

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ

А. Л. Тахтаджян, чл.-корресп. АН Арм. ССР

Об эволюционной гетерохронии признаков

(Представлено 14 X 1946)

В темпах эволюции различных частей организма нет, как известно, полной равномерности. Одни органы и части эволюируют быстрее, другие — медленнее, а третьи могут долгое время оставаться на сравнительно очень примитивном уровне и тем самым находиться в резком контрасте со всеми другими частями организма. Эта неодинаковая скорость развития различных признаков в одном и том же филогенетическом ряду была подмечена еще Ламарком и указывалась впоследствии многими авторами. Бельгийский палеонтолог Долло (1) назвал это явление «перекрещиванием направлений специализации» („chevauchement des specialisations“), а Эймер (2) — гетероэпистасией, или разностадийным развитием. В ботанике явление разностадийного развития было сформулировано Арбером и Паркином (3) под названием „закона корреспондирующих стадий эволюции“. Козо-Полянский (4) предпочитает называть его „законом гетерохронии признаков“.

В результате „перекрещивания направлений специализации“ в одном и том же организме мы можем наблюдать наряду с признаками относительно примитивными, также признаки дериватные, более специализированные. Организм может представлять собою, следовательно, сочетание признаков разной степени специализации, которые при филогенетических исследованиях дадут противоречащие показания. Поэтому уже Долло подчеркнул принципиальное значение „перекрещивания направлений специализации“ при установлении генетических отношений современных друг другу организмов. Так например, если два вида отличаются друг от друга тем, что у каждого из них имеется по одному только ему свойственному признаку специализации, то филогенетическая связь между обоими видами мыслима лишь через посредство некоторого (обычно гипотетического) третьего вида, у которого эти признаки специализации отсутствуют. Эти выводы из эволюционной гетерохронии признаков делались не раз и после Долло, например, Арбером и Паркином (3), Сушкиным (5), Козо-Полянским (4) и др., но само явление эволюционной гетерохронии признаков не было предметом.

специального исследования. Не было, в частности, сделано никаких попыток сравнительного его анализа в разных филогенетических ветвях и на разных уровнях специализации. Однако, как показывает принятое нами исследование явления разностадийного развития у высших растений, степень гетерохронии зависит как от степени коррелятивной зависимости самих признаков, так и от направления эволюции и уровня специализации всего организма.

Эволюционная гетерохрония признаков зависит прежде всего от степени коррелятивной зависимости эволюирующих признаков. У растений, в отличие от большинства животных, коррелятивные связи частей организма, как в индивидуальном, так и в историческом их развитии, выражены относительно гораздо слабее. Неудивительно поэтому, что с явлением эволюционной гетерохронии признаков мы сталкиваемся гораздо чаще у растений, чем у животных.

Чем выше коэффициент корреляции, т. е. чем теснее связаны между собой признаки, тем слабее выражена эволюционная гетерохрония. При полной же корреляции явление гетерохронии уже не наблюдается. Наиболее яркие примеры переkreщивания направлений специализации мы находим, поэтому, у частей наименее связанных между собой коррелятивно. Замечательны в этом отношении различия в темпах эволюции спорофита и гаметофита растений, а во многих случаях также вегетативной и репродуктивной сферы самого спорофита. Исключительно резко выражена гетерохрония в эволюции признаков проводящей системы и вегетативных листьев, с одной стороны, и цветка—с другой. В самой же проводящей системе, в листе, в частях цветка и т. д. коррелятивные связи выражены уже значительно сильнее и здесь мы сталкиваемся с явлениями сцепления, множественного (плейотропного) действия генов и взаимодействия в развитии признаков. Эволюционная гетерохрония признаков выражена здесь, поэтому, значительно слабее. Между элементами проводящей системы мы не найдем уже такой резко выраженной эволюционной гетерохронии, как между нею и цветком*.

Степень эволюционной разновозрастности признаков зависит не только от коэффициента корреляции. Слабая коррелятивная связь признаков не означает еще, что эволюция их должна протекать разными темпами. Анализ явления гетерохронии в разных систематических группах и на разных уровнях специализации приводит нас к выводу, что степень гетерохронии зависит как от уровня, так и от „модуса“ морфологической эволюции.

В каждой отдельной филогенетической ветви явления гетерохронии выражены в наибольшей степени у самой примитивной ее группы. У покрытосеменных, например, все наиболее яркие проявления эволюционной гетерохронии признаков мы наблюдаем как раз среди самых примитивных групп, особенно у исходной для ангиосперм группы *Ranunculales*.

* См. например, интересные таблицы, приведенные в работах Фроста (6.7) и Крибса (*).

les. Хорошим примером эволюционной гетерохронии признаков могут служить здесь роды *Drimys* и *Trochodendron*, которые имеют очень примитивную, лишенную еще настоящих сосудов, древесину, но цветки которых обладают целым рядом вторичных признаков. Магнолия же, например, наоборот, имеет гораздо более примитивные цветки, но более специализированную, имеющую сосуды, древесину. Среди лютиковых некоторые роды, как *Aconitum* и *Delphinium*, имеют зигоморфные цветки (признак специализации), но гинецей у них остается в то же время апокарпным (примитивный признак). Таких примеров можно привести множество. Наоборот, у наиболее подвинутых групп покрытосеменных, проявления гетерохронии выражены относительно очень слабо. Аналогичное явление мы наблюдаем среди голосеменных. Наибольшее количество явлений гетерохронии и наиболее яркие их примеры мы находим здесь у птеридоспермов, беннеттитов и саговников, т. е. у наиболее примитивных представителей класса. Интересно, что именно из этих групп приводят примеры „корреспондирующих стадий в эволюции“ Арбер и Паркин. Они указывают, например, на наличие у птеридоспермов папоротникового типа листьев и стеблей (примитивный признак) и в то же время семян (прогрессивный признак). На более примитивной ступени развития задержались здесь также собрания микроспорангиев. У мезозойских беннеттитов, как указывают те же авторы, микроспорофиллы сохранили еще примитивный папоротниковый характер, в то время как мегаспорофиллы у них крайне подвинутого типа. У современного саговника *Stangeria* вместе с листьями папоротникового типа имеются высокоразвитые стробилы. Мегаспорофиллы *Sucas* гораздо примитивнее его микроспорофиллов (и мегаспорофиллов всех беннеттитов) и еще не потеряли следов своего папоротникового происхождения. Этим исчерпывается весь список примеров, приведенных Арбером и Паркином для иллюстрации закона „корреспондирующих стадий в эволюции“. И нельзя не признать, конечно, что примеры эти очень удачные и наглядные. Однако было бы очень трудно привести столь же яркие примеры гетерохронии из таких значительно более подвинутых голосеменных, как *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Ephedaceae*, *Gnetaceae* и другие.

Спускаясь вниз по эволюционной „лестнице“ высших растений, мы встречаемся с таким же явлением. У современных папоротников, например, наилучшие примеры гетерохронии мы найдем у более примитивных авспорангиатных форм, особенно у *Ophioglossaceae*. Среди обширного типа мохообразных замечательные примеры эволюционной гетерохронии признаков мы наблюдаем у интереснейшей группы *Anthocerotaceae*, имеющей, наряду с сильно редуцированным и упрощенным гаметофитом, крайне примитивный спорофит. У высших же мохообразных явления гетерохронии постепенно затухают.

Одной из причин столь частого „перекрещивания направлений специализации“ у наиболее примитивных представителей отдельных филогенетических ветвей являются сами темпы их морфологической

эволюции. Чем примитивнее организм, тем с большей легкостью и быстротой совершаются у него крупные морфологические изменения отдельных частей и тем легче, следовательно, наступают различия в темпах их эволюции. Так, например, „гомоксилярная“ древесина и ациклический цветок с апокарпным гинецеем являются столь пластичным материалом, и могут изменяться с такой быстротой, что очень легко возникают такие формы, как *Drimys* и *Magnolia*, представляющие собой смесь различных стадий образования отдельных частей растения. Подобное „дисгармоническое“ сочетание разновозрастных признаков особенно характерно, поэтому, для примитивных типов.

В процессе дальнейшей эволюции примитивных групп гетерохрония признаков обычно выравнивается. Такое нивелирование уровней специализации различных признаков одного и того же организма происходит обычно в результате „идеоадаптивного“ его развития. Идеоадаптивная эволюция, являющаяся наиболее обычным путем эволюции, характеризуется, как известно, приспособлением организма к вполне определенным условиям среды с сохранением, однако, прежнего (анцестрального) уровня организации (⁹). Она не является, как правило, узким и односторонним приспособлением к постоянной среде и характеризуется, поэтому, относительной равномерностью специализации всех частей организма, т. е. согласованностью темпов их эволюции. Поэтому в *процессе прогрессирующей идеоадаптивной специализации филогенетических ветвей эволюционная гетерохрония признаков постепенно выравнивается*, признаки организма становятся все более „одновозрастными“.

Иные результаты получаются в случае узкой, односторонней специализации („телеморфоза“ в смысле Шмальгаузена). Одностороннее развитие одних органов и частей организма при редукции или сохранении других ведет к усилению разницы в уровнях специализации отдельных признаков.

Крайним выражением узкой специализации является дегенерация, когда, в результате перехода к жизни в очень простых условиях существования, многие (а иногда и все) части организма подвергаются сильному упрощению. Дегенерация ведет к еще большим эволюционным гетерохрониям, чем узкая специализация. У высших растений, в результате особенностей их онтогенеза, разная степень упрощения частей выражена особенно ясно. Наиболее яркие примеры явлений гетерохронии возникших в результате частичной дегенерации мы находим у водных растений и паразитов. Хорошим примером может служить *Rafflesia* с ее крайне упрощенными вегетативными органами и цветком оставшимся на прежнем (анцестральном) уровне организации. Не менее ясно выступает гетерохрония между вегетативными и репродуктивными органами у водных растений. В тех, однако, случаях, когда дегенерация захватывает все части растения, как вегетативные, так и репродуктивные, явление эволюционной гетерохронии признаков вновь затухает.

Дегенерация ведет, как известно, к деспециализации организма и, тем самым, к повышению его эволюционной пластичности. В результате деспециализации создается возможность нового прогресса в ином направлении. По Гарстенгу (¹⁰) и де Бери (¹¹) крупные систематические единицы развились главным образом путем „педоморфоза“, т. е. путем общего недоразвития и последующей прогрессивной эволюции. „В процессах прогрессивной эволюции явления недоразвития занимают не последнее место и, быть может, они действительно лежат в основе наиболее крупных преобразований всей организации, связанных с ее поднятием на высшую ступень, как это выражается в ароморфозах“, пишет Шмальгаузен (¹²). Путем педоморфоза возникли также многие новые группы растительного мира (¹³). При педоморфозе организм претерпевает глубокую перестройку, которая, однако, не в одинаковой степени затрагивает все его части. У растений с их относительно менее глубокими коррелятивными зависимостями, педоморфоз приводит к более заметным явлениям гетерохронии, чем у животных. В результате, в наиболее примитивных группах отдельных классов и типов разные уровни специализации признаков не только могут сохраняться долгое время, но у некоторых представителей гетерохрония может углубляться дальше. Однако в процессе дальнейшей эволюции путем геронтоморфоза, гетерохронии стремятся к выравниванию.

Таким образом, различия в темпах эволюции признаков зависят как от коэффициента эволюционной корреляции признаков, так и от уровня развития и „модуса“ эволюции данной группы. *Чем сильнее корреляция признаков и чем более подвинута по пути идиоадаптивной эволюции систематическая группа, тем слабее явление гетерохронии.* Таково то новое понимание закона эволюционной гетерохронии признаков, к которому приводит нас исследование этого вопроса.

Ботанический институт
Академии Наук Арм. ССР
Ереван. 1946, сентябрь.

Ա. Լ. ԹԱԽՏԱԶՅԱՆ

Հատկանիշների էվոլուցիոն հետերոխրոնիայի մասին

Աշխատութունը հանդիսանում է հատկանիշների էվոլուցիոն հետերոխրոնիայի երկ-
վույթի հետազոտության արդյունքների համառոտ շարադրանքը:

Հեղինակը հանդի է այն եզրակացության, որ հատկանիշների հետերոխրոնիան
բույսերի ոչ բոլոր մասերում և սիստեմատիկական ոչ բոլոր խմբերում է հայտարարվում
նույնանման աստիճանում:

Էվոլուցիոն հատկանիշների էվոլուցիայի տեմպերի տարբերությունները կախված են
ինչպես հատկանիշների էվոլուցիոն կորրելացիայի գործակցից, այնպես էլ ավյալ խմբի, մաս-
նազիտական աստիճանից: Որքան ուժեղ է հատկանիշների կորրելացիան և որքան ավելի է
մասնազիտացած սիստեմատիկական խումբը, այնքան թույլ է արտահայտված հետե-
րոխրոնիան:

On the Evolutionary Heterochrony of Characters

(Received October 14, 1946)

There is no, as it is known, complete equality in the tempo of evolution of different parts of the organism. Some organs and parts of the organism evolve more rapidly, the others slower, and the rest may, for a long time, exist on comparatively rather primitive level, and form a sharp contrast with all other parts. This unequal rate of the development of different characters in one and the same phylogenetic line has been noticed by Lamarck and has been reported, since that time, by many authors. Dollo the Belgian paleontologist has named this phenomenon „chevauchement des specialisations“ and Eimer has designated it as „heteroepistasy“. In botany this phenomenon of crossing of specialisations has been formulated by Arber and Parkin under the name of „The law of corresponding stages in evolution“. Kozo-Poljansky prefers to name it „The law of heterochrony of characters“.

As the result of „crossing of specialisations“ in one and the same organism we may observe the characters, relatively primitive ranking those of derivative, more specialized. Consequently, the organism may represent the combination of the characters of different degree of specialization, which being used for phylogenetic investigations have to show contradicting testimonies. That is why, Dollo himself emphasized the principal meaning of „crossing of specializations“ when stating phylogenetic relations of contemporary organisms. Thus, for example, if two species differ from each other in having only one its peculiar character of specialization, the phylogenetic relation between the two species is conceivable only by means of a certain (generally hypothetical) third species lacking these very characters of specialization. These conclusions, from the phenomenon of the evolutionary heterochrony of characters being, not once, made since Dollo, for example, by Arber and Parkin, Sushkin, Kozo-Poljansky and others, but the very phenomenon of evolutionary heterochrony, nevertheless, has not been the subject of special investigation. No attempts being, in particular, made for its comparative analysis in divers phylogenetic branches and on different levels of specialization. However, the investigations of this phenomenon, undertaken by us in higher plants, show the degree of heterochrony to depend upon both the degree of correlative dependence of the very characters and the level of specialization of the entire organism.

The evolutionary heterochrony, first of all, depends upon the degree of correlative dependence of evolving characters. In plants, in difference of the majority of animals, the correlative connections of organism parts, both in individual and their historical development, are expressed, relatively, far weaker. That is why, there is nothing of surprise, when we face the phenomenon of the evolutionary heterochrony of characters far more frequently in plants than in animals.

The higher correlative coefficient, i. e. the closer the characters are connected with each other, the weaker evolutionary heterochrony is expressed. But in the case of complete correlation, the phenomenon of heterochrony is not observed. That is why the most striking examples of crossing of specializations are found in the parts, the least connected with each other, correlatively. Regarding this, the differences in the tempo of evolution of sporophyte and gametophyte of plants, and in many cases of vegetative and reproductive sphere of the very sporophyte, are remarkable. Extremely sharp the heterochrony in the evolution of characters of conducting systems and vegetative leaves from one hand, and that of the flower, from the other, is expressed. But in the very conducting system, in the leaf, in the parts of the flower, etc. the correlative connections are expressed far stronger and here we face the phenomenon of linkage, pleiotropic effect of genes, and interactions in the development of characters. The evolutionary heterochrony of characters is, therefore, expressed in these parts far weaker. Between

the elements of the conducting system, so sharply expressed, evolutionary heterochrony of characters is no longer found, as it is found between this system and the flower*.

The degree of evolutionary heterochrony of characters depends not only upon the coefficient of correlation. The weak correlative connection of characters does not ever mean that their evolution is to be going on in different tempo. The analysis of the phenomenon of the evolutionary heterochrony of characters in divers systematic groups and on different levels of specialization leads us to a conclusion that the degree of heterochrony depends both upon the level and the „mode“ of morphological evolution.

In each separate phylogenetic branch the phenomena of heterochrony are, in the highest degree, expressed in the most primitive group. In angiosperms, e. g., all the most notable displays of the evolutionary heterochrony of characters are observed just among the most primitive groups, especially in the Ranales. The genera *Drimys* and *Trochodendron* having primitive vesselless wood, but rather specialized flowers may serve here as a good example of the evolutionary heterochrony of characters. *Magnolia*, on the contrary, has far more primitive flowers, but more advanced vessel-containing wood. A lot of such examples of heterochrony among Ranales may be quoted, while in less specialized groups of angiosperms the displays of heterochrony are, relatively, very weakly expressed. The analogous phenomenon among gymnosperms is observed. The greatest number of phenomena of heterochrony and their most striking examples are found here in Pteridosperms, Bennettitales and Cycadales, i. e. in the most primitive representatives of the class. It is interesting to note, that Arber and Parkin cite the examples of „corresponding stages in evolution“ from these very groups. And, certainly the examples quoted by them are very felicitous and demonstrative. But, however, it would be difficult to quot as striking examples of heterochrony from such far more advanced gymnosperms, as *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Ephedraceae*, *Goctaceae*, etc.

When descending the evolutionary „steps“ of higher plants, we face the same phenomenon. The best examples of heterochrony in modern ferns, e. g., we observe in more primitive eusporangiate forms, especially in *Ophioglossaceae*. Among the mosses the most striking examples of the evolutionary heterochrony of characters are observed in the primitive family *Anthocerotaceae*. But in higher mosses the phenomena of heterochrony gradually fades.

One of the reasons of so frequent „crossing of specialization“ in the most primitive representatives of separate phylogenetic branches is the very tempo of their morphological evolution. The more primitive the organism the easier and more rapidly the morphological alterations of separate parts realize, and the easier, consequently, the differences in the tempo of their evolution come. For example, the „homoxylar“ wood and spiral flower with apocarpous gynoecium are so plastic material and may change themselves with such rapidity, that forms like *Drimys* and *Magnolia*, representing the mixture of different stages of formation of separate parts of the plant readily arise. The similar „disharmonious“ combination of coeval characters are especially, therefore, typical for primitive groups.

In the course of the further evolution of primitive groups the heterochrony of characters usually is equalized. This equalization of the specialization levels of different characters of one and the same organism commonly takes place as a result of its „idio-adaptive“ development. The idio-adaptive evolution, being the most usual mode of evolution, is characterized, as it is known, by an adaptation of the organism to the wholly definite conditions of environment, keeping, however, the former (ancestral) level of organization (Sewertzow). It is not, as a rule, a narrow and one-sided adaptation to the constant environment and is, therefore, characterized by the relative equality of specialization of all parts of the organism, namely by congruousness in the tempo of their evolution. That is why *in the course of the progressing idio-adaptive specialization of the phylogenetic branches, the evolutionary heterochrony of characters gradually comes to equality*, the characters of the organism become more and more „coeval“.

* See, for example, the interesting tables reported in Frost's and Krib's papers.

The other results ensue in the case of the narrow one-sided specialization. The one-sided development of the certain organs and parts of the organism at reduction or keeping of others, leads to the strengthening of the difference in the levels of specialization of separate characters.

The extreme expression of the narrow specialization being degeneration, when as the result of the transition to the life under very simple conditions of environment many (and sometimes all) parts of the organism undergo high simplification. The degeneration leads to the greater evolutionary heterochrony than the narrow specialization does. In higher plants, as the result of the peculiarities of their ontogenesis, the various degree of the simplification of the parts is extremely clear expressed. The most expressive examples of the heterochrony phenomenon, originated as the result of partial degeneration, are found to be in water plants and parasites. The *Rafflesia* with its extremely simplified vegetative organs and with the flower left on the former (ancestral) level of organization may serve as a good example. In water plants the heterochrony between vegetative and reproductive organs is no less expressed. In those cases, however, when degeneration seizes all parts of the plant, both vegetative and reproductive, the phenomenon of the evolutionary heterochrony of characters fades again.

Degeneration, as it is known, leads to despecialization of the organism, and by this way, to the increasing of its evolutionary plasticity. As a result of despecialization the possibility of a new progress in the other direction arises. Large systematic units have chiefly developed themselves by means of general degeneration and following progressive evolution („paedomorphosis“ in the sense of Garstang and de Beer). In the case of paedomorphosis the organism is subjected to profound reconstruction, which, however, not equally touches all its parts. In plants, with their, relatively, less thorough correlative dependences, paedomorphosis leads to more noticeable phenomena of heterochrony, than those in animals. As a result in the most primitive groups of separate classes and phyla the different levels of specialization of characters are not only kept for a long period of time, but heterochrony may be developed further. But in the process of further evolution by paedomorphosis heterochronies tend to levelling.

Thus, the differences in tempo of evolution of characters depend upon both the coefficient of evolutionary correlation of characters and the degree of development and mode of evolution of a given group. *The stronger the correlation of characters, the more systematic group is advanced on the way of idio-adaptive evolution, the weaker the phenomenon of evolutionary heterochrony.*

The Botanical Institute
of the Academy of Sciences
of the Armenian SSR

ЛИТЕРАТУРА

1. L. Dollo. Bull. Soc. Belge de Geologie, 9, 1895.
2. G. Eimer. Die Entstehung der Arten. etc. Leipzig, 1897.
3. E. A. N. Arber and J. Parkin. Jour. Linn. Soc., 38, 1907.
4. Б. М. Козо-Полянский. Законы филогенеза и дарвинизм. Сб. „Растение и среда“ под редакцией акад. Б. А. Келлера, 1940.
5. П. Сушкин. Обратим ли процесс эволюции? Новые идеи в биологии, сб. 8, 1915.
6. E. H. Frost. Botanical Gazette, 89, 1930.
7. E. H. Frost. Bot. Gaz., 90, 1930.
8. D. A. Kribs. Bull. Torrey Bot. Club 64, № 4, 1937.
9. А. И. Северцов. Морфологические закономерности эволюции, М.—Л., 1939.
10. W. Garstang. Jour. Linn. Soc. London, 35, 1922.
11. G. R. de Beer. Embryos and ancestors, Oxford, 1940.
12. И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса, М.—Л., 1940.
13. А. Л. Тахтаджян. Тр. Ерев. Гос. Университета им. В. М. Молотова, 22, 1943.