

JAKUB MOWSZOWICZ

## WARIANTY SYSTEMU FILOGENETYCZNEGO A. L. TACHTADŻIANA (1942, 1959, 1966, 1970)

Jakie były pierwotne, wyjściowe formy okrytonasiennych? Jest to pierwsze i zasadnicze pytanie powstające przy konstrukcji układu filogenetycznego. Od rozwiązania tego zagadnienia będzie zależeć, jakie cechy rośliny należy przyjąć za pierwotne, prymitywne, a które — za wtórne, bardziej doskonałe, postępowe — progresywne.

Współczesna systematyka filogenetyczna, wykorzystująca wszystkie metody badań, przedstawia nam możliwość odpowiedzi na postawione pytanie. W ten sposób powstają kryteria, niezbędne do konstrukcji filogenetycznego drzewa okrytonasiennych.

Z punktu widzenia teorii strobilarnej — euantium pochodzenia okrytonasiennych, następujące cechy należy uznać za pierwotne, prymitywne: pęd zdrewniały; pojedyncze, zimozielone, spiralnie ustawione liście; pojedyncze, owadopylne, promieniste, obupłciowe kwiaty z podwójnym okwiatem, ze znaczną liczbą spiralnie ustawionych pręcików i słupków, wolne, nie zrosnięte ze sobą części okwiatu (wolne działki, wolne płatki); słupkowie apokarpiczne; górna zalążnia; nasienie o 2 liścieniach.

Wszystkie te cechy prymitywności, zbliżające okrytonasienne do przodków nagonasiennych, najbardziej wyraźnie przedstawione są w rzędzie magnoliowców — *Magnoliales*. Dlatego też rośliny należące do tego rzędu rozpatrywane są, w świetle teorii strobilarnej, jako najbardziej starożytni i prymitywni przedstawiciele okrytonasiennych.

Cechy przeciwstawne, do wyżej wymienionych, to są — wtórne i charakterystyczne dla roślin, zajmujących wyższe stopnie w ewolucji okrytonasiennych. Szczegóło zainteresowanie budzi zagadnienie o pochodzeniu jednoliściennych. Większość botaników przyjmuje, że jednoliścienne pochodzą od dwuliściennych. Dane paleobotaniczne oraz inne fakty wskazują, że jednoliścienne pojawiły się we wcześniejszych etapach ewolucji okrytonasiennych.

Natomiast pewna grupa pierwotnych dwuliściennych jest najbardziej zbliżona

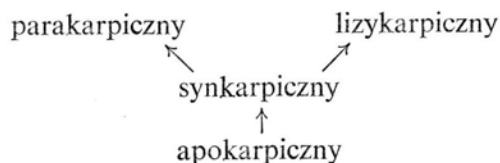
do jednoliściennych. Mogą to być przypuszczalnie rośliny zielne, gdyż najbardziej prymitywne spośród jednoliściennych należą do form zielnych, jak np. rząd żabieńcowców — *Alismales* (F. K. Tichomirow). Spośród wszystkich grup roślin jednoliściennych żabieńcowce — *Alismales* są bardzo zbliżone do grzybieniovców — *Nymphaeales*, również roślin wodnych, ale zaliczanych już do dwuliściennych. Należy przypuszczać, że najbliżsi przodkowie jednoliściennych pochodzą od pewnej grupy roślin wodnych, zbliżonych do współczesnych grzybieniovców — *Nymphaeales*. W ten sposób należałoby przyjąć, że cały rozwój ewolucji roślin jednoliściennych wykazuje pierwotne ich pochodzenie, jest powiązane ze środowiskiem wodnym lub ziemnowodnym. W ten sposób można by wytłumaczyć uproszczoną budowę organów wegetatywnych u jednoliściennych, np. występowanie korzeni typu wiązkowego. Natomiast formy drzewiaste jednoliściennych są pochodzenia wtórnego, o czym świadczy specjalny sposób przyrostu na grubość form drzewiastych. W ten sposób przyjęcie monofiletizmu u roślin jednoliściennych pozwala na utrzymanie tradycyjnego podziału okrytonasiennych na 2 klasy: dwuliściennych i jednoliściennych. Należy jednak podkreślić, że nie zawsze różnice zachodzące pomiędzy dwuliściennymi a jednoliściennymi są tak wyraźnie zaznaczone.

Rozpoczynając od 1941 r. Tachtadżian opublikował szereg prac, w których rozpatrywał zagadnienia związane z ewolucją placentacji roślin wyższych. Na podstawie wniosków filogenetycznych uzyskanych na podstawie badań zjawisk placentacji, Tachtadżian przedstawił w 1942 r. swoją pierwszą wersję systemu roślin kwiatowych, przedstawionego graficznie w „schemacie wzajemnych filogenetycznych powiązań rzędów *Angiospermae*”. Najstarszy typ słupkowania — to wolnoowocowy apokarpiczny.

Wyjściowym typem placentacji był wg Tachtadżiana typ marginalny o brzeżnym umieszczeniu zalążków, zapewne pierwotniejszy, który następnie przeszedł do powierzchniowego umieszczenia, na powierzchni wewnętrznej zalążków, czyli typu laminalnego w wyniku czego powstał typ „rozsiany” (dyfuzyjny), wg przypuszczenia tegoż autora, wtórny. W swoich rozważaniach Tachtadżian (1941) podkreślał, że „przodek okrytonasiennych odznaczał się placentacją marginalną brzeżną”.

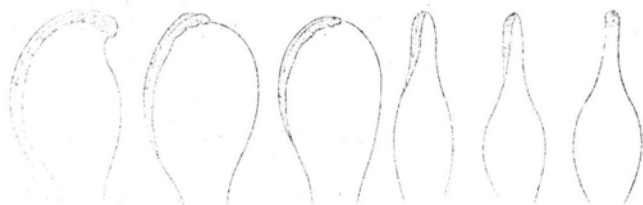
Tachtadżian wyróżnia trzy typy zalążni cenokarpicznej (zalążni zrosniętej z kilku owocolistków): synkarpicznej (wielokomorowej z zalążkami, stojącymi „centralnokątowo”; parakarpicznej (jednokomorowej z brzeżnościenną-parietalną placentacją), którą można wyprowadzić z synkarpicznej zalążni, a także lizykarpicznej (jednokomorowej ze środkową centralną placentacją), powstającą również z synkarpicznej zalążni przez zanikanie przegródek.

W ten sposób schemat ewolucji słupka może być przedstawiony następująco (ryc. 1).

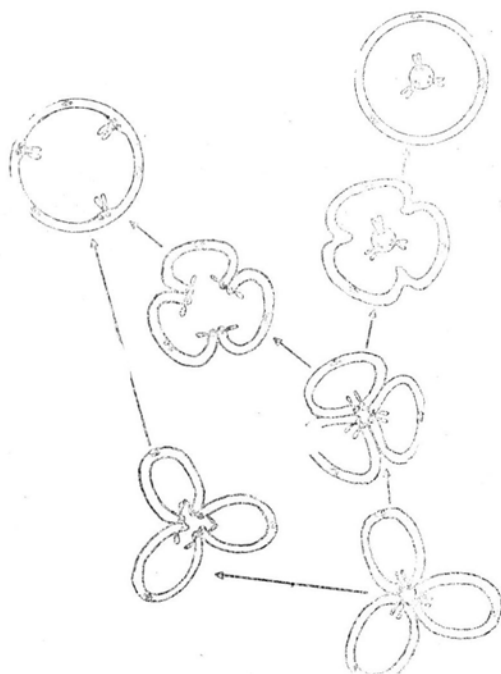


*Tachtadzian* uważa parakarpiczną zalążnię za wtórną, pochodzącą od synkarpicznej. System jego jest wybitnie monofiletyczny. Ewolucja placentacji wg *Tachtadziana* przedstawia się następująco.

Hypotetyczny typ kwiatowych wykazuje placentację laminalną — powierzchniową, pochodzącą od marginalnej — brzeżnej placentacji prototypu. Ten laminalny — powierzchniowy typ reprezentowany jest u prymitywnych kwiatowych przez 2 warianty: laminalno-lateralny, powierzchniowobrzeżny oraz laminalno-medialny — powierzchniowośrodkowy, przy czym drugi typ zasadniczo pochodzi od pierwszego. Centralnokątowa placentacja występuje już u zalążni apokarpicznych i osiąga swój najwyższy szczyt rozwoju u synkarpicznych zalążni, gdzie też można wyróżnić szereg wariantów. Od centralnokątowej placentacji synkarpicznej zalążni prowadzą dwie linie rozwojowe: z jednej strony rozwija się parietalna placentacja parakarpicznej zalążni oraz placentacja lizykarpiczna (rys. 2). Procesy redukcyjne występujące



Ryc. 1. Stadia ewolucji owocolistka od prymitywnego do wysoko wyspecjalizowanego (według Tachtadziana)



Ryc. 2. Schemat ewolucji zasadniczych typów zalążni (według Tachtadziana)

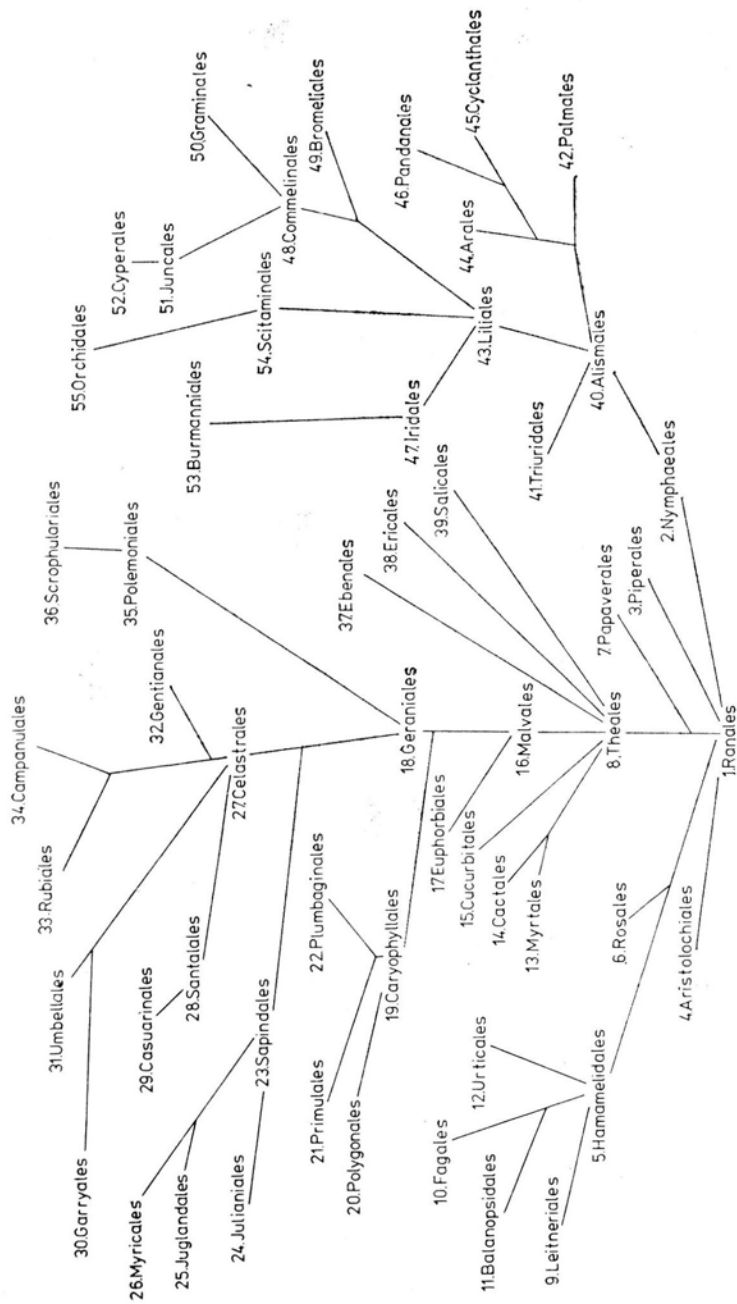
w rozpatrywanych przykładach powodują znaczne zmniejszenie się owocolistków, jak również liczby występujących załączków.

Na podstawie powyższych rozważań Tachtadżian (1942) przyjmuje jako najbardziej prymitywną grupę kwiatowych rząd *Ranales* z należącymi do niego rodzinami: *Lardizabalaceae*, grzybieniovate — *Nymphaeaceae*, łączniowate — *Butomaceae* i żabiściekowate — *Hydrocharitaceae*, przy tym podkreśla archaiczność rodziny *Lardizabalaceae*.

Na schemacie graficznym systemu A. L. Tachtadżiana (ryc. 3) podano 55 rzędów okrytonasiennych oraz przedstawiono ich wzajemne stosunki filogenetyczne, oparte zasadniczo na budowie załąźni i charakterze placentacji. Wykazuje to niezgodność z dotychczasowymi podstawowymi założeniami systemu A. Englera i W. Wettsteina.

Prymitywną grupę kwiatowych stanowi rząd *Ranales*, od którego wg Tachtadżiana pochodzą 5 zasadniczych linii ewolucyjnych: 4. ślepo zakończone nieduże odgałęzienie kokornakowców — *Aristolochiales*; 5. odgałęzienie poprzez rząd *Hamamelidales* z bocznie umieszczonym ślepo zakończonym układem rzędu różowców — *Rosales*; 8. odgałęzienie prowadzące przez herbatnikowce — *Theales* najbardziej rozgałęzione i najbogatsze w rzędy; 3. niewielkie ślepo zakończone odgałęzienie rzędu pieprzowców — *Piperiales*; oraz 2. odgałęzienie przez rząd grzybieniwców — *Nymphaeales* bardzo obficie rozgałęziony, zasadniczo odpowiadający klasie jednoliściennych u poprzednich systematyków. Niektóre założenia tego pierwszego wariantu układu Tachtadżiana są słabo uzasadnione i nie są zgodne z dzisiejszymi poglądami systematycznymi. Odnosi się to przede wszystkim do stanowiska rzędu *Rosales*, przyjmowanego wtedy przez Tachtadżiana tylko jako odgałęzienie zamknięte, podczas gdy za najbardziej prawidłowe rozwiązanie należy przyjąć rolę tego rzędu nie jako uboczną, a raczej węzłową, wykazującą bogate pokrewieństwo filogenetyczne. Pogląd ten został tak mocno utwierdzony we wszystkich nowszych systemach, w których rzędowi *Rosales* przypisywane jest większe znaczenie, jak to w późniejszych wariantach ustalił też sam Tachtadżian. Oprócz tego wydaje się nieuzasadnione, a nawet niezrozumiałe przypisywanie rzędowi *Theales* znaczniejszej roli węzłowej. W rzeczywistości porządek ten odgrywał w pierwszym schemacie Tachtadżiana większe znaczenie, podobną rolę, jaką rząd *Rosales* spełniał w schemacie innych systematyków. Dalej budzi większą wątpliwość ustawienie rzędu *Hamamelidales*, jako węzłowego dla 4 rzędów, w tym wyprowadzenie takich rzędów; jak bukowców — *Fagales* i pokrzywoców — *Urticales*, co jest niesłuszne i nie do przyjęcia, gdyż nie odpowiada to aktualnym danym systematycznym dotyczącym wspomnianych rzędów. Natomiast nie budzi specjalnych zastrzeżeń prawidłowe ustawienie rzędów liliowców — *Liliales*, dławiszowców — *Celastrales* i bodziszkowców — *Geraniales* (Grossheim, 1).

Należy jednak z całą pewnością zaznaczyć, że oryginalnie pomyślany system Tachtadżiana przedstawia określony poważny wkład do nauki systematyki roślin kwiatowych. Cały ten system zbudowany został według jednej morfogenetycznej zasady, wykazującej jednolitość i zgodność układu. Należy jednak wzmiankować,



Ryc. 3. Graficzny schemat systemu A. L. Tachtadziana (1942)

że system ten jest niestety jednostronny, gdyż oparty został na prymacie placentacji. Filogenia kwiatowych, w ten sposób przyjmowana, jest jednak bardzo uproszczonym przedstawieniem tej tak skomplikowanej i zawilej problematyki, jaką jest systematyka (Grossheim, 1). Oprócz tego również sama placentacja nie została jeszcze dostatecznie zbadana u różnych grup, a jej interpretacja w wielu wypadkach jest dyskusyjna. Nie pozwala to z pełnym przekonaniem przyjąć tych lub innych pozycji zajmowanych przez niektóre rzędy w systemie Tachtadźiana. Główna zasługa Tachtadźiana polega na tym, że zwrócił słuszną uwagę na placentację, jako jedną z ważniejszych rozpoznawczych cech filogenetycznych, jak również na oryginalnym ujęciu niektórych zagadnień z tym związanych.

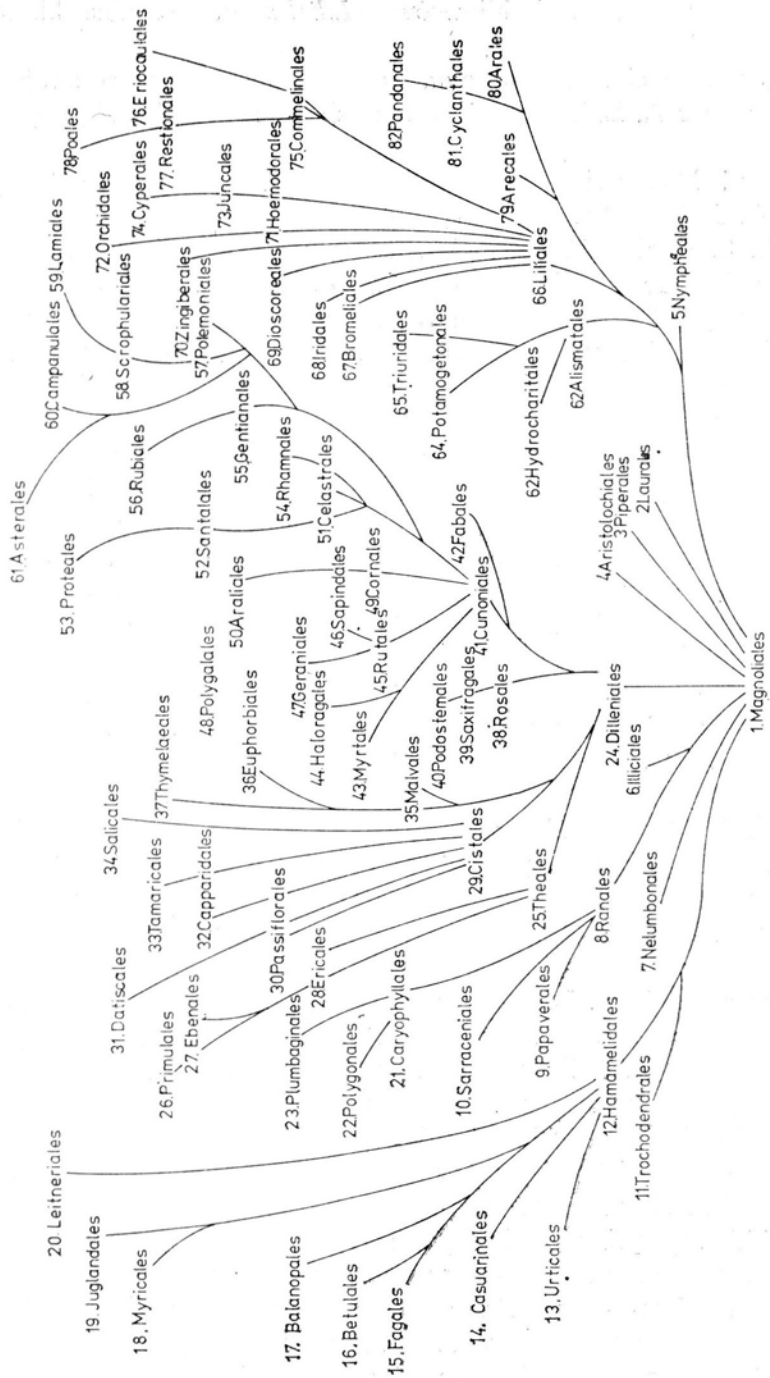
Do systemu ogłoszonego w 1959 r. A. L. Tachtadźian wniósł większe lub mniejsze zmiany i poprawki, między innymi zwiększając liczbę rzędów systematycznych z 55 (1942) do 82 (1959) (ryc. 4).

Zamiast poprzedniego podstawowego rzędu *Ranales* figuruje tu rząd magnoliowców — *Magnoliales* rozczłonkowany m. in. na następujące rzędy: *Laurales*, *Illiciales* i *Trochodendrales*. Rząd wawrzynowców — *Laurales*, obejmujący 8 rodzin, tworzy wg nowego wariantu osobną linię ewolucyjną, pochodzącą od zasadniczego przodka *Magnoliales*. Drugi rząd *Illiciales*, w składzie 2 rodzin, odgałęzia się od *Ranales*. Trzeci natomiast rząd również złożony z 2 rodzin, związany jest z linią rozwojową „kotkowatych” — „*Amentiflorae*”. Inna nowa linia ewolucyjna prowadzi do nowego rzędu lotosowców — *Nelumbonales* z rodziną *Nelumbonaceae*, wydzielonego z rzędu *Nymphaeales*. Oprócz tego w nowym wariantcie, na centralnej linii rozwojowej, odchodzącej od *Magnoliales* zjawił się nowy węzłowy rząd *Dilleniales*, który stał się wyjściowym dla dalszych 4 dużych węzłowych rzędów, jak *Theales*, *Cistales*, *Rosales* i *Cunoniales*, przy czym ostatni obejmuje szereg rodzin, które w poprzednim wariantcie wchodziły w skład rzędu *Rosales*. W ten sposób w nowym wariantcie filogenetycznego systemu Tachtadźiana rzędy uzyskały bardzo naturalną treść, znalazły odpowiednie ustawienie w schemacie.

A. L. Tachtadźian w pracy „Sistema i filogenija cwietskowych rastienij” (1966) wprowadził do systematyki nowy takson „nadrząd”, zajmujący miejsce pośrednie pomiędzy podklasą a rzędem. Takson ten po raz pierwszy zaproponował CH. Bessey (1915), ale dotychczas nie przyjął się. Jednak A. Tachtadźian motywuje konieczność wprowadzenia tego nowego taksonu ze względu na to, że w chwili obecnej ranga wielu taksonów została podwyższona, np. niektóre podrzędy zostały podwyższone do stopnia rzędów.

Według tegoż autora od nazwy „typowego” rodzaju ustala się nomenklaturę wszystkich wyższych jednostek systematycznych od rodzaju wzwyż, z uwzględnieniem odpowiednich łacińskich końcówek. Przy tym nowe końcówki łacińskie ustalono dla nadrzędów — *anae*, dla klas — *atae*, zamiast poprzedniej — *psida*, dla podgromad — *icae* zamiast poprzedniej — *phytina*.

W ten sposób gromada okrytozalążkowe — *Angiospermae* czyli *Anthophyta* otrzymują nazwę *Magnoliophyta* od rodzaju *Magnolia*, klasa dwuliściennych — *Dicotyledoneae* otrzymuje nazwę *Magnoliatae*, zaś jednoliścienne — *Monocotyledoneae* — *Liliatae* od rodzaju *Lilium*. Natomiast rząd z końcówką — *ales* magnoliowce —



Ryc. 4. Schemat filogenetyczny wzajemnych stosunków rzędów Angiosperma: (wg A. L. Tachtadziana, 1959)

*Magnoliales*, zaś rodzina z końcówką — *aceae*, magnoliowate — *Magnoliaceae*, oraz odpowiednio rząd liliowców — *Liliales* oraz rodzina liliowatych — *Liliaceae*.

W następnym trzecim poprawionym i rozszerzonym wariacie swojego filogenetycznego systemu A. L. Tachtadżian (1966) doprowadził liczbę rzędów do 94 (ryc. 5).

Wreszcie w 1970 r. opublikowano ostatecznie opracowanie systemu filogenetycznego przez A. L. Tachtadżiana (ryc. 6).

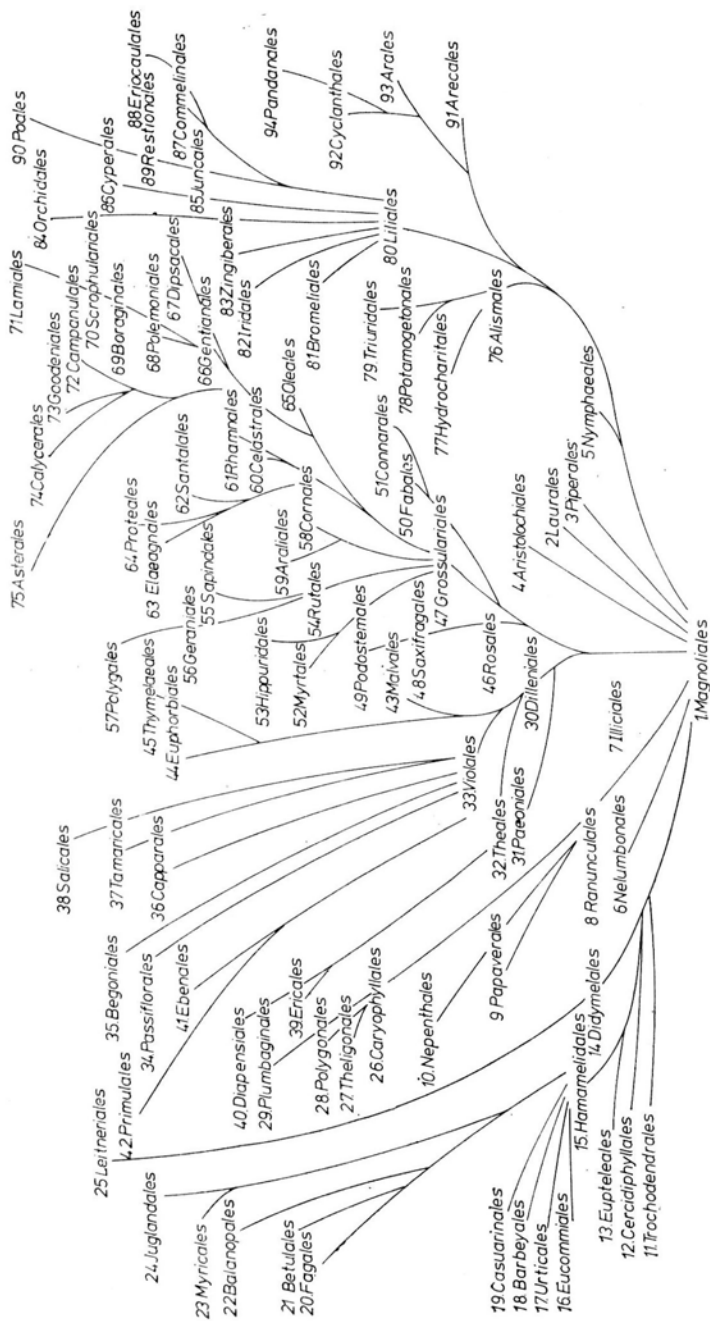
System A. L. Tachtadżiana ogłoszony w 1970 r. podaje 440 rodzin, w tym 372 rodziny należą do dwuliściennych, a 67 rodzin — do jednoliściennych. Liczba rzędów 94, w tym 20 — jednoliściennych. Do swojego systemu Tachtadżian wprowadził 2 nowe taksony: podklasę i nadrząd. Wprowadzenie do systemu taksonu obejmującego kilka zbliżonych do siebie rzędów, należy uznać za słuszne i bardzo udane z punktu widzenia metodycznego, gdyż ułatwia to poznanie wzajemnych stosunków rzędów podanych w schemacie (ryc. 6). W skład każdego nadrzędu wchodzi od 1 do 15 rzędów, przedstawiających kierunek ewolucji oraz stopień filogenetycznego pokrewieństwa. Do pierwszego nadrzędu *Magnolianae* Tachtadżian zaliczył 6 pierwotnie prymitywnych rzędów, wśród tych bardziej prymitywnych pierwszych podstawowy rząd *Magnoliales*, najbardziej zbliżony do wyjściowej grupy hypotetycznej. Do ostatniego 15-nadrzędu — *Asteranae* spośród klasy dwuliściennych omawiany autor zaliczył 3 rzędy stanowiące szczyt drzewa filogenetycznego, zaś wśród nich rząd astrowców — *Asterales* (*Compositales*) najbardziej wysoko zorganizowany spośród dwuliściennych — *Magnoliatae* (*Dicotyledoneae*).

Tabela I przedstawia wzajemną zależność wyższych taksonów (do rzędów) w systemie Tachtadżiana.

System A. L. Tachtadżiana jest jak najbardziej współczesny. W ostatniej redakcji tego opublikowanego systemu A. L. Tachtadżian wykorzystał najnowsze osiągnięcia systemów filogenetycznych XX wieku, jak również wyniki ostatnich prac w dziedzinie morfologii porównawczej i systematyki roślin kwiatowych.

W nowym systemie A. L. Tachtadżiana uwzględnione zostały współczesne poglądy na filogenezę roślin wyższych. Ostatnio A. L. Tachtadżian wspólnie z A. Cronquistem i W. Zimmermanem (1966) opracowali nową, przemyślaną typyfikację nomenklatury wyższych taksonów, opublikowaną jednocześnie w języku rosyjskim („Wysszije taksony Embryobionta”, *Botan. Żurn.* t. 51, 1966, s. 629—634) oraz w angielskim („On the higher taxa of Embryobionta”, *Taxon*, v. 15, nr 4, 1966, s. 129—134). Na Międzynarodowym kongresie botanicznym odbytym w Leningradzie (1975), specjalny komitet, pod przewodnictwem A. Cronquista, przyjął poprawkę, zamiast końcówki — *atae* w taksonie klasy ustalono końcówkę — *opsida*, a więc zamiast — *Magnoliatae* wprowadzono — *Magnoliopsida*. Nazwy rodzin podano zgodnie z uzupełnieniem „Nomina familiarum conservanda”, umieszczonym w ostatnim wydaniu Międzynarodowego kodeksu nomenklatury botanicznej (F. A. Stafleu, *International Botanical Congress, Seattle 1969, Utrecht 1972*).





Ryc. 5. Schemat okrytonasiennych wg A. L. Tachtadziana (1966)



Tabela I

System okrytonasiennych A. L. Tachtadźiana (1970) wg podziału na klasy, podklasy, nadrzędy i rzędy

Podklasy	Nadrzędy	Rzędy
<i>Gromada Magnoliophyta (Angiospermae)</i>		
<i>Klasa Magnoliatae (Dicotyledoneae)</i>		
<i>Magnoliidae</i>	I. <i>Magnolianae</i>	<i>Magnoliales, Laurales, Piperales, Aristolochiales, Rafflesiales, Nymphaeales</i>
<i>Ranunculidae</i>	II. <i>Ranunculanae</i>	<i>Illiciales, Nelumbonales, Ranunculales, Papaverales, Sarraceniales.</i>
<i>Hamamelididae</i>	III. <i>Hamamelidanae</i>	<i>Trochodendrales, Cercidiphyllales, Eupteleales, Didymelales, Hamamelidales, Eucomiales, Urticales, Barbeyales, Casuarinales, Fagales, Betulales, Bolanopales, Myricales, Juglandales, Leitneriales.</i>
<i>Caryophyllidae</i>	IV. <i>Caryophyllanae</i>	<i>Caryophyllales, Polygonales, Plumbaginales, Theligonales.</i>
<i>Dilleniidae</i>	V. <i>Dillenianae</i>	<i>Dilleniales, Paeoniales, Theales, Violales, Passiflorales, Cucurbitales, Begoniales, Capparales, Tamaricales, Salicales.</i>
	VI. <i>Ericanae</i>	<i>Ericales, Diapensiales, Ebenales, Primulales.</i>
	VII. <i>Malvanae</i>	<i>Malvales, Euphorbiales, Thymelaeales.</i>
<i>Rosidae</i>	VIII. <i>Rosanae</i>	<i>Saxifragales, Rosales, Fabales, Connarales, Nepenthales, Podostemales.</i>
	IX. <i>Myrtanae</i>	<i>Myrtales, Hippuridales.</i>
	X. <i>Rutanae</i>	<i>Rutales, Sapindales, Geraniales, Polygales.</i>
	XI. <i>Aralianae</i>	<i>Cornales (Araliales).</i>
	XII. <i>Celastranae</i>	<i>Celastrales, Rhamnales, Oleales, Santalales.</i>
	XIII. <i>Proteanae</i>	<i>Elaeagnales, Proteales.</i>
<i>Asteridae</i>	XIV. <i>Lamianae</i>	<i>Dipsacales, Gentianales, Polemoniales, Scrophulariales, Lamiales.</i>
	XV. <i>Asteranae</i>	<i>Campanulales, Calicerales, Asterales.</i>
<i>Klasa Liliatae (Monocotyledoneae)</i>		
<i>Alysmidae</i>	I. <i>Alismanae</i>	<i>Alismales, Hydrocharitales, Najadales.</i>
<i>Liliidae</i>	II. <i>Lilianae</i>	<i>Triuridales, Liliales, Iridales, Zingiberales, Orchidales.</i>
<i>Commelinidae</i>	III. <i>Juncanae</i>	<i>Juncales, Cyperales.</i>
	IV. <i>Commelinanae</i>	<i>Bromeliales, Commelinales, Eriacaulales.</i>
<i>Arecidae</i>	V. <i>Arecanae</i>	<i>Restionales, Poales. Arecales, Cyclanthales, Arales, Pandanales, Typhales.</i>

## LITERATURA

- Grossheim A. A., 1966. *Obzor nowiejszych sistemi cwiwkowych rastienij*. Tbilisi.
- Lawrence G. H. M., 1951. *Taxonomy of Vascular plants*.
- Szostakowski S. A., 1971. *Sistematika wysszych rastienij*. Moskwa.
- Tachtadżian A. L., 1941. *O prymitiwnom tipie placencacji u Angiospermae*. Izw. Arm. Fil. ANSSSR 1 (6). Erewan.
- Tachtadżian A. L., 1941. *Ewolucja placencacji u wysszych rastienij*. Izw. Arm. Fil. ANSSSR 8 (13). Erewan.
- Tachtadżian A. L., 1942. *Strukturnyje typy gineceja i placencacja siemiezaczatkow*. Izw. Arm. Fil. ANSSSR, 3—4 (17—18). Erewan.
- Tachtadżian A. L., 1947. *O principach, metodach i simwolach filogenicznych postrojenij w botanikie*. Biull. Moskow. O-wa i Ispyt. prirody 52 (5). Moskwa.
- Tachtadżian A. L., *Morfologическая эволюция покрытосемянных*. Izd. Mosk. Obszcz. ispyt. prirody. Moskwa.
- Tachtadżian A. L., 1954—1961. *Proischożdienije pokrytosiemiennych rastienij*. Sowjetskaja Nauka, Wyszaja Szkoła, Moskwa.
- Tachtadżian A. L., 1956. *Wysszije rastienija*. T. I. Moskwa-Leningrad.
- Takhtajan A. L., 1959. *Die Evolution der Angiospermen*. Jena.
- Tachtadżian A. L., 1966. *Sistema i filogenija cwiwkowych rastienij*. Nauka. Moskwa—Leningrad.
- Tachtadżian A. L., 1970. *Sistema pokrytosiemiennych*. Moskwa.
- Tichonow F. K., 1974. *Botanika*. Moskwa.