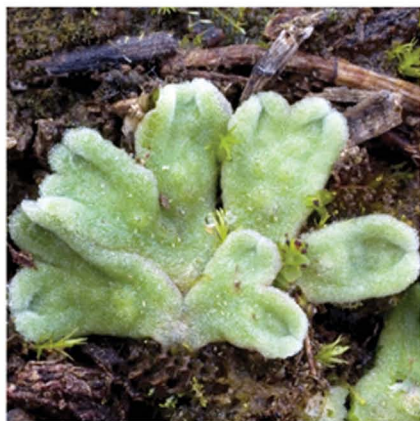




Г. Ф. РЫКОВСКИЙ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ МОХООБРАЗНЫХ



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича

Г. Ф. Рыковский

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ МОХООБРАЗНЫХ



Минск
«Беларуская навука»
2011

Рыковский, Г. Ф. Происхождение и эволюция мохообразных / Г. Ф. Рыковский ; науч. ред. В. И. Парфенов. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 433 с. ISBN 978-985-08-1257-5.

Монография посвящена рассмотрению сложнейшей в ботанике проблемы происхождения и эволюции мохообразных – уникальных двуединых высших растений гаметофитного направления развития. В основу разработки этой проблемы положено логическое моделирование с использованием в качестве ведущего инструмента познания сравнительно-морфологического метода. На основе анализа материалов, касающихся организации мохообразных от молекулярного до органного уровня, с учетом существующих представлений по указанной проблеме автором разработана целостная концептуальная модель происхождения и эволюции мохообразных, начиная от водорослевидных предков архегоният. Особое внимание уделено антоцеротовым и такакиевым как древнейшим наземным растениям, своего рода «живым ископаемым» – ключевым таксонам для познания исходного этапа эволюции эмбриофитов.

Предназначена для широкого круга специалистов в области ботаники, экологии, географии, студентов и преподавателей вузов биологического профиля и всех, кто интересуется вопросами эволюции высших растений.

Ил. 19. Библиогр.: 952 назв.

*Рекомендовано к печати Ученым советом
ГНУ «Институт экспериментальной ботаники
им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси»*

Научный редактор:
академик НАН Беларуси В. И. Парфенов

Рецензенты:

член-корреспондент НАН Беларуси, доктор биологических наук Е. А. Сидорович,
член-корреспондент НАН Беларуси, доктор биологических наук Б. И. Якушев

ПРЕДИСЛОВИЕ

Известно, что важнейшую роль в биосфере планеты Земля играют растения как автотрофный компонент разнообразных экосистем, который составляет их энергетическую и трофическую основу, выступая в качестве связного между Землей и космосом. В сущности растения являются создателями биосферы, детерминируя ее развитие и функционирование во взаимодействии с гетеротрофным компонентом экосистем. «Живое вещество» (по выражению В. И. Вернадского) – основное творческое начало в эволюции биосферы, приведшее к грандиозным изменениям в ходе геологической истории. В таком аспекте чрезвычайно важно проследить, насколько это возможно, процесс происхождения и эволюции растений, основываясь на современном уровне познания растительного мира и достижениях эволюционной теории. Последняя является «краеугольным камнем» биологии как комплекса наук об органическом мире. Важнейшее значение в жизни человечества принадлежит прежде всего тем растениям, которые в далеком прошлом перешли из водной среды в наземные, гораздо более сложные условия существования. В ходе адаптации у них выработалась соответствующая организация, позволяющая успешно функционировать в радикально иной, чем прежде, комплексной среде. Эти растения представлены принципиально новым относительно водных растений структурно-функциональным типом – эмбриофитами. Они – как высший уровень развития растительного мира – неизменно привлекают внимание исследователей-эволюционистов.

Возможности изучения эволюции эмбриофитов возрастают по мере усиления технической вооруженности, обеспечивающей все более совершенные инструменты познания. Ч. Дарвин, заложивший основы эволюционного учения, считал морфологию «подлинной душой естественной истории». Хотя со времени Дарвина прошло много лет, это определение не устарело. Ныне морфологические признаки организмов изучаются на всех уровнях – от ультраструктурного до органного, но при этом следует учитывать экологические условия. Конечно, такое изучение в эволюционном аспекте необходимо сочетать с цитологическим, эмбриологическим, биохимическим. В последние десятилетия интенсивно развивается познание эволюционных отношений растений на молекулярном уровне.

В текущем десятилетии все большую актуальность и значимость приобретает изучение происхождения и эволюции такой относительно наиболее примитивной группы наземных растений, как мохообразные. В процессе познания представителей этого гаметофитного направления развития эмбриофитов закономерно утверждается представление о бриофитах как о первичных обитателях суши среди архегониат, ведущих свою генеалогию непосредственно от водорослевидных предшественников.

Представление о гаплоидности предков эмбриофитов привлекает все большее внимание к мохообразным. Нельзя не согласиться с тем, что эволюционный подход дает возможность достаточно глубоко понять, обобщить и сопоставить данные любой специальной ботанической дисциплины, а также необходим для сознательного планирования результатов вмешательства человечества в развитие биосферы (Яблоков, 1975).

Исследование происхождения и эволюции мохообразных было предпринято автором данной публикации в 80–90-е годы прошлого столетия и в дальнейшем подверглось развитию и коррекции с учетом новых данных. Использование универсального сравнительно-морфологического методологического подхода позволило сопоставить доступные рецентные и ископаемые материалы по эмбриофитам с критическим анализом существующих воззрений на происхождение и эволюцию мохообразных. В этом аспекте была предпринята попытка построения хотя бы в самых общих чертах целостной модели происхождения и эволюции бриофитов как исходной группы в освоении наземных местообитаний. Тогда еще, насколько нам известно, не существовало единой гипотетической картины эволюции мохообразных, начиная с первичных архегониат. К тому же далеко не со всем в зачатку противоречивых суждениях и гипотезах, касающихся этой проблемы, можно было согласиться. Нам представлялось, что продвинуться в решении данной чрезвычайно сложной проблемы можно, если использовать преимущества, заключающиеся в глобальном подходе к ней, учитывая интегральность дифференцированного и вновь выходя на дифференциальность. Результаты данного сравнительного эколого-морфологического исследования мохообразных в эволюционном аспекте были положены нами в основу докторской диссертации на тему «Происхождение и эволюция мохообразных с оценкой современного состояния и генезиса бриофлоры (на примере Полесья)» (1995). Обзор основных положений этой работы нашел отражение в нескольких публикациях (Рыковский, 1995а, 1995б, 1997, 2001, 2010). Однако развернутой публикации ее результатов до настоящего времени не было. Следует только подчеркнуть еще раз, что в данной диссертационной работе была принята в качестве основополагающего положения необходимость рассмотрения всех основных таксономических групп бриофитов как единого гаметофитного направления развития эмбриофитов, или архегониат. Такой аспект соотносился со спорофитным направлением развития эмбриофитов с выходом на предковые формы наземных растений.

Именно с этих позиций независимо с начала текущего столетия в мировой бриологии развернулось изучение эволюции мохообразных. В результате считается, что «в последнее десятилетие крупные шаги были сделаны к установлению филогенетических отношений между и внутри трех основных групп бриофитов (антоцеротовых, печеночников и мхов), хотя фундаментальные вопросы остаются» (Renzaglia et al., 2007). Последнее прежде всего относится к попыткам выяснения отношений между тремя основными линиями развития бриофитов. Те же авторы отмечают, что в вышеуказанном аспекте особое значение придается синтетическим результатам недавних молекулярных исследований, которые, по их мнению, революционизируют интерпретации генетической и морфологической диверсификации каждой из трех основных групп бриофитов.

Молекулярному филогенетическому анализу обязаны принципиально иные, чем прежде, концепции родственных отношений бриофитов (Renzaglia et al., 2007). Новый свет на их взаимоотношения, как полагают данные авторы, проливает также существенное увеличение объема ультраструктурных и анатомических данных.

Подчеркивается, что новый век систематического изучения связан с рождением кладистики и глубокими технологическими и теоретическими продвижениями (Donoghue, 2004; Donoghue, Cracraft, 2004; Hillis, 2004). Филогенетики, базирующиеся на молекулярных или общих доказательствах, поднимают на новый уровень понимание взаимоотношений бриофитных линий, тогда как при морфологических исследованиях путем использования современной технологии объясняются замечательная сложность и диверсификация мохообразных на клеточном, тканевом и органном уровнях (Lignore et al., 2000; Mishler, 2000; Renzaglia et al., 2000). Отсюда сделано заключение, что за последние 6 лет достигнут больший прогресс в решении проблемы филогении внутри трех основных линий мохообразных, чем за предшествующее столетие (Renzaglia et al., 2007). Это позволило оставить позади исследования по трахеофитам, где большее продвижение и открытия были сделаны до нынешнего века (там же).

В недавно опубликованных обстоятельных обзорах подводятся итоги широкого круга исследований, касающихся архисложной проблемы эволюции бриофитов (Shaw, Renzaglia, 2004; Renzaglia et al., 2007; Потемкин, 2007; Troitsky et al., 2007; Crandall-Stotler et al., 2009). В данных публикациях рассматриваются молекулярные и различные морфологические и иные данные по диверсификации бриофитов, крупные структурные изменения в ходе эволюции мохообразных и другие аспекты этого чрезвычайно сложного процесса, а в конечном счете – состояние бриофитов среди наземных организмов. Вместе с тем признается, что взаимосвязь между основными линиями бриофитов – один из наименее разработанных вопросов в эволюционной биологии растений и причины этого ясны (Goffinet, 2000). Даже при поверхностном понимании разнообразия на клеточном, тканевом и органном уровнях очевидно, что эволюция бриофитной грады является одним из проявлений конвергенций и параллелизмов, включая многочисленные потери и приобретения ключевых признаков.

чевых их особенностей (Renzaglia et al., 2007). Данные авторы признают, что и молекулярные данные могут также страдать от этих проблем. По их словам, параллелизмы и конвергенции, обуславливающие селективную напряженность на генах, а также неудача подбора нуклеотидных мутаций в несвязанных длительно ветвях могут вести к значительным ошибкам. Горизонтальный перенос и линейная сортировка могут также вести к заблуждениям в сигналах от генов. Таким образом, наилучшим подходом для будущего прогресса является «общее доказательство» – соответствующие комбинации данных столь многих независимых источников, насколько возможно (Mishler, 2000). Тесное соединение между молекулярными филогенетическими и современными морфологическими исследованиями является критическим для глубокого понимания бриофитных взаимоотношений и оценки морфологической диверсификации и адаптивной эволюции у мохообразных (Renzaglia et al., 2007).

В данной монографии предпринята попытка теоретически воссоздать ход процесса эволюции мохообразных, начиная с происхождения первичных архегоният. В основу этого исследования положены основные материалы нашей докторской диссертации с критическим учетом последних разработок проблемы происхождения и эволюции мохообразных. Здесь уместно привести слова выдающегося ученого Д. К. Зерова (1972): «Несомненно, дальнейшие исследования с применением новой методики, новых приборов позволят глубже познать строение и развитие растительных организмов, дадут новые данные для изучения их эволюции и построения системы, покажут в некоторых случаях ошибочность наших современных представлений» (с. 277). Автор данной монографии также не претендует на то, чтобы его видение проблемы происхождения и эволюции мохообразных принималось как окончательное. Это всего лишь отражение поисков истины, путь к постижению которой в науке бывает достаточно тернист.

Необходимо отметить, что наше становление как бриолога происходило под руководством академика НАН Украины Д. К. Зерова, и дальнейший путь в науке также оплодотворялся его идеями и данная монография посвящается его светлой памяти. Выражаем глубокую благодарность рецензентам чл.-кор. НАН Беларуси Е. А. Сидоровичу и чл.-кор. НАН Беларуси Б. И. Якушеву за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания, искренне признательны д. б. н. Л. В. Бардунову за полезные советы, д. б. н. А. Д. Потемкину, д. б. н. М. С. Игнатову, к. б. н. О. В. Созинову за содействие в ознакомлении с некоторыми важными публикациями по филогении бриофитов, а также А. П. Зенцовой и М. С. Шабета за неоценимую техническую помощь в подготовке рукописи монографии к печати. Авторы иллюстраций: Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета.

*Академик В. И. Парфенов,
доктор биологических наук Г. Ф. Рыковский*

МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

В центре биологических исследований находится проблема эволюции. Как отмечает Э. Н. Мирзоян (1984), через эволюционные направления, общую и теоретическую биологию теория эволюции связывается со всеми биологическими науками и естествознанием. Такое взаимодействие различных областей и направлений исследований послужило значительным стимулом для дальнейшего развития эволюционной теории.

Чрезвычайно важное значение для познания закономерностей эволюционного процесса имеет применение тех или иных методов исследования, так как от этого зависит, в частности, степень плодотворности проведения анализа соответствующего материала. Выработке более или менее надежных ориентиров в данном аспекте способствует эволюционное учение, развивающееся в ходе взаимодействия теории и практики, хотя здесь проявляются все новые и новые затруднения в силу особой сложности объекта исследований.

Из сложности проблемы неизбежно вытекает и разнообразие гипотетических построений и представлений, зачастую их большая или меньшая противоречивость и элемент субъективизма. Здесь невозможно обойтись без упрощения, схематизации природных процессов и явлений. Как справедливо отмечал Н. И. Вавилов (1987), сама наука во многих отношениях является схематизацией явлений природы.

Палеонтологические и неонтологические данные. Казалось бы, что для теоретической реконструкции эволюционного процесса важнейшее значение имеет палеонтологический материал, но в действительности несмотря на значительные успехи палеоботаники ископаемые остатки из-за своей фрагментарности дают материал, как указывают некоторые авторы (Мейен, 1984; Тахтаджян, 1987 и др.), скорее для истории флоры, чем для филогении. Вместе с тем, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1987), вся история последарвиновской биологии показывает, что как зоологи, так и ботаники вполне в состоянии делать достаточно определенные выводы о филетических связях и большей или меньшей общности происхождения систематических групп уже только на основании сравнительного изучения ныне живущих организмов.

Согласно данному автору, фактически палеосистематик сталкивается с неменьшими, а часто и с большими трудностями в восстановлении филетиче-

ских взаимоотношений, чем неосистематик, изучающий только современные организмы, но знающий о них гораздо больше, чем палеосистематик о своих объектах. При всем этом А. Л. Тахтаджян считает, что наличие ископаемых остатков совершенно необходимо для восстановления гетерохронологической филограммы.

В. D. Mishler, S. P. Churchill (1984) следуют мнению о невозможности интерпретировать фоссилии до тех пор, пока не будет разработана достаточно полная, основанная на признаках существующих организмов, гипотеза филогении. Далее они поясняют, что филогения лучше всего «выводится» из тщательного изучения распространения многих признаков из более или менее варьирующего их набора, присущего существующим организмам, а фоссильные материалы обеспечивают важную информацию, относящуюся к вероятности предположений филогенистов.

Однако вопросы использования результатов изучения только современных растений для реконструкции их эволюции вызывают чрезвычайно большие затруднения, что связано (Meachem, 1984; Тихомиров, 1985 и др.) с широчайшим распространением среди растений явлений параллелизма, конвергенции, гетеробатмии и редуционных процессов, поскольку координация и степень целостности организма у растений значительно ниже, чем у животных.

В. Н. Тихомиров (1985) считает, что «выводить» какой бы то ни было таксон из любого другого современного же методически неверно, если тому нет прямых доказательств. Согласно В. А. Красилову (1977), из закона Э. Копа вытекает, что предков таксона не следует искать среди современных ему форм (т. е. филогенетическая дистанция их от предка одинакова). Он предостерегает против сопоставления таксонов в целом, без учета временных соотношений. По Э. С. Терехину (1982), например, одна из основных трудностей в различении сходств, обусловленных общностью происхождения, и сходств, обусловленных параллельной эволюцией, состоит в мозаичности конвергенции и частом участии в данном процессе явлений редукции. Это отмечают и предшествующие авторы. По мнению Л. П. Татарина (1982), при неонтологических реконструкциях приходится иметь дело с трудной и до конца не разрешимой задачей – восстановлением хода всего эволюционного процесса по его конечным стадиям.

И. И. Шмальгаузен (1969) отмечал, что палеонтологические данные указывают на длительное параллельное развитие большинства родственных форм. Л. П. Татарин (1972, 1984) подчеркивает, что под призмой палеонтологического анализа филогенетические связи, представлявшиеся простыми и линейными, подчас превращаются в пучок слабо дивергирующих ветвей, уходящих глубоко в пределы предкового таксона. На это обращает внимание и Н. Н. Иорданский (1979).

Ни сравнительная анатомия, ни эмбриология не дают материала для восстановления конкретной картины сложной ветви родословного древа группы; по характеру материала только палеонтология может претендовать на по-

строение действительно фактической картины эволюции органического мира (Борисяк, 1947).

А. А. Любищев (1962) считает, что из классических методов построения филогений единственно надежный метод – палеонтологический, однако это не оправдывается, как он отмечает, при наличии педоморфоза. Несомненен также прогресс филогении, которая строится на рецентных данных (там же). Однако при реконструкции гипотетических предков морфологии нередко забывали предупреждение Ч. Дарвина о том, что поиски реальных предков, особенно на рецентном материале, в большинстве случаев безрезультатны, поскольку современные формы в соседних группах могут оказаться гораздо более схожими между собой, чем с прародителями (Соколов, Воробьева, 1988). Как полагают Э. И. Воробьева, С. В. Мейен (1988), несмотря на присущую палеонтологическому материалу неполноту и невозможность при этом непосредственного наблюдения функционирования организмов, история палеонтологии убеждает нас в том, что ее данные позволяют реконструировать сколь угодно сложные и никогда не сохраняющиеся структуры организмов, оценить их биологическую роль, разнообразные физиологические и онтогенетические процессы, проследить и дать общую картину смены форм и их экологических связей.

У мохообразных реконструкцию по фоссильным остаткам сильно затрудняет крайняя фрагментарность (гораздо большая, чем у трахеофитов) ранней палеонтологической летописи этой группы растений, а также то, что древнейшие достоверные остатки мохообразных, как отмечает, в частности, А. Смит (Smith, 1988), внешне довольно сходны с некоторыми их современными формами. Данные фоссилии в основном укладываются в современные систематические группы, отражая, видимо, высокую консервативность морфологических признаков бриофитов.

Согласно R. M. Schuster (1966), до более полного познания палеозойской флоры архегониат никакой другой подход к вопросу эволюции невозможен, поскольку существующие тенденции исторического развития бриофитов можно истолковать в двух направлениях. Еще ранее К. И. Мейер (1958) указывал, что сравнительно-морфологические данные допускают различные толкования, нередко диаметрально противоположные. В. А. Красилов (1988) также скептически относится к возможностям в этой области средств сравнительной морфологии, полагаясь на палеоботанические свидетельства.

В. Crandall-Stotler (1986) тем не менее справедливо указывает, что поскольку данные ископаемой летописи пока не могут быть использованы для подтверждения истинности той или иной гипотезы происхождения бриофитов, то проверка их должна быть основана на материалах, получаемых при разностороннем изучении современных растений. В связи с трудностями, возникающими при сравнительном анализе признаков, первостепенное значение приобретает степень их относительной стабильности, консерватизма. Учитывая это, данный автор обращает внимание на то разделяемое рядом исследова-

телей мнение, что цитологические, ультраструктурные и морфогенетические критерии являются особенно значимыми при построении филогенетических схем, так как внутренние черты имеют тенденцию быть более гомеостатичными, и, следовательно, более отражают генетические взаимосвязи, чем только морфологические и анатомические признаки. С таким подходом нельзя не согласиться, но и при современном широком исследовании на молекулярном уровне совершенно необходимо использовать даже самые отрывочные, фрагментарные палеоботанические свидетельства, поскольку пути эволюции очень сложны.

Сравнительно-морфологический метод как ведущий инструмент познания эволюционного процесса. Всякая новая концепция, как отмечает А. В. Яблоков (1970), способна, вероятно, оказать тем большее влияние на развитие данной области науки, чем шире будет проведено сравнение, тем шире оно будет связано со всеми разделами исследуемой области знаний. Он указывает, что обязательность разностороннего похода в научном исследовании может рассматриваться как выражение познания противоречивых частей всякого целого, познания противоположных тенденций во всех без исключения явлениях. Хотя реконструкция филогенеза в этом аспекте предусматривает, как мы полагаем, исследование биологических систем на различных уровнях – от молекулярного до биосферного, но при всем многообразии методов познания эволюционного процесса традиционно ведущее положение по-прежнему принадлежит сравнительно-морфологическому методу в широком смысле. Действительно, наиболее универсальными объектами исследования являются морфологические признаки, допускающие сравнительный анализ рецентных и ископаемых форм организмов.

Только факторы, обусловленные морфологической базой организма, закономерно изменяются в ходе филогенезов (Мамкаев, 1984б).

Л. П. Татаринов (1982) отмечает, что морфология, как неонтологическая, так и палеонтологическая занимает первостепенное место в исследованиях не только по филогенезу отдельных групп организмов, но и при анализе общих закономерностей и филогенеза (макроэволюции). По словам Э. И. Воробьевой (1986), основы признания эволюционно-теоретической значимости морфологии заложены Ч. Дарвином. Он широко использовал морфологические сведения по современным и ископаемым группам организмов при создании своей теории. М. Г. Попов (1963) полагал, что на основании одной лишь морфологической дифференциации можно воссоздать историю развития той или иной группы растений, длившуюся сотни тысяч и миллионы лет.

Первостепенное внимание изучению эволюции биоморф растений уделяет А. П. Хохряков (1975, 1981). В этом аспекте, по его мнению, все признаки, в том числе считающиеся консервативными, подвержены параллелизмам и конвергенциям, что особенно ясно в отношении различных эмбриологических структур (Поддубная-Арнольди, 1964). Не случайно одним из важней-

ших свойств биоморф признается их способность к самым широким конвергенциям.

В конечном итоге А. П. Хохряков приходит к выводу, что в плане как аромофных, так и идиоадаптивных преобразований изменения биоморф играют ведущую роль. Отсюда же, по его представлению, вытекает первостепенное значение биоморфологических данных при изучении эволюции и систематики тех или иных групп организмов, а также в построениях различного рода филогений и классификаций как растений, так и животных. Как подчеркивает данный автор, следуя М. Г. Попову (1948) и Е. J. Н. Corner (1949), эволюция жизненных форм – это и есть содержание эволюции растений вообще.

Все большее признание получает широкая трактовка статуса эволюционной морфологии как комплекса направлений и дисциплин, исследующих закономерности исторического развития органической формы под разными углами зрения (Соколов, Воробьева, 1979).

Учитывая, что каждое явление представляется иным в разных местах и в разное время, едва ли можно до конца понять какую-нибудь структуру или функцию, не изучив ее становления в ходе эволюции (по Майру, 1970). Согласно этому автору, основная задача биолога-эволюциониста заключается в том, чтобы найти причины имеющихся у данного организма признаков и, в частности, приспособлений.

Действительно, при анализе не совсем корректно сравнивать группы растений, если не известно хотя бы относительное время выработки их типовых признаков и те этапы развития, через которые они прошли. Это может вносить элемент дезинформации в гипотетические филогенетические построения, когда, например, вторичное принимается за первичное, а продвинутое – за примитивное или наоборот. В этой связи важно отыскивать причину возникновения или преобразования того или иного признака или комплекса взаимосвязанных признаков.

В. А. Красилов (1977) возражает против того, что биохимические признаки или признаки генетической системы – ДНК и хромосом, а также первичных продуктов генов-белков (фенотипы первого порядка) важнее для филогенетических построений, чем морфологические (фенотипы второго порядка). По его мнению, на самом деле мы в том и другом случае опираемся на сходство, которое может быть первичным, конвергентным. Однако Ю. Г. Алеев (1988) довольно логично доказывает, что в ходе эволюционного развития эколого-морфологические стороны адаптаций конвергируют сильнее, чем физиолого-биохимические. Это особенно касается молекулярного уровня организации.

А. Л. Тахтаджян (1987) указывает, что особенно важно не отходить от синтетического, интегративного подхода к решению вопросов эволюционной систематики, а также предупреждает против абсолютизации новых методов. Он подчеркивает, что предметом классификации являются организмы, а не генотипы.

Ю. А. Урманцев (1973) предостерегает от реальной опасности преувеличения роли структурных исследований на «низших» (например, «биомолеку-

лярных») и недооценки аналогичных исследований на «высших» («морфологических») уровнях организации материи.

Л. П. Познанин (1986) отмечает, что экологический аспект исследования в эволюционной морфологии видит истоки во взаимоотношениях организмов и среды и позволяет утверждать, что для построения всесторонней теории эволюции фенотипический анализ не менее, а возможно, и более важен, чем генотипический.

С позиций эволюционной морфологии сравнительно-морфологический анализ должен проводиться в связи с учетом эколого-биологических особенностей представителей различных групп как автотрофных растений в целом, так и основных таксонов самих мохообразных в качестве группы высших растений. Следует учитывать, что поскольку историческое развитие организмов происходит в тесном взаимодействии с экзогенной средой, чем определяется изменчивость, преемственность и отбор тех или иных признаков и их комплексов в процессе эволюции целостных органических форм.

Любой вид организмов – это сложная адаптивная система, интегрирующая в своей организации опыт длительного исторического взаимодействия с определенной экологической средой в рамках развертывания тех возможностей развития, которые были унаследованы им от соответствующего предка. Следовательно, нельзя упускать из поля зрения те явления и признаки, в которых может находить выражение преемственность в развитии форм организмов, вероятные каналы этой преемственности, затемняемой последующими адаптивными изменениями тех или иных черт организации.

Суть сложности в отношении использования морфологических признаков в эволюционных реконструкциях состоит, в частности, в диалектике взаимосвязей формы (структуры) и содержания (функции). Одной и той же форме может отвечать разное содержание. Это находит отражение в относительной независимости филормофогенеза от филогенеза (по Левиной, 1972), в явлении смены органов и смены функций. Как отмечал А. А. Любищев (1982), при сохранении формы содержание может полностью смениться.

Согласно Л. П. Познанину (1986), в том случае, когда под формой понимается не только внешнее, но и внутреннее строение организмов на всех стадиях онтогенеза, она не менее, а более содержательна, чем функция, так как включает в себе не только изменения, связанные с современными функциями, но и овеществленное выражение (хотя и неполное) филогенетически уже исчезнувших функций – своего рода их след. Поэтому, как отмечает данный автор, разработка эволюционных проблем на морфологической основе оказалась наиболее эффективной, что и привело к возникновению эволюционной морфологии.

К. Л. Паавер (1986) отмечает, что внутреннее и внешнее строение организма исторически обусловлено и может быть понято только с точки зрения приспособительного развития. Он указывает, что взаимозависимость формы и функции имеет огромное значение при познании закономерностей биологической организации как целого и ее эволюции. Именно из этой взаимосвязи,

по его мнению, вытекает значение морфологических данных в различных областях теоретической и прикладной биологии. Данный автор считает весьма важным избегать альтернативности постановки вопроса о первичности формы или функции в эволюционном развитии.

В общем соглашаясь с таким подходом, можно все же заметить, что любая форма служит для выполнения определенной функции или нескольких функций. Через функциональное совершенствование отбор приводит к прогрессивной дифференциации органов и тканей, причем не исключается в какой-то мере и регрессивный морфогенез. Функциональная дифференциация однотипных гомологичных органов может вести к их соответствующему структурному преобразованию.

Утрата функции чревата возможной редукцией органа или ткани. Дегенерация тех или иных структур может быть вызвана необходимостью мобилизации предназначенных им ресурсов для обеспечения более жизненно важных в функциональном отношении структур. Форма, перестающая выполнять прежнюю функцию, либо деградирует, либо удерживается (сохраняется или изменяется) в случае принятия на себя новой функции. Обобщенно функция внешней формы у растений – это, прежде всего, контакт с внешней средой.

По-видимому, макроморфологию следует оценивать как одно из проявлений целостности многоклеточных организмов в качестве биологических систем, интеграции их частей и органов, конечной детерминации связей, возникающих на более низких уровнях организации, причем органическая форма обусловлена комплексной реакцией организма данного вида на типичные условия его формирования.

Как отмечают О. Т. Демкив и К. М. Ситник (1985), несмотря на многогранность организации в функционировании организмов, она наиболее ярко выражается в развитии органической формы, которая отображает проявление внутренних связей, характеризующих жизнь на каждом уровне: органеллы, клетки и ткани, органы и организмы. Форма представляет собой наблюдаемое нами выражение саморегулирующегося равновесия, которое достигается при развитии, поддерживается в течение жизни и восстанавливается в случае его нарушения (Синнот, 1963).

Вообще законы морфогенеза выступают как мощная упорядочивающая и канализирующая сила эволюционного процесса (Белоусов, 1987). Взаимодействие этой консервативной силы с непрерывными генетическими возмущениями и создает то удивительное сочетание единства и разнообразия, которое составляет, пожалуй, самую впечатляющую черту живой природы (там же).

Искать соответствие между внешними факторами и связанными с ними морфологическими изменениями побуждает хотя и интегрированная, но в той или иной мере двойственная реакция бриофитов как двуединых организмов на факторы экзогенной среды. К тому же склоняет и удивительный морфологический консерватизм мохообразных в геологическом масштабе времени, что отражает в известной мере их реакцию в древности как относительно целостной морфологической системы на определенный комплекс условий внеш-

ней среды. Сопоставление возможной ответной реакции как гаметофита, так и спорофита на экзогенные воздействия в какой-то мере позволяет реконструировать минувшие этапы эволюции тех или иных групп мохообразных.

Согласно В. Е. Соколову, Э. И. Воробьевой (1982), эволюционно-экологические исследования в морфологии предполагают тщательный выбор объектов с учетом различных тенденций преобразования структур в разных таксонах и охватом определенного временного диапазона таких преобразований. В частности, переход от ископаемых видов к рецентным, от примитивных к продвинутым, от типичных к узкоспециализированным, необычным для данного таксона условиям среды. Далее в этом аспекте данные авторы указывают на необходимость исследования представителей отдельных систематических групп, включая в него примитивные, «типичные» и специализированные формы, что позволит правильнее оценить адаптивную и эволюционную направленность структурных изменений.

Здесь следует коснуться взглядов Ч. Дарвина на понятия аналогии и гомологии в удачном освещении Э. Н. Мирзояна (1980). Последний справедливо указывает на важное значение принципа аналогичных изменений Дарвина. По его мнению, Дарвин четко подразделял понятия гомологии и аналогии, но одновременно столь же ясно показал, что и аналогия служит выражением кровного родства организмов, но только более далекого и менее очевидного.

Как нам представляется, отдаленность эта, вероятно, может быть чрезвычайно большой, измеряемой не только геологическими периодами, но и эрами, включая и ранний палеозой. Важно и то, что, по Дарвину, в случае аналогичных сходств наблюдается существенное различие в росте, развитии и строении зрелого признака органов. «Цель достигается одна и та же, но пути ее достижения... существенно различны» (там же, с. 617).

В дальнейшем общность филогенетического происхождения признавалась, как отмечает Э. Н. Мирзоян, многими авторами критерием только гомологического сходства, а аналогии рассматривались как результат конвергентных изменений, возникших под влиянием условий существования.

Учитывая особенности развития представителей растительного мира, в филогенетическом аспекте следует основываться не на отдельных или немногих признаках. Чем большее количество различных признаков будет использовано в филогенетических построениях, тем более мы приблизимся от ряда форм к реальному филогенетическому ряду предков-потомков (Тахтаджян, 1954). Однако при использовании многих признаков возникает проблема не только правомерности сопоставления, различения гомологии и аналогии, но и филогенетической неравноценности анализируемых признаков (Тахтаджян, 1987). Он вслед за Е. Мауг (1969) считает, что для систематика-эволюциониста взвешивание есть не что иное как относительная оценка количества филетической и таксономической информации, содержащейся в разных признаках.

По мнению В. Н. Тихомирова (1972), до сих пор неизвестны удовлетворительные попытки объективизировать показатели родства – попытки, основан-

ные на эволюционно-биологических представлениях. Он отмечает, что пока еще не найдено объективных способов оценки «удельного веса» признаков, но неприемлем и отказ от априорного взвешивания признаков, поскольку тогда заведомо не удастся выявить те немногие из них, которые существенны для филогении и филогенетической систематики. А. А. Любищев (1982) отмечает, что важнейшие в сравнительной анатомии понятия гомологии и аналогии установлены Р. Оуэном: гомология – сходство по положению, аналогия – по функции. Историческая морфология же заменила сходство по положению сходством в силу общего происхождения (там же).

Как отмечает В. А. Красилов (1977), широко принято считать гомологичными признаки сходные вследствие общности происхождения в отличие от аналогичных, имеющих лишь функциональное сходство. Хотя Э. Майр (1971), по мнению В. А. Красиловой, обоснованно указывает, что гомология не предполагает сходства органов, напротив, они могут быть совершенно различными, но различие между гомологией и аналогией заключается в возможности проследить историю признаков до исходного состояния у общего предка. Здесь имеется соответствие с тем, на что обратил внимание А. А. Любищев (1962) в представлениях Ланкастера (по Remane, 1956).

По мнению Т. В. Кузнецовой (1986), из-за широкого распространения негомологичных сходств и редуccionных явлений у растений даже такие основные критерии гомологии, как критерий положения и критерий одинакового строения (вплоть до мелких деталей), выработанные в качестве эмпирических правил при изучении главным образом зоологических объектов, могут не давать должного результата. Она справедливо считает наиболее универсальным критерием гомологии критерий переходных форм.

Согласно А. Л. Тахтаджяну (1954), сравнительно-морфологические ряды форм, расположенных по определенным признакам, иллюстрируют постепенные эволюционные изменения тех или иных структур в серии все более специализированных по этим признакам форм.

Для использования аналогий в филогенетических целях требуется учитывать не отдельные элементарные устройства, а более сложные механизмы и сочетания различных устройств в единой органной системе (Мамкаев, 1984).

В настоящее время широкое распространение в эволюционной систематике получил кладистический метод (Hennig, 1966), который состоит в проведении кладистического анализа и построении кладограмм на основе установления гомологий.

По мнению А. Л. Тахтаджяна (1987), анализ «горизонтальных» взаимоотношений сестринских групп должен быть основан на апоморфных признаках. Однако при выяснении вертикальных взаимоотношений между последовательными ветвлениями кладограммы плезиоморфные признаки приобретают большое, часто решающее значение. По Л. П. Татаринovu (1984) и А. Л. Тахтаджяну (1987), не менее важны плезиоморфные признаки для восстановления облика, строения и даже образа жизни анцестральных групп.

А. Л. Тахтаджян (1987) указывает и на другие преимущества эволюционной систематики перед кладистикой. Он подчеркивает неприемлемость кладистического метода определения ранга таксона, так как этот ранг в соответствии с дарвиновской эволюционной системой должен определяться степенью дивергенции.

При установлении горизонтальных и вертикальных отношений таксонов все более широко используются исследования на молекулярном уровне (изучение геномов органелл клетки – пластид, митохондрий и ядер). Установление сестринских отношений на этой основе, несомненно, вносит важный вклад в решение вопросов систематики и лежащей в ее основе филогении.

Полагаем, что, несмотря на то что все современные формы растений являются терминальными и поэтому «выводить» их друг из друга нельзя, очевидно, что представители различных линий, следуя своими путями развития, не могли подняться до некоторого одинакового уровня организации, причем одни из них в зависимости от модуса эволюции отражают в какой-то мере этапы, ранее пройденные представителями других линий. Это вытекает из представлений ряда авторов (Татаринов, 1982; Тахтаджян, 1987 и др.).

Следует отметить, что при рассмотрении вопросов эволюции нами широко используются логика и аналогии. В этой связи уместно упомянуть о представлениях А. К. Скворцова (1986). Он подчеркивает, что наиболее общие, наиболее фундаментальные биологические теории пока (а вполне возможно, и в принципе) могут быть сформулированы не в абстрактной математической форме, а только в форме дискурсивной, в виде содержательных логически непротиворечивых высказываний. По его мнению, аналогии есть не что иное как моделирование. При этом важен не материал, из которого построена сама модель, а то, насколько модель изоморфна изучаемому объекту (там же).

В биологии, изучающей наиболее сложное вещественно-энергетическое проявление движения материи, для установления тех или иных закономерностей в силу этого существенную роль продолжает играть построение содержательных логических непротиворечивых моделей, учитывающих развитие представителей органического мира по спирали. Оно проявляется в непрерывной физиолого-биохимической трансформации во времени, которая фиксируется в определенной анатомо-морфологической структуре организма как его способе контакта с экзогенной средой и интеграции в единое целое. В ходе эволюции физиологические процессы организмов как адаптивная реакция на воздействие экзогенной среды, происходят либо в рамках определенного морфотипа, либо приводят к его усложнению или же к тем или иным проявлениям морфологического упрощения, но зачастую к сложному сочетанию процессов усложнения и упрощения – вплоть до элиминации отдельных структур. Такова «плата» за адаптацию к определенной внешней среде. При этом последовательно изменяется только морфология организмов, что и запечатлевается в палеонтологической летописи. Сравнительные содержательные логические модели позволяют подметить те особенности процесса исторического развития организмов, которые не могут быть выявлены иным путем.

Особенно это касается эволюции мохообразных в связи со спецификой их организации, привлекающей все большее внимание при изучении проблемы происхождения и развития эмбриофитов.

При проведении сравнительного анализа признаков организации трех основных линий развития мохообразных в филогенетическом отношении необходимо учитывать, что степень успеха этого анализа зависит от того, насколько реально удастся «взвесить» те или иные признаки, т. е. выявить их значимость, а это зачастую представляет трудную задачу. Чаще всего ошибка при анализе заключается в сравнении у разных таксонов вторичных признаков с первичными или, наоборот, в чем нередко «повинны» последствия редуccionных процессов. При неясности лучше всего избегать категоричности суждений, оценивая значимость определенных признаков.

Необходимо стремиться к тому, чтобы различать у таксона те признаки, которые заложены в его организации, составляющие его уникальную специфику, и неспецифичные для него, которые могут проявляться у него, а могут и не проявляться, если в этом нет биологической необходимости. Считаем целесообразным по мере возможности руководствоваться указанием Э. Майра (1970), что основная задача биолога-эволюциониста заключается в том, чтобы найти причины имеющихся у данного организма признаков и, в частности, приспособлений. Полагаем, что недостаточно ограничиваться только перечислением признаков различия или сходства сравниваемых таксонов, так как только на основе этого нельзя достигнуть глубокого понимания характера эволюционных процессов в разное время и в разных местах. Реакция организма на воздействие экзогенной среды может быть специфической, генетически обусловленной или протекать в рамках типовых физиолого-биохимических процессов, определяющих морфогенез, и тогда он оказывается предопределенным.

Неизменных структур и процессов в организмах не бывает, но степень устойчивости их может быть очень различной. В связи с особенностями организации мохообразные способны чрезвычайно длительно удерживать свои черты – многие миллионы лет. Вместе с тем установить первичность или производность признаков организации у бриофитов зачастую очень сложно ввиду высокой степени «проявленности» признаков, особенно более древних их представителей, широкой распространенности явлений конвергенции, параллелизма, гетерохронии, гетеробатмии и редуccionных процессов. Не случайно поэтому наряду с морфологическими, эмбриологическими, цитологическими, биохимическими, экологическими, физиологическими методами изучения с конца прошлого столетия и особенно в последнее время, как отмечено выше, все активнее привлекаются исследования на молекулярном уровне. При всем этом очевидно, что возможности морфологии на различных уровнях далеко не исчерпаны. Однако наиболее продуктивно корректное сочетание и взаимодополнение всех этих исследований для решения сложнейших вопросов эволюции эмбриофитов и прежде всего такой ключевой группы, как мохообразные.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Методология исследования эволюции	7
Эволюционная теория	23
Современное состояние эволюционного учения.....	23
Представления об основных закономерностях эволюции	25
Происхождение высших растений	52
Водоросли как предковые формы архегониат.....	52
Смена ядерных фаз (цикл развития высших растений)	56
Апомиксис и его роль в эволюции высших растений. Понятие «поколение» в отношении эмбриофитов	60
Возможная цитологическая определенность анцестральных форм высших растений	62
Предшественники высших растений и их трансформация в первичные архегониаты	74
Экологическая обстановка при выходе на сушу исходных форм высших растений	77
Возникновение эмбриофитности.....	82
Трансформация хлоропластов при возникновении высших растений	91
Древнейшие наземные растения. Переходные формы между водорослями и высшими растениями. Риниофиты	93
Пути трансформации ранних наземных растений.....	100
Происхождение и эволюция основных групп мохообразных	104
Антоцеротовые (<i>Anthocerotophyta</i>)	104
Уникальность организации группы как причина неопределенности ее филогенетического положения и генетических связей	104
Ископаемые растения, проявляющие черты сходства с антоцеротовыми, и их сравнительный анализ.....	116
Анцестральная форма антоцеротовых.....	124
Черты аналогии антоцеротовых с другими высшими растениями и адаптационез этой группы бриофитов.....	133
Печеночники (<i>Marchantiophyta</i>).....	141
Древнейшие ископаемые формы печеночников	141
Печеночники как «наименее наземные» организмы среди бриофитов	143
Исходная экологическая обусловленность печеночников.....	146

Исторические взаимоотношения листостебельного и слоевищного морфотипов гаметофита	148
Изменение структуры спорогона в нижнем-среднем девоне	156
Позднедевонско-раннекарбоновая эволюция гаметофита печеночников	158
Протонема (проросток), ее значение в цикле развития и трансформация	159
Трансформация структуры спорогона в верхнем девоне	165
Эволюция печеночников в карбоне	166
Исходный морфотип гаметофита мохообразных	167
Симметрия в морфогенезе печеночников в связи с их образом жизни	168
Дивергенция отдела печеночников.....	170
Признаки организации папоротников как средство познания путей развития бриофитов.....	173
Особенности организации юнгерманиевых печеночников (<i>Jungermanniohytina</i>) ...	175
Организация маршанциевых печеночников (<i>Marchantiohytina</i>) как следствие их специфической экологии. Дивергенция группы.....	183
Масляные тельца и их дислокация у печеночников.....	192
Таксоны со смешанными признаками двух основных групп печеночников и модели происхождения этих групп.....	193
Время появления современных семейств и родов печеночников.....	202
Новейшая классификация печеночников.....	202
Мхи (<i>Bryophyta</i>)	204
Специфика организации группы	204
Древние ископаемые мхи.....	208
Характер связи мхов и печеночников.....	215
Наибольшая «степень наземности» мхов среди бриофитов	216
Реставрация процесса формирования основного морфотипа мхов	217
Сравнительно-морфологический ряд спорогонов как модель их изменения в ходе эволюции мхов.....	227
Такакиевые (<i>Takakiohytina</i>).....	228
Собственно мхи (<i>Bryophytina</i>)	238
Сфагновые мхи (<i>Sphagnopsida</i>)	238
Андреевые мхи (<i>Andreaeopsida</i>)	259
Андреобриевые мхи (<i>Andreaeobryopsida</i>)	271
Бриевые мхи (<i>Bryopsida</i>)	279
Изменения основного числа хромосом у мохообразных в процессе их эволюции.....	320
Бриофиты в палеоцене и эоцене.....	332
Влияние климатических изменений на бриофиты в олигоцене и неогене	332
Бриофиты в обстановке мощных стрессов антропогена	333
Экологические инверсии бриофитов	338
Прогноз эволюции бриофитов в связи с природными и антропогенными изменениями биосферы	340
Филогенетические отношения между наиболее крупными таксонами мохообразных, а также между мохообразными и другими высшими растениями	343
Заключение	375
Overview of the evolution of bryophytes according to the conceptual model suggested by us (summary).....	384
Литература.....	400