Pochodzenie okrytonasiennych*

On the origin of angiosperms

A. L. TACHTADZJAN

Wśród wielu nie rozstrzygniętych jeszcze zagadnień filogenii świata roślinnego zagadnienie pochodzenia i ewolucji okrytonasiennych jest najbardziej niepokojące, najbardziej skomplikowane i najtrudniejsze. Na przestrzeni przeszło stu lat problem okrytonasiennych przyciąga uwagę paleobotaników, fitogeografów, morfologów i systematyków. Zainteresowanie okrytonasiennymi, i to zainteresowanie stale wzrastające, jest zupełnie zrozumiałe. Przecież klasa okrytonasiennych jest najobszerniejszą i najważniejszą grupą roślin dla człowieka.

Ewolucja ssaków, a więc i człowieka, jest ściśle związana z pochodzeniem i ewolucją okrytonasiennych. Z ewolucją okrytonasiennych wiąże się ściśle także ewolucja większości grup owadów i licznych grup ptaków. Mimo to jednak współczesna nauka daleka jest jeszcze od pełnego poznania odwiecznej tajemnicy okrytonasiennych i nie rozwiązała wszystkich podstawowych zagadnień, związanych z ich pochodzeniem i ewolucją. Dlatego w dzisiejszym moim wykładzie podam, obok faktów i uogólnień ściśle stwierdzonych przez naukę, również sporo hipotez, będących raczej odbiciem osobistych poglądów autora.

Nie mam dziś niestety możliwości rozpatrzenia problemu pochodzenia okrytonasiennych w całej pełni. Dlatego zatrzymam się tylko na kilku zagadnieniach związanych z tym problemem. Zagadnienia te co prawda należą do najważniejszych.

Przy różnorodnych próbach rozstrzygnięcia zagadnień, dotyczących czasu i miejsca pojawienia się okrytonasiennych, ich przodków oraz tych warunków, w jakich one powstały, myśl badacza kieruje się przede wszystkim do danych paleobotaniki, do kronik geologicznych. Jednak dane te są tak nieliczne, przypadkowe i często niewiarygodne, że — niestety — sprawiają nam zawód.

* Referat wygłoszony dn. 6 czerwca 1956 r. na XXIX Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego w Zakopanem.

Najdawniejsze ślady okrytonasiennych zostały wykryte w dolnej jurze (liasie) Niemiec (O. K ü h n, 1955). Niestety, był to tylko jeden odcisk prostego liścia o pierzastym unerwieniu, typu dwuliściennych, o którego systematycznej przynależności dotąd jeszcze nie zupełnie pewnego powiedzieć nie można. Lecz w węglu z okresu jurajskiego w Szkocji (S i m p s o n, 1937) oraz w dolnojurajskich pokładach w północno-zachodniej Skanii w Szwecji (E r d t m a n, 1948) i w Niemieckiej Republice Demokratycznej (K r u t z s c h, 1955) zostały znalezione niewątpliwe mikrospory okrytonasiennych, i to dwóch typów: jednobruzdowe i trzybuzdowe. W okresie dolnej kredy ilość okrytonasiennych stopniowo zwiększa się. Wprawdzie dla neokomu w dalszym ciągu nie znamy jeszcze absolutnie wiarogodnych odcisków liści okrytonasiennych, lecz analiza pyłkowa wskazuje na ich niewątpliwe istnienie. Zaś dla drugiej połowy dolnej kredy (apt i alb) znane są już niewątpliwe odciski liści i szczątki drewna dwuliściennych. Dla albu posiadamy już znacznie większą liczbę znalezisk liści okrytonasiennych i to z najróżniejszych terenów północnej półkuli. Jednak do końca okresu dolnej kredy okrytonasienne pojawiają się jeszcze dość rzadko i w porównaniu do nagonasiennych i paprotników wszędzie są w mniejszości. Tłumaczy się to prawdopodobnie nie tylko tym, że nie odgrywały one wówczas znaczniejszej roli w świecie roślinnym, lecz także i warunkami ich bytowania. Dolnokredowe i jurajskie okrytonasienne rosły prawdopodobnie przeważnie w górach, gdzie warunki dla ich fossilizacji były najmniej sprzyjające. Jak wiadomo, opadłe liście roślin górskich zacierają się i niszczą przy przenoszeniu i normalnie nie dosięgają terenów akumulacji, wówczas gdy liście roślin nizinnych i przybrzeżnych znajdują się w znacznie bardziej sprzyjających warunkach dla przechowania w stanie skamieliny. I tym właśnie tłumaczy się, jak sądzi W. A. W a c h r a m i e j e w (1952), wcześniejsze ukazanie się w osadach mikrospor i drewna okrytonasiennych aniżeli ich liści. W szacie roślinnej okrytonasienne spełniały drugorzędną rolę tylko do końca pierwszej połowy okresu kredowego. W połowie zaś tego okresu, tj. około 100 milionów lat temu, następuje jedna z najbardziej gwałtownych zmian w składzie roślinności kuli ziemskiej i okrytonasienne pojawiają się od razu w bardzo dużej liczbie form, rozpowszechniając się po całej ziemi z dużą szybkością. Przy tym wszystkie znane nam kredowe okrytonasienne należą do istniejących obecnie rodzin i nawet do współczesnych rodzajów, przynajmniej w większości przypadków, przedstawiając zarówno formy prymitywne (*Magnoliaceae*, *Lauraceae* i bliskie im rodziny, rodzaj *Nelumbo* i inne), jak i znacznie dalej posunięte w rozwoju (*Fagaceae*, *Moraceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae*, *Juglandaceae* i in.). Oczywiście jest, że okrytonasienne przeszły przedtem bardzo długą drogę rozwoju i zdążyły w tym czasie zróżnicować się na

mnóstwo rodzin. Jednak do cenomanu odgrywały one tylko podrzędną rolę, występowały tylko w nielicznych populacjach i reprezentowane były stosunkowo niewielką liczbą osobników. W środku zaś okresu kredowego rozpowszechniają się z wyjątkową szybkością i w stosunkowo krótkim czasie zajmują znaczne przestrzenie. W okresie cenomanu osiągają rozkwit, o czym świadczy cenomańska flora Portugalii, Francji, Czechosłowacji, Egiptu, różnych okręgów ZSRR, Północnej Ameryki a także prawdopodobnie Grenlandii.

Szybkie i masowe rozpowszechnienie się okrytonasiennych stało się jednym z najważniejszych momentów w historii rozwoju świata organicznego na ziemi. Zaznaczało ono nowy, przełomowy moment w historii całego życia na lądzie i miało decydujące znaczenie dla dalszych losów świata zwierzęcego, a szczególnie owadów, ptaków i ssaków. Toteż środek okresu kredowego jest początkiem nowej ery w historii życia na ziemi.

Do czasu swojej zwycięskiej ekspansji okrytonasienne rozwijały się i osiągnęły dość wysoką organizację, prawdopodobnie w jakimś izolowanym górskim terenie, skąd — dzięki zaszłym w tym czasie przemianom fizyko-geograficznym — udało im się wydostać i szybko rozpowszechnić się na lądzie. Zasadniczym warunkiem szybkiego rozpowszechnienia się okrytonasiennych była prawdopodobnie ich wysoka ewolucyjna plastyczność, ujawniająca się w niezwyklej różnorodności form. Plastyczność ta była uwarunkowana takimi postępującymi przystosowaniami, jak powstanie naczyń i rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi, bardziej doskonała niż u nagonasiennych blaszka liściowa, podniesienie wydajności fotosyntezy, pojawienie się zamkniętych megasporofili-owocolistków, entomofilia, podwójne zapłodnienie i in. Osiągnąwszy w górach wysoki poziom organizacji i dużą różnorodność form, łatwo stały się one zdobycami obszernych przestrzeni równinnych.

Szczególne i prawdopodobnie decydujące znaczenie dla powstania i szybkiego rozwoju okrytonasiennych miały te złożone wzajemne stosunki z przedstawicielami świata zwierzęcego, jakich nie obserwujemy u współczesnych nagonasiennych lub obserwujemy je w bardzo słabo wyrażonej formie, jak u *Welwitschia*. Jestem głęboko przekonany, że okrytonasienne już od samego początku swego rozwoju były ściśle związane z owadami i były niewątpliwie rezultatem entomofilii. W literaturze myśl tę wysuwali już paleobotanicy: G. S a p o r t a (1877), D. S c o t t (1911) i inni, nie rozwijano jej jednak dalej, a nawet często odrzucano ją. Tymczasem jednak liczne badania, zarówno biologii zapylania, jak i morfologii kwiatów, pozwalają rozwinąć tę myśl szerzej i wyciągnąć z niej szereg podstawowych wniosków dla ewolucji okrytonasiennych.

Jak wiadomo, najbardziej prymitywne typy kwiatów cechuje entomofilia. Stąd można wysnuć wniosek, że kwiat okrytonasiennych powstał w procesie ewolucji z zapylanego przez owady strobilu, tym bardziej że wśród wymarłych nagonasiennych znane są bezsprzeczne przykłady entomofilii (bennetyty). W przeobrażeniu strobilu nagonasiennych w kwiat okrytonasiennych decydującą rolę musiały wykonać owady zapylające.

Chrząszcze lub jakieś inne niższe owady zapylające strobilus przodków okrytonasiennych nęciła obfitość mikrospor, służących im za pożywienie; jednocześnie znajdowały tam schronienie. W ten sposób przyczyniały się one do krzyżowego zapylania. Lecz jednocześnie zjadały zalążki wyrządzając tym poważną szkodę roślinie. Dlatego jest rzeczą naturalną, że takie prymitywne zapylanie przez owady musiało doprowadzić do ochrony zalążków. U bennetytów zalążki były przykryte specjalnymi łuskami międzynasiennymi, które jednak nie mogły dostatecznie skutecznie chronić ich przed owadami zapylającymi w późniejszych epokach, co prawdopodobnie doprowadziło je do wymarcia w okresie kredowym. Znacznie lepszy model przystosowania chroniącego zalążki wytworzył się u okrytonasiennych. W zamkniętych megasporofilach-owocolistkach okrytonasiennych młode i soczyste zalążki znalazły dobrą ochronę nie tylko przed chrząszczami, lecz i przed owadami ssącymi późniejszych epok, jak również i przed posuchą (w pustynnym klimacie). Wewnątrz zamkniętej komory owocolistka zalążki znajdują pewniejszą ochronę niż u nagonasiennych i dlatego też nie mają potrzeby wytwarzania takich specjalnych ochronnych przystosowań, jak zgrubienie osłonki (integumentum), wytworzenie sklerotesty itp. W tych warunkach zalążki okrytonasiennych zmniejszają się i gametofity ich ulegają redukcji, dzięki czemu zalążki uzyskują możliwość znacznie szybszego rozwoju. Było to dużym postępem, zapewniającym okrytonasiennym możliwość maksymalnej oszczędności materiału na budowę zalążka i żeńskiego gametofitu oraz udoskonalenia procesu zapłodnienia.

Powstanie owocolistków nie tylko zapewnia ochronę zalążków przed owadami zapylającymi i przed niesprzyjającymi wpływami otoczenia, ale doprowadza także do wytworzenia specjalnej powierzchni znamienia, którego dalsza specjalizacja miała ogromne znaczenie w procesie ewolucji mechanizmu zapylania. Powstanie owocolistków dało także możliwość udoskonalenia słupkowiego jako całości. W ten sposób powstanie owocolistków doprowadziło z kolei do udoskonalenia krzyżowego zapylania, co dało najdawniejszym okrytonasiennym znaczną przewagę nad zapylanymi przez wiatr nagonasiennymi i nawet nad bennetytami z ich niedoskonałą jeszcze entomofilią.

Początkowo stopień rozwoju mechanizmu krzyżowego zapylania był ograniczony przez prymitywizm samych owadów zapylających. Tak

chrząszcze, jak i inne możliwe pierwotne owady zapylające nie miały jeszcze specjalnego strukturalnego i funkcjonalnego przystosowania do zapylania kwiatów. Ale już w pierwszej połowie okresu kredowego mechanizm krzyżowego zapylania osiąga wyższy stopień rozwoju. Chrząszcze jako owady zapylające schodzą na drugi plan, a główną rolę zaczynają spełniać specjalnie przystosowane do zapylania owady błonkoskrzydłe i łuskoskrzydłe, szczególnie zaś owady o długich trąbkach. Ta zmiana owadów zapylających miała doniosłe następstwa i odbiła się na dalszych losach okrytonasiennych. Powstanie wyspecjalizowanych owadów zapylających doprowadziło do bardzo ważnego postępu w krzyżowym zapylaniu: do zwiększenia stałości w odwiedzaniu kwiatów. K. Darwin, który — jak wiadomo — specjalnie zajmował się zagadnieniem krzyżowego zapylania, twierdził, że wszystkie gatunki pszczoł i niektóre inne owady odwiedzają, dopóki mogą, kwiaty tego samego gatunku i dopiero potem przelatują na kwiaty innego gatunku. „To, że owady odwiedzają kwiaty tego samego gatunku tak długo, dopóki mogą, ma duże znaczenie dla rośliny, ponieważ sprzyja to krzyżowanemu zapylaniu osobników tego samego gatunku“ — pisze Darwin (1876). Mniej lub więcej zaznaczoną stałość w odwiedzaniu jednego i tego samego gatunku rośliny przy każdym wylocie owada spotykamy już u niektórych chrząszczy, lecz u błonkoskrzydłych i u łuskoskrzydłych osiąga ona swój szczytowy rozwój. Rozwój tej stałości w odwiedzaniu wymagał wysokiej specjalizacji budowy owadów i wyższego stopnia rozwoju mechanizmu ich nerwowej sygnalizacji. Wymagało to nie tylko dalszego rozwoju i udoskonalenia ich instynktów, lecz także i rozwoju bardziej plastycznego mechanizmu sygnalizacji odruchowej na odległość. Te bardziej rozwinięte owady zapylające wyróżniały się bardziej udoskonalonymi mechanizmami tymczasowej łączności, większą zdolnością do wytwarzania nowych odruchów łączności z otoczeniem a w szczególności z kwiatami. Jednocześnie rozwój stałości w odwiedzaniu kwiatów przez owady wymagał większej specjalizacji w budowie samych kwiatów i przede wszystkim lepszego ukrycia nektaru i pyłku. Wymagało to również określonej normalizacji wymiarów kwiatów i poszczególnych jego części, ich dostosowania się do wymiarów ciała lub do trąbki określonych owadów zapylających.

Kwiaty o licznych pręcikach i z łatwo dostępnym pokarmem (pyłkiem lub nektarem) jeszcze nie mają określonej stałości odwiedzania lub jest ona jeszcze słabo rozwinięta. Gatunki roślin z takimi kwiatami są jednakowo dostępne dla owadów, które nie otrzymują żadnych korzyści z odwiedzania jednych i tych samych kwiatów. Dlatego też owady dość często przelatują w takich przypadkach z kwiatów jednych gatunków na kwiaty innych i stałość, jeżeli nawet istnieje, ma jeszcze charakter początkowy. Obserwujemy to na przykład u magnoliowatych, grzybieniwatych, pro-

mienistych jaskrowatych, promienistych makowatych i u wielu innych wolnopłatkowych okrytonasiennych.

Zupełnie co innego obserwujemy u grzbiecistych wolnopłatkowych, a szczególnie u zrosłopłatkowych okrytonasiennych. U kwiatów wyspecjalizowanych, szczególnie ze zrosłopłatkową koroną, liczba pręcików zmniejsza się i możliwość wydzielania oraz ukrycia nektaru niepomierzenie wzrasta. U gatunków z takimi kwiatami ustala się już określona stałość odwiedzania ich przez owady zapylające (rzadziej przez ptaki) nie tylko przy każdym ich oblocie, lecz często przy wszystkich oblotach w ogóle. Zapyłania tych kwiatów dokonują pszczoły, muchy o długich trąbkach, motyle, a także niektóre ptaki. Stałość odwiedzania daje obojętną korzyść tak dla roślin, które lepiej się zapylają i mniej wydatkują pyłku, jak i dla owadów, które lepiej się żywią. Jest to wyższe osiągnięcie sprzężonej ewolucji okrytonasiennych i owadów zapylających, będącej rezultatem skomplikowanego procesu wzajemnego doboru.

Wytworzenie się stałości odwiedzania kwiatów miało bardzo duże znaczenie dla ewolucji okrytonasiennych. Chociaż stałość odwiedzania przyczynia się do krzyżowego zapyłania poszczególnych osobników w obrębie gatunku, to jednak zmniejsza ona możliwości międzygatunkowego krzyżowania. Ponadto zmniejsza ona także możliwości krzyżowania między populacjami, wyróżniającymi się budową, barwą i zapachem kwiatów. Tym samym prowadzi do biologicznej izolacji populacji, będącej pierwszym etapem powstawania gatunków. Znaczy to jednak, że okrytonasienne, zapyłane przez pszczoły lub przez motyle o długich trąbkach, będą podlegać ewolucji w szybszym tempie niż okrytonasienne, przystosowane do zapyłania przez niższe owady zapylające. Dlatego też z ustaleniem bardziej wyspecjalizowanych form zapyłania szybkość ewolucji okrytonasiennych znacznie zwiększyła się i w dalszym ciągu stopniowo wzmagala się.

Prawdopodobnie już na początku okresu kredowego sprzężona ewolucja owadów i okrytonasiennych doprowadziła do wysokiej doskonałości mechanizm krzyżowego zapyłania, a okrytonasienne osiągnęły dzięki temu znaczne zróżnicowanie morfologiczne i ekologiczne. W rezultacie sprzężonej ewolucji owady i okrytonasienne okazały się najbardziej licznymi grupami organizmów, a okrytonasienne osiągnęły najwyższy stopień organizacji w świecie roślinnym. Ta sprzężona ewolucja odbywała się na zasadzie wzajemnego doboru, którego mechanizm jest bardzo skomplikowany i czeka jeszcze na swoich badaczy. Ale już teraz jest oczywiste, że dobór wzajemny był potężnym, twórczym czynnikiem w ewolucji świata organicznego.

Poznanie biologicznych właściwości najbardziej prymitywnych, żyjących obecnie okrytonasiennych, wskazuje na to, że kolebką okrytona-

siennych były najprawdopodobniej kraje górskie o ciepłym i wilgotnym klimacie, zbliżonym do klimatu pasa podzwrotnikowego Himalajów, Jnanu lub południowej Japonii. Pierwotne okrytonasienne były, prawdopodobnie, roślinami góorskimi. Potwierdzeniem tego przypuszczenia jest fakt, że większość najbardziej prymitywnych okrytonasiennych, jak np. magnoliowate, to typowi przedstawiciele flory górskiej. Współczesne prymitywne grupy skoncentrowane są przeważnie w okolicy basenu Oceanu Spokojnego (Południowo-wschodnia Azja, Nowa Kaledonia, wyspa Fidżi itp.). A więc jest zupełnie możliwe, że okrytonasienne powstały gdzieś w okolicy basenu Oceanu Spokojnego, najprawdopodobniej w górach południowo-wschodniej Azji. Wydaje się to tym bardziej prawdopodobne, że w erze mezozoicznej, szczególnie w jurze, właśnie tam była największa obfitość i różnorodność *Phyllospermae* — cykadowych, bennetytów i pentoksylowych. Chyba nie należy wątpić, że właśnie do tego kręgu pokrewieństwa należeli również przodkowie okrytonasiennych.

Niekompletność kronik geologicznych nie pozwala na ścisłe ustalenie przodków okrytonasiennych. Ale najbardziej prawdopodobne jest wspólne pochodzenie okrytonasiennych i liścionasiennych (*Phyllospermae*). Teoretycznie przodkowie okrytonasiennych powinni być pośrednią grupą między nasiennymi paprotnikami a bennetytami. Nadal ich jednak nie znamy. Dlaczego więc, bez względu na zdumiewające osiągnięcia paleobotaniki, przodkowie okrytonasiennych ciągle jeszcze są ukryci przed nami w głębi ziemi? Przypuszczam, że brak danych paleontologicznych, dotyczących przodków okrytonasiennych, tłumaczy się tymi samymi przyczynami, co i brak skamielin szczątków pierwotnych okrytonasiennych. Sądzę, że przodkowie okrytonasiennych byli roślinami góorskimi, może nawet wysokogóorskimi i właśnie dlatego szanse ich fossilizacji były minimalne. Prawdopodobnie rosły one w krańcowych dla *Phyllospermae* warunkach bytowania. To ostatnie przypuszczenie, jak mi się wydaje, może dać klucz do zrozumienia szybkości i charakteru ewolucji od liścionasiennych do okrytonasiennych.

Jak wiadomo, skuteczność doboru naturalnego oraz szybkość i charakter ewolucji zależne są w dużym stopniu od wielkości populacji, tj. od stopnia izolacji i krzyżowania. Przekonują o tym badania Fishera (1930), a szczególnie S. Wrighta (1932, 1942), jak również prace N. P. Dubinina i D. D. Romaszowa (1932). Dochodzą oni do wniosku, że w dużych populacjach ewolucja była powolna, a w małych — szybsza. Chociaż w bardzo małych populacjach absolutna liczba mutacji jest stosunkowo nieduża, to jednak są one wykorzystywane w nich bardziej skutecznie. W populacjach takich pojedyncza mutacja ma dużo więcej szans zachowania się lub rozpowszechnienia się na całą populację

i to znacznie szybciej; może to być dostateczną kompensatą absolutnej częstości mutacji. Taka populacja przy sprzyjających warunkach może dać początek nie tylko nowemu rodzajowi, lecz nawet nowej rodzinie lub taksonowi wyższego rzędu. Paleontolog J. Simpson (1944) bardzo trafnie wykorzystał te dane z genetyki populacji dla wyjaśnienia systematycznych luk w kronikach paleontologicznych. Podczas gdy ciągle odślawiają się pośrednie ogniwa między rodzajami, rodzinami a nawet rzędami, zwraca szczególną uwagę brak form przejściowych między wyższymi systematycznymi kategoriami. Trudno jest przypisywać ten brak form przejściowych tylko przypadkowi. Jeszcze trudniej tłumaczyć to tym, że takie przejściowe formy w ogóle nigdy nie istniały. Najbardziej prawdopodobną wydaje się hipoteza Simpsona, według której przejściowe formy były nieliczne i podlegały ewolucji w szczególnie szybkim tempie, czym tłumaczy się małe prawdopodobieństwo znalezienia ich w stanie skamieliny. „Można powiedzieć — pisze Simpson — że ten postulat jest zgodny ze wszystkimi posiadanymi przez nas faktami i prawie siłą rzeczy z nich wynika“. Zdaniem Simpsona proces pierwotnego wyodrębnienia każdego członu zajął znacznie mniej czasu aniżeli proces jego dalszego przystosowania się, rozpowszechnienia i zróżnicowania.

Wychodząc z tych właśnie danych genetyki populacji, jeszcze w 1947 roku doszedłem do wniosku, że formy przejściowe między nagonasiennymi i okrytonasiennymi rosły jako izolowane i nieduże populacje, w których proces ewolucji przebiegał w nadzwyczaj szybkim tempie. Jeżeli zaś przypuścimy ponadto, że były to peryferyjne populacje górskich roślin, to charakter tej ewolucji będzie jeszcze bardziej zrozumiały. Niedawno zoolog E. Mayr (1954) jeszcze raz zwrócił uwagę na to, że w peryferyjnych izolowanych populacjach proces ewolucji przechodzi w przyspieszonym tempie i stwarzają się realne możliwości dla „makroewolucji“. Według jego zdania wiele zagadkowych zjawisk, szczególnie w kronikach paleontologicznych, staje się zrozumiałe, jeżeli uwzględnimy charakter ewolucji w tych populacjach. Genetyczna organizacja peryferyjnych izolowanych populacji warunkuje niewątpliwie znacznie szybsze zmiany ewolucyjne od zmian wewnątrz populacji, będących częścią ciągłego systemu. Mamy tu do czynienia z mechanizmem, który daje możliwość przyjęcia szybkiego powstawania nowych jednostek makroewolucyjnych bez żadnego rozdzwieku z faktami genetyki. Z tego punktu widzenia możliwość tzw. „filogenetycznych skoków“ jest zupełnie realna. Jak wiadomo, wielu paleontologów postulowało różne formy „skoków“ dla wyjaśnienia braku kopalnych ogniw pośrednich między niektórymi większymi systematycznymi jednostkami. Lecz genetyczne wyjaśnienie tych „skoków“ było niezadowalające. Jednak obecnie już staje się jasne,

że genetyczny mechanizm powstawania dużych systematycznych jednostek zasadniczo nie różni się od mechanizmu powstawania gatunku.

A zatem jeżeli przodkami okrytonasiennych były rzeczywiście górskie rośliny, to musiały one stanowić układ niedużych i izolowanych populacji, z których wiele było peryferyjnych. Szybkość ewolucji musiała być bardzo duża i w najwyższym stopniu sprzyjająca makroewolucji. W tych warunkach jedna z najdawniejszych gałęzi *Phyllospermae* mogła dać początek nowej, wyżej zorganizowanej grupie roślin nasiennych, wyróżniających się wysoką zdolnością przystosowawczą i plastycznością. Takie przypuszczenie wydaje mi się zupełnie prawdopodobne.

Lecz jak wiadomo, w krańcowych warunkach bytowania stosunkowo łatwo zachodzą wszelkiego rodzaju neoteniczne przeobrażenia organizmów. W tych warunkach proces ewolucji często prowadzi do zahamowania rozwoju tych lub innych organów i tkanek i następuje jakby przedwczesne zakończenie ontogenezy. Ontogeneza jakby „urywa się“ i wcześniejsze stadia rozwoju stają się definitywnymi. Ewolucyjne znaczenie neotenu jest bardzo wielkie. Zdaniem N. K. Kolcowa (1936), gwałtowna neotenu wywołuje z początku jedynie silne uproszczenie fenotypu, podczas gdy genotyp zachowuje swoją złożoność. Zachowanie złożoności genotypu ma decydujące znaczenie dla dalszej postępowej ewolucji formy neotenicznej. Polega ono na tym, że „zasób nie ujawniających się w rozwoju genów, które mogą mutować do genów ujawniających się już podczas rozwoju neotenicznej formy, pociąga za sobą wysoką zmienność tej formy i niekiedy pozwala jej na przejawienie w przyszłości wspaniałego rozkwitu postępującej ewolucji“.

W ten sposób, bez względu na swoje fenotypowe uproszczenie, formy neoteniczne zachowują całą złożoność osiągniętego w procesie ewolucji mechanizmu genetycznego, który otrzymuje możliwość rozwoju w nowym, dowolnym kierunku. Ewolucyjne znaczenie neotenu już od dawna było uznane przez zoologów, szczególnie przez W. Garstenga. Niedawno angielski zoolog A. Hardy (1954) w artykule „Escape from Specialization“ jeszcze raz podkreślił znaczenie neotenu w ewolucji świata zwierzęcego. Jednak botanicy, w przeciwieństwie do zoologów, nie zwracali dostatecznej uwagi na znaczenie neotenu w ewolucjach dużych jednostek systematycznych i wyznaczali jej pewną tylko rolę w ewolucji gatunków i rodzajów. W szeregu moich prac, szczególnie w „Problemach ewolucyjnej morfologii roślin“ (1954), usiłowałem, za przykładem zoologów, tłumaczyć neotenią pochodzenie niektórych większych jednostek i doszedłem w szczególności do wniosku, że klasa okrytonasiennych ma w sobie ślady pochodzenia neotenicznego. Próbowałem wykazać, że zasadnicze cechy morfologiczne okrytonasiennych znajdują najbardziej prawdopodobne wyjaśnienie w hipotezie neotenicznego ich pochodzenia.

W literaturze już niejednokrotnie wskazywano na określone „infantylne” cechy w organizacji kwiatu, który uważano za zahamowany w rozwoju pączek. Ze współczesnego punktu widzenia kwiat należy rozpatrywać jako neoteniczną formę prymitywnego strobilu nagonasiennych przodków, co między innymi całkowicie wyjaśnia również pochodzenie owocolistków. Całkowicie zrozumiałe staje się także pochodzenie nie posiadającego *archegonium* żeńskiego gametofitu okrytonasiennych przedstawiającego zmodyfikowaną neoteniczną formę gametofitu nagonasiennych. Neotenią można tłumaczyć pochodzenie liści okrytonasiennych, powstanie liścia o unerwieniu palczastym z pierzastego oraz liści jednoliściennych z liści dwuliściennych. Z tego punktu widzenia całkowicie zrozumiała jest również krańcowo prymitywna budowa drewna niektórych okrytonasiennych typu *Trochodendron*, u których dojrzałe drewno z drabinkowymi tracheidami strukturą swoją odpowiada wczesnemu drewnu prymitywnych nagonasiennych, co wskazuje na jego neoteniczne pochodzenie. Z braku czasu nie będę mógł szczegółowo zreferować wszystkich moich poglądów na to zagadnienie, tym bardziej że częściowo są one przedstawione w artykule: „Niektóre problemy ewolucyjnej morfologii okrytonasiennych” (Problemy botaniki, 1954, t. II). Nadmienię tylko, że neotenicznym przeobrażeniom podległy prawdopodobnie wszystkie organy i części ciała przodków okrytonasiennych, co musiało doprowadzić do powstania łuk w szeregu dojrzałych form. Dlatego powstanie okrytonasiennych było nie tylko szybkie (rezultat ewolucji na podłożu izolowanych peryferyjnych populacji), lecz i przerywane (rezultat neotении).

Wychodząc z założenia N. K. K o l c o w a, możemy przypuszczać, że pierwotne okrytonasienne, pomimo ich fenotypowego uproszczenia, wniosły ze sobą duży zasób genotypowych możliwości, co niewątpliwie stworzyło sprzyjające genetyczne możliwości dla ich szybkiej przystosowawczej irradacji w różnych kierunkach. Dlatego rozwijające się w górach i rozbite na drobne izolowane populacje pierwsze okrytonasienne miały najbardziej sprzyjające warunki rozwoju w różnych kierunkach. Jeżeli zaś weźmiemy pod uwagę, że ewolucja ich była ściśle związana z ewolucją owadów i była oparta na swoistym i skomplikowanym mechanizmie wzajemnego doboru, to wyjątkowa szybkość pierwotnego ich zróżnicowania będzie jeszcze bardziej zrozumiała.

Na zakończenie mego referatu chcę powiedzieć, że jakkolwiek poszczególne jego tezy mogą być sporne, jedno wydaje mi się bezsporne: zagadnienie pochodzenia okrytonasiennych obecnie już wyszło poza granice jakiejkolwiek jednej dyscypliny botanicznej i nawet poza granice całości botaniki, i może być rozwiązane tylko jako kompleksowe zagadnienie biologiczne.

SUMMARY

Among the many still unsolved problems of the phylogeny of the plant world, the problem of the origin and evolution of angiosperms is most exciting, intricate and puzzling. It has attracted the attention of palaeobotanists, phytogeographers, morphologists and taxonomists for more than a century. But in spite of that the enigma is far from being completely solved and many questions connected with the origin and evolution of angiosperms are still vague. The ancestry of angiosperms is still a riddle and their seemingly abrupt rise to dominance in the Late Cretaceous is one of the most striking phenomena in the geological history of plants. So far we do not know any fossil forms connecting the angiosperms with any other groups of seed plants, and their origin and early history remain a deep mystery.

But in spite of a deficiency of fossil records it is possible to make some feasible suppositions on the phyletic relations of angiosperms and their mode of origin. The most probable ancestors of angiosperms were some lower gymnosperms. Theoretically the ancestors of angiosperms had to be an intermediate group between *Cycadofilicales* and *Phyllospermidae* (*Cycadales* and *Bennettitales*). They were very primitive gymnosperms with bisexual (amphisporangiate) strobili consisted of many leaf-like and spirally arranged microsporophylls and megasporophylls. The strobili were surrounded by an outer sheath of sterile leaves, like those of *Bennettitales*, and microsporangia were free from one another, like those of *Cycadales*.

The probable cradle of angiosperms was apparently situated in countries with a humid and warm climate, like that of the subtropical zone of Yunnan. The most primitive living angiosperms, especially *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae*, *Winteraceae*, *Trochodendraceae* and *Tetracentraceae*, are strongly concentrated in the region of the Pacific basin, especially in Eastern Asia, and Australasia. It is quite possible therefore, that the angiosperms arose in this region, more probably in the mountains of South-Eastern Asia. This is all the more probable as in Mesozoic times, especially in Jurassic, South Asia was a region of the greatest abundance and diversity of the phyllospermids (*cycadophytes*) — the nearest relatives of angiosperms.

But why are the ancestors of angiosperms still hidden from us in the entrails of the earth in spite of the great advances of palaeobotany? I suppose, that the absence of palaeobotanical data concerning the nearest ancestors of angiosperms may be explained by the same reasons, as the absence of remains of the first angiosperms. It seems to me that the explanation consists in the following: the ancestors of angiosperms were probably the mountainous plants, may be even high mountainous, and therefore the chances of their fossilisation were at a minimum. Apparently they grew in extreme conditions of environment for phyllospermids, most probably near the upper limit of forest vegetation. This last supposition, as it seems to me, may give a key to understand the rate and mode of evolution in line from phyllospermids to angiosperms.

It is now well realized that the rates and patterns of evolution are largely conditioned by the size of the genetically effective breeding populations involved. R. Fisher, S. Wright, J. Haldane, N. Du-

binin, D. Romashov and many other workers have shown that the balance between intensity of selection, mutation rates and random fluctuations of gene frequencies are quite different in large and in small populations. In large populations the chances of fixation of mutation depend mainly on selective value, but in small populations the result is largely random and independent of selection. Evolutionary transformation would tend to be very slow in large panmictic populations. On the contrary, maximal rates would occur in very small and isolated populations, but could very rarely be long sustained. In favourable conditions such a population may become not only a new genus, but even a new family or a still higher taxon.

In such rapid and large evolutionary transformations a great role is played not only by the size and structure of populations, but also by their geographical locations within the area of species. As E. Mayr (1954) recently emphasized, the small peripherally isolated population has various attributes that are of great interest not only to the student of speciation but also to those who study major evolutionary changes. He maintains, that many puzzling phenomena particularly those that concern paleontologists, are elucidated by a consideration of these populations. This concerns such phenomena as very rapid evolutionary rates, apparent „phylogenetic saltations“ and the origin of new high taxons. In Mayr's opinion, the genetic reorganization of small peripherally isolated populations does permit evolutionary changes that are many times more rapid than the changes with populations that are part of a continuous system. An occasional one of such populations may succeed, during the period of genetic reorganization in entering a previously unoccupied ecological niche and in expanding into this niche. It seems to me that E. Mayr is quite right in saying: „Here then is a mechanism which would permit the rapid emergence of macroevolutionary novelties without any conflict with the observed facts of genetics“. As it is well known many paleontologists have postulated various kinds of typostrophic „saltations“ in order to explain the absence of transitional forms between higher categories. But if these major evolutionary changes have taken place in small peripherally isolated populations, it would explain the systematic discontinuities of the paleontological record.

Thus the data and conclusions of population genetics may quite satisfactorily explain the origin of higher taxons and the systematic occurrence of the gaps between them, hitherto so puzzling. G. G. Simpson (1944, 1953) utilized some of these data to explain the regular absence of fossil transitional forms for almost all orders of all classes of animals. He states that the basic differentiation of each order took a much shorter time than its later adjustment, spread and diversification. It follows that the basic differentiation proceeded, on an average, more rapidly than the later recorded evolution. But such unusually high rates of evolution are very improbable in large populations and are most consistent with the postulate that the transitional populations were small. Hence he concluded that „the lines leading to higher categories must often, or even usually, have had populations relatively quite small as compared with their descendants in the categories. This would markedly

reduce the chances of their recovery as fossils" (Simpson, 1953, p. 372).

Proceeding from the same data of population genetics, in 1947, I came to the conclusion that transitional forms between gymnosperms and angiosperms consisted of small populations, in which the rate of evolution was very high. And if we postulate now that many of them were peripherally isolated populations of mountainous plants, the mode of evolution would be still more clear.

Thus, if the ancestors of angiosperms were really the mountainous plants they should have consisted of the whole system of small and isolated populations, many of which were peripheral. In most cases the isolation of populations was not complete, which is the ideal situation for sustained, relatively rapid and progressive evolution (based on inter-group selection), but in other cases the very small populations were almost completely isolated, which is very suitable for a rapid genetic drift. According to Sewall Wright's investigations, in a large population, subdivided into numerous partially isolated groups, both adaptive and nonadaptive differentiation is to be expected and that conditions are most favourable for evolution when both processes are occurring. But when isolation prevails and accidents of sampling (drift) constitute the important evolutionary process the conditions are more favourable for „macroevolutionary“ novelties. In populations under varied and varying mountainous conditions especially if isolation is incomplete, random fixation of mutation, especially favourable one, may be very rapid. If such a situation existed in the structure of populations of the ancestors of angiosperms then the rate of evolution should have been very fast and most favourable for the origin of a new class. Under such conditions, one of the ancient branches of *Phyllospemidae* might really have been the origin of the new higher organized group of seed plants which was characterized by high adaptability and evolutionary plasticity. Such an assumption seems to me very likely.

But on what kind of ontogenetic basis could this „phyletic saltation“ have been realized? The answer seems to me to be — on the basis of hereditary neoteny.

As it is known, under the extreme conditions of environment different kinds of neotenic transformations of organisms may easily appear. Under such conditions the process of evolution frequently leads to the delay of development both of organs and tissues, and a premature completion of ontogenesis takes place. An ontogenesis somehow „breaks off“ and earlier stages of development turn into definitive ones. The evolutionary significance of neoteny is very great. In N. K. Koltzoff's (1936) opinion a sharply expressed neoteny leads to the strong simplification of phenotype only, whereas the genotype keeps its complexity. For the further progressive evolution of neotenic forms this preservation of complexity of genotype is of decisive importance. This importance lies in the fact that the rich reserve of genes leads to high variability of neotenic forms and allows them occasionally to disclose a luxurious blossoming of further progressive evolution (Koltzoff, 1936, p. 520). Thus, in spite of their phenotypic simplification, neotenic forms preserve the whole complexity of the genetic mechanism achieved during the

process of evolution, which acquires the possibility of development in any new direction.

The evolutionary significance of neoteny has been appreciated by many zoologists, especially by W. Garstang (1922) and G. R. de Beer (1951). Recently, zoologist E. Hardy (1954) in his article entitled „Escape from specialization“ once more emphasised the importance of neoteny in evolution of the animal kingdom. But, in contrast to zoologists, botanists have not paid enough attention to the great rôle of neoteny in the evolution of higher taxonomic categories, and attach to it only a secondary role in evolution of species and genera. In some of my works, especially in my book „Problems of the evolutionary plant morphology“ (1954). I tried to explain neotenually the origin of some of the higher taxons in the plant world, and partially I came to the conclusion that angiosperms carry in themselves the traces of their neotenic origin. I have tried to show that the basic morphological characters of angiosperms find their most probable explanation in the hypothesis of their neotenic origin.

It has more than once been mentioned in literature the definite „infantile“ characters in the organization of flower. From the modern point of view the angiosperm flower may be considered as a neotenic form of primitive strobile of gymnospermous ancestors. With this supposition it is explained not only the origin of flower in general, but also the origin of its different parts. From this point of view it is possible to explain the origin of carpels and stamens, as well as the origin of primitive perianth. It becomes quite clear the origin of very peculiar female gametophyte („embryosac“) of angiosperms completely devoid of archegonia or even parts of archegonia. This very simplified and at the same time very perfect female gametophyte represents the transformed neotenic form of female gametophyte of ancient gymnosperms. By neoteny it is possible to explain the origin of leaves of angiosperms, the rise of palmate leaves from the penninerved ones, and the rise of leaves of monocotyledons from the leaves of dicotyledons. From this point of view it is also quite comprehensible the extreme primitiveness of the wood structure of some dicotyledons (*Winteraceae* and other homoxylie forms) the late wood of which with its scalariform tracheids, corresponds in its structure to early wood of primitive gymnosperms, thus originating also through neoteny. It is not necessary to give here a circumstantial account of this subject, because it has been discussed in some other of the author's papers, especially in the article entitled „Quelques problèmes de la morphologie évolutive des angiospermes“ (1954).

Proceeding from Koltzoff's conception we must suppose, that the primary angiosperms in spite of their phenotypic simplification, carried in themselves considerable reserve of genetic possibilities, which undoubtedly created favourable genetic opportunities for their rapid adaptive irradiation in many directions. Consequently, having been developed in mountains and dismembered into numerous small and comparatively isolated populations, the first angiosperms were in most favourable conditions for evolution in different directions. And if we bear in

mind that their evolution was closely dependant on the evolution of pollinating insects, and was based on the peculiar and complicated mechanism of mutual selection, then the extreme rapidity of this initial differentiation becomes still more comprehensible.

*Botanical Institute
Academy of Sciences
Leningrad*

LITERATURA

- De Beer G. R., 1951, Embryos and ancestors, Revised edition, Oxford Univ. Press., Oxford.
- Garstang W., 1922, The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law, Jour. Linn. Soc. London (Zool.), 35: 81—101.
- Hardy E., 1954, Escape from specialization. In J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (ed. by) „Evolution as a process“, pp: 122—142, London.
- Kolcow H. K., 1936, Organizacja komórki. Sbornik eksperymentalnych iśledowanij statiej i reczej. 1903—1935 gg., Moskwa-Leningrad.
- Mayr E., 1954, Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (ed. by) „Evolution as a process“, pp. 157—180, London.
- Simpson G. G., 1944, Tempo and mode in evolution, Columbia Univ. Press., New York.
- Simpson G. G., 1953, The major features of evolution, Columbia Univ. Press., New York.
- Tachtadžjan A. L., 1947, O principach metodach i simwółach filogeneticzeskich postrojenij w. botanike, Biull. Mosk. Obszcz. Isp. Prir., 52 (5): 95—120.
- Tachtadžjan A. L., 1954, Nekotoryje problemy ewolucyjnojj morfologii pokrytosiemennych, Wopr. Bot., 2: 763—793. (Tachtajan A. L., 1954, Quelques problèmes de la morphologie évolutive des angiospermes, Essais de Bot., 2: 763—793).
- Tachtadžjan A. L., 1954, Woprosy ewolucyjnojj morfologii rastenij. Izd. Leningr. Uniw., Leningrad.
- Wright S., 1949, Adaptation and selection. In G. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson (ed. by) „Genetics, Paleontology and Evolution“, pp. 265—389.