Metody biometryczne w badaniu ewolucji historycznej roślin

The biometrical method in investigations of the historical evolution of plants

J. JENTYS-SZAFEROWA

W porównaniu z botanikiem badającym przemiany ewolucyjne roślin współczesnych — paleobotanik badający ich ewolucję historyczną ma zadanie pod niektórymi względami trudniejsze.

Botanik zajmujący się żywą rośliną może rozporządzać dużym materiałem, zna rozmieszczenie geograficzne danego rodzaju względnie gatunku oraz jego wymogi ekologiczne i klimatyczne, może zbadać jego zmienność morfologiczną i właściwości cytologiczne, wreszcie — co najważniejsze — może przeprowadzać hodowlę eksperymentalną.

Paleobotanik, badający zmiany roślin w ubiegłych epokach geologicznych, ma do rozporządzenia tylko martwe szczątki. Są to przeważnie fragmenty roślin, najczęściej ich organy, jak liście, owoce lub nasiona. Do tego proces fosylizacji wywołuje w nich zmiany morfologiczne, szczególnie wtedy, kiedy są sprasowane, tak że jest nieraz trudno odtworzyć ich pierwotny wygląd. Nie nadają się też oczywiście do badań cytologicznych ani do hodowli. Do tego materiały kopalne są z reguły nieliczne i znajdują się przypadkowo. Mowy o tym nie ma — przynajmniej w chwili obecnej — aby określić dokładnie zasięg występowania jakiejś rośliny kopalnej, a co dopiero mówić o jej wymaganiach ekologicznych, o jej zmienności w obrębie gatunku i innych cechach biologicznych, jeżeli próbując odtworzyć drogi ewolucji nie chce się opierać na fantazji, ale na ścisłych — o ile możliwości — danych.

Wszystko to jest przyczyną, że badając przeszłość roślin nie możemy stosować jednolitej metody, ale musimy budować całość na podstawie fragmentarycznych wiadomości, zdobytych raz na tej, raz na innej drodze.

W obecnej rozprawie pragnę wykazać na kilku przykładach, co może wnieść biometryka do badań nad ewolucją historyczną roślin. Przykłady te zaczerpnęłam z prac wykonanych w Zakładzie Zmienności Roślin Instytutu Botaniki PAN oraz z literatury paleobotanicznej. Niestety, przykłady wzięte z literatury są nieliczne.

Przykłady z własnych badań będą dotyczyć przede wszystkim rodzaju *Carpinus*, nad którego historią pracuję od szeregu lat przy współudziale mgr M. Białobrzeskiej i mgr J. Truchanowiczówny. Przedmiotem naszych badań były współczesne i kopalne owoce grabów, a częściowo i ich okrywy. Był to, oczywiście, jednostronny sposób

patrzenia na roślinę. Ponieważ jednak miałyśmy do czynienia z organami generatywnymi, które w czasie życia reagują najstabiliej na działanie czynników zewnętrznych, była więc podstawa do przypuszczenia, że dokładne zbadanie owoców rzuci światło na niektóre właściwości całej rośliny oraz na jej zmiany w ubiegłych epokach geologicznych.

Przykłady moje, dotyczące ewolucji grabu, ujmę w formę pytań, na które będę się starała znaleźć odpowiedź na podstawie przeprowadzonych badań biometrycznych.

Pytanie pierwsze dotyczy właściwości grabu, który rósł na naszych ziemiach w plejstocenie.

Według zgodnej opinii badaczy czwartorzędu, rósł na terenie Europy Środkowej w okresach międzylodowcowych jeden tylko gatunek grabu. Był to *Carpinus betulus*, ten sam gatunek, jaki rośnie dziś w naszych lasach. Spotykamy jego liczne owoce w osadach młodszego (Riss-Würm), jak i starszego (Mindel-Riss) interglacjału. Przynależność interglacialnych owoców do gatunku *C. betulus* nie budziła nigdy wątpliwości, tym bardziej, że duże ich rozmiary są dostateczną podstawą do odróżnienia ich od innych gatunków grabu. Nie jest to jednak dowodem, że gatunek interglacialny, choć mający podobne owoce, nie różnił się od obecnego pod względem swej plastyczności, swej zmienności wewnątrzgatunkowej, bądź też sposobu reagowania na warunki zewnętrzne.

Odpowiedź na to pytanie dały do pewnego stopnia badania biometryczne współczesnych oraz interglacialnych orzeszków.

Jeżeli zbierzemy owoce *C. betulus* z różnych zbiorowisk roślinnych na terenie Europy i wykonamy ich dokładne pomiary, to przekonamy się, że w jednych terenach spotkamy orzeszki stosunkowo wąskie i ostro zakończone, w drugich zaś szerokie i tępe. Nie wchodzę w tej chwili w przyczyny tego zjawiska, zaznaczę tylko, że jest to związane z wewnątrzgatunkową zmiennością grabu.

Dzięki uprzejmości licznych badaczy pracujących nad czwartorzędem, miałam do dyspozycji kopalne owoce grabu z szeregu osadów z holocenu oraz z ostatniego interglacjału. Szczegółowy ich wykaz znajduje się w rozprawie z 1960 r., a od tego czasu przybyły jeszcze nowe materiały. Liczba orzeszków, znajdowana w poszczególnych osadach, była tak duża, że można było mierzyć po 100, a nawet po 200 orzeszków z jednej miejscowości. Były to więc próby lokalne, podobne do tych, na podstawie których charakteryzowałam współczesne populacje gatunku *C. betulus*. Przekonałam się wtedy, że — podobnie jak w obecnych lasach — również i w okresie międzylodowcowym *C. betulus*, rosnący w danych miejscowościach, miał albo owoce wąskie i ostro zakończone, albo też szerokie o tępym wierzchołku. Przykłady opisanego zjawiska zamieściłam na ryc. 1. Wzięłam tam pod uwagę tylko jedną cechę, a mianowicie kąt wierzchołka orzeszków, kąt ten jest jednak w ścisłym związku z szerokością orzeszków, daje więc to pojęcie o ich kształcie. Rysunki

orzesków z Białowieży narysowano na podstawie średnich arytmetycznych wszystkich mierzonych cech, dają więc pełny obraz ich kształtu.

Na wykresie I ryc. 1 widzimy wielobok zmienności kąta wierzchołka próby obejmującej europejski zasięg *C. betulus*. Zamieszczona tam krzywa obrazuje całą plastyczność jego owoców w danej cesze. Obejmuje

Ryc. 1. Kąt wierzchołka orzeszków *C. betulus*
Apex angle of fruits of *C. betulus*.

ona szeroką skalę, od 60° do 165°, a nawet do 180°, a więc od orzeszków ostro zakończonych do orzeszków o zupełnie płaskim wierzchołku. Pod spodem zamieściłam z lewej strony wielobok zmienności kąta wierzchołka próby zebranej w jednej miejscowości, a mianowicie w Montech pod Tulużą. Zmienność owoców grabu jest tam znacznie mniejsza niż w całej Europie, wszystkie są wąskie i ostro zakończone. Na tym samym wykresie zamieściłam krzywą charakteryzującą nie jeden las, ale cały obszar Polski. Jest ona wykreślona na podstawie zbadanych 400 orzeszków z 400 drzew. Skala zmienności orzeszków polskich grabów jest równie duża, jak w całej Europie, ma jednak zupełnie inny charakter. Znajdujemy

u nas również orzeszki wąskie i ostre, ale występują one stosunkowo rzadko. W ogromnej większości naszych lasów rosną graby o orzeszkach szerokich i tępych.

Jeżeli jednak zbierzemy owoce grabu nie z większego obszaru leśnego, ale z określonych pod względem socjologicznym zespołów roślinnych, to otrzymamy obraz taki, jak na wykresie III. Mamy tam przedstawione dwie próby grabu, obie zebrane w Białowieskim Parku Narodowym. Orzeszki z *Querceto-Carpinetum* były szerokie i tępe, zaś z sąsiadującego z nim zespołu *Fraxineto-Alnetum* wąskie i ostro zakończone. Obie krzywe pokrywają się na małej tylko powierzchni. Przykład ten pochodzi z nie opublikowanej jeszcze pracy mgr M. Białobrzeskiej. Na tle tego wykresu staje się zrozumiały charakter krzywej obrazującej całą Polskę na wykresie II. Najczęściej rosną bowiem u nas graby w zespole *Querceto-Carpinetum*, mają one tam optymalne warunki i najobficiej owocują.

Przykład kształtu owoców grabu z lokalnych prób w plejstocenie mamy na wykresie IV. Zamieściłam tam krzywe, odnoszące się do orzeszków z dwóch blisko siebie położonych miejscowości, Rumłówki i Samostrzelnik, obie pochodzące z interglacjału Riss-Würm. W Rumłównie były orzeszki wąskie i ostre, w Samostrzelnikach szerokie i tępe. Nie twierdzę, że graby znalezione w osadach w Samostrzelnikach pochodziły z *Querceto-Carpinetum*, choć jest duże prawdopodobieństwo, że tak było, chciałam tylko zwrócić uwagę, że zmienność wewnątrzgatunkowa owoców grabu była w interglacjale Riss-Würm taka sama jak dziś. Przykładów takich mogłabym przytoczyć więcej. Wynika z nich, że *C. betulus* jest gatunkiem, który w przeciągu ostatnich $\pm 50\ 000$ lat nie uległ pod względem wewnątrzgatunkowej zmienności swych owoców istotnej zmianie.

W ten sposób przy pomocy suchej metody, jaką są szczegółowe pomiary morfologicznych cech orzeszków, dochodzimy do scharakteryzowania na wskroś życiowej, biologicznej właściwości rośliny kopalnej.

Niestety, nie mogę powiedzieć nic na ten temat o gatunku *C. betulus* z interglacjału starszego, Mindel-Riss, mam bowiem za mało materiału. Wszystkie materiały z tego okresu nie pochodzą z odkrywek, ale z wierceń i zawierają niewiele makrofosyliów.

W pliocene zagadnienie historii gatunku *C. betulus* zaczyna się komplikować. Znowu biometryka przychodzi nam tu z pomocą. Badania biometryczne wykazały bowiem, że w tym okresie występował *C. betulus* w dwóch formach: w formie drobnoowocowej i w formie o dużych owocach. Między tymi owocami nie było różnic ani w kształcie, ani w zmienności, ani w budowie anatomicznej. Różniły się tylko rozmiarami. Szczegółowe badania nad anatomią i morfologią małych owoców grabu z pliocenu i stwierdzenie ich podobieństwa do owoców *C. betulus* przeprowadziłam w latach 1960 i 1961 i interesujących się tym zagadnieniem odsy-

łam do wymienionych rozpraw. Małe rozmiary trzeciorzędowych owoców *C. betulus* korelują z małymi rozmiarami okryw owocowych, o czym pisałam w 1958 r.

Wielkość owoców *Carpinus betulus* w różnych okresach geologicznych ilustruje ryc. 2. Na pierwszym diagramie widzimy tam długość orzeszków

Ryc. 2. Długość orzeszków
Length of fruits.

współczesnego *C. betulus*, w próbie z całego europejskiego zasięgu (linia ciągła) i z całego obszaru Polski (linia przerywana). Na wykresie II widzimy długość orzeszków znalezionych w osadach z interglacjału Riss-Würm. Poniżej widzimy dwie próby orzeszków pochodzących z górnego pliocenu w Mizernej koło Czorsztyna. Górny wykres to małe orzeszki z optimum klimatycznego górnego pliocenu (S z a f e r 1954, Mizerna II).

Na dolnym wykresie widzimy duże orzeszki wypłukane w 1961 r. w Mizernej z nowej odkrywki nad potokiem Koproc, o kilkadziesiąt metrów powyżej połączenia się potoków Koproc i Mizerka. Miejsce, gdzie zostały złożone te orzeszki, to prawdopodobnie był nieduży zbiornik wodny, zarośnięty między innymi roślinami wodnymi przez pliocenijski gatunek bobrka *Menyanthes carpatica* (Szaferowa i Truchanowiczówna, 1953). W małej próbie osadu, objętości około pół metra sześciennego, znaleźliśmy około cztery razy więcej nasion tego wymarłego gatunku, niż znalazł ich profesor Szafer w całym swoim materiale z górnego pliocenu w Mizernej. Z tej samej próby wypłukaliśmy przeszło sto wymienionych wyżej dużych orzeszków graba. Zbadałam szczegółowo ich anatomię, ich stopień uwęglenia i sprasowania, i doszłam do wniosku, że materiał ten był nieco starszy niż małe orzeszki z Mizernej II, lecz pochodził prawdopodobnie z niedalekiego transportu. Był bowiem na nich dobrze zachowany, kruchy i łatwo odpadający — nawet ze współczesnych owoców — perigon. Znaleźisko to rzuciło nowe światło na pliocenijskiego graba. Dotychczas znaleziono bowiem w trzeciorzędzie tylko dwa owoce graba odpowiadające rozmiarami owocom współczesnym, oba w dolnym pliocenie w Krościenku (J. Jentys-Szaferowa 1960, 1961). Zostały one wypłukane przez prof. Szaferę razem z kilkuset drobnymi owocami graba, opisanymi przez niego w 1946 r. Ich wiek nie ulegał wątpliwości, przypuszczałam jednak, że jest to tylko sporadyczny pojaw dużych owoców wśród populacji drobnoowocowego graba, spowodowany podwojeniem liczby chromosomów czy też mutacją, która to forma mogła się stać formą wyjściową dla obecnie rosnącego gatunku *C. betulus*. Obecnie widać, że obie formy graba rosły u nas w pliocenie równie obficie, może nawet na sąsiadujących z sobą terenach. Jeżeli forma wielkoowocowa była odporniejsza, mogła żyć w okolicach Krościenka i Czorsztyna wyżej w górach w tym samym czasie, w którym ciepłolubna pliocenijska flora zarastała doliny. Zimniejsze wahnięcia klimatyczne, a były takie w okresie pliocenu, mogły spowodować zejście wielkoowocowego grabu w dolinę i stąd znalazły się jego owoce w zbiorniku wodnym zarośniętym przez pliocenijskiego bobrka.

Na ryc. 2 widać, że wielkoowocowa forma *C. betulus* nawiązuje niechybnie w łańcuchu ewolucyjnym do formy interglacjalnej i współczesnej. Natomiast ciepłolubna forma drobnoowocowa nie ma w europejskim czwartorzędzie żadnego odpowiednika. Nawiązuje ona zato wyraźnie do form znalezionych w miocenie.

Odkrycie tej ważnej karty w historii gatunku *Carpinus betulus* zawdzięczamy znów badaniom biometrycznym. Bez dokładnych pomiarów owoców przynależność obu prób z Mizernej do dwóch odrębnych populacji uszłaby może uwagi.

Pragnę jeszcze zwrócić uwagę na ogólny kształt orzeszków typu *C. betulus* w próbach przedstawionych na ryc. 2. Reprezentują go sylwety

danych owoców, narysowane obok każdego wykresu na podstawie średnich arytmetycznych z pomiarów 7 cech. Uderza w nich podobieństwo kształtu orzeszków interglacialnych i współczesnych: tendencja do zwężenia i zaostżenia wierzchołków u obu form orzeszków plioceńskich oraz wybitne zwężenie i zaostżenie wierzchołka u formy mioceńskiej. W podobieństwie kształtu orzeszków obu form z Mizernej widzę dowód, że plioceńskie graby, mało- i wielkoowocowe, są z sobą genetycznie związane.

Na ryc. 2 przedstawiłam jako przykład mioceńskiego grabu typu *C. betulus* długość orzeszków znalezionych przez prof. S z a f e r a w miocene środkowym w Gliwicach. Zarówno bowiem szczegółowe badania anatomiczne ogłoszone w 1961 r., jak i badania nad epidermą owoców kopalnych, które przygotowuję obecnie do druku, wykazały, że orzeszki z Gliwic należy zaliczyć do typu *C. betulus*. Zachodzi jednak pytanie, czy można znaleźć wyjaśnienie dla faktu, że kształt ich jest tak różny od tego, co zwykliśmy uważać za gatunek *C. betulus*, że przypominają one raczej współczesne owoce *C. orientalis*. Na pytanie to znów badania biometryczne dały odpowiedź.

Zacznę od przedstawienia wyników badań rosyjskiego botanika Grossheima. Opisał on w 1940 r. w południowej Rosji gatunek, który nazwał *Carpinus caucasica*. Gatunek ten miał być identyczny z *C. betulus* i różnił się tylko owocami, które były bardzo wąskie i ostro zakończone. Występuje on w południowej Rosji na Kaukazie, na wybrzeżach Morza Czarnego i Kaspijskiego oraz w północnej części Małej Azji. Na ryc. 3 widać jego rozmieszczenie.

Interesujące jest dla nas to, że Grossheim poparł swoje wywody pomiarami owoców. Zmierzył on bowiem 75 owoców z 75 drzew z centrum zasięgu *C. betulus* w Europie oraz 75 owoców z 75 drzew *C. caucasica*. Średnie pomiary z centrum zasięgu owoców odpowiadają moim pomiarom orzeszków *C. betulus* z całej Europy. Rozmiary i kształt owoców *C. caucasica* odpowiadają orzeszkom *C. betulus* w moich próbach z południowego kresu zasięgu, jak np. z Montech k. Tuluzy, lub też z mniej korzystnych dla życia grabu asocjacji, jak np. *Fraxineto-Alnetum* w Białowieży. Rysunki zmierzonych przez Grossheima owoców są reprodukowane w mojej rozprawie z 1961 r.

Przypomnijmy sobie teraz, jak wyglądał obszar zajmowany w mioenie przez morze zwane Paratetydą (ryc. 4). Jej północna zatoka sięgała poprzez Bramę Morawską daleko w głąb Polski. Pozostałością po niej są m.in. słone złoża w naszej Wieliczce oraz liczne osady flor trzeciorzędowych, składanych na jej obrzeżu (Sośnica, Gliwice, Wieliczka itp.). Jeżeli znajdujemy w tych osadach tę samą formę owoców *C. betulus*, jaka rośnie dziś na wybrzeżach morza Kaspijskiego czy Czarnego, jest to jeden dowód więcej, że gatunek *C. betulus* jest gatunkiem starym,

Ryc. 3.

A — Zasięg gatunku *C. betulus*; B — Terytorium Polski; C — Próby lokalne *C. betulus* (Szaferowa i Białobrzaska 1953); D — Rozmieszczenie 75 drzew *C. betulus* zbadanych przez Grossheima; E — Rozmieszczenie 75 drzew *C. caucasica* zbadanych przez Grossheima

A — Area of the species *C. betulus*; B — The Polish region; C — Local samples of *C. betulus* (Szaferowa and Białobrzaska 1953); D — The distribution of 75 trees of *C. betulus* investigated by Grossheim; E — The distribution of 75 trees of *C. caucasica* investigated by Grossheim.

który nie stracił charakteru zmienności swoich owoców na przestrzeni ok. 30 milionów lat.

Nie chcę przedłużać opisywania problemów dotyczących historii gatunku *C. betulus*, chcę bowiem poruszyć jeszcze inne zagadnienia, w których badania biometryczne mogą dać podstawę do wyjaśnienia dróg ewolucji. Zacznę od opisu badań, jakie wykonał młody paleobotanik japoński, dr K o k a w a, uczeń profesora M i k i, nad współczesnymi i kopalnymi nasionami monotypowego dziś rodzaju *Menyanthes*.

Dr K o k a w a scharakteryzował pod względem 7 cech morfologicznych 363 współczesne nasiona *Menyanthes trifoliata* L., pochodzące

Ryc. 4. Ląd i morze w miocenie (morze zakresowane)
Land and sea in the Miocene (the sea is marked with lines).

z 17 miejscowości w Japonii oraz około 900 nasion kopalnych z 29 osadów z okresu od górnego pliocenu aż po holocen. Miał więc w rękę ogromny materiał, który miał tę przewagę nad materiałem opracowanym przeze mnie i przez mgr Truchanowiczównę w 1953 r., że reprezentował on w równej mierze zbadane okresy geologiczne, podczas gdy w naszym materiale przewagę miały materiały z interglacjału Riss-Würm nad materiałami starszymi.

Mottem pracy dr Koka wy była obserwacja, że nasiona *Menyanthes*, znajdujące w Japonii w starszych osadach czwartorzędowych, były dużo większe niż dzisiejsze. Ponieważ zaś dziś występuje tylko jeden gatunek rodzaju *Menyanthes*, a duże nasiona kopalne nie wykazywały różnic w budowie testy, przeto wysnuł on przypuszczenie, że ich większe rozmiary były spowodowane rozplaszczaniem w czasie fosylizacji. Wobec tego, jeżeli ujmijemy rzecz na odwrót, na podstawie dokładnego określenia stosunku sprasowania owoców do ich rozmiarów można określić ich wiek.

Pomiary dr Koka wy wykonane zostały z precyzją, cechującą naród japoński. Ja przynajmniej nie podjęłabym się mierzyć grubości tak małych i silnie sprasowanych nasion. Wnioski, jakie wyciągnął dr Koka wa ze swoich prac, są dla nauki japońskiej cenne. Z jednej bowiem strony dowiódł on, że zmienność wielkości kopalnych nasion *Menyanthes* nie była ciągła, ale stopniowa. Widzi w tym potwierdzenie istnienia w japońskim plejstocenie czterech chłodniejszych okresów klimatycznych, w czasie których *Menyanthes* znajdował w środkowej Japonii szczególnie dobre warunki rozwoju, a które odpowiadałyby naszym czterem

złodowaceniom: Günz, Mindel, Riss, Würm. Z drugiej zaś strony wypracował dr K o k a w a kilka metod matematycznych, dzięki którym na podstawie wartości morfometrycznych nasion *Menyanthes* można określić wiek danego osadu.

Mimo tych cennych wyników pracy dr K o k a w y mam wrażenie, że w jego materiale jest coś, co nie zostało należycie wyzyskane. Postaram się to przedstawić na wykresie.

Górny wykres ryc. 5 przedstawia długość współczesnych i kopalnych nasion *Menyanthes*, zbadanych przez dr K o k a w ę, przy czym uwzględniłam tylko próby liczące więcej niż 10 okazów. Linia poprzeczna na wysokości 2,6 mm przedstawia przeciętną długość współczesnych nasion bobrka trójlistnego w Japonii. Widzimy, że nasiona znalezione w osadach składanych w Japonii w okresie naszego złodowacenia bałtyckiego (Würm) były nieco mniejsze niż współczesne. Nasiona z okresu Riss były jednak większe, z Mindel jeszcze większe, a z okresu odpowiadającego naszemu złodowaceniowi Günz — bardzo duże. Dopiero pliocenские nie wykazywały zwiększenia rozmiarów. Krzywa długości stopniowo, ale wyraźnie, podnosi się w górę przez okres całego czwartorzędu.

Spojrzymy teraz na dolną część wykresu, gdzie zamieściłam krzywą długości kopalnych nasion *Menyanthes*, znalezionych w Polsce. Poprzeczna linia oznacza długość nasion współczesnych z całego zasięgu tej rośliny. Jest ona prawie identyczna z długością nasion japońskich. Jednak kopalne nasiona zachowywały się u nas całkiem inaczej. W interglacjale Riss-Würm były one mniejsze, analogicznie jak w okresie Würm w Japonii, natomiast w starszych okresach interglacjalnych rozmiary ich nie były większe, choć sprasowanie ich było coraz silniejsze (patrz fotografie w rozprawie z 1953 r.).

W pliocenie nastąpił nagły spadek rozmiarów nasion rodzaju *Menyanthes*. Pojawiły się u nas małe nasiona, których właściwości anatomiczne zbadane metodą biometryczną wykazały, że nie należały one do gatunku *M. trifoliata*, ale do innego gatunku, któremu dałyśmy nazwę *carpatica*, gdyż został znaleziony u podnóża Karpat. Jak wykazałyśmy w 1953 r. gatunek ten nie dał się związać łańcuchem ewolucyjnym z *M. trifoliata* i był prawdopodobnie gatunkiem, który nie przeżył epoki lodowej. Najbardziej charakterystyczną jego właściwością były małe komórki skórki, nie większe od komórek mięsistowych testy (patrz Tablica I).

W porównaniu z wykresem z Polski, gdzie widać, że sprasowanie nasion nie pociągało za sobą zwiększenia ich rozmiarów, zjawisko wykazane na wykresie z Japonii nabiera swoistego charakteru. Wydaje się, że dr K o k a w a ubożył zagadnienie dotyczące historii rodzaju *Menyanthes*, sprowadzając je do czysto mechanicznych czynników. Mam wrażenie, że ma on w swoich rękach cenny materiał do jednego z rozdziałów historii

Ryc. 5. Długość nasion *Menyanthes*
Length of the seeds of *Menyanthes*.

Menyanthes, który może wyjaśnić część dróg jego ewolucji. Oczywiście, muszą tu być przeprowadzone szczegółowe badania biometryczne, zarówno nad morfologicznymi, jak — co ważniejsze — nad anatomicznymi właściwościami testy nasion japońskich. Podjęła je obecnie mgr Truchanowiczówna, otrzymawszy od dr Kokay część jego materiałów do opracowania.

Przypominam, że w ostatnich latach opisano kilka nowych gatunków z trzeciorzędu w ZSRR. Poza opisanym jeszcze w 1935 r. przez prof. Nikitina gatunkiem *M. parvula*, jego uczeń dr Dorofeev opisał *M. minima* z oligocenu i *M. miocenica* z miocenu, wszystkie trzy małych rozmiarów. Nie włączam do tej listy *M. microsperma*, opisanego przez prof. K. Jessena z Irlandii, gdyż utwory te mają zupełnie inną budowę anatomiczną i podobieństwo ich jest tylko powierzchowne.

Dla lepszej orientacji w zagadnieniach historii rodzaju *Menyanthes* zestawiałam tablicę I, na której zamieściłam fotografie wymienionych nasion i niektóre przekroje ich testy. Z lewej strony tablicy I znajdują się fotografie współczesnego nasienia *Menyanthes trifoliata* w dwóch położeniach, frontálním i bocznym, a pod nimi dwa spłaszczone nasiona interglacialnej odmiany tego gatunku oraz jego przekrój. Odmianę tę wyróżniłyśmy na podstawie anatomicznych właściwości testy, które polegają na tym, że jej część parenchymatyczna jest nieco węższa niż u dziś żyjącego gatunku, mimo identycznych rozmiarów komórek. Poza tym jednak badania biometryczne wykazały, że nie ulega wątpliwości, że jest to tylko odmiana dzisiejszego gatunku, gdyż nawet lokalna zmienność kształtu komórek skórki była u form interglacialnych taka sama, jak u form dziś żyjących.

Plioceniński gatunek *M. carpatica* uderza zarówno swymi małymi rozmiarami, jak i budową skórki, której komórki nie są większe od komórek miększu. Ten gatunek nie ma już odpowiednika w czwartorzędzie.

Z prawej strony tabeli I zamieściłam fotografię jednego z japońskich nasion z okresu glacialu Günz, przysłanych mi uprzejmie przez dr K o k a w ę. Jest ono rzeczywiście niezwykle duże. Obok zamieściłam przekrój poprzeczny przez jego testę. Jest rzeczą charakterystyczną, że testa nie jest grubsza niż u naszych dużo mniejszych nasion interglacialnych i — jak mnie poinformowała mgr T r u c h a n o w i c z ó w n a — ich cechy anatomiczne się pokrywają. Komórki skórki są duże, tak jak u dzisiejszego rodzaju *Menyanthes*. Zwracam przy tym uwagę, że ani na skórcie zamieszczonego przekroju, ani na komórkach parenchymatycznych testy nie znać śladów sprasowania, które powinno się odbić na każdej komórce, gdyby duże rozmiary nasienia były spowodowane jego rozplaszczaniem.

Co do nasion z osadów trzeciorzędowych w ZSRR, które opisał D o r o f e e v, to z załączonych fotografii widać, że *Menyanthes parvula*

Tablica — Plate

Z lewej strony: u góry — nasienie współczesnego bobrka trójlistnego *M. trifoliata* w położeniu frontálním i bocznym $\times 9$, pod nim nasienie z interglacialu Riss-Würm oraz jego przekrój. Na dole *Menyanthes carpatica* z pliocenu górnego w Mizernej. Z prawej strony: u góry duże nasienie pochodzące z okresu Günz z miejscowości Tenri w środkowej Japonii oraz jego przekrój. Pod nim nasiona znalezione w miocenie i oligocenie z ZSRR. Nasiona powiększone $9\times$, przekroje $160\times$.

On the left above two photographs of a recent seed of *Menyanthes trifoliata* L. Below a seed from the Polish Riss-Würm Interglacial Period with its cross-section and two seeds and a cross-section of *Menyanthes carpatica* from the Upper Pliocene in Mizerna near Czorsztyn.

On the right a big seed from the Günz Glacial Period in the Middle Japan with its cross-section. Below seeds found in the Miocene and Oligocene of USSR. Seeds $\times 9$ cross-section $\times 160$.

POLSKA

Menyanthes trifoliata L.

JAPONIA

Glacjat Günz

Menyanthes sp.

M. trifoliata
v. *interglacialis*
Szaf. et Truch.

ZSSR

Miocen

Menyanthes miocenica Dor.

Pliocen górny

M. carpatica Szaf. et Truch.

Oligocen

Menyanthes parvula Nik.

Menyanthes minima Dor.

i *M. miocenica* są do siebie bardzo podobne i nie wiem, czy badania biometryczne dadzą podstawę do odróżnienia ich jako odrębnych gatunków. Natomiast *M. minima* uderza cienkością swojej testy. Wielkość komórek skórki odpowiada wielkości komórek opisanych wyżej gatunków z ZSRR oraz skórcie współczesnego bobrka trójlistnego. Natomiast warstwa parenchymatyczna jest niezwykle cienka i składa się z trzech, najwyżej czterech, szeregów komórek. Zastanawiająca jest przy tym różnica w budowie obu ciepłolubnych form: *M. carpatica*, która ma cienką skórę i grubą warstwę parenchymy i *M. minima* o cienkiej tkance parenchymatycznej i dużych grubościennych komórkach skórki. Czynniki, które doprowadziły do wytworzenia się i utrzymania się tych zasadniczo inaczej zbudowanych form, musiały być inne, a tym samym inne były drogi ich ewolucji.

Dodać muszę, że rodzaj *Menyanthes* ma dziś jednego tylko przedstawiciela: *Menyanthes trifoliata* L., który jest rośliną dość pospolitą na podmokłych terenach Ameryki Północnej, Europy i Azji. Mimo tak szerokiego rozszedlenia, nie okazuje on żadnych lokalnych różnic morfologicznych, czego dowodem jest to, że systematycy nie opisali ani jednej odmiany, ani nawet formy tego gatunku. Niemniej z samego choćby zestawienia na tablicy I widać, że historia rodzaju *Menyanthes* była bogata. Oczekujemy od mgr Truchanowiczówny, która prowadzi obecnie badania biometryczne nad anatomią i morfologią znalezionych w ostatnich latach kopalnych nasion tego rodzaju, że wyjaśni może niektóre drogi, jakimi szła jego ewolucja.

Przykłady, jakie załączyłam w mojej rozprawie, są chyba dostatecznie wymowne. Świadczą one o znaczeniu badań biometrycznych dla wyjaśnienia zagadnień ewolucji historycznej roślin. Zwracam przy tym uwagę, że stosując badania biometryczne analizujemy rośliny kopalne zupełnie podobnie, jak analizujemy populacje dziś żyjących roślin. Pomaga nam to patrzeć na rośliny kopalne jak na twory żywe, które — tak samo jak dzisiejsze — podlegały działaniu czynników zewnętrznych i wewnętrznych, na co odpowiedzią była często zmiana ich budowy lub kształtu. Jeżeli dodamy do tego trzeci czynnik, jakim był czas, to możemy próbować odtwarzać historię roślin, która jedne doprowadziła do rozkwitu, innym urywała z ich drzewa rodowego gałązka po gałązce, zostawiając czasem jednego tylko reprezentanta, zdrowego i zdolnego do życia, ale pozbawionego plastyczności. Takie gatunki mają już małą szansę przetrzymania nowych wstrząsów klimatycznych, które zawsze były na ziemi i będą się powtarzały tak długo, jak długo będzie istniała nasza planeta.

Na koniec muszę zaznaczyć, że prace tego rodzaju mogą być przeprowadzone jedynie wtedy, gdy badane szczątki kopalne są dostatecznie liczne. Wszelkie sugestie ewolucyjne, oparte na pojedynczych okazach lub na nielicznym materiale, są ryzykowne i mogą zaprowadzić na fał-

szywe drogi. Z drugiej strony, równie niebezpieczne jest stosowanie do badań ewolucyjnych biometryki jako jedynej metody badawczej. Musimy przeto badać każde zagadnienie z tyłu punktów widzenia, ile jest nam dostępnych i dopiero potem starać się budować obraz ewolucji historycznej roślin.

Mgr M. Białobrzeskiej dziękuję serdecznie za wykonanie zamieszczonych w tej rozprawie wykresów, a mgr J. Truchanowiczównie za zrobienie fotografii nasion i ich przekrojów.

Zakład Zmienności Roślin
Instytut Botaniki PAN

(Wpłynęło: 22.8.1963 r.)

SUMMARY

In comparison with a botanist investigating the evolutionary changes of recent plants — a paleobotanist, who studies their historical evolution, has a more difficult task. He has to do only with dead relics, usually fragments of plants, very often their organs such as leaves, fruits or seeds. Moreover, the fossilization causes morphological changes, especially when these organs are compressed, and it is sometimes difficult to reconstruct their previous shape. Besides the fossil materials are rather scarce and they are found casually. That is why when we study the evolutionary changes of plants we cannot apply a uniform method, but we have to build the whole of fragmentary informations aquired in various ways.

The subject of my paper concerns only one problem, namely what the application of biometrical methods can bring to the historical evolution of plants. I am going to show it on concrete examples taken from the works done in the Laboratory of the Variability of Plants of the Botanical Institute in Kraków. Some examples will be taken from the literature. The last are unfortunately scarce.

The examples taken from our investigations concern above all the genus *Carpinus*. Today in Central Europe grows only one species of it, *C. betulus*. I will try to answer on the ground of biometrical researches of fruits to some questions concerning the evolution of this species.

The first question is as follows: Was the hornbeam, which grew in Central Europe in the Pleistocene the same species, as the recent one?

If we gather the fruits of recent *C. betulus* from several places in Europe — we will see, that in some woods we will find fruits, which are narrow and acutely pointed, in another broad and blunt. In this moment I do not speak about the cause of this phenomenon, I notice only, that it is connected with the intraspecific variability of the species.

In the fig. 1 we see the diagrams of the apex angle of fruits. In the first diagram we see fruits from the whole European area of *C. betulus*. The variability of their apex angle extends from acute fruits to the fruits with quite blunt apices. But if we take a local sample from one place in Europe, e.g. from forest in south of France, we will see, that the variability of the fruits is much smaller. They are all narrow and pointed (diagram II).

The variability of the fruit apices from the whole of Poland is as big, as in the whole of Europe, but it has quite another character. In Polish forests the majority of fruits is blunt.

We will obtain quite another picture if we gather our samples of fruits even in neighbourhood, but in another plant-associations, as it is shown in the diagram No. III, where both samples are derived from the Białowieża-Primeval Forest. The fruits from *Querceto-Carpinetum* are broad and blunt and from *Fraxineto-Alnetum* narrow and acute. Both curves cover one another in small degree. The pictures of fruits are drawn on the basis of arithmetic means of all characters and represent the general pattern of these fruits. In the diagram No. IV we see curves of fruit from two neighbouring moors from the Riss-Würm Interglacial Period. We have here the same two types of fruits: in Rumłówka narrow and acute, in Samostrzelniki broad and blunt. The intraspecific variability of *C. betulus* was in this Interglacial the same, as today.

In this way, using a boring method, it is from the measurements of fossil fruits, we obtain the possibility to characterize some vital, biological peculiarities of a fossil plant.

The biometrical investigations have thrown also a new light on the history of *C. betulus* in the Pliocene. They showed, that this species occurred then in two types, a small-fruited and a big-fruited. Between these two types there were no differences in shape, in variability and in anatomical structure. They differed only in dimensions. It is illustrated in fig. 2. In the first diagram we see the length of recent fruit of *C. betulus*. In the second the length of fruits found in different sediments of Riss-Würm Interglacial-Period. Below we see two samples of the Upper Pliocene of Mizerna near Czorsztyn. The upper diagram shows the small fruits deriving from the climatic optimum from the Upper-Pliocene. In the lower we see a curve, which represents fruits deriving probably from a cooler climatic period preceding this optimum. At least such cooler character has the flora found in this sediment.

The big-fruited type corresponds to the Interglacial and recent fruits. The small-fruit type has no equivalent in the Quaternary, but it is quite similar to the fruits found in the Miocene.

We owe the discovery of this valuable card of the history of *C. betulus* once more to the biometrical researches. If it were not the precise measurements of fruits we could omit them.

We are coming now to the Miocene. Here we will also find problems, which we will try to solve on the biometric way.

Let us remember, that in the Fig. 2 I have shown that the *Carpinus*-fruits, met in the Miocene had the same length, as the small fruits from the Pliocene, but they had another form. They were narrower and very acutely pointed. We met already this tendency to the sharpening of apices in both samples from Pliocene in Mizerna the big-fruited and the small-fruited one. In Miocene this tendency was still stronger. Again thanks to the biometrical researches of recent and fossil fruits I suppose, that in spite of this morphological peculiarity we are dealing here with a species of the type *C. betulus*.

First we are going to consider the results of the investigations of a Russian botanist Grossheim. Grossheim described from the south of Russia a recent hornbeam species similar to *C. betulus*, but with narrow and acute fruits, as *C. caucasica*. Its distribution is drawn in fig. 3.

It was interesting, that Grossheim based the conception of his new species, on the measurements of fruits. He has measured 75 fruits from 75 trees from the Center of *C. betulus* area in Europe and 75 fruits from 75 trees of his

C. caucasica. The dimension and form of the last corresponded to the dimension and form of *C. betulus* fruits from these associations, where this species has not its optimal conditions to grow as e.g. in *Fraxineto-Alnetum* in Białowieża.

Let us remember now that in Miocene the sea called "Paratethis", reached with its transgressions the middle of Europe (fig. 4). Today on their border we find in Poland sediments with Tertiary-Flora. The form of the fruits of *Carpinus* found there is the same as of the recent fruits of *C. betulus* from the borders of Mediterranean and the Black Sea. They are only smaller, as well as are their involucre, though they do not differ in form from the involucre of the recent *C. betulus*.

It seems that the species of *C. betulus* type did not change its intraspecific variability in the extension of the last 30 million years.

In the second part of my paper I am considering the biometrical investigations done by a Japanese paleobotanist Dr K o k a w a, in the seeds of the monotypic genus *Menyanthes*.

Dr K o k a w a measured 363 recent seeds of *Menyanthes trifoliata* in Japan taken from 17 localities and almost 900 fossil seeds from 29 sediments. He has then a very numerous material.

The motto of his work were the observations, that in Japan the seeds of *Menyanthes*, found in older sediments were much bigger, than the recent ones. Dr K o k a w a suggested, that their bigger dimensions are the result of the compression and vice versa, on the basis of the ratio of the compression to the dimensions it will be possible to determine the age of fruits.

Besides these valuable results of the investigations of Dr K o k a w a. I have the impression, that from his materials one can read something more. I will show it in a diagram.

The upper diagram of Fig. 5 represents the length of recent and fossil fruits of *Menyanthes* investigated by Dr K o k a w a. I took only samples containing more, than 10 seeds, mostly 40—50 seeds. We see that the seeds deposited simultaneously with our Würm were a little smaller, than the recent ones. During our Riss-Glacial they were bigger, during Mindel still bigger and during Günz very big. Just in Pliocene they had no bigger dimensions.

On the lower part of the diagram I have drawn the curve of the length of fruits found in Poland. The horizontal line represents the length of recent seeds. It is almost identic as in Japan. The seeds from Riss-Würm Interglacial were smaller. So were the Japanese ones from Würm Glacial-Period. But in our older Interglacial-Periods they were not bigger, though they were more compressed. In our Pliocene the curve falls very quickly down — the Pliocene-seeds of *Menyanthes* were very small. Their anatomical structure proved that these seeds did not belong to *M. trifoliata*, but to another species with very small epidermal cells. We named it *M. carpatica*, because it was found at the foot-hills of the Carpathians. This species is not connected with evolutionary chain with *M. trifoliata*. But the gradual changes in the dimensions of Japanese seeds suggest that it is possible that there we have to do with an evolutionary chain of *Menyanthes trifoliata*, which could have in Pliocene bigger fruits than today.

I suppose that Dr K o k a w a has in his hands a splendid material to the history of the living species of *Menyanthes*. Naturally such investigations shall be carried on with biometrical methods with regards to the anatomy of seeds.

In the last years there were described several new species of *Menyanthes* from the Russian Tertiary. Besides *M. parvula* described already in 1935 by Professor Nikitin, Dr D o r o f e e v has described *M. minima* from the Oligocene and *M. miocenica*. All these seeds were small.

Among these species the *M. minima* found in the Oligocene has such a characteristic structure of the testa, that it is also difficult to connect it directly with *M. trifoliata*, unless the precise investigations show, that the *M. miocenica* is an intermediate form. The photographs and the cross-section of this seeds are on Table I.

From the given examples we see, that the history of a plant which exists today in one species not variable at all, was rich and complicated. I hope that the biometrical researches on the morphology and the anatomical structure of these seeds, which are splendidly preserved in the fossil state, will throw a new light on this problem.

I think, that what I have said is enough to show, that using the biometric methods for the study of the historical evolution of plants one can get answers not only to morphological, but also to biological problems.

I would like to add, that such researches can be carried on, when one has numerous fossil remains. All suggestions concluded on the basis of individuals are dangerous. On the other hand it is dangerous to reconstruct the chain of evolution using biometry as the only method. We must see each phylogenetic problem from as many points of view as possible and than try to build the whole.

LITERATURA

- Dorofeev P. I., 1963, Trietichnyje flory Zapadnoj Sibiri (The tertiary floras of Western Siberia), Izdatielstwo Akademii Nauk SSSR, Moskwa—Leningrad.
- Grossheim A. A., 1940, K sistematike dreviesnykh porod Kawkaza. Izv. Azerb. Fil. A.N. SSSR, 5.
- Jentys-Szaferowa J. i Białobrzeska M., 1953, Owoce rodzajów *Carpinus* i *Ostrya* (Fruits of the Genera *Carpinus* and *Ostrya*), Prace Inst. Geol. 10:5—35, Warszawa.
- Jentys-Szaferowa J. i Truchanowiczówna J., 1953, Nasiona *Menyanthes* L. w Polsce od pliocenu po okres współczesny (Seeds of *Menyanthes* L. in Poland from the Pliocene to the Present Time), Prace Inst. Geol. 10:36—56, Warszawa.
- Jentys-Szaferowa J., 1958, Importance of the Quaternary Materials for Research of the Historical Evolution of Plants, Ver. Geob. Inst. Rübel, 34: 67—73, Zürich.
- Jentys-Szaferowa J., 1958, The Genus *Carpinus* in Europe in the Paleobotanical Literature (Rodzaj *Carpinus* w europejskiej literaturze paleobotanicznej), Monogr. Bot. 7:3—59, Warszawa.
- Jentys-Szaferowa J., 1960, Morphological Investigations of the Fossil *Carpinus*-nutlets from Poland (Badania morfologiczne nad kopalnymi orzeszkami rodzaju *Carpinus* w Polsce), Acta Paleob. 1,(1):1—43, Kraków.
- Jentys-Szaferowa J., 1961, Anatomical Investigations on fossil fruits of the genus *Carpinus* in Poland (Badania anatomiczne nad kopalnymi owocami rodzaju *Carpinus* w Polsce), Acta Paleob. 2(1):1—33, Kraków.
- Kokawa S., 1953, Some tentative Methods for the Age-estimation by Means of Morphometry of *Menyanthes* Remains, J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ. D 9:111—118, Osaka.
- Kokawa S., 1958, On the Discrete Distribution of Morphometric Values of *Menyanthes* Seeds Remains in Japan, ibidem, 9:119—123, Osaka.
- Kokawa S., 1959, Morphometry of *Menyanthes* Seeds Remains in Japan, ibidem, 10:45—63, Osaka.

- Kokawa S., 1962, Age Effect on the Morphometric Values of the Fossil *Menyanthes* Seeds in Japan represented by the Szaferowa's Graphic Method. J. Biol. Osaka City Univ. 13:87—97, Osaka.
- Szafer W., 1946, 1947, Flora pliocenka z Krościenka nad Dunajcem I, II (The Pliocene Flora of Krościenko in Poland I, II), Rozpr. Wydz. Mat. Przyr. PAU 72, (1):1—162, (2):1—213, Kraków.
- Szafer W., 1954, Pliocenna Flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do plejstocenu (Pliocene Flora from the Vicinity of Czorsztyn (West Carpathians) and its Relationship to the Pleistocene), Prace Inst. Geol. 11:1—238, Warszawa.
- Szafer W., 1961, Mioceńska Flora ze Starych Gliwic na Śląsku (Miocene Flora from Stare Gliwice in Upper Silesia), Ibidem, 33:1—205, Warszawa.
- Śröder A., 1950, Rozwój roślinności pod Grodnem w czasie ostatniego interglacjalu (The development of vegetation in the Grodno area during the last interglacial Period), Acta Geol. Pol. 1:365—400, Warszawa.