonasiennych oddzieliły się od siebie, zdaniem Cheadle'a, jeszcze przed wytworzeniem się tychże trachej.

Równoległy rozwój niektórych cech budowy w obrębie pewnej grupy systemu jakkolwiek nasuwa przypuszczenie polifiletyzmu, nie jest jeszcze sam w sobie jego dowodem. Tak np. paralelizm rozwojowy w odniesieniu do organów wegetatywnych u *Taxales* z jednej strony, a reszty iglastych z drugiej nie wyklucza możliwości pochodzenia obu tych grup, a zatem wszystkich iglastych od jakichś wspólnych przodków.

NIERÓWNE TEMPO ROZWOJU EWOLUCYJNEGO

Jeśli rozpatrujemy budowę jakiejś rośliny, to stwierdzamy, że nie wszystkie jej organy i tkanki znajdują się na tym samym stopniu ewolucyjnego rozwoju, ale że niektóre z nich są w porównaniu z pozostałymi na niższym

poziomie, jakby zacofane. Świadczy to, że ewolucja różnych części organizmów nie odbywała się w jednakowym tempie, z jednakową szybkością. Przykładów na to można znaleźć bardzo wiele. Kombinacja cech pierwotnych i zaawansowanych występuje np. według Arnolda u pewnych chsagowców, jak *Dioon*, *Encephalartos* i *Microcycas*. U tego ostatniego gametofit męski uważany jest za najbardziej pierwotny ze wszystkich nasiennych, podczas gdy przedrośle żeńskie jest najbardziej zaawansowane ze wszystkich sagowców. Tak więc rodzaj zaawansowany pod względem jednych cech może być pierwotny w odniesieniu do drugich.

U drzew liściastych mających w pniu naczynia ułożone koncentrycznie i o dużej średnicy w drewnie wiosennym (tzw. drewno pierścieniowocewowe), co jest cechą zaawansowaną, znajdujemy w korzeniach naczynia ułożone bezładnie i o znacznie mniejszej różnicy szerokości między drewnem letnim a wiosennym. Jest to cecha pierwotniejsza, starsza. U cedru, którego jamki lekowate na cewkach pnia są naprzeciwległe (o ile występują w dwóch rzędach), mogą występować w korzeniu jamki ułożone naprzemianległe, czyli tzw. araukariowego typu, co jest cechą ewolucyjnie starszą, pierwotniejszą. Drewno korzenia okazuje się w tych przypadkach bardziej konserwatywne niż drewno pnia.

U pewnych dwuliściennych roślin szerokie tracheje, co jest cechą zaawansowaną, mogą mieć poprzeczne ściany wprawdzie prostopadłe, ale o przebiegu drabinkowym; to ostatnie jest cechą pierwotną. Na odwrót, długie naczynia, o silnie skośnych ścianach, co należy do cech pierwotnych, mogą mieć na nich przebicia pojedyncze, co jest cechą ewolucyjnie młodszą, zaawansowaną. Bardzo pierwotne cechy w budowie liści i organów rozmnażania u *Gingko* «kłócą się» niejako z zaawansowaną budową drewna.

Jak pisze amerykański anatom drewna Tippo, wydaje się, że stopnie filogenetycznych zmian są różne u różnych części i organów roślin i że ewolucja może być w obrębie pewnej części czy organu przyspieszona lub opóźniona w stosunku do innych organów tej samej rośliny czy grupy systematycznej. W pewnych grupach przodują np. kwiaty, a drewno pozostaje w tyle, u innych znów szybciej mogą ewoluować cechy anatomiczne.

To samo zjawisko stwierdzono i u zwierząt. W paleozoologii mówi się o tzw. regule Watsona. Zoolog Gross (1956) pisze w związku z nią: «Różne organy zmieniają się w różnych czasach i w różnym tempie, w dużej mierze od siebie niezależnie. W mozaice cech zmienia się to jedna, to druga cegiełka, aż powoli powstanie nowa mozaika. Nowe typy powstają nie ... dzięki równoczesnej zmianie wszystkich cech, ale krok za krokiem, nierównomiernie».

Ewolucja nie postępuje zatem naprzód frontem wyrównanym. W wyniku tego każdy organizm — jak powiada Sporne (1959) — ma pewne cechy pierwotne i pewne ewolucyjnie zaawansowane. Te organizmy, które zachowały stosunkowo wiele cech pierwotnych, nazywamy organizmami pierwotnymi.

Jeśli zwrócimy się do wyższych jednostek systematycznych, np. do rodzajów, to w ich obrębie znajdziemy również gatunki bardziej i mniej ewolucyjnie zaawansowane. To samo będzie z rodzajami w obrębie rodzin. To mozaikowe występowanie cech pierwotnych i zaawansowanych skłoniło Sporne'a do próby liczbowego ujęcia stanu ewolucyjnego zaawansowania. Biorąc na uwagę kilkanaście cech budowy obliczył on dla rodzin dwuliściennych tzw. wskaźnik postępu czyli zaawansowania («advancement index»), uważając za najbardziej pierwotne te rodziny, u których wskaźnik ten jest najniższy, za najbardziej zaawansowane te, u których jest najwyższy. Najwyższe wartości tego wskaźnika otrzymał on dla 4 rodzin, w tym *Hippuridaceae* i *Valerianaceae*, niewiele niższe dla *Dipsacaceae*, najniższą wartość dla *Magnoliaceae*. Zaznaczyć trzeba, że metoda Sporne'a liczbowego ujmowania stopnia ewolucyjnego zaawansowania została przez niektórych botaników przyjęta dość krytycznie.

Przyczyny nierównego tempa ewolucji różnych organów tkwią we wpływach środowiskowych i w czynnikach wewnętrznych. Pewne organy okazują się bardziej konserwatywne w tych warunkach, inne w innych. Pewną rolę odgrywa też zjawisko korelacji.

Skoro mówimy już o nierównym tempie ewolucyjnego rozwoju, to warto może dodać, że zaznacza się ono także w historii poszczególnych grup systematycznych branych jako całość. Zagadnienie to zostało szczegółowo opracowane dla świata zwierzęcego. Przykłady nierównego tempa można jednak znaleźć także w świecie roślinnym, zasadnicze prawa ewolucji są bowiem te same u zwierząt, co u roślin. Jeśli weźmiemy na przykład miłorzębowe, to stwierdzimy, że w początkowym okresie swego istnienia były one dość nieliczne i mało zróżnicowane; potem, w stosunkowo krótkim czasie osiągnęły wielką liczbę rodzajów i gatunków, aby następnie w bardzo szybkim tempie wymrzeć prawie zupełnie. Ilustrują to liczby rodzajów miłorzębowych w poszczególnych okresach geologicznych:

Okres geologiczny		Dolny perm	Górny trias	Jura	Dolna kreda	Górna kreda	Trzeciorzęd	Czwartorzęd
Liczba rodzajów miłorzębowych	ogółem	2	7	9	12	3	3	1
	nowych	2	6	4	4	1	1	—

Rośliny iglaste, których pojawienie się przypada na mniej więcej ten sam czas co pojawienie się miłorzębowych, też osiągnęły największą szybkość ewolucji w erze mezofitycznej; powstały wtedy wszystkie dziś istniejące ich rodziny, nie licząc rodzin wymarłych, a także wiele rodzajów. W przeciwieństwie do miłorzębowych nie okazały one jednak prawie żadnej tendencji do

wymierania, jakkolwiek tempo ich ewolucji znacznie się w erze kenofitycznej zwolniło (tworzyły się głównie nowe gatunki).

Niektóre grupy systematyczne roślin wykazują w swej historii nie tylko jedno optimum rozwojowe, ale dwa lub więcej, przedzielone okresami względnego zastoju lub nawet prawie zupełnego zaniku występowania. Przykładem tego mogą być niektóre glony. Tak np. geologiczna historia ramienic wykazuje według Rantziena i Masłowa dwa wielkie okresy rozwoju: pierwszy z nich obejmował dewon i dolny karbon, drugi — górną jurę i następne okresy geologiczne aż po oligocen. Dane liczbowe przedstawiają się w odniesieniu do rodzajów następująco: dewon — 4, dolny karbon — 2, górny karbon — 1 (nowy), perm — 2, środkowy trias — 5, górny trias — 4, dolna i środkowa jura — 3, górna jura — 8, dolna kreda — 5, górna kreda — 4, paleogen — 13, neogen — 7. Dziś liczą ramiennice 6 rodzajów z ponad 200 gatunków.

Jeszcze bardziej nierównomierny rozwój wykazują z zielenic *Dasycladaceae*. Najstarsze ich szczątki mają występować w prekambrze Indii. Z kambru opisał Masłow z tej rodziny 4 rodzaje, z czego 2 występowały w dolnym kambrze, po jednym zaś w górnym i środkowym. Z ordowiku znanych jest 10 rodzajów (same nowe). Potem następuje długotrwały okres zupełnego niemal zaniku tych glonów trwający od syluru po dolny perm. Druga z kolei faza ich rozkwitu przypada na perm i jurę, trzecia — na paleogen, w którym żyje przeszło 20 rodzajów *Dasycladaceae*. Większość ich wkrótce wymiera. Dziś liczy ta rodzina 10 rodzajów z 33 gatunkami i większej roli nie odgrywa,

Okres geologiczny	Rodzaje <i>Dasycladaceae</i>	
	ogółem	w tym nowych
współczesny	10	4
neogen	6	1
paleogen	23	18
kreda	13	9
jura	19	17
trias	11	4
perm	15	13
karbon	7	7
dewon	3	2
sylur	3	—
ordowik	10	10
kambr	4?	4?
prekambr	1	

podczas gdy w przeszłości, zwłaszcza w triasie, należała do najważniejszych roślin skałotwórczych. Całe masywy górskie w Alpach mają zawdzięczać swe powstanie tym właśnie glonom.

Przyczyny tak wielkich wahań w rozwoju i występowaniu nie są bliżej znane. Przypuszczalnie działały tu pewne zmiany i wpływy warunków zewnętrznych. Według Renscha (1954) cała ewolucja przebiegała w stałej zależności od czynników otoczenia. Zmiany ich powodowały zaostrzanie się selekcji, a to z kolei przyspieszenie różnicowania się form.

Z roślin nasiennych dwa maksima rozwojowe wykazują paprocie nasienne: jedno główne w karbonie, drugie niższe w erze mezofitycznej (trias, jura), w której występuje ich według Thomasa (1955) jeszcze 20 rodzajów. Znaczne osłabienie udziału paproci nasiennych we florze permu, połączone z masowym wymieraniem form paleofitycznych, tłumaczy się niekorzystnymi warunkami klimatycznymi (okres suszy).

REDUKCJA I NEOTENIA

Trzecią właściwością procesu ewolucyjnego, utrudniającą w wysokim stopniu prawidłową ocenę stosunków pokrewieństwa i pochodzenia różnych grup systemu świata roślinnego, jest wspomniane już na wstępie zjawisko redukcji. «Nie ma takiego żyjącego gatunku roślin naczyniowych — pisze Stebbins — którego pewne części nie powstałyby pod wpływem redukcji». Istotnie, przejawy tego procesu znajdujemy u roślin na każdym kroku. Tak więc wszystkie krótkopędy znamionuje zredukowanie osi; redukcja okwiatu występuje u wielu roślin dwuliściennych; z redukcją liczby pręcików spotykamy się np. u storczykowatych; zanik woreczków powietrznych stwierdzamy u ziaren pyłku modrzewia; szczątkowa załącznia występuje w kwiatach męskich niektórych przedstawicieli bukowatych. Z roślin wymarłych stwierdzamy redukcję liczby owocolistków i załączków w rozwoju ewolucyjnym kordaitów i miłorzębowych; łuski międzynasienne w kwiatach bennetytów uważane są za uwstecznione owocolistki, które utraciły załączki. Według Stebbinsa «jeśli chodzi o organy rozmnażania współczesnych roślin nasiennych, to na podstawie obecnego stanu wiedzy można ogólnie stwierdzić, że prawdopodobieństwo, aby te organy, które są proste w budowie i rozwoju, były pierwotniejsze, jest wielokrotnie mniejsze, niż przypuszczenie, że przedstawiają one organy uproszczone i zredukowane, które i strukturalnie, i ontogenetycznie były bardziej skomplikowane u filogenetycznych przodków form współczesnych». Wreszcie redukcja pokolenia haploidalnego jest zasadniczą tendencją i nicią przewodnią w ewolucji wszystkich roślin naczyniowych.

Redukcji towarzyszył często w procesie ewolucji proces zrastania się. Przykładem tego może być szyszka żeńska iglastych, w której dzisiejsza tzw.

łuska nasienna jest rezultatem zarówno procesu redukcji, jak i zrastania się ze sobą różnych składników pierwotnego, nieuproszczonego jeszcze kwiatu żeńskiego, znanego nam u permokarbońskiego rodzaju *Lebachia*.

Tak więc w procesie ewolucji świata roślinnego oprócz coraz większego różnicowania się form i komplikowania ich budowy występowało zjawisko upraszczania się jej, zjawisko redukcji. Obie te tendencje nie są zresztą zupełnie sobie przeciwstawne, gdyż — jak zaznacza Stebbins — choć wydać się to może na pierwszy rzut oka paradoksalne, redukcja połączona ze zrastaniem się daje dostatecznie dużo pola do wzrostu różnorodności form.

Tak szeroki udział procesów redukcji w ewolucji świata roślinnego tłumaczy się korzyściami w walce o byt, które dawała redukcja różnych organów. Dzięki temu redukcyjne zmiany utrwały się na drodze doboru naturalnego i potęgowały. Tak np. skrócenie owocolistków w kwiatach kordaitów zapewniło lepsze ukrycie zalążków w kwiecie, a co za tym idzie, lepsze zabezpieczenie ich przed szkodliwymi wpływami zewnętrznymi, zwłaszcza suszą (klimat pod koniec karbonu stawał się coraz bardziej suchy). Ten sam czynnik selekcyjny działał zapewne w procesie redukcji dokonującym się w obrębie szyszki żeńskiej u iglastych. Redukcja okwiatu u roślin okrytonasiennych pozostawała często w związku z wiatropylnością, redukcja liczby pręcików — z owadopylnością.

Zjawiska redukcji w historii świata roślinnego, jeśli nie zostaną rozpoznane, pociągają za sobą błędy w ocenie pokrewieństwa i pochodzenia. Tak np. Wettstein skłonny był uważać brak okwiatu u kotkowych za cechę pierwotną i od nich wyprowadzać resztę okrytonasiennych. Dopiero badania późniejsze wykazały, że kotkowych ani pod względem budowy kwiatów, ani anatomii drewna nie można uważać za pierwotne. Wiele rodzin z tej grupy ma kwiaty wysoce wyspecjalizowane, które przeszły redukcję, w budowie zaś drewna kotkowych jest wiele cech świadczących o ewolucyjnym zaawansowaniu. To samo dotyczy rodzaju *Casuarina*, stawianego przez Wettsteina również u podstawy systemu okrytonasiennych. Według wyników badań Moseleya, rodzaj ten jest pod względem budowy drewna, floemu i morfologii kwiatów umiarkowanie specjalizowany, pochodząc zapewne od jakichś przodków zbliżonych do *Hamamelidaceae*. Według Tippo przynajmniej *Verticillatae*, *Fagales* i *Urticales* są potomkami *Hamamelidaceae*, które z kolei pochodzą od *Magnoliales*.

W niektórych przypadkach trudno jest ustalić, czy mamy do czynienia z pierwotną prostotą budowy, czy z uproszczeniem, redukcją. Tak np. charakterystyczne wyrostki pokrywające pędy wzniesione psylofita *Asteroxylon* uważa Zimmermann (1954) za zredukowane liście, które utraciły tkankę przewodzącą, podczas gdy zwolennicy pochodzenia liści roślin widłakowych od tego typu utworów, co u *Asteroxylon*, sądzą, że mamy tu do czynienia z liśćmi zaczątkowymi. Brak liści i plechowatość u pewnych rzędów wątro-

bowców uważane są przez jednych za pierwotne, przez drugich za uproszczenie, redukcję; ten drugi pogląd zresztą dziś przeważa. Redukcji dopatrują się też niektórzy botanicy w prostocie morfologicznej budowy u psylofita *Rhynia*, dopuszczając możliwość, że jest ona wynikiem uproszczenia. Z możliwością tą liczył się już Scott, jeden z odkrywców paproci nasiennych.

Z procesami redukcji wiąże się zjawisko tzw. neotenu, której niektórzy botanicy przypisują dość poważną rolę w ewolucji różnych organów roślinnych. Klasycznym przykładem neotenu jest aksolotl, płaz pochodzenia meksykańskiego, hodowany często w pracowniach zoologicznych, który osiąga dojrzałość płciową w stadium larwalnym, bez uprzedniego przeobrażenia się. Stąd neotenią nazywamy zatrzymanie się rozwoju ontogenetycznego na pewnym stadium młodocianym i uzyskanie na nim zdolności do rozrodu płciowego.

Zjawisku neotenu przypisują dużą rolę w ewolucji roślin Kreczetowicz i Tachtadżian, przytaczając liczne jej przykłady. Należą do nich m. in.: 1) *Welwitschia*, której organy wegetatywne zatrzymały się, zdaniem Kretowicza, na stadium siewki, 2) *Phyloglossum* z widłaków, 3) woreczek zalążkowy *Angiospermae* i *Gnetinae* z wolnymi jądrami (tj. nieoblionionymi komórkami), odpowiadający analogicznemu wczesnemu stadium ontogenetycznemu woreczka zalążkowego innych nagonasiennych.

Zimmermann dopatruje się neotenu w zrosniętych ze sobą częściowo zarodniach, które spotykamy u niektórych psylofitów jak *Horneophyton* oraz w powstaniu kwiatu. W pierwszym przypadku mamy do czynienia z rozwojem tkanki zarodnikotwórczej dla dwóch samodzielnych zarodni w widlasto dzielącym się szczycie pędu jeszcze przed zakończeniem tego podziału, czyli przed powstaniem dwóch oddzielnych telomów. W przypadku kwiatu, który jest skróconym pędem, istnieje podobieństwo do pączka, w którym oś też nie jest wydłużona. Kwiat mający skróconą oś pozostał pod tym względem w stadium pączka wegetatywnego. Za neotenicznym powstaniem kwiatu opowiedzieli się też Tachtadżian i A. Arber.

Niekompletność materiału kopalnego, paralelizm rozwojowy wraz z konwergencją, nierówne tempo zmian ewolucyjnych oraz zjawiska redukcji, to główne pułapki, w które wpadają filogenetycy usiłujący konstruować schematy pokrewieństwa i pochodzenia różnych grup systemu świata roślinnego, czyli tzw. drzewa rodowe, jeśli czynią to nie dość ostrożnie, ograniczając się zwłaszcza do wykorzystywania do tego celu faktów z jednej tylko dziedziny botaniki np. anatomii, nie biorąc pod uwagę całokształtu danych ze wszystkich dziedzin. Powstają wtedy koncepcje niedostatecznie ugruntowane. Przykładem tego może być filogenetyczny system roślin wyższych, ogłoszony w r. 1955 przez Gregussa. Rośliny okrytonasienne wyprowadza on z 3 różnych grup: roślin skrzypowych, widłakowych i z paproci nasiennych*. Od

*) Zwolennikiem 3-filetycznego pochodzenia okrytonasiennych jest także francuski botanik G a u s s e n, który wyprowadza je częściowo od *Caytoniales* (*Paeonia* i ewent. reszta *R a n a l e s*), *Pentoxyleae* (*Magnoliales*) i skrzypowych (*Casuarina*).

trzech różnych grup wywodzi Greguss także rośliny iglaste, a mianowicie od roślin widłakowych (np. *Pinaceae* i *Taxodiaceae*), skrzypowych (*Cupressaceae*) i od paproci (*Araucariaceae*, *Taxaceae*). Główną podstawę do tego tworzy dlań budowa drewna, zwłaszcza promieni rdzeniowych.

Nic też dziwnego, że drzewo rodowe Gregussa spotkało się z ostrą krytyką holenderskiego botanika Lama, który powiedział, że rozrywa ono grupy, które na dobrej podstawie uznano ogólnie za naturalne i świadczy o niedostatecznej znajomości morfologii *Cormophyta* u jego twórcy. Zresztą, zdaniem Sporne'a, nie ma obecnie jeszcze mowy o konstruowaniu drzew rodowych świata roślinnego godnych zaufania. Jak stwierdza Wardlaw, możemy z większym lub mniejszym powodzeniem śledzić bieg ewolucji w obrębie poszczególnych linii rozwojowych, np. w obrębie paproci, to znaczy w obrębie poszczególnych gałęzi całego drzewa czy krzewu rodowego, stajemy natomiast zaraz wobec niepokonalnych trudności, gdy usiłujemy znaleźć miejsca, z których owe gałęzie wychodzą, tj. inaczej mówiąc, gdy usiłujemy znaleźć między nimi powiązania, określić stopień spokrewnienia grup ze sobą.

Niemniej trzeba zaznaczyć, że i negatywne wyniki badań, tj. wyniki zaprzeczające możliwości pochodzenia pewnych grup roślinnych od niektórych innych, też są cenne, np. fakty przemawiające przeciw hipotezie pochodzenia okrytonasiennych od *Gnetinae*. Odrzucając bowiem pewne, przed tym poważnie brane przypuszczenia i poglądy, zacieśniamy krąg pozostających do dyspozycji możliwości i tym samym zbliżamy się do pewnego stopnia do prawdy, choć w całej pełni nigdy jej zapewne nie osiągniemy. Cierpliwe jej poszukiwanie, mimo piętujących się trudności i co raz popełnianych omyłek, jest naszym obowiązkiem. Bo pomimo wszystko *scimus non nulla, plura sciemus* — wiemy już sporo, więcej jeszcze będziemy wiedzieli.

LITERATURA

- Andrews H. N., Mamay S. H., 1955. Some recent advances in morphological palaeobotany. *Phytomorphology*, 5, No. 2—3.
- Arnold Ch. A., 1953. Origin and relationships of the cycads. *Phytomorphology*, 3, No. 1—2.
- Axelrod D. D., 1959. Evolution of the psilophyte paleoflora. *Evolution*, XIII, 2.
- Bailey I. W., 1951. The use and abuse of anatomical data in the study of phylogeny and classification *Phytomorphology*, 1. of Angiosperms. *Journ. Arnold Arboretum*, 38, No. 3.
- 1957. The potentialities and limitations of wood anatomy in the study of the phylogeny of Classification.
- Baumann-Bodenheim M. G.; 1958. *Tropenbotanik und Phylogenetik*. Blumea, suppl. IV.
- Cheadle V. I., 1953. Independent origin of vessels in the Monocotyledons and Dicotyledons. *Phytomorphology*, 3, No. 1—2.
- Gausen H., 1958. L'origine des Angiosperms. *C. R. d. Seances Acad. Sc.* 247, Paris.
- Greguss P., 1955. A phylogenetic system of the Gymnosperms in the light of the xylotomy. Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest.

- Gross W., 1956. Über die Watsonsche Regel. *Paleontol. Zeitschr.* 30, Nr 1/2.
- Harris T. M., 1951. The fructification of *Czekanowskia* and its allies. *Phil. Trans. Royal Soc. in London, ser. B.* Vol. 235, No 628.
- Horn af Rantzien H., 1956. An annotated check-list of genera of fossil *Charophyta*. *Micro-paleontology*, 2, no 3.
- Kreczetowicz Ł. M., 1958. Nowoje w problemie proizchożdženija pokrytosiemiionnych. *Problemy botaniki*, III.
- Lam H. J., 1957. Comments on Greguss's phylogenetical tree of plants. *Blumea*, VIII, 2.
- Masłow W. P., 1956. Iskopajemyje izwiestkowyje wodorosli SSSR. *Trudy Instit. Geolog. Nauk A. N. SSSR.*, wyp. 160.
- Moseley M. F., 1948. Comparative anatomy and phylogeny of the *Casuarinaceae*. *Bot. Gazette*, 110.
- Pichi-Sermolli R. E. G., 1958. The higher taxa of the *Pteridophyta*. *Systematics of to-day*. *Acta Univ. Upsaliensis*.
- 1959. *Pteridophyta*. *Vistas in botany* ed. by W. B. Turrill, London.
- Rensch B., 1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. 2. Aufl. Stuttgart.
- Sporne K. R., 1954. Statistics and the evolution of Dicotyledons. *Evolution*, VIII, 1.
- 1959. On the phylogenetic classification of plants. *American Journ. of Bot.*, 46.
- Stebbins G. L., 1951. *Variation and evolution in plants*. New York.
- Tachtadźian A. Ł., 1954. Niekotoryje problemy ewolucyjnojj morfologii pokrytosiemiionnych. *Woprosy botaniki*, II.
- Tippo O., 1946. The role of wood anatomy in phylogeny. *Americ. Middl. Naturalist*, 36, No 2.
- Thomas H., 1955. Mesozoic Pteridosperms. *Phytomorphology*, 5, No 2—3.
- Wardlaw C. W., 1952. *Phylogeny and morphogenesis*. London.
- Zimmermann W., 1957. Phylogenie der Blüte. *Phyton*. 7. fasc. 1—3.