

Геннадий Феодосьевич Рыковский

**Концептуальная модель
происхождения и эволюции
мохообразных**

**Исторический генезис уникальных двуединых
высших растений гаметофитного направления
развития**

LAP LAMBERT Academic Publishing

Impressum / Выходные данные

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Coverbild / Изображение на обложке предоставлено: www.ingimage.com

Verlag / Издатель:

LAP LAMBERT Academic Publishing

ist ein Imprint der / является торговой маркой

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland / Германия

Email / электронная почта: info@lap-publishing.com

Herstellung: siehe letzte Seite /

Напечатано: см. последнюю страницу

ISBN: 978-3-659-25205-1

Zugl. / Утверд.: Минск, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф.

Купревича НАН Беларуси, 1995

Copyright / АВТОРСКОЕ ПРАВО © 2014 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Все права защищены. Saarbrücken 2014

УДК 582.32:575.86

Научный редактор:
В.И. Парфенов, академик НАН Беларуси

Рецензенты:
Е.А. Сидорович, чл.-кор. НАН Беларуси
Б.И. Якушев, чл.-кор. НАН Беларуси

Авторы иллюстраций:
Г.Ф. Рыковский, М.С. Шабета

ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследование происхождения и эволюции мохообразных было предпринято автором данной публикации в 80-90-ые годы прошлого столетия и в дальнейшем подверглось развитию и коррекции с учетом новых данных. Использование универсального сравнительно-морфологического методологического подхода позволило сопоставить доступные нам 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.

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 этой работы. Обзор ее основных положений нашел отражение в нескольких предшествующих публикациях (Рыковский, 1995а, 1995б, 1997, 2001, 2010, 2011). В качестве основополагающего положения было предпринято рассмотрение 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, революционируют 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 (Donoghue, 2004; Donoghue & Cracraft, 2004; Hillis, 2004), что новый век систематического изучения связан с рождением кладистики и глубокими технологическими и теоретическими продвижениями. 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 (Renzaglia et al., 2007), что за последние 6 лет достигнут большой прогресс в решении проблемы филогении

внутри трех основных линий мохообразных, чем за предшествующее столетие. Прогресс по мохообразным оставил позади трахеофиты, где большее продвижение и открытия были сделаны до нынешнего века (там же).

В недавно опубликованных обстоятельных обзорах (Shaw and Renzaglia, 2004; Renzaglia et al., 2007, Потемкин, 2007, Troitsky et al., 2007, Crandall-Stotler et al., 2009) подводятся итоги широкого круга исследований, касающихся архисложной проблемы эволюции бриофитов. 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 (Goffinet, 2000) и причины этого ясны. 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 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, как только возможно (Mishler, 2000). Вообще, 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-эволюциониста 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 принималась как окончательная истина. 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 научному редактору академику В.И. Парфенову, рецензентам чл.-кор. НАН Беларуси Е.А. Сидоровичу и чл.-кор. НАН Беларуси Б.И. Якушеву за внимательное прочтение рукописи и

ценные замечания, искренне признателен 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, А.Н. Мялику 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.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Возникновение эмбриофитности

Определяющим для первичных полуводных и наземных форм растений, вероятно, явился исходный тип функционирования, особенности ассимиляции водорослевого предка, выработка достаточно резистентных в сложных наземных условиях репродуктивных органов и единиц бесполого размножения. Разумеется, без сохранения жизнеспособности гамет и спор никакая успешная эволюция самого по себе вегетативного тела в наземной обстановке была бы немислимой, поскольку естественный отбор не смог бы проявить свой позитивный творческий характер.

Пример с *Coleochaete*, по нашему мнению, демонстрирует те случаи, когда водная среда не создает больших препятствий для формирования гамет, не побуждая водоросли к выработке особых защитных структур для генеративных органов.

Следует отметить, что хлоропласты в клетках представителей порядка *Charales* в отличие от таковых *Coleochaetales* многочисленны и имеют форму мелких дисковидных телец, подобных хлоропластам высших растений. У *Charales* усложнению строения вегетативного тела, генеративных органов соответствует и совершенствование ассимиляционного аппарата. Это не только один из примеров независимой, параллельной изменчивости как вегетативных структур, так и репродуктивных органов водорослей и высших растений (имеющих, вероятно, единые генетические корни), но и как бы косвенное свидетельство тех эволюционных возможностей, которые могли быть реализованными и оказались в действительности реализованными у некоторых первоначально менее специализированных зеленых (предков харовых) водорослей в процессе адаптации к наземной экологической обстановке в ордовике,

а возможно и ранее – в кембрии.

Хотя виды рода *Coleochaete* значительно менее специализированы, чем родов *Charales*, но все же у нас вызывает некоторые сомнения предположение о том, что первые представляют собой модель пути, по которым могли возникнуть наземные (высшие) растения.

У *Coleochaete* связи питания и развития между диплофазой и гаплофазой устанавливаются после того, как зигота окружается покровом, образованным филаментами гаметофита. Однако, данная структура не направлена на сохранение жизнеспособности гамет, поскольку в этом у *Coleochaete* нет биологической необходимости.

Возникновение особого покрова вокруг зиготы обязательно специализации в условиях эпифитного образа жизни *Coleochaete* и едва ли могло привести к формированию типа организации, присущей архегонию высших растений. По нашему мнению, такая достаточно далеко зашедшая специализация у водорослей типа *Coleochaete*, скорее наоборот, препятствовала бы освоению наземных местообитаний, поскольку это нарушило бы последовательную, гармоничную трансформацию предков эмбриофитов.

То, что формы, сходные с *Coleochaete*, существовали уже в силуре, на наш взгляд, свидетельствует только о параллельном с предками наземных растений их развитии. Однако следует отметить, что по ультраструктуре стенки споры ископаемой силурийской водоросли-эпифита *Parka decipiens* напоминают споры мохообразных, отличаются от спор водорослей, а слоистость каждого из слоев стенки может свидетельствовать о том, что они откладываются тапетумом (Hemsley, 1989). Это можно интерпретировать как адаптацию к амфибийным условиям произрастания и вместе с тем как свидетельство исторически очень раннего формирования спор, структура которых стала отвечать осложненным требованиям

наземной среды.

Предковые формы эмбриофитов как будто могли напоминать *Coleochaete*, но лишь по строению вегетативного тела. Трудно согласиться в связи с этим, что наземные растения произошли из продвинутых харовых водорослей путем единственного эволюционного шага – задержки в мейозе. Следует предположить, что какие-то вымершие еще в раннем палеозое водоросли с биохимией и цитологией харовых, но иным, чем у современных и известных ископаемых их представителей, морфотипом явились исходными формами для преобразования в конечном итоге в эмбриофиты.

Предшественники высших растений должны были характеризоваться такими признаками строения генеративных органов, которые допускали возможность соответствующего изменения их морфогенеза под давлением факторов вневодной среды, первоначально в переходных, «амфибийных» условиях.

При освоении суши водорослями как водными организмами отбор был направлен, конечно, в первую очередь на адаптацию к иссушительному стрессу, но не менее важным следует признать и изменение способа питания.

Считается (Schuster, 1966), что первоначально тонкое плоское паренхимное слоевище водорослевых предков (подобно, например, вегетативному телу *Coleochaete*) должно было в переходных условиях подвергнуться утолщению, стать достаточно мясистым для противодействия иссушению параллельно с физиолого-биохимической трансформацией, изменившей способ ассимиляции.

В отношении характера полового процесса у водорослевых предшественников высших растений Шустер (Schuster, 1966) следует представлять Девиса (Davis, 1903), что разделяется и нами.

По нашему предположению, формирование нового типа женского гаметангия – архегония у амфибийного предка высших

растений (параллельно с иным характером морфогенеза, ведущим к оогамии у других, сохранивших водный образ жизни харовых водорослей) сопровождалось, как уже отмечалось, неизбежным установлением связей питания и развития между зиготой и родительским гаметофитом. Эти связи, вероятно, индуцировались биохимическим воздействием зиготы с образованием при ее прорастании соответствующих передаточных, трансферических структур.

Стерилизация и тем самым превращение макрогамет в вегетативные клетки должно было способствовать закреплению остальных немногих, а тем более единственной, сохранявшей способность к оплодотворению, яйцеклетки внутри архегония, т.е. на материнском гаметофите. От этого эволюционного шага, когда оплодотворенная яйцеклетка находилась, по крайней мере, под защитой гаметангия, последующий шаг, заключающийся в установлении связей питания и развития зиготы с материнским гаметофитом, не представлял собой трудности, составляя естественное продолжение однонаправленного процесса.

Нами придается чрезвычайно важное значение возникновению архегония, и в этом усматривается органическая связь и с явлением эмбриофитности. Та же мысль была высказана гораздо ранее иными авторами (Church, 1919; Мейер, 1958; Козо-Полянский, 1965; и др.)

Мейер (1958) указывал, что всюду, где поколения приходят в тесное соприкосновение друг с другом, между ними возникают отношения, близко напоминающие паразитизм. Об этом можно заключить из характера тканей и клеток в местах их соприкосновения. У всех папоротникообразных зародыш (спорофит) на первых, иногда довольно долго продолжающихся, стадиях живет паразитом на гаметофите, поглощая из него питательный материал специальным органом – ножкой. При росте некоторых хвойных и некоторых

цветковых клетки его, прилегающие к нуцеллусу, также принимают гаусториальный характер.

Далее, согласно Мейеру, как только яйцеклетка предка мохообразных начала развиваться внутри архегония, между зародышем спорофита и гаметофитом возникли отношения паразита и хозяина. Первые стадии развития его должны были протекать за счет запасов гаметофита, поскольку зародыш был не в состоянии добывать себе питание самостоятельно путем фотосинтеза в силу своего положения внутри архегония.

По мнению Мейера, у печеночников (в широком понимании, включая антоцеротовые – Рыковский) обнаруживаются и паразитические и полупаразитические спорангии. Большой самостоятельностью отличается спорогон *Anthoceros*. У зеленых (бриевых) мхов спорогон, будучи всецело паразитом на первых стадиях, впоследствии переходит к более или менее автотрофному существованию.

Анализ взаимоотношений гаметофита с дочерним спорофитом у мохообразных показывает, что спорофит не верно трактовать упрощенно – как паразит или эпифит. Следует отметить, что эмбрион первоначально всегда паразитический по типу питания и в этом заключается биологическая гарантия его успешного развития. Вместе с тем спорофит независимо от характера его отношений с родительским гаметофитом является новой генерацией в цикле развития, начинаясь с акта сингамии. В принципе спорофит может не отделяться от родительского гаметофита вообще или до тех пор, пока для этого не сложатся подходящие условия. Для перехода спорофита к самостоятельному существованию у части первичных архегоният потребовалось некоторое время.

В результате установления связей питания и развития зиготы с материнским гаметофитом сложились предпосылки для увеличения

споровой продукции путем задержки мейоза с развитием вегетативного тела спорофита как эмбриона. Такой эволюционный путь к достижению большего продуцирования спор у первичных архегониат радикально отличен от того пути, отправной точкой которого могла бы явиться организация *Coleochaete* или других сходных с ней форм.

В принятой нами модели увеличение споровой продукции у первичных архегониат вовсе не основано на адаптиогенезе, выработавшемся еще в водной среде у водорослевых предков. Не случайно, в сущности, магистральный путь максимизации единиц бесполого размножения в происхождении таких высших растений как бриофиты был подвергнут Э. Кемпбелл (Campbell, 1971) справедливой критике.

В действительности, надо полагать, для достижения прогресса в новой экологической обстановке потребовался временный регресс (как бы отступление), заключавшийся в том, что происходила стерилизация многих гамет в женском гаметангии, т.е., возможно, временное снижение общего числа образуемых спор. В конечном итоге фертильность сохранила лишь одна яйцеклетка, но это как раз и создало все необходимые условия в наземной обстановке не только для успешного оплодотворения, но и для резкого возрастания продуцирования спор за счет развития спорофита, связанного с гаметофитом.

По нашему мнению, отбор в амфибийных условиях был направлен на выработку адаптаций, обеспечивающих сохранение жизнеспособных гамет и нормального протекания спорогенеза, что и привело к эмбриональности (функциональному контакту с родительской гаплофазой) диплофазы.

Надо полагать, антеридии у криптогамов по своей организации относительно архегониев менее уклонились от исходных мужских

генеративных органов, сохранив также подвижность антерозоидов, хотя и претерпевших весьма значительную трансформацию.

Согласно J. Shaw & K. Renzaglia (2004), для наземных растений с подвижными мужскими гаметами сексуальная репродукция, образующая незащищенные плавающие гаметы, представляет уникальный вызов сравнимый с их водными, предковыми зелеными водорослями (Renzaglia et al., 2007). Спермальные клетки бриофитов – высоко консервативны в тонкой структуре и поэтому проявляют противостояние миллионам лет стабилизирующего отбора.

Параллельная и самостоятельная выработка однотипного генеративного аппарата у разных предков архегониат может быть в какой-то мере сопоставлена с независимым формированием у различных групп членистоногих таких жизненно важных органов как трахеи, возникших в ходе эволюции в связи с воздействием экологических факторов (переход на сушу), а также и конструктивных (сходные потенции: Гиляров, 1959).

Несомненно, наличие архегония у мохообразных, папоротникообразных и голосеменных представляет собой более весомый по своему биологическому значению объединяющий их признак, чем разъединяющие эти группы различия в характере цикла развития.

Имея в виду производность покрытосеменных от типичных архегониат, кажется допустимым высшие растения вообще относить к архегониатам, хотя их можно считать и эмбриофитами. В последнем случае находит выражение преемственность исторического развития высших растений от водорослей (например, прообраз эмбриофитности наблюдается у *Coleochaete*, но подобная адаптация в условиях прежней среды эволюционно бесперспективна как всякая значительная, далеко зашедшая, специализация). Таким образом, наиболее нейтрально и приемлемо название «высшие растения», как

отражающее принципиально качественно новый, более высокий уровень развития растений, чем водоросли.

Одновременно с образованием генеративных органов нового типа происходила структурно-функциональная перестройка вегетативного тела гаметофита, т.е. адекватный требованиям наземных условий морфогенез (паренхимизация и кутинизация) и физиолого-биохимическая трансформация.

Учитывая факты обрастания зиготы структурами гаметофита у *Coleochaete* с установлением, по всей вероятности, зависимости между различными хромосомными уровнями, допустимо предположить, что возникновение связей питания и развития между разными фазами жизненного цикла у предков высших растений из числа древних харовых вполне реально.

В пользу больших возможностей харовых водорослей свидетельствует то, что среди них представлены формы как с осевым габитусом роста, так и с псевдопаренхимной организацией на базе нитчатых структур, а в клетках имеются либо мелкие дисковидные, либо крупные пластинчатые хлоропласты с одним или двумя пиреноидами. Эмбриофиты могли произойти только от менее специализированных с псевдопаренхимной организацией древних харовых водорослей.

Возможные генетические корни эмбриофитов уходят в более исторически ранние, чем силурийские, формы харовых водорослей (вероятно, ранний ордовик, если не кембрий), учитывая, что общность данного класса водорослей с представителями *Chlorophyceae* устанавливается, быть может, лишь на уровне одноклеточной, снабженной флаголлами, формы.

По мнению Мейера (1946), нахождение в верхнем девоне папоротников дает нам некоторые основания предполагать, что выход на сушу совершался в кембрийскую или в начале силурийской эпохи.

Подобно Грехэм (Graham, 1984, 1985) в вопросе происхождения высших растений большое внимание явлению эмбрионизации уделяет Хохряков (1981). По его представлению, риччиевые в связи с наименьшей степенью их эмбрионизации можно считать наиболее примитивными среди эмбриофитов. Он приводит и другие доказательства в пользу этого представления.

В итоге биоморфологического анализа данный автор пришел к выводу, что в основании ствола высших растений должен был лежать тип таллозного риччиеподобного растения, но уже с достаточно развитым спорофитом и поверхностно-водным или напочвенным гаметофитом. По его представлению, дорсивентральность плавающего таллома явилась причиной возможности его существования на влажной почве. Далее, при жизни на поверхности почвы (грунта) могли сложиться условия, когда пластинчатая основная категория (тело гаметофита) постоянно подсыхала и отмирала и в конце концов стала развиваться лишь в виде зачатка с гаметами, т.е. в порядке неотении. При этом листостебельный гаметофит развился заново из данного состояния.

Далеко не все может быть принято в этих предположениях, но в них имеется и несомненное «рациональное зерно», которое заключается, прежде всего, в акценте на возрастание степени эмбрионизации и на дорсивентральность таллома как исходной биоморфы гаметофита при дифференциации высших растений и возникновении при его дегенерации иной биоморфы, вероятно, осевидной как базовой структуры для формирования листостебельного или иного морфотипа.

Вообще при обсуждении вопросов эволюции приходится сталкиваться с извечной проблемой первичности или вторичности тех или иных биоморф (жизненных форм), т.е. проблемой примитивизма или продвинутости признаков организации. В частности, риччиевые

находятся в фокусе противоречивых толкований в отношении их положения в филогенетической системе.

Прежде всего, мохообразные при всем их своеобразии такие же наземные высшие растения, как и современные сосудистые, поскольку само возникновение высших растений есть уход от фатальной зависимости от водной среды. Все приспособления мохообразных – следствие чрезвычайно длительного адаптациогенеза в наземной среде, а переход некоторых из них к водному образу жизни в такой же мере вторичен, как и у сосудистых растений. В данном аспекте внешние аналогии нельзя принимать как подтверждение особенностей морфогенеза в стадии становления высших растений. Иллюстрацией этого является, например, ошибочная трактовка некоторых среднедевонских ископаемых форм как печеночников (Ищенко, Шляков, 1979), хотя в действительности они оказались остатками псилофитов.

Дорсивентральность, конечно же, связана с уплощенностью тела растений, прилегающего к поверхности почвы или другого субстрата. Если и известны из отложений раннего палеозоя уплощенные слоевищные формы, то это, по крайней мере, эпифиты или, быть может, обитатели мелководья, а не поверхностно-водные свободноплавающие растения. Кроме того, для древних водных растений (за исключением эпифитов и обитателей мелководья – амфибийных форм, оказывавшихся периодически над поверхностью воды) не требовалось выработки таких резистентных спор, как у высших растений.

Вообще же, по нашему представлению, установить связь с почвой (грунтом) первично свободноплавающим растениям гораздо сложнее, чем закрепленным на дне в грунте, иле и т. д. Амфибийный же образ жизни должен был стимулировать образование радиально-симметричных структур, когда основание тела находится в воде, а

верхняя часть над ее поверхностью.

При этом силы гравитации могут быть преодолены путем дифференциации опорной ткани у восходящих структур с формированием проводящей эндогидрической системы. Видимо, только такой образ жизни мог позволить водорослевым анцестральным формам выработать основные признаки организации высших растений. Слоевидный же морфотип при амфибийном образе жизни как исходный для возникновения наземных растений оправдан только при его закреплении на грунте дна водоема, иле, а также, быть может, ином субстрате.

Не исключено, что первоначальная структура вегетативного тела высших растений чем-то напоминала *Coleochaete*, из которой затем в амфибийной обстановке развилось дорсивентральное, многослойное, мясистое слоевище, а из него – восходящие вальковатые отростки, вынесшие гаметангии стабильно над поверхностью воды с последующим или дальнейшим развитием явления эмбрионизации спорофита, поскольку образование резистентных спор со спорополлениновой оболочкой оправдано лишь при их расселении в воздушной среде и при периодическом пересыхании мелководья. Здесь нельзя не согласиться с тем, что в основе эволюции лежит процесс активного приспособления организмов ко все более суровым условиям существования (Мазуренко, Хохряков, 1983).

Признавая слоевищный тип гаметофита в качестве инициального в процессе дифференциации архегоният, мы тем самым в какой-то мере следуем воззрениям ряда предшествующих исследователей (Bower, 1908; Goebel, 1930; Зеров, 1945, 1966, 1972; Мейер, 1958; Хохряков, 1981; Graham, 1984, 1985; и др.), но не в том смысле, что листостебельные бриофиты происходят от первично слоевищных непосредственно.

При освоении сложной наземной среды слоевищные формы должны были подвергнуться дегенерации и заместиться радиально-симметричными структурами, происходящими от слоевищных.

Такой путь более естественен, чем очень опасные для выживания «постоянное подсыхание и отмирание пластинчатой основной категории до сохранения только зачатка с гаметами». В действительности, дифференциация гаметаангиев еще при амфибийном образе жизни анцестральных форм высших растений могла начаться на утолщенных дорсивентральных слоевищах, а затем стать прерогативой цилиндрических ответвлений тела гаметофита, что сместило «центр тяжести» к этим радиальным структурам.

Поскольку процесс происхождения высших растений, вероятнее всего, протекал в условиях мелководья, т.е. более или менее узких полос, то здесь должна была возникать известная конкуренция за жизненное пространство, за свет, в которой, как справедливо отмечает Хохряков (1981), нитчатые и пластинчатые талломы никаких шансов на успех не имели. Конкурентный фактор, как мы полагаем, способствовал тому, что вальковатые гаметофоры у части форм высших растений (предков бриофитов) исторически очень рано, но уже на суше, трансформировались в подобие листостебельных, а в дальнейшем, при адаптивной радиации происходило, с одной стороны, совершенствование листостебельной структуры, а с другой, – при определенных условиях, преобразование радиальной листостебельной структуры в дорсивентральную, а последние – уже во вторично слоевищную. Однако не исключена и непосредственная трансформация вальковатых структур в слоевищные.

Подход к эволюции направлений развития высших растений с преобладанием гаметофитной или спорофитной генераций в цикле развития не может быть одинаковым, поскольку взаимоотношение этих генераций с экзогенной средой будет носить различный характер

в первом и во втором случаях.

У мохообразных спорофит в большей или меньшей мере играет роль как бы органа спороношения основного вегетирующего тела – гаметофита и это не может не определять особенностей эволюции спорофита. При такой связи нет ничего противоестественного в том, что в определенных таксономических группах мохообразных роль спорофита все более сводится к выполнению им роли как бы органа спороношения с редукцией его вегетативных структур, но так обеспечивается большая надежность осуществления процесса образования спор и повышения их жизнеспособности для перенесения периодов с экстремальными экологическими условиями и обеспечения более энергичного развития гаметофита при наступлении благоприятного сезона.

Наибольшая простота и быстрота развития спорофита у риччиевых в сравнении с таким же процессом у других мохообразных есть лишь результат адаптации к ограниченному периоду, в течение которого только и возможно протекание цикла развития, завершающегося образованием спор. Отсюда следует, что это показатель не примитивности организации, а известной продвинутости как следствия активного уклонения от экстремальных факторов неблагоприятного периода вплоть до переселения затем в водную среду, где, однако, спороношения не происходит (изменение стратегии поведения).

Спорофит у риччиевых нельзя рассматривать изолированно, так как их представители являют собой системы, состоящие из гаметофита и спорофита, причем степень относительной целостности этих двух систем у риччиевых максимальна среди бриофитов.

Здесь наблюдается своего рода феномен биоморфологического сближения противоположностей (путем сильного уклонения от морфотипа с высоко дифференцированным по структуре и активно

фотосинтезирующим спорофитом), но на новой основе, т.е. как бы вторичное превращение спорофита просто в «мешок спор». Это имитирует начальную стадию развития диплофазы, когда спорофит возник, по-существу, заново в качестве вставочной структуры вследствие повышения своей энергообеспеченности за счет родительского гаметофита. Разумеется, тогда первичный спорофит не мог обладать таким совершенством «простоты» организации. Наряду с морфологической здесь можно обнаружить и отдаленную экологическую параллель, как бы обратный в экологическом плане «ход эволюции».

При всем том гаметангии и спорангии у предшественников высших растений не были защищены столь надежно, как у риччиевых, структурами гаметофита, поскольку в таком случае едва ли бы возник стимул для формирования архегония как особой защитной структуры для яйцеклетки, осуществления процесса оплодотворения и прорастания зиготы. Именно достаточно открытое положение гаметангиев на надводных частях гаметофита побудило адаптациогенез в сторону формирования таких органов как архегонии и антеридии. К тому же на периодически пересыхающих мелководьях жизненно важной была, надо полагать, возможность дальнего расселения спор по воздуху, чему первоначально, быть может, в известной мере способствовало наличие ножки у архегония, особенно при инициально небольшой высоте вальковатого гаметофита.

Трансформация хлоропластов при возникновении высших растений

Наиболее приемлемо предположение о происхождении высших растений от гаплоидных, гапобионтных водорослей с биохимией и

цитологией харовых, скорее всего, от древних форм, от которых также, возможно, берет начало порядок *Coleochaetales*. Вообще, логично предположить, что древнейшие харовые – гаплогбионты не обязательно являлись уже столь специализированными как известные нам их формы.

Несомненно, жизненно важное значение для автотрофных растений имеет нормальное осуществление хлоропластами фотосинтеза. У *Coleochaetales*, от древних представителей которых «выводят» высшие растения, хлоропласты, содержащиеся в клетках по одному, крупные, пластинчатые, с одним или двумя пиреноидами. В известной мере макроморфологически сходны с такими органеллами также содержащиеся по одному в клетке хлоропласты у представителей антоцеротовых, но по ультраструктуре последние радикально отличаются от хлоропластов не только *Coleochaetales*, но и вообще от каких-либо других водорослей.

Из харовых водорослей относительно хлоропластов наиболее сходны с высшими растениями самые специализированные их представители, образующие порядок *Charales*. Однако довольно значительное отмеченное выше различие хлоропластов *Coleochaetales* и *Embryophyta* (кроме *Anthocerotopsida*) не является, на наш взгляд, непреодолимым.

При рассмотрении процессов исторического и онтогенетического развития водорослей наблюдается тенденция по мере повышения уровня организации к преобразованию крупных пластинчатых хлоропластов (такой единственный хлоропласт, вероятно, имелся у одноклеточной водоросли, анцестральной для *Chlorophyceae* и *Charophyceae*) в более мелкие, дисковидные и эллиптические. Очевидно, совокупность последних в клетке представляет собой более эффективный и мобильный ассимиляционный аппарат, позволяющий лучше приспосабливаться к

более сложным условиям среды (прежде всего, освещения).

Вероятно, в какой-то мере в качестве модели процесса трансформации структуры хлоропластов при переходе от водной среды к наземной можно использовать представителей рода *Trentepohlia*, который по доказательствам (Graham and McBride, 1974) относится к харовым водорослям. Представители этого рода, как известно, ведут наземно-эпифитный образ жизни и, следовательно, адаптированы к типично наземным условиям.

Клетки *Trentepohlia* содержат хлоропласты – крупные, лентовидные, с пиреноидами или дисковидные, мелкие, без пиреноидов, т.е. здесь, по-видимому, проявляется конечный результат перехода от очень немногих крупных хлоропластов к многочисленным мелким, поскольку это касается одного и того же рода. Наряду с этим известное у некоторых зеленых водорослей по мере старения клеток распадение крупных пластинчатых хлоропластов на многочисленные мелкие, вероятно, связанное с нарушением физиолого-биохимических процессов, указывает в какой-то мере на возможность подобной трансформации хлоропластов у переходных от водорослей к высшим растениям форм (рисунок 1). Движущим фактором такой трансформации хлоропластов могло явиться нарушение физиолого-биохимических процессов в клетках вследствие смены водной среды более сложной, наземной экологической обстановкой.

Если не касаться трентеполии, то и среди водных водорослей широко распространены формы с исключительно мелкими дисковидными хлоропластами (о *Charales* уже упоминалось), что, как мы считаем, было также вызвано осложнением условий существования данных водорослей с параллельным усложнением типа организации структуры тела.

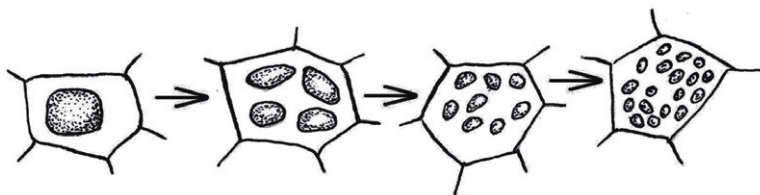


Рисунок 1 – Изменение морфотипа фотосинтетического аппарата при формировании продвинутых в этом отношении групп высших растений

В конечном итоге большой интерес относительно высших растений вызывает не процесс формирования мелких дисковидных или эллиптических хлоропластов, а факт наличия у некоторых архегониат крупных хлоропластов (особенно по одному в клетке с пиреноидом – *Anthoceros spp.* и др.). Однако и у антоцеротовых наблюдается упрощение и измельчание хлоропластов вплоть до приобретения большого сходства по ультраструктуре с хлоропластами высших растений.

Предположение о вторичности образования крупных пластинчатых хлоропластов у архегониат нельзя признать достаточно реальным, хотя по биохимическому составу и хлоропласты и пиреноиды у антоцеротовых типичны для высших растений, а не для водорослей. Это, по нашему мнению, скорее всего, частный случай явления наполнения старой формы новым содержанием, известного в диалектике. Вместе с тем особенности структуры хлоропластов у антоцеротовых, по нашему мнению, выступают как свидетельство чрезвычайной эволюционной древности происхождения данной группы, ее прямых связей в историческом прошлом не только с первичными архегониатами, но, возможно, и с водорослевыми предшественниками. Уникальность ультраструктуры хлоропластов у антоцеротовых уже сама по себе несколько снижает придаваемую

Coleochaetales значимость как универсальному предку высших растений.

Древнейшие наземные растения. Переходные формы между водорослями и высшими растениями. Риниофиты

По предположению А.Л. Тахтаджяна (1954), у первичных поселенцев суши тетрады спор были погружены в вегетативную ткань спорофита: в процессе возрастающей дихотомизации появляется также проводящий пучок, а спорогенные клетки концентрируются в верхних частях отдельных веточек, которые дифференцируются в особые органы – спорангии. В качестве доказательства он упоминает о том, что у узовниковых папоротников на ранних стадиях онтогенеза спорангии сильно напоминают стеблевую верхушку. Это сходство усиливается наличием устьиц на стенке спорангия и его ножке. Устьица встречаются на стенках спорангия мараттиевых папоротников (там же).

В связи с этим большой интерес для реконструкции морфотипа спорофита предшественников риниофитов и бриофитов представляет проведенное Красиловым (Krassilov, 1981) тщательное изучение обнаруженного другими исследователями среднедевонского ископаемого растения *Orestovia*, относимого прежде либо к бурым водорослям (Banks, 1975), либо к водорослям неизвестного систематического положения, напоминающим бурые (Niklas, Phillips, 1976). Это растение имело, как отмечает Красилов, прямостоящие радиальные трубчатые с развитой проводящей системой (из трахеид – преимущественно со спиральными утолщениями, реже с кольчатыми и сетчатыми) стеблевидные, но безлистные, изредка дихотомизирующие оси с тройной кутикулой и устьицами.

В морфологически неспециализированной субэпидермальной ткани данных особей находились крупные незрелые споры, предполагая, согласно Красилову, своего рода спорогенную ткань. По мнению автора, *Orestovia* показывает, что у исходных форм высших растений спорофит первоначально характеризовался, быть может, вальковатым, стеблевидным строением, но еще не имел особых спорангиев.

В другой публикации (Красилов, 1982) указывается, что споры орестовии и протосальвинии одного типа. Красилов относит орестовию к водорослеподобным сосудистым растениям, допуская возможную близость кутинизированных водорослеподобных форм предкам высших растений.

Расцвет кутинизированных водорослеподобных форм (кутикула их похожа на кутикулу высших растений) приходится на середину девонского периода, но значительное их морфологическое разнообразие свидетельствует о длительном периоде предшествующей дифференцировки (Красилов, Ищенко, Раскатова, 1987). Процветание данных растений совпадает со значительным смягчением климата в среднем девоне, ранее бывшим континентальным, выражено аридным (по Шиманскому, 1987).

Г.А. Ищенко, А.А. Ищенко (1981) описали представителей новой группы среднедевонских растений водорослеподобного облика с кутинизированной покровной тканью двух типов и предполагаемыми репродуктивными органами – концептакулами (куполовидными образованиями) и нематециеподобными (булавовидными) образованиями, сосредоточенными преимущественно в нижней части стебля. Эта группа была названа *Bitelaria* и отнесена к новому порядку высокоорганизованных водорослей *Bitelariales*. Бителария характеризовалась вертикальным, цилиндрическим, у верхушки вильчато ветвистым стеблем, несущим

тонкие вильчатые выросты, а также снабженным особого рода бугорками.

Дальнейшие исследования (Красилов, Ищенко, Раскатова, 1987) показали, что анастомизирующие «жилки» прозенхиматической ткани бителярии содержат трубчатые клетки типа гидроидов, на концах заостренные или скошенные. Внутри булавовидных органов имеется колонка стерильной ткани, состоящая из ядра, сложенного паренхимной тканью и покрытого слоем удлинённых клеток. В этом слое содержатся отдельные клетки и пучки клеток со спиральными утолщениями, напоминающие трахеиды и сопоставимые также с элатерами печеночников. Пространство между многослойной стенкой булавовидного органа и колонкой занято клетками с признаками тетрадной организации, быть может, это спорогенная ткань, хотя нет полной уверенности в их принадлежности бителярии.

Зрелые булавовидные органы вскрываются разрывами покровной ткани на верхушке или вдоль стенок. Куполовидные структуры закладываются субэпидермально и в конечном итоге характеризуются кратерным отверстием. В их полости находятся сферические или булавовидные образования.

Далее отмечается, что по габитусу и развитию анастомизирующих жилок с бителярией наиболее сходны некоторые высшие красные водоросли. Бугорки на стебле бителярии можно сравнить с тетраспорангиями и цистокарпиями этих водорослей, но их внутреннее строение оказывается более сложным.

По морфологическим особенностям бителяриевые справедливо сопоставляются данными авторами с антоцеротовыми, о чем нами упоминается при рассмотрении эволюции последних. Здесь только следует отметить известную аналогию, согласно данным авторам, строения булавовидных органов со спорогонами антоцеротовых, а куполовидных образований – с антеридиальными камерами

последних.

Из анализа морфологии бителарии и орестовии вытекают важные в первом приближении предположения в отношении происхождения высших растений, некоторых признаков организации их предков.

В общем, складывается впечатление (особенно учитывая черты организации бителарии), что предками хотя бы части высших растений могли быть сравнительно высокоорганизованные водорослевидные растения, в какой-то мере внешне напоминающие красные или бурые водоросли (но, надо полагать, с клеточной организацией харовых), с которыми проявляет отдаленное сходство бителария.

Относительная недолговечность пресноводных водоемов, по-видимому, едва ли оставляла шансы для освоения суши примитивными водорослями. Вместе с тем благодаря морфофункциональным перестройкам уже имевшихся структур адаптациогенез в условиях радикальной смены адаптивной зоны мог, как мы считаем, протекать быстрее, усиливая явление гетеробатмии.

Предположительно, трансформации подвергались более или менее одновременно, хотя и в разной степени, прежде всего, те черты организации водорослей, которые имели непосредственное отношение к адаптации, связи с экзогенной средой: это покровные, механические и проводящие ткани, многоклеточные гаметангии и другие структуры.

Освоение суши сопровождалось, надо полагать, усилением влияния на переходные формы космических излучений, что могло усиливать мутационный процесс, поставляющий материал для естественного отбора. Все это должно было приводить к интенсивным формообразовательным процессам, своего рода эволюционным экспериментам. В таком отношении допустимы различные варианты

морфогенеза с более быстрым развитием одних признаков и замедленным развитием других в зависимости от особенностей и направления адаптиогенеза. Это разное комбинирование темпов и степени развития признаков создает большие трудности для воссоздания облика предков высших растений. В частности, развитие вегетативного тела спорофита могло опережать дифференциацию спорангиев, но могло также и отставать от нее.

К сказанному следует добавить возможность ранней или даже очень ранней дегенерации тех или иных сравнительно недавно возникших структур, если в какой-то мере изменялось направление адаптиогенеза. Особенно это касается вегетативных признаков, например, проводящей системы. Более того, у одних переходных форм исторически ранней значительной дегенерации мог подвергнуться гаметофит (орестовия), а у других – спорофит (возможно, некоторые таллофиты).

На основе палеоботанических материалов предполагается (Edwards, Fanning & Richardson, 1986), что наземная растительность в ордовике и силуре могла включать растения с некоторыми признаками бриофитов и слоевищных форм неопределенной принадлежности. Эти же авторы отмечают у нижнедевонских представителей рода *Cooksonia* устьица и стереом и вместе с тем отсутствие ясного свидетельства наличия сосудистой системы. Они указывают также, что нижнедевонские наземные растения, почти всегда обладавшие толстостенными периферическими тканями, интерпретируются как приспособленные к сезонному климату, при котором они способны были поддерживать прямое положение растения во время засухи.

У раннесилурийских обитателей болот, согласно Грею (Gray, 1984), наличие тонкостенных тканей предполагает опору на гидростатический скелет для поддержки тела (риниевый тип

организации).

Относительно додевонских аксиллярных фоссилий есть доказательства о наличии у них кутикулы, но не устьиц, а также неясно, были ли устьица у наиболее ранних куксоний или же они возникли позже, возможно, происходя как поры, связывающие межклеточные пространства с внешней воздушной средой и затем выработавшие способность регулировать газовый обмен (Edwards, Fanning & Richardson, 1986).

Исключение среди риниевых, характеризовавшихся наличием проводящего пучка из кольчатых и спиральных трахеид, составляет, как указывает Эдвардс (Edwards, 1986), девонское растение *Aglaeophyton major* (ранее определенное как *Rhynia major*). Основная особенность *A. major* состоит в том, что внутри осей доминирующего в цикле его развития спорофита представлены тяжи проводящей системы, которые истолковываются как типичные для мохообразных, т.е. соответствующие элементы этих тяжей сходны с гидроидами и лептоидами у гаметофитов и спорофитов политриховых.

Эволюционное родство этого вида и с сосудистыми растениями и с мхами представляется Эдвардсу загадочным, но, по крайней мере, с наших позиций, данный диплобионт не выходит за рамки того формового спектра, который, был присущ силурийским и девонским наземным растениям (риниофитам). Вероятно, самостоятельное существование спорофита с дихотомически ветвящимися осями не позволяет считать *A. major* переходной формой между сосудистыми растениями и мхами. Эта форма едва ли может служить доказательством птеридофитного происхождения мхов и верности гомологической теории, хотя *A. major* и близок по строению проводящего пучка к бриофитам. По данному признаку *A. major*, во всяком случае, стоит не выше мхов.

Однако еще несколько ранее Скайпер (Scheirer, 1980), ссылаясь

на Лайона (Lyon, 1964) указывал на нахождение ископаемого риниофита, отнесенного к роду *Nothia* (или *Asteroxylon*), у которого ксилемные элементы не выявляли никаких вторичных утолщений. По мнению Скайрера, фактически должно быть очевидным, что это риниофит с гидроидами, хотя оставалось неясным, является ли такой факт результатом сохранения примитивных признаков или итогом регрессивной эволюции. Данный автор тогда предполагал, что повторное исследование фоссильных осей может открыть другие примеры гидроидного уровня водопроводящих клеток, что и подтвердил Эдвардс. Полагаем, что регрессивная эволюция здесь маловероятно.

Томас (Tomas, 1988) отмечает, что хотя куксонии и считают древнейшими сосудистыми растениями, наличие у них трахеид не доказано. По его словам, строение *Aglaephyton major* свидетельствует о том, что и несосудистые растения по своей морфологии (способу ветвления, расположению спорангиев, наличию кутикулы) могут быть сходны с сосудистыми. Он указывает, что, вероятно, уже в ордовике некоторые растения достигли уровня организации, свойственного мохообразным. Это в какой-то мере подтверждается последующими палеоботаническими находками (Wellman et. al., 2003).

В целом из анализа признаков морфологической организации силурийских и девонских ископаемых форм может следовать предположение, что хотя бы у части древнейших риниофитов (риниофитоидов, или *Cooksonia*-подобных растений) первоначально еще не имелось ни устьиц, ни стелы, но была кутикула и стереом. Однако не исключено, что это все-таки результат редукции элементов эндогидрической проводящей системы в условиях слабой водоудерживающей способности очень бедных азотом и физически неустойчивых, периодически пересыхающих древних почв. Такое

представление более предпочтительно. Во всяком случае, то, что у *Aglaephyton major* или *Nothia* проводящая система спорофита находилась на уровне бриофитной (наличие гидроидов), явно свидетельствует о постепенном, прогрессивном развитии эндогидрической проводящей системы у представителей исходных форм риниофитов.

Вообще в ордовике-силуре и еще ранее у риниофитоидов, вероятно, структура спорофита не превышала уровень организации, присущей мохообразным, т.е. филогенетическое расстояние, если сходить из признаков морфологического строения тела, между анцестральными формами хотя бы части сосудистых растений и древнейшими бриофитами было как бы гораздо меньше, чем это имело место у верхнедевонских наземных растений, не говоря уже о более поздних геологических отрезках времени.

Следовательно, среди первичных обитателей суши, наиболее древних архегониат, возможно, была широко представлена группа, которая развивалась в диплоидном направлении, но фактически не являлась сосудистыми растениями, так как у нее не имелось не только сосудов, но и элементов со вторичными утолщениями (трахеид), т.е. еще не проявлялось лигнификации. Поэтому противопоставление гаплоидного и диплоидного направлений развития высших растений на основании наличия или отсутствия лигнина в историческом аспекте лишено смысла. Как мы полагаем, лигнификация – всего лишь неизбежное следствие прогрессивного развития в ходе эволюции ставшего самостоятельным в наземных условиях спорофита эмбриофитов, хотя этот процесс мог происходить и у гаметофора части диплоидов.

В течение многих десятилетий возможная гомология между гидроидами мхов и водопроводящими элементами трахеофитов постоянно фигурировала в филогенетических предположениях,

связывающих обе группы. Крупное различие между этими двумя типами сосудистых клеток опровергается реакцией гидроидов на тест Визнера на лигнин, обнаруживая, что она совместима с интерпретацией, что тонкие стенки гидроидов гомологичны гидролизованной первичной стенке, которая закрывает ямки в трахеидных элементах (Esau, 1977; Hebant, 1977). Недавнее изучение развития и иммуноцитохимии придало этому представлению правдоподобность, показывая, что так называемые «гидролизованные» стенки гидроидов содержат ряд полисахаридов и гликопротеинов, которые могут быть ассоциированы с устойчивостью к спаданию в течение процесса дессикации (обезвоживания). Подобно трахеидам гидроиды испытывают коллапс во время водного стресса и быстро вновь наполняются водой при регидратации. Они остаются функциональными после повторных циклов экстремальной дегидратации (Schmid, 1998), и это предполагает, что они развивались у перистомных мхов в ассоциации к выносливости к обезвоживанию. Ни *Takakia*, ни печеночники с перфорированными водопроводящими клетками не обладают устойчивостью к обезвоживанию, тогда как эта стратегия обычна для сложных таллоидов и листовенных печеночников, у обеих из которых отсутствует внутренняя система водопроводящих клеток (Kobiyama & Crandall-Stotler, 1999; Lignore et al., 2000). Наблюдения, что гидроиды, включая плотностенные клетки политриховых мхов, не содержат ксилан, который на внешней стороне содержится повсюду в трахеидных элементах (Carafa et al., 2005), подкрепляет представление, что эти два типа водосодержащих клеток развивались независимо. Однако это свидетельство считаем недостаточно основательным, учитывая ископаемые риниофиты. К тому же и у красных водорослей обнаружен лигнин.

Вместе с тем не исключено, что и у предшествующих риниофитам форм (возможно, амфибийных, с еще не

дифференцированной в обособленный спорангий спорогенной тканью) способны были развиваться не только кутикула, но также эпидермис, устьица и проводящий пучок (примером является *Orestovia*). Поэтому трудно согласиться с мнением А.Л. Тахтаджяна (1966), что именно с происхождением риниофитов связано возникновение важнейших общих приспособлений к наземному образу жизни растений – проводящей системы, эпидермы, устьиц и других структур. Это могло произойти исторически ранее.

Девонская *Orestovia*, силурийские и девонские риниофиты и риниофитоиды, вероятно, являются растениями с самостоятельным автотрофным спорофитом, представляющим ранние, но отчасти специализированные, боковые ветви, скорее всего, диплоидного направления развития высших растений. По мнению Тахтаджяна (1954), в ископаемом состоянии обычно сохраняются представители боковых ветвей эволюции, развивающиеся по пути частных приспособлений, а истинные переходные формы между высшими таксонами обнаруживаются очень редко, как исключение.

Примером разнообразия наземных растений в силуре и девоне являются, кроме того, ископаемые таллофиты (слоевищные растения). Это формы неизвестной систематической принадлежности, которые подчас относят преимущественно к переходным между водорослями и высшими растениями (Красилов, 1983). Из них особое внимание привлекает девонская *Protosalvinia*, у которой короткие трубчато расширенные, на верхушке лопастные, ответвления кутинизированного таллома несут особые гиподермальные двустворчатые капсулы («концептакулы»), содержащие каждая тетраду трилетных спор.

По Красилову, два слоя стенки камеры могут соответствовать калиптре и крайне редуцированному спорангию бриофитов. Однако он признает, что отнесение *Protosalvinia* к сильно видоизмененным

поздним представителям одной из эволюционных линий, ведущих к бриофитам, проблематично. Шустер (Krassilov & Schuster, 1984) не считает возможным отнести это растение к бриофитам. Возможно, «концептакулы» *Protosalvinia* – изначально слабо развитые спорофиты, покрытые калиптрой.

По-видимому, часть ископаемых силурийско-девонских таллофитов – ранние специализированные, производные от зеленых «слоевищных» водорослей боковые ветви гаплоидной, как и, возможно, бителария, линии эволюции высших растений, в отличие от растений типа орестовии. Им было, вероятно, присуще то, что гаметофит выполнял не только функцию защиты спорогенеза от экзогенных воздействий, но и в основном функцию содействия расселению спор. Такая предположительно очень ранняя чрезмерно высокая значимость гаплофазы и слабое развитие диплофазы при ее специализации, видимо, еще в девоне привели к элиминации данных форм. Относить их к бриофитам, пожалуй, еще нет достаточного основания.

Определенный интерес как возможный предшественник некоторых бриофитов представляет собой нижнедевонский *Sporogonites*, у которого от слоевищеподобного (вероятно, хотя и проблематично) гаметофита отходят удлиненные спорангиефоры со спорангиями и устьицами, но без специальной проводящей системы.

Морфоструктура самостоятельного, по-видимому, спорофита у орестовии, на наш взгляд, – довольно веское косвенное доказательство в пользу того, что у первичных архегониат – родоначальников современных высших растений – независимо от способа происхождения чередования фаз в цикле развития (т.е. принятия антитетической или гомологической теории) спорофит хотя бы у части таксонов первоначально характеризовался вальковатым габитусом, обязанным задержке мейоза (рисунок 2).

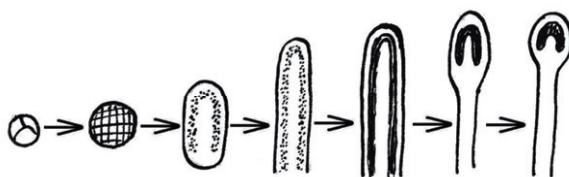


Рисунок 2 – Возникновение и трансформация спорофита у первичных архегониат

Не исключено, что исторически уже очень рано у некоторых риниофитов в соответствующих условиях могла происходить редукция эндогидрической проводящей системы. Быть может, об этом свидетельствует наличие у *Horneophyton* проводящего пучка в оси лишь выше ее основания, т.е. несколько редуцированного.

Повышенное внимание к вопросу выработки эндогидрической проводящей системы у высших растений связано, прежде всего, с попытками использования этого признака для установления филогенетических отношений между различными крупными их группами. Строение внутренней специализированной проводящей системы служит немаловажным комплексным признаком в стремлении доказать филогенетическую связь между трахеофитами и мхами (Hebant, 1977, 1979; Schofield & Hebant, 1984; Crandall-Stotler, 1980; Gray, 1984; Mishler & Churchill, 1984; Mishler, 1986; Edwards, 1986; Thomas, 1988 и др.), т.е. происхождение мхов от псилофитоподобных древних растений.

Отсутствие признака всеобщности, как мы считаем, адаптивного значения этой вегетативной структуры у высших растений (хотя и присущей исключительно им у современных форм растений) затрудняет решение вопроса ее возникновения, выяснение причин дифференциации, вместе с тем допуская ее конвергентное развитие как лабильной адаптивной структуры.

Поскольку, как полагает Г.П. Заварзин (1934), для каждой функции природа располагает только одной системой гистологических элементов, то развитие гистологических структур в разных эволюционных группах шло сходными путями и привело к сходным результатам. Наличие той или иной системы гистологических элементов связано с соответствующим ее функциональным предназначением, как нам представляется.

Вопрос о развитии проводящей системы имеет сложную, но не обязательную в целом связь с характером расчленения вегетативного тела, с различными его структурами.

Пути трансформации ранних наземных растений

Если исходить из того, что первичные архегониаты представляли собой сочетание слоевищного тела (гаметофит) и безлистной стеблевидной радиальной оси (точнее, нескольких осей) с образованием тетрад спор во внешнем слое ткани последней (спорофит), то у всех производных от них форм с дифференциацией спорангиев на верхушке оси спорофита или его ветвей спорогенная ткань первоначально, скорее всего, формировалась из внешней части зародыша (амфитеций), а внутренняя часть зародыша (эндотеций) образовывала стерильную колонку. При этом колонка могла быть паренхиматической или же представляла собой верхушку центрального проводящего пучка, покрываемую спорогенной тканью. У спорофитов риниофитов колонка не обнаруживается. Видимо, это указывает на ее дегенерацию и замещение спорогенной тканью, т.е. здесь происходит как бы реверсия в известной мере к исходному состоянию спорофита, но лишь в его верхушечной области – спорангии. Считалось, что у риниофита *Horneophyton* имеется

подобие колонки в верхушечном образовании. Однако впоследствии выяснилось, что это всего лишь артефакт.

Из существующих в настоящее время трахеофитов наиболее примитивными признаются псилотовые (*Psilotophyta*). Предполагается (например, Козо-Полянский, 1941), что они произошли непосредственно от риниофитов, хотя и гораздо более специализированы. Гаметофит у псилотовых радиально-симметричный, обычно дихотомически разветвленный. Внутренняя дифференциация у гаметофита псилота обычно плохо выражена, но Холловэй (Holloway, 1938, 1939) открыл у *Psilotum triquetrum*, большей частью ведущего эпифитный образ жизни, наличие стелы с кольчатыми или лестничными трахеидами, чему Козо-Полянский (1941) придавал очень важное значение.

Стела заростков псилота закладывается у верхушки гаметофита и является прерывистой, исчезая и появляясь несколько раз на протяжении нескольких миллиметров (некоторое сходство в этом аспекте с *Horneophyton*). Она повторяет структуру стелы спорофита в ее наиболее просто организованной, первичной по ходу онтогенеза, области. Козо-Полянский (1941), исходя из биогенетического закона, полагал, что стела гаметофита в данном случае воспроизводит исходный для спорофита псилота тип. Он указывает, что характер гаметофитов у псилота вновь подтверждает единство группы *Psilopsida*, в которую он включил *Psilophytales* и *Psilotales*. В самом деле, гаметофит этого растения, как отмечает он далее, еще больше, чем на собственный спорофит, походит на спорофит *Rhyniaceae*. Отсюда Козо-Полянский приходит к выводу, что гаметофит и спорофит сухопутных растений в начале их эволюции были более похожи друг на друга, и их различия явились плодом ее дальнейшего хода. Такое предположение впоследствии подтвердилось с открытием гаметофита у псилофитов.

Согласно этому автору, нет оснований допускать «новоприобретение» стелы у гаметофита псилота, тем более, что ясны факты противоположного свойства, именно – угасание стелы в связи с прогрессом микосимбиоза.

Козо-Полянский отмечает, что очень молодой спорофит у псилотовых замечательно похож на молодой спорофит антоцеротовых, который к тому же при отмирании гаметофита способен существовать некоторое время самостоятельно (у *Anthoceros fusiformis*). Гаметофит же антоцеротовых несет на себе очевидную печать деградации. Он имеет устьяца, хотя и рудиментарные. Исходя из этого, Козо-Полянский рисует гаметофит у предка антоцеротовых в основных чертах сходным со своим спорофитом. Такое предположение в значительной мере находит косвенное подтверждение в ископаемых остатках из девона, хотя в последнее время установлено, что у антоцеротовых это не устьяца, а слизевые щели для проникновения цианобактерий *Nostoc*.

Наряду с наличием стелы у гаметофита *Psilotum triquetrum* слабо развитая стела иногда встречается у гаметофита культивируемой в оранжереях тетраплоидной формы *Psilotum nudum*, у которой она состоит из кольчатых и лестничных или лестнично-сетчатых трахеид, окруженных флоэмой (Тахтаджян, 1978). Все это может указывать на лучшее развитие в прошлом стелы у гаметофита псилотовых и на его автотрофность, т.е. на значительную аналогию структуры обеих фаз цикла развития.

Еще Козо-Полянский (1941) обращал внимание на наличие большого числа хромосом у псилотовых (у *Psilotum* $2x=208$, у *Tmesipteris* $2x=200$). Отсюда не исключено, что с большим числом хромосом связаны высокие адаптивные возможности псилотовых, обусловившие сохранение этих примитивных растений до настоящего времени. Как отмечает Тахтаджян (1966), именно тем, что

полиплоидия – чрезвычайно эффективное приспособление для подавления «шумов» (т.е. действия новых мутаций), объясняется очень высокая плоидность многих древних, реликтовых представителей высших растений.

У *P. nudum*, видимо, тетраплоидность в благоприятных условиях культуры вызвала проявление, рекапитуляцию в прошлом достаточно развитой и функционировавшей проводящей системы гаметофита. Однако, если следовать этой логике (лучшего развития в отдаленном прошлом гаметофита) и дальше, то автотрофность гаметофита биологически наиболее оправдана в наземных условиях лишь в том случае, когда несет постоянную или длительную ответственность за спорофит, имеющий с гаметофитом связи питания и развития.

Далекие предковые формы современных птеридофитов также, по всей вероятности, могли характеризоваться гаметофитом в виде цилиндрической, дихотомически разветвленной оси, но это еще не доказывает происхождения трахеофитов от водорослей с изоморфной сменой генераций.

Подобной морфоструктурой в виде вертикальной вильчато разветвленной оси характеризуются бителляриевые, сопоставляемые с антоцеротовыми. Бителляриевые как водорослеподобные кутинизированные растения в интерпретации Красиловой, Ищенко, Раскатовой (1987) представляют важное свидетельство того, что мохообразные (по крайней мере, антоцеротовые) не происходят от риниофитов и это порождает серьезное сомнение в обязательности изоморфизма жизненного цикла предков высших растений.

Как уже отмечалось, обретение спорофитом в ходе онтогенеза функциональной самостоятельности вело к увеличению споровой продукции (как и у изоморфных водорослей) и возрастанию адаптивных возможностей диплофазы, что не могло не

способствовать успешному проникновению предковых форм трахеофитов в новые, менее влагообеспеченные местообитания. Это влекло за собой в какое-то время, по нашему предположению, также направленный отбор гаметофитов, перестройку их структуры в сторону морфогенеза, свойственного вегетативному телу спорофита (обратная связь), поскольку новые экотопы предъявляли повышенные требования и к гаметофиту.

Быть может, относительно большая, чем у современных форм, временная зависимость спорофита от гаметофита и известное сходство экологической обстановки, в которой развивались обе генерации, обусловила на первых этапах эволюции трахеофитов (части их форм) большое сходство их морфоструктуры. Однако гаметофит с его зависимостью от наличия капельножидкой влаги, относительным снижением его роли как ассимилирующего тела и, вероятно, в такой связи с меньшими адаптивными потенциями при определенном сочетании экологических факторов исчерпал, надо полагать, возможности своего прогрессивного развития и тогда способом приспособления к новым, более сложным экотопам на фоне снижения функционального назначения стало регрессивное изменение (дегенерация) гаплофазы у трахеофитов.

Согласно палеоботаническим данным, ранние наземные флоры включали множество различных фотосинтезирующих организмов (Taylor, 1982), от которых могли начаться многие эволюционные линии. Предположительно силурийскими многочисленными таллофитными группами (прокариоты, грибы, водоросли и промежуточные «метафиты») были заняты влажные, защищенные наземные ниши (Raven, 1984).

Своеобразную гипотезу происхождения высших растений выдвинули Стеббинс и Хилл (Stebbins & Hill, 1980), согласно которой растения перешли к наземному образу жизни как одноклеточные,

относительно недифференцированные формы. По мнению этих авторов, данные почвонаселяющие водоросли имели больше шансов эволюционировать в высшие растения, чем любые водные растения. Если принять такое предположение, тогда придется допустить, что харовые водоросли – вторичноводные растения, но особенности организации харовых противоречат этому (Graham, 1985).

Одноклеточные зеленые водоросли, конечно же, могли исторически позже приспособиться к наземному образу жизни, но вследствие ранней специализации в экстремальной для водорослей наземной обстановке такие формы едва ли сумели бы подняться по уровню организации выше, в частности, нитчатых (например, типа *Trentepohlia*) водорослевых же форм. Как считает Красилов (1982), предположение о происхождении архегоният от почвенных водорослей маловероятно хотя бы по той причине, что без высших растений не было бы и почвы.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП МОХООБРАЗНЫХ

Признаки организации основных, наиболее крупных таксонов мохообразных настолько своеобразны, что это не может не отражать специфики путей их эволюции. Здесь мы рассматриваем происхождение трех основных групп бриофитов – антоцеротовых, печеночников и мхов. Печеночники, представляющие собой наиболее редуцированную по признакам организации группу среди мохообразных, оставляют меньше всего возможностей для воссоздания становления их морфотипов. Это касается, прежде всего, их спорофита. Вместе с тем данной группе уделено большое внимание рядом крупных исследователей (Зеров, 1945, 1966, 1972; Мейер, 1931,

1946, 1958; Schuster, 1964, 1966, 1967, 1969, 1971a, b, 1972, 1974, 1977, 1979, 1981, 1982 a, b, 1984a, 1984b; Hebant, 1977, 1979; Smith, 1978; Crandall-Stotler, 1981, 1984, 1986, 2009; Asakawa, 1986; Duckett, 1986; Renzaglia, 1978, 1987, 1994, 1997, 2000 a, b, 2001; и др.). Особо значителен вклад в систематику и филогению печеночников их изучения в последнее десятилетие на молекулярном уровне. Такие исследования проливают свет также на систематику и эволюцию антоцеротовых и мхов.

АНТОЦЕРОТОВЫЕ (ANTHOCEROTOPHYTA)

Уникальность организации группы как причина неопределенности ее филогенетического положения и генетических связей

Выражение «живые ископаемые» относительно эмбриофитов, безусловно, наиболее подходит к антоцеротовым. Ввиду особой специфики организации антоцеротовые неизменно привлекают внимание исследователей в области эволюции и филогении высших растений. Например, Асакава (Asakawa, 1986) на основе сравнительного изучения представителей различных групп растительного мира по ряду органических соединений и химическому составу сближает антоцеротовые, мхи и птеридофиты, противопоставляя им печеночники.

Согласно же предшествующим исследованиям (Markham & Porter, 1978), антоцеротовые по биохимическим признакам представлялись изолированными от всех других групп архегониа. В отличие от мхов и печеночников у антоцеротовых флавоноиды отсутствуют (Brehm & Comb, 1967; Markham & Porter, 1978), а терпеноидов мало (Huneck & Schreiber, 1972), в чем проявляется

сходство с водорослями.

Антоцеротовые, как и мхи, существенно отличны от печеночников и по степени развития спорофита. По морфологическим признакам они занимают своего рода промежуточное положение между печеночниками и мхами.

Вместе с тем, как известно, антоцеротовые характеризуются явной уникальностью по ряду признаков организации, в том числе, вероятно, наиболее таксономически значимых, генетически консервативных. На обособленное положение антоцеротовых указывает, в частности, Кронквист (Cronquist, 1960). Он отмечает, что в отличие от печеночников и мхов, у которых весь архегоний (включая его стенку) развивается из первичной клетки архегония, у антоцеротовых, как и у сосудистых архегонийных, к нижней части брюшка непосредственно прилегают клетки ткани слоевища, не имеющие отношения к начальной клетке архегония. Эта особенность связывает антоцеротовые с сосудистыми споровыми и отделяет их от других мохообразных. По нашему мнению, она может означать большую интеграцию архегония с тканями гаметофита.

Ранее Козо-Полянский (1941) отмечал как совершенно исключительные по архаизму признаки антоцеротовых не только пластинчатые хлоропласты с пиреноидами, но и особенные архегонии, из которых могут быть выведены как архегонии *Bryophyta*, так и *Pteridoanthophyta*.

Мейер (1947) полагал, что ряд специфических особенностей антоцеротовых (наличие хроматофора в клетках, положение и развитие половых органов и особенно строение и развитие спорогона), заставляет смотреть на них как на самостоятельную, независимую от остальных печеночников филогенетическую линию. Впрочем, такое предположение он высказывал и гораздо ранее. Тогда Мейер (1916) считал, что антоцеротовые – вполне обособленная

линия развития, имеющая свои корни в формах более древних, чем предок печеночников, но выводил от антоцеротовых сфагновые, а через них – бриевые мхи. В какой-то мере с ним можно согласиться.

Козо-Полянский (1949) разделял тип мохообразных на *Anthocerotota* и собственно *Bryophyta*, включающий печеночники и мхи, предполагая независимое происхождение этих двух групп от псилофитов. Он подчеркивал изолированный характер антоцеротовых. По его мнению (Козо-Полянский, 1965), антоцеротовые являются представителями древнего, исходного для всех высших растений в основном уже давно вымершего типа. Эта группа, как он подчеркивал, дает представление об очень важных и малодоступных объектах эволюционной систематики. Антоцерот может быть сопоставлен по уровню своей организации и по своему значению для теории развития с ланцетником среди объектов зоологии (Козо-Полянский, 1965). Если не считать предположения о происхождении от псилофитов, то во многом в отношении антоцеротовых Козо-Полянский прав, первый по сути выделив эту группу в особый отдел.

Согласно Зеру (1972), ряд особенностей строения клетки, развития половых органов, кариотипа, а также строения и развития спорогона дает все основания для выделения антоцеротальных в отдельный класс или даже подотдел. Шляков (1975б), следуя Ротмалеру (Rothmaler, 1951, 1955), Стиру (Steere, 1958) и Лазаренко (1961), придерживается взгляда на антоцеротовые как на особый отдел (*Anthocerotophyta*) наряду с отделом *Bryophyta*, включающим печеночники (в широком смысле) и мхи.

Важнейшим отличительным признаком антоцеротовых Шляков (1975б) считает своеобразный характер развития их генеративных органов, с чем едва ли можно согласиться.

Рензалия (Renzaglia, 1978) рассматривает взаимосвязь

антоцеротовых по признакам гаметофита как с другими мохообразными, так и с птеридофитами.

По строению блефаропласта антоцеротовые резко отличаются от остальных мохообразных (Carothers, Rushing, 1988). Эти же авторы отмечают и уникальность особенностей блефаропласта сферокарповых, принадлежность которых к печеночникам несомненна, т.е. филогенетическая значимость особенностей структуры этого вида органоида неясна.

У спорофита антоцеротовых, как и у мхов, хорошо выражены фотосинтезирующая зона, кутинизированный эпидермис и часто развиваются функционирующие устьица (Crandall-Stotler, 1984).

Рензалия указывает, что имеется много признаков, которые отделяют антоцеротовые от других бриофитов. Среди этих признаков: морфология апикальной клетки, способ деления мерофитов, способы ветвления, расположение и развитие гаметофита, структура хлоропласта, ранняя эмбриогения и структура спорофита. Из-за уникальности природы антоцеротовых данному автору кажется логичным отнести их к самостоятельному отделу (согласно Stotler and Crandall-Stotler, 1977).

Как считает Шустер (Schuster, 1979), антоцеротовые по ряду критериев представляют собой параллельную и аналогичную другим группам бриофитов инвазию, независимую от них. Он указывает (Schuster, 1979, 1984с) на отсутствие у антоцеротовых каких-либо точек филогенетического соприкосновения с другими высшими растениями. Данный автор (Schuster, 1966) обращает внимание, в частности, на существенные различия в эволюции образования спорово-элатерного (у антоцеротовых – спорово-псевдоэлатерного) комплекса у печеночников и антоцеротовых: если у первых эволюция происходит в направлении увеличения митотических делений первичных материнских клеток спор, то у вторых этот процесс

касается материнских клеток псевдоэлатер. Однако имеется указание (Мейер, 1916), что и у печеночников (*Corsinia*) проявляется сходство в этом отношении с антоцеротовыми.

Такие структурно-функциональные преобразования у спорофита антоцеротовых протекают в условиях выраженной в отличие от печеночников его автотрофности (за исключением редуцированных форм). В этой связи сопоставление эволюции структур спорогонов антоцеротовых и печеночников едва ли правомерно.

Псевдоэлатеры у антоцеротовых, по-видимому, играют малую роль или вовсе не играют роли в рассеивании спор; скорее их можно сравнить с трабекулами селлагинеллы или филаментами коробочек мхов (Crandall-Stotler, 1984).

Шустер (Schuster, 1977) указывает восемь признаков, характеризующих специфику антоцеротовых. Кроме того им (1984с) приводятся некоторые другие отличительные признаки этого таксона, в том числе отмечается билатеральная симметрия и правовращение сперматозоида у антоцеротовых при его билатеральной асимметрии и левовращении у мхов и печеночников.

В отличие от акцента, сделанного ранее на асинхронное образование спор у антоцеротовых как важнейший критерий их уникальности (Schuster, 1979), позднее тот же автор (1984с) предполагает, что меристема, располагаясь ниже конечных коробочек, первоначально могла быть ответственной за увеличение вегетативного роста и только у современных групп ее функция была ограничена отчленением спорогенной ткани. Так могли возникнуть спорофиты с несинхронным образованием спор. Это предположение представляется нам весьма значимым.

Согласно Тахтаджяну (1956), то, что у антоцеротовых антеридии и архегонии полностью погружены в ткань гаметофита, является признаком специализации, может рассматриваться как

атавизм, поскольку при культуре на слабом свете генеративные органы развиваются на поверхности таллома. Шустер (Schuster, 1984с) также указывает, ссылаясь на некоторые источники (Leitgeb, 1879; Lamra, 1903), что антоцеротовые производны от анцестральных типов, у которых антеридиальные инициали правильно экзогенны по происхождению.

Эти представления привлекают особое внимание для воссоздания той экологической обстановки, в которой произрастали предшественники современных антоцеротовых. По всей вероятности, они подобно юнгерманниевым обитали в условиях бессезонного климата при пониженном световом режиме, т.е. в составе лесных сообществ. Поскольку в данных условиях для высвобождения зрелых спор из коробочки требовался большой стимул, то, по всей вероятности, стерильные структуры, образовывавшиеся вместе с материнскими клетками спор, имели спиральные утолщения, т.е. проявляли сходство с элатерами печеночников. Псевдоэлатеры в таком случае следует признать производными от элатероподобных структур в связи с изменением их функции – преимущественному выполнению функции питания материнских клеток спор более крупного размера в условиях открытой экспозиции.

В общем, данное содержательное логическое моделирование позволяет считать, что антоцеротовые в меловый период по некоторым чертам своей структурной организации гаметофита были более сходными с юнгерманниевыми, характеризующимися простым строением таллома в связи с тем, что произрастали в однотипных экотопах. Полагаем, что в конце мелового периода мезозойской эры – начале кайнозойской эры широкая территориальная экспансия многообразных жизненных форм покрытосеменных явилась тем фактором, который вызвал большую напряженность конкурентных отношений в растительных сообществах. Сюда следует добавить и

изменения, вызванные тектоническими движениями земной коры и дрейфом материков. Низкая конкурентная способность антоцеротовых привела к вытеснению их из напочвенного растительного покрова лесных сообществ, где прежде мужские генеративные органы развивались на талломе данных бриофитов поверхностно. В результате этого вытеснения антоцеротовые вынуждены были осваивать новые экониши. К таким местообитаниям следует отнести участки открытой экспозиции – обнаженные почвы и скально-каменистые, более увлажняемые субстраты вплоть до временных водотоков (*Megaceros*).

В лесных условиях удалось удержаться тем антоцеротовым, которые перешли к эпифитному образу жизни (*Dendroceros*). Как приспособление к эфемерному образу жизни у некоторых антоцеротовых выработался сокращенный жизненный цикл с ограниченным периодом функционирования базальной меристемы (*Notothylas*). Следовательно, современное биоразнообразие антоцеротовых – наследие тех эколого-эволюционных событий, которые происходили главным образом на рубеже двух геологических эр – мезозойской и кайнозойской и особенно в начале кайнозоя. По-видимому, именно тогда для сохранения процесса нормального развития генеративных органов у антоцеротовых и произошло их погружение (по крайней мере, антеридиев) в ткань гаметофита, а не в далекой древности.

Образование более крупных мейоспор связано с переходом к пионерному образу жизни в условиях открытой экспозиции. Из антоцеротовых только *Leiosporoceros*, быть может, сохранил от лесных предков мелкие споры, что едва ли отвечает современным условиям произрастания антоцеротовых.

В сущности, предшественники современных антоцеротовых, вероятно, произрастали в экологических условиях сходных с

такowymi юнгерманниевых печеночников, т.е. в лесных сообществах мелового периода.

Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984) отмечает, что хотя архегониальные инициали у антоцеротовых эпидермальные по происхождению, как у всех архегониат, но способ деления клеток таков, что приводит скорее к внутреннему их расположению, чем к поверхностному.

Шустер (Schuster, 1984c) обращает внимание также на то, что тенденция для периферических клеток стопы «вращать как филаменты в ткани гаметофита» разделяется антоцеротовыми с *Tmesipteris*, причем по своей общей структуре стопа их ближе к стопе последнего, чем к данному образованию у других мохообразных (Blaikley, 1933). Связи у антоцеротовых между внутренними клетками зрелой стопы и периферическими, примыкающими клетками гаметофита, как отмечает далее Шустер, чрезвычайно тесны и иногда невозможно установить имеют ли многие клетки спорофитное или гаметофитное происхождение. Примерно то же еще ранее отметил Холлоуей (Holloway, 1921 – по Красилову, 1982). Он указывал, что у псилопта после отделения спорофита его гаусториальная ножка остается на гаметофите. Обращая внимание на сходство гаусториальных выростов ножки спорофита у псилофитовых и антоцеротовых, данный автор считал последних возможными предками архегониат.

Сходство в отношении характера соединения и большой прочности связей спорофита с гаметофитом у псилофитовых и антоцеротовых наводит на мысль о вторичности перехода спорофита к самостоятельному образу жизни и у предков псилофитовых. При таком подходе антоцеротовые, действительно, как бы оказываются ближе к первичным архегониатам, чем псилофитовые и даже связываемые с ними более примитивные риниофиты.

Необходимо упомянуть, что гаусториальные выросты, отходящие от стопы в ткани гаметофита, известны не только у антоцеротовых, но также у некоторых мхов из сем. *Vuxbaumiaceae* (Тизини, Филин, 1991) и печеночников из семейств *Jackiellaceae* (Schuster, 1966) и *Schistochilaceae* (Schuster, 1971b).

Однако к развитию данных структур следует подходить исторически: учитывая более тесный контакт архегония с иными тканями гаметофита у антоцеротовых, чем у других мохообразных, следует допустить, что это не могло не облегчить установления функциональных связей эмбриона с гаметофитом и по той же причине гаусториальные выросты стопы развились у антоцеротовых, видимо, гораздо раньше в ходе эволюции относительно прочих групп бриофитов, у которых их наличие скорее исключение, чем правило. У *Vuxbaumia* указанная адаптация, вероятно, связана с обеспечением относительно мощного развития спорофита (особенно его коробочки), для которого гаметофор явился промежуточным звеном между ним и постоянной протонемой.

Шустер (Schuster, 1984b) считает характерной чертой для антоцеротовых в основном акропетальную последовательность образования половых органов – предполагаемый примитивный тип также у *Bryophyta* (при узком понимании этого таксона).

Среди других признаков спорофита Шустер рассматривает вопрос вскрытия коробочки и высвобождения спор. Здесь отмечаются наряду с нормальным образованием пары вертикальных щелей случаи вскрытия только с одной стороны, как у *Monoclea*, а также случаи, когда коробочка является клейстокарпной. Однако последнее, по мнению данного автора, вызывается средой, не являясь облигатным. Шустером упоминается о том, что иногда у антоцеротовых проявляются признаки потенциальной 4-створчатости коробочки, хотя не более, чем 2 линии, нормально функционируют. При вскрытии

коробочки створки могут оставаться соединенными в верхушке, но могут разъединиться и от верхушки вниз. Последнее наблюдается у видов рода *Aspiromitus* с короткой коробочкой (там же).

Здесь в некоторой мере как бы моделируются способы вскрытия коробочки у печеночников и андреевых мхов. Вообще, способ вскрытия коробочки зависит от ее габитуса. По законам физики удлиненная коробочка спорофита мохообразных раскрывается, как стручок, по двум швам двумя створками, а если один шов перестает функционировать, то и получается тот вариант вскрытия коробочки, который присущ Моноклея и некоторым другим печеночникам. При более короткой – шаровидной или овальной коробочке она вскрывается 4-мя швами, закладывающимися крестообразно. При этом створки овальной коробочки могут от верхушки до основания разъединяться полностью или частично, или же оставаться соединенными на верхушке коробочки, создавая тем самым возможность для регуляции высева спор через продольные щели. Более эффективное функционирование аппарата регуляции высева спор из коробочки достигается путем образования дополнительных швов между первоначальными 4-мя, что наблюдается у некоторых печеночников и андреевых мхов.

Все эти данные полезно учитывать при рассмотрении возможных путей становления механизмов вскрытия коробочки у мохообразных.

В эволюционном плане важное значение имеет вопрос взаимоотношения спорофита и гаметофита у антоцеротовых. Шустер указывает на аномальность в известной мере того, что при развитой фотосинтезирующей способности спорофит антоцеротовых тем не менее в питании сильно зависит от гаметофита. Из экспериментов по изоляции спорофитов от воздействия света или CO (Rink, 1935) следует, что даже хотя спорофит может синтезировать некоторый

пищевой материал, он способен расти также как полный паразит.

Вместе с тем установлено (Thomas et al., 1979 – цит. по Crandall-Stotter, 1984), что величина фотосинтеза высвободившихся спорофитов *Phaeosceros* вдвое больше, чем у гаметофитов, но удаленные спорофиты неспособны к продолжению роста, т.е. и после высвобождения спорофита дальнейшее образование спороцитов требует производных от гаметофита органических веществ. Это также предполагается гаусториальной природой стопы и ассоциированных с ней трансферических клеток гаметофита (Gambarella et al., 1981 – цит. по тому же источнику).

Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984) полагает, что неспособность достичь подлинной независимости спорофита у антоцеротовых, вероятно, коррелирует с отсутствием синхронного образования спор. По нашему представлению, такая неспособность отражает еще большую зависимость в далеком прошлом спорофита от гаметофита у антоцеротовых.

Далее, согласно Шустеру, непрямое доказательство, предполагающее высокий уровень зависимости спорофита от гаметофита, обнаруживается и в том факте, что продолжительность жизни гаметофита коррелирует со степенью роста спорофита, т.е. непрерывное удлинение спорофита происходит до тех пор пока гаметофит способен поддерживать такой рост. Все это, по мнению данного автора, противоречит предположениям о происхождении риниевых от антоцеротовых путем перехода спорофита к самостоятельному образу жизни. Однако то, что невозможно ныне, могло быть реальным в далеком прошлом в процессе развития эмбриона. О недостаточном обеспечении спорогенеза элементами питания может свидетельствовать и образование зачастую состоящих из нескольких клеток псевдоэлатер.

На основе разностороннего рассмотрения антоцеротовых

Шустер (Schuster, 1981, 1984с) считает вполне вероятным, что они могут представлять относительно позднюю попытку наземной инвазии после того, когда уже развилась локализованная, довольно сомкнутая растительность. По его представлению, это предполагает, что в отличие от ранних сосудистых растений и печеночников анцестральные формы антоцеротовых не мигрировали на сушу до (самое раннее) позднего девона.

Однако если учитывать, что возможная предшественница антоцеротовых *Bitelaria* обнаружена в среднедевонских отложениях и это уже была наземная форма, то миграция на сушу антоцеротовых, а, точнее, ее ортогруппных, радиально-симметричных предшественников произошла значительно раньше, чем считает R.M. Schuster, по крайней мере, в силуре, или в ордовике.

Исходя из структуры стенки коробочки и наличия колонки, им допускается первоначальное более сложное строение спорофита антоцеротовых. Из этого, как он полагает (Schuster, 1984с), может следовать доказательство, что спорофит (предков антоцеротовых) однажды достиг окончательной независимости от гаметофита и что (у антоцеротовых) бриофитный жизненный цикл развился относительно поздно, во многом как у папоротника *Actinostachys* (Bierhorst, 1971).

Идею относительно поздней выработки бриофитного жизненного цикла у антоцеротовых Шустер обосновывает наличием устьиц с четко выраженными замыкающими клетками как у гаметофита, так и у спорофита. Из этого факта сделано заключение (Schuster, 1966), что данная группа, вероятно, развила постоянный эпифитизм спорофита довольно поздно. Он (Schuster, 1984с) ссылается также на отсутствие достоверных сведений об антоцеротовых из домеловых отложений. Однако уже установлено, что гаметофор антоцеротовых не имеет устьиц. За устьица принимали щели для проникновения *Nostoc*.

В своем представлении о поздней наземной инвазии антоцеротовых Шустер базируется на возможном преимуществе древнейших высших растений с самостоятельным спорофитом в заселении суши, поскольку они в итоге могли образовать обширные клоны от отдельного оплодотворения. Первичные мохообразные, как и в дальнейшем производные от них формы, лишены такого качества. Следовательно, именно трахеофиты создавали условия за счет известной стабилизации микроклимата и прикрытия надземными частями для более уязвимых бриофитов, способствовали их гармоничной эволюции.

Здесь именно, по нашему представлению, антоцеротовые биологически занимают (тем более это было среди первичных архегониат) в известной мере как бы промежуточное место между трахеофитами и остальными бриофитами (диплогаплонтами), поскольку они способны длительно и непрерывно образовывать споры после единственного акта сингамии за счет постоянно функционирующей базальной меристемы спорофита. Собственно, этим утверждалось, надо полагать, право на существование форм с асинхронным образованием мейоспор, особенно оправданным в условиях экологического вакуума, т.е. исторически, возможно, ранее, чем произошло процветание форм анцестральных для печеночников и тем более мхов.

Исходя из определенного биологического соответствия такой организации условиям первичного заселения суши, следовало бы предположить о более широком распространении и разнообразии форм с асинхронным образованием мейоспор в силуре – девоне. Вообще же рост спорофита за счет интеркалярной меристемы первоначально мог происходить в какой-то мере также у древнейших печеночников и мхов, в том числе и такакиевых.

У антоцеротовых, как указывает Шустер, большинство

представителей встречается на обнаженных минеральных почвах или грунте, а также на влажных затененных стенах скал, хотя известны также виды, встречающиеся на торфянистых местах, на коре и листьях деревьев.

Мишлер и Черчилль (Mishler & Churchill, 1984), проводя кладистический анализ бриофитов, проявляют некоторую осторожность в отношении истолкования асинхронного образования спор, отмечая, что базальная меристема почти определенно уникальный признак антоцеротовых. Они упоминают также, ссылаясь на Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1980), о наличии интеркалярной меристемы в «эмбриональном» спорофите мхов и трактуют это явление как вероятный пример параллелизма или же возможную синапоморфию для линии антоцеротовые – мхи – трахеофиты.

Мишлер и Черчилль (Mishler & Churchill, 1984) и Мишлер (Mishler, 1986) на кладограмме располагают антоцеротовые после печеночников и до мхов. Вместе с тем последний отмечает сомнительность размещения на приводимой им кладограмме двух таксонов – антоцеротовых и моноклеевых, тогда как в завершенной кладограмме Слюмена (Sluiman, 1985) сестринской группой печеночников являются мхи. При этом Слюмен основывается на единственном, как подчеркивает Мишлер (Mishler, 1986), синапоморфном признаке – «обилие, число хлоропластов в клетке».

Согласно Дакетт (Duckett, 1986), рассмотрение унипластидного состояния на определенных стадиях жизненного цикла мхов и печеночников естественно ведет к антоцеротовым, где для многих видов это норма. Материнские клетки спор у мхов и антоцеротовых содержат по одной дисковидной пластиде, а у почти всех печеночников – по несколько пластид (Neidhard, 1979).

Барр (Burr, 1970) полагает, что различия в числе и других

признаках пластид у представителей антоцеротовых указывают на филогенетическую тенденцию к увеличению числа пластид и к сопутствующим уменьшению пластид в размере и потере пиреноидов, т.е. от водорослевых к более продвинутым наземным растительным формам. Барр обращает внимание на то, что свободные от пиреноида пластиды у *Megaceros* очень сходны по ультраструктуре с пластидами высших растений (т.е. трахеофитов).

Рензалия (Renzaglia, 1978) отмечает, что, несмотря на наличие в клетках зрелого таллома *Megaceros* нескольких хлоропластов, только один хлоропласт обнаруживается в апикальных клетках, очень молодых клетках и клетках базальной меристемы спорофита. Это, по нашему мнению, может свидетельствовать об исходной унипластидности антоцеротовых. Как предполагается (Wilson, 1963), все новые хлоропласты образуются путем фасциации.

Однако, по мнению Дакетт (Duckett, 1986), в отсутствие каких-либо фактических данных о предках антоцеротовых вышеуказанная тенденция (по Барру) одинаково может интерпретироваться в обратном направлении.

Тем не менее, анализируя возможные изменения морфологии пластид в эволюции водорослей, на чем мы уже останавливались, нельзя не признать наиболее вероятным, что первичными исторически при освоении суши являлись крупные одиночные хлоропласты с пиреноидами, а вторичными производными – мелкие и многочисленные, лишенные пиреноидов хлоропласты в клетках, что более отвечает сложным наземным условиям.

Наличие пиреноида у антоцеротовых является, вероятно, плезиоморфией у эмбриофитов (Shaw & Renzaglia, 2004). Его элиминация у некоторых линий антоцеротовых, а также у всех других современных эмбриофитов может указывать, что механизм карбоновой концентрации, ассоциированный с его захватом (Smith &

Griffiths, 1996), не дает преимущества в наиболее характерных наземных условиях.

Прежде структура хлоропласта считалась консервативной внутри антоцеротовых и использовалась в таксономии и филогенетике как маркер, но становится очевидным, что хлоропласты антоцеротовых высоко гомопластичны (Burr, 1970; Duff et al., 2007; Vaughn et al., 1992), их форма, размер и субструктура могут варьировать от ткани к ткани в пределах одного растения.

Конкретно относительно антоцеротовых следует отметить, что формы с несколькими более мелкими хлоропластами в клетке относятся преимущественно к политопным, которые следует считать вторичными относительно эпигейных с одним крупным хлоропластом в клетке независимо от того, каким образом возникла структура пластид характерная для представителей данной группы мохообразных.

По мнению Шлякова (1975б), наличие нескольких хроматофоров у немногих видов рода *Megaceros* является, несомненно, вторичным признаком. В наземной экологической обстановке это можно расценивать, по нашему представлению, как продвинутое состояние, увеличивающее адаптивные потенции представителей данного рода, что собственно и реализуется в более крупных размерах тела и политопности.

Нельзя не учитывать, что особенности ультраструктуры пластид антоцеротовых (наличие сети анастомозов, образуемой интергранулярными тиллакоидами, которые связывают между собой соседние грани) отграничивают их от всех водорослей и других архегониальных растений (Duckett, 1975). Вместе с тем в некоторых предшествующих публикациях (Burr, 1970; Gibbs, 1962) указывается, что у пластид антоцеротовых тиллакоиды рыхло сложены, как у зеленых водорослей. Во всех случаях тиллакоидные системы ясно

канализированы и эта черта не обнаружена у пластид мхов или печеночников (Crandall-Stotler, 1984). Однако полагаем, что сходство по ультраструктуре пластид некоторых антоцеротовых (*Magaceros*) с пластидами трахеофитов ставит под сомнение уникальность первых. Несколько ранее примерно также расценил это явление Шустер (Schuster, 1984c). Остается лишь предположить, что водорослевые предки антоцеротовых давно перестали существовать, как и огромное число других зеленых (s.l.) водорослей.

По Дакетт (Duckett, 1986), от мхов и печеночников антоцеротовые отличают, прежде всего, указанные особенности ультраструктуры пластид и строения мужских гамет. Как отмечает Стер (Steer, 1985), комбинации признаков специфичны в митозе каждой из трех основных групп бриофитов – печеночников, антоцеротовых и мхов.

Степень активности базальной меристемы существенно различна у спорофитов тех или иных таксонов антоцеротовых, а также в зависимости от экологических условий. Тенденция к детерминации продолжительности деятельности базальной меристемы в разной мере выражена у представителей рода *Notothylas*, что отражается на структуре спорофита и, в частности, на колонке (она может быть от обширной до очень маленькой или вовсе отсутствует). Такие преобразования даже порождали сомнения в природе колонки у *Notothylas*.

Рензалия (Renzaglia, 1978) отмечает, что Проскауэр, а также Лэнг (Lang, 1907) и Бартлетт (Bartlett, 1928) пришли к точке зрения, что *Notothylas* представляет редуцированную форму, производную от формы подобной *Anthoceros*. В архегонии *Notothylas* имеется не более трех шейковых канальцевых клеток в отличие от пяти у остальных антоцеротовых, что указывает на его редуцированный характер.

У всех антоцеротовых кроме *Notothylas* базальная меристема

спорофита при наличии удовлетворительных условий среды может функционировать многие сезоны (Campbell, 1924; Bartlett, 1928). Эти авторы отметили увеличение количества стерильной ткани и размера спорофита при удлинении сезона роста, изменение, которое может указывать на преобразование в базальной меристеме. Надо полагать, что именно при длительном сезоне роста максимально реализуются возможности непрерывного продуцирования спор в результате лишь одного акта сингамии.

У антоцеротовых обычны симбиотические связи с сине-зелеными водорослями рода *Nostoc*, у печеночников – с эндофитными грибами, тогда как постоянная стабильная взаимосвязь между мхами и другими растениями и грибами фактически неизвестна, что четко обособляет эти группы (Richardson, 1981). Такое различие, вероятно, отражает в какой-то мере специфику организации данных групп бриофитов, исторические пути их развития. Однако указанные симбиотические различия едва ли следует переоценивать. По крайней мере, симбиоз с сине-зелеными водорослями отмечается не только у антоцеротовых, но и у некоторых печеночников.

О роли водорослей для жизнедеятельности антоцеротовых имеются противоречивые мнения. Пиэс (Pierce, 1906) отметил, что на стерилизованной почве и при отсутствии связи с водорослями антоцеротовые растут лучше, чем с ними. С этим фактически согласен и Тахтаджян (1956). Между тем Риджуэй (Ridgway, 1967) пришел к заключению, что, вероятно, не только водоросли представляют источники азота для антоцеротовых, но и антоцеротовые являются источником углеводов для *Nostoc* в слизи, содержащейся, а полостях. Действительно, колонии *Nostoc* наибольшего развития достигают у *Dendroceros*, который ведет эпифитный образ жизни, т.е. слабо обеспечен элементами питания. К тому же печеночник *Blasia pusilla*, проявляющий симбиоз с сине-зелеными водорослями, также

приурочен, вероятно, к обедненным азотом обнаженным участкам почвы или грунта.

Предпочтительней, по нашему мнению, принять точку зрения Риджуэя на связи антоцеротовых и сине-зеленых водорослей и считать такой симбиоз как адаптацию при недостаточной обеспеченности субстрата некоторыми элементами питания. Данный симбиоз, видимо, не в состоянии пролить особый свет на филогенетические отношения, но вызван образом жизни, спецификой жизненной формы, имеющей конвергентный характер.

Среди антоцеротовых особое внимание привлекает *Leiosporoceros*. Два выделенных ниже признака гаметофита *Leiosporoceros* отличают его от всех бриофитов. Первый из этих признаков: колония *Nostoc* встречается в схизогенных каналах, которые проходят через середину таллома, и удлиняются и ветвятся синхронно с апикальным ростом. Организация и развитие этих нитей *Nostoc* неизвестна где-либо еще (Villareal & Renzaglia, 2006b). Вторая уникальная черта гаметофита *Leiosporoceros* – массовое продуцирование антеридиев в мужских талломах.

Определяющие признаки спорофита *Leiosporoceros* включают массивную ткань с многочисленными мелкими тетрадами спор, рассеянными среди удлиненных тонкостенных псевдоэлатер. Уникальные морфологические признаки отражают глубокое эволюционное отделение этого рода от остальных антоцеротовых.

У тех антоцеротовых, которые освоили специфические, более экстремальные экотопы (эпифиты или временные гидрофиты) спорофит утратил устьица из-за развития в защитной, образуемой гаметофором, обертки (*Dendroceros*, *Megaceros*). Вместе с тем, псевдоэлатеры у них приобрели спиральные утолщения, как у печеночников, что, по-видимому, усиливает их роль в рассеивании спор, то есть этот процесс ускоряется. Наиболее далеко редуccionные

процессы зашли у спорофита эфемерального *Notothylas*, проявляющего в результате этого в некоторой мере морфологическое сходство со спорофитом печеночников, благодаря ставшему детерминированным характером роста спорофита, утрате у него устьиц, стерильной колонки, формированию спорогенной ткани уже не в амфитеции, а в эндотеции (как у печеночников, андреевых и бриевых мхов), редукции механизма вскрытия коробочки, который прежде длительно функционировал. Вместе с тем у гаметофора эпифитных *Dendroceros* дифференцируется средняя жилка, споры многоклеточные, а у *Megaceros* в клетках пластиды многочисленны и без пиреноида. Приобретение спорофитом некоторых антоцеротовых и особенно *Notothylas* признаков морфологического сходства со спорофитом печеночников может трактоваться в качестве модели предполагаемой дегенерации, приведшей к структуре коробочки печеночников.

Ископаемые растения, проявляющие черты сходства с антоцеротовыми, и их сравнительный анализ

До последнего времени вопрос о наличии каких-либо древних ископаемых растений с хотя бы некоторыми признаками антоцеротовых оставался самым большим пробелом при подходах к проблеме филогении последних. Нахождение же спор, напоминающих споры антоцеротовых, недостаточно показательно. Однако расширение палеоботанических исследований позволило получить в этом плане к настоящему времени некоторые заслуживающие пристального внимания материалы. Они относятся как к меловому, так и к девонскому периодам.

Красилов (1983), анализируя ископаемые риччиеподобные

формы, указывает на позднемеловый *Notothylacites filiformis* (Nemejc & Kvacek, 1976) с риччиподобным слоевищем и спорогонами на средней жилке, состоящими из короткой ножки и овальной коробочки с многочисленными трилетними спорами, сходными со спорами антоцеротовых.

Учитывая эти признаки, а также отсутствие элатер, Красилов предполагает, что мезозойские риччиподобные печеночники сочетают в строении спорогона признаки сферокарповых, низших маршанциальных и антоцеротальных. По его мнению, риччиевые и антоцеротовые – поздно разошедшиеся ветви одной филогенетической линии, берущей начало от древних сферокарповых.

Несмотря на несомненный интерес, который может представлять нахождение данных своеобразных фоссильных форм, с таким предположением относительно происхождения антоцеротовых трудно согласиться. В целом вышеупомянутые и другие особенности гаметофита и спорофита современных антоцеротовых, а также возможная морфоструктура гаметофита их предка (ее мы коснемся далее) не позволяет считать эту группу производной от каких-либо печеночников, хотя бы даже ископаемых мезозойских.

Поверхностное подобие морфологии гаметофита антоцеротовых и некоторых слоевищных печеночников (но не риччиевых), спорогона ископаемых риччиподобных форм и современного *Notothylas*, а также их спор – результат, скорее всего, конвергенции в процессе независимого развития этих фил, адаптации на каком-то этапе эволюции к определенным, в чем-то сходным условиям среды. Не исключено, что *Notothylacites* является редуцированным представителем какой-то группы мохообразных, спорогон которых мог быть подобно спорогону *Anthoceros* снабжен базальной, но непродолжительно функционирующей меристемой. Спорогон *Notothylas* явно произведен, легко «выводится», судя по его

онтогенезу, из автотрофного спорогона других антоцеротовых с постоянной базальной меристемой путем ее дегенерации, тогда как обратный вариант едва ли реален.

В статье Красилова и Шустера (Krassilov & Schuster, 1984) указывается, что название, в намеке на предположительное сходство с *Notothylas*, может быть ошибочным, так как эти фоссилии, также как и *Hepaticites nidpurensis*, *H. konaschovii* и *H. discoides*, все могут принадлежать (по мнению Красилова) к особой, вымершей группе печеночников, связанных со *Sphaerocarpaceles* (короткая ножка у *Notothylacites*, отсутствие элатер) и, возможно, также к прото-*Ricciineae*. Следовательно, здесь точка зрения Красилова изменилась и стала более приемлемой.

Все же, если придавать значение риччиевидности слоевищ данных бриофитов, то их связь со *Sphaerocarpaceles* очень сомнительна и скорее следует предпочесть какие-то иные вымершие формы, быть может, проявляющие некоторое сходство с проториччиевыми, но и это маловероятно.

Красилов и Шустер указывают на относительное сходство «загадочных форм с погруженными капсулами, содержащими многочисленные трилетные споры, появляющихся в мезозое» с антоцеротовыми. Однако, как отмечают данные авторы, несомненные антоцеротовые не появляются до мела. Согласно Шустеру (Schuster, 1984c), споры принадлежащие, по всей вероятности, антоцеротовым, указываются для мелового времени (Jarzen, 1979), а спорофиты их известны только из отложений конца мела или палеоцена (Chitaley & Yawala, 1980).

Весьма интересным в аспекте вопроса происхождения антоцеротовых представляется сопоставление их со среднедевонскими бителяриевыми, проведенное Красиловым, Ищенко, Раскатовой (1987). Как считают эти авторы, для понимания

природы бителяриевых решающее значение имеют булавовидные органы, для которых накоплено уже довольно много наблюдений – многослойный покров, внутренняя колонка, группы клеток со спиральными утолщениями, предполагаемая спорогенная ткань – позволяющие сопоставить их со спорофитами антоцеротовых.

У бителярии булавовидный орган целиком покрыт выростами прозенхимной ткани или она оказывается прорванной на верхушке. У антоцеротовых спорофит развивается внутри покрова, образованного гаметофитной тканью, и в зрелом состоянии или прорывает ее, или остается погруженным вплоть до созревания спор, когда только верхушка капсулы выступает наружу.

Во внешнем слое колонки, согласно Проскауэру (Proskauer, 1960), у *Megaceros* в виде аномалии могут развиваться клетки со спиральными утолщениями, причем клетки колонки здесь трансформируются в элатеры. У *Dendroceros* клетки с утолщениями развиваются не только в колонке, но и во внутреннем слое стенки спорогона. Они не связаны с элатерами, от которых отличаются характером утолщений, образующих двойную спираль.

Как отмечает Красилов (1982), Проскауэр считает, что клетки с утолщениями в колонке – скорее всего атавистический признак, так как они не несут проводящей функции. По Проскауэру, у *Dendroceros* проводящая функция, вероятно, лежит на элатерах. Это предположение позволяет увидеть в элатерах прообраз трахеид (Красилов, 1982). В общем, по способности колонки развивать клетки со спиральными утолщениями некоторые антоцеротовые проявляют аналогию с бителяриевыми.

Развитие клеток с утолщениями не только из археспория, но и из других тканей коробочки представляет определенный интерес, что уже отмечал Проскауэр. Заметим, что как у *Megaceros*, так и у *Denroceros* спорофит лишен устьиц, т.е. они подверглись полной

редукции, что свидетельствует об известном нарушении нормального функционирования спорофита, с чем могут быть связаны и другие отклонения в ходе онтогенеза. Здесь не исключена и активация тех или иных прежде «молчащих», репрессированных генов, но возможны и другие явления, которые можно отнести к аномалиям. Некоторый свет в этом аспекте способен пролить наличие клеток со спиральными утолщениями у колонки булавовидных органов бителарии, что указывает на исторически раннюю дифференциацию таких клеток у гипотетического спорофита, а также на тропические условия обитания ее представителей.

Привлекает внимание факт возникновения стерильных клеток из стенки коробочки у некоторых маршанциевых печеночников (*Oxymitra*) в аспекте отдаленного сопоставления с явлением трансформации клеток колонки со спиральными утолщениями в элатеры у антоцеротовых (*Megaceros*). Как бы переходное звено между этими феноменами составляет образование спиральных утолщений у некоторых клеток внутреннего слоя стенки коробочки *Denroceros*. По крайней мере, в первом и во втором случаях происходит «встраивание» в спорогенную ткань проводящих элементов окружающих соматических тканей спорофита, возмещающая отсутствие проводящих элементов среди спорогенных или дополняя стерилизованные клетки спорогенной ткани. Все это, по нашему представлению – ответная реакция спорофита как сложной целостной системы на затруднения в обеспечении материнских клеток спор питательными веществами. Возможно здесь и возрастание динамических свойств благодаря двуспиральности как реакции на усиление внешнего давления.

Колонка у мхов обычно удерживается, несмотря на редукцию устьиц, ножки спорогона и других вегетативных структур и только у *Archidium* при очень далеко зашедшей редукции вегетативных

структур колонка дегенерирует, но в спорогенной ткани возникают стерильные клетки.

Спорогон *Archidium* морфологически в некоторой мере конвергирует со спорогоном маршанциевых печеночников (в частности, риччиевых). В известной степени схождения признаков строения спорофитов мхов и печеночников здесь определяющую роль сыграла сходная экологическая векторизация.

Следует отметить, что у антоцеротовых (кроме *Notothylas*) спорофит, по существу, представлен, если не считать стопы, только коробочкой (спорангием), состоящей из вегетативной (ассимилирующая и проводящая) и спорогенной ткани, причем последняя дифференцирована на стерильные клетки (псевдоэлатеры) и материнские клетки спор.

Здесь особо следует коснуться псевдоэлатер как следствия трансформации спорогенных клеток. Если по ряду признаков организации спорофита антоцеротовые проявляют наибольшее сходство с некоторыми мхами, то наличие у них псевдоэлатер чисто морфологически образует своего рода «переход» ото мхов к печеночникам еще и потому, что данные структуры менее продвинуты, чем элатеры печеночников.

Возникновение псевдоэлатер и элатер, вероятно, вызвано однонаправленным давлением отбора, связанным с некоторой редуkcией и трансформацией вегетативных структур спорофита и тем самым со снижением обеспеченности процесса спорогенеза элементами питания. К этому добавилось относительное уменьшение доли участия в обеспечении формирования спорогенной ткани также исторически подвергшегося значительной редуkcии и трансформации гаметофита, функционирование которого попало в сильную зависимость от микроклимата местообитаний. Действительно, вегетативное тело гаметофита антоцеротовых по уровню развития не

превосходит гаметофит слоевищных *Metzgeriales*.

Двойное превосходство по интенсивности фотосинтеза спорофита над гаметофитом у антоцеротовых может быть связано с необходимостью как-то компенсировать после целого комплекса редуccionных упрощений дефицит в обеспечении элементами питания спорогенеза, приобретшего к тому же асинхронный характер. Конкретно эволюционная тенденция к возрастанию доли псевдоэлатер в спорово-псевдоэлатерном комплексе, по всей видимости, есть результат реакции на снижение после дегенерации ножки спорофита также и степени участия колонки в питании спор вследствие ее преобразования преимущественно в механическую структуру, опорная роль которой должна быть значительной ввиду неограниченного нарастания коробочки в высоту.

Такое существенное уклонение у антоцеротовых от анцестрального типа строения как спорофита, так и гаметофита предковых форм мохообразных вообще, а также от более поздней организации «спорофита» у бителяриевых произошло у антоцеротовых по существу в том же направлении, что и у печеночников, причем наиболее приблизились в данном отношении к последним те представители рода *Notothylas*, которые утратили колонку и устьяца, но не псевдоэлатеры. К тому же у спорофита *Notothylas* «проявилась» и короткая ножка.

В сравнении с псевдоэлатерами антоцеротовых (кроме *Magaceros* и *Dendroceros*) элатеры печеночников имеют более совершенную структуру, эффективно выполняя функцию разрыхления зрелых спор при вскрытии коробочки. Отсутствие чего-нибудь подобного элатерам или псевдоэлатерам у мхов, по нашему мнению, связано с более обеспеченной базой питания у них в процессе спорообразования. Это достигается, как мы полагаем, за счет того, что спорогенезу предшествует формирование вегетативной

части – ножки – спорогона.

Однако не все сводится к особенностям нарастания спорофита. Мхи среди бриофитов имеют относительно наиболее совершенную органографию гаметофора и, следовательно, возможности для оптимизации процесса фотосинтеза. Отсюда логично допустить, что гаметофор у мхов способен лучше снабжать необходимыми элементами питания зависящий от него спорофит, чем у других мохообразных.

В общем *Notothylas* и *Archidium* в какой-то мере могут служить моделями формирования в историческом плане основных признаков организации спорофита, поскольку во всех этих случаях вероятен процесс дегенерации ряда вегетативных структур спорофитов. Это, скорее всего, было вызвано воздействием экстремальных экологических условий, приведших к уклонению спорофита от стрессовой ситуации путем его формирования под защитой структур относительно примитивного материнского гаметофита. Тем самым произошло упрощение условий существования спорофита и в той или иной мере в отношении его снизилась роль отбора как творческого фактора.

Можно предположить, что недостаточно совершенное взаимоотношение гаметофита печеночников с экзогенной средой, выраженная в наибольшей мере у них тенденция к уклонению от экстремальных воздействий должны были привести и к неизбежному финалу – протеканию процесса развития спорофита до его созревания под защитой структур гаметофита. Подобная «тепличность» спорофита не могла не выразиться в его более или менее глубокой редукции.

Что касается куполовидных структур бителярии и антеридиальных камер *Anthoceros*, то по внешнему облику, размерам, характерному отверстию, в котором видны округлые или

булавовидные антеридии, те и другие очень сходны (Красилов, Ищенко, Раскатова, 1987). Этими же авторами указывается также на сходство спор, обнаруженных в булавовидных органах бителяриевых со спорами антоцеротовых, особенно *Anthoceros*.

При вышеуказанной интерпретации булавовидных и куполовидных структур *Bitelaria* демонстрирует, как подчеркивают данные авторы, уникальное сочетание признаков, характерных для разных групп мохообразных: радиально – симметричный цилиндрический стебель с простыми выростами, как у наиболее примитивных печеночников, половые органы и спорофит, как у антоцеротовых, и дифференциация поверхностных клеток, не имеющая близких аналогий и лишь отдаленно напоминающая клеточный диморфизм сфагновых. Нельзя не согласиться с предположением упомянутых авторов, что бителярия наряду с чертами специализации, быть может, сохранила плезиоморфные признаки предковой группы мохообразных.

Значение морфологических признаков бителярии тем более велико, что они, возможно, проливают свет на некоторые существенные черты организации предков одной из наиболее своеобразных групп среди высших растений – антоцеротовых, вызывающей самые различные, противоречивые предположения в отношении своего происхождения.

В какой-то мере морфологические признаки бителярии подкрепляют предположение Козо-Полянского (1965), что исходная организация гаметофазы антоцерота могла быть представленной вильчатой системой цилиндрических органов, или отрогов, с эпидермисом и проводящим столбом.

Не противоречат в основном черты организации бителярии и мнению Шустера (Schuster, 1966), что в раннем палеозое гаметофиты предков антоцеротовых и печеночников были крепкими,

вальковатыми, безлистными, паренхиматозного строения, причем имели вентилирующую систему и рассеянные устьица, а может быть, и зачатки проводящей системы (хотя впоследствии он (Schuster, 1984с) уже указывает на отсутствие доказательств того, что гаметофит антоцеротовых когда-либо мог быть радиально симметричным). Отсюда не только «генеративные органы» и «спорофит» бителярии сходны с таковыми антоцеротовых, но и радиально-симметричное, цилиндрическое, вильчато ветвящееся тело гаметофита в некоторой мере, как мы считаем, воссоздает структуру гаметофита предка антоцеротовых. Подобный габитус последнего наиболее вероятен.

Относительно же печеночников, у которых фактически не известна, но все же допустима истинная радиальная симметрия гаметофита исходных форм, привлекают внимание вильчатые выросты на стебле бителярии. Эти структуры в какой-то мере могут рассматриваться на правах конвергенции как исходные для последующей дифференциации глубоко двулопастных листьев, имеющих у некоторых примитивных печеночников.

Наличие в составе «жилок», «стебля» бителярии гидроидоподобных клеток, возможно, свидетельствует о появлении примитивной проводящей ткани у предшественников антоцеротовых, которая затем в связи с преобразованием вертикального вальковатого гаметофита в дорсивентральный, пластинчатый и общим изменением системы водного питания могла подвергнуться полной редукции, как и покровная ткань, характеризовавшаяся прежде развитой кутикулой.

То, что зрелые булавовидные органы бителярии вскрывались разрывами покровной ткани на верхушке или вдоль боковых стенок, указывает, пожалуй, на еще не совершенный, примитивный механизм высвобождения спор, что, собственно, и следовало ожидать у исходных форм антоцеротовых.

В попытке выяснения некоторых особенностей в развитии двух

основных групп высших растений – гаплодиплонтот и диплогаплонтот – полезно сопоставить морфологические признаки среднедевонских растений – орестовии и бителарии как отражение в некоторой мере тенденции в эволюции соответственно первой и второй группы, хотя не исключено, что оба этих рода – тупики эволюции.

Конечно, здесь речь может идти только о спорофите, так как гаметофит у орестовии остается неизвестным. Следует лишь отметить, что у спорофита орестовии представлены типичные трахеиды, а у гаметофита бителарии – гидроидоподобные клетки, хотя оба эти рода были приурочены, пожалуй, к переувлажненным (или мелководным) местообитаниям. Значит, в отношении проводящей системы орестовия может считаться более продвинутой, чем бителария.

Для зависимого от гаметофита спорофита бителарии присущая пространственная дифференциация спорогенной ткани от вегетативной части, тогда как у самостоятельного спорофита орестовии эта стадия еще не достигнута – участки спорогенной ткани не оформлены в спорангии. Здесь полезно вспомнить, что у независимо произраставшего спорогона антоцероса усиливалось развитие вегетативной части, что представляется нам неизбежным, поскольку требуется компенсация той роли, которую ранее выполнял материнский гаметофит как добавочная ассимилирующая автотрофная система.

Собственно, способность спорофита антоцеротовых в некоторых случаях к самостоятельному существованию не должна вызывать удивления, поскольку спорофит – генетически качественно иной организм, чем гаметофит, а не его орган, и в этом смысле радикального изменения не происходит от того, произрастает ли он на гаметофите или переходит к самостоятельному образу жизни. Все

сводится к изменению соотношения в развитии споропродуцирующей и вегетативной частей спорофита, что отчетливо проявляется и при сопоставлении разных групп мохообразных.

У орестовии спорофит получил более мощное развитие в своей вегетативной части – наряду с тройной кутикулой у него хорошо дифференцирована проводящая ткань из различных трахеид. Спорофит бителарии несмотря на четкую дифференциацию на спорангий и вегетативную часть практически не имеет четко выраженной специализированной проводящей ткани. Колонка состоит из паренхимы и внешнего слоя, образованного удлинёнными клетками, проявляющими некоторое сходство с проводящими элементами, к тому же часть этих клеток, имеющих спиральные утолщения, напоминает, как отмечено выше, трахеиды, но возможно сопоставима также и с элатерами печеночников.

Клетки со спиральными утолщениями в колонке и во внутреннем слое спорогона (у *Dendroceros*), по-видимому, какой-то мере являются гомологами элатер (пседоэлатер), поскольку также происходят из структур, образованных (хотя и, как мы считаем, исторически значительно ранее) стерилизованными материнскими клетками спор.

Разрыхляющая споры роль элатер, вероятно, вторична. Первична же, надо полагать, их проводящая функция, что стимулировало развитие в них утолщений, в конечном итоге спиральных. Поэтому нельзя не согласиться с предположением (Красилов, Ищенко, Раскатова, 1987), что элатеры представляют собой прообраз трахеид.

Наличие у антоцеротовых псевдоэлатер, а у печеночников элатер явно не случайно. У печеночников элатеры в качестве проводящих элементов компенсируют отсутствие колонки как питающего в известной мере спорогенные клетки образования. У

антоцеротовых псевдоэлатеры, возможно, выполняют функцию по проведению питательных веществ к спорогенным клеткам от стенки спорогона и колонки. Впрочем, у антоцеротовых не исключено снижение питательной функции колонки с одновременным усилением ее механической функции: в связи с чем может возрастать компенсирующая роль псевдоэлатер (за счет увеличения их количества).

По нашему представлению, с учетом того, что любые вегетативные клетки спорофита происходят путем стерилизации спорогенных, допустимо предположение о следующих этапах морфогенеза сестринских клеток материнских клеток спор: «питательные» клетки – слабо структурированные псевдоэлатеры и элатеры со спиральными утолщениями. Эти преобразования, по всей вероятности, обусловлены, по крайней мере, изменениями в режиме питания спорогенных клеток, надо полагать, негативными, что может быть наиболее выражено у представителей рода *Dendroceros* (эпифитов, освоивших наиболее экстремальные местообитания). Не случайно в процесс дифференциации спиральных утолщений у последних вовлекаются не только псевдоэлатеры, но и какой-то мере частично клетки тканей, прилегающих к споро-псевдоэлатерному комплексу и подвергшихся стерилизации исторически ранее.

Как бы «проявление» утолщений лишь на той стороне поверхностных клеток колонки, которая обращена к комплексу споры + псевдоэлатеры, к тому же с двойной спиралью, фактически исключает новообразование таких утолщений, означая рекапитуляцию. Однако такая рекапитуляция, по-видимому, вызвана возрастанием проводящей роли псевдоэлатер, их функциональной значимости. С этим же, т.е. транзитной ролью псевдоэлатер, связано, должно быть, и появление спиральных утолщений у некоторых клеток внутреннего слоя стенки коробочки, хотя природа утолщений у таких

клеток неясна. Однако похоже на то, что и здесь проявляется под влиянием необходимости усиления проводящей функции псевдоэлатер индуцирование некоторых признаков, которые находились в латентном состоянии очень продолжительное время.

В конечном итоге складывается впечатление о наличии у спорофита предков антоцеротовых более развитой проводящей ткани из удлинённых клеток со спиральными утолщениями, представленной также в массивной ножке спорофита. В результате снижения активности меристемы по формированию ножки спорофита и переключения ее лишь на формирование недетерминированной во времени коробочки мог произойти частичный перенос признаков.

Из отложений низов среднего девона Подольского Приднестровья, Ищенко (1968) описан род *Sciadophytopsis*, отнесенный ею к псилофитам. Однако Зеров (1972) считал, что талломы этих растений напоминают гаметофиты *Anthoceros*, хотя для окончательного решения об их систематической принадлежности, по его мнению, необходимо изучить взаимоотношение спороносных выростов и розетковидных талломов. Позже также и Ищенко (1975) склонялась к мысли о принадлежности этого рода к мохообразным. Затем на основе более детального изучения данное растение было причислено к печеночникам (Ищенко, Шляков, 1979). В действительности *Sciadophytopsis*, как считает Красилов (1983), скорее всего, является псилофитом. Это представление следует признать наиболее приемлемым.

Анцестральная форма антоцеротовых

При сопоставлении антоцеротовых по морфологическим

признакам с некоторыми растениями из девонских отложений мы уже затронули в известной мере вопрос об анцестральных формах данных бриофитов. Однако вопрос об эволюции этой группы гораздо шире и его следует коснуться еще в некоторых иных аспектах.

В свете вышеизложенного едва ли следует сомневаться в чрезвычайно большой древности генетических корней современных антоцеротовых, нисходящих, как мы полагаем, к особой группе первичных архегониат и далее, быть может, к какой-то группе зеленых (прохаровых) водорослей. Это в известной мере отвечает взглядам Шустера (Schuster, 1979, 1984с), Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1986), Дакетт (Duckett, 1986).

Только характер чередования ядерных фаз и их взаимосвязь у антоцеротовых сближают эту группу с другими бриофитами, также как и некоторое конвергентное сходство по одним признакам со мхами и такакиевыми, по другим – с печеночниками, а по третьим – с трахеофитами. Немногие морфологические и функциональные признаки общие для всех бриофитов, однако они могут быть вызваны, вероятно «бриофитным» уровнем организации, т.е. господством в цикле развития гаметофита.

Своеобразие антоцеротовых послужило источником двух альтернативных предположений о генетических отношениях антоцеротовых: их рассматривали либо как производное от риниофитов или же от других древних растений с независимым от гаметофита спорофитом (Heintze, 1927; Jennings, 1928; Scott, 1929; Козо-Полянский, 1947, 1949; Тахтаджян, 1950, 1953, 1956; Schuster, 1966, 1979, 1984с; Шляков, 1975б; Miller, 1982; Smith, 1986; Thomas, 1988), либо как исходные формы птеридофитов (Underwood, 1984; Wettstein, 1903; Holloway, 1921; Campbell, 1925, 1940; Smith, 1938, 1955). Некоторых представлений тех или иных данных авторов мы касались уже в известной мере ранее.

Вышеупомянутые представления Шустера (Schuster, 1966, 1977, 1979, 1981, 1984с) о характере взаимосвязей спорофита и гаметофита у мохообразных, о возможности повторного «эпифитизма» спорофита на гаметофите особенно касаются антоцеротовых, так как их спорофит, обладая значительной автотрофностью, способен в принципе даже произрастать независимо от материнского гаметофита. Вместе с тем в эксперименте спорофит может быть на гаметофите и паразитом.

Доказательство Христенсена (Christensen, 1954), считающего, что автотрофные растения не могли произойти от паразитного спорофита мохообразных, едва ли само по себе убедительно в свете изложенного ранее.

Нами уже отмечалось, что вероятная вторичность пластинчатого гаметофита у некоторых папоротниковых может в какой-то мере служить косвенным доказательством производности и уплощенного талломного гаметофита у мохообразных. Это, на наш взгляд, относится и к антоцеротовым.

Быть может, какой-то интерес в таком плане представляет установленное в результате выращивания в условиях высокой влажности перевернутого таллома *Megaceros* образование ризоидов как на его дорзальной, так и вентральной поверхности, что указывает, согласно Рензалия (Renzaglia, 1978), на потенциальную способность всех эпидермальных клеток образовывать ризоиды. Данный автор отмечает способность всех клеток прорастающей споры развиваться в ризоиды. В такой связи ризоиды часто образуются на всех сторонах таллома.

Данное явление, по крайней мере, не противоречит происхождению уплощенного таллома антоцеротовых из вальковатого гаметофита предшествующих форм. Это предположение обосновывал Козо-Полянский (1941, 1965), о чем отчасти уже

упоминалось выше. Он (1965), в частности, указывал, что расположение половых органов не только с верхней стороны гаметофазы антоцероса, но и с нижней, а также форма ее в молодости свидетельствуют о том, что отроги тела когда-то были цилиндрическими.

В заключение данный автор отмечает, что антоцерот, возможно, в обеих фазах есть теломное растение, в гаметофазе – с явлениями упрощения.

В отличие от Козо-Полянского, считавшего, что тело гаметофазы, возможно, есть не слоевище, а упрощенный слоевищеподобный синтелом, А.П. Хохряков (1982) относит антоцерос к тканевому уровню, или ступени полимеризации, а далее, как он отмечает, следуют листостебельный гаплобионтный уровень, теломные растения и, наконец, синтеломные. Воззрение Козо-Полянского предпочтительней, поскольку оно базируется на историческом подходе.

Здесь сделана попытка проследить процесс формирования современного морфотипа антоцеротовых. Приемлемо, в частности, его доказательство (на примере псилопта) о большем морфологическом сходстве гаметофита и спорофита наземных растений в начале их эволюции, чем в настоящее время. Это подтвердилось с открытием гаметофита у псилофитов. Кроме того, в статье А.П. Хохрякова не прослеживается исторический подход и при отнесении тех или иных морфотипов печеночников к объемному или листостебельному гаплобионтному уровням полимеризации. По крайней мере, часть форм слоевищных печеночников вторично относительно литостебельных. У бриевых мхов в отличие от листостебельных печеночников в перми существовали формы с черешковыми и сидячими листьями. В такой связи по существу в принципе противопоставление возможностей морфогенеза форм гаплоидной и

диплоидной природы (гаметофита и спорофита) едва ли оправдано.

Вообще гаметофит у антоцеротовых, вероятно, действительно, сильно упрощен – состоит из почти совершенно одинаковых клеток даже без обособленного эпидермиса. Дифференциация срединного ребра у таллома *Dendroceros*, скорее всего, вторичное явление, вызванное эпифитным образом жизни. По наличию срединного ребра у таллома с *Dendroceros* конвергирует часть слоевищных юнгерманиевых, в том числе преимущественно эпифитные представители рода *Metzgeria*.

Шустер (Schuster, 1966), исходя из того, что условия наземной среды в раннем палеозое (ордовик, силур) были, вероятно, значительно более суровыми, чем в настоящее время, считает сомнительным предположение о возможности выживания в таких условиях нежных растений сходных с *Anthoceros* или со *Sphaerocarpaceae*, которые обычно рассматриваются как самые примитивные, близкие к водным предкам. С данной точкой зрения нельзя не согласиться. По мнению Шустера, скорее всего, это были растения с крепким, вальковатым, безлистным гаметофитом паренхиматозного строения, сходным со спорофитом *Horneophyton* или *Rhynia*.

В дальнейшем Шустер (Schuster, 1984c) несколько видоизменяет свою позицию в отношении структуры гаметофита предка антоцеротовых. По его мнению, как форма апикальной клетки, так и отсутствие слизевых папилл не предполагают даже того, что такой гаметофит был радиально – симметричным; тем более ничем не подтверждается предположение о происхождении его от листовного анцестрального типа. Вместе с тем возможным веским доказательством радиальной симметрии, вертикального роста гаметофита Шустер считал широкое распространение у него устьиц. Однако последнее – всего лишь артефакт. Допускается также, что

прежде крупный, паренхиматозный гаметофит с устьицами и воздушными камерами мог поддерживать более сложные спорофиты – возможно даже разветвленные с вертикальными верхушками осей. Последнее представляется нам весьма сомнительным.

Впоследствии возрастание сухости среды, по Шустеру (Schuster, 1966), привело к распростертому произрастанию вальковатого гаметофита с преобразованием его в уплощенное слоевище, дериватом которого и является гаметофит современных антоцеротовых. Это представление разделяется и нами.

По мнению Тахтаджяна (1954), в спорофите антоцеротовых можно различить некоторые очень примитивные, почти «псилофитовые» черты. Данный автор отмечает, что на ранней стадии развития спорофит антоцеротовых как бы рекапитулирует проводящие способности стелы спорофита псилофитового предка. Однако все эти признаки, как мы считаем, могут быть наследием форм менее специализированных, чем орестовия, характеризовавшихся постоянной связью спорофита с гаметофитом, как нами отмечено выше.

Факт способности спорогона антоцеротовых к самостоятельному произрастанию, как и пример с *Actinostachys*, не вполне доказательны для предположения о вторичности «эпифитизма» спорофита у мохообразных. Напротив, известны случаи утраты у папоротников спорофита. Если основываться на современной организации антоцеротовых, то по интегральному комплексу признаков и их характеру данные бриофиты – первичные диплогапобрионты.

Вообще оценка характера связи спорофита с гаметофитом у мохообразных как эпифитизма диплофазы едва ли отражает истинную сущность этой связи. Между данными фазами жизненного цикла бриофитов исторически сложилась разносторонняя функциональная

зависимость, базирующаяся на тех отношениях питания и развития с гаметофитом, которые выработались, надо полагать, еще у первичных архегониат вследствие амфибийного образа жизни их предков.

Н. Тизини и В.Р. Филин (1991) полагают, что спорогон и гаметофит мхов представляют собой единый с функциональной точки зрения организм, разные по происхождению части которого коррелятивно связаны между собой. Это несомненно.

Пожалуй, у мохообразных спорофит вместе с материнским гаметофитом образует единый адаптивный комплекс, что нельзя свести ни к эпифитизму, ни к паразитизму. По крайней мере, у разных таксонов то и другое выражено в различной степени, на что указывал Мейер (1958).

Не исключено, что освоение новой экологической арены (вневодные местообитания) вело к более или менее однотипным преобразованиям предшественников высших растений, т.е. к конвергенции. Это особенно должно было касаться ключевых признаков – функционального типа, генеративных органов и мейоспор. Несколько большая свобода выбора имела, по-видимому, в отношении морфологии вегетативного тела, как гаметофита, так и спорофита, вследствие чего могло происходить сложное переплетение явлений конвергенции и дивергенции с участием редуccionных процессов.

Особенности онтогенеза гаметангиев у современных антоцеротовых и признаки организации ископаемых среднедевонских бителяриевых указывают на исторически раннее погружение гаметангиев в ткани гаметофита. Это, в свою очередь, предполагает известное приближение признаков организации гаметофита анцестральных форм антоцеротовых к таковым предков сосудистых растений. Следовательно, гаметофит предка антоцеротовых первоначально мог иметь восходящие, до вертикальных

цилиндрические, вильчато ветвящиеся оси (рисунок 3) с образованием гаметангиев экзогенно и акропетально, закладывающихся в непосредственной близости от верхушечной тогда еще, возможно, трехсторонней клетки. При этом гаметофит мог обладать устьицами типичного для высших растений строения, вентилирующей системой, развитой ассимиляционной тканью и примитивным проводящим пучком.

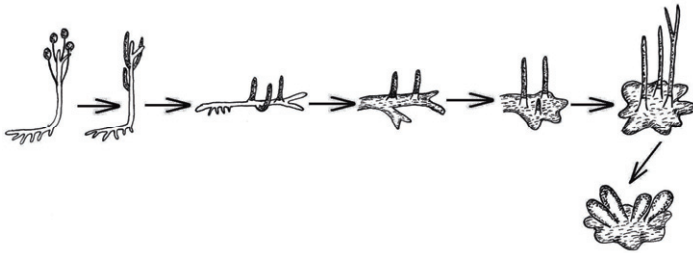


Рисунок 3 – Трансформация морфотипа гаметофита и спорофита при формировании антоцеротовых и последующая специализация их спорофита

Впоследствии такой гаметофит, как мы считаем, претерпел трансформацию в бителяриеподобную в какой-то мере систему (совместно со спорофитом), а затем подвергся уплощению и упрощению внутренней структуры (рисунок 3).

Основа для тесной связи спорофита с гаметофитом у антоцеротовых способна была возникнуть как следствие непосредственного прилегания брюшка архегония к тканям гаметофита. Отсюда и сходство морфологического контакта спорофита с гаметофитом у антоцеротовых и псилотовых, превышающая степень сходства в этом отношении с другими бриофитами.

Установление тесного контакта спорофита с гаметофитом оказалось, вероятно, особенно важным при переходе к

самостоятельному существованию, позволяя максимально использовать ресурсы материнского гаметофита вплоть до полного его истощения. Скорее всего, спорофит у предка антоцеротовых в свое время не имел физической возможности установить непосредственный контакт с субстратом (почвой), вследствие чего шансы на его независимость не реализовались.

Как мы полагаем, очень рано в ходе эволюции с осложнением экологической ситуации (возрастание опасности иссушительного стресса в условиях вертикального положения осей гаметофора) давление отбора при отсутствии у гаметофора внешних защитных структур (кроме выделяемой клетками его слизи) привело к переходу от экзогенного формирования антеридиев к эндогенному, тогда как архегоний, имея поверхностное происхождение, фактически подвергся погружению в ткани гаметофора, чему могло способствовать непосредственное прилегание его брюшка к вегетативному телу родительского гаметофита. Вместе с тем претерпело трансформацию и направление первого деления зиготы – от прежнего горизонтального на вертикальное. Это способствовало упрочению связей спорофита с родительским гаметофитом, что повлекло за собой преобразование в формировании эмбриона, в частности альтернативное изменение направления инициального деления зиготы и трансформацию интеркалярной меристемы спорофита в базальную. Однако, согласно А.Д. Потемкину (2007), именно такое первое деление зиготы определяет принципиальную особенность организации спорофита, по-видимому, вызванную строгим характером расположения органелл в зиготе – у печеночников и мхов он более менее радиально-симметричной, а у антоцеротовых – билатерально симметричный. Этот признак у антоцеротовых расцениваем как вторичный. О том, что меристема у спорофита антоцеротовых достаточно лабильна, свидетельствует

изменение в характере ее функционирования – от индетерминантного к ограниченному, детерминантному у более специализированных форм *Notothylas*, где это продиктовано особыми условиями среды.

Произошла трансформация в расположении архегониев, вероятно, позволила и спорофиту изменить направление адаптациогенеза. Его интеркалярная меристема первоначально (Schuster, 1984c) отклоняла вверх клетки, из которых дифференцировалась коробочка с ограниченным ростом, раскрывавшаяся при созревании, скорее всего, четырьмя продольными створками (щелями), а к основанию – клетки, из которых образовывалась массивная ножка спорогона (рисунок 4). С изменением характера расположения архегониев приобретший иное направление отбор мог привести (Schuster, 1984c) к прогрессирующему снижению активности меристемы по формированию ножки спорогона, что способствовало более гарантированному протеканию ранних стадий развития эмбриона под защитой структур гаметофита (в частности, благодаря формированию особой обертки у основания спорофита).

Одновременно давление отбора могло побудить компенсационные возможности спорофита, направленные на более обеспеченное распространение спор, ухудшавшиеся с утратой ножки спорогона. Как мы предполагаем, по существу, прекращение деятельности интеркалярной меристемы по формированию ножки спорогона должно было усилить ее активность в отношении развития коробочки, чему также способствовала тесная интеграция стопы с гаметофитом, что и привело к недетерминированному росту спорофита за счет базальной меристемы (рисунок 4).

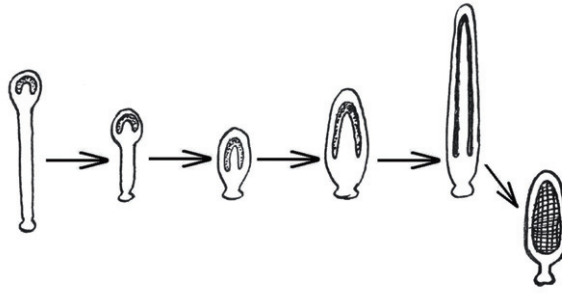


Рисунок 4 – Формирование морфотипа спорогона у антоцеротовых и его трансформация как проявление дегенерации вегетативных структур

Следует отметить, что у сфагновых и андреевых мхов колонка паренхиматическая, подобна таковой бителяриевых, т.е. колонка мхов, возможно, удерживает более ранние филогенетически признаки строения, чем колонка у антоцеротовых.

Вообще преобразование интеркалярной меристемы спорофита в базальную могло быть, как уже отмечалось, адекватным условиям экологического вакуума в раннем палеозое (ордовик – силур – девон) на суше при мягком океаническом климате. В этой связи следует предположить, что асинхронное образование спор среди древнейших архегоният было более распространено. Такой способ роста спорофита наряду с экологическим преимуществом позволял ему установить наиболее тесную связь с материнским гаметофитом, что могло естественно вытекать из прежней гаплоидности анцестральных форм архегоният. Однако допустимо и альтернативное предположение, что пионерный образ жизни у антоцеротовых вторичен.

Одним из не вполне достоверных свидетельств значительного распространения у спорофита мохообразных базальной меристемы, по-видимому, может служить *Notothylicites filiformis*, относимый к концу мезозоя, т.е. к геологически гораздо более позднему времени,

чем то, из которого известны бителяриевые. Однако судить по способности к асинхронному образованию спор о генетическом родстве различных крупных таксонов трудно, так как здесь не исключен однонаправленный морфогенез (аналогия, конвергенция), вызванный требованиями сходной экзогенной среды.

Если исходить из особенностей развития спорофита мхов, прежде всего, сфагновых, учитывая особую сложность его онтогенеза и то, что колонка здесь, вероятно, удерживает некоторые филогенетически более ранние признаки, при известном сходстве отдельных важных черт морфогенеза и морфологии коробочки антоцеротовых и мхов, то можно допустить наличие большего сходства по характеру онтогенеза спорофита у дальних предшественников антоцеротовых и мхов (Roth, 1969), чем у современных их форм. Если к тому же базироваться на представлении о первичности той структуры архегония, которая присуща печеночникам и мхам (архегоний снабжен ножкой), то редуцированность архегония у антоцеротовых и особенно у сосудистых растений должна носить производный характер, способствующий процессу установления более тесного контакта эмбриона с материнским гаметофитом. Тогда придется признать, по крайней мере, начальный этап эмбриогенеза, наблюдающийся у мхов, анцестральным в какой-то мере для ранних амфибийных предшественников высших растений вообще.

Упомянутые выше наши предположения о генезисе структуры архегония у древнейших архегониат существенно отличны от представления (Козо-Полянский, 1941), что из типа архегония антоцеротовых могут быть выведены, с одной стороны, тип архегония печеночников и мхов, а с другой – тип архегония сосудистых растений, т.е. тип архегония антоцеротовых здесь признается наиболее древним, а нами – промежуточным.

Именно у архегониев мхов и печеночников, по нашему представлению, в наибольшей мере сохраняется преемственная связь по структуре с гаметаангиями предшественников высших растений, нисходящих во времени к однотипности морфологического строения мужских и женских гаметаангиев некоторых предков харовых водорослей (рисунок 5). К тому же у такаиевых наблюдается наиболее примитивное размещение гаметаангиев на стебле, что известно также у части печеночников (калобриевые и некоторые другие) и сохранилось даже у отдельных представителей наиболее продвинутой группы мхов – *Bryopsida* (беспорядочное, независимое от листьев расположение генеративных органов). Это также явное проявление дальней преемственности в эволюции высших растений.

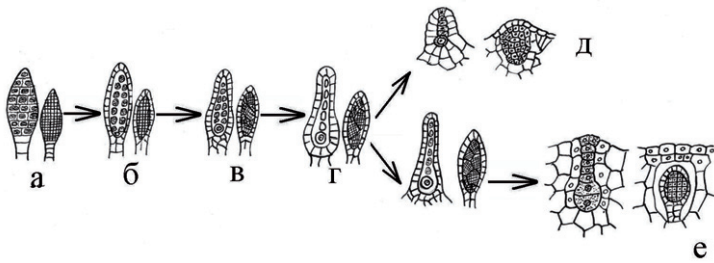


Рисунок 5 – Эволюция морфотипа генеративных органов при формировании высших растений и дивергенции их на основные таксоны (а – многокамерные гаметаангии водорослей; б-в – формирование архегония и антеридия; г – архегоний первичных архегоният (печеночников и мхов) д – генеративные органы трахеофитов; е – генеративные органы антоцеротовых)

В связи со всем этим не исключено, что у предковых форм антоцеротовых первоначальный рост эмбриона являлся апикальным с дальнейшим вычленением в ходе онтогенеза интеркалярной меристемы, ответственной, с одной стороны, за базипетальное развитие нижней части ножки и стопы, а с другой – акропетально верхней части ножки и основания коробочки. Впоследствии в процессе эволюции инициальной формы антоцеротовых функция

роста спорофита все более утрачивалась верхушечным апексом и усиливалась за счет интеркалярной меристемы. Последняя в связи с тенденцией повышения степени защиты генеративных органов вегетативными тканями гаметофита, а именно «погружением» архегония в его ткани, перешла исключительно к односторонней деятельности по неограниченному нарастанию коробочки, прекратив вообще формирование ножки в обоих направлениях.

Произошедшее у исходных форм антоцеротовых увеличение длительности существования спорофита в связи с перестройкой его меристематической системы можно рассматривать как возрастание удельного веса диплофазы в цикле развития, своего рода «эволюционный шаг» к повышению степени автономности (относительной независимости) спорофита. Однако полная независимость спорофазы была достигнута только у предков сосудистых растений (гаплоидные) в условиях еще большей степени интеграции архегония с прилежащими тканями гаметофора, чем у антоцеротовых.

Таким образом, согласно нашему предположению, в данном аспекте первичным у предшественников бриофитов (ордовик – силур – ранний девон) следует признать апикальный рост эмбриона, тогда как интеркалярный – более позднего происхождения, первоначально вспомогательный и, наконец, рост посредством базальной меристемы является дериватным от интеркалярного с прекращением активности верхушечного апекса. Отсюда следует, что исходный тип онтогенеза спорофита у всех мохообразных мог быть более или менее сходным. Однако вся эта последовательность, вероятно, способна была осуществляться у бриофитов исторически очень рано.

Согласно Зерову (1972, с. 239), трудно представить себе причины и пути перемещения меристемы из основания спорогона на его верхушку, как трудно также допустить, что строение спорогона

антоцероса, в качестве исходной формы папоротникообразных, сохранилось без существенных изменений со времени раннего палеозоя.

О первоначальности в процессе эволюции мохообразных апикального способа роста эмбриона косвенно свидетельствует инициальный этап онтогенеза спорофита у мхов. Кроме Рота (Roth, 1969) изучением эмбриогенеза у мхов занимались и другие авторы (Kienitz-Gerloff, 1878; Glime, 1963; Матасов, 1986, 1991). Последний вносит в познание данного процесса некоторые уточнения. Матасов В.И. (1991) отмечает, что у эмбриона мхов с возрастанием активности сетамеристемы (интеркалярной меристемы – Г.Р.) постепенно уменьшается интенсивность делений нижней апикальной клетки до их прекращения, а деятельность верхней апикальной клетки ослабевает. Уже в этом, по нашему мнению, заключается потенциальная возможность перехода основной функции эмбриона к вставочной меристеме.

Однако резкий контраст в характере первого деления зиготы у антоцеротовых (продольное), с одной стороны, и мхов и печеночников (поперечное), с другой – вызывает, на первый взгляд, некоторое сомнение в допустимости экстраполяции особенностей эмбриогенеза мхов на процесс эмбриогенеза у предков антоцеротовых. Это сомнение заключается в том, что поперечное деление, скорее всего, направлено на удлинение прорастающей зиготы, а продольное – на ее расширение, т.е. последнее сразу же ведет к упрочнению связи с материнским гаметофитом, что лишь реализует повышенные возможности контакта эмбриона с последним, обусловленные характером соединения архегония с прилежащими вегетативными тканями гаметофита у антоцеротовых (у них удлинение спорофита достигается в основном за счет неограниченного роста коробочки).

При всем этом, как уже отмечалось выше, в ходе более ранней эволюции предшественников антоцеротовых нельзя исключить возможности того, что их архегоний первоначально был снабжен ножкой, как и антеридий (большое сходство первичного плана строения генеративных органов). В таком случае первое деление зиготы вполне могло быть поперечным (точнее иным и быть не могло), как у мхов и печеночников, а коррелятивно связанный с ним рост эмбриона – апикальным, затем дополнившимся в ходе эволюции онтогенеза интеркалярным. В предшествующий этому период рост эмбриона мог быть только апикальным, но тогда, вероятнее всего, ножка у спорофита еще не дифференцировалась и он состоял лишь из стопы и спороносной части (вначале с необособленной, а затем уже с обособившейся в споровый мешок спорогенной тканью). В данном аспекте спорофит антоцеротовых (кроме редуцированных форм) по своей структуре являет в известной мере как бы реверсию к облику спорофита очень дальних предшественников бриофитов и вообще высших растений (рисунок 2 и 4). В этом смысле, как и по структуре пластид, антоцерос (s.l.) производит впечатление весьма древней формы среди высших растений, сопоставимой даже с ланцетником среди объектов зоологии.

Резкая гетеробатмия признаков строения как спорофита, так и гаметофита у антоцеротовых, сильно осложняя задачу теоретического воссоздания исходной формы, тем не менее, позволяет в свете полученных к настоящему времени данных считать уникальность организации у антоцеротовых следствием сочетания продвинутых и примитивных черт. Все это не составляет непреодолимого препятствия для предположения о значительно большем сходстве инициального, очень древнего морфотипа как гаметофита, так и особенно спорофита у всех групп мохообразных (антоцеротовых, мхов и печеночников).

Вообще же вычленение после исходного апикального способа роста зоны роста в интеркалярной или базальной частях какого-либо развивающегося органа не составляет исключения лишь для спорофита мхов. Например, рост листа у многих печеночников осуществляется вначале только апикально, а затем в ходе онтогенеза за счет ростовой зоны в его основании. По-видимому, биологическая сущность вставочной меристемы – в обоюдной активности в двух противоположных направлениях, а редукция ее деятельности в одном из этих направлений, следовательно, должна расцениваться уже как вторичное состояние.

Черты аналогии антоцеротовых с другими высшими растениями и адаптиогенез этой группы бриофитов

Сходство антоцеротовых с другими высшими растениями кроме характера смены ядерных фаз в цикле развития носит как бы порционный характер. В биохимическом отношении антоцеротовые, как уже отмечалось, более сходны со мхами и трахеофитами (группы с более развитым спорофитом), чем с печеночниками (спорофит носит упрощенный характер). В морфологическом аспекте у них наблюдается сочетание как будто бы «примитивного» гаметофита с «продвинутым» спорофитом.

Если по структуре спорофита антоцеротовые в основном ближе ко мхам, то по внешнему облику гаметофита и некоторым другим признакам его они конвергируют с печеночниками из подкласса *Jungermanniiidae* (простые слоевищные формы гаметофита).

По морфологии протонемы антоцеротовые также напоминают некоторые печеночники (преимущественно юнгерманиевые).

По нашему мнению, исходной у антоцеротовых могла быть

нитевидная протонема (как у мхов), а ее метаморфозы привели к конвергенции с протонемой печеночников. Отсюда не исключено, что древнейшие антоцеротовые первоначально по экологической канализации были ближе ко мхам и трахеофитам, чем к печеночникам, о чем свидетельствует и большее биохимическое сходство первых трех групп.

Известная конвергенция в отношении облика протонемы и гаметофора у антоцеротовых с юнгерманниевыми печеночниками может служить отражением их дальнейшей эволюции в тропических (лесных) местообитаниях. В связи с этим важное значение приобрело, видимо, поглощение влаги всей поверхностью тела как протонемы, так и гаметофора, что особенно важно при обеспечении преимущественно за счет атмосферной влаги и диффузного поступления воды из промежутка между слоевищем и субстратом в условиях некоторого затенения (лесные сообщества).

Полагаем, что следствием вхождения во влажные тропические леса и снижения значимости субстрата как источника водно-минерального питания могло явиться уменьшение толщины и размеров слоевища, дегенерация и типичного эпидермиса, редукция слабо развитой стелы, общее значительное упрощение структуры гаметофита, преобразование части клеток спорогенной ткани в «питательные».

Следует упомянуть, что у печеночников, как и у антоцеротовых, коробочка также вскрывается одной, двумя, но обыкновенно четырьмя щелями. Однако такие общие черты не есть признак родства, а скорее всего лишь следствие геометрических и физико-механических ограничений путей решения сходных функциональных задач (по Левиной, 1974).

В процессе дальнейшей эволюции, вероятно, под влиянием конкурентного давления других растений или скорее угнетающего

воздействия лесной подстилки, или же неблагоприятности болотистой почвы антоцеротовые перешли либо к пионерному (на почвенных обнажениях), либо к политоппному, либо к эпифитному образу жизни.

Предположительно антоцеротовые первоначально произрастали на достаточно влажной обнаженной почве в низменных тропических областях, но затем проникли в горы и области с умеренным климатом.

В процессе адаптации к определенным экологическим условиям антоцеротовые подвергались дифференциации и специализации. По Рензалия (Renzaglia, 1978), нельзя не видеть влияния среды на признаки как их гаметофита, так и спорофита.

Антоцеротовые, несомненно, – одна из наиболее интересных групп бриофитов в их эволюционной истории. Здесь следует еще раз коснуться вопроса, вызывающего самые противоречивые предположения. Это как бы промежуточное положение антоцеротовых по определенным признакам между собственно бриофитами (печеночники и мхи) и сосудистыми растениями.

К настоящему времени вопрос этот упростился. Как отмечает Шляков (1957), взгляды о происхождении папоротникообразных и, следовательно, всего ствола сосудистых высших растений от мохообразных через антоцеротовые (Campbell, 1925, а затем Smith, 1938, 1955) убедительно раскритикованы Зеровым (1945, 1951, 1971). Их неприемлемость обосновывает и Шустер (Schuster, 1966, 1972, 1984с). Особенно очевидно это на ультраструктурном уровне (Steer, 1985, Duckett, 1986).

Нами же обосновывается и отказ от противоположного представления о происхождении антоцеротовых от псилофитоподобных растений, в том числе и о наличии у предка первых изоморфной смены поколений.

Следует признать наиболее естественными такие эволюционные пути: 1) от выработки эмбриофитности форм высших растений через

приобретение спорофитом автотрофности к его самостоятельному образу жизни или же, 2) сохранение постоянной связи спорофита с гаметофитом и удержание в известной мере первым автотрофности с тенденцией дальнейшего снижения ее вплоть до почти полной утраты. Среди высших растений имеются формы (некоторые печеночники) практически почти полностью утратившие вегетативную часть спорофита, т.е. здесь произошло как бы известное приближение к тому исходному состоянию предшественников архегониат, когда диплофаза была представлена, скорее всего, только зиготой.

Несмотря на убедительность доказательств о филогенетической обособленности антоцеротовых, нельзя умалять значимости для филогенетических построений признаков сходства, например, между антоцеротовыми и трахеофитами. В действительности, уход от поисков иллюзорных гомологий открывает новые возможности на путях сравнительного анализа аналогий, конвергентных явлений в различных группах высших растений.

В этой связи уместно упомянуть указание Нейдхард (Neidhard, 1979), что антоцеротовые в отношении особенностей спорогенеза характеризуются смешанными признаками, которые они разделяют с мхами, маршанциевыми и сферокарповыми, метцгериевыми и юнгерманниевыми, но общие черты в каждом случае различны. Данный автор отмечает, что если искать возможных предков семенных растений среди мохообразных, то ими могут быть, очевидно, только представители антоцеротовых, которые имеют много общего со сперматофитами по структуре их спор.

Наряду с этим у антоцеротовых сходно, как и у трахеофитов, брюшко архегония непосредственно прилегает к клеткам ткани слоевища, не имеющим отношения к начальной клетке архегония; вообще по способу деления архегониальной начальной клетки антоцеротовые проявляют большее сходство с низшими сосудистыми

растениями, чем с мхами или печеночниками; погруженные гаметаангии, происходящие из гиподермальных клеток, известны у папоротников и близких к ним растений, но не у остальных бриофитов; на первой стадии онтогенеза гаметофит антоцеротовых проявляет поразительное сходство с молодыми проталлиями определенных папоротников из порядка *Filicales* (*Polypodiales*); дихотомическое ветвление, присущее гаметофиту антоцеротовых, представлено у спорофитов плаунов, папоротников и псилофитов, но не доказано у других мохообразных; спорофит у антоцеротовых снабжен интеркалярной (базальной) меристемой и характеризуется значительной автотрофностью; по своей общей структуре стопа спорофита у антоцеротовых ближе к стопе некоторых низших сосудистых растений (тмезиптерис), чем к стопе у других бриофитов; ранний эмбриогенез антоцеротовых наиболее тесно сходен с таковым лептоспорангиальных папоротников (последнее, а также сходство псевдоэлатер по их роли с трабекулами папоротников (*Selaginella*) отмечает Crandall-Stotler (1984). Кроме того, ранние стадии развития спорофита у *Notothylas javanicus* удивительно напоминают спорогонии *Horneophyton* (Тахтаджян, 1956). Известно и химическое сходство антоцеротовых с трахеофитами (птеридофитами), в частности, по метаболизму D-1 и L-метионина. Наконец, по длительности продуцирования спор одним и тем же спорофитом антоцеротовые более близки к трахеофитам (птеридофитам), чем другие мохообразные.

Из этого ряда признаков мы склонны особо выделять непосредственное прилегание брюшка архегония к ткани слоевища как имеющее, по всей вероятности, существенные последствия. Такого рода контакт архегония с тканью слоевища, по-видимому, способствовал, как уже отмечалось, установлению наиболее тесных физиолого-морфологических связей эмбриона спорофита с

материнским гаметофитом. У предков трахеофитов это оборачивается парадоксом, выступая в качестве предварительного условия перехода спорофита к самостоятельному существованию.

Учитывая сходство особенностей контакта спорофазы с диплофазой у трахеофитов и антоцеротовых, уже не столь случайным предстает явление наиболее тесного сродства последних с некоторыми представителями первых (лептоспорангиальные папоротники) в отношении раннего эмбриогенеза. Более того, эта конвергенция, возможно, проявляется и далее – в процессе спорогенеза, находя свое выражение в сродстве по ряду признаков структуры спор антоцеротовых со сперматофитами.

Известное приближение антоцеротовых к трахеофитам (птеридофиты) по результату одного оплодотворения относительно продуцирования спор также, по нашему предположению, обязано в конечном итоге тесному контакту спорофита с гаметофитом, создающему возможность для длительного и непрерывного функционирования базальной меристемы.

Сочетание в организации антоцеротовых «бриофитных» и «птеридофитных» признаков указывает, пожалуй, не на меньшую в сравнении с другими мохообразными, как полагает Шустер, а на большую в каком-то отношении синхронность дифференциации данной группы с птеридофитами. Все эти наши предположения – результат «взвешивания» филогенетической значимости признаков.

Уникальное сочетание разновременных по происхождению признаков в одном типе организмов (гетеробатмия) дает, во всяком случае, основание ожидать сохранения и чрезвычайно древних структурно-функциональных особенностей. Здесь следует упомянуть также предположение (Schuster, 1977), что антоцеротовые, возможно, наименее модифицированы как структурно, так и метаболически от предполагаемых предков. Мейер (1916) справедливо считал, что

антоцеротовые имеют свои корни в формах более древних, чем предок печеночников.

Нельзя не согласиться с Мейером (1947), особенно в свете современных представлений, в том, что ряд специфических особенностей антоцеротовых (наличие хроматофора в клетках, положение и развитие половых органов и особенно строение и развитие спорогона) заставляют смотреть на них как на самостоятельную, независимую от печеночников филогенетическую линию. Однако почти все эти признаки (кроме первого) могут носить, как мы полагаем, вторичный характер.

Вместе с тем у некоторых производных антоцеротовых (*Notothylas*) продолжительность функционирования базальной меристемы спорофита сокращается, становится ограниченной.

При этом наряду с другими морфологическими изменениями у спорофита образуется короткая ножка, что может быть истолковано как некоторая реверсия к исходному строению спорофита (рисунок 4). Такая реверсия, вероятно, связана с известным ослаблением господства доминантных генов, ответственных за программу морфогенеза спорообразующей части спорофита. Присущее же *Notothylas* явление формирования спорогенной ткани из эндотекция при дегенерации стерильной колонки представляет собой как бы определенное приближение к организации коробочки у печеночников.

Вследствие лучшей, чем у печеночников, защищенности гаметангиев у предков антоцеротовых, не исключено, что переход от прямого осевого морфотипа к распростертому, уплощенному произошел у них, в общем, исторически позже в сравнении с печеночниками.

Хроматофоры предков антоцеротовых могли в известной мере явиться соответственно исходной основой для исторического развития множественных мелких хлоропластов в клетках у более

продвинутых групп (рисунок 1). Допустимо предположение, хотя и предварительное, что наличие интеркалярной меристемы является состоянием плезиоморфного свойства не только у антоцеротовых, мхов и птеридофитов, но также и у печеночников, хотя такая меристема у последних неизвестна. Однако это отсутствие мы рассматриваем как вторичный признак, связанный с очень ранней и полной ее редукцией на общем фоне широкого развития редукционных процессов спорофита у древних печеночников.

Вслед за Шустером (Schuster, 1984с) мы склонны особое филогенетическое значение придавать билатеральной симметрии сперматозоидов (они правозакрученные) у антоцеротовых как первичному признаку, полагая, что отклонение от нее, т.е. билатеральная асимметрия сперматозоидов (они левозакрученные) у печеночников и мхов – производное от этого, вторичное состояние. Следовательно, уникальность антоцеротовых среди бриофитов в смысле удержания некоторых наиболее древних признаков относится, прежде всего, к гаметофиту в связи с его возможной большей преимуществом от гаметофита исходных форм высших растений, чем спорофита. К данным признакам можно причислить наличие у антоцеротовых крупных, одиночных хроматофоров в клетках с пиреноидом и билатеральную симметрию сперматозоидов, а также способ выделения защитной слизи.

Как структуры, способствующие газовому обмену, устьица являются инновациями в даверсификации наземных растений. Наличие устьиц у *Leiosporoceros*, *Anthoceros* и *Folioceros* подкрепляет утверждение, что они плезиоморфны у антоцеротовых и могут быть гомологичными таковым у мхов и/или трахеофитов. Утрата устьиц может быть связана с модификациями в развитии спорофита (например, созревание спорофита в защитной гаметофитной обертке, где газовый обмен ограничен (*Notothylas*, *Dendroceros*), у *Megaceros* –

с обитанием в периодически затопляемых местах.

Достаточно древним наследием антоцеротовых от предковых форм может являться специфическая организация их спорофита, генезис которого, пожалуй, нисходит к раннему палеозою. Однако этой организации, несомненно, когда еще архегоний имел ножку, предшествовала более «моховая» его структура, т.е. тогда спорофит мог развиваться при сочетанном функционировании апикальной и интеркалярной меристем. Значит, структурно он состоял из стопы, ножки и коробочки, которая могла вскрываться 4-мя продольными швами с лопастями, расходившимися от верхушки. В коробочке имелась стерильная куполовидная колонка, образывавшаяся в эндотеции, и спорогенная ткань, возникавшая в амфитеции, которая шлемовидно покрывала колонку. Тогда и гаметофор мог быть радиально-симметричным, ортотропным. Затем в связи с нарастанием ксерического характера условий среды спорофит стал расти только за счет интеркалярной меристемы, а вслед за этим – базальной в виду дегенерации ножки у архегония. Это согласуется с представлением R.M. Schuster (1984с), что меристема у спорофита антоцеротовых, располагаясь ниже конечной коробочки, первоначально могла быть ответственной за увеличение вегетативного роста и только у современных групп ее функция была ограничена отделением спорогенной ткани.

Таким образом, древнейшими признаками у антоцеротовых являются билатерально симметричные правовращающие спермальные клетки и монопластидность клеток гаметофита и спорофита. Такой древний признак как одноклеточность ризоидов они разделяют с печеночниками, а формирование спорогенной ткани в амфитеции эмбриона – со сфагновыми мхами. Эти признаки могут рассматриваться как плезиоморфные у эмбриофитов.

Продвинутыми признаками у мохообразных можно считать

билатерально ассиметричные левовращающие сперматозоиды, полипластидные клетки, многоклеточность ризоидов, образование спорогенной ткани в эндотеции. Вместе с тем антоцеротовые характеризуются уникальным сочетанием плезиоморфных признаков с анаморфными. У их представителей имеются не только монопластидные, но и полипластидные клетки, а спорогенная ткань может образовываться также из эндотеция. Последнее свойственно и мхам, тогда как у печеночников спорогенная ткань образуется в эндотеции, а стерильная колонка отсутствует в отличие от коробочки антоцеротовых и мхов. Следовательно, по этим признакам спорофита печеночники продвинуты. Вообще структура их спорофитов носит вторичный, редуцированный по комплексу признаков характер относительно антоцеротовых и мхов. При этом следует уточнить, что наряду с образованием спорогенной ткани в эндотеции у антоцеротовых и мхов отмечена и редукция стерильной колонки как реакция на определенные экстремальные условия. В таком аспекте предположительно и редуцированный характер спорофита печеночников обязан адаптивному морфогенезу в определенных экстремальных для их исходных форм условиях экзогенной среды и, прежде всего, климата и связанной с ним степенью конкурентных отношений растений в сообществах. Пойкилогидричность как вторичное явление у эмбриофитов наиболее выражена у антоцеротовых и печеночников, особенно юнгерманиевых, но это результат их исторически ранней специфики адаптации к внешней среде.

Излишне искать решение вопроса глубоко, если оно, в сущности, лежит на поверхности. Это касается и эволюции антоцеротовых. Считают, что простое строение гаметофита антоцеротовых предполагает их возникновение от слоевищного предкового типа. Однако исходный морфотип антоцеротовых мог

быть и иным. Несомненно, у предка этой группы мохообразных спорофит первоначально, как и у мхов, имел апикальную, а затем интеркалярную меристему, то есть в результате ее обоюдного функционирования образовывались стопа, ножка и коробочка. Такой «мохового типа» спорофит был автотрофным и в этой связи формировался на верхушке ортотропной оси гаметофора. Тогда соответственно генеративные органы имели ножку и развивались на оси поверхностно. Этот предок имел проводящий пучок в оси гаметофора и у спорофита, а пойкилогидричность если и проявлялась, то слабо.

В дальнейшем из-за усилившегося испарительного стресса и отсутствия листовидных органов для сохранения гаманангиегенеза ортотропная ось гаметофора могла опуститься на субстрат, приобрела уплощенный характер, строение гаметофора упростилось. У архегония подверглась редукции ножка, в результате чего его брюшко приобрело непосредственный контакт с родительским гаметофитом и таким образом произошло своего рода погружение архегония в ткань гаметофита.

Слоевище первоначально могло быть сложным, но при выработке четкой пойкилогидричности упростилось, утратив внутреннюю дифференциацию, как это имеет место у современных антоцеротовых. Данные организмы, несмотря на сохранение части древних признаков и структур, не утратили значительную лабильность к воздействию экзогенных факторов.

Согласно новейшим данным (Duff et al., 2004, Stotler, Crandall-Stotler, 2005, Stotler et al., 2005, Duff et al., 2007) в составе антоцеротовых выделяется два класса: *Leiosporocerotopsida* с монотипным родом *Leiosporoceros* и класс *Anthocerotopsida*, содержащий остальные роды. Они классифицируются в следующей последовательности: порядок *Anthocerotales* с семейством

Anthocerotaceae (*Anthoceros*, *Folioceros*, *Sphaerosporoceras*), пор. *Nothotyladales* с сем. *Nothotyladaceae* (*Nothotylas*, *Phaeoceros*, *Hattorioceros*, *Mesoceros*), пор. *Phymatoceros* с сем. *Phymatocerotaceae* (*Phymatoceros*) и сем. *Dendrocerotaceae* (*Nothoceros*, *Dendroceros*, *Megaceros*, *Phaeomegaceros*).

Антоцеротовые, образующие своего рода филетический «мостик» от мохообразных к птеридофитам, по одним морфопризнакам проявляют сходство с мхами, по другим – с печеночниками, по третьим – с водорослевидными предшественниками эмбриофитов. Наличие крупной одиночной пластиды – признак, который разделяется с зелеными водорослями, но не имеет параллелей среди других эмбриофитов. Сходный пиреноид описан у некоторых линий водорослей (Nozaki et al., 2002). Единственная пластида с пиреноидом – плезиоморфное состояние у антоцеротовых. Их просто устроенное слоевище напоминает недифференцированные талломы юнгерманиевых, а спорогенная ткань по эмбриогенезу проявляет сходство со спорогенной тканью сфагновых мхов. Это по совокупности признаков – уникальные организмы.

В последнее время постулировалось, что антоцеротовые имеют более тесную связь с трахеофитами, что находит подтверждение в последовательности данных структурной геномики (Samigullin et al., 2002; Kelch et al., in press.). Однако полагаем, на основе анализа признаков организации антоцеротовых, что по своим генетическим корням они ближе всех других высших растений к первичным эмбриофитам и поэтому разделяют признаки с водорослями, другими мохообразными и трахеофитами.

В таком отношении как бы получает «второе дыхание» давнее предположение, что от антоцеротовых (точнее, их предков) происходят, с одной стороны, эмбриофиты-гаплонты, а с другой –

эмбриониты-диплонты.

В любом случае по строению спорофита антоцеротовые ближе к первичным архегониатам, чем печеночники, у которых спорофит сильно упрощен и достигает в этом изменении крайности. Возможно, их генетический потенциал далеко не исчерпан, чем они напоминают папоротники. Очень велика вероятность того, что простая макроструктура гаметофора у антоцеротовых вторична и ее образование может быть вызвано той экологической обстановкой (прежде всего, климатической), которой обязано и возникновение простого таллома у юнгерманниевых печеночников.

Признаки организации антоцеротовых, по-видимому, являются тем ключом, пользуясь которым можно продвинуться в решении некоторых сложных вопросов ранних этапов эволюции высших растений, что практически признают многие авторы. Выяснение структуры генеративных органов и спорофита таковых еще более смещает центр тяжести в указанном аспекте к антоцеротовым.

Однако за исключением спермальных клеток у антоцеротовых нет ни одной структуры, которая не могла бы подвергнуться изменению. Молекулярные свидетельства вместе с морфологическими указывают, что антоцеротовые – монофилетическая группа.

ПЕЧЕНОЧНИКИ (MARCHANTIOPHYTES)

Наиболее ранним подтверждением ископаемых наземных растений являются споры, предположительно сохранившиеся от древних печеночников, датируемые средним ордовиком (Wellman et al., 2003) или около 475 млн. лет тому назад.

По особенностям митоза (Steer, 1985), наличию ряда специфических органических соединений и химическому составу (Asakawa, 1985) печеночники выделяются среди всех высших

растений, а по структуре и особенностям развития характерных для них масляных телец (Duckett, 198) уникальны в растительном мире вообще. Сам факт их большего сходства по ряду вторичных химических соединений и химическому составу с бурыми водорослями, чем с зелеными, достаточно показателен.

Как отмечается (Renzaglia et al., 2007), печеночники – наиболее морфологически разнообразная и, вероятно, древнейшая линия мохообразных. Эта группа включает большое число четких, изолированных и поэтому таксономически проблематичных таксонов. Имеется шесть или семь крупных клад печеночников, которые включают 377 родов и около 5200 видов с наибольшим числом видов у *Jungermanniales* или листовенных печеночников.

Весьма сложный вопрос в эволюции мохообразных – происхождение печеночников. Как «наименее наземные растения» в связи с относительной примитивностью организации и вместе с тем с большой морфологической изменчивостью они уникальны. Это проявляется в эволюционной одноуровневости различных их форм роста (слоевищной и листостебельной) и их взаимной трансформации в ходе эволюции, сильной подверженности редукционным процессам, особенно спорофита, его однотипности у очень многих печеночников, усложнении и упрощении строения слоевищ, переходе от ортотропного характера произрастания к плагиотропному, стелющемуся и обратный процесс.

Вообще данные о биохимическом и химическом составе организмов (особенно в отношении соединений вторичного синтеза), по нашему мнению, проливают, в частности, свет на их образ жизни в историческом прошлом и помогают в какой-то мере выяснить параметры определенной экологической обстановки, в которой происходило формирование основных признаков организмов той или иной определенной группы, поскольку эти признаки представляют

ответную реакцию на давление среды обитания (адаптациогенез).

Древнейшие ископаемые формы печеночников

Как отмечено выше первые предполагаемые фоссилии (споры) печеночников относятся к среднему ордовику. Из позднесилурийских отложений Подолии (Украина) приводятся растения моховидного облика, которые объединены в род *Prehepaticites* (Ищенко, 1975), своим названием отражающие сходство с печеночниками и древнее происхождение данных остатков. Розетковидной формой слоевища, дихотомическим ветвлением они напоминают печеночники, особенно карбоновый *Hepaticites sp.*, а также род *Ricciopsis*. Однако из-за того, что у этих остатков неизвестно анатомическое строение и не выявлены ризоиды, нет достаточного основания для отнесения их к мохообразным (Партика, 1976). Невозможность определить систематическую принадлежность данных остатков отмечает также Красилов (1983).

Древнейший печеночник, известный из отложений верхнего девона – *Hepaticites devonicus* Hueber относят к слоевищным представителям порядка *Metzgeriales* подкласса *Jungermanniiidae*. Его сравнивают с *Metzgeria* и *Pallavicinia* (Hueber, 1961), с *Pallavicinia* (Schuster, 1964), а также с *Hymenophyllum* (Kuwahara, 1966). Последнее В.А. Красилов (1983) справедливо считает наиболее вероятным.

Из карбоновых отложений описано несколько видов печеночников, которые отнесены к *Metzgeriales*. Один из этих видов – *Treubites kidstonii* ранее считался сопоставимым с *Treubia* (Walton, 1925; Schuster, 1964), но более тщательное изучение показало, что *Treubites* связан не с *Treubiales*, а с подпорядком *Blasineae* порядка *Metzgeriales* (Schuster, 1981).

Остальные виды из карбоновых отложений напоминают некоторых представителей *Metzgeria*, *Riccardia*, *Pelliaceae*. Морфологическое сходство ископаемых форм с современными предполагает гораздо более раннее в сравнении с датировками этих фоссилий происхождение печеночников.

Из палеозойских отложений пока неизвестны какие-либо представители листовных *Jungermanniales*. Однако то, что к ним относятся более нежные печеночники, не позволяет сделать глубокие филогенетические выводы из таких фрагментарных палеозойских фоссилий, кроме того, что дифференциация типов уже достигла продвинутого уровня (Schuster, 1966). Также, вероятно, что сильно дорсивентральные уплощенные типы легче подвергались фоссилизации в отличие от пряморастущих типов с тонкими, нежными, однослойными и лопастными листьями (Krassilov & Schuster, 1984).

Здесь следует еще раз упомянуть девонскую, как бы переходную между водорослями и высшими растениями, форму *Protosalvinia*, проявлявшую некоторое сходство со слоевищными печеночниками, а также нижнедевонское проблематичное растение *Sporogonites*.

Ископаемые растения из среднего девона, отнесенные в работе Г.А. Ищенко, Р.Н. Шлякова (1979) к маршанциевым печеночникам, не считаются Красиловым (1983) бриофитами, что не лишено основания. Значит, едва ли оправдано соответственно и предположение Шлякова (1982) о зарождении подкласса *Marchantiidae* (с учетом среднедевонских ископаемых растений) не позднее силура.

По причине возможного очень древнего происхождения печеночников наблюдалась тенденция к выведению из них мхов и даже антоцеротовых. Ранее и нами разделялось предположение о генетических связях мхов с печеночниками (Рыковский, 1987в),

которое было распространено достаточно широко, но, как отмечает Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1986), обзор современных исследований показывает несопоставимость способов развития на всех стадиях цикла роста – от прорастания споры и до образования споры – у мхов и печеночников. Во всяком случае, очень ранняя самостоятельность эволюционного пути печеночников получает все большее косвенное подтверждение.

Печеночники как «наименее наземные» организмы среди бриофитов

На меньшую «степень наземности» печеночников относительно мхов и антоцеротовых обратил внимание Шустер (Schuster, 1966, 1979). По его мнению, мхи и антоцеротовые, характеризуясь гораздо более ранним высвобождением спорофита в ходе онтогенеза, являются в сравнении с печеночниками значительно более родственными древним представителям сосудистых растений в таком отношении и эволюция внутри данных групп отражает указанное отличие. Как отмечает Шустер (Schuster, 1984в), «по существу, спорофит у печеночников испытывает внешнее давление отбора только после свершения «факта» – созревания спор. Вследствие одновременности развития спор и последующего отмирания спорофита давление среды на него фактически отсутствует». Существенно предположение данного автора о том, что с ранней эволюции «погружения» спорофита ограничения размеров и сложности гаметофита (в конечном итоге из-за сохранения у него водного способа воспроизведения) передавались спорофиту.

По мнению R.M. Schuster (1966), укрытие спорофита под структурами гаметофита до созревания спор определяет значительное

однообразие и простоту его строения у печеночников. Действительно, это выводит спорофит из-под активного воздействия естественного отбора (факторов внешней среды). Однако для полного объяснения однообразия и особенно простоты строения спорофита у печеночников приведенного представления недостаточно. Полагаем, что это следствие однотипной реакции данных древних двуединых эмбриофитов на специфическое давление экстремальной внешней среды. Такое давление привело к своего рода ранней специализации гаметофита предка печеночников, за которой последовала их широкая адаптивная радиация без сколько-нибудь значительного повышения уровня организации. При этом адаптивная трансформация организации гаметофита повлекла за собой изменение структуры коррелятивно связанного с ним спорофита. Просто укрытием структурами гаметофита невозможно объяснить относительное однообразие и простоту строения спорофита у печеночников. Эволюцию их спорофита нельзя «отделить» от эволюции этих организмов как единого целого. Организация спорофита у печеночников в полной мере отвечает адаптивной зоне формирования их типовых признаков. Именно неадекватность существенно изменившейся климатической обстановке привела к вовлечению их значительно усложнившегося гаметофора в образование структур, способствующих более эффективному распространению спор. Усугубление экстремальности климатической обстановки вызвало у приспособившихся к ней форм печеночников крайнюю редукцию вегетативных структур спорофита под покровами родительского гаметофора, коррелятивно связанного с укорочением жизненного цикла таких печеночников. Все это свидетельствует о том, что не следует переоценивать степень автономности спорофита, а необходимо учитывать особую роль в эволюции бриофитов характера экзогенной среды и, прежде всего, влияния климатических условий на

организацию печеночников как своеобразной группы бриофитов. При этом строение спорофита у печеночников отвечает той эколого-ценотической среде, в которой происходило его формирование, что свойственно и другим бриофитам.

Козо-Полянский (1965) предполагал, что у печеночников гаметофит и спорофит упрощены, причем у гаметофита, утратившего и настоящий эпидермис и проводящий столб (остатки его, как считает данный автор, есть у *Pallavicinia*), больше проявилась новая специализация (разнообразии форм вторичного слоевища, водоудерживающие приспособления, воздухоносные и ассимилирующие аппараты, особые продушины вроде устьиц и т.д.).

Однако вопрос о наличии стелы как у гаметофита, так и у спорофита предков печеночников остается неясным. Во всяком случае, если у предков печеночников и имелись когда-то эпидермис и слабо развитая стела, то это не отразилось сколько-нибудь заметно на организации современных и ископаемых их представителей, в частности, на филлоидах в отличие от таковых у мхов.

Наличие стелы у очень немногих талломных печеночников, по нашему мнению, не вполне показательно. Однако оно недвусмысленно указывает на принципиальную возможность дифференциации у печеночников проводящей системы эндогидрического типа. Следовательно, отсутствие стелы у печеночников (за исключением немногих форм, у которых она, видимо, имеет вторичное происхождение) может быть связано, скорее всего, только с их особой физиолого-морфогенетической реакцией на определенные своеобразные условия существования. Это же касается эпидермиса и устьиц, если не считать специфических устьиц, присущих гаметофиту части маршанциевых печеночников и имеющих, по-видимому, вторичный характер. Отсутствие же стелы у спорофита всех остальных печеночников вообще ни о чем не говорит,

так как спорофаза эта носит, по всей вероятности, признаки явной редукции.

В целом черты значительной редукции гаметофазы и особенно спорофазы создают чрезвычайно большие осложнения и препятствия для попыток теоретической реставрации морфотипов исходных печеночников. Складывается впечатление, что проводящие пучки у печеночников имеют вторичное происхождение. Они, в отличие от гидроидов мхов (кроме такаиевых), характеризуются многочисленными, возникающими из плазмодесм, перфорациями или ямками, напоминая удлиненные отмершие паренхиматические клетки, как отмечает А.Д. Потемкин (2007), ссылаясь на работу Schreier (1975). У них имеются проводящие пучки и иной структуры.

Как отмечается (Renzaglia et al., 2007), в пределах существующих печеночников, перфорированные водопроводящие клетки развиваются в обладающей стеблем группе *Haplomitrium* и внутри венца собрания паллавичиниевых – простых таллоидных печеночников, где они имеют тонкие стенки и крупные углубления, соединенные с каллозой. У некоторых видов *Moerckia*, наоборот, для водопроводящих клеток сообщается о свободно-тканевых стенках (Hebant, 1977), тогда как представители *Blasiaceae* обладают центральным пучком из мертвых, кристаллосодержащих клеток, которые R.M. Schuster (1992) описал как «остаточные» проводящие элементы. Вышеупомянутые различия в строении стенок, а также иммуноцитохимия (Lignore et al., 2002), предполагают, что водопроводящие клетки развивались по крайней мере дважды у печеночников.

У печеночников оболочка спор состоит из 2-х слоев: экины и интины. Структура экины обуславливает структуру оболочки спор. Структура экины изменчива: у юнгерманниевых ее образуют обычно (кроме *Lophocola*) секзина и некзина, у маршанциевых – экина

(Neidhard, 1979).

Можно полагать, что организация печеночников есть результат сложного сочетания процессов специализации и регрессивной эволюции. Как отмечает Тахтаджян (1966), нивелированию уровней специализации различных структур организма способствует установление адаптивной координации в эволюции разных частей организма, даже не связанных между собой непосредственными структурными и функциональными координациями в индивидуальном развитии. Он указывает, что связь между частями, относящимся к разным координационным цепям, устанавливается в процессе естественного отбора, т.е. через соотношение данного организма с определенными условиями среды. При этом Тахтаджян исходит из представлений Шмальгаузена (1940), поясняя, что подобные адаптивные координации связаны с приспособлением к таким условиям среды, которые влияют на организм в целом и к которым должны адаптироваться почти все органы и части.

Если такая специализация ведет к выравниванию темпов эволюции, то во многих случаях регрессивной эволюции, наоборот, наблюдается усиление гетеробатмии, т.е. ликвидация, как полагал Шмальгаузен (1940), уже существующих корреляций и координаций. В тех случаях, когда дегенерация захватывает все части растения, как вегетативные, так и репродуктивные, гетеробатмия признаков вновь затухает (Тахтаджян, 1966). Это, по всей вероятности, присуще печеночникам.

В отличие от специализации, для которой характерна выработка относительно узких адаптаций, при дегенерации, как отмечает Тахтаджян (1966), регрессируют также многие общие приспособления в связи с упрощением соотношений между организмом и средой. Именно таковой, по нашему мнению, может быть утрата у гипотетических предков печеночников проводящей системы и

эпидермиса.

Если вышеуказанные структуры действительно имелись у исходных форм печеночников, то их дегенерация в дальнейшем и привела к феномену «наименьшей степени наземности» печеночников среди всех современных высших растений. В случае реальности такой трансформации установление ископаемых предковых форм печеночников крайне затруднительно.

Исходная экологическая обусловленность печеночников

Поскольку печеночники в настоящее время относят к древнейшим поселенцам на суше, то в вопросе их происхождения целесообразно обратиться ко времени освоения эмбриофитами этой новой среды.

Полагаем, что освоение суши происходило в условиях океанического климата, который характеризовался повышенной атмосферной влажностью и умеренным термическим режимом. Эти условия, вероятно, способствовали образованию преимущественно ортотропных форм, что могло быть благоприятным при широком выходе на сушу разнообразных организмов. В такой связи едва ли следует отрицать исторически очень ранние конкурентные отношения между представителями биоты, осваивавшими прибрежные территории. Освоению суши предшествовал земноводный этап эволюции эмбриофитов.

Как раз климат ордовикского времени был теплым и влажным на большей части современной Северной Америки и Евразии, но более холодным на южных континентах (Margolin, 2002), а именно к этому времени (средний ордовик) относится нахождение ископаемых спор и остатков побегов, возможно, древних мохообразных (Wellman

& Gray, 2000) – первообитателей суши. Эти споры сходны со спорами печеночников.

Предки печеночников, по нашему предположению, исторически довольно рано оказались в областях с повышенным термическим режимом, хотя и при достаточной влагообеспеченности за счет атмосферных осадков, но при ограниченной значимости субстрата в обеспечении гаметофита влагой. Однако повышенный термический режим мог усилить испарительный стресс и в условиях значительного напряжения конкуренции, вызванной благоприятными для сосудистых растений высокой тепло- и влагообеспеченностью местообитаний, печеночники, вероятно, переходили от ортотропного к плагиотропному характеру роста гаметофита практически повсеместно, поселяясь на субстратах не занятых более мощными сосудистыми растениями, с выработкой пойкилогидричности распростертого тела гаметофита и редукцией тогда еще, видимо, примитивной проводящей эндогидрической системы, как и специализированной механической ткани.

При плагиотропном характере роста нужны только приспособления для некоторого удерживания атмосферной влаги в капельножидком состоянии.

Вероятно, под влиянием испарительного стресса резко укоротилась ножка спорофита, и его развитие вплоть до созревания спор стало происходить под защитой структур гаметофора. В результате редукционных процессов, вызванных недостаточным вещественно-энергетическим обеспечением, так и изоляции от давления внешней среды спорофит утратил устьица, фотосинтетическую функцию, стерильную колонку, а вместо нее за счет стерилизации части материнских клеток спорогенной ткани образовались элатеры, главное назначение которых – механическая роль вследствие их высокой гигроскопичности, а им предшествовали

сперва питательные клетки, а затем трансформировавшиеся в псевдоэлатеры. Стелющиеся листостебельные побеги частично преобразовались в слоевищные структуры. Поскольку спорофит стал формироваться под защитой структур плагиотропного гаметофита, то для компенсации значительного укорочения ножки спорофита, прежде обеспечивавшей возможность расселения спор наряду с ранее ортотропным гаметофором, потребовалась выработка специального механизма.

Структуры плагиотропного гаметофита не могли обеспечить подъем спорофита из-за давления испарительного стресса. Оптимальной адаптацией в такой экологической обстановке явилось быстрое удлинение клеток ножки спорофита за счет наполнения их водой по созреванию спор, но такая трансформация потребовала дегенерации механической и проводящей тканей ножки. Все это обеспечило быстрый вынос коробочки над гаметофитом со столь же быстрым вскрытием коробочки по продольным швам с расхождением обычно четырех створок и разрыхлением находящихся на них спор гигроскопическими движениями элатер. В таком механизме эфемерная ножка без внутренней дифференциации и совершенно неустойчивая к высыханию успевает выполнить свою роль. Данная акселерация высвобождения спор из коробочки жизненно важна для них при повышенном термическом режиме во избежание прорастания и гибели спор еще внутри коробочки. Если механизм ускоренного высвобождения зрелых спор из коробочки у юнгерманниевых печеночников отвечает тропогенным условиям, то образование (более медленное) замещающих функционально ножку спорофита у сфагновых и андреевых мхов псевдоподиев отвечает условиям умеренного и холодно-умеренного климата, когда испарительный стресс пониженный. Нечто сходное наблюдается у печеночников, происхождение которых связано со средиземноморским климатом,

т.е. все эти формы – вторичные.

Поскольку печеночники представляют собой в сущности два очень разных адаптивных типа – юнгерманниевый и маршанциевый (хотя в последнее время печеночники подразделяются на три класса: гапломитриевые, юнгерманниевые и маршанциевые (по Crandall-Stotler & Stotler, 2009)), то особенно важны показатели тех комплексов внешних условий, в которых происходило становление их типовых признаков. Возникновение такого широкого спектра морфологического разнообразия, как у печеночников, должно было иметь побудительные мотивы. Прежде всего, это взаимоотношение с абиотическими и биотическими факторами внешней среды, характер деления экологического пространства на экониши.

Не касаясь пока морфологии исходных форм печеночников, предполагаем, что их эволюция протекала в особых, специфических условиях, наложивших глубокий отпечаток на организацию этих бриофитов и вызвавших их дивергенцию. Как мы полагаем, дифференциация основных признаков печеночников происходила в условиях значительной теплообеспеченности и высокой, довольно устойчивой влажности воздуха, но на определенном этапе при ограниченной значимости субстрата хотя бы у части их форм в обеспечении гаметофита влагой. Это не стимулировало развитие у них эндогидрической проводящей системы и защитных образований на поверхности тела гаметофита, но способствовало большой морфологической изменчивости (последнее характерно для тропических условий).

Как известно, в условиях высокой влагообеспеченности местообитания способность быстро проводить воду из субстрата часто не имеет особого или вовсе никакого значения, особенно если субстрат здесь не является надежным источником влаги. Однако именно в таких условиях наиболее высока активность и обилие

мелких представителей фаунистического комплекса, что могло приводить к использованию некоторых метаболитов или запасных веществ, накапливавшихся у печеночников, в качестве средства химической защиты их от повреждения хищниками, как это имеет место у бурых водорослей (явление биохимической конвергенции) (Smith, 1986). К тому же у печеночников более, чем у мхов, проявляется антибиотическая активность (Banerjee, Sen, 1979). Все это особенно важно в условиях большей нежности морфоструктур гаметофита у печеночников, чем у мхов.

С пониженной устойчивостью к повреждающим (прежде всего, механическим) факторам, быть может, связано и более широкое распространение у юнгерманиевых печеночников (их эволюция ассоциируется с низменными тропическими лесами, т.е. со сложными комплексами), чем у мхов и антоцеротовых, специализированного вегетативного размножения. Это следствие сохранившейся у них повышенной способности к регенерации, поскольку, как отмечает А.Г. Юсуфов (1971), вегетативное размножение – ничто иное, как частное проявление регенерации.

Исторические взаимоотношения листостебельного и слоевищного морфотипов гаметофита

Печеночники явились объектом противоречивых предположений в эволюционном отношении из-за представленности у них как листостебельной, так и слоевищной структуры гаметофоров.

Древнейшей формой Н. Leitgeb (1874-1881) считал дорсивентрально-уплощенный, слоевищный тип, тогда как Delpina (1888) и Wettstein (1903-1908) – радиально-симметричный тип.

Последняя гипотеза, как справедливо отмечает А.Д. Потемкин

(2007), получила фундаментальное развитие в трудах R.M. Schuster (1966, 1984; и др.) Существенным аргументом в пользу первичности радиально-симметричного строения гаметофора является сохранение такого строения вблизи «гинецеев» у многих билатерально симметричных печеночников. Однако А.Д. Потемкин указывает на то, что первая из упомянутых гипотез подтверждается современными молекулярными исследованиями, ссылаясь на He-Nygrin et al. (2006, и др.). Вместе с тем он присоединяется к мнению, что не исключена вероятность почти одновременного возникновения данных двух типов строения гаметофоров печеночников и в таком случае определение первичности одного из них едва ли возможно (Heinrichs, 2005; Ahonen, 2005). Последний обосновывает это вероятностью быстрого изменения плана строения гаметофора вследствие видоизменения апикальной клетки, которое может регулироваться ауксином (согласно Cooke et al., 2003).

Таким образом, предположение, предложенное Э. Кемпбелл (Campbell, 1971), которое допускает существование с самого начала как листостебельных, так и слоевищных форм, в последнее время завоевывает все большее признание. В частности, его по существу принимает Шустер (Schuster, 1984в).

У печеночников, по существу, отсутствуют кардинальные отличия между листостебельными и простыми талломными формами гаметофита, что находит подтверждение в возможности их взаимного превращения, причем это, как мы считаем, не означает существенного изменения уровня их развития. Подобная трансформация гаметофора, вероятно, фенотипически отражает явление относительно невысокой морфологической устойчивости (лабильность) гаметофита у многих печеночников в сравнении со мхами. Вместе с тем, у печеночников значительно менее, чем у мхов, развита полиплоидия, а это могло обусловить нестабильность эволюции, периодическое ее ускорение и

как бы возврат к пройденным ранее этапам.

Согласно Шустеру (Schuster, 1984в), гаметофит печеночников следует считать гибкой структурой, подверженной на протяжении очень длительного времени широкому разнообразию давлений отбора. Важным также представляется мнение автора, что, будучи обязанными базовой простоте гаметофита, те же или параллельные морфологии повторяются. В общем, по нашему представлению, листостебельную структуру у печеночников нельзя считать «настоящей» хотя бы относительно гаметофита более продвинутых мохообразных (мхов), учитывая к тому же наличие у первых, возможно, переходных между талломными и листостебельными форм.

Организация печеночников во многом определяется, как полагаем, отсутствием у них в основном специализированной эндогидрической проводящей системы, эпидермиса и отчасти кутикулы (стела имеется у гаметофита лишь очень немногих печеночников); к тому же у современных форм печеночников практически неизвестны прозенхиматические клетки. Все это структуры – наиболее связанные с условиями наземных местообитаний, зачастую с более или менее проявлением их ксеричности. В их наличии или отсутствии отражаются особенности экологической истории таксонов.

Вышеупомянутые признаки организации печеночников однозначно указывают на их (главным образом представителей класса *Jungermanniopsida*) в сравнении с другими бриофитами и тем более с птеридофитами, слабее выраженную адаптацию к наземным условиям, отражающую специфику их становления и эволюции.

Само по себе максимальное преобладание гаметофита над спорофитом в жизненном цикле печеночников при широком развитии у них дорсивентральных и талломных форм и принципиальной возможности взаимной трансформации различных морфотипов как бы

приближает их по типу организации к первичным архегониатам (конвергенция), являвшимися преемниками гаплоглобионтных водорослей, колонизировавших сушу.

Среди печеночников резко преобладают дорсивентральные листостебельные и в меньшей мере представлены слоевищные формы (главным образом сложным талломным морфотипом характеризуется класс *Marchantiopsida*), а форм с прямостоячим стеблем относительно немного. При этом у последних бывают несколько отличны по величине или форме «пластинок» листья либо спинного (*Haplomitriopsida*), либо брюшного (*Jungermanniopsida*) ряда.

Мейер (1958) выводил листостебельные формы печеночников из слоевищных, более примитивных, как он полагал, форм, что в настоящее время широко принято. Эволюцию дихотомического простого таллома в листостебельную форму данный автор представлял в виде соответствующей схемы. По этой схеме спинные листья акрогинных юнгерманий и их амфигастрии имеют различное происхождение, с чем связывается различное строение и поведение первых и вторых у разных юнгерманий. При этом Мейер допускает, что в процессе эволюции разница между спинными листьями и амфигастриями должна была исчезнуть (у *Ptilidium*) (нами же допускается исходная изофильность у *Jungermanniopsida*). Он считает, что у листовенных мхов граница между тремя рядами листьев стирается окончательно. Это происходит с превращением дорсивентрального побега в радиальный.

По мнению данного автора, можно принять, что у печеночников листостебельная форма возникает двумя путями: 1) благодаря расчленению таллома на стебель и листья и 2) вследствие образования на талломах выростов, принимавших вид листьев. Это вполне приемлемо, но имеет не всеобщий характер.

Мейер для подкрепления своего представления привлекает

обоснование (Goebel, 1930) того, что именно листостебельные формы развились из талломных.

Вместе с тем обратимость листостебельных форм в слоевищные имеет и другую сторону, если принимать во внимание анатомо-морфологические особенности гаметофита печеночников. В принципе листостебельное расчленение наиболее отвечает требованиям развития автотрофного растения в наземной среде. Однако у печеночников, как уже отмечено выше, по существу, отсутствует кардинальное различие между простыми слоевищными и листостебельными структурами. Наличие двух проводящих пучков у гаметофита некоторых слоевищных печеночников осложняет вопрос о наследовании эндогидрической проводящей системы от листостебельных или в меньшей степени от безлистных предшественников (к тому же учитывая радикальное отличие ее гистогенеза от такового у мхов), вызывая здесь наряду с другими признаками строения гаметофита серьезные сомнения.

Вообще у мохообразных рост гаметофора обуславливается апикальной клеткой с прилежащими тканями. Точка роста, как особо чувствительная к экзогенным воздействиям образование, защищена у печеночников структурами гаметофора, а также слизевыми папиллами.

Характер закладки листьев у юнгерманиевых печеночников своеобразен. Они изначально закладываются в трех рядах, хотя затем зачастую вентральный ряд частично или даже полностью дегенерирует. А.Д. Потемкин (2007) обращает внимание на то, что у видов порядка *Pleuroziales* этот ряд не развивается вовсе. Специфическая особенность морфогенеза листьев юнгерманиевых печеночников – их слабая взаимосвязь с формированием коры стебля. Нарастание листьев здесь осуществляется двумя апикальными клетками (исключение составляют виды родов *Haplomitrium* и

Fossombronia, у которых это происходит одной апикальной клеткой). Вследствие этого развитие листьев у печеночников проходит через двухлопастную стадию. Первое деление эпидермальной клетки происходит периклинально, т.е. перпендикулярно свободной поверхности одной из ее латеральных стенок. Следующее деление формирует трехклеточный зачаток, состоящий из одной внутренней клетки – стеблевой инициали и двух наружных клеток, за счет которых и нарастает лист (Crandall-Stotler, 1984). Ветвление довольно разнообразно – терминальное и эндогенное интеркалярное, изменчивое по листорасположению ветвей, или экзогенное интеркалярное непазушное (Потемкин, 2007).

У представителей печеночников с анизофилией относительно брюшного ряда листьев возникновение листьев первоначально, по-видимому, происходило за счет трансформации слизевых папилл в три ряда одинаковых нитевидных выростов на вертикальной вальковатой оси. Затем такие выросты преобразовались в двураздельные структуры, а последние могли дать начало и 4-раздельным листьям в результате повторного расчленения (рисунок 6).

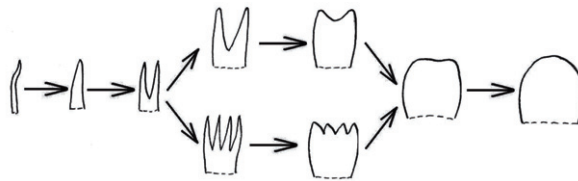


Рисунок 6 – Дифференциация и трансформация листа (филлоида) у печеночников

Онтогенез листьев у представителей пор. *Jungermannioopsida*, по нашему мнению, не подтверждает происхождения их из боковых ветвей или крыльев плоского слоевища, как это считал Мейер (1937,

1946, 1958). Цельные широкие листья имеют у этих печеночников вторичное происхождение (рисунок 6). Скорее всего, им предшествовали двух- или четырехраздельные листья (как у *Ptilidium*, *Herberta* и др.).

Дифференциация трех рядов листьев у *Jungermanniales*, вероятно, была связана непосредственно с деятельностью трехгранной апикальной клетки (Синнот, 1963), откладывающей три ряда сегментов, первоначально однородных. В отличие от папоротникообразных это очень примитивный морфогенез. Различие в морфологии боковых и вентральных листьев, скорее всего, было вызвано переходом стеблей от ортотропного к плагиотропному характеру роста.

С трансформацией слизевых папилл вслед за К.Гебелем связывает образование листьев у печеночников Шустер (Schuster, 1966, 1979, 1981, 1984в). Заслуживает внимания своего рода обратный процесс, состоящий в том, что у отдельных родов печеночников листья редуцированы до слизистых папилл, расположенных упорядоченно на уплощенном (у *Zoopsis*) или округлом водорослеподобном (у *Phycolepidozia*) стебле (по Schuster, 1984а). Шустер указывает на то, что талломные гаметофиты не дали начало листовым типам (за исключением *Metzgeriales*, у которых это, возможно, произошло), но листовые гаметофиты дали начало талломным (Schuster, 1984в). При сохранении радиально-симметричного строения гаметофора вблизи «гинецеев» у многих билатерально-симметричных печеночников, по предположению R.M. Schuster (1966, 1984в), «некоторые группы, как, например, *Marchantiidae*, вероятно, прошли путь от радиальной безлистной организации к талломной без любых «надуманных» листовых гаметофитов. Шустер полагает, что «листья – просто плоские фотосинтезирующие приспособления, которые, видимо, развивались у

печеночников неоднократно». Он не видит достоверного доказательства происхождения *Metzgeria* от листовенной анцестральной формы.

В девоне, надо полагать, имели значительное распространение печеночники с прямостоячими побегами, снабженными преимущественно двух- или четырехраздельными, примерно одинаковыми по форме и размеру листьями с трехрядным расположением, а также вторично слоевищные (за счет трансформации листостебельных форм) наряду с листостебельными дорзивентральными формами.

А.Д. Потемкин (2007) разделяет современные представления, что первичными высшими растениями были печеночники или антоцеротовые, характеризующиеся простым слоевищным строением и плагиотропным ростом и что палеонтологические данные свидетельствуют в пользу печеночников (Osterdorp, 1987; Kenrick, Crame, 1997). Это, по его мнению, подкрепляется многими молекулярными данными, которые, однако, нередко не согласуются между собой и до сих пор не позволяют определить «первенство» какой-либо из данных групп, хотя для антоцеротовых низка вероятность сохранения в ископаемом состоянии из-за их низкой конкурентной способности.

В связи с тем, что форма роста есть реакция на воздействие внешней среды, А.Д. Потемкин (2007) придерживается того мнения, что в случае освоения первичных субстратов еще не освоенной суши преимущество должны были иметь именно слоевищные и дорзивентрально уплощенные листовенные формы, способные поглощать и сохранять капиллярную влагу субстрата всей своей поверхностью (Renzaglia et al, 2000) и вместе с тем адаптированные физиологически к переживанию временного высыхания. Возникновение же радиально-симметричных прямостоячих форм

представляется А.Д. Потемкину связанным с конкуренцией в условиях недостаточного освещения и/или ограниченного размера доступных ниш. В итоге данный автор все же считает, что первые наземные растения – печеночники и антоцеротовые, по-видимому, имели уплощенное строение и характеризовались плагиотропным ростом, а возникновение радиально-симметричных ортотропных форм было вторичным.

На основании исследований по филогении и систематике мохообразных основных путей эволюции их трех основных групп А.Д. Потемкин (2007) полагает, что печеночники эволюционировали от дорсивентральных уплощенного неизвестного слоевищного типа, к которому наиболее близки современные треубиевые (роды *Treubia*, *Apotreubia*), блазиевые (*Blasia*, *Calycularia*), маршанциевые (порядки *Sphaerocarpales* и *Marchantiales*; включая род *Monoclea*) и пеллиевые (порядки *Pelliales* и *Fossombroniales* s.l.) печеночники. Вместе с тем подкласс *Metzgeriidae*, включающий роды семейств *Aneuraceae*, *Metzgeriaceae*, *Valdiemiaceae* представляется как филогенетически близкий к листостебельным печеночникам порядка *Pleuroziales* (Crandall-Stotler et al., 2005; He-Nygrin et al., 2006).

К листостебельным формам, возникновение которых шло вслед и наряду со слоевищными, А.Д. Потемкин относит, прежде всего, обособленный род *Haplomitrium* и юнгерманниевые печеночники (подкласс *Jungermanniidae*): порядки *Porellales*, *Pleuroziales* и *Jungermanniales*. Далее данный автор отмечает, что при этом дорсивентрально уплощенные формы дали начало трирадиально-симметричным в ходе эволюции указанных групп. Эволюция маршанциевых (*Marchantiales*), как он отмечает, шла от сложно устроенных форм к формам с редуцированным спорофитом (*Riccia*, *Oxymitra*).

Соглашаясь с тем (Renzaglia et al., 2000), что «прижатие к

субстрату ведет к максимальному контакту с источником влаги и, таким образом, минимизирует потенциальную возможность гибели от высыхания», нам представляется, что относить такую форму роста к этапу становления организации предков мохообразных на суше едва ли следует. Особенно это касается слоевищной распростертой формы роста гаметофита. Тогда нет необходимости в развитии в ходе онтогенеза первичной базовой структуры у мохообразных – протонемы. Она обычно и не получает значительного развития у печеночников, соединяясь с проростком в проросток. Как отмечает А.Д. Потемкин (2007), в связи с кратковременностью существования и трудностью наблюдения протонемы печеночников и антоцеротовых (также слоевищные формы) иногда даже указывается, что стадия протонемы у данных мохообразных не выражена (Игнатов, Игнатова, 2003). Это свидетельство того, что у таких групп мохообразных протонема чаще всего сильно редуцирована.

Состояние прижатости к субстрату оправдывает себя только при его стабильном увлажнении, но при его подсыхании может иметь обратный эффект, поскольку поверхность распростертого на субстрате тела оказывается под прямым воздействием иссушающих лучей. Слоевище будет выдерживать сухость воздуха (открытая экспозиция) только в случае дифференциации его структуры. К такой среде (средиземноморского типа) как раз и адаптированы маршанциевые печеночники со сложной структурой гаметофора, но они – производны от простых таллоидов, которые к данному экологическому режиму не приспособлены.

Полагаем, что весь облик как гаметофита, так и спорофита печеночников свидетельствует о вторичности их современных морфотипов. Это особенно касается спорофита. Явно вторичный характер носит, прежде всего, протонема печеночников, образующая вместе с зачатком гаметофора проросток, то есть протонема у них

обыкновенно дает начало одному растению. Крайне сомнительно, что при освоении суши водными организмами первоначально не было конкуренции. Если учесть вероятность того, что в ордовике выходили на сушу не только предки высших растений, но и другие водорослевидные организмы и различные водоросли, то между ними не могло не быть конкуренции. Значит, у исходных форм бриофитов протонема должна была иметь вид ветвистой нити, дающей начало нескольким гаметофорам, образующим подобие дерновинки. Противоестественно, чтобы протонема у мохообразных развилась ради продуцирования одного гаметофора, при этом слоевищевидного. Нельзя вторичное принимать за первичное, а изучение геномов здесь едва ли послужит ключом к решению этого вопроса, к успешной реконструкции структуры первичных архегоний.

Неправомерно предположение о том, что первыми моховидными, освоившими сушу, могли быть печеночники или антоцеротовые. По нашему представлению, морфотип антоцеротовых носит вторичный, производный характер. Это касается как их гаметофита, так и, возможно, спорофита. Прежде всего, вторичен способ контакта архегония с гаметофором, то есть дегенерация у него ножки. Вместе с тем базальная меристема спорофита антоцеротовых, по всей вероятности, производна от интеркалярной. Соответственно, и морфотип спорофита у предка антоцеротовых был иным, чем у современных форм, и мог в какой-то мере напоминать спорофит мхов по своей общей структуре, т.е. обладал ножкой. Его реструктуризация была вызвана необходимостью защиты от губительного для процесса сингамии испарительного стресса в условиях радиации на суше. При этом крайне сомнительно, что при инвазии на сушу в ордовике-силуре мог быть такой гаметофор, как у современных антоцеротовых. Его структура явно вторична и производна не от сложно дифференцированного плагиотропного таллома (как у

маршанциевых), а, скорее, от вальковатого, радиально-симметричного образования подобного цилиндрическим гаметофорам древних птеридофитов с центральным проводящим пучком и покрытым эпидермисом.

Переход вальковатого гаметофора от ортотропного к плагиотропному характеру произрастания под давлением иссушительного стресса привел к его уплощению и соответственно то же давление побудило спорофит изменить морфогенез путем трансформации интеркалярной (двусторонне функционирующей) меристемы в базальную с предварительным укрытием экзогенных генеративных органов структурами гаметофора. При этом проводящий пучок гаметофора, вероятно, подвергся дегенерации в связи с переходом к пойкилогидричности.

У юнгерманиевых печеночников все структуры – протонема, гаметофор и спорофит – вероятно, вторичны относительно их предковых форм. Они в ходе эволюции, на ее раннем этапе подверглись глубокой редукции адаптивного характера: утратили эндогидрическую проводящую систему, спорофит – фотосинтетическую способность, устьица, механическую и проводящую ткани ножки.

Не всегда в достаточной мере учитывается, что антоцеротовые, печёночники и мхи – чётко адаптивные типы, т.е. их формирование, как и таксонов подчинённого порядка есть не что иное, как проявление реакции двуединого организма мохообразных на экзогенные воздействия, ограниченной спецификой гаметофитного направления развития. Морфогенез протекает в рамках разрешённых структурно и функционально конструкций. При развитии организмов симметрия обычно предшествует асимметрии, а радиальная симметрия – билатеральной, как требующей для своей реализации дополнительного источника энергии. При освоении такой сложной,

комплексной среды как наземная, экономия энергетического обеспечения процессов в живых организмах могла иметь решающее значение для выживания. То, что было допустимо в водной среде, при земноводном образе жизни, могло оказаться непригодным в экотопах суши. Следовательно, требуется углубленное изучение энергетических процессов живого.

При выходе на сушу определяющим фактором могла быть наиболее экономичная в энергетическом отношении конструкция гаметофита, то есть она должна была быть радиально-симметричной. Для билатерально-симметричной конструкции (например, слоевища) требуется дополнительный энергетический источник. На суше она, скорее всего, производна от радиально-симметричной, которая наиболее отвечает произрастанию в условиях открытой экспозиции. Последняя занимает минимальную площадь опоры и явно выигрывает в конкурентном отношении. Такая конструкция создает преимущество и для распространения в воздушной среде мейоспор, что крайне важно.

В общем эмбриофиты, как наземные растения, отличает от водных или земноводных предшественников не слоевищный (уплощенный) характер произрастания, а именно радиально-симметричный со свойственным ему в дальнейшем листостебельным расчленением вегетирующего тела. Это выгодно в различных отношениях и сущность такого очень важного приспособления у мохообразных как протонема, имитирующая нитчатую зеленую водоросль, в преадаптации к продуцированию листостебельных ортотрофных структур в условиях наземных экосистем.

У печеночников при прорастании споры образуется небольшая, кратковременно существующая протонема различной формы – шаровидная, овально-яйцевидная, лентовидная, иногда нитчатая. Она развивается чаще всего в одно растение и слабо отграничена от него,

образуя вместе с зачатком растения своего рода проросток. У антоцеротовых протонема цилиндрическая или шаровидная, как у печеночников, но не бывает нитчатой. Нитчатая протонема характерна для мхов за исключением их групп (сфагновые и андреевые мхи) освоивших исторически рано определенные типы экстремальных местообитаний, но это вторичное явление. Трансформации морфотипа протонемы известны и у бриевых мхов как реакция на специфические условия среды.

Считаем, что первично протонема имела разветвленно-нитевидный характер, а затем в стрессовых условиях морфотип ее изменился, и она обрела компактность, объединившись у печеночников с зачатком гаметофора в своего рода проросток. Соответствующие примеры в отношении морфотипа протонемы имеются и у мхов при освоении ими в древности (палеозой) экстремальных для них классов экотопов (сфагновые и андреевые), а в конце палеозоя и позднее также у некоторых бриевых мхов.

Изменение структуры спорогона в нижнем-среднем девоне

Климатические стрессы (процессы аридизации) в девоне должны были привести к определенной редукции гипотетической паренхиматической массивной, состоящей из многих вертикальных рядов клеток, ножки спорогона у печеночников в связи с тем, что спорогон до созревания спор стал формироваться под защитой структур родительского гаметофита, что гармонировало с адаптациогенезом гаметофора. Развитие стопы, ножки и коробочки приобрело синхронный характер.

Данным путем достигалось перемещение процесса спорогенеза в более влагообеспеченные, относительно стабильные экологические

условия (разумеется, во время предшествовавшего прогрессивного развития спорофита происходило усложнение его структур). Это же закономерно привело к снижению ассимиляционных возможностей спорогона и его превращению у печеночников в наибольшей степени среди бриофитов как бы в орган спороношения гаметофита. Таким путем произошла в известном смысле реверсия, своего рода приближение к предку высших растений по структуре спорофита (рисунок 7).

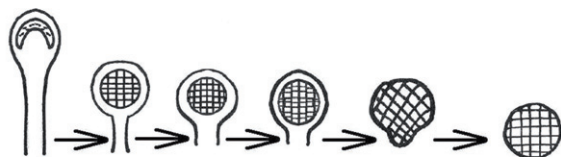


Рисунок 7 – Формирование морфотипа спорогона у печеночников и его трансформация как проявление дегенерации вегетативных структур

При этом часть материнских клеток спорогенной ткани, по-видимому, подверглась стерилизации, преобразовавшись во вспомогательные клетки, что могло быть целесообразным в связи с процессами дегенерации некоторых структур спорогона (главным образом, выполняющих фотосинтетическую функцию), включая стерильную колонку. Биологическая необходимость в дополнительном обеспечении формирующихся спор с помощью и за счет «питательных» клеток предположительно возникла, таким образом, в результате значительного снижения автотрофности спорофита, относительной автономности его функционирования.

Если придерживаться мнения о происхождении печеночников непосредственно от первичных архегоният (а не от псилофитоподобных растений), то, вероятно, первоначально у исходных форм печеночников при дифференциации тела спорофита на стопу, ножку и коробочку спорогенная ткань также образовывалась

из амфитеция, а из эндотеция формировалась паренхиматическая стерильная куполовидная колонка. Эта колонка затем в процессе редукции структур спорофита, снижения степени его автотрофности дегенерировала (рисунок 7), спорогенная ткань стала образовываться из эндотеция. Отсюда следует, что колонка – структура, которая исторически, быть может, предшествовала возникновению питательных клеток, по крайней мере, у печеночников.

Редукция гипотетической колонки у печеночников и представителей диплоидного направления развития архегонiat, вероятно, была вызвана различными причинами. У всех бриофитов это могло быть связано с определенной общей дегенерацией вегетативных структур спорофита, а у трахеофитов – с прогрессирующей функциональной дифференциацией спорофита на вегетативную и спорообразующую части, т.е. процессом сужения выполняемых, прежде всего, спорангием функций рамками продуцирования и распространения спор.

Однако мы не совсем согласны с тем, что у печеночников спорофит (спорогон) очень рано практически полностью вышел из-под давления отбора. По нашему представлению, типы организации спорогона у печеночников при наличии у них существенно важных признаков все же свидетельствуют об определенных различиях в отношении тенденций морфогенеза спорофита тех или иных групп. При этом печеночники отчасти конвергируют по некоторым признакам морфологии с менее продвинутыми группами мхов. Такие признаки могут отвечать в известной мере сходному воздействию экзогенной среды, т.е. определенному давлению отбора.

В общем неодинаковое по характеру и интенсивности действие отбора неизбежно должно было привести к различиям в формировании структур спорофита у различных мохообразных и тем самым поставить их современные таксоны как бы на разный уровень

организации, продвинутой по независимым путям от сходных или несходных по каким-то признакам анцестральных форм.

Позднедевонско-раннекарбоновая эволюция гаметофита печеночников

В связи с возникновением лесных сообществ в конце среднего – начале верхнего девона и их прогрессирующим развитием на приокеанических, достаточно увлажненных и теплообеспеченных низменных территориях дальнейшая эволюция печеночников, видимо, происходила в основном составе данных фитоценозов.

По мере развития лесных сообществ микроклимат в них, вероятно, стабилизировался, становился более устойчиво влажным, но вместе с тем воздействие лесного опада при высоком термическом режиме предположительно, по аналогии с современными равнинными дождевыми тропическими лесами (Ричардс, 1961), создавало все большее препятствие для напочвенных печеночников.

Вытесняемые тем самым с поверхности почвы печеночники должны были, как мы считаем, переселяться на нижние, припочвенные части древовидных птеридофитов, их упавшие стволы. Это предположительно влекло за собой преобразование прямостоячих безлистных и листостебельных форм данных бриофитов в простертые, дорсивентральные, прижатые к субстрату побеги с последующей трансформацией части этих форм в пластинчатые слоевища путем срастания или редукции боковых листьев, а также исчезновения брюшных или спинных.

Таким путем могла возникнуть хотя бы часть слоевищных метгериальных. На подобный морфогенез указывает Красилов (1983), рассматривающий возможный процесс трансформации

боковых листьев у ископаемых (роды *Cheirorhiza*, *Laticaulina*) печеночников. Нельзя исключать и то, что лесные сообщества характеризовались болотистой почвой, на которой печеночники тогда не могли произрастать.

Предположительное поселение печеночников на припочвенных частях крупных птеридофитов означало, что субстрат не имел решающего значения в снабжении этих растений ни влагой, ни элементами минерального питания. Их источниками в таком случае, скорее всего, служили преимущественно атмосферная влага, осадки, стекающие, в частности, с листьев и стволов деревьев. В данных условиях, видимо, печеночники должны были поглощать влагу всей поверхностью тела, удерживая ее также в промежутке между телом гаметофита и субстратом.

Вместе с тем недифференцированное плагиотропно растущее слоевище при определенных экологических условиях могло подвергнуться расчленению по краям на листовидные лопасти, а на утолщенной средней (жилковидной) части плоского слоевища могли возникнуть листовидные выросты, расположенные в третий спинной ряд.

После перехода от плагиотропного к ортотропному характеру роста дифференцировалась стеблевидная ось с тремя рядами расположенных на ней листовидных структур. Таким образом, третий ряд листьев на слоевище исходной формы мог возникнуть только на его спинной стороне. Затем у ряда форм иного генезиса под влиянием иссушительного стресса произошло опускание стеблевидной оси одним из трех рядов листовидных выростов на субстрат, что составляло оптимальный вариант для сохранения влаги телом гаметофора.

В наземных условиях, надо полагать, наиболее ответственными моментами цикла развития являются гаметогенез и сингамия,

спорогенез и прорастание спор, дающих начало новому гаметофиту. От того, насколько успешно прорастает спора, зависит сама возможность осуществления нового цикла развития (вегетативного размножения здесь мы пока не касаемся). В этой связи решающее значение имеет формирование протонемы.

Протонема (проросток), ее значение в цикле развития и трансформация

Биологически протонема есть первая стадия контакта гаметофита с экзогенной средой, своим развитием подготавливающая базу для формирования зачатков гаметофоров. Ее дифференциация, по-видимому, связана с тем большим значением гаметофита, которое он приобрел в цикле развития бриофитов. При непосредственном контакте со средой обитания протонема выполняет фотосинтетическую функцию, для чего требуется определенное обеспечение световой энергией, влагой и элементами минерального питания. Эти обычные для всех автотрофных растений требования у бриофитов следует рассматривать с учетом их ведущих жизненных стратегий (During, 1979) – уклонения от конкуренции (с трахеофитами как растениями-победителями) и связанного с этим повышением выносливости в отношении факторов среды.

Основные стратегии мохообразных приводят к невыраженности или слабому проявлению у них внутривидовой борьбы. На этой основе внутривидовой отбор у бриофитов направлен скорее как бы на подавление дивергенции в популяциях, на чем мы уже, ссылаясь на Дюринга (During, 1979), останавливались ранее (Рыковский, 1987б, в).

Биологическая оправданность дифференциации протонемы, как и всякой вспомогательной структуры (обязанной своим

возникновением растянутости инициальной стадии развития), определяется, видимо, обратной зависимостью, являясь при выполнении ее функции тем большей, чем меньше на нее отвлекается веществ и энергии, которые должны быть, по существу, затрачены на образование гаметофоров, представляющих собой основное вегетирующее тело бриофитов и образующих генеративные органы.

У печеночников в отличие от мхов стадия протонемы часто нечетко отграничена от стадии ювенильного растения, в связи с чем протонема вместе с ювенильной стадией вегетативного тела гаметофита составляет, как уже отмечалось, так называемый проросток (Шляков, 1975б), обычно образуя, разумеется, единственное ювенильное растение.

Протонема у печеночников бывает экзоспоровой, эндоспоровой или двойной, являясь довольно разнообразной по макроморфоструктуре.

По мнению Нехиры (Nehira, 1974), имеются две тенденции в эволюции типов развития проростков:

- 1) от экзоспоровой протонемы через двойную к эндоспоровой;
- 2) от шаровидной протонемы к цилиндрической и нитевидной и от многослойной к однослойной.

Однако этот автор основывается на организации лишь существующих в настоящее время форм печеночников. Весь вопрос в биологическом аспекте заключается в том, насколько протонема как вспомогательная структура способна обеспечить начальный этап развития гаметофоров и это определяет ее морфогенез, что зависит от характера и интенсивности давления экзогенной среды.

Нехира рассматривает тип *Calobryum* как наиболее примитивной среди типов прорастания спор у листостебельных печеночников. Это мнение разделяет Шляков (1975б). Действительно, среди экзоспорических протонем шаровидная, вероятно, наиболее

устойчива к испарительному стрессу, лучше удерживая влагу. Именно такой протонемой могли характеризоваться среднедевонские печеночники, обитавшие при открытой экспозиции и в условиях бедности почв гумусом.

Однако следует упомянуть и о новых данных в отношении онтогении и прорастания спор у *Haplomitrium mnioides* (Bartolomew-Began, 1989). У этого вида прорастание спор экзоспорическое, причем образуется апикальный квадрат из 4 клеток, развивающихся в массивную протонему с многочисленными цилиндрическими побегами, имеющими тетраэдрическую апикальную клетку. При дальнейших делениях апикальной клетки образуются облиственные побеги, формирующие путем экзогенного ветвления столонную систему ювенильного растения. По мнению данного автора, онтогенез *Haplomitrium* уникален среди мохообразных, некоторое сходство наблюдается лишь с *Takakia*, *Monoclea* и *Fossombronina*. Этим бриофитам как раз присущи, по-видимому, наиболее древние генетические связи с удержанием отдельных анцестральных признаков. Однако у некоторых других печеночников, например, в родах *Jubula* и *Ceratolejeunea* первичная, но уже эндоспорическая фаза сопровождается экзоспорической проталлиальной стадией, в свою очередь образующей несколько листовных побегов из маргинальных клеток (Crandall-Stotler & Guerke, 1980). Здесь более сложным путем, как мы считаем, достигается по существу тот же результат, что и у *Haplomitrium mnioides* при прорастании спор, а это обязано определенному давлению экзогенной среды.

Тип дифференциации протонемы *Haplomitrium* отвечает, скорее всего, изначально открытым местообитаниям. По степени устойчивости за шаровидной протонемой *Calobryum*, вероятно, следует эллиптическая (тип *Fossombronina*), а далее цилиндрическая, пластинчатая многослойная, пластинчатая однослойная и нитевидная.

В указанном порядке в общем возрастает равномерность освещения хлоропластов клеток, слагающих протонему, но снижается ее водоудерживающая способность, хотя здесь некоторые коррективы может вносить утолщение клеточных стенок.

Не исключена возможность выпадения определенных стадий в развитии протонемы или проростка (что отмечено, в частности, в типе *Bazzania*), а также преобразования массивной протонемы в нитчатую и обратного процесса, который, пожалуй, более обычен у печеночников.

Шустер (Schuster, 1984в), ссылаясь на Лейтгеба (Leitgeb, 1876) и Лампа (Lampa, 1903), отмечает, что условия среды оказывают глубокое влияние на ранние стадии и могут преобразовать один тип (например, *Nardia* – тип) в другой (например, нитчатый тип), а это нарушает рекапитуляцию филогении в онтогении.

Учитывая, в частности, наличие нитчатой протонемы у примитивного рода *Blepharostroma*, допустимо предположение, что в отдаленном прошлом (например, верхний девон-средняя пермь) нитевидная протонема могла быть относительно более распространена у печеночников, чем в настоящее время.

Основное большинство печеночников произрастает как бы в осложненных экологических условиях, когда нитчатая протонема не в состоянии обеспечить начальный этап развития гаметофора. Протонема у многих печеночников по морфоструктуре находится в какой-то мере на уровне клеточных тел протонемы мхов, хотя и у некоторых мхов имеется массивная и даже эндоспорическая протонема.

Исключительно нитчатая протонема отмечается только у довольно мелких печеночников, таких как представители семейства *Cephaloziaceae* и рода *Blepharostroma*. Наличие почти у всех достаточно крупных юнгерманиевых печеночников массивной

протонемы, как и бесплодность нитчатой протонемы в типе *Calypogeia*, указывают на ограниченные возможности нитевидной протонемы у печеночников в связи с присущим им типом организации, в общем большей, чем у мхов, зависимостью от влажности среды обитания.

Согласно Шустеру (Schuster, 1966, 1984в), некоторые печеночники имеют четкую протонематическую стадию, которая может быть в очень сильной степени «моховидной», предполагая возможность конвергенции между печеночниками и мхами, и к тому же некоторые *Geocalycineae* (например, *Chiloscyphus*) сохраняют поразительно примитивные черты и в этом аспекте множественное продуцирование гаметофитов из одной споры можно считать примитивным состоянием.

По предположению Шустера (Schuster, 1984в), нитчатая, *Cephalozia*-типа, протонема, обнаруженная у *Jungermanniales*, могла легко давать начало различным протонемам *Marchantiidae*. У обеих групп протонема первоначально нитчатая.

Обращаясь к вопросу происхождения протонемы у исходных форм бриофитов, можно предположить, что после перехода от мелководья к низким и влажным наземным местообитаниям в связи с их известной относительно водных экотопов экстремальностью, видимо, произошла задержка на первых стадиях развития гаметофита, что привело к дифференциации протонемы.

Согласно А.П. Хохрякову (1981), одним из приспособлений к периодическому пересыханию почвы под действием суточных ритмов, возможно, явилась гипертрофия первой стадии развития гаметофита – нитчатой, выполнявшей функцию закрепления, захвата площади (к чему неспособна основная категория – гаметофор), а также и переживания более сухих периодов путем зарывания в почву. По его мнению, протонема возникла в качестве ценогенеза.

Среди многоклеточных структур нитевидная, вероятно, обладает наибольшим контактом с экзогенной средой и возможностью самого быстрого распространения по субстрату и в этом, надо полагать, состоит стратегия дифференциации нитчатой протонемы у бриофитов. Ее функциями, надо полагать, являлось снабжение ассимилятами зачатков радиальных гаметофоров и их распределение на субстрате, т.е. нитчатая протонема – образование сугубо наземного происхождения, скорее всего, возникшее вслед за дифференциацией вальковатого гаметофора и получившее особое развитие, как мы считаем, при формировании листостебельной радиально-симметричной структуры последнего как важная адаптация не только для питания и закрепления, но и в борьбе растений за свет, за жизненное пространство.

Впоследствии (вероятно, средний девон) у древних радиально-симметричных печеночников в связи с низкой устойчивостью их гаметофора к высыханию он все более утрачивал радиальную симметрию и приобретал дорсивентральный характер при плагиотропном росте.

Адаптациогенез, направленный на поглощение влаги всей поверхностью тела гаметофита с соответствующими структурно-функциональными преобразованиями при тенденции перехода его к плагиотропному характеру роста, неизбежно должен был коснуться и протонемы, детерминировав и ее структурно-функциональную перестройку. Произошло увеличение объема протонемы при уменьшении общей поверхности за счет сочетания продольных и поперечных делений клеток. Возникшая таким путем массивная протонема легко впитывала влагу атмосферных осадков или поглощала ее из водяных паров и удерживала эту влагу для обеспечения прохождения первых стадий развития гаметофора. При этом все более утрачивалась четкость дифференциации протонемы от

ювенильной стадии гаметофора. Таким образом, произошло переключение программы развития протонемы с нитчатой на массивную (сферическую, овальную, цилиндрическую, пластинчатую и др.) (рисунок 8).



Рисунок 8 – Формирование морфотипа протонемы у печеночников и его инверсия

Нечто подобное этому, может быть, проявляется у таких типов развития проростков как *Nardia*, *Scapania*, *Riccardia*, *Metzgeria*, *Fossombronia*, что также вызвано, по-видимому, затруднениями с формированием зачатков гаметофоров в условиях снижения влагообеспеченности местообитаний. У некоторых форм с массивной протонемой мог произойти и обратный процесс – вторичное образование нитевидной протонемы (рисунок 8). Вообще же возникновение массивной протонемы и ее частичная вторичная интеграция с гаметофором привели к снижению ее роли в цикле развития печеночников. Однако у представителей отдельных таксонов печеночников значимость ее вновь возросла, что выразилось в образовании на базе массивной протонемы не одного, а нескольких зачатков гаметофоров одновременно.

В эволюционном аспекте представляют интерес особенности онтогенеза проростков у листостебельных печеночников (по Nehira, 1974) и, прежде всего, с экзоспорической протонемой, поскольку двойная и тем более эндоспорическая протонемы, скорее всего, вторичны. Согласно Шустеру (Schuster, 1984в), экзоспорический и эндоспорический типы прорастания спор явно связаны с экологическим продвижением таксона. По его мнению, при раннем экологическом продвижении, вероятно, с почвы на скальные

поверхности и кору деревьев давление отбора «благоприятствовало» тем таксонам, которые проявляли, по крайней мере, ограниченное эндоспорическое развитие.

Ряду типов развития проростков листостебельных печеночников присуща смена стадии протонемы кратковременной стадией проростка с малоклеточными, цельными первичными листьями (из одного ряда клеток или более широкими, состоящими из нескольких рядов клеток), причем амфигастрии на этой стадии, как правило, не образуются за немногими исключениями (это, быть может, является следствием изменения генетической программы – снижения значимости вентральных листьев). Данная стадия обычно переходит в стадию ювенильного растения с двураздельными листьями, дающего начало молодому побегу с листьями нормальной для вида формы.

Указанные стадии развития проростка, по нашему мнению, могут в какой-то мере отражать этапы эволюционного процесса у листостебельных печеночников. На этой основе можно построить модель происхождения данных форм. Предположительно, на валиковидной, вертикальной оси гаметофора первоначально образовывались три ряда боковых небольших и нешироких малоклеточных, из одного слоя клеток цельных выростов, которые впоследствии преобразовались в более крупные, двураздельные и четырехраздельные (в основании иногда, возможно, утолщенные) листья, чего мы уже касались выше. Путем трансформации последних в дальнейшем, видимо, возникло основное формовое разнообразие листьев у печеночников.

Такие типы прорастания спор, как *Fossombronia* и *Cavicularia*, могут указывать на возникновение слоевищных форм из листостебельных. Типы *Riccardia* и *Metzgeria* характеризуются первоначально нитчатой, а затем слоевищной протонемой, из которой уже развивается молодое слоевище печеночников. В общем у

представителей порядка *Metzgeriales* радикальные отличия по морфоструктуре протонемы от представителей порядка *Jungermanniales* отсутствуют.

Широкое распространение прорастания спор в протонему еще внутри экзоспория (эндоспорическая протонема) у печеночников вызвано их особой адаптацией при освоении новых местообитаний, являющихся для них в той или иной мере экстремальными. Эндоспорическая (и двойная) протонема распространена главным образом у представителей *Jungermanniiidae*, редко встречаясь у *Marchantiidae*.

Формирование юнгерманиевых под покровом влажных тропических лесов, быть может, определило невысокий критический порог их устойчивости к иссушительному стрессу. Это не могло не отразиться и на свойствах спор. Предположительно невысокая резистентность спор юнгерманиевых к испарительному стрессу стимулировала накопление в них органических веществ, что, в свою очередь, вызвало не только повышение их жизнеспособности, но и способность прорасти в протонему еще под защитой экзоспория, избегая воздействия иссушения. При этом нередко споры стали прорасти, еще находясь в коробочке.

У таких древних слоевищных форм как метцгериевые, которые, возможно, очень рано стали поселяться на коре древесных растений, по всей вероятности, сама организация их гаметофита ограничивала в какой-то мере экологический диапазон этих печеночников, что наряду с особыми защитными структурами гаметофита не вызвало, надо полагать, необходимости в эндоспорическом развитии протонемы. Здесь также вступил в действие компенсирующий механизм обильного вегетативного размножения.

Хотя печеночники, на наш взгляд, способны были поселяться на гумусированной коре оснований деревьев исторически уже очень

рано (карбон и последующие периоды), но широкий их эпифитизм, вероятно, следует связать с формированием тропических дождевых лесов в меловом периоде в связи с мощной территориальной экспансией и процветанием покрытосеменных. В этих лесах могли сложиться наиболее благоприятные условия (микроэкотопы, особенно субстрат) для печеночников-эпифитов, а для эпиксиллов вполне подходили голосеменные, произошедшие исторически гораздо ранее покрытосеменных.

Несмотря на то, что эндоспорическая протонема характерна для эпифитных и эпилитных юнгерманниевых печеночников, это явление наблюдается и у очень немногих напочвенных печеночников, причины которого у них трудно объяснить.

Вообще, по мнению Нехиры (Nehira, 1987), эндоспория развивалась в процессе эволюции независимо в разных филогенетических ветвях (ее нет только у *Sphaerocarpaceae*), и как у мхов, она обычно свойственна эпифитам и эпилитам, которые часто произрастают в условиях водного стресса. Далее он отмечает, что эндоспория у видов *Pellia*, *Conocephalum conicum* и у *Trichocoleopsis sacculata*, произрастающих во влажных местообитаниях, возможно, сохранилась у них со времени обитания их в засушливых местах.

В общем, имеются некоторые основания относить формирование предков как *Conocephalum*, так и *Pellia* ко времени наибольшего иссушительного стресса (поздняя юра) в области древнего Средиземноморья, хотя и к различным классам экотопов, на различных гипсометрических уровнях.

В связи с тем, что протонема – вспомогательная структура гаметофита филогенетическая значимость ее особенно у печеночников и антоцеротовых ныне ограничена. Однако эта структура на заре формирования мохообразных явилась той детерминантой, которая обеспечила им успешное освоение суши и в

последствии освоение ряда экотопов. А дальнейшее ее развитие было связано с адаптацией к климатическим условиям и характеру субстрата.

Трансформация структуры спорогона в верхнем девоне

Предположительно наряду с изменением структур гаметофита в верхнем девоне подвергся некоторым преобразованиям и спорофит юнгерманиевых печеночников, точнее – их исходных форм. В лесных условиях, особенно по мере вытеснения с поверхности почвы, короткая ножка спорогона при вскрывавшейся в верхней части продольными разрывами стенки коробочке все менее отвечала требованию расселения спор печеночников. Это привело к выработке нового, компенсационного механизма – способности к быстрому удлинению ножки спорогона ко времени созревания спор за счет сильного продольного растяжения ее клеток, наполнявшихся водой. Одновременно также в связи с усилением влажности среды на фоне повышенной теплообеспеченности в археспории, вероятно, произошло преобразование питательных клеток в структуры, подобные псевдоэлатерам (еще без спиральных утолщений), а на их основе могли возникнуть уже и элатеры – более специализированные и сложные структуры.

Элатеры, возможно, отличались от предшествующих структур расширением функционального значения – не только предположительным участием в обеспечении элементами питания материнских клеток спор (физиологическая функция), но вслед за этим – в активном разрыхлении и разбрасывании зрелых спор из коробочки (механическая функция).

Параллельно, с трансформацией питательных клеток, видимо,

вырабатывался особый механизм вскрытия коробочки, образование которого было вызвано, как мы полагаем, давлением отбора, направленным на более быстрое высвобождение спор из коробочки для предотвращения утраты ими жизнеспособности. В результате коробочка стала вскрываться по созреванию спор путем расчленения ее стенки продольными щелями до основания на отдельные створки (рисунок 9а), как и у современных юнгерманниевых печеночников. С тех пор достаточно эффективное для влажных низменных тропических лесов высвобождение и расселение спор стало обеспечиваться системой, включающей быстрое удлинение ножки спорогона, разъединение стенки коробочки на продольные створки и разрыхление зрелых спор гигроскопическими движениями элатер. Это присуще как листостебельным, так и слоевищным (вероятно, производным от радиально-симметричных форм) представителям данного подкласса.

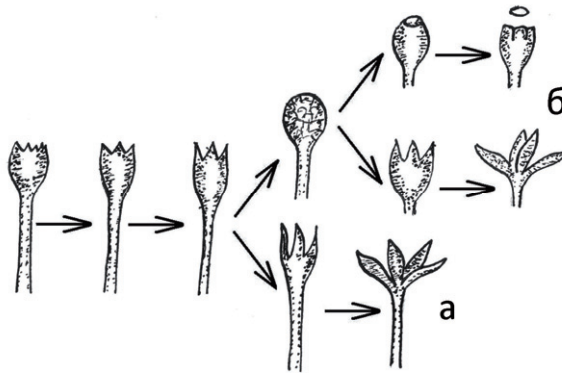


Рисунок 9 – Эволюция способа вскрытия коробочки у печеночников: а – у *Jungermanniopsida*; б – у *Marchantiopsida*

Необходимо отметить, что уделяемое нами существенное внимание в отношении вспомогательных структур спорогона (к ним, в частности, принадлежит и механизм высвобождения спор из коробочки) объясняется их сравнительно большей зависимостью от

экзогенных воздействий и эндогенных факторов. Возникновение или преобразование, а также дегенерация данных структур представляют собой реакцию на соответствующие условия среды и тем самым могут служить достаточно показательным индикатором последних. Разумеется, серьезные коррективы в хронологическом аспекте здесь вносит и анализ других структур спорогона, а также гаметофита. Все это в какой-то мере может компенсировать те пробелы, которые неизбежны и пока весьма велики в палеоботанической летописи.

Эволюция печеночников в карбоне

Влажные тропические леса предположительно способствовали возникновению большого формового разнообразия печеночников, особенно в карбоне. Судить об этом в какой-то мере допустимо также по аналогии с современными трахеофитами, наибольшее формовое разнообразие листьев у которых отмечается не в верхних, а именно в нижних ярусах тропических дождевых лесов (Ричардс, 1961), где давление г-отбора невелико.

Шустер (Schuster, 1979) предполагает, что формирование юнгерманиевых печеночников происходило во влажных и мягких климатических условиях, в приокеанических лесных сообществах преимущественно на территории Гондваны.

Существенное похолодание со среднего карбона и особенно в позднем карбоне не могло не вызвать значительной трансформации в растительном покрове, прежде всего, Гондваны. В результате сложилась своеобразная глоссоптерисовая флора. В этой связи Шустер (Schuster, 1981) предполагает, что антиподиальные роды печеночников, преимущественно приуроченные к холодным и влажным климатам Гондваны, возможно, представляют собой остатки

подпокровной пермо-карбоновой глоссоптерисовой флоры. Этому предположению отвечает однополость и стенотипность данных таксонов, считающихся «примитивными» и «генерализованными», их относительная изофильность или полуизофильность, неспособность к асексуальному размножению.

Сопоставление антиподиальных родов с другими изофильными или приближающимися к изофильным как среди печеночников, так и мхов, наводит на мысль, что здесь имеется некоторая связь с пониженностью испарительного стресса (океаничностью) в их местообитаниях, хотя бы анцестральных. Отсюда возникает предположение, что именно такой или подобной экологической обстановке обязано возникновение радиально-симметричных листовых типов гаметофита у мохообразных. Ярко это проявляется у мхов, вообще тяготеющих к прохладному или холодному климату, но среди них особенно у таких проявляющих сходство по генеративной сфере и структуре спорофита с андреобриевыми мхами, являющимися криофитами.

Карбоновое похолодание Гондваны, вызвав снижение испарительного стресса, если и не стимулировало процесс известного восстановления изофильности гаметофита у печеночников, то, по крайней мере, способствовало расширению распространения таких форм (в основном напочвенных) и их сохранению в дальнейшем вплоть до настоящего времени. Вместе с тем это оледенение способно было вызвать элиминацию или миграцию многих теплолюбивых печеночников, обитавших на различных субстратах в лесных ценозах.

Исходный морфотип гаметофита мохообразных

читывая феномен взаимопревращения листостебельной и

слоевищной форм гаметофита печеночников, логично коснуться вопроса о первичном морфотипе гаметофита у мохообразных.

Шустер (Schuster, 1966; 1979) считает, что поскольку гаметофит мохообразных приспособлялся к различным условиям среды, к разным эконишам, то спор относительно того, произошли ли все бриофиты от слоевищных или от облиственных форм, теряет смысл. По его мнению, было бы наивно полагать, что группа развивающихся организмов с генетическим потенциалом выбора ряда решений стоящей перед ними проблемы (имеется в виду адаптация к наземному существованию – Г.Р.) выбрала бы лишь одно единственное решение.

В качестве анцестральной формы у печеночников несмотря на феноменальное разнообразие у них типов гаметофита Шустер (Schuster, 1966; 1981; 1984в) принимает форму с прямым и радиальным, но не обязательно листовым гаметофитом. По его мнению (Schuster, 1984в), для данной модели имеются соответствующие модели у других наземных растений, таких как *Ptilotum* и *Tmesipteris*, *Stromatopteris*, *Actinostachys*, *Ophioglossum* и родственные им папоротники, *Lycopodium* и другие плауновидные, если только рассматривать существующие в настоящее время группы (Bierhorst, 1971; Schuster, 1971a). Однако, как заключает Шустер, такие модели могли существовать и в прошлом (возможно, прямые радиальные раннедевонские гаметофиты с терминальными гаметами на них).

По предположению Шустера (Schuster, 1984в), вначале под воздействием иссушительного стресса могло произойти укорочение вертикальной безлистной оси с последующим развитием энаций как защитных структур для генеративных органов. Вместе с тем Шустер не исключает и прямого перехода вертикальной безлистной оси под действием того же фактора к распростертому произрастанию с

последующим утолщением тела гаметофита.

Симметрия в морфогенезе печеночников в связи с их образом жизни

Здесь вообще следует кратко коснуться феномена симметрии, упомянутого выше. Симметризация и десимметризация – суть процессы взаимосвязанные и одновременно протекающие на различных структурных подуровнях материальных целостных систем, в чем состоит с точки зрения симметрии объективная диалектика развития структурных объектов (Шубников, Копчик, 1972).

Согласно Ю.А. Урманцеву (1974), мир в аспекте явлений симметрии есть единство взаимоисключающих, обуславливающих, дополняющих, борющихся, переходящих друг в друга противоположностей, созидających и одновременно нарушающих симметрию. Как указывает данный автор, эволюция симметрии не прямолинейна, подчас преимущественная по роли десимметризация сменяется на отдельных этапах симметризацией и наоборот: изменение симметрии по отдельным ветвям древа жизни имеет свои особенности. В частности, как в онто-, так и в филогенезе имеют место переходы типа десимметризация – симметризация, причем процесс в целом сильно сдвинут в сторону десимметризации. На наш взгляд, это особенно четко проявляется на печеночниках.

В связи с наличием у бриофитов как радиальной, так и дорсивентральной структуры побега, эти виды симметрии заслуживают определенного внимания. Э. Синнот (1963) отмечает, что радиальная симметрия рассматривается многими как наиболее примитивный тип симметрии. В некоторых случаях, как указывает он далее, растение может поочередно становиться то радиальным, то

дорсивентральным (*Mnium undulatum*). Синнот полагает, что в большинстве случаев дорсивентральный характер симметрии определяется не в самой меристеме, а возникает позднее в связи с дальнейшими изменениями. Почти все меристемы или верхушечные участки имеют радиальную симметрию. Полагаем, что это исходный морфогенез у наземных форм эмбриофитов. Радиальная симметрия по Синноту (1963), может превращаться в дорсивентральную в процессе нормального развития. Проростки растений, имеющих дорсивентральное строение, обычно радиальны (там же).

Как полагает Ю.Т. Артемьев (1984), вероятно, историческое развитие связано с прогрессирующим нарастанием асимметрии клеточного деления. Это должно приводить к повышению темпов эволюции в ходе исторического развития и закономерной смене этапов эволюции онтогенеза (по Северцову, 1934). Он считает, что сначала могла возникнуть только анаболия, позже девиация и последним архаллакис.

Предполагается (Волькенштейн, Лившиц, 1989), что дивергенция видов сходна с фазовым переходом, так как она сопряжена с понижением симметрии системы.

По нашему мнению, явления симметризации и десимметризации в ходе морфогенеза служат отражением адаптациогенеза, будучи итогом взаимодействия генетических факторов (генотипа) с эпигенетическими механизмами. Эти явления обеспечиваются наличием свободной энергии в функционирующих организмах.

Симметризация и десимметризация структуры гаметофора у печеночников носит выраженно приспособительный характер, хотя и затемняется зачастую морфогенетическим консерватизмом.

Как отмечает Синнот (1963), у печеночников возникновение листьев связано с гранями верхушечной клетки и в простейшем случае имеется три ряда листьев, образовавшихся непосредственно из

верхушечной клетки. В отличие от печеночников (листочкелых) у папоротников и хвощей, которые также обыкновенно имеют трехгранную верхушечную клетку, обычно не существует никакой связи между расположением листьев на побегах и формой этой клетки (Синнот, 1963). Здесь, по нашему представлению, наблюдается более продвинутое состояние морфогенеза, вызванное существенным усложнением эпигенетических механизмов в соответствии с более сложным образом жизни у папоротников и хвощей.

Однако имеется и другое мнение. Как полагает Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984), по некоторым причинам клеточные механизмы неизбежно образуют спиральные филлотаксисы, никогда не наблюдавшиеся у листовых печеночников (например, у *Jungermanniales*), возможно, из-за того, что даже ранние эволюционные тенденции у печеночников заключались в развитии простертого габитуса, тогда как у мхов этого не было.

По нашему представлению, здесь все же не вполне учитывается зависимость возможностей морфогенеза от экологии, качественное различие этапов морфогенеза, то, что листья у печеночников едва ли можно считать таковыми в полном смысле слова. Это подтверждается возможностью их срастания в слоевищеподобные вместе со стеблем образования.

Листья у печеночников развиваются таким образом, что лишь слабо проникают в эпидермис, никогда не достигая контакта с внутренними неэпидермальными тканями (Crandall-Stotler, 1984), что, возможно, отражает их чешуевидное происхождение. Видимо, филлоиды печеночников при формировании не испытывали влияния стелы «стебля», вследствие чего у них не произошло дифференциации опорной структуры (жилки) и тем более не мог возникнуть проводящий пучок, генетически связанный, по нашему мнению, с жилкой как проявление ее дальнейшей дифференциации.

Наличие стелы у немногих слоевищных (юнгерманниевых) печеночников и даже подобия жилки у листа отдельных листостебельных форм (*Herberta*) указывает на принципиальную возможность (это отмечалось в отношении проводящего пучка выше) развития данных структур у печеночников подкласса *Jungermanniiidae*, если бы не очень ранний исторический их адаптациогенез на поглощение влаги всей поверхностью тела. Однако их предшественники, по всей вероятности, имели проводящий пучок.

Трансформация первичных облиственных радиально-симметричных печеночников в дорсивентральные, как уже отмечалось, была связана, вероятно, с переходом гаметофита от прямостоячего к распростертому характеру произрастания. Это было вызвано либо повышением сухости воздуха, либо сменой почвы на менее благоприятные субстраты, т.е. ввиду их меньшей влагообеспеченности. Согласно Шустеру (Schuster, 1979), наоборот, трудно наблюдать давление отбора, которое должно вести к эволюции прямых, радиальных типов – только крайнее состязание за место могло привести к такой морфологии. Полагаем, что при этом важная роль принадлежит и климатическим условиям.

В этой связи возврат плагиотропных слоевищных форм к листостебельному расчленению, который Шустер считает обычным и неоднократным процессом в эволюции печеночников, представляется нам не столь уж тривиальным, так как условием восстановления филлоидов является именно вертикальный характер произрастания слоевища, но и в этом случае вторичная листостебельная дифференциация таллома еще вовсе не всегда гарантирована. К тому же следует учитывать специфический характер формирования листьев у печеночников (по его реконструкции).

Дивергенция отдела печеночников

Согласно Шустеру (Schuster, 1979, 1981), подклассы и порядки печеночников сложились очень рано, несомненно, к карбону, и, возможно, к девону, когда способы будущей эволюции были в основном определены. Им же (Schuster, 1981) выдвинута гипотеза о развитии печеночников в основном двумя «волнами» и в два различных временных отрезка. Первыми явились *Jungermanniidae* (*Jungermanniopsida*, включая гапломитриевоы), которые развивались главным образом по краям континентов, на территориях с влажным океаническим климатом. *Marchantiidae* (*Marchantiopsida*), по его мнению, при постепенном сосредоточении многочисленных участков, имевшихся в более раннее палеозойское время, к началу мезозоя широко распространились континентально и развивались на больших площадях с сезонным аридным климатом. Этим рядом событий, по Шустеру, стимулировалось увеличение, если не эволюция *Marchantiidae*: сложились условия для растений, способных или выносить длительные периоды иссушения (*Marchantiales*) или «уклоняющихся» путем выживания клубнями (*Geothallus*) или же посредством спор (например, *Riella*, *Sphaerocarpos*) и растущие в быстрых ручьях во время коротких дождевых сезонов. Только порядок *Monocleales* сохраняет, как подчеркивает Шустер, мезофитный образ жизни *Jungermanniidae*, причем во многих аспектах этот порядок, по его мнению, представляет единственное реальное связующее звено между двумя подклассами. В настоящее время существует иная трактовка моноклеевых, отрицающая такую их оценку.

Список ископаемых маршанциевых, начиная с триаса, становится прогрессирующе большим в последующее время, и более, чем дюжина видов (в ископаемом состоянии), относимых к

Marchantioilites, *Ricciopsis*, *Marchantiites* и *Preissites*, хорошо известна от триаса до эоцена (Krassilov & Schuster, 1984). Как подчеркивают эти авторы, если *Marchantiales* действительно существовали в палеозое, можно было бы ожидать хотя бы обнаружения следов некоторых из них – учитывая прочность их организации, легкость захоронения, а также преобладающую в более поздних палеозойских отложениях.

В трактовке растений подобных *Sporogonites* Шустер (Schuster, 1979) исходит из присущих ему взглядов на характер связей спорофита с гаметофитом, обосновывая с помощью *Sporogonites* допустимость повторного развития постоянного эпифитизма спорофита на гаметофите в раннем девоне.

Шустер также считает факт постоянного эпифитизма спорофита настоящего папоротника *Actinostachys* на клубневидном, постоянном гаметофите убедительным доказательством того, что эпифитизм спорофита на гаметофите развивался повторно. В этом аспекте, как отмечает данный автор, наличие у *Anthoceros* постоянно присоединенного спорофита не делает его в какой-то мере бриофитом более чем подобный феномен делает бриофитом *Actinostachys*.

По нашему представлению, сохранение связи спорофита с гаметофитом у данного папоротника, видимо, вызвано экстремальными, неблагоприятными условиями экзогенной среды для самостоятельного его существования. Только в подобных, крайних условиях существования вторичный, а точнее, возвратный «эпифитизм» спорофита может быть в какой-то мере поддержан отбором, поскольку позволяет спорофиту выжить в такой ситуации, которая не дает возможности ему реализовать свой потенциал. Однако у некоторых папоротников диплофаза утрачена, а сохранился только гаметофит. Согласно Е.М. Арнаутовой (2006), это явление известно у представителей семейств *Grammitidiaceae*, *Hymenophyllaceae* и

Vittariaceae.

Представляет интерес, описанный Красиловым (1970) довольно продвинутый представитель *Jungermanniales* – *Cheirorhiza brittae* с ризоидами, предположительно разделенными перегородками (юрский период).

Касаясь отсутствия какого-либо доказательства листовенных *Jungermanniales* из палеозоя, Шустер (Schuster, 1966) полагает, что поскольку это более нежные формы из числа печеночников, то из таких фрагментарных палеозойских фоссилей нельзя сделать глубокие филогенетические выводы, кроме того, что дифференциация уже достигла продвинутого уровня.

Как отмечают Красилов и Шустер (Krassilov & Schuster, 1984), существование юрского *Ricciopsis* с *Riccia*-видными розетками предполагает, что юрские *Marchantiales* начали диверсификацию на современные подпорядки. В течение первой половины мезозоя, и, вероятно, в течение его первой четверти процветали не только различные *Metzgeriales*, но появляются и первые установленные представители *Sphaerocarpaceae*, *Marchantiales* и *Jungermanniales*.

В общем, в юрское время существовали все основные группы печеночников, причем почти определенно следует допустить существование в то время примитивных *Calobryales*, а также *Monocleales* (Krassilov & Schuster, 1984). Здесь следует упомянуть и триасовую *Naiadita*.

В.Д. Принада (1962) полагает, что печеночники, по-видимому, присутствовали в юрских флорах почти повсеместно, но в силу экологических условий их обитания они сравнительно редко попадали в благоприятную для сохранения в фоссильном состоянии обстановку, благодаря которой они дошли до нас.

Необходимо отметить, что риччиеподобные печеночники обнаружены уже и в пермских отложениях Сибири (Вербицкая, 1980).

Нижнепермский *Ricciopsis* (?) *anakitensis* отличается от раннеюрских видов этого рода более крупными размерами и другими очертаниями слоевища, а также большей его разветвленностью. Другой вид – *R. parva* хотя и мельче первого, но вместе с тем значительно превосходит размерами и степенью расчлененности нижнеюрский *R. scandica* (Lundblad, 1954).

Ранней пермью датируется и описанная Вербицкой *Jaganovia ziminkensis*, частично сходная с *Riccia fluitans*, но с густыми ризоидами. Эти фоссилии могут свидетельствовать о происхождении порядка *Marchantiales* не позже начала перми, причем по мере усиления аридизации в перми и триасе происходило уменьшение размеров слоевища (от примерно такого, какое присуще *Monoclea*) части печеночников и их разветвленности, что обнаруживается в ранней юре.

Из отложений мелового периода известны довольно разнообразные фоссилии, относимые к *Marchantiales*.

Из немногих меловых *Jungermanniales* привлекает внимание вид *Dietteria montanensis*, у которого характерны сильно прозенхиматические, часто сигмоидные клетки, сильно удлинённые к основанию листа, являющиеся в целом аномальными для *Jungermanniales* (Krassilov & Schuster, 1984; Schuster, Janssen, 1989). Это явная адаптивная конвергенция со мхами, причем наиболее продвинутыми – *Bryopsida*, по-видимому, вызванная реакцией на неустойчивую и периодически недостаточную влажность воздуха при умеренном климате.

Несмотря на бедность фоссилий, предполагается (Krassilov & Schuster, 1984), что мезозойские таксоны были в общем не идентичны современным родам и видам и этот вывод, по мнению данных авторов, согласуется с предположением D.H. Vitt, что даже мезозойские мхи не сходны с существующими родами и видами.

Фитогеографические доказательства, однако, предполагают, что менее специализированные современные роды и семейства главным образом существовали и к середине или в раннем мелу (Schuster, 1979). Учитывая крайнюю неполноту палеоботанической летописи мелового периода, такое предположение следует признать допустимым.

Особенности организации юнгерманиевых печеночников (*Jungermanniopsida*)

Нельзя не согласиться с тем предположением Шустера (Schuster, 1984в), что акропетальное образование половых органов из поверхностных клеток чуть ниже апикальной клетки, есть первоначальное положение, фундаментальный тип образования гаметангиев у печеночников и мхов. Как подчеркивает данный автор, такое положение, по существу, впоследствии не модифицированное, обнаруживается почти у всех групп печеночников за исключением архегониев *Jungermanniales*.

Большой интерес в вопросе эволюции печеночников представляет оценка Шустером *Jungermanniidae* (*Jungermanniopsida*, включая *Haplomitriopsida*). Он полагает, что юнгерманиевые способны были сохранить более «генерализованные» или более близкие к анцестральным типы, чем *Marchantiidae* (*Marchantiopsida*). По его мнению, прямые, трирадиальные симметричные гаметофиты, имеющиеся у *Calobryales* и многих *Jungermanniales*, демонстрируют, по крайней мере, поверхностную конвергенцию с мхами.

Особое внимание в эволюционном аспекте привлекает порядок *Calobryales* (*Haplomitriales*). Из основных критериев этого таксона основная масса фактически повторяется у *Metzgeriales* (Schuster, 1971a, 1984в). В этом плане последние являются единственной очень

отдаленной точкой соприкосновения *Calobryales* с другими печеночниками, но и от *Metzgeriales* его изолирует, в частности, ультраструктура сперматозоидов (Schuster, 1984в). Однако еще 20 лет назад у одного из представителей пор. *Metzgeriales* (s. l.) – *Treubia tasmanica* – обнаружены именно признаки блефаропласта, наблюдаемые у *Haplomitrium* (Carothers, Rushing, 1989). В настоящее время гапломитриевые и треубиевые объединены в единый класс.

По мнению Шустера (Schuster, 1984в), калобриевые (= гапломитриевые), в лучшем случае, образуют несовершенную модель, из которой могут быть выведены другие печеночники, и их лучше считать группой уникальных «живых ископаемых».

Представителям *Haplomitrium* свойственно отсутствие генетической устойчивости установленной органографии. В частности, у *H. ovalifolium* некоторые популяции характеризуются только нелопастными листьями, но другие имеют также листья, разделенные в равной или неравной мере до основания (Schuster, 1971а). У этого вида такая примитивная изменчивость в форме листьев напоминает изменчивость листьев у *Takakia* (Schuster, 1984в).

Шустер (Schuster, 1966, 1981, 1984в) указывает уникальные признаки представителей порядка *Calobryales*, критерии их примитивности, а также черты сходства со мхами.

По нашему представлению, на морфофункциональной организации калобриевых в значительной мере сказалось предполагаемое формирование в открытых местообитаниях с невысокой теплообеспеченностью, чем может быть объяснен ряд их особенностей.

Шустер (Schuster, 1984в) приводит далее критерии примитивности *Metzgeriales* и полагает, что часть их происходит непосредственно от радиальных безлистных предков. Согласно Шлякову (1975а, б), часть *Metgeriales* производна от первично

слоевищных форм, например, близких к *Sporogonites*, их эволюция могла идти от слоевищных форм к облиственным.

Шустер (Schuster, 1984в) указывает также основные критерии порядка *Jungermanniales*, дифференцирующие его от порядка *Metzgeriales*, а также критерии примитивности первого. Он отмечает, что по морфологическому разнообразию, связанному с использованием различных ниш, *Jungermanniales*, несомненно, процветающая группа (кроме примитивных в нее входят и «современные» таксоны, находящиеся на «взрывной» стадии эволюции). По его мнению, юнгерманниевые, очевидно, очень рано заняли «твердые» поверхности – скальные стены и древесную кору. Относительно недавнее видообразование проявляет и такая древняя группа, как антоцеротовые.

Тот же автор предполагает, что к позднему палеозою или к раннему мезозою в лесах плотная подстилка побуждала бриофиты выбирать ниши, где ее накопление было невозможным. Такое давление отбора было наиболее интенсивным на плоские, листовые типы, которые уже приобрели дорсивентральные стелющиеся типы роста. В результате, как отмечает далее Шустер, самые ранние *Radulineae*, *Porcellineae*, *Lepidolaeneae* и вскоре затем *Ptilidiineae* покинули свои наземные местообитания и освоили скальные поверхности и деревья.

Особо следует коснуться таких образований как амфигастрии. Они в том случае, если не подверглись сильной дегенерации, сохраняют, как мы полагаем, большую степень морфологической преемственности с листьями радиально-симметричных предков, чем остальные листья, характер роста которых в связи с их боковым положением вследствие большего давления отбора претерпел более значительные изменения. Поэтому нередко при наличии цельных боковых листьев амфигастрии продолжают в большей или меньшей

мере оставаться двухлопастными.

Дегенерация амфигастрий приводит к тому, что они утрачивают двухлопастную (двухраздельную) форму и приобретают чаще всего ланцетную форму, как бы рекапитулируя в какой-то мере в обратной последовательности процесс морфогенеза листьев у печеночников, происходящих от предков с прямостоячим, вальковатым в надземной части и безлистным гаметофитом.

Далее излагаются современные представления, касающиеся систематики и филогении классов *Haplomitriopsida* и *Jungermanniopsida*.

Из реликтовых таксонов печеночников наиболее выделяются представители родов *Haplomitrium* и *Treubia* как «живые ископаемые». С возрастанием молекулярных данных выясняется, что *Haplomitrium*, *Treubia* и *Arotreubia* (*Treubiales*) – монофилетическая группа, которая генетически дивергентна от всех остальных печеночников. Эта группа представляется теперь как сестринская ко всем другим родам печеночников. Синапоморфии в пределах печеночников включают образование окруженных единственной мембраной масляных телец и стерильных гигроскопических элатер, которые способны рассеивать споры. Гаметофоры гапломитриевых и треубиевых имеют боковые выросты, которые развиваются независимо от таковых листовых печеночников класса *Jungermanniopsida* и анатомически уникальны. Оси гаметофора *Haplomitrium* содержат центральный пучок из тонкостенных водопроводящих клеток с крупными плазмодесмо-производными перфорациями. Центральный пучок окружен цилиндром проводящих органические вещества клеток со слабо увеличенными плазмодесмами и продольным расположением эндоплазматичных микротубул. Ризомы *Haplomitrium* выделяют обильную слизь, признак, разделяемый с талломами *Treubia*. В обоих случаях слизь образуется в

отличие от всех других бриофитов главным образом из эндоплазматического ретикулума, в противоположность секретиции гипертрофированных телец гольди апикальными слизевыми железами у всех других мохообразных.

Анатомия таллома у *Treubia* характерна поселением меж- и внутриклеточных гломеромицетных грибов. Предполагается, что у трахеофитов микориза предшествовала эволюции корней, а у *Treubiales* и *Haplomitrium* микориза могла предшествовать происхождению ризоидов. Признаки развития считаются как очевидные в том, что *Treubiales* и *Haplomitrium* проявляют сходство с *Metzgeriidae* (Bartholomew-Began, 1990, 1991; Renzaglia, 2004). Характерно, что способы деления клеток в их апикальных производных сходны с таковыми простых таллоидных печеночников и не похожи на специализированные способы деления, которые характеризуют юнгерманиевые таксоны (Bartholomew-Began, 1991; Shaw & Renzaglia, 2004). Однако, при новом филогенетическом понимании, трехклеточный апикальный дериват, который характерен для этих растений и разделяется со сложными таллоидами, лучше рассматривать как плезоморфный внутри печеночников, а не диагностирующий какую-либо одну линию. Ставящие в тупик черты *Treubia* включают ограничение масляных телец рассеянными идиобластами и многоклеточные стебельчатые геммы, причем и то и другое характерно напоминает сложные таллоидные таксоны (Renzaglia et al., 2007). Это может иметь экологическую (климатическую) подоплеку.

У *Treubiales* и *Haplomitrium* стадии развития на уровне световой микроскопии указывают на родство этих таксонов, обнаруживается идентичность образующих делений при развитии антеридиев и архегониев, состояние, не имеющее параллелей у других печеночников (Bartholomew-Began, 1991; Inoue, 1961). Детали

локомоторного аппарата при развитии спермальных клеток *Treubia* и *Haplomitrium* также выявляют разительные сходства, что уникально у этих растений (Renzaglia & Garbary, 2001), как и новая информация о строении зрелых спермальных клеток.

Монопластидный мейоз наблюдается у *Haplomitrium blumei*, а также у *Blasia pusilla* и у некоторых сложных таллоидных печеночников, но отсутствует у других видов *Haplomitrium* и *Treubia* (Renzaglia et al., 1994; Shimamura et al., 2001, 2003). Вместе с тем такой мейоз доминирует у мхов и антоцеротовых, а также отмечен у некоторых ликофитов и папоротников *Angiopteris* (Brown & Lemmon, 2001). Его наличие поэтому лучше интерпретировать как симплезиоморфию эмбриофитов.

Положение *Haplomitrium* на эволюционном древе (как отмечают Renzaglia et al., 2007) зависит от того, какая апикальная клетка считается плезиоморфной – тетраэдральная или клиновидная, а также, что является исходным: прямой листовенный габитус или плоский таллом? При этом обе гипотезы находят поддержку (Schuster, 1992; Mishler and Churchill, 1984). Сравнение по группам показывает, что нет продвижения в разрешении этого разногласия, когда гаметофиты антоцеротовых и птеридофитов таллоидные с клиновидными апикальными клетками, тогда как мхи являются листовенными с тетраэдральными апикальными клетками.

Хотя обычно *Haplomitrium* считали как рано дивергировавшую линию среди печеночников (Smith, 1995, Schuster, 1984; Renzaglia et al., 1994), оценка его положения остается проблематичной.

Вывод из обширных морфологических исследований *Haplomitrium* (Bartholomew-Begans, 1990, 1991) состоит в том, что род является членом простой таллоидной линии.

Согласно молекулярному анализу L.L. Forrest & B.J. Crandall-Stotler (2004) и Qiu (2003) полагают, что *Haplomitrium* + *Treubia*

образуют кладу сестринскую ко всем другим печеночникам. Однако при этом родство *Haplomitrium* не разрешается удовлетворительно. Хотя неожиданно, но сходство между *Treubia* и *Haplomitrium* поддерживается в морфологии. Оба таксона являются «лиственными» с гаметангиями на листовых осях или дольках. *Treubia* значительно более дорсивентральна с косою до поперечной вставкой и малыми дорсальными дольками (Renzaglia, 1982), тогда как некоторые виды *Haplomitrium* проявляют тенденцию к анизофилии и суккулентному утолщению (Bartholomew-Begin, 1991). В обоих родах тетраэдральные апикальные клетки ответственны за рост побега. Возможно, самое неотразимое доказательство связи между этими двумя родами исходит, как отмечено выше, из специфики сходных спермальных клеток, которые они образуют (Renzaglia et al., 2007).

Если анализировать структурно-функциональную организацию спорофита печеночников самих по себе, то практически невозможно выйти на его организацию у предковых форм печеночников, поскольку у всех печеночников спорофит по своей структуре носит постредукционный характер. Причиной тому – выраженная протекторная функция гаметофора – укрытие его структурами спорофита на протяжении всего онтогенеза вплоть до созревания спор, а также недостаточно вещественно-энергетическое обеспечение гаметофором. В такой связи напрашивается сравнение с теми группами бриофитов, у которых хотя бы часть представителей сохранила способность спорофита к фотосинтезу. Это – антоцеротовые и мхи. Обе группы демонстрируют в отдельных случаях дегенерацию вегетативных структур спорофита как результат исторической адаптации к определенным типам экстремальных местообитаний. Данная дегенерация вызвана прекращением фотосинтетической активности спорофита, надобность в которой отпадает из-за прикрытия его в течение всего периода формирования

структурами гаметофора. В такой связи происходит редукция устьиц в стенке коробочки, как и стерильной колонки. Здесь следует обратиться к сравнительному анализу по морфопризнакам.

У андреевых и сфагновых мхов редуцирована и ножка спорофита, функционально замещенная специальной веточкой гаметофора – псевдоподием. У антоцеротовых исторически очень рано из-за преобразования интеркалярной меристемы в базальную ножка спорофита перестала развиваться. При переходе к эфемерному образу жизни у представителей антоцеротовых (*Notothylas*) индетерминированное функционирование базальной меристемы сменяется детерминированным с одновременной редукцией автотрофности, устьиц, стерильной колонки, а также механизма вскрытия коробочки и трансформацией псевдоэлатер в овальные структуры. У такого представителя бриевых мхов, как *Archidium*, ведущего эфемерный образ жизни, под покровом структур гаметофора у спорофита дегенерировали ножка, стопа, стерильная колонка, устьица в стенке коробочки, механизм вскрытия коробочки, характерный для бриевых мхов, вследствие чего коробочка стала клейстокарпной. В коробочке наряду с материнскими клетками спор образовались питательные клетки, как у некоторых маршанциевых.

Сравнительный анализ нередуцированных и редуцированных в отношении строения спорофита форм антоцеротовых и групп мхов, эволюционировавших в различных направлениях, позволяет экстраполировать результаты данного анализа на спорофит печеночников для воссоздания его структуры у их предкового типа. Эта экстраполяция допустима в том аспекте, что антоцеротовые, печеночники и мхи являются единой группой как эмбриофиты-гаплобионты, для которых в связи с таким направлением эволюции высших растений должны быть свойственны и общие закономерности развития. Данные закономерности результировались в двуединстве

организации с господством гаметофита, сочетании проявлений дивергенции, конвергенции и параллелизмов с широким развитием редукционных процессов как средству адаптации к экстремальным местообитаниям. Последние вынужденно заселяются многими мохообразными, учитывая их невысокую конкурентоспособность, а также изменения экологической обстановки в геологическом масштабе времени.

Наиболее широко распространенные и разнообразные печеночники – юнгерманиевые. Они являются четким адаптивным типом – дериватами эволюции в областях с высокой тепло- и влагообеспеченностью, то есть тропогенными (возможно, экваториальными) условиями. Таким областям свойственны высокий испарительный стресс, влагоснабжение в основном за счет атмосферных осадков и большая напряженность конкурентных отношений, а также высокая активность беспозвоночных в биоценозах. Всему этому отвечает структурно-функциональная организация юнгерманиевых печеночников (за исключением гаплomitриевых, треубиевых, относимых ныне к отдельному классу *Haplomitriopsida*), плевроциевых и некоторых других. Такой специфике условий среды в полной мере отвечает структура гаметофита этих печеночников, их ярко выраженная пойкилогидричность, плагиотропность (прилегание вегетативного тела гаметофора к субстрату, строение протонемы, спорофита и его защита до созревания спор структурами родительского гаметофита, уникальный механизм расселения зрелых спор, зачастую развитое вегетативное размножение.

Тропогенным условиям отвечает и образование таких продуктов метаболизма как масляные тельца. Их раннее появление в мейозе, окруженность специальной мембраной и рассредоточение по клеточной сети свидетельствует об их важной функции как фактора

защиты организма от агрессивных беспозвоночных, которыми наиболее богаты экваториальные биоценозы. Это тем более важно, учитывая отсутствие у юнгерманиевых внешних структур, препятствующих нападению беспозвоночных.

Вся организация юнгерманиевых адекватна вышеуказанному исходному климатипу для печеночников. В такой связи исторически ранние формы гаметофора юнгерманиевых и вообще всех печеночников – плагиотропные и соответственно очень рано перешли от возможной первоначальной изофилии к анизофилии. Современные изофильные ортотропные и близкие к ним формы роста печеночников – вторичны и обязаны адаптации к условиям с невысокой степенью испарительного стресса, то есть умеренно-теплым, сходным с мезическими местообитаниями. Такие местообитания могли возникать, вероятно, в горных поясах при достаточно высокой влажности микроклимата в лесных сообществах с обильными туманами. Они несут следы прежней плагиотропности. Сюда относится, в частности, недавно выделенный класс *Haplomitriopsida*.

Подкласс *Metzgeriidae* (простые таллоиды). *Metzgeriidae* ясно не монофилетическая группа, включающая около тридцати высоко дивергентных родов «лиственных» и талломных форм. Хотя в этой группе известно четыре типа апикальных клеток.

Простые таллоидные рода отличаются от листостебельных печеночников тем, что они анакрогинные. Спорофиты у них не терминальные на побеге, как у акрогинных печеночников. Остальные признаки, которые имеются у всех простых таллоидных таксонов, представлены также и у листостебельных печеночников. Это развитие антеридия из двух первичных андрононов, масляные тела во всех клетках, лопастные спорозиты, гладкие ризоиды и пять рядов клеток шейки архегония.

Две группы простых таллоидных форм парафилетичны внутри *Jungermanniiidae*. Первая группа (простые таллоиды) наиболее дивергентна и включает *Phyllothallia*, обычно относимые к *Treubiales*, большинство представителей *Fossombroniales* и подпорядок *Pallaviciniineae* порядка *Metzgeriales* (класс согласно Crandall-Stotler и Stotler, 2000). В группе *Phyllothallia*, *Pellia*, *Calycularia*, *Noteroclada* – все они представляют генетически и морфологически дивергентные таксоны (Forrest & Crandall-Stotler, 2004). *Phyllothallia* и *Noteroclada* – ясно «лиственные» по облику, но развиваются из клиновидной клетки, в первом случае, и из тетраэдральной апикальной во втором (Renzaglia, 1982). *Pellia* и *Calycularia* – плоские таллоидные типы, оба с клиновидной и гемидискоидной апикальной клетками. Большинство существующих «лиственных» форм роста или с линзовидной, или с тетраэдральной апикальными клетками. Подпорядок *Pallaviciniineae* порядка *Metzgeriales* трактуется как монофилетический и включает *Hymenophyton*, *Moerckia*, *Symphyogyna*, *Pallavicinia*, *Jensenia*, *Podomitrium* и др. (Crandall-Stotler & Stotler, 2000; Forrest & Crandall-Stotler, 2004). Эта морфологически однообразная группа содержит прямостоячие или распростерые таксоны, Большинство их с заметной средней жилкой и моностромными крыльями. Линзовидная апикальная клетка у них ответственна за вегетативный рост.

Аутапоморфизм этой группы образуют специализированные проводящие пучки из мертвых водопроводящих клеток, которые имеются у большинства данных таксонов (Lignore et al., 2000).

Очевидное сходство между подпорядком *Metzgeriales* (простые таллоиды 2) и *Jungermanniiidae* («настоящие» листостебельные печеночники) в мультигенном анализе как E.C. Davis (2004), так и L.L. Forrest and B.J. Crandall-Stotler (2004) было неожиданным. Все эти талломы развиваются из линзовидной апикальной клетки и здесь нет листостебельных форм (кроме, возможно, *Pleurozia*). Эндогенные

ветви у *Metzgeriaceae* напоминают таковые у листостебельных печеночников (Renzaglia, 1982).

Одним из наиболее удивительных результатов анализа Davis (2004) было отнесение *Pleurozia* к *Metzgeriinae* (простые таллоиды 2). У представителей его листья усложненно-лопастные и поэтому его традиционно включали в порядок *Porellales* (лиственные печеночники). Однако морфология листьев у него уникальна в том, что листовые доли расположены дорсально, а не вентрально (Thiers, 1993) и растения нарастают из двояковыпуклой апикальной клетки (Crandall-Stotler, 1976), а у «настоящих» листостебельных печеночников – из тетрадральной, то есть листья могут развиваться конвергентно иным образом, характеризующимися как таллоидный гаметофит: в противоположность единственной листовой инициали у простых таллоидов, которые имеют «лиственный» гаметофит, листья *Pleurozia* развиваются из 2 инициальных клеток, как типичные листья печеночников (Crandall-Stotler, 1976). Филогенетическое положение *Pleurozia* требует дальнейшего исследования, хотя его отнесение к подклассу *Metzgeriidae* сильно поддерживается как 12-ти, так 4-локусным анализом Davis (2004). Эти данные заимствованные из статьи Renzaglia et al. (2007).

Подкласс *Jungermanniidae* (листостебельные печеночники).

Встречаются в большинстве наземных и водных местообитаний, но особенно разнообразны в высоко влагообеспеченных местообитаниях. Многие виды – эпифиты на коре и листьях деревьев и кустарников в тенистых, высоко влажных тропических лесах. В экваториальных лесах (низменных) до 20 видов семейства могут встречаться на одном листе (Zartman, 2003).

Jungermanniidae отличается от *Metzgeriidae* наличием тетрадральной апикальной клетки, побегами гаметофита с хорошо

дифференцированными листьями и стеблем. Листья образуются из двух инициальных клеток, перихеций акрогинный, коробочка вскрывается регулярными щелями на четыре створки.

Листья листостебельных печеночников цельные или чаще двухлопастные или зубчатые, обычно дифференцированы на два ряда боковых и вентральный ряд. Прикрепление боковых листьев поперечное или чаще косое и растения более или менее плоские из-за их налегания. R.M. Schuster (1966) считает листостебельные таксоны с радиальной симметрией и тремя рядами поперечно прикрепленных листьев как рано дивергировавшие группы – от форм с анизофильными листьями и более косо прикрепленными.

Согласно молекулярному анализу, Davis (2004) разрешает 2 крупные клады среди *Jungermanniiidae*. Одна клада содержит большинство таксонов со сложно-двулопастными налегающими листьями (главным образом *Porellaceae*, *Jubulaceae*, *Radulaceae*, *Leieuneaceae*), а другая – остальные семейства печеночников. Это подтвердил и более широкий анализ таксонов. Неусложненно-лопастная группа состоит из трех субклад, для которых сестринская группа не установлена. *Herbertus*, отнесенный R.M. Schuster к примитивным среди печеночников, внутри клады А, как и другие изофильные таксоны (например, *Anthelia*, *Triandrophyllum*) разрешается в относительно производном филогенетическом положении.

Гаметофиты листовых печеночников изменяются от радиально-симметричных с тремя рядами морфологически сходных листьев (изофилия) к дорсивентральным с 2 рядами боковых листьев и добавочным рядом редуцированных вентральных, или амфигастрий (анизофильные). Наличие листоподобных лопастей или долек у некоторых таксонов не ясное между лопастями и простыми таллоидными формами. Эти данные также заимствованные из статьи

Renzaglia et al. (2007).

Считаем, что асимметрия вентрального ряда листьев, безусловно, свидетельствует о прежней ортотропности гаметофора. То, что один из трех рядов листьев оказался вентральным, вполне объяснимо тем, что при этом достигается максимальное уклонение от опасности иссушения (его воздействию наиболее бы подвергался дорсальный ряд листьев). Относительно представителей рода *Haplomitrium* предполагаем, что листья дорсального ряда их гаметофоров могли развиваться заново. Снижение испарительного стресса произошло в результате освоения частью печеночников менее теплообеспеченных местообитаний (с меньшим испарительным стрессом), что привело к переходу от плагиотропности гаметофора к его ортотропности.

Ортотропный характер роста у современных листостебельных печеночников (возможно, за немногим исключением) вторичен и связано это с выходом их в иную адаптивную зону, чем та, в которой происходила выработка их типовых признаков. Простота и однообразие строения их спорофитов – тому явное подтверждение. Оно корреляционно связано с характером роста – их плагиотропностью. Собственно, плагиотропность – определяющая черта организации печеночников, но ответственные за такой характер роста апикальные клетки по своей морфологии (клиновидная или линзовидная) едва ли первичны. Пожалуй, первична радиальная симметрия, а не билатеральная (дорсивентральная форма роста), поскольку для возникновения второй требуется дополнительная энергия. Повышенное конкурентное давление в тропических (экваториальных) условиях вызвало ограниченную вещественно-энергетическую обеспеченность в ходе развития печеночников (более или менее тенистые местообитания), их ориентацию на поглощение влаги всей поверхностью тела гаметофита. Это привело на почве к

необходимости их симбиотических отношений с грибами.

Организация маршанциевых печеночников (*Marchantiopsida*) как следствие их специфической экологии. Дивергенция группы

Относительно маршанциевых важное значение в эволюционном аспекте придается (Schuster, 1984в) следующему: коробочка с 1-слойной стенкой; диморфные клетки и диморфные ризоиды у гаметофита. Шустер отмечает, что черты, присущие всей группе, предполагают филогенетическую историю, удаленную от таковой юнгерманниевых – это 6-рядность шейки архегония (хотя и у рода *Grolle* Хассель (Hassel, 1980) отмечает подобное строение шейки) и отсутствие среди существующих родов маршанциевых, за исключением, возможно, *Riella*, рода, проявляющего какой-либо след структур, которые можно было бы рассматривать как производные от листовенных.

Данный автор (Schuster, 1979, 1984в) обращает внимание, что концентрация наибольшего разнообразия, также как и наибольшая генерализация *Marchantiopsida* в настоящее время приходится на области с климатом средиземноморского типа (выраженная смена влажного и засушливого сезонов). Это отражение развития бриофитов в прежних аридных центрах Пангеи.

Как отмечает Шиманский (1987), пермь и следующий за ней триас являются одними из наиболее геократических периодов за весь фанерозой, что было связано с рядом фаз арогенеза, охвативших большой промежуток времени на рубеже палеозоя и мезозоя. Эти процессы вызвали сильную аридизацию климата, появление полупустынных ландшафтов на больших территориях, усиление различия в климатических поясах.

Согласно В.А. Вахрамееву (1966), ранний триас – время максимального иссушения климата на огромных пространствах земного шара, резкого сокращения лесных формаций, время одной из крупнейших перестроек растительности Земли.

Стимулом для возникновения организации, присущей маршанциевым, как мы считаем, явилось усиление контраста между влажностью почвы и воздушной среды при возрастании величины солнечной радиации в условиях аридизации климата.

Ранее Зеров (1972), ссылаясь на Лундблада (Lundblad, 1954), отмечал, что дифференциация простого таллома, возможно, в связи с возникновением аридных условий на значительной части земного шара в конце палеозоя и в начале мезозоя привела к развитию сложных талломных форм маршанциальных. Согласно Шлякову (1975б), сложная дифференциация тканей слоевища (типа маршанциевых) происходит не позже, чем в триасе, а вполне возможно – с конца палеозоя (пермь, если не верхний карбон). При этом в дальнейшем у некоторых форм печеночников происходило, вероятно, вторичное упрощение сложного таллома с редукцией воздушных камер при проникновении в местообитания с повышенной влажностью среды (нижняя юра, меловый период). Примеры смены одного морфотипа гаметофита печеночников другим здесь не приводятся, но их достаточно в работе Шустера (Schuster, 1979).

Бишлер и Жове-Аст (Bishler and Jovet-Ast, 1981), ссылаясь на соответствующие публикации (Jovet-Ast, 1967; Schuster, 1980), отмечают, что *Marchantiales*, возможно, происходят в начале карбона и подверглись диверсификации и распространению в течении этого периода. В принципе и такое раннее возникновение некоторых *Marchantiales* не исключено, но, как мы полагаем, более подходящая для этого палеоклиматическая обстановка складывалась, начиная с перми. Тогда, вероятно, на базе некоторых преадаптаций и произошло

радикальное изменение адаптациогенеза предков *Marchantiales*.

Под усилившимся давлением г-отбора в перми у части форм могла произойти дифференциация слоевища на возникшую экзогенно ассимилирующую ткань с эпидермой, снабженной различного строения устьицами, и основную ткань с одновременным образованием структур, упрочающих связь таллома с почвой как источником водно-минерального питания, особенно важным из числа печеночников именно для маршанциевых.

Вообще многие морфологические признаки указывают на ксеротермичность адаптации маршанциевых (Schuster, 1992; Wheeler, 2000). В добавок к воздушным камерам с порами в дорзальной части таллома, они характеризуются двумя видами ризоидов, архегониями в обертке, нелопастными материнскими клетками спор, четырьмя первичными андрогонами в антеридии, шестью рядами клеток шейки архегония, идиобластическими масляными телами в клетке, вентральными талломными чешуйками, однослойными стенками коробочки и простым локомоторным аппаратом в мелких двужутиковых спермальных клетках (Schuster, 1966; 1992; Renzaglia et. al., 2000; Renzaglia and Garbary, 2001). Из этих признаков только признаки спермы всеобщие у всех их видов.

Комплекс условий областей с климатом средиземноморского типа (сезонным аридным) явно вторичен для печеночников. Первичен для них, по нашему представлению, океанический теплый климат с устойчивой влажностью воздушной среды и обильными осадками. Их изначальный ксероморфизм, во-первых, нереален, а во-вторых, воспрепятствовал бы их дальнейшему процветанию. Не случайно биоразнообразии маршанциевых не идет в сравнение с высоким биоразнообразием юнгерманниевых.

Искать сходство маршанциевых с первопоселенцами суши безосновательно, поскольку для их формирования потребовался

длительный период адаптации на суше.

Наиболее высокий уровень структурной специализации, возможно, достигается у гаметофита маршанцевых печеночников, где интернациализация фотосинтетических тканей и развитие псевдомежклеточных пространств (Apostolakos & Galatis, 1985) имитирует организацию фотосинтетических тканей у спорофита трахеофитов.

Показательно сосредоточение масляных телец в отдельных клетках гаметофора маршанциевых как их резервуарах. Такое явление, возможно, связано с утратой в значительной мере их защитной функции от беспозвоночных, поскольку развитие этой биоты в средиземноморских условиях намного уступает ее развитию в тропической и, прежде всего, экваториальной экологической обстановке, то есть сосредоточение масляных телец как балласта в отдельных клетках носит, безусловно, вторичный характер.

Вся структура гаметофора маршанциевых указывает на их производность от древних югерманниевых (в широком смысле) вследствие освоения частью их представителей менее благоприятной, требующей большой ксероморфизации адаптивной зоны. Об экстремальности новой адаптивной зоны свидетельствует, в частности, активное вовлечение структур усложнившегося гаметофора не только в создание условий для нормального протекания гаметогенеза, сингамии, развития спорофита, но также в обеспечение условий для расселения спор. Это связано с тем, что прежний способ рассеивания спор, вероятно, оказался неэффективным (прежде всего, из-за наличия широких, смыкающихся слоевищ и их лопастей). Спорофит при этом, как мы полагаем, утратил прежний механизм вскрытия коробочки продольными щелями и коробочки, вероятно, стали клейстокарпными. Это, в свою очередь, привело к активному вовлечению структур гаметофита в

процесс распространения спор.

Такая ситуация у бриофитов обычно складывается в экстремальной экологической обстановке при формировании признаков их изменяющейся типовой структуры. В данной обстановке сформировались за счет ответвлений сложного таллома гаметангиефоры, или особые подставки, несущие на себе женские или мужские гаметангии. Как и при образовании типовых признаков первенцев того или иного крупного таксона, здесь произошла дивергенция в отношении формирования механизмов вскрытия коробочки, хотя они не столь уж актуальны у маршанциевых, как у их предшественников – древних юнгерманниевых печеночников.

Первоначально маршанциевые переносили засуху на пониженных местах, чаще всего по низким берегам водоемов и водотоков. При дальнейшем усугублении опасности гибели от иссушения (усиления засушливости климата) часть сложных таллоидов претерпела изменение жизненной стратегии адаптивного характера. Это потребовалось для уклонения от засушливого периода путем сокращения продолжительности жизненного цикла, причем у форм, оказавшихся в данных условиях, произошла дегенерация гаметангиефоров, а спорофит стал формироваться как бы погруженным внутрь слоевища. В этом случае отпадает биологическая необходимость в таких вегетативных структурах как ножка спорофита и даже стопа, специальный механизм вскрытия зрелой коробочки, которые дегенерируют вплоть до исчезновения вообще, а элатеры утрачивают свое прежнее строение вследствие сужения функций и превращаются в питательные клетки (своего рода возвратная эволюция).

По созревании спор однослойная стенка коробочки произвольно разрушается, слоевище также разрушается, и споры остаются на субстрате, чаще всего распространяясь с наступлением нового сезона

дождей водой.

Дальнейшее усиление засухи или ее продолжительности в местах произрастания маршанциевых привело часть этих ксероморфных форм к экологической инверсии – переходу в водную среду. Однако здесь у них спорофиты не образуются, если они не окажутся за пределами водоема. Это одно из свидетельств того, что печеночники, в том числе такие продвинутые, как маршанциевые, слишком далеко ушли от своих водорослевидных предков.

Споры, надо полагать, претерпели укрупнение, и, трогаясь в рост, стали образовывать проростковую трубочку, что также, вероятно, связано с условиями открытой экспозиции, обнаженностью почв или отложением ила. Нечто подобное наблюдается при прорастании спор типа *Nardia* у представителей порядка *Jungermanniales*, сменивших лесные местообитания на открытые. Проростковая трубочка может образовываться также у *Fossombronia* (Humphrey, 1906) и *Blasia* (Muller, 1905-1916), что также обязано сходным особенностям субстрата и экспозиции.

Шустер (Schuster, 1984в) указывал на резкую обособленность трех существующих порядков *Machantiopsida* друг от друга. При этом производные группы (*Sphaerocarpales* и *Marchantiales*) высоко адаптивно специализированы.

По Шустеру, хотя *Marchantiidae* (*Machantiopsida*) – относительно «современная» группа, но они преимущественно невелики по численности, что, вероятно, отражает тот факт, что большинство таксонов адаптировано не только к сезонно аридному, но также к теплему климату.

По его мнению, *Sphaerocarpales* и *Riccineae* представляют параллельные группы, которые приспособлялись к «трудным» и (или) временным условиям, причем обе проявляют идентичные ответные реакции: развитие гетероталлических таксонов, постоянное

объединение спор в тетрады; образование клейстокарпных коробочек без элатер.

Дивергенция порядка *Marchantiales* на две основные группы – *Marchantiineae* и *Riccineae* произошла, насколько об этом свидетельствуют ископаемые остатки маршанциевых, к триасу или несколько ранее. Экстремальный характер тех экологических каналов, по которым происходило формирование представителей данных порядков, допускает параллельное и независимое однонаправленное (по вектору г-отбора) развитие, по крайней мере, предков разных их семейств, или же подсемейств и даже родов, т.е. эти подпорядки, пожалуй, парафилетичны, а также асинхронны по происхождению.

Стратегия отбора, направленная на выработку биологически целесообразных способов обеспечения сохранения процесса спорогенеза и распространения спор реализовалась у представителей порядка *Marchantiales*, как рассмотрено выше, разным образом в зависимости от характера и степени аридизации. Здесь требуется конкретизация.

Дивергенция исходных форм этого порядка связана с двумя существенно различными курсами экологической векторизации. Первый из них (возможно, более древний) заключался, по нашему мнению, в неустойчивости режима влажности при открытой экспозиции, когда в общем чередовались непродолжительные влажные и сухие периоды, но радикальный контраст между различными сезонами выражен не был. Такой экологический режим мог привести к формированию основного морфотипа подпор. *Marchantiineae*.

Другое (вторичное) направление предположительно заключалось в относительно быстром нарастании сезонных различий по влажности, то есть характеризовалось сменой ограниченного периода с достаточной влажностью все более продолжительным

сухим (засушливым) периодом, что стимулировало структурно-функциональную трансформацию в направлении основного морфотипа подпорядка *Riccineae*. Именно в этой группе бриофитов возникли принципиально новые жизненные формы относительно их исходных таксонов, с образованием которых было связано радикальное изменение морфологии гаметофита и наиболее сильная редукция вегетативных структур спорофита при выраженном адаптациогенезе спор.

Экология и структурно-функциональная организация представителей подпорядка *Ricciineae*, если абстрагироваться от последующих изменений как следствий идиоадаптации, позволяют предположить об исторически несколько более позднем формировании основных признаков этих печеночников относительно основного типа организации представителей подпорядка *Marchantiineae*, на базе которого и происходила их трансформация.

В филуме, представленном подпорядком *Marchantiineae*, эволюция была направлена, как мы считаем, в основном не только на продуцирование достаточно резистентных, богатых органическими веществами спор, но и на обеспечение условий для более дальнего их распространения. Здесь спорофит не претерпел такой крайней редукции вспомогательных структур, как в подпорядке *Ricciineae*. Это даже позволило ему в той или иной степени под действием ограниченного и отчасти направляемого рамками защитных структур гаметофита отбора продвинуться в отношении структурной дифференциации коробочки параллельно представителям класса *Jungermanniopsida* и отдаленно конвергировать по способу вскрытия коробочки с представителями более примитивных ветвей класса мхов – сфагновых и андреевых.

Морфологическое разнообразие способов вскрытия коробочки у представителей подпорядка *Marchantiineae* отражает независимость,

параллелизм развития соответствующих таксонов данного подпорядка, происходящих, скорее всего, от клейстокарпных предков (рисунок 9б). Условия для этого сложились благодаря двоякой функции подставок, о чем будет сказано далее.

Вместе с тем в отношении механизмов вскрытия коробочки таксоны подпор. *Marchantiineae* могут служить сравнительно-морфологической моделью (несмотря на возможную вторичность этих механизмов) более продвинутых в данном аспекте других групп бриофитов. В этой группе печеночников коробочка вскрывается то разрушением стенки в ее верхней части, то подобием крышечки, то неправильными или почти правильными продольными лопастями, то отпадением крышевидной части и разделением на продольные лопасти оставшейся части коробочки (рисунок 9б).

Здесь уместно вновь упомянуть, что очень часто в начале возникновения какого-либо органа у родственных форм, как отмечает Любищев (1982), возникает огромное разнообразие, не сводимое к одному прототипу (например, колоссальное разнообразие копулятивных органов при их возникновении у плоских червей).

По нашему мнению, причины формирования основных признаков, присущих *Marchantiineae*, заключаются в особенностях и характере произрастания этих печеночников, а зачастую и в особенностях расположения архегониев.

Для предотвращения нередко быстрого высыхания почвы, удержания влаги (и осуществления процесса фотосинтеза) биологически целесообразно, надо полагать, образование широких и смыкающихся лопастями слоевищ, но при короткой ножке спорогона этим же значительно снижается вероятность попадания спор на подходящий субстрат, возможности их расселения во фрагментарно представленные подходящие местообитания, важна здесь и многолетность слоевища. Такая ситуация должна была путем

направленного отбора стимулировать образование гаметофитом особых ответвлений или выростов-подставок, приподнимающих гаметангии, прежде всего, группы архегониев над прижатым к почве плоским широким слоевищем или их группой – ковриком, а также создающих вместе с тем надежную защиту от иссушительного стресса как для гамет, так и для процесса спорогенеза.

Образование этих уникальных структур, по нашему предположению, стало возможным в результате повышения вещественно-энергетических ресурсов гаметофита как следствия сложной дифференциации строения и укрупнения слоевища, вызванного спецификой экзогенной среды. Действительно, в среднем гаметофит у *Marchantiineae* крупнее, чем у *Ricciineae*.

По мнению Бишлера и Жове-Аст (Bishler and Jovet-Ast, 1981), морфология все же не объясняет, почему *Marchantiales* существуют столь длительное время и выжили в столь суровых условиях. Они связывают данное явление с биохимическими и биофизическими свойствами клеточного содержимого. Как полагают Грайм и др. (Grime et al., 1988), медленная скорость обновления клеток и тканей у мохообразных являются причиной того, что мохообразные приспосабливаются к изменениям среды не столько морфологически, сколько физиологически.

Конечно, саму по себе морфологию рассматривать едва ли целесообразно. Однако форма, по нашему мнению, с биологических позиций направлена на максимальное функциональное использование специфики тех местообитаний, в которых вырабатывалась, а при дальнейшей идиоадаптации бриофитов в связи со специализацией гаметофита, ограничивавшей его морфогенетические возможности, и образом жизни ведущая роль переходит главным образом к изменениям свойств протопласта клеток, что может и не отражаться на макроморфологии тела, которая оптимальна. Это же присуще в той

или иной мере вообще всем группам бриофитов. Морфологию следует оценивать как одно из основных проявлений целостности организмов в качестве биологических систем в связи с их комплексной реакцией на типичные условия местообитания.

По мере накопления свидетельств о возможности преобразования листостебельного морфотипа в слоевищный и обратно в результате исследования как современных, так и древних ископаемых печеночников, установления широкого распространения в мире растений явлений параллелизма и конвергенции, гетеробатмии и редукции, усиления структурно-функциональной ксероморфности вышеуказанные несколько упрощенные представления о прямолинейности морфологической эволюции становятся все более проблематичными. Известная степень аналогии, в основе которой лежит конвергенция, может достигаться путем редукции одних, сохранения других и трансформации третьих структур и их элементов.

Хотя представители порядка *Marchantiales* в какой-то мере конвергируют с девонскими и даже силурийскими ископаемыми таллофитами, но уже сама по себе сравнительная морфология бриофитов проясняет здесь многое. Например, то, что род *Archidium* с характерным для него как бы примитивным спорогоном не может рассматриваться в качестве наиболее древнего таксона класса *Bryopsida*, можно в какой-то мере экстраполировать, как мы полагаем, и на представителей подпорядка *Ricciineae* класса *Machantiopsida*. Сильное упрощение структуры спорогона в обоих этих случаях – результат далеко зашедшего процесса редукции его вегетативных структур, вызванного сокращением периода, благоприятного для вегетации и продуцирования спор, осложнением экзогенных условий в период их покоя, о чем мы уже упоминали (Рыковский, 1987а).

Эколого-биологический анализ бриофитов показывает, что

однолетние их формы – явно вторичные, обязанные своим возникновением достаточно узкой специализации к экстремальным внешним условиям, ставшей возможной лишь на определенном этапе эволюции. Из этого может следовать, как уже отмечалось, что представители подпор. *Ricciineae* дифференцировались позже, чем представители подпорядка *Marchantiineae*, будучи дериватами этой группы представленной исключительно многолетними печеночниками с гаметофитом, который способен выносить более или менее длительные засушливые периоды. Во всяком случае, преимущество представителей последнего таксона относительно возможных их предков проявляется в большей степени.

В подпорядке *Ricciineae* имеются формы с наиболее редуцированным среди печеночников, погруженным в слоевище, спорогоном, состоящим лишь из клейстокарпной коробочки (рисунок 7) обычно с однослойной стенкой, без ножки, стопы и элатер, но у части их в коробочке кроме спорогенных образуются «питательные» клетки.

В данной линии эволюции наиболее важным было, надо полагать, формирование крупных, достаточно жизнестойких, резистентных к сухости, богатых органическими веществами спор, а отбор на дальнейшее их распространение не имел особого значения ввиду ограничения пригодности (доступности) местообитаний не в пространстве, а во времени (в зависимости от сезона года). Разрушение слоевища после созревания спор способствует тем самым их высвобождению и фактически позволяет им, перенося неблагоприятный период в состоянии покоя, прорасти на почти том же месте или невдалеке.

Гебель (Goebel, 1930) располагал маршанциевые печеночники (*Marchantiidae*) в нисходящий, постепенно упрощающийся ряд, в котором *Marchantia* – наиболее примитивная форма, а *Riccia* –

наиболее редуцированная, молодая.

Мейер (1916) убедительно обосновал, что *Ricciaceae* и *Corsiniaceae* являются отнюдь не примитивными формами, а редуцированными, происходящими от каких-то *Marchantiaceae* или более древних предков (*Proto-Sphaerocarpaceae*). Последнее в свете современных представлений может свидетельствовать о происхождении маршанциевых от древних юнгерманиевых. Мейер заключает, что к совершенно такому же выводу о значении *Ricciaceae* для понимания филогенетических отношений среди *Marchantiidae* пришел и Гебель (Goebel, 1910). Следует отметить, что, несмотря на давность вышеупомянутых публикаций, они в какой-то мере не утратили своей справедливости и в настоящее время вследствие углубленного своего характера.

В дальнейшем Мейер (1958) вновь касается этого вопроса. По его мнению, на регрессивный характер спорофита *Riccia* указывает то, что стенка коробочки у представителей данного рода хотя и закладывается, но никогда не функционирует и ко времени деления материнских клеток спор резорбируется.

Шляков (1975б) считает возможным согласиться с точкой зрения, принимаемой Мюллером (Muller, 1951-1958), о том, что сем. *Ricciaceae* является редуцированной группой, берущей начало от *Marchantiineae* через растения, сходные с представителями сем. *Corsiniaceae*.

Зеров (1972) к примитивным признакам спорогона маршанциевых печеночников (представители порядка *Sphaerocarpaceales*, подпорядка *Ricciineae* порядка *Marchantiales*) в противоположность представлениям Мейера относил наличие питательных клеток, однослойность стенки коробочки, наличие короткой ножки или ее отсутствие, как и устьиц. Однако истинное эволюционное значение этих признаков определяется, как мы

считаем, лишь на основе поляризации, установления их первичности (плезиоморфности) или вторичности (апоморфности), что представляет большую трудность.

Действительно, отсутствие устьиц и колонки, образование спорогенной ткани из эндотеция у некоторых антоцеротовых (*Notothylas*) или клейстокарпность коробочки, отсутствие устьиц, колонки, перистома и ножки спорогона у отдельных представителей бриевых мхов (*Archidium*), а также устьиц у андреевых мхов можно было расценить как примитивные, первичные признаки, но анализ комплекса остальных признаков их организации в сравнении с другими таксонами мхов или антоцеротовых указывает на вторичность этих признаков как следствие процессов дегенерации и трансформации структур.

Такие редуционные процессы, скорее всего, вызваны реакцией на специфические (экстремальные) воздействия экологической среды, в частности, биологической необходимостью максимальной мобилизации ресурсов спорофита (у *Archidium* и *Notothylas*) на продуцирование спор за счет других, вспомогательных его структур (кроме защитных, в которых существует необходимость), причем зависимость спорофита от гаметофита, вероятно, возрастает.

Однако абсолютизация представлений о регрессивном или прогрессивном развитии любых процессов морфогенеза у мохообразных (на что нами выше уже обращалось внимание относительно спорогона) не способствует познанию закономерностей их эволюции. Это верно лишь на определенных этапах эволюции тех или иных групп мохообразных и, быть может, связано с изменением направления естественного отбора и его интенсивности в отношении определенных признаков и их комплексов.

Наибольшая зависимость спорогона (спорофита) у печеночников от гаметофита в сравнении с другими бриофитами, надо

полагать, определяет и наибольшую подверженность структур первого процессам дегенерации. Не случайно Шляков (1975б) отмечает, что можно считать доказанным сокращение в процессе эволюции у спорогона печеночников числа продольных рядов клеток ножки спорогона и ее длины, а также числа слоев клеток стенки коробочки.

Как нам представляется, эволюционное значение стерильных клеток, возникающих в археспории, не следует переоценивать как показатель древности, примитивности таксона. Данные образования, вероятно, связаны в своем возникновении, как уже отмечалось, с редуccionными процессами, касающимися определенных структур спорофита (видимо, со снижением его ассимиляционных возможностей), что, как правило, обязано некоторому ужесточению экологической обстановки и напряженной адаптации к ней бриофитов. Об этом косвенно может свидетельствовать и далеко зашедшая деградация вспомогательных структур спорогона у представителей рода *Archidium*, у которых адаптация к специфическим местообитаниям привела также к частичной стерилизации материнских клеток спор и превращению их, таким образом, в «питательные».

Образование «питательных» клеток неизменно ассоциируется с местообитаниями, характеризующимися достаточно открытой экспозицией, т.е. значительной прямой солнечной радиацией, неустойчивостью степени влажности воздуха.

Из новаций следует отметить, что мультигенные анализы E.S. Davis (2004) и L.L. Forrest and B.J. Crandall-Stotler (2004) дают сильную поддержку для размещения *Blasia* как члена сложных таллоидов, что конфликтует с традиционным положением этого печеночника среди простых таллоидов (Renzaglia, 1982). Признаки спермальных клеток, постоянные вентральные чешуйки, мелкие

клиновидные апикальные клетки и моноклеявидные женские обертки представляют морфологическое доказательство для включения *Blasia* в сложную таллоидную линию (Renzaglia and Duckett, 1987; Pass and Renzaglia, 1995; Renzaglia and Garbary, 2001). При этом комплексные таллоидные таксоны образуют монофилетическую группу, которая включает *Blasia* + *Cavicularia* как рано дивергировавшие линии.

Масляные тельца и их дислокация у печеночников

Масляные тельца как специфические для печеночников по строению и характеру развития (Pihakaski, 1966, 1972; Suire, 1970; Galatis et al., 1978a, 1978b; Crandall-Stotler, 1984; Duckett, 1986) образования в известной мере отражают эволюционные пути их групп в связи с экологической канализацией.

Возможно, о значимости масляных телец у печеночников свидетельствует то, что они появляются на очень ранних стадиях развития растений, ранее образования хлоропластов. Это может быть доводом против признания масляных телец лишь конечным балластом процесса метаболизма. Следует отметить то, что тип масляных телец, свойственный *Marchantiidae*, более или менее однороден, тогда как у *Jungermanniiidae* проявляется их разнообразие по строению, величине, количеству в клетке при наличии или отсутствии диморфизма клеток.

Та вышеуказанная последовательность, в которой Шляков (1975б) упоминает различия в характере распределения масляных телец и их соотношение с хлоропластами в этой же клетке, по нашему представлению, в основном совпадает с возрастанием специализации в отношении локализации масляных телец. К этому следует добавить, что у *Apotreubia nana* в центральной, имеющей более интенсивную зеленую окраску, части «стебля» клетки наряду с хлоропластами

содержат либо по одному крупному, либо по несколько мелких масляных телец (по Жуковой, 1986). Последнего рода клетки, видимо, можно рассматривать как наследие, сохранившееся от анцестральных форм, связанных с тропическими (экваториальными) условиями произрастания.

Наличие небольших масляных телец во всех клетках ткани при сохранении нормального функционирования (фотосинтеза) этих клеток, по нашему мнению, в наибольшей мере отвечает задаче биохимической защиты растения от мелких представителей фаунистического комплекса, которые наиболее обильны и активны при большой теплообеспеченности и высокой устойчивости влажности (дождевые тропические леса и сходные в климатическом аспекте их предшественники).

Сосредоточение масляных телец в части клеток, может указывать на такие условия формирования таксона, когда активность мелкой фауны ослабевает (это либо менее теплообеспеченные высокие гипсометрические уровни и широты, либо более открытые местообитания).

Специализация отдельных клеток с превращением их в особые резервуары для крупных масляных телец с деградацией хлоропластов до полного их исчезновения фактически может означать снижение значимости масляных телец как средства химической защиты. Это соответствует более низкой активности представителей мелкой фауны в условиях открытой экспозиции местообитаний, что и характерно для той экологической обстановки, в которой формировались маршанциевые печеночники (элементы аридного климата).

Однако, тем не менее, как отмечается (Suire, Asakawa, 1978), гаметофиты и спорофиты *Marchantiales* образуют особые флавоноиды, не обнаруженные в большинстве иных групп печеночников; у них синтезируются и другие вещества, которые,

очевидно, предохраняют данные бриофиты от нападения хищников и паразитов. Н. Bishler, S. Jovet-Ast (1981) указывают на то, что поврежденных скоплений слоевищ *Marchantiales* встречается очень мало. Отсюда, не исключено, что превращение отдельных клеток в хранилище масляных телец обеспечивает в открытых экотопах нормальное функционирование остальных клеток, т.е. может рассматриваться как продвинутое состояние и вместе с тем регресс, поскольку такие клетки не способны к фотосинтезу. Вероятно, образование особых флавоноидов явилось компенсацией той прежде защитной роли, которую играли равномерно распределенные по клеткам масляные тельца.

Таксоны со смешанными признаками двух основных групп печеночников и модели происхождения этих групп

Среди печеночников особое место в филогенетическом аспекте ранее отводилось моноклевым. Шустер (Schuster, 1953, 1963а, 1966) выделил род *Monoclea* в отдельный порядок в составе подкласса *Marchantiidae*.

Он считал, что *Monocleales* представляет собой изолированный реликтовый элемент, находящийся на гораздо более низком эволюционном уровне, чем *Marchantiales*, и немного выше уровня развития общего с *Calobryales* + *Metzgeriales*. Особый интерес группы, как указывал Schuster, – в ее промежуточном положении (сочетании в организации маршанциевых и юнгерманиевых черт): это единственная существующая группа, которая представляет реальное доказательство того, что *Jungermanniiidae* и *Marchantiidae* развились от общего предка (Schuster, 1984в). Это представление разделяли А.Л. Тахтаджян (1956) и Р.Н. Шляков (1975б).

Ранее мы также считали вслед за R.M. Schuster, что дифференциацию основных признаков организации моноклеевых, вероятно, следует относить к более раннему периоду, чем формирование порядка *Marchantiales* (карбон или отчасти даже верхний девон). Казалось, что из этого логически вытекает проявление как бы большего сходства с *Jungermanniales* именно *Monocleales* в сравнении с другими группами из подкласса *Marchantiidae*. В настоящее время на основе молекулярного изучения организация моноклеевых трактуется как производная от типичной для *Marchantiales*.

Сущность данной трактовки состоит в том, что переселение во влагообеспеченные условия или эфемерный образ жизни могут привести к вторичному упрощению структуры слоевища. Это произошло у представителей родов: *Cyathodium*, *Dumortiera*, *Monoclea*, *Riella*, *Sphaerocarpus*.

Например, линия *Monoclea* + *Dumortiera* вторично возвратилась к морфологически простому таллосу, утратив камеры, возможно, в результате адаптации к полуводным местообитаниям этих родов (Wheeler, 2000). Тот же автор указывает на независимую утрату архегониефоров у риччиеподобных таксонов (*Riccia*, *Ricciocarpus*, *Oxymitra*) и *Monoclea*. Редукция сложного спорофита подобна происхождению характерных черт риччиоидных печеночников (Renzaglia et al., 2000). Однако, отмечается, что *Monoclea* с юнгерманниальным спорофитом, поднятым на хрупкой и сильно удлинённой ножке, по видимому, не отвечает размещению в этой группе. Добавочные признаки рода, включая свободный ядерный эмбрион и монопластический мейозис у некоторых видов (Schofield, 1985; Renz et al., 1994), подкрепляют более традиционное размещение *Monoclea* среди *Marchantiopsida*. Однако мультигенный анализ дает поддержку для сближения *Monoclea* с *Dumortiera*.

Привлекают внимание также попытки найти связующие филогенетические звенья между основными систематическими группами печеночников в палеоботанической летописи. В этом аспекте заслуживает упоминания известная из верхнего триаса ископаемая *Naiadita lanceolata*. Зеров (1972), придерживаясь взгляда о происхождении сложных форм от более простых, считал это растение довольно высокоразвитым представителем риелловых, что дало ему основание предполагать о древнем возрасте порядка *Sphaerocarpaceae*. Согласно его позиции, *Naiadita* можно рассматривать как доказательство происхождения листостебельных форм от слоевищных.

Наоборот, по Шлякову (1975б), следующему Шустеру (Schuster, 1966), существование в далеком прошлом растений типа *Naiadita*, близких к *Sphaerocarpanae* (*Sphaenocarpaceae* – Г.Р.), является косвенным доказательством происхождения маршанциальных (*Marchantiidae*) печеночников от прямостоячих форм с радиальным строением гаметофита. Сферокарпальные же, в свою очередь, имеют ряд общих признаков с *Marchantiineae*.

Однако Шляков признает не вполне убедительными это и другие свидетельства (например, данные о заложении у эмбриональных растений некоторых *Marchantiales* (*Marchantiales* – Г.Р.) зачатков трех рядов листьев) в пользу происхождения *Marchantiidae* от листостебельных форм. Тем не менее, по нашему мнению, степень сходства структуры спорогонов *Marchantiales* и *Jungermanniiidae* столь велика (учитывая к тому же и структуру спорофита у моноклей), что свести ее к простой аналогии едва ли было бы правильно. Здесь, видимо, следует принять во внимание возможный временной разрыв в формировании более или менее сходных структур гаметофора (по крайней мере, карбон-триас).

Сравнительное ультраструктурное изучение спородермы у

Naiadita lanceolata и различных представителей современных печеночников (Hemsley, 1989) показало, что по признакам ее строения между *N. lanceolata* и *Riella*, с которой обычно сближают *N. lanceolata*, мало общего. Споры последней больше похожи на споры *Geothallus*, хотя наблюдаются некоторые черты сходства со спорами *Riccia*, *Conocephalum* и *Lunularia*.

По нашему представлению, структура спородермы *N. lanceolata*, выработавшаяся, вероятно, во время перехода от наземного образа жизни к водному в триасе в связи с большим консерватизмом структуры спор, чем признаков гаметофита, могла приобрести черты строения спородермы, присущие *Riella*, исторически значительно позже, в ходе соответствующего адаптационеза.

Некоторое сходство в отношении структуры спородермы с представителями отдельных таксонов *Marchantiales*, видимо, отражает морфологические черты произрастания предка *N. lanceolata* в наземных местообитаниях, подвергшихся аридизации. Такое подобие в какой-то мере может служить еще одним косвенным свидетельством листостебельного прошлого *Marchantiales*. Переход *N. lanceolata* как наземной формы в водную среду, вероятно, был обусловлен воздействием иссушительного стресса, что не могло не повлечь за собой трансформацию листостебельных форм в талломную.

Разногласия Шустера (Schuster, 1966, 1984в), следующего Харрису (Harris, 1939), и Красилова (1983) в отношении происхождения *Naiadita lanceolata* (первый связывает это растение со *Sphaerocarpaceae*, а последний с *Calobryales*) не кажутся нам непримиримыми. Конечно, не вполне оправдано причислять этот вид к *Calobryales*, как и к *Sphaerocarpaceae*. Достаточно отметить, что по структуре гаметофора *Naiadita* ближе к *Calobryales*, а по строению спорофита – к *Sphaerocarpaceae*, хотя и гаметофит данного ископаемого растения уже претерпел изменение в отношении связи со спорофитом.

Более приемлемо допустить общность предшественника *Calobryales* и *Naiadita*, у которого еще не выработалась способность к развитию мясистого стеблевого перигиния, возникшая на определенном этапе эволюции предка калобриевых, как адаптация к усиливающемуся испарительному стрессу, а также когда еще не имелось и индивидуальных покровов спорогона.

Переход в водную среду в связи с аридизацией климата, видимо, в конце перми или раннем триасе, мог привести к вышеотмеченной существенной трансформации структуры предшественника *Naiadita*. Это могло выразиться в явлениях дегенерации, прежде всего, вегетативных структур спорофита: укорочение ножки спорогона, редукция стенки коробочки до однослойной с исчезновением продольных щелей как механизма вскрытия и обретением, таким образом, клейстокарпности наряду с преобразованием элатер в «питательные клетки». Разумеется, клейстокарпная коробочка, скорее всего, должна была стать из удлиненной изодиаметрической.

Надо полагать, более существенны, чем связанные с редукцией признаки, такие отличительные черты *Naiadita* как наличие ризоидов и индивидуальных оберток вокруг оплодотворенных архегониев, т.е. признаки гаметофита. Первые означают иной в сравнении с *Calobryales* характер связи с субстратом, а вторые – выработку особых защитных структур для эмбриона и протекания всего онтогенеза спорофита.

Вероятно, освоение местообитаний нового типа (мелководных, солоноватых озер) привело к необходимости выработки ризоидальной системы, способствовавшей усилению контакта с субстратом для укрепления на нем, хотя не исключено, что ризоиды могли развиваться и ранее в связи с иным климатом, чем в случае калобриевых, а периодическое пересыхание этих водоемов в обстановке аридного климата вызвало формирование оберток,

прикрывавших спорофит после сильного укорочения его ножки.

Высыхание водоемов ко времени созревания спор сделало излишним какой-либо особый механизм их высвобождения, так как споры должны были оставаться в состоянии покоя до момента наступления очередного благоприятного по влажности среды периода года, а ресурсы спорофита мобилизовывались на образование более крупных спор.

К слоевищной организации, присущей риелловым, могло привести листостебельный предок, напоминающий по структуре гаметофит *Calobryales*, длительное произрастание в водоемах (упрощение образа жизни). *Naiadita* же представляет собой довольно раннюю стадию этого процесса трансформации юнгерманниевых типа организации в маршанциальный. Этот ископаемый печеночник вносит сомнение в представление о происхождении *Riella* от слоевищного предшественника, что отчасти касается и *Haplomitriopsida*.

Подобно *Riella* род *Sphaerocarpos*, быть может, также происходит от трирадиального предка с нелопастными листьями, поскольку и структура современных представителей рода свидетельствует о возможной листостебельности его предшественников, т.е. *Riella* подвергся еще более сильной трансформации, чем *Sphaerocarpos*, который тоже адаптирован к сезонному климату. Вообще по признакам организации сферокарпальные не укладываются в подкласс маршанциальных, являясь в какой-то мере промежуточной группой между маршанциальными и юнгерманниевыми и могут быть выделены, как мы считаем, в равноценный с ними по систематическому рангу таксон.

В общем экстремальность экологической ситуации (влияние аридного климата, усилившегося г-отбора) оказалось такой, что

привела к наиболее сильной и даже крайней редукции вспомогательных структур спорофита у *Marchantiidae* в обстановке возрастания защитной, питающей и других функций материнского гаметофита.

Если с происхождением *Sphaerocarpos* вопрос обстоит, кажется, проще, что отчасти связано с менее глубоким преобразованием их гаметофита относительно «юngerманниального», адекватным не столь уже радикальному изменению среды их произрастания в сравнении с исходной (по влагообеспеченности в период их активного функционирования), то пролить свет на происхождение *Marchantiales* не позволяют ни ископаемые их остатки, ни признаки организации их современных представителей. По нашему представлению, триасовые и меловые фоссилии с *Riccia*-видным розеточным габитусом едва ли могут занимать промежуточное положение между протосферокарповыми и проториччиевыми линиями независимо от строения спорофита. Предпочтительно их следует связывать с *Ricciineae* или их предшественниками – проториччиевыми.

Несмотря на молекулярные доказательства остается неясным и то, от какого предшественника берет начало *Monocleales* с его слоевищной организацией, хотя моноклеевые занимают как бы промежуточное по чертам организации положение между *Marchantiidae* и *Jungermanniiidae*. Сомнение здесь порождает своеобразная структура спорофита моноклеевых.

Присущее *Marchantiales* наиболее радикальное среди печеночников структурно-функциональное преобразование гаметофита в связи с воздействием прямой солнечной инсоляции в открытых местообитаниях при аридном климате относительно исходных форм сильно осложняет вопрос реконструкции основных черт организации последних.

Моноклеевые, напоминающие по своей структуре в какой-то

мере такой представитель метцгериевых как *Pellia epiphylla*, по существу, исключают возможность «выведения» из них *Marchantiales*.

Сокращение длины ножки у спорофита печеночников, по всей вероятности, в основном синхронизировалось с образованием на безлистных прямых осях гаметофита филлоидов, выполнявших функцию предохранения гаметангиев и точки роста стебля от иссушения. Именно усиление опасности иссушения могло стимулировать оба этих процесса.

Нарастание неустойчивости влажности воздушной среды в условиях повышенной теплообеспеченности несмотря на лесные условия и защитную роль листьев способно было создать давление, вызвавшее перенос формирования гаметангиев к самой поверхности субстрата, где лучше удерживается влага, что привело к выработке дорсивентральности гаметофита. Это присуще современным *Jungermanniidae*.

Первоначальное длительное произрастание в лесных условиях не позволяло представителям *Jungermanniidae* подвергнуться чрезмерно ранней консервации организации и впоследствии у них смогли возникнуть адаптации к самым разнообразным условиям среды.

Предположительно тип организации *Jungermanniidae* дифференцировался к концу девона, а значительное формовое разнообразие их, возможно, возникло в карбоне, особенно раннем и среднем, но вновь достигло расцвета, скорее всего, в ранней и средней юре.

Metzgeriidae дифференцировались, по нашему предположению, исторически ранее в условиях менее сложившихся сообществ сосудистых растений, т.е. в более открытых местообитаниях, но и на лучше обеспеченных влагой субстратах, т.е., прежде всего, вблизи водоемов.

Конечно, в случае непосредственного перехода безлистного цилиндрического гаметофора в распростертое состояние могло произойти сокращение длины ножки спорогона, что выводило его из зоны, чреватой опасностью иссушения. Однако тогда реально было бы ожидать сохранения образования гаметангиев в акропетальной последовательности. Группирование же гаметангиев в гинецеи и андроецеи создает впечатление о листостебельном предшественнике той или иной слоевищной формы. Вместе с тем и акропетальная последовательность образования гаметангиев у данной слоевищной формы еще не есть повод для отрицания листостебельной организации ее предка.

В общем, ни о каком сохранении любых признаков организации листостебельного предка, если таковой когда-то и имелся, не может быть и речи в отношении представителей пор. *Marchantiales*, так как сложной организации слоевища они могли достигнуть на основе усложнения простого слоевища предшественника. Но и этот простого анатомического строения исходный таллом мог уже утратить признаки былой листостебельности, подобно тому, как в отношении некоторых *Metzgeriales* в отсутствие каких-либо надежных признаков, указывающих на их прошлую листостебельность, возникает сомнение вообще в ее наличии когда-либо у соответствующей части представителей этого порядка, если к тому же учитывать молекулярные данные. В действительности, видимо, такие переходные формы могли быть полностью утрачены, элиминированы отбором. Этому существует слишком много примеров в эволюции и такое выпадение промежуточных форм и сам Шустер (Schuster, 1984в) считает вполне нормальным явлением.

Класс *Marchantiopsida*, должно быть, представляет собой сборную группу, в которой порядки *Marchantiales*, *Monocleales* и *Sphaerocarpaceales* произошли далеко не одинаковым путем и едва ли

синхронны по времени дифференциации.

Порядок *Marchantiales* уникален в том отношении, что его представители в какой-то мере внешне сходны с некоторыми среднедевонскими или силурийскими ископаемыми растениями: представители подпор. *Marchantiineae* несколько напоминают, в частности, гаметофиты псилофитов с гаметангиофорами, а представители подпор. *Riccineae* – проблематичные розетковидные растения из силура. Такая поверхностная морфологическая имитация вызвана, по нашему мнению, наибольшей экологической контрастностью современных местообитаний данных печеночников с исходными местообитаниями их предков, что привело к значительному усилению функциональной значимости гаметофита с превращением спорофита фактически в орган гаметофита.

В результате прямой осевой гаметофит предков печеночников преобразовался у *Marchantiales* в анатомически сложно дифференцированное слоевище. В общем представители этого порядка морфологически максимально уклонились по строению гаметофита, а *Riccineae* к тому же и по структуре спорофита от исходных форм печеночников, проявляя отдаленное сходство (конвергенцию), возможно, даже с некоторыми первичными архегониатами, далеко отстоящими генетически от анцестральных форм печеночников. Подобные «причуды» эволюции сильно осложняют познание хода филогенеза и продвижение к истине происходит путем проб и ошибок.

Судя по тому, что *Naiadita* обнаружена в отложениях позднего триаса, предположительно связанные генетически с подобными формами представители *Sphaerocarpaceae* выработали основные черты организации, скорее всего, в раннем мезозое, в триасово-юрский периоды, претерпев тогда трансформацию прямых трирадиальных изофильных форм в подобие слоевищных в условиях водной среды.

Хотя *Marchantiopsida* рассматривается как монофилетическая группа, но обращается внимание на то, что традиционная связь между их таксонами обычно не подкрепляется молекулярными данными. Кладистическому морфологическому разделению этого класса на три порядка: например, *Monocleales*, *Sphaerocarpaceles* и *Marchantiales*, бросается вызов данными нуклеотидных последовательностей (Wheeler, 2000; Boisselier-Dubayle et al., 2002). Указывается, что несовместимость между морфологическими и молекулярными данными может быть характерной чертой во многих линиях (Boisselier-Dubayle et al., 2002).

Отмечается (Renzaglia et al., 2007), что листья или листовидные доли развились в каждой крупной группе печеночников. *Haplomitrium* и *Treubia* имеют листовые выросты. Таксоны *Sphaerocarpos*, *Blasia* в маршантиоидной линии имеют листовидный облик. *Phyllothalia*, *Noteroclada* и *Pleurozia* с облиственными гаметофитами рассеяны среди простых таллоидных таксонов. Листья их могут быть образованы одним из трех типов апикальных клеток: клиновидной, двояковыпуклой и тетраэдральной. У *Phyllothalia* и *Noteroclada* каждый лист развивается из единственной инициали, тогда как у *Pleurozia* – из двух. Единственная инициаль ответственна за развитие крыльев и горизонтального таллома у всех простых таллоидов, антоцеротовых и у гаметофитов птеридофитов и таким образом предпочтительнее рассматривается как плезиоморфная.

Аутапоморфия у *Jungermanniiidae* – продукт деления надвое листьев из двух листовых инициалий производных от тетраэдральной апикальной клетки. Из типично 2-раздельных листьев развиваются иные, включая сложно дольчатые листья.

Современными исследованиями установлено, что печеночники – монофилетическая группа, представленная несколькими морфологически изолированными элементами как продукт глубокой

дивергенции (Garbary and Renzaglia et al., 2000). Морфологическая гетерогенность очевидна по форме роста гаметофита, который наиболее разнообразен среди бриофитов.

Печеночники в отличие от мхов, как отмечает А.Д. Потемкин (2007), несмотря на значительную широту ареала группы в целом, обычно характеризуются меньшим обилием в умеренных широтах. Это может быть объяснено, по его пояснению, отсутствием приспособлений к порционному распространению спор, формированием из каждой споры одного растения, а также приспособленностью большинства видов к условиям более или менее постоянного увлажнения и кислой до нейтральной реакции субстрата. Все это, как мы полагаем результат их древней адаптации к тропическим условиям.

Специфика организации мохообразных как гаметофитного направления развития эмбриофитов предопределила их адаптивные возможности. В настоящее время вследствие отсутствия эффективных специализированных защитных и проводящих тканей морфотипы мохообразных представляют собой достаточно четкие адаптивные типы, соответствующие определенным экологическим зонам. Адаптивные типы мохообразных характеризуются различной степенью ксероморфизма.

Наименее продвинулись в этом отношении печеночники, а наиболее – мхи, что не случайно. У печеночников изначальной экологической ареной и в дальнейшем, вероятно, являлись местообитания с достаточно высокой тепло- и влагообеспеченностью (тропогенного характера). Эта экологическая обстановка (в такой связи Р. Шустер называет печеночники «наименее наземными» растениями) не создавала жестких ограничительных рамок на путях морфогенеза гаметофита печеночников, но и не способствовала выработке у него ксероморфных признаков. Вместе с тем та же

экологическая обстановка наложила жесткие ограничительные рамки на эволюцию спорофита печеночников, его морфогенез, что привело к однотипности его структуры практически у всех юнгерманиевых, которые, по нашему представлению, при всем разнообразии их гаметофитов, находятся ближе к истоку эволюции печеночников, чем маршанциевые.

Тем не менее, и у юнгерманиевых имеются различия в механизме вскрытия коробочки. У *Phyllohallia nivicola* коробочки вскрываются 12-14 створками. В роде *Makinoa* коробочки вскрываются обычно 1 швом, у большинства *Pallaviciniaceae*, как и у ряда видов рода *Haplomitrium* развивается только 2 шва, а у *Podomitrium*, *Gackstroemia* и *Cryptothallus* коробочки вскрываются 4 швами, но створки остаются сросшимися в более толстостенной верхушечной части, напоминая этим коробочку андреевых мхов (Потемкин, 2007).

В ходе эволюции и часть юнгерманиевых приобрела некоторые черты ксероморфизма. Адаптивная зона маршанциевых более ксерическая и носит вторичный для печеночников характер. Это наложило явный отпечаток на их структурно-функциональную организацию, привела к выработке у них более сложной морфоструктуры, ксероморфизма. Однако при дальнейшем усилении ксеричности климата у части форм маршанциевых произошла экологическая инверсия, возврат в более влагообеспеченные местообитания, и они приобрели выраженные черты гигроскопичности или гидроморфизма.

Исследователи полагают, что в настоящее время немногие выводы могут быть сделаны об эволюции формы апикальной клетки и формах роста у печеночников. Трансформация от одного типа апикальной клетки к другому легко происходит в ходе развития, и эта пластичность может способствовать эволюционному изменению

(Renzaglia et al., 2000).

Указывается, что концепции диверсификации противоречивы в отношении первичных форм роста. Морфологическое изучение подкрепляет концепцию, что простые таллоидные печеночники более тесно связаны с листовными типами, чем сложные. Это объяснимо производностью сложных таллоидов от простых.

Однообразие спорофита печеночников указывает на их монофилию (Shaw, Renzaglia, 2004).

Усложнение простой талломной структуры приводит к необратимости в листостебельную организацию. При всем этом исходные формы печеночников (их предшественники) не могли иметь слоевищный гаметофит, иначе они бы не дожили до настоящего времени.

Изначальное отсутствие жесткого давления отбора на морфогенез печеночников обусловило пластичность морфотипов их гаметофита уже на раннем этапе эволюции данных мохообразных. В такой связи возникает сложность в вопросе о первичном морфотипе гаметофитов печеночников: был ли он слоевищным или листостебельным? Сюда еще следует добавить вопрос: на каком этапе эволюции? Полагаем, что первичный гаметофор печеночников, как и других мохообразных, был ортотропный, осевидный с дихотомически разветвленной надземной и подземной частями, а затем под давлением иссушительного стресса стал плагиотропным, уплощенным, талломовидным с образованием у части форм лопастей по краю слоевища, приобретших подобие листовидных выростов. Кроме образовавшихся двух боковых рядов листовидных лопастей, с верхней (дорсальной) стороны мог сформироваться добавочный ряд листовидных выростов. Вслед за этим переход к ортотропному характеру произрастания привел к радиально-симметричному габитусу с трехрядным листорасположением (*Haplomitrium*).

Другой вариант, когда на вертикальной оси из слизевых папилл могли развиваться листовидные узкие выросты. В этом аспекте заслуживает внимания то, что у отдельных родов печеночников листья редуцированы до слизистых папилл, расположенных упорядоченно на уплощенном (*Zoopsis*) или округлом водорослеподобном (*Phycolepidozia*) стебле (по Schuster, 1984a). Это расцениваем, как своего рода обратный ход эволюции.

У листостебельных печеночников (*Jungermanniiidae*) лист образуется из двух инициалий. В связи с этим исходно он двулопастной или двузубчатый, все остальные формы листа – производны, но лист с широкой цельной пластинкой – результат дальнейшего сложного морфогенеза, то есть носит вторичный характер, что касается только этой группы печеночников. У треубиевых и превроциевых генезис листовидных выростов иной. Затем под давлением иссушительного стресса или других причин ортотропный характер произрастания сменился плагиотропным. При этом опускание осевидного гаметофора на субстрат произошло таким образом, что один ряд листьев оказался на вентральной стороне стеблевидной оси. Последующая редукция вентрального ряда листьев и срастание боковых листьев могли привести к трансформации листостебельной структуры гаметофора в слоевищную.

Время появления современных семейств и родов печеночников

В подходе к этому вопросу Красилов и Шустер (Krassilov & Schuster, 1984) базируются на том, что в составе раннетретичных (эоценовые до олигоценых) бриофлор были уже представлены современные типы, т.е. виды родов *Cephaloziella*, *Bazzania*, *Nipponolejeunea*, *Frullania*, *Radula* (по Miller, 1984, p. 1202). Из этого

они сделали предварительный вывод, что современные роды, включая роды большинства специализированных семейств (например, *Radulaceae*, *Jubulaceae*, *Lejeuneaceae*), возможно, существовали к концу мела. В таком случае, как считают данные авторы, старые типы (например, *Calobryales*, *Herbertineae*) должны были появиться гораздо раньше. Вообще же Красилов и Шустер предполагают, что современные роды многих рецентных семейств печеночников появились в меловое время, если не раньше. Далее отмечается, что этот вывод, вытекающий из почти всех лавразийских данных, находится в соответствии с выводами Шустера (Schuster, 1979), основанными на данных, вытекающих из корреляции между особенностями распространения существующих таксонов печеночников с известными периодами тектонических событий, что гондванские таксоны во многих случаях появились очень давно. При этом в своей основе единство адаптированной к холодному климату гондванской флоры поразительно (там же).

Согласно Красилову и Шустеру, фитогеографические данные предполагают, что на Гондване также «современные» бриофлоры развивались в эоценовое время, а во многих случаях и ранее. По их мнению, отсутствие соответствующих ископаемых остатков из мезозоя, и особенно из мелового периода препятствует установлению времени появления современных семейств и родов печеночников.

Новейшая классификация печеночников

В новейшем обзоре вопросов филогении и классификации отдела *Marchantiophyta* (Crandall-Stotler et al., 2009) отмечается, что за последние пять лет применение молекулярных методов к разработке вопросов филогении печеночников генерировало новые взгляды на

эволюционную историю этой группы и революционизировало классификацию печеночников. Например, длительно державшаяся догма, что листостебельные, простые таллоиды и сложные таллоиды морфологически определяются как три монофилетические группы, более неприемлема. Из них только сложные таллоиды признаются единой, монофилетической группой. Во всех многолокусных реконструкциях таксоны прежде классифицировавшиеся как подкласс *Metzgeriidae* (Crandall-Stotler & Stotler, 2000) разрешаются на 4 или 6 основных линий (например, Forrest et al., 2006; He-Nygren et al., 2006; Heinrichs et al., 2007). *Treubiales* и *Haplomitriales*, которые традиционно рассматривались только как отдаленно связанные друг с другом (Schuster, 1984), разрешаются как монофилетическая группа, которая является сестринской ко всем остальным печеночникам; *Blasiales* является сестринской с *Marchantiidae* в монофилетической группе *Marchantiopsida* и остальные простые таллоидные таксоны включают две линии, которые обозначаются как *Pelliidae* и *Metzgeriidae* (He-Nygren et al, 2000). Листостебельные печеночники, или *Jungermannniidae* являются монофилетическими, за исключением *Pleurozium*, который разрешается во вновь определенной *Metzgeriidae*. Это родство, подобно многим другим разрешенным в молекулярной филогении, несовместимо с прошлыми филогенетическими интерпретациями морфологических данных. Анализ эволюционных признаков демонстрирует, что многие морфологические признаки, прежде использовавшиеся для определения родов, семейств и даже подпорядков, являются гомопластичными. В некоторых группах (например, *Pelliidae*) более высоко дифференцированные гаметофиты производны, а у других (*Marchantiidae*) проявляются тенденции к упрощению гаметофита. Спорофиты также подвергаются редуccionной эволюции в некоторых группах (например, *Jubulineae*) но это не является тенденцией во всех линиях (например,

Lophocoleineae).

С учетом последних, прежде всего, молекулярных данных предложена следующая классификация печеночников (Crandall-Stotler et al., 2009):

- отдел *Marchantiophyta* Stotler & Crand.-Stotl.:
- класс *Haplomitriopsida* Stotler & Crand.-Stotl.,
 - подкласс *Treubiidae* Stotler & Crand.-Stotl.,
 - порядок *Treubiales* Schljakov;
 - подкласс *Haplomitriidae*:
 - порядок *Calobryales* Hamlin;
- класс *Marchantiopsida* Cronquist, Takht. & W. Zimm.,
 - подкласс *Blasiidae* He-Nygren,
 - порядок *Blasiales* Stotler & Crand.-Stotl.
 - подкласс *Marchantiidae* Engl.:
 - порядок *Sphaerocarpales* Cavers,
 - порядок *Neohodgsoniales* D.G.Long.,
 - порядок *Lunulariales* D.C.Long,
 - порядок *Marchantiales* Limpr.;
- класс *Jungermanniopsida* Stotler & Crand.-Stotl.,
 - подкласс *Pelliidae* He-Nygren,
 - порядок *Pallaviciniales* W.Fray & M.Stech.,
 - подкласс *Metzgeriidae* Bartthol.-Began,
 - порядок *Pleuroziales* Schljakov,
 - порядок *Metzgeriales* Chalaud,
 - подкласс *Jungermanniidae* Engl.,
 - порядок *Porellales* Schljakov.,
 - порядок *Ptilidiales* Schljakov.,
 - порядок *Jungermanniales* H.Klinggr.

Однако полагаем, что отдел *Marchantiophyta* следует поделить на 2 подотдела: *Jungermanniophytina* и *Marchantiophytina*. К первому

из них отнесены классы *Haplomitriopsida* и *Jungermanniopsida*, а ко второму – класс *Marchantiopsida*. Последний считаем вторичным, возникшим вследствие трансформации простых слоевищных форм в сложные вследствие адаптации к условиям климата средиземноморского типа, т.е. более ксерического.

МХИ (BRYOPHYTA)

Специфика организации группы

По формовому многообразию (около 12800 видов), численности и совершенству (продвинутости) организации, по степени приспособленности к разнообразным местообитаниям и широте распространения на материковой части планеты среди мохообразных особо выделяются собственно мхи, или же «лиственные мхи», образующие в прежнем понимании класс *Bryopsida*, а ныне отдел *Bryophyta*. Эта группа неоднородна по составу и обычно расчленяется на три класса – сфагновых (*Sphagnopsida*), андреевых (*Andreaeopsida*) и бриевых (*Bryopsida*) мхов. Однако такое понимание мхов, их таксономии, как известно, не единственное, что связано с нерешенностью вопроса их филогении.

Относительно мхов последняя система, которая ассимилирует геносистематические данные и в большей степени основана на них, подразделяет мхи на классы *Takakiopsida*, *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Andreaebryopsida*, *Oedipodiopsida*, *Polytrichopsida*, *Tetraphidopsida* и *Bryopsida* (Goffinet & Guck, 2004).

В отличие от другой крупной группы мохообразных – печеночников мхи представлены единственным в самом общем плане морфотипом гаметофора, характеризующимся исключительно листостебельным расчленением. Как отмечено (Crandall-Stotler, 1980),

мхи по своей органографической специализации наиболее среди бриофитов сходны с сосудистыми растениями. Добавим, что тем более об этом свидетельствуют некоторые фоссилии бриевых мхов. Их более в сравнении с остальными бриофитами стройная и как бы «проработанная» органография, архитектоника должны были явиться результатом более активной, четче выраженной комплексной реакции взаимодействия с экзогенной средой и, прежде всего, с субстратом, итогом более глубоких морфофизиологических изменений, адекватных требованиям определенного типа внешней среды.

В отличие от печеночников, прежде всего, юнгерманниевых как гигроморфных организмов, имеющих тропогенное происхождение, мхи являются дериватами областей с более или менее неустойчивым, умеренным климатом. Они сформировались первоначально под умеренным давлением абиотической среды и конкурентных отношений, формируясь, по всей вероятности, в горных лесных сообществах, не исключая и такакиевых. Такой климат предопределил их более ксерическую организацию в сравнении с печеночниками. В этом смысле они далее ушли от водорослевидных предшественников, чем печеночники и особенно юнгерманниевые. Однако представители четырех из пяти ветвей мхов исторически рано адаптировались к определенным экстремальным для мхов типам местообитаний. В таких случаях происходит специализация по имеющим важное адаптивное значение признакам, но вместе с тем могут удерживаться и некоторые архаичные структуры при их функциональном изменении. Это проявляется у андреевых, андреобриевых и особенно сфагновых и такакиевых, своего рода живых ископаемых. Все эти группы, вероятно, характеризуются древним генезисом и удерживают при их высокой специализации некоторые, быть может, анцестральные для мхов признаки. Они присущи спорофитам такакиевых и андреевых мхов, но особенно сфагновых (наряду с

антоцеротовыми). Однако, полагаем, что самые архаичные черты среди мхов свойственны гаметофору такакиевых – древнейших реликтовых организмов, хотя адекватно условиям развития, вероятно, проявляющим некоторое сходство в климатическом отношении с андреобриевыми, их спорофит значительно продвинулся в своем развитии аналогично в определенной мере последним.

Признаки известного морфологического и химического сходства мхов с птеридофитами являются, скорее всего, результатом независимой и параллельной адаптации этих двух групп к наземным условиям, так что нет достаточного основания связывать такие признаки с водорослевыми предками данных архегониат.

Обзор особенностей роста и развития гаметофора у мхов приводит Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984). Здесь упомянем лишь некоторые из них. У данных бриофитов, несомненно, общий способ сегментации апекса является косым (Goebel, 1898; Chorpa, 1968; Crandall-Stotler, 1980) и только у *Fontinalis* наблюдается параллельная сегментация апекса и правильно расположенные апикальные дериваты.

Поскольку у мхов и листовые, и стеблевые эпидермальные инициали образуются из наружной клетки двуклеточного деривата, то основание листа, как подчеркивает Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984), в отличие от листа печеночника «вставляется» через эпидермис стебля и находится в контакте с внутренними коровыми тканями, и это, как мы полагаем, очень важный признак.

Проводящий пучок средней жилки листа, если имеется, может либо заканчиваться в основании листа или проникать частично в кору как ложный листовой след, либо соединиться с центральной стелой как настоящий микрофиллоидный листовой след (Hebant, 1977). Согласно Крендолл-Стотлер, всеобщность этого способа «вставки» у мхов, включая даже *Sphagnidae*, разительна и, конечно, предполагает

исключительную стабильность развития в группе. Данный автор обращает внимание на то, что в отличие от клеток проводящей ткани печеночников гидроиды мхов сходны с нелигнифицированными первичными трахеидными элементами низших сосудистых растений, причем с некоторыми гидроидами, по существу, развивающими «вторичные» полифенольные утолщения (Scheirer, 1975). Однако проводящая ткань *Takakia* иная, более примитивная. Она будет рассмотрена ниже.

Мхи могут образовывать аксиллярные антеридии, как, например, у *Sphagnum* и *Polytrichum*, но более часто образуют антеридии в конечных дисковидных кистях, как и архегонии (Crandall-Stotler, 1984). В настоящее время и у бриевых мхов также обнаружен случай расположения генеративных органов (архегониев) на стеблях независимо от листьев.

Согласно Гролле (Grolle, 1969), среди мохообразных, радиальное строение имеют мхи, но оно характеризуется спиральными рядами сегментов (мерофитов). Такое радиальное строение, по мнению данного автора, является уже вторичным.

Однако у предков мхов трудно полностью исключить первоначальное откладывание мерофитов продольными рядами как более примитивное, аналогичное листостебельным печеночникам. Также едва ли оправдано предполагать, что у мхов (их предков) изначально ризоиды были многоклеточными. На этом мы остановимся далее.

В связи с повышенной уязвимостью в наземных условиях гаметогенеза и спорогенеза у бриофитов особое значение для них имеет вегетативное размножение. Это способствует успешному их прорастанию и приживанию на новых участках. Такакиевые, у которых известно размножение ломкими сегментами филлоидов, ближе в этом аспекте к другим мхам также способным к

размножению ломкими листьями.

Установление сходства такаиевых со мхами по строению генеративных органов, апикальной клетки побегов, спиральному заложению мезофитов и отчасти по структуре спорофита открывает некоторые новые возможности для реставрации отдельных признаков далеких предшественников мхов.

У мхов протонема в большинстве случаев нитчатая, реже (обычно у наскальных и сфагновых мхов) более или менее мясистая, слоевищная, возникающая из короткой нитчатой (Nehira, 1983), или же у андреевых – цилиндрическая (Murray, 1988), т.е. мхи могут образовывать и слоевищные структуры.

А.Д. Потемкин (2007) справедливо отмечает, что особенности строения гаметофита мхов обусловлены характером ветвления, степенью развития механических и проводящих тканей, морфологией листьев, имеющих нелопастное строение, и особенностями их прикрепления. Данный автор предполагает, что эволюция мхов происходила от побегового предкового типа подобного верхоплодным мхам и считает, что на заре эволюции мхов обособились такаиевые, сфагновые, андреевые и андреобриумовые, которым придается ранг классов. Действительно, верхоплодность, несомненно, первична, а об остальном наша позиция изложена выше.

У мхов спорофит не подвергся столь значительной редукции, как у печеночников. Изменение его первоначального морфогенеза, происходившего в условиях, вероятно, умеренного климата, имело различную направленность в связи с особенностями адаптивной радиации. Следует предположить, что изначально рост спорофита у мхов происходил за счет апикальной, а затем и за счет интеркалярной меристемы, как это имеет место у современных бриевых мхов. Умеренное давление как абиотических, так и биотических факторов позволило этой центральной ветви развития мхов сохранить

способность спорофита к фотосинтезу. Исторически ранняя адаптация к определенным типам экстремальных экотопов привела к редукции у мхов соответствующих групп, в частности, ножки спорофита и взятию на себя ее функции веточками гаметофора (псевдоподий, или ложноножка).

Как отмечает А.Д. Потемкин, гаметофиты мхов часто более засухоустойчивы в связи с развитием механических и проводящих флэомоподобных тканей, а также утолщения клеточных стенок листьев, аккумуляцией в них полифенольных соединений. Кроме того, у мхов выработались определенные метаболические пути, способствующие благоприятному переживанию экстремальных условий и увеличению термической устойчивости. Они толерантны к низким и высоким температурам.

Форма клеток листа определяется как реакция растения на световой фактор и как элементы механической структуры и функционирования листа, но возрастание ксероморфности может выражаться в сужении клеток или в утолщении их стенок. При вертикальном положении оси стебля листа, кроме верхних, более или менее перекрывают друг друга, тем самым снижая световое довольствие. В такой связи клетки предпочтительно должны быть широкими, паренхиматическими, а важную опорную роль играет жилка листа. При простертом характере роста стебля снижается необходимость в наличии проводящей системы, которая подвергается дегенерации. Редукции может подвергаться и жилка листа как проводящая и механическая структура, а функцию упрочения структуры листа берут на себя клетки листовой пластинки, сцепление между которыми возрастает в связи с их сужением и удлинением. Поэтому у многих представителей плеврокарных мхов клетки листа узкие, прозенхиматические, а жилка может подвергаться редукции вплоть до почти полного ее исчезновения, хотя может и сохраняться.

У части акрокарпных мхов сужение листа связывается с удлинением и сужением клеток листовой пластинки, хотя в основании листа они могут быть шире (ушки листа), или, наоборот, клетки листа широкие, а в основании сильно суженные.

Древние ископаемые мхи

Наиболее древние, известные из отложений карбона, моховидные растения представлены очень скудно. Их проблематичные ископаемые остатки под названием *Muscites plumatus* из нижнего карбона Великобритании (Thomas, 1972) сопоставимы с *Dicranaceae* или *Grimmiaceae* (вследствие наличия, как отмечают Красилов и Шустер (Krassilov & Schuster, 1984) волосковидных окончаний у листьев и утолщенности клеточных стенок), из верхнего карбона Франции – *Muscites polytrichaceus* и *M. bertrandi* сравнимые с родом *Polytrichum* (Renault, Zeiller, 1888; Lignier, 1914), из верхнего карбона Южной Африки, протоглоссоптерисовой зоны (Plumstead, 1966; Lacey, 1969) – с *Dicranaceae* (род *Dicranum*). Впоследствии к находке *M. polytrichaceus* добавилось указание (Walton, 1928) о тесной «упаковке» листьев его побегов, напоминающей группирование перихециальных листьев у *Polytrichum*. Все эти ископаемые растения проявляют признаки акрокарпных мхов.

Признаки «гаметофита» *M. plumatus* свидетельствуют, по крайней мере, о значительном ксероморфизме этого нижнекарбонового растения. Данная находка представляет собой интерес хотя бы в двух аспектах:

- 1) указывает на исторически раннюю адаптацию мхов к повышенному испарительному стрессу и, следовательно, еще большую древность их мезофитных представителей;

2) вместе с тем свидетельствует о факте сохранения фоссилий несмотря на очень малую вероятность такого сохранения для ксероморфных типов, т.е. скрытые возможности палеоботанической летописи еще должны быть значительными, что подтверждают и другие находки, хотя и в более поздних отложениях. На известный ксероморфизм указывает и морфотип мхов (Plumstead, 1966) из верхнего карбона Южной Африки, предположительно отнесенных к роду *Dicranum*.

Остатки листьев из нижней перми Саара сравнимы по характеру клеточной сети как с акрокарпными (*Nanomitrium*, *Ephemerum serratum*), так и с плеврокарпными (*Amblystegiaceae*, *Hypnaceae*) современными мхами (Busche, 1968), хотя такое сопоставление несколько сомнительно из-за слабой сохранности ископаемого материала.

Красилов и Шустер (Krassilov & Schuster, 1984) объясняют большую редкость мхов в палеозойских (кроме пермских Ангариды) и мезозойских отложениях либо быстрым развитием их в засухоустойчивые типы, либо наличием у них в древности выраженной мезофитности – крупных и нежных клеток.

Особый феномен представляют собой пермские фоссилии мхов, главным образом с территории России (в основном Ангариды), обилие и разнообразие которых опровергает мнение о бедности палеозойских ископаемых остатков этой группы. Значительный материал в этом отношении получен как палеоботаниками, так и бриологами. Ценность его особенно велика в связи с тем, что особенности организации рецентных бриофитов сами по себе позволяют трактовать их историческое развитие в различных и даже противоположных направлениях (Schuster, 1966; Mishler, & Churchill, 1984). Она заключается в возможности сравнения современных мхов с древними ископаемыми моховидными растениями.

М.Ф. Нейбург (1956, 1958, 1960), впервые открывшая на территории Печорского, Тунгусского и Кузнецкого бассейнов из верхов нижней и верхней перми (характеризовавшихся тогда, вероятно, сравнительно прохладным климатом) 9 родов моховидных растений, 6 из них отнесла к бриевым, а 3 – к новой группе протосфагновых (*Protosphagnales*). Для листьев последних оказался характерным диморфизм клеток, в какой-то мере напоминающий систему взаимного расположения хлорофиллоносных и гиалиновых клеток в молодых стеблевых листьях рецентных сфагнов. Однако по морфологии побегов и наличию хорошо развитой, даже ветвистой, жилки листа *Protosphagnales* существенно отличаются от *Sphagnidae*.

Нейбург указывала на сходство протосфагновых с бриевыми из тех же местонахождений. Основываясь на тенденции к клеточному диморфизму листьев пермских мхов, она выдвинула предположение, что палеозойские бриевые в ходе приспособления ко все более влажному климату и заболачиванию дали начало протосфагновым, которые, в свою очередь, явились возможными предками современных сфагновых мхов. Затем протосфагновые мхи были также обнаружены в отложениях татарского яруса верхней перми в Южном Приуралье (Мейен, Твердохлебов, 1966). Данными авторами выявлено, что основание листа у *Protosphagnum nervarum* не закруглено, как считалось ранее, а имеет сильно развитые ушки (стеблеобъемлющее).

Такие мхи были обнаружены и в пермских отложениях Монголии (Дуранте, 1976). Изучение пермских мхов по ископаемому материалу из Печорского бассейна провела вслед за Нейбург Л.А. Фефилова (1978), которая описала еще 2 рода этих растений. Новые и очень важные сведения о пермских ископаемых мхах в последнее время изложены в публикациях А.В. Гоманькова, С.В. Мейена (1986) и М.С. Игнатова (1987). В первой из них все мхи

татариновой флоры, имеющие отчетливую среднюю жилку в листьях, отнесены к подклассу *Bryidae*. Наблюдается явный переход по ряду признаков к бриевым. В данной монографии приводятся уточнения к прежним описаниям рода *Protosphagnum* и вида *P. nervatum*, а также описание нового рода *Rhizinigerites* и краткое описание трех новых представителей рода *Muscites*. Особый интерес представляет выявление прежде неизвестных особенностей морфоструктуры листа у *P. nervatum*:

- 1) наличие редуцированных «черешковых» листьев и
- 2) листьев, в нижней части которых клетки дифференцированы по форме, но не по плотности (сходство с *Intia*). Отмечается, что дифференцировка клеток по форме и плотности характерна и для других родов, которые вместе с родом *Protosphagnum* ранее выделялись в порядок *Protosphagnales*.

К роду *Rhizinigerites* отнесены все мхи неопределенного систематического положения с ризоидами и избегающими листьями, имеющими среднюю жилку и недифференцированные клетки пластинки (по крайней мере, в верхних двух третях листа).

Данные авторы отмечают, что протосфагновые мхи неизвестны в триасе, но порядок *Sphagnales*, известный с юры, филогенетически можно связать с *Protosphagnum*, самые поздние представители которого присутствуют в татарской флоре.

Особое значение для познания пермских ископаемых мхов Ангариды имеет их исследование, проведенное Игнатовым (1987), который в отличие от предшественников является специалистом бриологом, к тому же располагающим и значительными прежними материалами по данному объекту. Благодаря его усилиям общее число известных по пермским фоссилиям родов мхов достигло 20. Им описаны новые роды *Arvildia*, *Gomankovia*, *Aristovia*, *Protoochyrea*, *Viledia*, *Ignatjevia*, *Servicktia*, *Ristalvia*, *Palaeosphagnum*, новый вид

рода *Vorcutannularia* и уточнены диагнозы родов и видов *Uskattia*, *Protosphagnum* и *Rhizinigerites*.

Игнатов проводит сопоставление описанных им пермских ископаемых мхов с другими остатками мхов, которые известны из палеозоя и триаса, а также с современными мхами. Он справедливо считает, что из-за наличия в материале только «гаметофитов» сравнения с современными таксонами мхов могут иметь характер лишь более или менее правдоподобных параллелей, поскольку в систематике современных мхов основное значение придается признакам спорогонов.

Представители рода *Arvildia* сравниваются Игнатовым, в частности, с представителями некоторых родов из семейств *Trichostomaceae* или *Pottiaceae*; *Gomankovia* – с порядком *Funariales*, очень напоминает представителей семейства *Splachnobryaceae*; *Aristovia* – с *Jsobryales* и *Hypnobryales*, т.е. современными плеврокарпными мхами; *Protoochyraea* – с таким своеобразным современным мхом из плеврокарпных как *Ochyraea tatrensis*; *Viledia* – с видами порядка *Dicranales* подобно остаткам мхов из верхнего карбона Южной Африки; *Jgnatjevia* – в некоторой мере с родами семейств плеврокарпных мхов (*Myurella*, *Pterygynandrum*, *Lescuraea*).

Виду *Servicktia delicatula* присущи тонкие, более или менее рыхло облиственные побеги с ризоидами доверху; листья ланцетные со слабой жилкой или она вообще отсутствует. Согласно Игнатову, наличие или отсутствие жилки – признак достаточно вариабельный у бокоплодных мхов, принадлежность к которым данного вида очевидна.

Далее Игнатов указывает на своеобразие представителя рода *Rhiziginerites* – *Rh. neuburgae*, которому присущи ветвящиеся побеги с облиственными осями в пазухах листьев, а также безлистными осями, отходящими от стебля несколько ниже листа. Последние несут, как

отмечает данный автор, в большинстве своем на концах пучки ризоидов и поэтому названы им «ризоидофорами». Кроме того, обнаружены и оси без листьев и ризоидов – потенциальные ризоидофоры. Сравнение этого вида с современными мхами показывает явную принадлежность *Rh. neuburgae* к плеврокарпным мхам (по Игнатову).

Игнатов полагает, что по характеру клеточной сети *Rh. neuburgae* сходен скорее с *Isobryales*, чем с *Hypnobryales*. Он указывает на отсутствие у современных мхов ризоидофоров и безлистных осей, лишенных ризоидов, но наличие безлистных осей с ризоидами у печеночников. У *Odontoschisma*, *Bazzania*, *Lepidozia* флагелловидные побеги, часто оканчивающиеся участком без листьев, но несущие ризоиды, приобретают, как отмечает Игнатов, функцию закоривания растения в почве и снабжения водой и питательными веществами (т.е. функцию корня). Он считает очевидным, что и у *Rh. neuburgae* ризоидофоры и безлистные оси без ризоидов имеют то же назначение, а кроме того служат для вегетативного размножения, хотя у *Odontoschisma* «ризоидофоры» гомологичны ветвям, а у *Rh. neuburgae* – не имеют гомологии.

Игнатов обратил внимание на различие у ископаемых пермских мхов в способе прикрепления листьев к стеблю. Он называет инсертальными листья, прикрепленные к стеблю по более или менее значительному отрезку основания листа, включая не только жилку, но и листовую пластинку, причем отмечает, что такие листья присущи большинству описанных ископаемых пермских мхов и, по-видимому, всем современным мхам. Аффиксальные, по его определению, – листья, прикрепленные к стеблю только жилкой, подобно сидячим листьям двудольных покрытосеменных.

Если у предыдущих мхов листья, по-видимому, инсертальные, то у видов рода *Uskatia* – аффиксальные. Этот род, по мнению

Игнатова, очень близок к родам *Intia*, *Salairia*, *Kosjunia*, а ввиду близости *Intia* с *Junjagia* и *Protosphagnum* – и с этими двумя родами. Данные 5 родов образуют, как он полагает, вполне естественную группу; сходны между собой по ряду признаков. По этим же признакам, за исключением аффиксальности листьев, проявляется, по Игнатову, сходство указанной группы с современными *Mniaceae*.

Вместе с тем отмечаются и отличия *Uskatia* – группы от современных *Mniaceae* по нескольким признакам.

Игнатов акцентирует особое внимание на способе прикрепления листа к стеблю у *Protosphagnum*. Он полагает, что аффиксальность – связующее звено между инсертальностью и черешковостью, учитывая проявления у *Protosphagnum* и черешковости листьев. Аффиксальность здесь рассматривается как вырожденный случай черешковости.

Как отмечает далее Игнатов, очень существенны две черты сходства *Protosphagnum* с современным родом *Sphagnum*: дифференциация клеточной сети крайне сходна с той, которая представлена у современных сфагнов в стеблевых листьях, особенно в их верхней части: характер каймы и зубчатости края листа этих родов одинаков до деталей. Вместе с тем указываются и два наиболее существенные отличия: у *Protosphagnum* имеется жилка и лист прикрепляется аффиксально; приводятся и другие отличия.

Существенное значение для познания процесса становления диморфизма клеток у сфагнов могут иметь некоторые признаки *Palaeosphagnum meyenii* – представителя нового рода, описанного Игнатовым из отложений татарского яруса верхней перми. У этого вида между структурой верхней и нижней частей листа наблюдается постепенный переход от мономорфизма к диморфизму клеток за счет сужения и удлинения части прежде однородных клеток листа.

Игнатов указывает также на сходство *P. meyenii* с

Vorcutannularia minima Ignatov sp. nov.: оно заключается, в частности, в том, что узкие клетки у этих видов, возможно, в сечении были треугольными, а отчасти также трапецевидными.

Отмечается наряду с этим, что хотя в окнах петель современных сфагнов обычно находится одна клетка, но как исключение известны и формы с несколькими гиалиновыми клетками в петлях хлорофиллоносных клеток (*Sphagnum reichardtii* из Восточной Африки), при этом перегородки между ними трактуются как абортивные хлорофиллоносные клетки (Eddy, 1985). Согласно Игнатову, в какой-то мере проявляется сходство *P. meyenii* с современными сфагнами по характеру кольцевых волокон и по степени дифференциации между узкими клетками и клетками «окон».

Далее, привлекая также признаки *Ristalvia*, Игнатов полагает, что развитие диморфизма клеток пластинки листа у пермских мхов шло, по крайней мере, двумя путями, совершенно независимыми и охватывающими как группы с аффиксальными листьями (*Uskatiа*-группа), так и группы с инсертальными листьями, от *Ristalvia* до *Vorcutannularia*. Отсюда следует искусственность порядка *Protosphagnales*, так как входящие в него роды относятся к двум разным линиям, по которым шло образование диморфизма клеточной сети:

- 1) *Intia* – *Junjagia* – *Protosphagnum*;
- 2) *Ristalvia* – *Vorcutannularia* – *Palaeosphagnum* (Игнатов, 1987).

М.Г. Игнатов и Д.Е. Щербаков (2009) сообщают о нахождении в нижнепермских отложениях Российского Дальнего Востока (о. Русский) нового вида (и рода) *Palaeocampylopus buragoae*. Он похож, согласно данным авторам, на современные виды семейства *Dicranaceae* (*Campylopus*) и семейства *Polytrichaceae* (*Polytrichum*, *Polytrichastrum*) по ряду признаков и особенно по чашевидным структурам на верхушках побегов, очень сходных с собраниями

перигониальных листьев мужских растений указанных родов. Предполагается, что жилка занимает практически всю ширину листа. В приводимом обзоре по ископаемым мхам отмечается, что до сих пор в девоне они не обнаружены. Указывается, в частности, что *Merceria augustica* из перми Гондваны (Антарктида) – крупное растение с листьями, у которых жилка составляет от 1/6 до 1/2 ширины листа (Smoot & Taylor, 1986). Наконец, несомненный представитель семейства *Polytrichaceae Eopolychium antiquum* (с коробочками и листьями с ламеллами) относится к позднему мелу (Konopka et al., 1997).

В отличие от *Bryopsida* каких-либо остатков, напоминающих андреевые мхи, в палеозойских отложениях, как и в мезозойских, до настоящего времени не выявлено, что в общем и понятно, исходя из их экологии. Ископаемые остатки собственно сфагновых мхов из палеозоя также неизвестны, хотя, казалось бы, шансы на их сохранение должны быть более значительными.

В сравнении с пермским периодом в мезозое находки мхов вновь очень бедны. Указывается (Krassilov & Schuster, 1984) на их крайнюю редкость в субтропических мезозойских флорах Европы и южной Азии, причем, в частности, единственный целый лист из нижней юры Баварии поразительно сходен морфологически с листьями существующего рода *Sphagnum* (Reissinger, 1950). Эту последнюю находку Красилов (1983) подвергает сомнению, что следует и из его совместной публикации (Krassilov & Schuster, 1984). Вместе с тем в настоящее время отмечается (Рыбакова и др., 1988), что самые ранние представители сем. *Sphagnaceae* (отпечатки листьев и споры) известны из осадков пермского периода. Здесь относительно гаметофитов, вероятно, имеются ввиду протосфагновые мхи, открытые Нейбург. По материалам этих авторов в геологических осадках, начиная с юры, споры сфагнума встречаются систематически

и являются обычным компонентом споро-пыльцевых комплексов. Л.И. Савич-Любицкая, И.И. Абрамов еще ранее (1958) указывали, что споры сфагнов широко известны, начиная с юры и особенно в третичное время.

Рыбакова с соавторами (1988) прослеживают степень участия спор сфагнума в споро-пыльцевых комплексах в осадках юга бывшего СССР с юры по кайнозой. По мнению данных авторов, изменение одних и тех же морфологических признаков спор из юрских, миоценовых и голоценовых отложений, несомненно, связано с процессом эволюции. Они полагают, что изменение морфологических признаков спор сфагновых мхов во времени шло, скорее, по линии упрощения, чем усложнения. Мезозойские споры мельче кайнозойских. Согласно заключению данных авторов, все это, по-видимому, является отражением того, что сфагновые мхи в мезозойское время произрастали в иных условиях, чем мхи кайнозоя.

Привлекает внимание также *Muscites guescelinii* из триаса Южной Африки, который имеет перисто ветвящийся стебель с апикальными хохолками из безжилковых листьев, но с полосками более удлиненных клеток. Как отмечают Красилов и Шустер (Krassilov & Schuster, 1984), Таунров (Townrow, 1959) склоняется к связям этого мха с *Leucodontaceae*, хотя Пант (Pant, 1977) предполагает сходство его со сфагновыми. Пант предложил род *Sphagnophyllites* для индийского триасового бриофита, напоминающего *M. guescelinii*, но проявляющего более выраженный клеточный диморфизм.

Красилов и Шустер ставят вопрос о том, являются ли эти мхи потомками пермских «*Protosphagnales*» и связан ли также юрский *Tricostium* из флоры Буреи с этой архаической группой бриофитов. По нашему мнению, во всяком случае, здесь нет непреодолимых границ, но кажется очевидным, что никакого отношения к сфагновым все эти

мхи не имеют, являясь представителями древних *Bryidae*. На возможность их связей скорее с *Isobryales*, чем со *Sphagnales*, указывают вышеупомянутые авторы. В составе бриофлоры Буреи представлены также *Muscites fontinaloides*, *Fontinales*, *Gorckiella* – напоминающий представителей Fissidentales. Привлекает внимание также обнаруженный здесь Красиловым мох, напоминающий *Dicranum*.

Из имевшихся в их распоряжении фоссильных данных Красилов и Шустер сделали следующие предположения:

- 1) первое появление мхов в раннем карбоне не очень отдалено во времени от появления печеночников в позднем девоне;
- 2) палеозойские и мезозойские мхи были гораздо более многочисленны в умеренной, чем в тропической и субтропической областях;
- 3) некоторые ангаридские мхи в отношении ветвящейся жилки проявляют сходство с *Pseudobryum*, а другие, с более выраженным клеточным диморфизмом листьев, возможно, развившиеся в ответ на болотистую среду, могут быть также связаны скорее с *Isobryales*, чем со *Sphagnales*;
- 4) предполагаемое сходство палеозойских и мезозойских мхов основано на поверхностном сходстве их гаметофитов.

Данные авторы считают несомненным, что все палеозойские мхи сравнимы с акрокарпными формами. Однако вышеупомянутые исследования пермских ископаемых мхов (Гоманьков, Мейен, 1986; Игнатов, 1987) свидетельствует о более раннем, палеозойском генезисе плеврокарпных мхов.

По мнению Красилова и Шустера, среди мхов есть вымершие группы и, по-видимому, нет форм, связанных с рецентными родами, которые существовали бы здесь бы до эоцена.

Внешнее сходство карбоновых фоссилий возможных мхов, как

и верхнедевонского ископаемого «печеночника» с некоторыми современными бриофитами свидетельствует, во всяком случае, об их геологически значительно более раннем происхождении, особенно учитывая явную производность этих древних форм от каких-то морфологически иных мхов (по крайней мере, не таких ксероморфных как нижнекарбонный *Muscites plumatus*) и печеночников (скорее всего, трирадиально симметричных). Хотя разрыв во времени обнаружения древнейших ископаемых мхов и печеночников не столь уж большой, но все же это до некоторой степени свидетельствует о более глубоких исторических корнях печеночников.

Показательно, что мхи обнаруживаются, начиная с карбона, т.е. со времени пышного развития сообществ из птеридофитов (в широком понимании) с участием голосеменных, причем были представлены, по-видимому, относительно более устойчивыми к испарительному стрессу формами. Поэтому не исключен исторически ранний ксероморфизм мхов, проявившийся предположительно, прежде всего, у предков *Andreaeopsida* в горных условиях, а затем, возможно, несколько позднее у части предков *Bryopsida*. Это как бы логическое следствие большей степени «наземности» мхов, чем печеночников, т.е. меньшей зависимости первых от колебания влажности воздушной среды, что определялось более совершенной органографией палеозойских мхов и в связи с этим более рациональным относительно печеночников изначально использованием влаги и минеральных элементов, содержащихся в почве.

Разумеется, обнаружение более или менее ксероморфных мхов, захоронение которых очень маловероятно, предполагает разнообразную мезофитную флору мхов в карбоне, учитывая к тому же значительные похолодания в середине и особенно в позднем карбоне, завершившиеся в ранней перми. По всей видимости, в местах

произрастания мхов в карбоне и ранее складывались неблагоприятные условия для их захоронения. Лучше всего это объясняется их приуроченностью к местам с повышенным гипсометрическим уровнем.

Мягкий, прохладный климат первой половины перми, по крайней мере, на Ангариде и примыкающих к ней территориях мог способствовать широкому распространению и активному всплеску формообразования у мхов, особенно мезофитных. Адаптированные к мезофитным условиям мхи затем при наступлении аридизации климата отступали в более влагообеспеченные местообитания, сохраняясь в болотных экотопах и у ручьев, рек, озер. В болотных местообитаниях внутри континентов сложилась обстановка, способствующая в какой-то мере «сфагновой» дифференциации клеток листа бриевых мхов. Сюда относится и *Muscites guescelinii*, который по этой же причине едва ли правильно сопоставлять с представителями сем. *Leucodontaceae*. Вместе с тем данный бриофит благодаря перистому ветвлению стебля и безжилковым листьям, вероятно, можно отнести к плеврокарпным мхам.

Как известно, раннетретичные (эоценовые до олигоценовых) мхи представлены уже таксонами современного типа – видами родов *Calliergon*, *Drepanocladus*, *Sphagnum* и других. Несмотря на отсутствие фоссильных свидетельств из палеоцена и мелового периода, но учитывая характер современного географического распространения тех или иных таксономических групп, следует предположить существование многих современных родов мхов в палеоцене и ряда родов и тем более семейств в конце мелового периода. Не исключено наличие менее специализированных современных семейств и родов мхов в позднем мелу и в какой-то мере в раннем мелу, когда происходила их дифференциация.

Характер связи мхов и печеночников

Представленность в палеозойских седиментах (по крайней мере, до перми) только бриевых (или сходных с ними) мхов, напоминающих в основном современные формы, при отсутствии каких-либо сведений о нахождении их спорогонов, создает значительные препятствия для построения даже в самых общих чертах схемы эволюции представителей отдела *Bryophyta*. Вообще указывается (Савич-Любичкая, Абрамов, 1958) на почти полное отсутствие в ископаемом состоянии органов размножения мхов. Поэтому при реконструкции процесса эволюции мхов приходится основываться лишь на морфоструктуре карбоновых и пермских остатков ископаемых «гаметофитов» бриевых мхов и на признаках организации спорофита и гаметофита современных такаиевых, бриевых, андреевых и сфагновых мхов.

Внешнее морфологическое сходство листостебельных гаметофитов мхов и печеночников при разнообразии и примитивизме морфотипов гаметофита последних побуждало искать генетические корни мхов среди древнейших печеночников или хотя бы допускать происхождение этих двух групп от какого-то общего предка. В соответствии с традиционными представлениями отечественных исследователей (Зеров, 1972; Шляков, 1975б; и др.) ранее нами (Рыковский, 1987в) также допускалась возможность происхождения мхов от исходных форм печеночников. Однако углубленное изучение бриофитов, их морфогенеза, проведенное рядом исследователей в последние десятилетия, ставит такое предположение под сомнение. Выше уже приводились достаточно веские доказательства, выдвинутые в этом аспекте (Crandall-Stotler, 1984, 1986, Duckett, 1986, Steer, 1985, Grolle, 1969 и др.). Все это, как и сравнительный анализ

широкого спектра признаков организации мхов и печеночников, позволяет предположить, что относительное сходство листостебельных форм мхов и печеночников носит конвергентный характер при, вероятно, независимом происхождении и процессе эволюции данных двух групп. При этом они все же ближе друг к другу, чем с антоцеротовыми.

В эволюции мхов нами придается особое значение выработке способа расположения мерофитов стебля спиральными рядами, чего не наблюдается у листостебельных печеночников. Этот признак наряду с другими, пожалуй, определил высокую консервативность основного морфотипа гаметофита мхов (листостебельное расчленение), который присущ не только акрокарпным, но и плеврокарпным их таксонам как с развитой, так и редуцированной до полного исчезновения специализированной эндогидрической проводящей системой.

Наибольшая «степень наземности» мхов среди бриофитов

Мхи в составе мохообразных являются как бы в «наибольшей степени наземными растениями». Именно у них, как уже отмечалось выше, достигается максимальное совершенство органографической специализации не только гаметофита, но и спорофита. В строении гаметофита мхов проявляется заметное внешнее сходство со спорофитом трахеофитов. Согласно некоторым авторам (Hebant, 1977; Schofield, Hebant, 1984), гидром и лептом мхов являют замечательную параллель с ксилемой и флоэмой соответственно у сосудистых растений. У лептоидов имеется ряд общих признаков с ситовидными клетками, а у гидроидов – с трахеидами. Единственное крупное их отличие – отсутствие у гидроидов лигнифицированных стенок. Более

того, у своеобразного девонского риниофита *Aglaeophyton major* строение тяжелой проводящей системы истолковывается Эдвардсом (Edwards, 1986) как типичное для мхов. Среднедевонская бителария имела также проводящие тяжи из гидроидоподобных клеток, будучи видимо, древним диплогаплонтом. Кроме того, яркими показателями «наибольшей наземности» мхов среди бриофитов является наличие у их пермских ископаемых форм черешковых и сидячих (аффиксальных) листьев, а также в какой-то мере образований, выполняющих функцию придаточных корней.

Среди мохообразных ко мхам, особенно бриевым, наиболее подходит то определение, которое дает прогрессивной эволюции А.Л. Тахтаджян (1966): она характеризуется повышением общего уровня организации и жизнедеятельности, «совершенствованием» организма, а это осуществляется через его структурную дифференциацию, приводящую к более глубокому разделению функций вместе с повышением степени интегрированности частей, что ведет к усложнению организма. Вместе с тем значительное упрощение организации к настоящему времени даже у бриевых мхов относительно ископаемых пермских, что проявляется, по крайней мере, в отношении их основного тела – гаметофора при чрезвычайно широком распространении этих мхов на материках планеты позволяет согласиться с предположением Е.Ф. Молевича (1972), что предки мохообразных, птиц и цветковых обладали значительно более сложной морфологической организацией.

Рестаурация процесса формирования основного морфотипа мхов

Необходимо отметить попытку Шустера (Schuster, 1966, 1984b) обосновать единое происхождение печеночников (включая

такие) и мхов, исходя из многообразного сходства этих групп. Данный автор (Schuster, 1966) предполагает, что «мхи и печеночники совместно развивались из общего анцестрального «пула» организмов зеленых водорослей с изоморфным чередованием». При этом им выдвинуто 23 основных критерия такой общности.

По утверждению Шустера, вообще сходства печеночников и мхов проявляются на столь многих уровнях, что их нельзя представить как чистую аналогию.

Однако все же трудно полностью рассеять сомнения, что данные проявления сходства не из области аналогий. Конечно, черты сходства печеночников и мхов определяются в конечном итоге их параллельным развитием от каких-то представителей предковых харовых водорослей, но время их дивергенции остается неясным. Известным признанием отдаленности предшественников этих двух групп бриофитов является их оценка Шустером как некоего общего пула зеленых водорослей с изоморфным чередованием поколений. При этом, видимо, данный аспект сходств нельзя считать ни чисто аналогией, ни тем более гомологией.

По крайней мере, почти все приводимые Шустером критерии общности можно объяснить как аналогии, быть может, за некоторым исключением (но и то не вполне достоверным) такого признака как «сходство в основе тонкой анатомии сперматозоидов». Это выясняется в известной степени при тщательном анализе морфологических структур в аспекте вскрытия побудительных причин их возникновения с привлечением черт организации не только непосредственно сопоставляемых данных двух групп организмов, но и других, признаваемых более независимыми по происхождению.

Рост гаметофита посредством откладывания апикальной трехсторонней клеткой продольных рядов мерофитов можно считать простейшим способом формирования прямостоячего радиально –

симметричного побега, на основе усложнения которого, возможно, образовались более продвинутые типы, как радиально – симметричные, так и билатеральные.

Тетрасериальность структуры коробочки определяется, видимо, законами симметрии, проявляющимися именно таким образом на формах шаровидных или с ограниченным уклонением длины продольной оси от величины диаметра (овальная или эллиптическая). Простейший организованный механизм вскрытия коробочки здесь должен состоять минимум из 4-х крестообразно равномерно расположенных продольных щелей. Таков же крестообразный или производный от него способ раскалывания в верхушечной части коробочки у многих бриевых мхов, как исходный для формирования перистома.

Если коробочка более значительно удлинена, то для ее вскрытия достаточно одной пары супротивно расположенных продольных щелей. Вскрытие удлиненной коробочки одной продольной щелью явно производно от предыдущего механизма в результате прекращения функционирования супротивной щели и исчезновения в последующем ее следов. Здесь снижение симметрии достигается за счет дальнейшего адаптиогенеза. Этим вносится, вероятно, определенный элемент регулирования высева спор из коробочки в зависимости от колебаний степени влажности экзогенной среды. В такой связи способ вскрытия одной боковой щелью нельзя считать уникальным, имея ввиду его относительную примитивность.

Сходные типы ветвления и проводящие пучки также могли возникнуть совершенно независимо как дериваты исходных радиально-симметричных побегов. Протонема, представляющая собой индивидуальную, ювенильную стадию в развитии гаметофита, тем самым характеризуется меньшей морфогенетической стабильностью, чем гаметофор, обладает большей степенью свободы в адаптации к

среде по сравнению с последним. Относительная морфологическая лабильность протонемы, особенно в далеком прошлом, не позволяет оценить формирование ее в виде ветвистой нити, способной дать начало нескольким гаметофорам, более, чем как обычную аналогию. Еще рельефней это касается асексуального размножения, где конвергенции вполне реальны.

Слабым критерием общности является и наличие многих хлоропластов в клетке как феномен производного характера. Сомнения в приемлемости этого критерия усиливаются тем обстоятельством, что материнские клетки спор мхов однопластидны, а материнские клетки спор основного большинства печеночников содержат по несколько пластид. Идентичность первичного деления зиготы может быть конвергентным, сходным ответом независимых групп на базе известной аналогии онтогенезов.

Далее, Шустер, ссылаясь на указание (Duckett, Carothers & Miller, 1982), что по сперматозоидам *Sphagnum* выделяется среди всех других мхов и печеночников, трактует это как проявление большей диверсификации среди мхов, чем в некоторых аспектах между печеночниками и мхами. Сюда можно добавить и уникальную особенность *Sphagnum* по сравнению с другими мохообразными, которая заключается в образовании внутри архегония вокруг яйцеклетки оболочки из мукополисахаридов (Fabre, 1987). Однако большее различие по ультраструктуре сперматозоидов среди мхов, чем между мхами и печеночниками, может истолковываться и как довод против общности этих двух групп, поскольку мхи все-таки довольно целостный таксон, о чем свидетельствует ряд признаков их организации.

Уникальные особенности сфагновых мхов допустимо связывать с чрезвычайно исторически ранним освоением их предками специфических местообитаний, созданием затем самими древними

сфагнами крайне своеобразных эконисш, что особенно сильно отразилось на организации их гаметофора и, конечно, не могло в конечном итоге не затронуть или сами генеративные клетки (ультраструктура антерозоидов) или их ближайшее окружение (образование вокруг яйцеклетки оболочки из мукополисахаридов).

О значительных изменениях в эволюции сфагновых мхов свидетельствует и изменение морфологии и размера спор. Все это указывает на весьма большие потенциальные возможности мхов вследствие того, что у них соотношение двух фаз развития в целом гораздо менее, чем у остальных бриофитов, сместилось в пользу гаметофита, оставляя больше степеней свободы в отношении реакции на экзогенные воздействия.

Предположительно еще в раннем палеозое мхи и печеночники не только гораздо сильнее, прежде всего, морфологически конвергировали друг с другом, но также обе эти группы значительно более конвергировали и с предками антоцеротовых. Сюда же следует причислить и такаиевые.

Исходя из доказательств многообразного (возможно, конвергентного) сходства мхов и печеночников, мы предприняли попытку построения в самых общих чертах модели происхождения мхов. Однако, во-первых, не целесообразно связывать себя предположением о наличии у печеночников и мхов общего предка (если не считать отдаленной, возможно, общей группы анцестральных для них предковых харовых водорослей), рассматривая гипотетическое первоначальное сходство их морфологических признаков как проявление в раннем палеозое далеко идущей конвергенции, а, во-вторых, на такой основе можно иметь в виду только трансформацию гаметофита, ориентируясь на печеночники.

Предположительно исходные формы (предшественники) древних мхов инициально характеризовались неким подобием по

гаметофору такакиевым разветвленным внизу наподобие ризоидов осями, восходящими в наземной части в виде затем вертикальных, (вильчато разветвленных) безлистных осей. Они нарастали за счет тетраэдральной апикальной клетки, защищенной, скорее всего, слизевыми папиллами, а впоследствии, надо полагать, слизевыми волосками, как дериватами папилл.

Генеративные органы, возможно, возникали из дериватов апикальной клетки в акропетальной последовательности. Не исключено, что еще в силуре предки мхов по габитусу могли напоминать гаметофор такакиевых, но без филлоидов. К тому же у такакиевых и характер расположения генеративных органов наиболее примитивен среди мохообразных. Этот признак не исчез полностью и у мхов – у некоторых из них проявляются его следы.

Возраставший испарительный стресс при освоении наземных местообитаний, возможно, стимулировал трансформацию слизевых волосков в более надежные защитные для гаметаангиев уплощенные структуры (рисунок 10). При этом они возникли, скорее всего, на базе трех продольных рядов мерофитов вертикальной оси, откладываемых тетраэдральной (или трехгранной) апикальной клеткой, что привело к формированию радиальных, цилиндрических стеблей с тремя продольными рядами поперечно сидящих филлоидов. На этой стадии эволюции гаметофиты предков мхов могли в известной мере конвергировать с изофильными печеночниками, произрастая тогда также в условиях океанического климата, но такое сходство не проявляется в морфогенезе листьев.

Исторически очень раннее проникновение анцестральных форм мхов из теплых приокеанических в более прохладные, умеренные местообитания (быть может, вследствие вертикальных тектонических подвижек местности, а также верхнедевонского похолодания) должно было привести к определенным изменениям в их организации.



Рисунок 10 – Изменение морфотипа листа при формировании мхов про их позднепалеозойском развитии

Снижение испарительного стресса в условиях предположительно облачного, прохладного (умеренного) климата и некоторого прикрытия надземными частями быстрее развивавшихся трахеофитов могло вызвать трансформацию трехрядного листорасположения в спиральное за счет соответствующего изменения направления отложения мерофитов апикальной клеткой побега. Это явилось, как мы считаем результатом изменившегося характера давления отбора – необходимости упрочнения и повышения эластичности стебля, а также более равномерного распределения филлоидов на стебле, уменьшения их взаимного перекрытия друг другом, ввиду несколько пониженной в новых местообитаниях солнечной инсоляции и большей относительной влажности воздуха.

Шустер (Schuster, 1984b) указывает также на ряд, как он считает, переходов между печеночниками и мхами: это одинаковые способы сегментации у *Fontinalis* и печеночников, трехрядное листорасположение у *Fontinalis* и *Cyathophora*, двурядное – у *Fissidens* и *Schistostega*. Трехрядное листорасположение характерно для *Jungermanniales*. Очевидно, что такая трехрядность листорасположения у мхов, по крайней мере, у *Fontinalis* – вторичное явление. Оно обусловлено, по-видимому, исторически ранним (пермь) переселением некоторых прежде лесных мхов в среднегорные лесные речки и ручьи в связи с возрастанием иссушительного стресса. Однако такое листорасположение не исключено и у раннепалеозойских печеночников.

При произрастании в текущей воде трехрядное листорасположение – оптимальное для таких местообитаний. Тем не менее, сам факт появления трехрядного листорасположения несмотря на его предполагаемую вторичность может быть свидетельством исходной трехрядности листьев у анцестральных форм мхов (риверсия). Во всяком случае, это указывает на высокую морфогенетическую пластичность позднепалеозойских мхов.

Данное мнение подкрепляется и другими примерами, приводимыми Шустером в качестве признаков перехода между печеночниками и мхами: наличие у *Schistostega* стерильных побегов с двурядным листорасположением, как у некоторых печеночников.

Относительно *Schistostega* это, возможно, обязано большей морфогенетической податливости у мхов стерильных побегов в сравнении с генеративными и тем более с самими генеративными органами, при сильном изменении экологических условий (одностороннее освещение). В данном аспекте первые, собственно, следуют ювенильной стадии гаметофита – протонеме. У генеративных побегов, очевидно, проявляется более жесткий генетический контроль в отношении морфогенеза, сильнее связанного здесь с репродуктивным процессом. В ходе дальнейшей эволюции генетический контроль у мхов над типовым морфогенезом гаметофита стал, как полагаем, консервативным в отличие от такого контроля у печеночников.

Мезические условия – средний уровень теплообеспеченности и влажности воздушной среды (при умеренном, но в основном достаточном обеспечении почвы влагой) и освещения – вообще должны были способствовать относительно гармоничному, постепенному развитию мхов с выработкой наряду с цельными листьями целого комплекса других структур широкого адаптивного значения. Здесь не были выражены в общем сколько-нибудь

тормозящие эволюцию проявления преждевременной и явно односторонней специализации, как у печеночников. В такой экологической обстановке, вероятно, происходило некоторое увеличение размеров вегетативных органов гаметофора, изменялась в соответствии с новыми условиями и совершенствовалась структура филлоидов (листьев), проводящего пучка стебля, ризоидальной системы и протонемы.

Важное значение в общей системе изменения морфогенеза гаметофита имело предположительно происходившее тогда преобразование протонемы: прежде однородная нитевидная она дифференцировалась на собственно хлоронему и производную от нее каулонему. Благодаря достаточно надежной защите филлоидами, к тому же в условиях, создаваемых сообществами трахеофитов, гаметангии, прежде всего, женские, сосредотачивались на верхушке побегов.

На стелющейся нижней части гаметофора из первоначально одноклеточных, как у печеночников, ризоидов под давлением отбора, направленного на более полное обеспечение влагой и элементами минерального питания побегов и более надежное закрепление на субстрате увеличивающихся в размерах гаметофоров, развились многоклеточные ризоиды вначале с поперечными, а затем с косыми перегородками (рисунок 11). Таким образом, у мхов, видимо, пройден путь от полного отсутствия ризоидов (как у такакиевых) до ризоидов с косыми перегородками.

Совершенствование структуры протонемы и ризоидальной системы при умеренном давлении среды должно было привести к образованию достаточно крупных, сомкнутых дерновинок мхов, что было направлено, возможно, против испарительного стресса, но оказалось благоприятным и для упрочения позиций мхов в напочвенном ярусе растений. По Мейеру (1947), протонема в цикле

развития листовых мхов играет весьма важную роль, так как на ней может развиваться большое количество почек, благодаря чему из одной споры сразу возникает много особей.

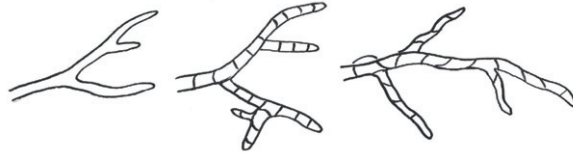


Рисунок 11 – Изменение морфотипа ризоидов при формировании мхов

Усиление интеграции подземной и надземной усложняющихся частей анцестральных форм мхов способно было вызвать на фоне их общего органографического совершенствования прогрессивное развитие прежде примитивной эндогидрической системы при наличии на поверхности стебля и филлоидов восковой кутикулы.

Не исключено, что первичная проводящая система у древних мхов могла быть сходной по своей структуре с той, которая имеется у такаиевых.

Увеличение площади поверхности филлоидов при их спиральном, т.е. чередующемся расположении на стебле могло побудить процесс формирования более прочной механической структуры в виде средней жилки листа. Вместе с тем могло происходить и вообще упрочение соединения листа со стеблем путем также изменений в характере его онтогенеза приведших в конечном итоге к тому способу контакта со стеблем, который присущ современным мхам.

Уместно упомянуть представление (Miller, 1979), что мхи были адаптированы в прошлом к прохладному, влажному климату, который обеспечивал широкий спектр благоприятных эдафических условий и экспозиций. Как отмечает этот автор, они и сейчас остаются

растениями прохладного, влажного климата.

Из всего этого следует, что в формировании основных признаков организации мхов особо важное значение имела их связь с почвой как субстратом для этих бриофитов. Вместе с тем в таких местообитаниях скорее всего не проявлялась угнетающая роль лесной подстилки (как это было свойственно низменным тропическим лесам с их более мощным развитием), препятствующей произрастанию бриофитов на почве. В общем климатические, эдафические и фитоценотические условия основной экологической арены дифференциации мхов складывались для них более благоприятно, чем для других групп бриофитов.

Кажется допустимым, что мхи при ряде общих черт организации, присущих всем бриофитам, в целом все же отличаются от остальных представителей отдела относительно меньшей зависимостью от колебаний влагообеспеченности воздушной среды (и вообще местообитания), что связано с их более совершенной органографической специализацией и конституцией.

Ко мхам, вероятно, применимо мнение Тахтаджяна (1951), что хотя у субтропических и умеренных лесных форм (мезические условия) темпы эволюции относительно понижены, тем не менее, при переходе в новые условия среды они бывают способными к относительно наибольшим преобразованиям.

В неразрывной связи с эволюцией гаметофита у предков мхов должна была происходить и эволюция спорофита, хотя двойная его зависимость (от гаметофита и внешней среды) создает значительные трудности для теоретической реставрации исторического развития спорофита. К тому же степень этой связи, как свидетельствует тип организации такакиевых, может быть различной.

Разумеется, более или менее сильно редуцированный спорофит печеночников при всей примитивности (сочетающейся с

редуцированностью) гаметофита у этой группы непригоден для данной реставрации. Модель развития спорофита у анцестральных форм мхов построена нами на основе анализа строения и онтогенеза спорофита *Bryophyta*, включая как примитивные группы мхов (сфагновые и андреевые, так и продвинутую (бриевые), а также такакиевые с привлечением некоторых черт организации (строение колонки) *Bitelariales*.

Ножка и формирующаяся коробочка у исходных форм мхов осуществляли фотосинтез и, надо полагать, обладали развитой ассимиляционной тканью и системой вентиляции с нормально функционирующими устьицами, а ножка – также проводящим пучком.

Гаметангии, первоначально образовавшиеся, скорее всего, в акропетальной последовательности в связи с нарастанием побега, по мере дифференциации филлоидов могли формироваться все ближе к верхушке (точке роста) побега, что, прежде всего, касалось женских гаметангиев ввиду необходимости обеспечения лучших условий для расселения спор. Этой последовательности отвечает характер расположения антеридиев у сфагновых мхов, проявляющих сходство в данном аспекте с юнгерманиевыми печеночниками. Следует отметить, что у специфического сфагнового мха *Ambuchonania* спорофиты образуются на верхушке стебля. Наиболее примитивно расположены гаметангии, как уже отмечалось, на стебле у такакиевых.

В мезических условиях филлоиды, вероятно, успешно выполняли функцию защиты гаметогенеза, сингамии и молодого эмбриона спорофита от вредных внешних воздействий. Созданию благоприятного микроклимата для этого могли способствовать сообщества птеридофитов и других сосудистых растений. О том, насколько большую роль играли птеридофиты и вообще трахеофиты в

создании подходящего микроклимата для нормального формирования и эволюции спорофита древних мхов, можно отчасти судить по организации сфагновых и андреевых мхов, типы организации которых, по-видимому, сложились еще в девоне – карбоне после утраты «покровительства» со стороны трахеофитов.

Согласно R.M. Shuster (1984c), именно трахеофиты создавали условия за счет известной стабилизации микроклимата и прикрытия надземными частями для более уязвимых бриофитов, способствовали их гармоничной эволюции.

Здесь следует коснуться попытки обоснования гомологичности ножки гаметангиев и листа у бриевых мхов (Улычна, 1975, 1991). Однако феномен образования на апикальной части жилки листа у некоторых бриевых мхов не вполне развитых генеративных органов, действительно, можно трактовать как рекапитуляцию.

Исходя из особой значимости и всеобщности для высших растений таких специфических генеративных органов как архегонии и антеридии, их дифференциация должна была произойти значительно ранее исторически, чем дифференциация листовидных органов – ассимиляторов. Архегонии и антеридии, несомненно, сформировались еще на амфибийном (переходном от водной среды к наземной) этапе эволюции высших растений (морфологическая эволюция), тогда как листовидные образования, адаптированные к функционированию в воздушной среде, выработались у архегоният, естественно, уже на этапе их наземного существования (адаптивная радиация на суше).

Ножка, вероятно, – органическая составная часть гаметангия, как и его защитная внешняя стенка, о чем, быть может, свидетельствует, в частности, образование у антоцеротовых из ножки антеридия дополнительных антеридиев. Вообще наличие ножки у антеридия антоцеротовых подкрепляет предположение о ее присутствии в далеком прошлом и у архегония хотя бы первичных

амфибийных прародителей данной группы, когда еще не было базальной меристемы у спорофита. Это же касается и предков сосудистых растений.

У печеночников листья явно не являются гомологами генеративных органов, судя по характеру их расположения на стебле и морфологической структуре. Достаточно, например, отметить, что у части представителей калобриевых листья размещаются на стебле тремя рядами (как и у других печеночников), а гаметангии – беспорядочно, вне связи с листьями. Тем более, не случайно, что феномен образования гаметангиев на листьях неизвестен у печеночников, поскольку их филлоиды, в сущности, и нельзя отнести к «настоящим» листьям.

Недоразвитие гаметангиев на апикальной части жилки листа бриевых мхов, по-видимому, свидетельствует о функциональной недостаточности этого «аналога» ножки гаметангиев.

Случаи образования архегониев на филлоидах у такакиевых объясняются еще проще, указывая на веточковидную природу органов фотосинтеза. Вообще же, как уже упоминалось, гаметангии на стебле такакиевых размещаются самым примитивным образом, независимо от филлоидов, проявляя в этом сходство с некоторыми печеночниками.

Остается совершенно неизвестным предшественник мхов по строению гаметофита. Слоевидные формы у них отсутствуют – за исключением развития в экстремальных условиях слоевищевидной протонемы (например, у *Sphagnum*) но это – вторичное явление. Кроме вышеуказанного возможен (и даже, быть может, более вероятен) предлагаемый ниже вариант формирования листьев на стеблевидной вертикальной оси. Здесь, как и в первом варианте, спиральному отложению мерофитов «стебля», быть может, предшествовало их отложение продольными рядами. Образование на

апикальной части жилки листа у некоторых бриевых мхов не вполне развитых генеративных органов можно трактовать как рекапитуляцию. Однако нас интересует иной аспект этого явления, наблюдающийся также на конце фаллоидов *Takakia*, которое может свидетельствовать о побеговой природе листьев у мхов вообще, т.е. нечто напоминающее природу листовых органов у семенных растений, происходящих из системы ветвей от папоротниковидных предков. В такой связи листья у мхов – трансформированные боковые ответвления стебля (веточки), претерпевшие расширение и уплощение с выделением продольной утолщенной средней части – жилки. Эта структура дифференцировалась как механическая опорная и проводящая, которая соединилась листовым следом с проводящим пучком стебля. У такого листа выделились пластинка, снабженная жилкой, и черешок. Усиление ксеричности среды привело к редукции черешка и сидячелюности, т.е. соединению со стеблем только в области жилки. Для лучшего удержания влаги атмосферных осадков и конденсированных туманов у таких аффиксальных листьев произошло срастание основания пластинки листа со стеблем (инсертальные листья). Здесь спиральному отложению мерофитов стебля (еще без фаллоидов), быть может, предшествовало, как и в первом варианте генезиса листьев, отложение мерофитов продольными рядами, аналогично листостебельным печеночникам.

Апикальный способ роста спорофита как инициальный для анцестральных форм бриофитов вообще, первоначально, по нашему предположению, сочетался с активным фотосинтезом этой диплофазы при нормальном функционировании устьиц по всей поверхности и при наличии простого центрального пучка.

Аналогичный с андреевыми мхами путь трансформации спорофита прошли, как мы считаем, и такаиевые, только исторически ранее.

Вследствие апикального способа роста в сочетании с интеркалярным и формированием спорофита на верхушке побега существенно расширились возможности мхов для распространения спор, причем отбор происходил в направлении увеличения численности за счет уменьшения размера спор (предположительно). Все это отвечало развитию мхов в мезических условиях лесных сообществ, где движение воздуха ослаблено.

Поскольку формирование коробочки завершает онтогенез спорофита, то, следовательно, спороносная часть наиболее длительно подвергается воздействию экзогенной среды. В таком случае существует эффективное давление отбора, но если оно превышает некоторую пороговую величину, то ответная реакция спорофита может свестись к его уклонению от подобного давления путем перехода к развитию до момента созревания под защитные структуры гаметофита.

Основываясь на явлении тератологии устьиц у бриевых мхов, Гебель (Goebel, 1930) считал, что их спорогонии обнаруживают ясные следы редукции своей ассимиляционной ткани и находящихся в тесной связи с ней устьиц. По мнению данного автора, спорогонии мхов первоначально обладали строением сходным со строением спорогонии у *Anthoceros*, но потом с редукцией вначале распределенных по всей поверхности коробочки устьиц и с перевесом развития ножки против развития коробочки (благодаря стерилизации меристемы в основании коробочки) начались сдвиги в развитии устьиц в сторону их дегенерации. По Гебелю, редукция ассимиляционной ткани и устьиц могла произойти благодаря гетеротрофному питанию спорофита.

Однако, как следует из вышеизложенного, мы не разделяем позицию Гебеля в отношении первоначального строения спорогонии мхов, считая структуру спорогонии антоцероса вторичной

относительно таковой древних мхов, у которых в отличие от антоцеротовых архегоний не утратил ножку. Та структура спорофита, которую Гебель считал первичной, в действительности производна от нее. Спорофит антоцеротовых лишь конвергирует со строением спорофита первичных архегониат, когда еще не было его дифференциации на нижнюю – стерильную и верхнюю – спорообразующую части. По нашему предположению, когда спорогенная ткань еще не была сосредоточена лишь в верхушке спорогона, устья развивались по всей его длине (внешняя аналогия с антоцеросом), но и после дифференциации верхушечного спорангия с образованием тем самым ножки спорогона устья первоначально, вероятно, продолжали развиваться по всей его поверхности.

По мере удлинения ножки спорогона на нее приходилась все большая механическая нагрузка, что требовало укрепления ее архитектоники. Упрочнение тканей ножки должно было происходить снизу вверх, а это вело к усилению механической функции, которая все ранее в онтогенезе получала преобладание над фотосинтетической функцией ножки. Вместе с тем стимул к образованию устьиц ослабевал, и данные структуры в конечном итоге дегенерировали, начиная с нижней части ножки и далее вверх. Как мы полагаем, и после этого баланс элементов питания был достаточным для успешного протекания процесса спорогенеза, к тому же верхняя часть спорофита у мхов фотосинтезирует дольше всего, до созревания коробочки.

Сравнительно-морфологический ряд спорогонов как модель их изменения в ходе эволюции мхов

Узкая специализация признаков организации, наблюдающаяся у

части мхов, несомненно, вызвана у них взаимодействием с определенными экстремальными внешними условиями, причем ее объектом преимущественно являлся гаметофит как основное вегетирующее тело у бриофитов. Вместе с тем спорогон, развивающийся до созревания спор у сфагновых и андреевых (род *Andreaea*) мхов под защитой структур гаметофита, т.е. вне сферы эффективного давления отбора, имел большие шансы при редукции и трансформации одних структур сохранить некоторые примитивные признаки, если дегенерация вегетативных структур спорогона в корреляции с таковой гаметофита не зашла достаточно далеко (как это произошло у печеночников).

Следовательно, прояснению эволюционных тенденций в классе мхов в прошлом может способствовать сравнительно – морфологический анализ спорогонов различных групп мхов. В этот анализ по вышеуказанным причинам необходимо включить и спорогон антоцеротовых (кроме редуцированных форм), который по типу своей морфоструктуры проявляет известное сходство со спорогоном мхов, хотя антоцеротовые – уникальная по своей организации эволюционно независимая, по всей вероятности, от каких-либо других бриофитов группа. Разумеется, еще с большим основанием можно подключить к этому анализу и спорогон такакиевых, хотя степень его продвинутости оставляет немного возможностей для восстановления ранних этапов формирования спорогона у мхов.

Учитывая наряду с современным строением возможные в прошлом редукционные изменения спорогона, по его морфоструктуре можно построить следующий сравнительно – морфологический ряд: сфагновые – андреевые (такакиевые) – бриевые мхи. Следует отметить, что наибольшее относительное сходство по древнейшим признакам проявляют спорогоны антоцеротовых и сфагновых мхов

(рисунок 4 и 12). У них спорогенная ткань и колонка происходят из однотипных частей зародыша спорогона, археспорий имеет шлемовидную форму, а стенка коробочки снабжена устьицами, хотя способ вскрытия коробочки существенно различен (продольными щелями – у антоцеротовых, отбрасыванием крышечки – у сфагнов). Явные черты примитивизма вегетативного тела гаметофора и наличие псевдоэлатер у антоцеротовых свидетельствуют о их древнем генезисе.

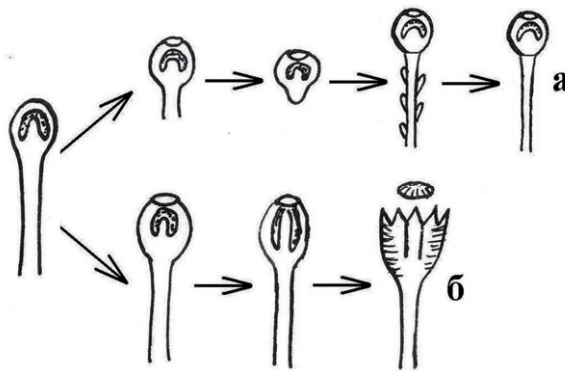


Рисунок 12 – Дивергенция структуры спорогона у стегокарпных мхов при дифференциации сфагновых (а) и бриевых мхов (б)

Спорогон андреевых мхов по генезису и отчасти по форме колонки сходен со спорогоном сфагновых мхов, но спорогенная ткань у первого образуется из эндотеция, а устьица отсутствуют, вероятно, в результате редукции. Наконец, у спорогона бриевых мхов колонка также образуется из эндотеция, но имеет уже цилиндрическую форму, а происходящий, как и у андреевых, из эндотеция археспорий опоясывает колонку.

Из рассмотренного следует, что этот пространственный сравнительно-морфологический ряд может в известной мере отражать этапы процесса эволюции спорогона у мхов во времени, причем по

основным признакам организации спорогона андреевые мхи (как и такакиевые) занимают промежуточное положение между сфагновыми и бриевыми мхами, на чем мы остановимся подробнее далее.

Поскольку спорофиты (спорогоны) сфагновых и андреевых мхов, вероятно, проявляют некоторые более древние и примитивные (плезиоморфные) признаки, чем спорофит бриевых мхов, то и выработка и консервация этих признаков должны были относиться к исторически более раннему периоду относительно спорофита бриевых. Отсюда не исключено, что дифференциация сфагновых и в какой-то мере андреевых мхов предшествовала дифференциации бриевых мхов, т.е. произошла в основном до карбона (сфагновые мхи) или в какой-то мере захватила и карбон (андреевые мхи). Со спорофитом такакиевых вопрос обстоит сложнее, и здесь необходимы сведения по его эмбриогенезу.

ТАКАКИЕВЫЕ (ТАКАКИОРНУТИНА)

Среди мохообразных особое внимание бриологов со времени своего обнаружения привлекает очень своеобразный род *Takakia*, систематическое положение которого до недавнего времени оставалось неясным. По морфологическим признакам гаметофита (из генеративных органов были известны только архегонии) его обычно причисляли к печеночникам, сближая с представлениями порядка *Calobryales*. К этому порядку относили данный род Проскауэр (Proskauer, 1962), а также Шустер (Schuster, 1966, 1984с), который предложил выделить подпорядок *Takakiinae*. Кроме того такакиевые рассматривались и в ранге порядка печеночников – *Takakiales* (Hattori & Inoue, 1958, Hattori, Iwatzuki, Mizutani and Inoue, 1974), самостоятельного класса *Takakiopsida* (Mizutani, 1972) наряду с

классами *Bryopsida* и *Hepaticopsida*, наконец, в ранге отдела *Takakiophyta* (Crandall-Stotler, 1986). Однако в настоящее время такакиевые по комплексу признаков отнесены к отделу *Bryophyta*.

Важное значение для решения вопроса о возможных путях происхождения и месте такакиевых в системе бриофитов имело выявление у них антеридиальных растений (Davison et al., 1989; McFarland et al., 1989). Как отмечает Д. Смит (Smith, 1990), это явилось источником новой, критической информации о связи между такакиевыми и мхами.

У *T. ceratophylla* антеридии по своей структуре сходны с антеридиями мхов (но не сфагновых), к тому же и апикальная клетка вегетативных и несущих антеридии побегов такакии подобно апикальной клетке других мхов характеризуется тетраэдрической формой (McFarland, Smith, Davinson, 1989). По мнению данных авторов, все это подтверждает расположение *Takakiopsida* в системе мохообразных близ *Andreaeopsida*.

Затем Девисон и Смит в 1990 г. обнаружили *Takakia* и со спорофитами. Смит (Smith, 1990) полагает, что данный материал внес новую ясность в систематическое положение *Takakia* как мха с несомненными связями с *Andreaeopsida* – интерпретация, упомянутая вскользь ранее Мицутани (Mizutani, 1974) и Мюррей (Murray, 1988).

В составе рода *Takakia* пока известно только два вида. *T. ceratophylla* присущи более «примитивные» признаки, чем *T. lepidozoides*, такие как четырехраздельные листья (филлоиды), толстостенные клетки, неоппадающие сегменты листа, малое число хлоропластов при более крупных их размерах и т.д. (Hattori, Jwatsuki, Mizutani and Yamada, 1973). Между тем опадение сегментов листьев у *T. lepidozoides* – очень эффективное средство для вегетативного размножения, предполагающее, что специализация этого вида может быть более продвинутой, чем у *T. ceratophylla*. По нашему мнению,

наиболее весомый показатель здесь – число и размер хлоропластов.

Привлекает внимание экология такакиевых. Указывается (Hattori, Iwatsuki, Mizutani and Inoue, 1974), что обычными местообитаниями этих видов являются скалы (расщелины скал) или слабо задернованные берега водоемов. По сведению тех же авторов, во многих случаях данные виды, по-видимому, достигают максимального развития вблизи линии вечных снегов или выше границы распространения деревьев (Ситка и Кетчикан на Аляске, Япония и Восточный Непал) или же на затененных и влажных скалах в каньонах вблизи мест образования тумана от водопадов на субальпийских уровнях (о-ва Королевы Шарлотты и Северный Борнео).

В пользу дочетвертичного образования обоих видов рода *Takakia* свидетельствует отсутствие морфологических различий, которые заслуживали бы таксономического признания, между растениями этих видов на вулканических субстратах (четвертичной датировки) и растущих без всякого влияния четвертичной вулканической активности (Hattori, Iwatsuki, Mizutani and Inoue, 1974).

Шляков (1975б) разделял мнение о принадлежности рода *Takakia* наряду с родом *Haplomitrium* к наиболее примитивным печеночникам. Он указывал, что явственно выраженный прямостоячий рост, радиальное строение и отсутствие различий в форме и строении листьев всех трех рядов у видов *Takakia* и большинства представителей рода *Haplomitrium*, отсутствие каких-либо приспособлений для защиты от иссушения у обоих родов, беспорядочное расположение гаметангиев на стебле у *Takakia* и примитивных представителей *Haplomitrium*, сходство в начальных стадиях развития антеридиев и архегониев с *Haplomitrium* – все это несомненно признаки примитивные. Далее Шляков отмечал, что к роду *Takakia* положение о древности относится еще в большей

степени, чем к роду *Haplomitrium*.

Вообще указывался ряд признаков сходства *Takakia* с *Calobryales* (Hattori, Iwatsuki, Mizutani and Inoue, 1974).

Известно сходство нормального архегония и молодых листовых сегментов на ранней стадии развития у такакиевых. Согласно Мицутани (Mizutani, 1972), сходство архегония и пьедестала с листьями может предполагать, что листья *Takakia* очень примитивны, также как и архегоний с его крупным телом, содержащим хлоропласты. Склоняясь к признакам более тесной связи такакиевых со мхами, чем с печеночниками, Мицутани и предложил класс *Takakiopsida*.

Архегонии на стебле *Takakia*, как и у некоторых *Calobryales* и *Metzgeriales*, располагаются беспорядочно. В последнее время и среди бриевых мхов выявлена форма с независимым от листьев расположением генеративных органов (Ignatov and Tan, 1992). Кроме того, только у сфагнов, и политриховых известно такое же довольно примитивное расположение антеридиев, как и у *Jungermanniales*. Следовательно, по признаку расположения гаметангиев на стебле такакиевые примитивнее не только почти всех мхов, но и основного большинства печеночников.

На основании однотипности строения листьев и стебля у *Takakia* и сходства в начальных фазах их онтогенеза, а также внешнего сходства молодых гаметангиев листостебельных мхов и *Haplomitrium* с листьями *Takakia Mexra* (Mehra, 1967, 1970) приходит к выводу о возникновении гаметангиев в результате видоизменения системы ветвей предковых форм мохообразных. По мнению Шлякова (1975б), здесь, скорее всего, наблюдается лишь только аналогия в генетически независимых группах.

Неизменен также интерес к кариотипу представителей этого рода, который наиболее низок среди бриофитов ($n=4$ и 5), но этой

особенности мы коснемся в дальнейшем при рассмотрении чисел хромосом всех основных групп бриофитов.

Решению вопросов филогении рода *Takakia* в немалой степени препятствовало то, что у его представителей не были известны ни антеридии, ни спорогоны. Поднимался даже вопрос получения апомиктов у такакиевых.

Еще до обнаружения антеридиев и спорогонов у *Takakia* Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1986) обратила внимание на то, что очень сходные, на первый взгляд, признаки могут возникать совершенно различным путем, что проясняется при изучении морфогенеза тех или иных структур. Она установила такие резкие различия в морфогенезе стебля и листьев, а также в типе масляных телец у внешне сходных *Haplomitrium* и *Takakia*, которые позволяют, по ее мнению, рассматривать *Takakia* как растения сходные с гаметофитами примитивных архегониат (они могли обладать циклом развития типа *Coleochaete*). Это послужило данному автору основанием для выделения нового отдела – *Takakiophyta*. Следует отметить, что нами такакиевые в ранг отдела были возведены независимо от Крендолл-Стотлер, когда она, уже после обнаружения антеридиев и спорофита у такакиевых отнесла его к отделу мхов.

Признание такакиевых независимой от печеночников группой бриофитов повышает их значимость, как мы полагали и прежде, в решении вопросов эволюции также печеночников. В таком случае, в частности, возникает предположение о возможной первичности отсутствия ризоидов и у *Haplomitriales*.

Основные признаки организации гаметофита такакиевых, несомненно, свидетельствуют о чрезвычайно большой древности генетических корней этой группы.

При всем сходстве по ряду молекулярных и морфологических признаков с остальными мхами такакиевые по структуре

вегетативного тела гаметофора и отчасти спорофита отделяет от них большое филогенетическое расстояние, хотя оно значительно и от андреевых мхов. Вместе с тем эти две группы по отдельным признакам строения гаметофита и спорофита проявляют большее сходство с печеночниками, чем очень отличные от них сфагновые и тем более бриевые мхи.

Считают (Renzaglia et al., 2007), что *Takakia* подобен любым другим существующим мхам по строению как гаметофита, так и спорофита, хотя у ризоматоидов его гаметофита отсутствуют ризоиды, и он несет грозди клювовидных (крючковидных) слизевых папилл, которые рассеяны вдоль оси. Цилиндрические филлиды расположены нерегулярно вдоль вертикального стебля и образуются из тетраэдральной апикальной клетки, которая, как типично для мхов, сегментирована спиральным образом. Деление клеток монопластидное и вовлекает пластидное деление и миграцию к полюсам до митоза. В обеих генерациях (гаметофит и спорофит) предположительно проводящие органические вещества клетки окружают сплошной центральный цилиндр водопроводящих клеток, у которых тонкие стенки с многочисленными плазмодесмопроизводными перфорациями. Гаметангии рассеяны вдоль стебля в пазухах филлидов. Архегонии только слабо удлинены. Антеридии развиваются путем ограниченной левосторонней сигментации из двухсторонней апикальной клетки, черта, рассматриваемая как синапоморфия у мхов (Renzaglia et al., 2000).

Полагаем, что здесь более явно выступают черты морфологического примитивизма, первичности, в частности, расчленения тела подобного листостебельному в сравнении с гапломитриевыми, в чем мы следуем Шлякову (1975б).

Строение сегментов листа и их способность, по-видимому, возникать, более или менее независимо друг от друга, указывают на

сходство листьев со стеблем, что еще более усиливается случаями образования на них архегониев (Schuster, 1967, 1984b).

У гапломитриевых филлоиды носят иной, более листовидный характер и происхождение их остается неясным, что усугубляет отсутствие у некоторых из них подлинной изофилии.

Далее, для достижения наибольшего эффекта скрещивания как реализации преимущества генеративного процесса древнейшие наземные растения, скорее всего, должны были отличаться двудомностью, однополовостью, что собственно и присуще такакиевым.

Об историческом генезисе мхов – наиболее продвинутой органографически группе мохообразных – известно менее всего. По нашему представлению, самые древние существующие представители этого направления эволюции – такакиевые, которые, возможно, формировались при холодно-умеренном режиме на повышенных гипсометрических уровнях. Таким экотопам была свойственна открытая экспозиция, слабое развитие почвы, пониженный испарительный стресс и практически отсутствие конкуренции. В данной экологической обстановке оптимален был ортотропный характер роста гаметофора и образование на его оси спирально расположенных веточковидных выростов, играющих защитную роль для наиболее чувствительных структур, процесса сингамии и вместе с тем в качестве ассимиляторов. Веточковидная структура филлоидов – наиболее устойчива механически, поскольку конвергирует со стеблевидной осью, и морфогенез их одноэтапен, как и механизм вскрытия коробочки. Слабое обеспечение элементами питания обусловило мелкие размеры растений, ризомы которых в такой связи не развили ризоидальной системы.

Условия, характерные для данных местообитаний, вероятно, были неблагоприятны для микобиоты, в чём их существенное отличие

от местообитаний, в которых происходило становление печёночников. Структура водопроводящих клеток центрального пучка гаметофита и спорофита такакии не случайно сходна морфологически с таковой печеночников. Не случайно также такакиевые по структуре вегетативного тела гаметофора первоначально сближались R.M. Schuster (1984) с калобриевыми печеночниками. Относительное морфологическое сходство этих двух уникальных групп, по нашему предположению, вызвано адаптацией при их формировании к сходному комплексу экологических условий. Это повышенный гипсометрический уровень, прохладный климат с обилием туманов, что предопределяло низкий испарительный стресс и способствовало смене эндогидричности пойкилогидричностью. Такакиевые следует квалифицировать как организмы, произошедшие от более крупных, возможно, в какой-то мере эндогидрических форм, у которых спорофит обладал фотосинтетической способностью, устьицами, куполовидной стерильной колонкой, покрытой шлемовидно спорогенной тканью. Эти предки могли первоначально эволюционировать в условиях океанического климата. Генезис мхов исторически более поздний (возможно, верхний девон – карбон), чем антоцеротовых и печеночников (быть может, ордовик – силур), и они прошли больше этапов развития, достигнув наиболее высокой степени органографии и адаптации к наземным условиям.

Если вегетативное тело гаметофора такакиевых носит характер глубокой древности, то их генеративные органы и отчасти спорофит значительно продвинуты относительно исходных форм. Допустимо предположение, что структурно-функциональная организация остальных мхов сложилась исторически позже и для этого должна была пройти определённые этапы прогрессивного морфогенеза в более благоприятной экологической обстановке – при умеренном климате, более развитой эдафической и фитоценотической

компонентах экосистем. Значительное развитие у них получила, в частности, внутренняя проводящая система, многоклеточные ризоиды и протонема, но главное – это листостебельная дифференциация гаметофора на базе развития у него особых филлидов. В обстановке невысокого испарительного стресса наиболее оптимальным явилось спиральное листорасположение в отличие от печёночников. Предположительно, как указано выше, первоначально веточковидные филлиды упустились, в них дифференцировалось среднее продольное утолщение как укрепляющая механическая и проводящая структура. Филлиды были соединены с проводящим пучком стебля листовыми следами. В проводящем пучке стебля произошла дифференциация клеток на гидроиды и лептоиды на базе, возможно, прежних перфорированных клеток, образовалась и механическая ткань.

В условиях слабого обеспечения элементами питания при прохладном климате у спорофита должен был возникнуть максимально экономичный механизм регуляции высева спор из коробочки. Таким исторически наиболее ранним механизмом и явилась уникальная для спорофита мохообразных спиральная щель у такакиевых, степень раскрытия которой регулирует высев спор в зависимости от степени влажности воздушной среды.

Открытие такакиевых, их гаметангиев и спорофита, изучение особенностей строения этих своеобразных «живых ископаемых» расширило круг познания мохообразных, но не в меньшей мере вызвало новые вопросы в отношении трактовки их признаков и, прежде всего, гетеробатмии вегетативного тела гаметофора, с одной стороны, и гаметангиев со спорофитом, с другой. Первоначально, повторяем, по структуре вегетативного тела и архегония их причисляли к печеночникам типа гапломитриевых, а после открытия антеридиев и спорофита – ко мхам, хотя мы не соглашались с этим,

выделяя такакиевые в ранге отдела (Рыковский, 2001).

В связи с новыми данными по структуре этих двуединых организмов, относя такакиевые ко мхам, все же полагаем, что неоправданно ставить их в один ряд с андреевыми, андреобриевыми и сфагновыми мхами, учитывая типовые признаки первых и вторых. Несмотря на значительную трансформацию вегетативного тела гаметофита андреобриевых и особенно андреевых мхов и радикальное преобразование его у сфагновых мхов не возникает сомнения в наличии у них единого предшествующего структурного типа. Он мог быть в значительной степени сходен с таковым у бриевых мхов, что касается листостебельного побега и его внешнего и внутреннего строения. Этого нельзя сказать относительно такакиевых с их веточковидными филлоидами, специфическим проводящим пучком и отсутствием ризоидов. Что касается спорофита, то его проводящая система и способ вскрытия зрелой коробочки у такакии не адекватны по этим признакам остальным мхам.

Если антоцеротовые рассматриваются как «живые ископаемые», то среди мхов это в наибольшей мере относится к такакиевым. По всей вероятности, дифференциация гаметофора такакиевых исторически значительно более ранняя, чем остальных мхов. Ясно, что гаметофит такакиевых формировался при пониженном термическом режиме. Отсутствие ризоидов на корницевидных подземных ответвлениях гаметофора нельзя связать с влиянием эндомикоризы, как у *Haplomitrium*, поскольку у мхов эндомикориза неизвестна. Уникальны веточковидные филлоиды, не имеющие аналога среди других групп мхов, у которых листья обычно плоские, чаще всего, с однослойной пластинкой и средней жилкой, иногда ветвистой (ветвистость жилки более выражена у пермских ископаемых мхов Ангариды; среди них же встречаются формы с листьями снабженными черешком).

Примитивизм филлоидов такакиевых еще более очевиден при сравнении со структурой пермских ископаемых мхов, проявляющих некоторое сходство со сфагнами. Следовательно, гаметофит такакиевых по структуре своего вегетативного тела, включая строение проводящего пучка, отделяет от остальных мхов (в том числе андреевые и андреаебриум) большое филогенетическое расстояние. Однако это не касается, как отмечено выше, структуры гаметангиев и спорофита такакии, проявляющих морфологическое сходство с таковыми других мхов. Это – заостренная стопа, ножка с пролонгированным удлинением и постоянный колпачок, который покрывает коробочку. Эпидермис коробочки лишен устьиц. Коробочка подразделена внизу на внутренние камеры и содержит слабую, неправильную колонку, которая не прикреплена к верхушке. Споры соединены в тетрады и ясно полярные. Как и у других мхов, для спор *Takakia* характерна чрезвычайно крупная апертура, расположенная вдоль трилетней отметины и перина покрывает экзоспорий в зрелости (Renzaglia et al., 1997).

Вместе с тем, как отмечается (Renzaglia et al., 2007), механизм вскрытия коробочки извитого спорофита у такакии уникален – единственной спиральной щелью, проходящей от верхушки коробочки до ее основания, которая то расширяясь, то сужаясь, регулирует высев спор. Такой механизм, вероятно, обязан условиям пониженного термического режима, колебанию уровня влажности воздушной среды и достаточно экономичен в своей простоте.

Вообще конструкции как гаметофита, так и спорофита такакии весьма экономичны, что немаловажно было в той суровой экологической обстановке, в которой формировались эти растения. Они очень мелкие и дожили до настоящего времени потому, что уклонились от конкуренции в малоподходящих для конкурентов экотопах.

Сочетание в организации такакии весьма своеобразного вегетативного тела гаметофора, отличающегося большой древностью, с относительно продвинутой генеративной сферой и спорофитом на уровне спорофита андреевых мхов затрудняет классифицирование данного таксона. При этом степень дивергенции такакиевых от остальных мхов по структуре гаметофора не может сравниваться со степенью дивергенции друг от друга сфагновых, андреевых, андреобриевых и бриевых мхов. В такой связи следует придать такакиевым ранг не класса, а подотдела в отделе *Bryophyta* (тем самым возвращаясь к той классификации, которая была предложена нами ранее (Рыковский, 1995)). Для этого достаточно даже специфики строения проводящего пучка такакии (клетки с перфорациями, напоминающие тем самым клетки проводящего пучка печеночников). В такой связи как такакия, так и гапломитриум в отличие от других мхов и многих печеночников не способны выносить обезвоживания (Renzaglia et al., 2007).

У *Takakia* как своего рода «живого ископаемого» нет структур, которые не должны были бы подлежать дальнейшему тщательному изучению.

При общем типовом сходстве спорофита такакии со спорофитом андреевых мхов, способ вскрытия коробочки у первой хотя и уникален, но сущность его такая же, как у андреевых – регуляция высева спор в зависимости от погодных условий, то есть это реакция на неустойчивость режима влажности воздуха. Вместе с тем, если у андреевых и андреобриевых мхов прослеживается в значительной мере аналогия механизма вскрытия коробочки с таковыми у юнгерманниевых печеночников, особенно тех из них, у которых створки в верхушке коробочки перестали расходиться, то у такакиевых этого не наблюдается. Характер щели, вскрывающей коробочку, как бы отвечает спиральной ее скрученности.

Эффективность функционирования этого механизма, видимо, достаточно высокая при всей простоте регуляции высева спор. Простота этого механизма, вероятно, позволила ему при энергетической экономичности возникнуть достаточно быстро в отличие от прохождения нескольких этапов морфогенеза при формировании того способа вскрытия коробочки, который выработался у печеночников и особенно у андреевых мхов.

Значительные, но разорванные ареалы такакиевых (по D.K. Smith, 1978) в настоящее время недостаточно показательны. В прошлом эта группа могла иметь совсем иное распространение.

В хорологическом отношении интересно сопоставить такакиевые с некоторыми группами печеночников и мхов. Особое внимание здесь привлекают представители порядка *Treubiales* из класса *Haplomitriopsida*. Род *Apotreubia* включает 2 вида, один из которых встречается от Гималаев и о. Тайвань до Японии, Восточной Сибири и Британской Колумбии, а другой – в Новой Гвинее (Schuster, 1984b; Жукова, 1986). Такое распространение данного рода в известной мере напоминает распространение рода *Takakia*. Вместе с тем второй род из порядка *Treubiales* – *Treubia* является, согласно Шустеру (Schuster, 1984b), в основном гондванским (один вид – в Чили, остальные – от Таити и Фиджи до Новой Зеландии). Несомненно, треубиевые – древний изолированный таксон, происхождение которого связывают (Schuster, 1984b) с Гондваной. Отсюда может следовать, что *Treubia* в основном сохраняет территориальную связь с местом происхождения, тогда как *Apotreubia* в настоящее время оторван, видимо, в результате миграции от места нахождения в древней Гондване.

По аналогии допустимо предложить, что и род *Takakia* сохранился в настоящее время лишь примерно в сходном районе с *Apotreubia*, а в районе подлинного происхождения – на территории,

где находилась Гондвана, подвергся полной элиминации. Однако, вероятно, и такакиевые, и в какой-то мере треубиевые сохранились до настоящего времени благодаря событиям гондванского гляциала и последующему дрейфу фрагментов Гондваны, в результате чего *Takakia* смог проникнуть австрало-малинезийским путем в Центральную Азию, Японию, на Алеутские о-ва и на северо-запад Северной Америки. Видимо, на это указывает нахождение *T. lepidozoides* в горах Северного Борнео, тогда как предок *T. ceratophylla* в своем распространении проник в более северные районы Лавразии и благодаря этому данный вид удержал некоторые более примитивные признаки. В общем складывается впечатление, что восточноазиатское и особенно северо-западноамериканское распространение такакиевых носит вторичный характер.

Не лишне упомянуть, что и такая уникальная, по сути, переходная форма между *Andreaeopsida* и *Bryopsida*, как род *Andreaeobryum* (*Andreaeobryopsida*), известна пока только на северо-западе Северной Америки и островах у ее западного побережья. С учетом возможного гондванского происхождения рода *Andreaea* допустимо предположение и о гондванском в далеком прошлом происхождении *Andreaeobryum*, т.е. современное его распространение, скорее всего, вторично. В общем, *Takakia*, *Apotreubia* и *Andreaeobryum* имеют, по-видимому, гондванский генезис, хотя и подверглись определенной трансформации после формирования ареалов в основном на территории северного полушария. Недавно выявленное сходство *Takakia* по строению спорогона с андреевыми мхами также подкрепляет это наше предположение.

Шустер, как известно, относил такакиевые к порядку *Calobryales*. В этом аспекте он (Schuster, 1984b) указывал на «паразитальное» сходство в форме листьев между *Haplomitrium*

ovalifolium (у этого вида наряду с цельными листьями встречаются и двураздельные до основания) и *Takakia*, которое, в частности, предполагает, что эти два рода образуют «относительно примитивную группу» (Schuster, 1974).

Отличие такакиевых от всех остальных бриофитов, по-видимому, состоит в меньшей трансформированности морфотипа их гаметофора, производного непосредственно от каких-то древнейших архегониат, тогда как морфотипы гаметофора антоцеротовых, мхов и, возможно, печеночников носят, скорее всего, вторичный характер и у других мхов такой морфотип даже, может быть, является следствием трехэтапного морфогенеза, в связи со сменой основных адаптивных зон. Судить о первичном строении представителей трех последних групп трудно и несколько лучше это удастся, по-видимому, относительно антоцеротовых. Заслуживает внимания то, что на основе молекулярного изучения (Groitsky et al., 2007) в хлоропласте IT53 *Takakia* обнаружена вставка 27-bp, которая отсутствует у мхов, включая *Andreaea* и *Sphagnum*, но имеется у всех других наземных растений. Таким образом, делеция этого сегмента должна рассматриваться как синапоморфия и *Takakia* как наиболее древний существующий мох.

Различия в величине и количестве хлоропластов в клетках у двух видов рода *Takakia* можно объяснить следующим образом. У *T. ceratophylla* сильно утолщенные стенки клеток лучше защищают хлоропласты от чрезмерного освещения, чем у *T. lepidozoides*, и поэтому здесь вполне могли сохраниться крупные хлоропласты. Тонкостенные клетки *T. lepidozoides* слабее экранируют хлоропласты от сильного светового воздействия и в этом случае уменьшение величины пластид при увеличении их числа позволяет им более оперативно реагировать на колебания условий внешней среды путем изменения своего расположения относительно светового потока.

Однако сама тонкостенность клеток отвечает особенностям местообитаний этого вида.

Предположительно благодаря тонкостенности и крупному размеру клеток легче адсорбируется влага из воздуха, например, водяной пыли, туманов, образуемых водопадами. «Двурасчлененность» «листьев» также, по-видимому, благоприятна в этих условиях, поскольку здесь важна рыхлость облиствения, а не густая капиллярность (вследствие, в частности, 4-раздельности листьев) для удержания дождевой влаги и проведения ее из субстрата. В такой обстановке облегчено и размножение путем опадения сегментов листа и легкое приживание проростков из них на субстрате. Противоположные в известной мере черты адаптациогенеза присущи *T. ceratophylla*.

Как мы полагаем, на примере представителей *Takakia* выясняется, что хлоропласты как генетически более стабильные структуры подвергаются преобразованию только в результате предшествующего изменения более лабильных структур и показателей клетки, в числе которых, в частности, величина клеток и толщина их оболочки – параметры, достигающие, по-видимому, определенного порогового для трансформации хлоропластов значения.

В целом *T. ceratophylla* более продвинута в направлении ксероморфной организации, но здесь отчетливо проявляется гетеробатмия признаков. Выражением продвинутой *T. lepidozoides*, по всей вероятности, являются меньшие размеры хлоропластов при большем их числе, а также размножение ломкими сегментами листьев, на эффективность которого указывается выше.

По нашему представлению, на примере этих двух видов довольно ярко проявляется канализирующее воздействие той или иной экзогенной среды, приводящей к дивергенции форм. В случае

T. ceratophylla давление внешней среды имеет более жесткий характер и вызывает менее глубокие качественные изменения, чем в случае *T. lepidozoides*. В отношении последнего давление среды несколько ниже и это позволяет растению произвести более глубокие преобразования с сохранением гармоничности при перестройке системы координаций. Здесь возможна связь морфологических изменений с предполагаемым сокращением числа хромосом. Можно согласиться с упомянутым выше предположением о происхождении обоих видов от сходного в известной мере с *T. ceratophylla* предка.

Не исключено, что данные виды имели более широкое географическое распространение до или в течение третичного периода.

Скорее всего, к сильному сокращению их ареалов привела континентализация климата, начавшаяся в середине олигоцена, но достигшая максимума в антропогене. Возможно, наиболее обширными ареалами такакиевые характеризовались во время позднемиоценовой существенной гумидизации и похолодания климата.

Область современного распространения, по-видимому, явилась наиболее подходящей для выживания такакиевых в неогене – антропогене. Основные признаки такакиевых, как особой группы мохообразных, дифференцировались, надо полагать, еще в верхнем девоне, если не ранее, и с тех пор едва ли претерпели сколько-нибудь радикальную трансформацию с морфологической стороны.

В карбоне и ранней перми в условиях мягкого и влажного климата и гондванского оледенения такакиевые подобно андреевым могли претерпеть значительную миграцию по горным цепям в другие области земного шара, в том числе в северное полушарие. Пермско-триасовая аридизация должна была нанести значительный ущерб такакиевым, особенно в Европе, вызвав их полное выпадение, если они здесь когда-либо имелись. В течение юры и мела, благодаря либо

дрейфу материков, либо продвижению по океаническим островным дугам, таковые были способны были проникнуть в Юго-Восточную Азию.

Усиление процесса континентализации климата и затем оледенение, которое в третичный период, прежде всего, началось в южном полушарии, могло в конечном итоге привести к выпадению здесь таковых, как и андреобриевых.

СОБСТВЕННО МХИ (BRYOPHYTINA)

Сфагновые мхи (Sphagnopsida)

Эволюционно ранняя адаптация к двум противоположным по степени влагообеспеченности экстремальным типам местообитаний (ксерические скально-каменные субстраты орогенных образований и места с постоянным избыточным характером увлажнения при очень бедном минеральном питании) привели к двум дивергентным направлениям развития мхов – группам андреевых и сфагновых мхов.

Несмотря на столь различный режим влажности этих двух типов местообитаний они характеризовались полной солнечной инсоляцией, т.е. усилением ксеричности относительно микроклимата прежних фитоценозов, из которых вышли данные мхи. Это отразилось как на структурно-функциональной организации гаметофита, так и спорофита, но различным образом соответственно специфике новых местообитаний.

Специфика организации современных сфагнов. Сфагновые мхи как особая группа в отделе *Bryophyta* были известны прежде в качестве монотипных, относящихся к 1 роду – *Sphagnum*. Однако 20 лет назад был обнаружен новый уникальный представитель

сфагновых мхов, который выделен в отдельный род *Ambuchanania* и отнесен к самостоятельному семейству и порядку. В роде *Sphagnum* около 100 или более видов, относящихся к нескольким секциям.

Секции различаются по признакам гаметофора, поскольку спорогонии у сфагнов очень однообразны. Вероятно, это связано с высокой адаптированностью их спорогонии в однотипных специфических условиях существования данной группы мхов при формировании под защитой гаметофора до созревания спор, а также с большой древностью его морфотипа.

В связи с глубокой специализацией сфагновые мхи рода *Sphagnum* резко выделяются в отделе *Bryophyta*. Кроме своеобразной структуры вегетативного тела гаметофора сфагнов такой их орган как архегоний характеризуется более толстой брюшной частью, чем у остальных мхов, а клетка-крышка его не активна или почти не активна, как у печеночников (Савич-Любицкая, 1952).

Согласно Фабре (Fabre, 1978), общая организация архегония *Sphagnum palustre* сходна с таковой мха *Mnium undulatum* и печеночника *Fossombronina angulosa*, но уникальной особенностью сфагна по сравнению с другими мохообразными является образование внутри архегония вокруг яйцеклетки оболочки из мукополисахаридов. Л.И. Савич-Любицкая (1952) указывает, что развитие антеридия в типе совпадает у сфагнов и остальных мхов (хотя антеридий сфагнов имеют иную форму и положение) и примыкает, в общем, к развитию антеридия юнгерманиевых печеночников, причем антеридии и у сфагнов и у печеночников вскрываются на верхушке лопастями.

Мейер (1968) также отмечает, что антеридии сфагнов (род *Sphagnum*) и по строению и по способу раскрывания весьма похожи на антеридии акрогинных юнгерманий. По его мнению, похожи на архегонии этих последних и архегонии сфагновых мхов, но еще более поразительное сходство данных групп обнаруживается на первых

стадиях развития спорогона.

Существенной особенностью сфагнов является их сходство по характеру расположения генеративных органов с печеночниками из порядка *Jungermanniales*. Все эти признаки сходства сфагнов с печеночниками, особенно в том, что касается генеративных органов, достаточно весомы и не могут игнорироваться при рассмотрении вопроса филогении сфагнов, особенно на фоне уникальной организации вегетативных органов гаметофора как итога сильной и всесторонней специализации. Значимости этих признаков сходства не умаляет и то, что они, быть может, носят характер независимых, аналогичных морфогенезов.

Полагаем, что сфагновые мхи, несмотря на глубокую специализацию, удерживают ряд примитивных признаков, утраченных другими мхами. Здесь как нельзя лучше подходит то, определение которое дает А.Н. Северцов (1967) специализации. Она представляет частный случай идиоадаптации, когда одни признаки эволюирующих форм изменяется резко приспособительно, а другие, наоборот, остаются крайне примитивными. Сфагновые мхи в отношении черт сходства с печеночниками стоят, по существу, не выше последних по уровню организации. Во всяком случае, эти признаки указывают на гораздо большую степень конвергенции мхов с листовными печеночниками в отдаленном прошлом (возможно, верхний девон). В этой связи, а также учитывая специфику местообитаний мхов, перспективы обнаружения их в девонских отложениях весьма невелики.

По Дакетт (Duskett, 1986), сравнительное ультраструктурное изучение молодых сперматид подчеркивает обособленное положение *Sphagnum* в группе мхов. Ранее, исходя из ультраструктуры блефаропластов, Дакетт и Карозерс (Duckett, Carothers, 1979) отмечали, что сфагновые мхи предпочтительно оставить в качестве

подразделения класса мхов, чем возводить в ранг равный с печеночниками.

Происхождение сфагновых мхов. Как отмечает В.Р. Филин (1984а), сфагновые мхи включают в предковую по отношению к большинству мхов группу (Козо-Полянский, 1965), считают ветвью, рано отделившейся от общего ствола мхов (Зеров, 1972; и др.), выводят от листостебельных юнгерманиевых (Тахтаджян, 1956; и др.) или, напротив, рассматривают в качестве сравнительно молодой группы, связанной в своем происхождении через *Ochrobryum* и *Leucobryum* с дикрановыми (Gams, 1959).

Следует подчеркнуть, что Савич-Любицкая (1954) фактически считала спорогон бриевых мхов производным от спорогона сфагновых и андреевых мхов по форме спорогенной ткани, т.е. признавала сфагновые мхи более древними, чем бриевые.

Предположение Нейбург о том, что сфагновые мхи происходят от описанного ею порядка *Protosphagnales* из состава пермских ископаемых мхов Ангариды вскоре подверглось критике. Было высказано мнение (Абрамов, Савич-Любицкая, 1963), что анатомо-морфологическая структура сфагновых мхов исключает возможность существования у них жилки, а поэтому *Protosphagnum* не может быть предковой формой *Sphagnum*. Однако Л.А. Зиновьева (1970) выразила несогласие с такой позицией. Она справедливо подчеркнула, что наличие жилки – наследия зеленых мхов, которая при дальнейшей эволюции в новом направлении исчезла, и есть признак переходной формы. Вообще же, как отмечается на примере паразитарных цветковых (Терехин, 1977), сближение признаков основывается не только на приобретении новых сходных элементов, но и на редукции и утрате части (иногда весьма значительной) признаков исходных форм. Это касается, прежде всего, эндогидрической проводящей

системы мхов, если вести речь о бриофитах.

Впоследствии представления Нейбург подверглись дальнейшим серьезным сомнениям. А.Л. Абрамова, И.И. Абрамов (1968) указали, что намеченная Нейбург (1960) линия эволюции листовых клеточных структур (*Intia* – *Protosphagnum* – *Sphagnum*) недостаточно обоснована, учитывает только некоторое чисто внешнее сходство. Они обратили внимание также на сходство *Intia* с *Mniaceae*. Согласно Красиллову (1983), все роды данных пермских «бриевых» настолько тесно связаны как между собой, так и с «протосфагновыми», что их можно рассматривать как одну естественную группу. Поэтому он приходит к мнению, что не только интиевые (с зачаточной клеточной дифференциацией), но и «просфагновые» родственны эвбриевым мхам и не имеют прямых связей со сфагновыми. Собственно, то же отмечается и в статье Красилова и Шустера (Krassilov & Schuster, 1984).

Красиллов (1983), в частности, указывает, ссылаясь на А.С. Кундышева (1983), что некоторые неогеновые и современные мниевые (*Mniaceae*) сохранили «ветвящуюся жилку», вероятно, в качестве атавистического признака. Копонен (Koronen, 1968) обращает внимание, что *Intia* сходен с *Bryaceae* и с некоторыми родами *Mniaceae*, особенно *Plagiomnium* и *Pseudobryum*. Например, у представителей последнего жилка листа (особенно у *P. speciosum*) ветвистая, а плагиотропные побеги отсутствуют.

Н.И. Филина и В.Р. Филин (1985) справедливо отметили, что Нейбург была права, придавая большой таксономический вес особенностям строения клеточной сети *Protosphagnum* (расположение клеток триадами), связанному, безусловно, с особенностями онтогенеза листа. Далее они достаточно взвешенно подчеркивают, что даже если *Protosphagnum* и не является непосредственным предком рода *Sphagnum*, он, во всяком случае, близок к группе, давшей начало

современным сфагновым мхам, которые, судя по палеоботаническим сведениям (Савич-Любицкая, Абрамов, 1963; Jovet-Ast, 1967), возникли, вероятно, уже в палеозое. Это находит подтверждение и в особенностях распространения современных видов рода *Sphagnum* (Eddy, 1979). По нашему мнению, данное предположение Филиной и Филина – достаточно веский довод в пользу генетического, но все же очень отдаленного родства *Sphagnopsida* и *Bryopsida*.

Филина и Филин (1985), проведя ультраструктурное изучение спородермы *Sphagnum capillifolium*, не разделяют точку зрения (Brown, Lemmon & Carothers, 1982) на уникальность сфагновых в связи с особой сложностью структуры их спородермы. Они отмечают, что попытка гомологизации слоев оболочки спор *Sphagnum* со слоями, описанными у спор других высших растений, неизбежно приводит к выводу об отсутствии принципиального отличия по строению спородермы сфагновых от бриевых.

Вышеупомянутое указание на близость *Protosphagnum* к анцестральной группе для *Sphagnum* представляется нам довольно иллюзорным. Предположение о возможности филогенетической связи сфагновых мхов с протосфагновыми (Гоманьков, Мейен, 1986), учитывая фактор времени появления этих групп в палеоботанической летописи, не может быть принято, так как оно недостаточно обосновано.

Своеобразна гипотеза происхождения сфагновых мхов, выдвинутая Гамсом (Gams, 1959). Однако лежащая в основе ее установка рассматривать *Sphagnidae* в качестве эволюционно сравнительно молодой группы, связанной в своем происхождении через *Ochrobryum* и *Leucobryum* (продвинутые, специализированные бриевые мхи) с *Dicranaceae*, едва ли оправдана, что очевидно при сопоставлении рецентных *Bryopsida* с пермскими мхами Ангариды и современными *Sphagnopsida*.

В этой связи трудно присоединиться к мнению (Красилов, 1983), что единственный сближающий протосфагновые и сфагновые мхи признак – клеточный диморфизм – хорошо известен у *Leucobryum* и наблюдается также у некоторых других современных бриевых мхов. Такое сравнение едва ли правомочно, если пойти далее самого внешнего проявления этого феномена, поскольку здесь не принято во внимание ни историческое, ни экологическое своеобразие возможных побудительных факторов, ответственных за возникновение соответствующих структур (того или иного клеточного диморфизма), на чем мы остановимся далее.

В общем нельзя не согласиться с тем, что пермские «бриевые» и «протосфагновые» составляют одну естественную группу (это обосновывает особенно убедительно Игнатов (1987)). Однако в принципе, если учитывать лишь структуру гаметофора мхов, предположение о представителях протосфагновых мхов как предковых формах сфагновых едва ли само по себе нереально.

Хотя современная анатомо-морфологическая структура сфагновых мхов как будто исключает возможность наличия у них жилки, но до глубокой специализации к специфической внешней среде у исходных форм этой группы допустимо наличие как развитой жилки у листьев, так и проводящего пучка в стебле. На это указывает, как мы считаем, характер «вставки» основания листа (в ходе его онтогенеза) через эпидермис стебля у мхов, включая сфагновые, что предполагает исключительную стабильность развития в группе мхов (Crandall-Stotler, 1984). Здесь уместно упомянуть, что признаки организации ископаемого пермского мха *Rhizinigerites neuburgae* свидетельствуют об исторически ранней возможности дегенерации жилки листа вплоть до полного ее исчезновения.

Отбор должен был «убрать» те структуры, которые перестали соответствовать процессу морфофункционального изменения на его

определенном этапе по мере формирования «сфагновой» организации не только листьев с их радикальной трансформацией, но и стебля или гармоничного преобразования гаметофора в целом. Как указывает М.С. Гиляров (1970), согласно принципу обратной связи систем, управляемых таким образом, приобретение какой-либо особенности в одном органе создает предпосылки для дальнейших изменений в том же направлении.

Однако для неприятия предположения о происхождении сфагнов от пермских протосфагновых мхов имеются и другие, более веские доводы. Пока не касаясь их, приведем более общие соображения. Согласно Гилярову (1970), в разных филогенетических ветвях прослеживаются глубокие конвергенции и параллелизмы, свидетельствующие об определенных направлениях эволюционного процесса. Это указывает, по его словам, на то, что во многих случаях возможно лишь ограниченное число путей решения тех функциональных задач, которые возникают при приспособлениях организма к среде. С другой стороны, всякое развитие неизбежно содержит в себе ограничения определенных возможностей, более того, достигнутый прогресс создает одновременно наряду с новыми потенциями и новые ограничения (Винер, 1958; Wiener, 1969). Это, конечно, касается и пермских мхов как слишком продвинутых форм для того, чтобы явиться предками *Sphagnopsida*.

Серьезное, хотя и не главное препятствие для предположения о происхождении *Sphagnopsida* от пермских мхов Ангарида, составляет не сама по себе искусственность группы *Protosphagnales*, а значительное сходство пермских мхов с представителями семейств *Mniaceae* и *Bryaceae*.

Наконец, наиболее веским доказательством нереальности происхождения *Sphagnopsida* от пермских мхов с протосфагновой структурой пластинки листа и продвинутости верхнепермских мхов

как представителей *Bryopsida* является их дивергенция на две группы – преобразование части акрокарпных форм в плеврокарпные. Это должно было потребовать длительного периода эволюции уже форм с основными признаками *Bryopsida*. Такой довольно далеко зашедший процесс развития *Bryopsida* исключает их связь в перми не только со *Sphagnopsida*, но и с как будто более близкими к ним филетически *Andreaeopsida*. В общем можно предполагать, что по типу организации спорофит пермских мхов не отличался радикально от того, который представлен у современных бриевых мхов (стегакарпность, наличие перистома, цилиндрической колонки), хотя степень автономности его функционирования могла быть и выше, по крайней мере, у некоторых групп в конце палеозоя. Это могло, в частности, выражаться в лучшем развитии системы устьиц и их большей роли в осуществлении фотосинтеза спорофита.

К тому же, в общем, по морфоструктуре гаметофита пермские мхи несравненно более близки к рецентным *Bryopsida*, чем последние к *Sphagnopsida*.

Некоторые признаки генеративных органов *Sphagnopsida* как бы приближают их по уровню организации к *Jungermanniiidae* (порядок *Jungermanniales*), т.е. филогенетически отдалают сфагновые мхи намного более от бриевых, чем можно оценить степень расхождения признаков гаметофитов последних и *Andreaeopsida*. Все проявления сходства у пермских мхов со сфагновыми следует квалифицировать как конвергенцию (но с известным элементом параллелизма относительно этой же группы, хотя и не во времени), независимые процессы выработки клеточного диморфизма пластинки листа, аналогичные таковым у анцестральных форм *Sphagnopsida*. Однако все это в значительной мере облегчает теоретическую реставрацию дифференциации *Sphagnopsida* на основе принципа аналогии, в чем все же может отражаться след отдаленного родства через общих

предков этих групп бриофитов. Как отмечает И.И. Шмальгаузен (1969), в конкретной эволюции целых организмов могут сложным образом переплетаться дивергенция с параллельным развитием различных органов, а в равной мере сопровождаться и конвергенцией в развитии других органов и структур. Относительно вопроса о сходстве и пределах применимости закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Ю.А. Урманцев (1968) указывает, что в «известных отношениях сходство бесконечно, пределов нет».

У современных сфагновых мхов в петлях клеточной сети пластинки листа обычно находится по одной гиалиновой клетке, хотя известен также и представитель, у которого в ячейх из хлорофиллоносных клеток имеется по несколько гиалиновых. Очевидно, то, что являлось правилом у продвинутых пермских мхов со «сфагновой» структурой инсертального листа (наличие нескольких клеток в петле), оказывается исключением у современных сфагнов (известно пока только из Южной Африки).

Наличие одной, двух или нескольких гиалиновых клеток в петлях диморфной клеточной сети листа, по-видимому, отражает морфофункциональную реакцию растений на неравноценные экологические условия (включая климат). Иными словами, для нормальной жизнедеятельности (осуществления фотосинтеза) может быть достаточно одной или же требуется две или несколько гиалиновых клеток в петле из хлорофиллоносных.

Из этих, казалось бы, не столь существенных изменений соотношений хлорофиллоносных и гиалиновых клеток листа следует вывод: гиалиновые клетки дифференцировались не столько как защитные для хлорофиллоносных от чрезмерного прямого светового воздействия, сколько как резервуары влаги, обеспечивающие ассимилирующие клетки достаточным количеством минеральных и других веществ, растворенных в воде в низкой концентрации. Если

перегородки между гиалиновыми клетками в петлях листа рассматривались как abortивные хлорофиллоносные клетки, то это также не противоречит нашей оценке основной функции гиалиновых клеток, а ее подкрепляет.

Экологическая обстановка и особенности формирования морфотипа сфагновых мхов (род *Sphagnum*). Здесь, прежде всего, следует обратиться к ископаемым пермским мхам, их своеобразной морфоструктуре. Если очень неправдоподобно, что именно от пермских мхов со «сфагновым» диморфизмом клеток пластинки листа произошли современные сфагновые мхи, то моделью начального этапа формирования сфагновой структуры у анцестральных форм рецентных сфагнов данные пермские мхи вполне могут быть. В известной мере в качестве модели климатической и экологической ситуации в период начального этапа дифференциации сфагновых мхов также допустимо использовать и реставрацию эколого-климатической обстановки в пермский период на территории Ангариды.

Проведенный М.С. Игнатовым (1987) анализ развития «сфагновой» структуры пластинки листа у пермских мхов позволяет нам по аналогии (путем экстраполяции) предположить вероятность полифилетического происхождения современных сфагновых мхов, по крайней мере, от разных родов и семейств анцестральных форм путем параллельной и однонаправленной их морфофункциональной трансформации, благодаря более или менее однотипной экологической канализации. Достаточно отметить, что выработка «сфагновой» структуры листа происходила отнюдь не у близких между собой генетически групп пермских мхов.

Подобно тому, как это предполагается для покрытосеменных (Виноградова, 1982; Соколова, 1986), на этапе морфологической

эволюции, когда господствует процесс конвергенции, из множественных представителей предка возникает олиготипный таксон первенцев *Sphagnopsida*, а на этапе таксономической дифференциации, когда доминирует процесс дивергенции, происходит расчленение таксона первенцев на множественные современные формы. Это не исключает, что определенные секции рода *Sphagnum*, быть может, заслуживают повышения в таксономическом ранге до уровня самостоятельных родов, если базироваться только на признаках строения гаметофита. Особое филогенетическое положение занимает род *Ambuchanania*.

Для воссоздания предполагаемой в период формирования основных черт организации сфагновых мхов экологической обстановки наряду с реставрацией палеоклиматических и эколого-ценотических условий произрастания пермских протосфагновых мхов важен также учет эколого-биологических особенностей сфагновых мхов. Экология рецентных сфагнов характеризуется выраженными чертами экстремальности. При всем своеобразии организации и характера местообитаний, экологическая экстремальность ярко проявляется и в другой сильно специализированной группе – у андреевых мхов. Экстремальность экосферы тех и других находит какое-то проявление в присущих им признаках ксероморфизма.

Скофильд (Schofield, 1981), разделяя мнение о том, что род *Sphagnum* обладает многими чертами, которые у других растений могли бы интерпретироваться как адаптивные к ксерическим условиям и, учитывая некоторые требования к внешней среде пластинчатой протонемы для своего развития (наличие фосфорных соединений), ставит вопрос о возможном происхождении сфагновых мхов от эпилитной предковой формы. Скофильд при этом ссылается на литературные данные (Boatman and Lark, 1971), согласно которым концентрация фосфатов контролирует разрастание протонемы,

особенно ее таллоидной части, а такая концентрация трудно достижима в воде влажных мест.

И.Д. Богдановская-Гизнеф (1946) предполагает, что наиболее древние местообитания сфагнов – влажная поверхность скал, чем объясняется их относительная и абсолютная олиготрофность. С этим не согласуется экология *Ambuchanania*. Между тем Савич-Любичкая (1952) обращала внимание на высокую чувствительность хлорофилла сфагновых мхов к освещенности как вероятное свидетельство приуроченности их предковых форм к затененным, лесным местообитаниям. Совмещая эти представления, можно прийти к предположению о связи происхождения предков сфагновых мхов с горными заболоченными лесами.

Хотя высокая светочувствительность хлорофилла у сфагновых мхов может иметь и иное объяснение, но также, судя по основным особенностям организации современных сфагновых и андреевых мхов, ее адаптивной направленности, действительно, формирование данных групп как особых таксонов должно было происходить на повышенных гипсометрических уровнях (хотя бы в нижних горных поясах) при относительно менее высоких температурах (прохладный климат), чем на низменностях и равнинах. К тому же исходными местообитаниями предков этих бриофитов могли явиться сообщества более крупных трахеофитов, что также вытекает в известной мере из современных структурно-функциональных особенностей данных мхов. Об этом, в частности, косвенно свидетельствует формирование у них спорогона до созревания спор под защитой структур гаметофита, что, быть может, вызвано сменой затененных в той или иной мере местообитаний на открытые.

Из предыдущего отчасти следует, что уже, вероятно, в конце девона (верхний девон) в нижних поясах гор при достаточно высокой влажности воздуха, по крайней мере, локально встречались

напоминающие лесные, довольно разреженные и низкорослые сообщества из некоторых птеридофитов и древних голосеменных. Из-за высокой эрозии и смыва грунта на склонах растительность здесь могла развиваться, как предполагает А.Г. Пономаренко (1984), скально-каменистых субстратах, покрытых мелкоземом и другими продуктами разрушения горных пород. Местами там, где застаивалась влага, возможно, накапливался грубый, кислый торф, что в крайних случаях, как мы считаем, приводило к деградации сосудистых растений и возникновению здесь все более открытых, экстремальных местообитаний для мхов, которые и ранее произрастали на таких прежде заболоченных участках в сообществах трахеофитов. Важную роль в таких процессах могли играть тектонические явления.

Дифференциация сфагновых мхов в какой-то мере синхронизируется нами с верхнедевонским похолоданием, приведшим к локальному оледенению, о котором свидетельствует присутствие ледниковых отложений в Южной Америке и Африке (гондванское оледенение). А.Г. Пономаренко полагает, что даже локальные оледенения и температурные минимумы в то время могли быть обусловлены глобальными изменениями температуры. Однако наши предположения о времени происхождения сфагновых мхов лишены опоры, которую должны были составить палеоботанические данные. Тем не менее, ниже мы попытаемся использовать иные, косвенные методы в отношении выяснения вопросов происхождения *Sphagnopsida*.

По нашему представлению, возрастание физиологической сухости (снижение обеспечения элементами минерального питания) и степени освещенности, колебания суточных температур явились основными факторами г-отбора, вызвавшими радикальную в конечном итоге трансформацию гаметофита у предшественников сфагновых мхов. Именно значительная и возрастающая контрастность

прежнего и нового комплекса условий, скорее всего, послужила движущим фактором этого процесса.

В данном случае уместно упомянуть мнение В.В. Пономаревой (1972а, б) о том, что понятие существование эволюции можно, рассматривая ее как ряд приспособлений не столько к наземному, все «менее водному» существованию, сколько к тем или иным условиям минерального питания. Как отмечает А.П. Хохряков (1981), принимая во внимание учение Б.Б. Полынова (1956) о развитии коры выветривания, можно сказать, что развитие растительности и жизненных форм растений шло по пути приспособления к жизни на все более бедных почвах (или шире – грунте, субстрате).

Богдановская-Гиэнеф (1946) допускает, что потребность живых клеток в постоянном снабжении водой, которая осуществляется окружающими их гиалиновыми клетками, могла быть результатом минеральной бедности воды, не отвечавшей необходимому уровню обеспечения минеральными веществами. С этим нельзя не согласиться.

Ввиду обеднения снабжения элементами минерального питания в изменявшихся экотопах прежняя нитевидная ветвистая протонема оказалась, вероятно, недостаточно эффективной для обеспечения закладки и начального этапа формирования листостебельных побегов, трансформировавшись в слоевищевидные образования (более подробно развитие протонемы у мхов будет освещено при рассмотрении *Bryopsida*).

Вследствие пониженного обеспечения элементами минерального питания из-за обедненности ими впитываемой гаметофором из субстрата воды отбор должен был поддерживать возрастание водопоглотительной способности его тела. Это должно было побудить дифференциацию клеток на два типа в связи с их функцией. В результате в выделявшихся по величине клетках

происходила мобилизация ресурсов протопласта на построение специализированной клеточной оболочки, а минеральные вещества адсорбировались из водного раствора в этих клетках соседними, более узкими, хлорофиллоносными клетками.

Начальный этап этого процесса четко прослеживается у пермских ископаемых мхов. Дифференциация у них начинается с того, что выделяются ряды более темных (вероятно, более богатых хлорофиллом) клеток, затем скрещивающиеся. На этой основе формируется диморфная клеточная сеть листа с возрастанием различий между хлороцистами и будущими гиалиновыми клетками листа (рисунок 13).

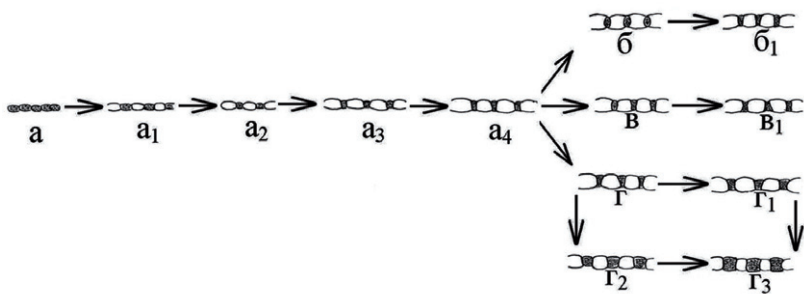


Рисунок 13 – Трансформация клеточной сети при дифференциации сфагновых мхов и их дивергенции с проявлениями инверсии морфотипа клеточной сети у некоторых форм – от исходной формы (а) к секциям *Sphagnum* (б), *Acutifolia* (в), *Cuspidata* (г) и ее представителю – *Sphagnum riparium* (г₁-г₃)

Здесь уместно упоминание С.В. Мейена (1971) о том, что при избытке света и одновременном недостатке азотистых веществ происходит слипание, а затем и гибель хлорофилловых зерен. Все это характерно для болот, в том числе сфагновых. Отсюда можно допустить, что по мере усиления застойности увлажнения возрастающий дефицит азотистого питания при одновременном прогрессирующем освещении негативно отражалось на состоянии пластид предков сфагновых мхов. Реакцией этих мхов на угнетение

фотосинтеза, по-видимому, явилась не дегенерация всех клеток листа, что привело бы растения к гибели, а выборочное переключение программы развития части клеток (их дифференциация) на формирование увеличенных в объеме, лишенных протопласта резервуаров для влаги, обеспечивающих хлороцисты элементами минерального питания и защищающих эти клетки от чрезмерного светового воздействия.

Утратив фотосинтетическую функцию, гиалиновые клетки стали выполнять несколько других, новых, но вспомогательных функций, обеспечивая в стрессовой обстановке нормальную деятельность фотосинтетического аппарата растения. Первоначально поглощение влаги могло осуществляться еще не имевшими пор гиалиновыми клетками (как это имеет место у протосфагновых мхов) путем диффузии ее непосредственно через клеточные стенки, прежде покрытые, по-видимому, восковой кутикулой на поверхности листа.

В сущности, гиалиновые клетки играют роль водоподводящих к хлороцистам образований, в чем проявляется их отдаленное сходство с конечными трахеидами, хотя лигнин у сфагновых мхов отсутствует.

Одновременно происходило, надо полагать, адаптивное преобразование по принципу обратной связи всего облика гаметофора как адекватная реакция на изменение основных показателей местообитания. Образование системы ветвей двоякого рода – прилегающих и отстоящих от стебля (род *Sphagnum*), формирование дерновин при параллельной дифференциации кольцевых волокон и системы пор в гиалиновых клетках, а также ретортовидных клеток и трансформация структуры стебля не могли не привести к полному исчезновению не только центрального пучка стебля, но и жилки листа (или следовали за этим процессом редукции прежних структур). Проводящую и механическую функцию стала выполнять принципиально иная система специализированных элементов типа

организации, присущей *Sphagnopsida* и образующих дерновины. У сфагнов одни структуры изменились резко приспособительно, другие остались на примитивном уровне, а третьи подверглись дегенерации вплоть до полного исчезновения.

В адаптивной структурно-функциональной трансформации анцестральных форм сфагновых мхов важная роль могла принадлежать процессу полиплоидизации и анеуплоидии.

Более простым путем к трансформации структуры исходных форм сфагновых мхов представляется педоморфоз, т.е. преждевременное созревание на той стадии онтогенеза, когда, например, аксиллярный проводящий пучок стебля и жилка листа еще не вполне дифференцировались. Этому могли способствовать экстремальные условия экзогенной среды (интенсивное давление г-отбора), приводившее к приостановке и изменению морфогенеза гаметофора с определенной стадии его онтогенеза.

Однако, вероятно, правильнее будет все же не переоценивать роль педоморфоза, принимая во внимание сложный характер взаимодействия растений со средой и специфику их организации как открытой системы. Если учитывать характер процесса выработки клеточного диморфизма у пермских мхов Ангариды, то он, видимо, происходил под контролем экзогенной среды (постепенно нарастающего ее давления). «Сфагновые» черты первоначально могли, как показывают пермские мхи, вырабатываться у «мниеподобного» листа даже еще при наличии более или менее сильной, подчас ветвистой жилки. К тому же этот диморфизм клеток способен был вырабатываться не только у видов с инсертальными листьями, но также с аффиксальными и даже черешковыми. Здесь уже говорить о сколько-нибудь выраженном явлении педоморфоза («тайной эволюции») едва ли вообще возможно.

Конечно, у подлинных предков *Sphagnopsida* процесс

дифференциации клеток пластинки листа мог иметь некоторые отличия, но, вероятно, не столь уж кардинальные. Симптоматично, что у пермских мхов начальным этапом перехода к «сфагнутой» организации является базовое ее звено – выработка характерного для сфагнов диморфизма клеточной сети листа, как основного ассимилирующего органа гаметофора.

Затем по принципу обратной связи изменения распространилась на другие звенья общей функциональной системы гаметофита и в конечном итоге произошло глубокое преобразование вегетативного тела гаметофита в связи с новым направлением адаптациогенеза. В данном случае происходил постепенный однонаправленный процесс «встраивания» изменений при реорганизации в конечном итоге почти всей структуры вегетативного тела гаметофора с радикальным преобразованием системы его корреляции и координаций.

В перми начальная дифференциация клеток листа, быть может, вызывалась определенным повышением степени освещенности при некоторой разреженности древесного яруса (кордаитовые леса) и избыточном увлажнении почвы (заболачивание). Впоследствии при повышении аридности климата подобные формы мхов, вероятно, подверглись элиминации.

Как отмечает Мейен (1971), «некоторые признаки ископаемых (и современных) болотных растений, например, расположение устьиц в ямках или желобках, трудно связать с реакцией на избыток света. Поэтому те листья кордаитов, у которых устьица находятся в желобках, по-видимому, скорее свидетельствует именно о некоторой физиологической сухости болот в кордаитовой тайге» (с. 96). Значит, как мы полагаем, экологические условия возникновения протосфагновых мхов в какой-то мере могли напоминать гипотетическую обстановку, в которой формировались, предположительно, геологически ранее сфагновые мхи.

Из изложенного может следовать, что высокая светочувствительность хлорофилла сфагновых мхов связана не столько с лесным их происхождением, сколько с бедностью почв азотистыми веществами. В общем же причиной выработки типа организации, присущего сфагнам, является существенный недостаток элементов минерального питания.

Диморфизм клеток листа у сфагновых и бриевых мхов в связи с особенностями их адаптиогенеза. Определенный интерес в филогенетическом отношении представляет то, что сфагновые мхи по дифференциации клеток листа на водоносные и ассимилирующие обнаруживают известное сходство с некоторыми современными бриевыми мхами, на что, в частности, опирается в своих предположениях Гамс (Gams, 1959). Сопоставление этих явлений полезно для выяснения их возможной адаптивной направленности и значимости как филогенетического критерия.

Среди бриевых мхов упомянутый диморфизм клеток листа наиболее четко выражен у представителей тропического семейства *Leucobryaceae*. В отношении леукобриевых А.С. Лазаренко (1951) отмечал, что, обитая преимущественно на бедных субстратах, ведя часто эпифитный образ жизни, они нуждаются в огромных количествах воды, из минеральных солей которой (их в атмосферной воде содержится ничтожное количество) и строится живое вещество организма. По его мнению, особенности строения вегетативных органов представителей указанного семейства как нельзя лучше соответствуют задачам хранения и накопления больших запасов воды.

У данных мхов дифференциация клеток на ассимилирующие и водоносные присуща лишь трансформированной, разросшейся жилке листа (чем легко достигается многослойность образования, выполняющего функции пластинок листа), тогда как подлинная

пластинка сильно редуцирована. Собственно, в этой многослойности – главное морфологическое отличие листа леукобриевых от сфагновых мхов, хотя определенный прецедент здесь создает структура листа у *Ambuchanania* (местами двуслойность).

У представителей некоторых других семейств бриевых мхов (*Pottiaceae*, *Trichostomaceae*, *Calymperaceae*, *Encalyptaceae*), испытывающих периодический недостаток влаги (преимущественно аридные регионы), характерно наличие в нижней части листа гиалиновых клеток с порами, также выполняющих водозапасающую функцию (Proctor, 1979). В общем, специализация клеток, приводящая к их подразделению на водозапасающие и ассимилирующие, не является и у современных бриевых мхов чем-то исключительным.

Необходимо отметить, что и у сфагновых и у современных бриевых мхов такой феномен обязан экстремальным экологическим условиям при определенных морфофизиологических предпосылках у соответствующих исходных форм. Однако, по нашему мнению, адаптивная направленность данной дифференциации клеток у сфагновых и у бриевых мхов существенно различная. Например, у леукобриевых отчетливо проявляется суккулентность, которая заключается не только в сильном развитии многослойной жилки листа, но также и в плотном сложении обычно округлых, достигающих значительного размера дерновин, что позволяет им поглощать существенный объем воды атмосферных осадков и, вероятно, довольно длительно удерживать ее (а также выносить периодическое полное и продолжительное высыхание). Это способствует удлинению периодов активной ассимиляции и обеспечению данных мхов, в частности, в некоторой мере за счет смыва с крон деревьев, элементами питания.

Именно таково, надо полагать, основное адаптивное значение организации леукобриевых, поскольку многие другие эпифитные мхи

не выработали подобных приспособлений, хотя и обитают в условиях скудного обеспечения минеральными солями. Вместе с тем следует отметить, что данные мхи существенно отличны от сфагновых в экологическом отношении, являясь, главным образом, обитателями тропических лесов в качестве эпифитов.

Бриевые мхи, у которых нижняя часть листа состоит из гиалиновых клеток, в своем происхождении в основном связаны, как уже отмечалось, с аридными районами или с условиями недостаточной влагообеспеченности субстрата, т.е. также резко отличаются от сфагновых мхов экологически.

Такое принципиальное экологическое отличие сфагновых мхов по условиям формирования, как связь с физиологической, но не физической сухостью субстрата, должно было обусловить иную адаптивную направленность процессов морфогенеза гаметофита, к тому же в исторически гораздо более раннее время, чем у бриевых, особенно суккулентных эпифитных мхов. Биологически наиболее целесообразным у исходных форм сфагнов могло явиться поглощение максимальных объемов воды из пересыщенного ею субстрата с использованием растворенных в ней элементов питания, с последующим испарением этой воды. Поглощение воды осуществляется здесь по принципу «фитиля», а ее испарение верхней частью побега способствует тонкости, однослойности листьев.

Основное функциональное отличие гаметофита сфагновых мхов от бриевых (особенно суккулентных) заключается, по нашему мнению, в приспособленности первых не столько к длительному удерживанию поглощаемой влаги, сколько к транзиту ее через ткани организма. Благодаря этому сфагны способны легко поглощать и влагу атмосферных осадков и влагу из субстрата.

Из вышеизложенного следует, что предполагаемая Гамсом линия *Dicranaceae – Paraleucobryum – Leucobryum – Octoblepharum –*

Ochrobryum – *Sphagnum* представляет попытку соединения двух различных по движущим силам (факторам отбора) адаптивных путей, имеющих разную направленность (приспособление у бриевых мхов преимущественно к физической сухости субстрата, а у сфагновых – к физиологической его сухости). Более того, данная модель построена с явным нарушением принципа «неспециализированного», чем невыгодно отличается от модели с использованием такой группы как протосфагновые. В этой связи «голоустевость» *Ochrobryum* является ненадежным исходным признаком на пути к структуре коробочки сфагновых мхов. Ошибочность, на наш взгляд, в трактовке происхождения сфагновых мхов не позволила Гамсу правильно оценить их филогенетические отношения и с андреевыми мхами.

Диморфизм клеток как показатель общих корней сфагновых и бриевых мхов. В рассмотренном явлении диморфизма клеток обращает на себя внимание то, что оно присуще филогенетически удаленным друг от друга группам (сфагновые и бриевые мхи), которые вместе с тем относятся, скорее всего, к единому более крупному таксону – отделу *Bryophyta*.

Полагаем, что несмотря на различные причины данного феномена и большую разновременность его возникновения у сфагновых и современных бриевых мхов (собственно, эти причины зависят от различия во времени, представляющего разные этапы эволюции мхов) он все же может служить одним из критериев филогенетической общности этих групп мхов. Такой диморфизм клеток definitivaльного гаметофита отражает общие морфогенетические возможности мхов, реализующиеся при соответствующей экологической обстановке и направленные на обеспечение нормального функционирования организма в осложненной среде.

По нашему представлению, характеризующиеся диморфизмом клеток современные бриевые и сфагновые мхи связываются друг с другом морфологически группой протосфагновых мхов. Здесь следует допустить, что листу гаметофора мхов вообще присуща способность к дифференциации образующих его клеток. Одним из древнейших проявлений этого, вероятно, является образование жилки, а затем краевой каймы, ламелл и др.

Из сравнительного морфологического анализа листьев бриевых и «протосфагновых» мхов почти наверняка следует, что вычленение средней жилки как механической и проводящей структуры предшествовало выработке диморфизма клеток «пластинки» листа и у предков сфагновых мхов. Только у последних дифференциация клеток на гиалиновые и хлорофиллоносные сопровождалась дегенерацией жилки. Такой диморфизм клеток «пластинки» листа не мог не вызвать цепной реакции дальнейших структурно-функциональных преобразований гаметофита, означавших всестороннюю адаптацию ко все более специфической среде, обязанной становлению организации данных же мхов. В итоге остается предположить, что если бы первоначально не было жилки, то немыслима была бы и морфоструктура листа, присущая сфагновым мхам. Вообще, жилку можно рассматривать как состояние апоморфного свойства группы *Bryophyta* (кроме такаиевых). Вместе с тем, учитывая некоторые примитивные признаки гаметофора современных сфагнов, следует допустить, что у их девонских предшественников проводящая система и жилка могли быть слабее развиты, чем у пермских мхов и поэтому дегенерация этих структур являлась более простой биологической задачей. Хотя и в последующем, вплоть до настоящего времени, редукция таких структур вполне обычна у бриевых и андреевых мхов.

Высокая эволюционная пластичность листа у мхов, в известной

мере аналогичная таковой у трахеофитов и среди них даже у покрытосеменных, едва ли связана с предполагаемым его талломным или чешуйчатым происхождением, а скорее носит более гармоничный последовательный характер.

Трансформация структуры листа у *Leucobrium*, заключающаяся в замещении функции пластинки листа жилкой может представлять собой своего рода инверсию к исходной структуре филлоидов мхов.

Выработка морфотипа спорогона сфагнов. В целом признаки организации гаметофора сфагновых мхов означают высокую степень специализации к определенному типу местообитаний. Данный комплекс взаимосвязанных признаков проявляет в общем большую консервативность, являясь следствием перехода от определяющей роли К-отбора к доминированию г-отбора.

Большое значение, как уже отмечалось, у сфагновых мхов приобретает учет характера взаимоотношений их гаметофита со спорогоном.

Возможно, г-отбор поддерживал редукцию ножки спорогона (рисунок 12), что снижало вероятность нарушения процесса спорогенеза вследствие недостатка азотистого питания в условиях все более открытой экспозиции. В конечном итоге это привело к почти полной редукции ножки спорогона и его формированию под защитой структур гаметофита.

Однако изменение габитуса гаметофора за счет обильного ветвления и формирования обширных сомкнутых дерновин, что отвечало общей направленности отбора, потребовало, надо полагать, выработки компенсационной структуры для обеспечения в этих сложных условиях успешного распространения спор. С какого-то времени, по-видимому, биохимическое воздействие созревающего спорогона стало индуцировать удлинение архегониальной ветви,

несущей спорогон (рисунок 12). В результате данная ветвь приняла на себя функцию ножки спорогона (псевдоподия). Но и это при наличии обширных дерновин и фрагментарной встречаемости доступных для поселения сфагновых мхов местообитаний не обеспечивало достаточно эффективного расселения спор, в связи с чем на базе организации коробочки предка сфагновых мхов, снабженной крышечкой, выработался более надежный в таких условиях механизм высвобождения спор, существенная роль в котором принадлежит отчасти редуцированными устьицам.

В общем, исторически раннее уклонение спорогона сфагновых мхов от эффективного давления внешней среды не привело, как мы считаем, к какой-либо дальнейшей существенной деградации его структур кроме дегенерации ножки и снижения фотосинтетической функции. Это, вероятно, обязано той активной роли, которую спорогон продолжал играть в рассеивании спор в связи с его небольшими модификациями, а основным фактором данного ограниченного отбора (вызвавшего выработку общеизвестных важных новых адаптаций по активному высвобождению спор на базе прежних структур) явились, как мы полагаем, биологические особенности самих же сфагновых мхов.

В такой связи есть достаточное основание предполагать, что у спорогона сфагновых мхов в основном сохранилась очень древняя структура (произошла консервация признаков), быть может, не позднее, чем с верхнего девона или даже еще ранее. Не случайно из всех бриофитов именно сфагновые мхи по структуре спорогона проявляют наибольшую аналогию (сходство) с антоцеротовыми (рисунок 4), которые, вероятно, частично удерживают в своей организации древние черты (возможно, со среднего девона или еще ранее).

Особое внимание привлек относительно недавно обнаруженный

на о. Тасмания своеобразный мох, который первоначально, был отнесен к роду *Sphagnum* (Ymaguchi et al., 1990) – *Sph. leucobryoides* T. Ymaguchi, R. Seppert et Z. Iwatsuki. Однако позже он был выделен в отдельный род *Ambuchanania* (Crum & Seppert, 1999), отнесенный к самостоятельному монотипному семейству и порядку из-за того, что трудно было найти какие-либо родственные виды. Эти растения имеют леукобриеподобный облик. В отличие от представителей рода *Sphagnum* у них отсутствуют пучковидно скученные веточки, листья имеют частично двуслойную пластинку, архегонии образуются на верхушке стебля, антеридии эллипсоидально-удлиненные, коробочка удлиненная, с многими устьицами в нижней части и на коротком псевдоподии. В отличие от представителей рода *Sphagnum* данный мох произрастает на песчаном аллювии, почти полностью погруженным в него. Этот песок постоянно влажный и имеет чрезвычайно низкий статус питания и низкое рН, в чем проявляется сходство с типичными местообитаниями сфагновых мхов. Этот вид – еще одно проявление многообразия путей эволюции, а монотипность данного таксона и изолированность местонахождения в южном полушарии свидетельствуют о его древности. Структура данного растения в полной мере отвечает типу местообитания. Морфотип антеридия и характер расположения спорофита, а также облиствения стебля указывают на меньшее уклонение этого растения от предшественников в сравнении с представителями рода *Sphagnum*. Вероятно, и тип местообитания, в котором происходило формирование *Ambuchanania*, менее радикально, чем у *Sphagnum*, отличался от типа местообитания предковой формы общего с предшественниками *Bryopsida*.

Таким образом, наибольшая контрастность мест с постоянно избыточным увлажнением при сильной обедненности элементами минерального питания по сравнению с предшествующими

местообитаниями привела здесь к радикальной трансформации структурно-функциональной организации гаметофита мхов. Дегенерация ножки спорофита для сохранения условий успешной сингамии и спорогенеза привела к уклонению его на протяжении всего развития от давления экзогенной среды вследствие ухода под защиту структур родительского гаметофора. Уклонение от давления внешней среды позволило ему сохранить древние признаки организации вследствие формирования на прежней структурной основе нового механизма удаления зрелых спор из коробочки. При этом функция устьиц в стенке коробочки адаптивно изменилась, войдя в механизм её вскрытия. Перестройка гаметофора началась с клеточной сети пластинки листа и вызвала дегенерацию утратившей свои функции жилки, а затем и редукцию проводящего пучка в стебле, оказавшегося неэффективным в новой структуре листостебельного побега, и неспособным обеспечить поставку растению необходимых элементов минерального питания. Отпала необходимость и в функции ризоидов во взрослом состоянии побегов. В новых, осложнённых условиях изменился и морфотип протонемы.

Несмотря на дегенерацию ножки спорофита в этих условиях и его развитие до созревания спор под защитными структурами гаметофора, у него сохранились куполовидная стерильная колонка, устьица в стенке коробочки. Эти структуры вошли как элементы в состав нового механизма вскрытия коробочки, адекватного характеру освоенного типа местообитания, то есть их функциональная роль несколько изменилась, хотя, как и прежде, образование спорогенной ткани происходило в амфитеции, как и у нередуцированных форм антоцеротовых. Следовательно, образование спорогенной ткани в амфитеции, шлемовидно покрывающей колонку, – состояние плезиоморфного свойства у мохообразных, как и наличие куполовидной стерильной колонки и устьиц в стенке коробочки (эти

анцестральные структуры демонстрирует спорофит как антоцеротовых, так и мхов (нередуцированные формы).

Сфагновые мхи, не говоря уже об андреевых, несмотря на радикальное изменение морфотипа гаметофита несут на нем печать предковой формы бриевых мхов, наиболее сохранившейся у последних.

Мезозойский этап эволюции сфагнов. В русле глубокого анатомо-морфологического преобразования гаметофора исходных форм сфагнов произошло формирование плотно сомкнутых обширных дерновин посредством особого вегетативного размножения (инновациями). Именно с этим, на наш взгляд, во многом связана сравнительная устойчивость сфагновых мхов, их основной морфоструктуры, несмотря на сильные и неоднократные изменения физико-географической обстановки на материках, возможно, с верхнего девона и до настоящего времени.

Благодаря своему эколого-биологическому своеобразию сфагновые мхи в процессе адаптивной иррадиации проникли в разнообразные местообитания (в том числе со значительной трофностью субстрата) и вновь освоили многие дендроценозы (при наличии достаточного увлажнения). По-видимому, именно из редколесных ценозов вышли их предки.

Уникальность строения и вытекающие из него эдификаторные свойства (яркое проявление способности к образованию специфических экониш, определяющих условия местообитания других растений) сфагновых мхов позволяют допустить, что, например, в ранней юре данные мхи могли быть в значительной мере подобными современным формам. Это тем более вероятно, что предположительно исторически несколько позднее

дифференцировавшиеся бриевые мхи еще в столь раннее время как пермь внешне (по гаметофору) очень походили на их формы, существующие в настоящее время. Кроме того, даже карбоновые ископаемые формы по гаметофору проявляют удивительное внешнее сходство с современными бриевыми мхами.

Не отрицая возможности определяющего влияния на мощность, структуру экзины и размеры спор сфагновых мхов исторических изменений экологической обстановки (например, воздействия более частых и значительных пересыханий субстрата в мезозое), можно также предположить, что многократные существенные климатические изменения на протяжении геологически длительного отрезка времени привели к физиолого-биохимической трансформации в организации спор сфагновых мхов, повысив резистентность их протопласта. Это позволило накапливать больше органических веществ за счет увеличения размера спор и уменьшения толщины экзины.

Вообще, исторически не исключен примат именно морфологической адаптации спор в силу непосредственного контакта их поверхности с внешней средой перед физиолого-биохимической адаптацией при освоении экстремальных местообитаний, что, по нашему мнению, следует из сопоставления признаков организации гаметофита андреевых и бриевых мхов, соотносимых со спорофитом.

Явление деспециализации структуры листа у сфагнов.

Признаком, сближающим сфагновые мхи с другими мхами, является, в частности, отсутствие у первых диморфизма клеток в начальной стадии развития листьев, что Тахтаджян (1954) квалифицирует как стадиальную рекапитуляцию. Более того, у некоторых видов этих мхов в отдельных случаях однородная сеть, состоящая исключительно из хлорофиллоносных клеток, сохраняется в верхней части (или даже на преобладающей части) вполне сформировавшихся листьев. Такая

«деспециализация» проявляется, например, у представителя секции *Cuspidata* – *Sphagnum riparium* (рисунок 13) в тенистых и достаточно увлажняемых местообитаниях (некоторые лесные сообщества с довольно богатыми почвами).

У *Sph. riparium*, по-видимому, именно вышеуказанные местообитания в какой-то мере воссоздают ту экологическую обстановку, в которой произрастали очень далекие предки сфагновых мхов с еще однородным, не дифференцированным на гиалиновые и хлорофиллоносные клетки, характером пластинки листа.

Механизм реверсии клеточной структуры листа к предковой форме, по нашему мнению, связан с тем, что у *S. riparium* хлорофиллоносные клетки веточного листа обращены широкой стороной на поверхностную сторону листа. Это не случайно, так как данный вид относится к секции, представители которой обыкновенно приурочены к достаточно обильно и устойчиво обводненным местообитаниям (они, как правило, носят открытый или довольно открытый характер), что и предопределило обращенность треугольных или трапециевидных их хлорофиллоносных клеток широкой стороной на наружную сторону листа. В данных условиях этим обеспечивается нормальное протекание процесса фотосинтеза, но одновременно это же само по себе уже представляет как бы определенный шаг к реверсии основного признака гаметофора предшествовавших сфагновым мхам форм, у которых еще отсутствовал диморфизм клеток пластинки листа.

К секции *Cuspidata* в какой-то мере по характеру расположения хлорофиллоносных клеток в поперечном сечении примыкает даже представитель секции *Sphagnum* L. – *Sph. palustre* (рисунок 13б₁), который в пределах данной секции наиболее адаптирован к тенистым (лесным) и сравнительно богатым местообитаниям (с довольно устойчивой повышенной влажностью воздуха). Это указывает на

эколого-морфологическую лабильность клеточной структуры листа и у отдельных представителей данной наиболее высокоспециализированной по морфоструктуре гаметофора сфагновых мхов секции.

В тенистых и достаточно влажных местах может создаваться еще больший перевес в развитии хлорофиллоносных клеток и снижаться давление отбора, поддерживающего процесс образования гиалиновых клеток, а это и ведет к известному возврату к первичному мономорфизму клеток пластинки листа, т.е. некоторым чертам общего предка сфагновых и бриевых мхов (рисунок 13 Г₃ и а₁).

В этой связи вновь следует упомянуть верхнепермский вид *Palaeosphagnum meyenii* с его инсертальными листьями, треугольными, а отчасти также трапециевидными в поперечном сечении, узкими и темными клетками, диморфной нижней частью пластинки листа и сложенной однородными тонкостенными клетками ее верхней частью. По данным признакам проявляется сходство со *Sph. riparium*, хотя у *P. meyenii* речь идет о стеблевых, а у *Sph. riparium* – о веточных листьях, что, однако, только подчеркивает вторичность реверсии у *Sph. riparium*. Но не следует забывать, что и *P. meyenii* не является предковой формой каких-либо сфагновых мхов, а лишь представляет собой вторичную известную нам попытку «сфагнизации» уже бриевых пермских мхов.

Дилемма в отношении времени происхождения сфагнов.
Несмотря на убедительность доводов об отсутствии прямого отношения пермских мхов к сфагновым мхам, основанных на признаках строения гаметофита первых, не лишне коснуться и вопроса о спорофите, который остается неизвестным даже у обильно представленных в пермских отложениях остатков мхов. Такое отсутствие сведений о спорофите у данных мхов все же, строго

говоря, не снимает полностью дилеммы в отношении времени дифференциации основных признаков организации *Sphagnidae*, даже ограничиваясь временным отрезком девон-триас.

Причина этого – в проявлении относительной и при том значительной независимости эволюции спорофита у мхов от гаметофита при постоянной связи этих двух фаз. В такой ситуации полезен сравнительно-морфологический и сравнительно-экологический анализ современных мхов.

Прежде всего, у сфагнов имеются в организации спорогона некоторые черты (происхождение спорогенной ткани из амфитеция), которые даже более примитивны, чем у андреевых мхов. Последние вообще по комплексу признаков как гаметофита, так и спорофита филогенетически, по всей вероятности, находятся значительно ближе к бриевым мхам, чем сфагновые, хотя по признаку схизокарпности андреевые резко уклоняются не только от сфагновых, но и от бриевых мхов, напоминая югерманиевые печеночники. Отсюда с позиции четкой монофилии необходимо выявить тот исторический момент, когда все эти три группы могли иметь общего предка.

Судя по эколого-биологическим особенностям андреевых мхов, формирование их нельзя отнести позднее, чем к карбону, в связи с их криофильностью, но подходящие для возникновения этой группы экологические условия уже имелись, надо полагать, и в конце девона. Тогда, сфагновые мхи, несущие некоторые наиболее архаичные признаки в отношении спорофита, напоминающие таковые антоцеротовых (растений, пожалуй, среднедевонского генезиса или более древних), должны уходить своими корнями еще далее в геологическое прошлое, тем более, что сфагны – растения довольно умеренного климата, менее криофильные, чем андреевые мхи. Таким путем возникает версия о дивергенции мхов на три основные группы не позднее верхнего девона.

Едва ли следует сомневаться, что спорогон бриевых мхов в свое время прошел ту стадию развития, на которой остановился морфогенез спорогона сфагновых мхов вследствие выхода из-под активного воздействия отбора. Во всяком случае, позднее (в перми) расхождение бриевых и сфагновых мхов маловероятно. При такой датировке исходной для сфагнов могла быть какая-то особая ветвь в эволюции мхов, отчленившаяся еще в девоне, с почему-то приостановившим свое прогрессивное развитие спорогоном. Здесь напрашивается параллель с малоправдоподобным предположением о происхождении покрытосеменных в самом конце юры – начале мела от какой-то группы сохранивших свою примитивность чуть ли не от девона до мелового периода голосеменных, что также едва ли реально.

Исключительно редко нахождение фрагментов листьев сфагновых мхов в мезозойских отложениях, даже в верхнемеловых, оставляет какой-то очень малый шанс сохранения их и в палеозое, учитывая характер местообитаний этих мхов. По крайней мере, нет достаточного основания отрицать геологически раннее происхождение сфагновых мхов лишь из-за отсутствия явных палеонтологических свидетельств.

Сфагновые мхи относительно спорофита в филогенетической последовательности отдела *Bryophyta* занимают примерно такое же базальное положение, как и гапломитриевые в отделе *Marchantiophyta*. Сходство в размещении антеридиев на стебле и по некоторым признакам их организации у сфагновых мхов с представителями порядка *Jungermanniales* достаточно показательно. Консервация этих признаков должна была произойти еще до окончательного становления основных черт организации *Bryophyta*, хотя вегетативная сфера обычно вообще опережает по темпу трансформации генеративную, но бывает и наоборот.

Более или менее синхронно могла быть стабилизирована и основная морфология спорофита у данных предков сфагновых мхов. В такой связи вычленение первичных сфагновых мхов нельзя отнести к более позднему времени, чем верхний девон, причем этот процесс, по нашему предположению, заметно опережал дифференциацию другой группы обитателей экстремальных местообитаний – андреевых мхов, судя по комплексу признаков их организации. То обстоятельство, что в отношении условий формирования сфагновые мхи менее отошли по климатической обусловленности этого процесса от исходных форм, чем андреевые, и что они явились активными участниками дифференциации новой, специфической адаптивной зоны (главное ее направление – физиологическая сухость) снижает вероятность решающей роли в возникновении их организации неотении, как это могло иметь место у анцестральных форм андреевых мхов.

Андреевые мхи (*Andreaeopsida*)

Таксономический ранг и возможные филогенетические связи андреевых. Значительный интерес при эволюционных построениях представляют собой андреевые мхи. Сочетание в этой своеобразной по организации и образу жизни группе мхов относительно продвинутых признаков гаметофита (близких к признакам бриевых мхов) с примитивными макроморфологическими особенностями спорогона при отсутствии каких-либо древних ископаемых их остатков являлось причиной их неясного положения в системе мохообразных.

Подобно сфагновым мхам андреевые морфологически довольно однотипны, хотя и очень полиморфны. В настоящее время все

андреевые мхи (100-120 видов) относят к двум родам *Andreaea* и *Andreaeobryum*. Однако в последнее время последний выделен в отдельное семейство, порядок и класс.

В зависимости от того, какой филогенетический «вес» придается основным признакам андреевых мхов, они рассматривались как отдел (Bold, Alexopoulos & Delevoryas, 1980; Crandall-Stotler, 1980, 1986), класс единственного отдела мохообразных (Smith, 1978; Crum, 1982; Vitt, 1984), класс отдела мхов (Miller, 1982), класс надкласса мхов (Филин, 1984а,б), подкласс класса мхов (Fleischer, 1906-1908, 1920; Brotherus, 1924-1925; Dixon, 1932), порядок подкласса бриевых мхов (Robinson, 1971).

То, что андреевые выделяются в самостоятельный класс и даже в отдел, является признанием филогенетической обособленности таксона, своеобразия путей его исторического развития. Предполагалось, что андреевые мхи по происхождению очень древняя группа, а по уровню организации более примитивная в классе *Bryopsida* (Савич-Любичкая, 1954; Schultze-Motel, 1970; и др.). На очень раннее обособление андреевых наряду с двумя другими основными группами мхов указывал Зеров (1972).

Гамс (Gams, 1969) полагал, что андреевые наиболее примитивны среди мхов, производны от анакрогинных юнгерманиевых, но считает неубедительными доказательства о связях сфагновых мхов с андреевыми. В качестве наиболее примитивной группы существующих мхов рассматривал *Andreaeopsida* также и Кросби (Crosby, 1980). Фактически более раннее происхождение андреевых мхов в сравнении со сфагновыми допускает Шустер (Schuster, 1966). Козо-Полянский (1965) даже причислял андреевые мхи к группе, анцестральной по отношению к бриевым мхам и печеночникам. Однако тогда еще не были известны такакие.

Предполагается также (Murray, 1982), что *Andreaeopsida* являются промежуточной группой между *Sphagnopsida* и *Bryopsida*. По мнению Миллера (Miller, 1979), андреевые вместе с некоторыми биполярными таксонами бриевых мхов составляют группу мхов, обособившуюся уже с палеозоя.

Савич-Любицкая (1954) считала, что по отклонению в характере развития листа андреевые имеют родственные отношения как с печеночниками, так и со сфагнами. Например, характер развития листа у *Andreaea rupestris* и у печеночников совпадает. Вместе с тем гаметофор андреевых мхов проявляет значительное сходство с гаметофором бриевых мхов, особенно некоторых верхоплодных.

В отношении спорофита андреевых отмечалось (Moenkemeyer, 1927; Савич-Любицкая, 1954), что способ вскрытия коробочки (продольными щелями) и прорастания спор (первые стадии деления происходят внутри экзоспория) как бы сближает андреи с печеночниками. Наша позиция в этом аспекте будет изложена далее.

По окраске, габитусу и характеру листовой клеточной сети лишённые жилки андреевые мхи сходны с некоторыми листостебельными печеночниками, например, из сем. *Marsupellaceae* (Moenkemeyer, 1927). По нашему мнению, в данном случае источником внешнего сходства (конвергенции), а не родственных отношений, является, вероятно, однотипность местообитаний в горных условиях – виды рода *Marsupella*, как и представители *Andreaea*, встречаются в частности, в Карпатах на скалах и влажном грунте верхних горных поясов.

Флейшер (Fleischer, 1920), Бротерус (Brotherus, 1924), Савич-Любицкая (1954) отмечали сходство андреевых мхов по признакам спорофита с нижнедевонским *Sporogonites*, описанным Галле (Halle, 1916). Однако, как указывает Филин (1984а, б), отсутствие доказательства наличия у спорофита *Sporogonites* колонки, механизма

для вскрытия коробочки продольными щелями, спор, сходных со спорами андреевых и проводящего пучка не дает основания сблизать это растение с андреевыми или риниевыми.

Вместе с тем нам кажется, что отсутствию у *Sporogonites* ложноножки, характерной для *Andreaea*, не следует придавать особого значения, поскольку, вероятно, у спорогона всех первичных андреевых имелась настоящая ножка, на что указывает структура спорогона у *Andreaeobryum*.

По мнению Филина, нельзя считать доказанной и реконструкцию *S. exuberans* как слоевищного растения, предложенную Эндрюсом (Andrews, 1960).

Прежде при филогенетических построениях, касающихся бриофитов, придавалось существенное значение также риниофиту *Horneophyton*, в спорангиях которого якобы имеется подобие колонки. Филин (1984б), принимая во внимание новые материалы по строению спороносных органов *Horneophyton*, которые, по его мнению, даже трудно назвать спорангиями (Eggert, 1974), полагает, что нет достоверных палеоботанических данных, подтверждающих риниофитовую гипотезу происхождения моховидных, сторонники которой, считая андреевые и сфагновые наиболее примитивными мхами, видели или видят в *Horneophyton* и *Sporogonites* недостающие звенья в цепи риниофитовые – моховидные.

Проведенные в последнее время критический анализ имеющихся данных об андреевых мхах (по морфологии, экологии и хорологии современных растений), а также исследования спорогенеза и ультраструктуры спородермы у *Andreaea rupestris* позволили уяснить (Филин, 1984а, б, 1985; Филина, Филин, 1984) филогенетическое положение и процесс исторического развития этой группы.

Уделяя основное внимание изучению спородермы мхов,

указанные авторы справедливо исходили из предположения о большей ее консервативности в сравнении с анатомо-морфологическими особенностями вегетативных органов гаметофита, проявляющих более сильную зависимость от внешней среды.

В результате проведенного изучения они отмечают, что спородерма у андреевых дифференцирована так же, как и у большинства изученных к настоящему времени бриевых мхов. Вместе с тем, по характеру онтогенеза и ультраструктуре спородермы *Andreaea* далека от таковой печеночников.

Браун и Леммон (Brown and Lemmon, 1984) на основе проведенного изучения развития и строения спородермы *Andreaea rothii* указывают на то, что хотя большинство слоев стенки и вся последовательность их развития сходны с таковыми спородермы у других мхов, но как природа экзины, так и способ, которым она отлагается, явно отличают *Andreaea* от других мхов.

Отмеченную Брауном и Леммоном особенность образования экзины у андреевых можно рассматривать, как мы считаем, в плане внутренних для мхов изменений морфогенеза спородермы, как, собственно, и подходят к этому феномену Филина, Филин (1984). На наш взгляд, исторически ранняя весьма специфическая экологическая обстановка вполне могла привести к такому своеобразному морфогенезу экзины, какой присущ андреевым мхам, учитывая ту важную роль, которую играет спородерма для сохранения жизнеспособности спор в местообитаниях, характерных для этих мхов. Филин (1984б) отмечает и другие признаки сходства *Andreaea* с бриевыми мхами.

В конечном итоге Филин (1984а, 1984б), исходя из анализа литературных данных и его собственных наблюдений считает возможным согласиться с мнением Робинсона (Robinson, 1971) о том, что среди мхов андреевые занимают не более изолированное

положение, чем, например, *Tetraphidales*.

При всем сходстве андреевых мхов с бриевыми по типу организации гаметофора и некоторым основным признакам спорогона с таким выводом едва ли можно согласиться. Учитывая предполагаемую чрезвычайно большую консервативность процесса спорогенеза у мхов, андреевые все же представляют, как мы полагаем, более примитивную и древнюю по происхождению группу, чем бриевые мхи, если при этом ориентироваться на особенности организации коробочки как биологически наиболее важной части спорогона данных двух групп.

Савич-Любичкая (1954) указывала на форму спорогенной ткани андреевых и сфагновых мхов как исходную для бриевых мхов. Гамс (Gams, 1959) считал бриевые мхи производными от андреевых. Однако черты узкой специализации гаметофита и спорофита андреевых мхов не позволяют, как мы полагаем, допустить их трактовку как прямых предков бриевых мхов.

Подобие андреевых мхов бриевым главным образом по строению и развитию гаметофора уже давно послужило основанием для помещения их в системе после *Sphagnidae* и перед *Bryidae*. Гаметофор андреевых мхов при значительном сходстве с таковым бриевых мхов проявляет черты как бы более низкой организации. В частности, стебель и жилка листа андреевых состоят из почти однородных клеток.

Тенденция к редукции жилки листа у андреевых мхов. Преобладающее большинство андреевых мхов (до 90 видов) не имеет листовой жилки и по этому признаку относится к секции *Enerviae* рода *Andreaea*. Наибольший полиморфизм данной секции, самое широкое расселение по материкам земного шара именно некоторых ее представителей с присущей им экологической пластичностью

позволяет считать указанную секцию более прогрессивной. Соответственно группа видов с листовой жилкой, возможно, более древняя по некоторым удерживаемым признакам. В этой связи приемлема точка зрения Шульце-Мотеля (Schultze-Motel, 1970), который, учитывая наличие жилки у ископаемых видов *Protosphagnum* (Нейбург, 1960), считает, что жилка у видов секции *Enerviae* исчезла в процессе эволюции и в подтверждение тенденции к ее редукции указывает на наличие секций, включающих представителей андреевых с частично редуцированной жилкой.

Утрата жилки как последнего элемента проводящей (эндогидрической) системы, видимо, является закономерным, но не обязательным следствием перехода к водному питанию в основном за счет влагопоглощения всей поверхностью гаметофора, что широко распространено у бриофитов. Однако у некоторых мхов из числа бриевых (семейство *Leucobryaceae*) именно жилка, как известно, преобразовалась в основную влагозапасующую структуру, но это другой, своеобразный путь адаптиогенеза.

Протонема андреевых как результат своеобразного адаптиогенеза. У спор андреевых мхов своеобразно не только строение и характер развития такого слоя спородермы как экзина, но и их прорастание. Развитие гаметофита андреевых на первых стадиях онтогенеза рассмотрено Нишидой (Nishida, 1971) и Филиным (1984a). По мнению Филина, андрей относится к эндоспорическим мхам, первые этапы развития многоклеточного гаметофита которых протекают в пределах, ограниченных оболочкой споры. Сходное явление распространено у печеночников (в основном у юнгерманниевых, т.е. обитателей лесов), но известно также у антоцеротовых и у очень немногих бриевых мхов, являющихся преимущественно эпифитами и реже – произрастающих на камнях.

Однако следует отметить, что прорастание спор в гаметофит у

некоторых печеночников, антоцеротовых и бриевых мхов может начинаться еще внутри коробочки, а у андреевых мхов оно происходит только после выпадения спор из нее. Такое различие становится понятным, если учесть, что печеночники, антоцеротовые и бриевые мхи, которым присуще это явление, обязаны своей дифференциацией в основном лесным условиям, в частности (эпифитный образ жизни), а андреевые мхи – открытым скально-каменистым местообитаниям (эпилитный образ жизни), где условия среды существенно иные. Но в любом случае прорастание спор при сохранении целостности экзины следует рассматривать как вторичное, результат адаптации к экстремальным, более или менее ксерическим, обедненным местообитаниям.

Согласно Филину (1985), многоклеточные споры (точнее, диаспоры) возникли у некоторых растений в результате приспособления к жизни на периодически смачиваемых водой субстратах. Благодаря этому, вероятно, повышается эффективность использования диаспорой кратковременного увлажнения для активизации ростовых процессов. Вместе с тем, как мы полагаем, на степень акселерации прорастания споры влияет и та общая микроклиматическая обстановка, которая характерна для среды обитания соответствующего вида, его внутренних категорий. Возможно, здесь важную роль играет то, что прорастание споры означает ее физиолого-биохимическую активизацию, т.е. ее уязвимость к экзогенным воздействиям в таком состоянии повышается в сравнении со спорой, находящейся в состоянии покоя.

Резистентность оболочки споры, видимо, оказывается достаточной для сохранения жизнеспособности эндоспорической, проросшей еще в коробочке, протонемы в лесных условиях, но в обстановке большего варьирования показателей влажности (повышенной ксерической) открытых скально-каменистых

местообитаний такой характер прорастания спор, видимо, биологически не приемлем. Подобная крайняя акселерация уже едва ли может считаться адаптацией к жизни на периодически смачиваемых водой субстратах, являясь следствием отбора в ином направлении.

Однако имеется и мнение (Mogensen, 1981), что, наоборот, одноклеточные споры возникли из многоклеточных в результате блокировки ядер, что едва ли убедительно. Надо полагать, что мезические предки андреевых мхов были экзоспорическими, причем споры их являлись одноклеточными. Как считает Гебель (Goebel, 1930), многоклеточность спор у мхов обусловлена большим скоплением органических веществ в споре, вызывающим ее длительное развитие и служащее защитой против высыхания. Однако неизбежное при этом увеличение в среднем массы споры, по нашему мнению, вероятно, вступало в противоречие с возможностями дальнего распространения мхов, т.е. отыскания подходящих местообитаний.

В зависимости от характера давления среды, требующего большего или меньшего по степени дальности рассеивания спор, у андреевых мхов формировались споры либо среднего размера (род *Andreaea*), либо крупные (род *Andreaeobryum*), в связи с чем несколько изменялся и сам механизм высвобождения спор.

Согласно Нишиде (Nischida, 1971), после разрыва спородермы у андреи первичное шаровидное тело дает начало более крупному и более многоклеточному или же сразу прорастает и образует комплексную протонему, в которой сочетаются пластинчатые и нитчатые участки. Пластинчатые части кроме ризоидов развивают листовидные и древовидные структуры. Нишида отмечает, что почки с апикальными клетками гаметофоров могут возникать у *Andreaea rupestris* var. *fauriei* как на пластинчатых выростах (подобное известно

и у других мхов), так и непосредственное на шаровидном теле.

По мнению Филина (1985), нитевидная стадия развития протонемы у андреи полностью утеряна, а сходство между пластинчатыми частями протонемы андреи и пластинчатыми протонемами других мхов чисто внешнее и незначительное (очевидно, конвергентное). Пластинчатые и древовидные, покрывающиеся восковидным налетом, части протонемы андреи он считает новообразованиями, способствующими возникновению многочисленных гаметофитов из одной споры при попадании ее в благоприятные для роста протонемы условия. У андреевых мхов гаметофит еще внутри споры приобретает трехмерную структуру, тогда как у большинства бриевых мхов (например, политриховые) двух- и затем почти сразу трехмерные структуры возникают на одномерной протонеме лишь при формировании почек гаметофоров (там же).

По способу прорастания в протонему андреевые мхи, возможно, несколько напоминают юнгерманиевые печеночники с двойной протонемой (Nehira, 1974), которая начинает свое развитие внутри экзины и продолжает его после того, когда оболочка споры лопается. При этом уже в пределах оболочки споры возникает трехмерная или двумерная структура.

Поскольку у андреевых протонема в любом случае должна подвергнуться некоторому дальнейшему развитию после освобождения из оболочки споры и до образования почек гаметофоров, то едва ли следует относить эти мхи к вполне эндоспорическим. Однако все же возможность образования почек гаметофора непосредственно на шаровидном теле как бы приближает андреевые к эндоспорическим мхам.

Если придерживаться предположения о том, что эндоспорические мхи происходят от экзоспорических через формы с

«двойной» протонемой (Nehira, 1974), то по аналогии можно допустить, что образование двойной протонемы (в том числе наружной, с пластинчатой и нитевидной частями) у андреевых первично, но вместе с тем вторично относительно экзоспорических их предков, а развитие почек гаметофора непосредственно на шаровидном теле – вторично. Очевидно, трехмерное тело, образующееся в пределах оболочки споры, качественно не равноценно такой трехмерной структуре как почка гаметофора.

В принципе едва ли есть особая разница между формированием первичной внутренней трехмерной протонемы андреевых, вторичной одномерной и двухмерной наружной протонемы и образованием двухмерной экзоспорической протонемой одномерных и двухмерных протонематических структур у сфагновых мхов. Следует добавить, что достаточная влагообеспеченность субстрата характерных местообитаний сфагновых мхов исторически обусловила иной, чем у андреевых, способ прорастания спор, точнее явную преимущество в отношении экзоспорического предка.

У некоторых бриевых мхов, образующих трехмерную (массивную) протонему, в большей мере проявляется сходство с андреевыми мхами в отношении первых стадий прорастания спор. Это, например, *Ptychomitrium*-тип и *Hedwigia*-тип, характеризующийся тем, что первое деление содержимого споры происходит внутри экзоспория, но затем он разрывается и дальнейшее развитие протонемы в массивную является экзоспорическим. К тому же представители обоих этих типов – обитатели каменистых субстратов, причем у *Hedwigia* непосредственно на массивной протонеме способен развиваться листостебельный гаметофор, как и у *Andreaea*.

Однако у бриевых мхов массивная протонема дает начало нитчатой (одномерной) или же только почке гаметофора. У

представителей же бриевых мхов, образующих пластинчатую (двухмерную) протонему, она возникает на первичной нитчатой (экзоспорической), т.е. у бриевых мхов в отличие от андреевых не наблюдается комбинации массивной и пластинчатой (листовидной) протонемы.

По нашему мнению, хлоронему и тем более каулонему, образующиеся непосредственно на массивной (трехмерной) протонеме у представителей бриевых мхов едва ли можно трактовать в качестве новообразования. Каулонему следует рассматривать как результат длительной эволюции протонемы бриевых мхов и то, что она возникает непосредственно на массивной протонеме, по-видимому, объясняется вставочным характером (природой) последней, полностью принимающей на себя функцию хлоронемы. Это подтверждается и возможностью формирования почек гаметофора непосредственно на массивной протонеме. К тому же, как мы полагаем, образование почек на хлоронеме исторически предшествовало их развитию на каулонеме, которая может вторично и выпадать. Таким образом, непосредственно на шаровидной протонеме способны формироваться и таллоидные, и иные структуры, если в таком морфогенезе есть биологическая необходимость.

У андреевых мхов в этой связи образование пластинчатых, нитчатых и других структур на массивной протонеме целесообразно расценивать, быть может, как явление переноса в ходе онтогенеза формирования тех или иных протонематических структур, а не в качестве новообразований. Отсюда между структурой и происхождением протонемы андреевых и бриевых мхов, скорее всего, нет особой, кардинальной разницы. Методически сопоставление пластинчатых, древовидных, листовидных структур протонемы андреевых, как и массивной протонемы с подобными образованиями у бриевых мхов представляется нам вполне допустимым. Весь вопрос –

в исторической хронологии освоения соответствующего типа экстремального местообитания, в исходном потенциале развития, соотношении морфогенеза и физиолого-биохимической стороны адаптаций.

Усложнение морфогенеза протонемы у андреевых вызвано, вероятно, адаптацией (необходимостью выживания) к различным неблагоприятным условиям среды, что в конечном итоге привело к максимальному использованию кратких во времени благоприятных условий и подходящих микроусловий среды.

Протонема, развивающаяся в пределах оболочки споры андреевых, менее подвержена экзогенным воздействиям, чем наружная протонема. Достаточно сильное давление внешней среды (экстремальные условия) стимулировало сложный морфогенез наружной протонемы у андреевых мхов на фоне, надо полагать, недостаточно высокого в далеком историческом прошлом ее физиолого-биохимического уровня.

В экстремальной экологической обстановке г-отбор мог быть направлен на повышение участия трансформированной протонемы в формировании дерновинки (при усиленной инсоляции в горах и частой нехватке влаги). Полагаем, что прослеживается преемственность такой роли протонемы в новых условиях относительно более мезического предка андреевых мхов, также, вероятно, образовывавшего дерновинки (адаптация к известному иссушительному стрессу).

Развитие комплексной внешней протонемы у андреевых мхов скорее направлено на выживание в стрессовых ситуациях, чем на использование оптимальной для роста протонемы микрониши, хотя имеет следствием последнее.

Реконструкция предка андреевых и их ранняя эволюция.

Привлекает внимание проведенная Филиным (1984а, 1984б, 1985) реконструкция предковой формы андреевых мхов, основанная, прежде всего, на данных всестороннего изучения современных мхов. Подобный метод вполне оправдан ввиду проблематичности нахождения остатков андреевых мхов или переходных по отношению к ним форм в древних отложениях. При этом автор затрагивает вопросы эволюции и более широкого плана, касающиеся происхождения и развития не только мохообразных, но и высших растений вообще.

Филин при данной реконструкции базируется на результатах анализа анатомо-морфологических особенностей гаметофита *Andreaea rupestris* и учитывает современные представления об эволюции мхов и кодекс признаков примитивности и продвинутости (Miller, 1979). Это позволило ему предположить, что предками андреевых, скорее всего, были более крупные, многолетние, радиально симметричные, эндогидрические, по-видимому, двудомные, верхлодные, экзоспориические, обладавшие одномерной протонемой мхи. Их побеги были покрыты воском, а на погруженной в субстрат части стебля развивались ризоиды.

Такие растения, по его мнению, могли формировать более или менее рыхлые коврики на мелкоземистых, периодически слегка подсыхающих субстратах в горных районах Гондваны или Пангеи. Данная реконструкция предков андреевых проверена Филиным путем сравнения с данными по морфологии и онтогенезу политриховых, эволюция которых, вероятно, проходила по типу анаболии, когда имеет место рекапитуляция признаков конечных стадий морфогенеза предков.

Филин (1985) присоединяется к тем доводам, которые выдвигали против риниофитовой гипотезы происхождения бриофитов Мейер (1958) и Зеров (1972), а также к мнению Скайерера (Scheierer,

1980), рассматривающего гидроиды и лептоиды как пример сохранения признаков предковой группы всех высших растений – *Prototracheophyta*, а не как следствие регрессивной эволюции трахеид и ситовидных элементов.

Однако у такаиевых еще более примитивная внутренняя водопроводящая система, состоящая из клеток с перфорациями, как у некоторых югерманниевых печеночников. Такие клетки, быть может, предшествовали гидроидам.

Не исключено, как мы считаем, что проводящая система ранее упомянутого ископаемого растения *Aglaephyton major* отражает более примитивную стадию исторического развития аксиллярной проводящей системы у спорофита риниофитов. Однако полная дегенерация и более развитой эндогидрической проводящей системы у гаметофита сосудистых растений в связи с его общей редукцией очень вероятна, хотя у гаметофита псилотовых все же можно еще обнаружить типичные трахеиды.

Филин (1985) полагает, что гидроиды и лептоиды некоторых архаичных политриховых представляют собой результат длительной, протекавшей на протяжении палеозоя и мезозоя прогрессивной эволюции. Нами такие элементы проводящей системы относятся к общему предку мхов (кроме такакии).

Исходя из сравнительного анализа онтогенеза листа андреевых и политриховых мхов, Филин рассматривает листья андреи как пример преждевременного созревания органа.

Вполне обоснован вывод этого автора, что современные андреевые мхи представляют собой прогенетических карликов (в смысле Gould, 1977), возникших под действием г-отбора в горных условиях. Им свойственны, как отмечает Филин, сочетание взрослых, ювенильных и промежуточных признаков предковых форм и известная простота организации, связанная с уменьшением объема

тела.

В заключение данный автор подчеркивает, что, судя по особенностям строения гаметофита и спорофита, прогенез сыграл большую роль в эволюции не только андреевых, но и других крупных таксонов подотдела *Bryophytina* (мохообразные), таких, как *Anthocerotopsida*, *Metzgeriidae*, *Marchantiopsida*, *Sphagnopsida*, *Buxbaumiopsida* (антоцеротовые, печеночники и мхи рассматриваются в качестве надклассов – Г.Р.). С этим в какой-то мере можно согласиться, исключая сфагновые мхи.

Основные черты организации андреевых мхов связаны, по нашему представлению, с чрезвычайно большой продолжительностью их эволюции в условиях открытой экспозиции освещенных скально-каменистых субстратов на повышенных гипсометрических уровнях. Отмечается, в частности, устойчивость видов рода *Andreaea* к очень низким температурам, использованным в эксперименте (Steere, 1978).

Наши соображения о времени и условиях формирования андреевых мхов и их основных признаков базируются на следующем. В позднем девоне – раннем карбоне в горах, по-видимому, началось отступление редколесной (простой структуры) растительности на более низкие гипсометрические уровни. Это могло вызываться снижением влажности и теплообеспеченности горных местообитаний в связи со сменой в данное время на территории Гондваны тропического климата субтропическим (по Ушакову, Ясаманову, 1984), особенно в центре области последующего среднекарбонowego оледенения.

Для позднекаменноугольной эпохи в целом характерна пульсационно нарастающая аридизация климата (Щеголев, 1979).

Как уже отмечалось выше, Филин (1984а, 1984б) связывает происхождение андреевых мхов с Гондваной или Пангеей. Секи (Seki, 1974), исходя из разнообразия андреевых мхов в субантарктической

области, считает, что род *Andreaea* произошел в южном полушарии (хотя, например, Маслов (1988) полагает, что обычно вопрос о месте возникновения таксона подменяется вопросом о локализации наблюдаемого в настоящий момент максимального разнообразия, а эта локализация определяется комплексом экологических и исторических причин, не имеющих никакого отношения к процессу возникновения таксона). В этом аспекте события карбона, прежде всего, в районе Гондваны, могли иметь самое тесное отношение к эволюции андреевых мхов. Однако на их предковых формах не могло не отразиться и предшествующее данным событиям значительное похолодание в позднем девоне, особенно существенно проявившееся также на территории Гондваны.

В результате указанных климатических изменений Гондваны мхи, по-видимому, и прежде произраставшие здесь на скально-каменистых, но затененных субстратах и поэтому уже подвергшиеся определенной ксерофитизации, оказывались при похолоданиях в условиях все более открытой экспозиции. Такая ситуация, надо полагать, способствовала усилению давления абиотической среды и тем самым более глубокой ксерической специализации данных мхов с параллельной редукцией (недоразвитием) некоторых структур как гаметофита, так и спорофита (спорогона).

Физическая сухость субстрата в условиях открытой экспозиции и бедность каменистого субстрата элементами питания вызвала необходимость для обеспечения формирования зачатков гаметофоров, как и в случае сфагновых мхов, трансформации прежде нитчатой протонемы. Требовалось повышение резистентности (для выживания в экстремальных условиях) и ассимиляционных возможностей протонемы, учитывая ограниченность доступных ресурсов субстрата в изменившихся местообитаниях. Это выразилось в усложнении морфоструктуры протонемы и ее ксерофитизации, чему

предшествовало возникновению эндоспории.

Сухость и обедненность субстрата элементами питания при повышенной освещенности привели также к структурно-морфологической трансформации гаметофита, приспособившегося в основном к питанию влагой за счет поглощения атмосферных осадков всей поверхностью.

В зависимости от степени ксеричности местообитаний, давление отбора вызвало в различной мере процесс редукции ножки спорогона, причем у части форм она в конечном итоге подверглась почти полной дегенерации. Это позволило надежно защитить спорогенез от иссушения, особенно в последнем случае, благодаря прикрытию развивающегося спорогона структурами гаметофита. Однако именно у форм с наибольшей редукцией ножки спорогона вследствие образования достаточно сомкнутых дерновинок, что также было обязано действию экстремальных экзогенных условий, эффективность распространения спор, вероятно, стала неудовлетворительной. В такой ситуации, как и у сфагновых мхов, следует допустить, что произошла выработка за счет индуцирования выделениями созревающего спорогона способности архегониальной ветви, несущей его, к удлинению и тем самым к превращению в псевдоподий.

Возможные пути образования механизма высвобождения спор из коробочки у андреевых. По нашему предположению, еще до укорачивания ножки спорогона у исходных форм андреевых мхов на базе, вероятно, вскрывавшейся в верхней части лопастями коробочки с куполовидной колонкой и шлемовидным споровым слоем (образовывавшимся тогда еще в амфитеции), а также снабженной устьицами, сформировался тип коробочки, присущий андреевым мхам (рисунок 12, 14). При этом у коробочки наряду со снижением фотосинтеза (г-отбор) лопасти в верхушке перестали разъединяться

(рисунок 14), что и привело к схизокарпности, характерной для андреевых, т.е. и у их предков способ вскрытия коробочки мог в какой-то мере напоминать таковой некоторых представителей подпорядка маршанциевых или бителляриевых. Наличие прежде такого способа вскрытия коробочки (полностью разъединяющимися в верхушке лопастями) в какой-то мере может отражать полное разъединение лопастей коробочки в верхушке после созревания и высеивания спор у *Andraeobryum*.

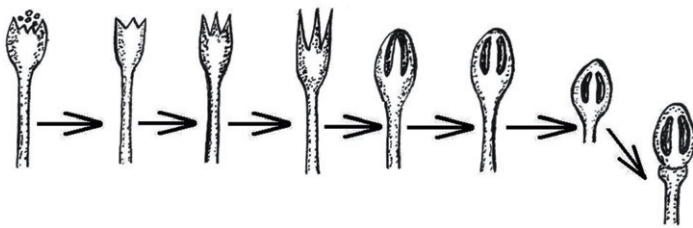


Рисунок 14 – Изменение способа вскрытия коробочки в направлении формирования схизокарпности

Значительная экологическая параллель между андреевыми и такакиевыми при сходстве структуры их спорофитов позволяет предположить, что выработка схизокарпности (у такакии ее характер иной, чем у андреевых) произошла в экологической обстановке определенного типа, имея в виду не субстратную определенность, а климатические условия (пониженный термический режим) и отвечает такой обстановке.

В аспекте адаптации к высвобождению спор, пожалуй, к стегокарпности (без перистома) ближе по своему эффекту вскрытие коробочки полностью разъединяющимися в верхушке (но не до основания) лопастями, чем схизокарпность, присущая андреевым.

Возможность выработки такого способа вскрытия коробочки, который присущ андреевым мхам, задолго до того как выработался

тип их организации (обязанный их эпилитно-горному образу жизни), может косвенно следовать из сходства строения генеративных органов и отчасти спорофита у такакиевых и андреевых. Это явление отражает факт относительной самостоятельности формирования спорофита и структур гаметофита, от которых зависит его происхождение, и вегетативного тела гаметофита.

Подобно андреевым мхам такакиевые связаны с открытыми местообитаниями, для которых характерен пониженный термический режим и практически отсутствие слабого конкурентного давления. Следовательно, проявляется в какой-то мере однотипность характеристик их местообитаний, более того, такакиевые встречаются и на скалах, т.е. известная аналогия экологической канализации (с ней, вероятно, связано и спиральное расположение филлоидов у такакиевых и мхов, хотя здесь уже очевидна большая филогенетическая «молодость» андреевых). Значит, такакиевые в каком-то смысле – дальний прообраз мхов, а очень отдаленный предшественник андреевых и вообще мхов мог напоминать анцестральную форму такакиевых, но еще без филлоидов и со спорогоном, у которого колонка образовывалась из эндотеция, спорогенная ткань – из амфитеция.

Возникновение того или иного способа высвобождения спор определяется в связи с его адаптивным значением спецификой экологической среды. Наибольшим разнообразием механизмов вскрытия коробочки в общем отличаются печеночники, у которых также и морфотипы гаметофита выделяются по многообразию среди всех бриофитов.

У юнгерманиевых печеночников и особенно у их листостебельных форм, достигающих подчас значительного конвергентного сходства по внешнему облику гаметофора с андреевыми и бриевыми мхами, и расселявшихся в разнообразных

равнинных и горных экотопах, отсутствие стегакарпности, по всей вероятности, связано не с их потенциальной неспособностью выработать такого рода структуру. Действительная причина этого явления, скорее всего, заключается в отсутствии подходящей экологической обстановки при формировании в далеком историческом прошлом основных признаков строения юнгерманиевых печеночников, т.е. тогда у них не проявилось соответствующего давления отбора (тропогенные условия).

Вообще же изолированное рассмотрение любого признака без попытки познания его функционального назначения в общей системе организма едва ли может быть плодотворным.

Андреобриевые мхи (*Andreaeobryopsida*)

Монотипный род *Andreaeobryum* – своего рода переходное звено между андреевыми и бриевыми мхами. В подходе к вопросу фактического обоснования происхождения андреевых мхов целесообразно кратко проанализировать те признаки организации, присущие роду *Andreaeobryum*, по которым он существенно отличается от исторически значительно ранее открытого и гораздо более широко распространенного, полиморфного рода *Andreaea* (в широком понимании).

Согласно Стиру и Мюррей (Steere and Murray, 1976), род *Andreaeobryum* по признаку наличия у спорогона его единственного представителя – *A. macrosporum* – настоящей ножки следует рассматривать в качестве переходного звена между андреевыми и бриевыми мхами.

По мнению Филина (1984а), *A. macrosporum* является третичным реликтом. Это наряду с приуроченностью вида к выходам

известняков в Северной Америке позволяет Филину сомневаться в том, что род к которому он принадлежит, более древний, чем *Andreaea*.

Такое предположение, действительно, на первый взгляд, подкрепляется указанием Шарпа (Scharp, 1972) на приуроченность андреевых (*Andreaea*) к кислым, изверженным или гранитным субстратам, которые они могли заселить перед тем, как осадочные, содержащие известь, породы стали доступными для колонизации со стороны мхов.

Сомнение в большей древности рода *Andreaeobryum*, чем *Andreaea*, представляется как будто бы довольно убедительным, но едва ли реально в таком случае полагать, что спорогон *Andreaeobryum* произведен от спорогона *Andreaea* с его явно вторичным признаком – редукцией ножки.

Надо полагать, что ни современное географическое распространение, ни экологическая приуроченность *A. macrosporum* не дают еще достаточного основания для того, чтобы утверждать, что этот род имеет менее древние генетические корни, чем *Andreaea*. Вместе с тем, сохранение настоящей ножки у спорогона предшествовавших *A. macrosporum* форм может означать несколько иной путь исторического развития *Andreaeobryum*, чем у *Andreaea*. При этом привлекает внимание перистомоподобное образование в верхней части коробочки у *Andreaeobryum*. Оно может указывать на возможный способ образования перистома у предков бриевых мхов, но в иной экологической обстановке.

Биологическая целесообразность характера связи у *Andreaea* спорогона с гаметофитом в той экологической обстановке, к которой приурочены представители этого рода, не вызывает особого сомнения. Однако следует допустить, что у некоторых первичных андреевых мхов, несмотря на ксерофитизацию структуры гаметофита давление

отбора по каким-то причинам оказалось недостаточным для достижения такого адаптивного структурно-функционального изменения спорогона, которое привело к возникновению рода *Andreaea*. Иными словами, экологические условия не требовали этого. Отсюда вытекает, что предки линии, приведшей в конечном итоге к *Andreaeobryum*, исторически развивались, вероятно, в несколько менее экстремальной экологической обстановке, чем предшественники *Andreaea*. В частности, не исключено, что исходные формы *Andreaeobryum* вообще никогда не произрастали на силикатных скально-каменистых субстратах, выделяющихся при открытой экспозиции особо частым дефицитом влаги и бедностью элементами минерального питания. Хотя в дождевых тропических лесах и в настоящее время не наблюдается столь уж существенного различия в составе бриофитной флоры карбонатного или силикатного скально-каменистого субстрата (Pocs, 1982).

Создается впечатление, что эти два рода представляют две параллельные, независимые линии развития, происходящие от общей анцестральной группы андреевых мхов, датируемых, возможно, ранним карбоном. Такое мнение позволяет считать, что *Andreaeobryum* по структуре спорогона в какой-то мере более близок к предковой группе андреевых мхов, чем *Andreaea*, т.е. менее специализирован по некоторым признакам (рисунок 16). Следовательно, наличие настоящей ножки и перистомоподобного образования у спорогона *Andreaeobryum* дает основание рассматривать этот род в качестве как бы переходного звена, связывающего андреевые мхи с бриевыми.

Выживание *A. macrosporum* в условиях резкой климатической дестабилизации четвертичного периода, вероятно, было обязано тем добавочным адаптивным признакам, которые выработались у данного таксона в третичное время или ранее. Эволюция *A. macrosporum*,

видимо, направлена, на продуцирование повышенно жизнестойких спор, полнее использующих ограниченный благоприятный период и предназначенных к более плотному заселению, прежде всего, того подходящего для них участка, на котором образующие их родительские формы уже произрастают. Его споры, надо полагать, рассеиваются дождем, брызгами воды. Это можно расценивать как проявление узкой специализации в ходе спорогенеза.

Полагаем, что род *Andreaea* следует относить по ряду присущих ему особенностей к более чем *Andreaebryum*, приспособленным в условиях эпилитного образа жизни, что отражается в многообразии его форм, в большой широте их экологической амплитуды и географического распространения в обоих полушариях.

На примере *Andreaea* в сравнении с *Andreaebryum* хорошо заметно то большое значение, которое приобретает в экстремальных экологических условиях слаженность функционирования спорофита и гаметофита, компенсирующая оправданную в такой ситуации почти полную утрату ножки спорогона, что присуще и сфагновым мхам.

У *Andreaea* за выносом коробочки из-под прикрытия структур гаметофора путем удлинения псевдоподия следует процесс высвобождения спор, который происходит в результате вскрытия коробочки щелями и изменения в связи с колебаниями влажности воздуха положения ее створок, приводящего к соответствующему изменению длины продольной оси коробочки. Такой механизм высвобождения спор наряду с функцией псевдоподия предназначен к обеспечению их дальнего распространения и заселения фрагментарно встречающихся подходящих местообитаний. Этому способствует и меньший размер спор у *Andreaea* в сравнении с *Andreaebryum*.

У *Andreaebryum* движения створок более пассивны и не отражаются на длине продольной оси коробочки (что не способствует ускорению рассеивания спор).

Наличие ножки у спорогона *A. macrosporum* свидетельствует не только о наличии ее у предшественников *Andreaea*, но и у анцестральных форм сфагновых мхов с аналогичным замещением ножки спорогона псевдоподием. Вообще редукция ножки спорогона в связи с экстремальным характером местообитаний – распространенное явление у бриофитов.

Сравнительно-морфологический анализ спорогонов сфагновых и андреевых мхов позволяет предположить, что спорогон андреевых мхов происходит от типа спорогона, присущего предкам сфагновых мхов (различие способов вскрытия коробочки у этих двух групп мхов не принимается во внимание), путем такого эволюционного шага как переход функции образования спорогенной ткани от амфитеция к эндотецию. О возможности данного изменения косвенно свидетельствует аналогичный процесс наблюдающийся у части современных антоцеротовых. Этот эволюционный шаг, вероятно, отражает исторически несколько более позднее относительно сфагновых мхов освоение предками андреевых мхов экстремальных местообитаний, иначе такого шага вообще бы не было. Вместе с тем образование спорогенной ткани из эндотеция произошло и у анцестральных форм бриевых мхов.

Смещение границ зародышевых пластов (гетеробластия) известно также у животных: например, передняя кишка, развивающаяся первоначально из эктодермы, может у потомков развиваться из эндодермы (Любищев, 1982).

Подводя итог изучения андреевых мхов, следует отметить, что их предки подверглись сильной ксерофитизации относительно как протонемы, так и гаметофора адекватно новым экологическим условиям. Переход к водному питанию преимущественно за счёт атмосферной влаги привёл к высокой степени пойкилогидричности, быстрому поглощению влаги всей поверхностью гаметофита и

соответственно к полной дегенерации утратившей свою функцию эндогидрической проводящей системы. При этом только у части форм сохранилась в разной степени жилка листа как механическая структура. Что касается спорофита, то у основного большинства видов (род *Andreaea*) редукции, как и у сфагнов, подверглась ножка спорофита, функционально также замещившаяся псевдоподием – удлиняющейся ко времени созревания спор веточкой гаметофора, несущей на верхушке спорофит.

У коробочки выработался особый механизм вскрытия и регуляции высева спор в зависимости от изменения влажности среды – продольными щелями более или менее ограниченной длины, не достигающими до верхушки и основания коробочки. У печёночников также в некоторых случаях отмечен сходный механизм высвобождения спор из коробочки, но у них он явно вторичного происхождения, производный от полного расхождения створок от верхушки коробочки и до основания. Сходно мог сформироваться и механизм высвобождения спор из коробочки у андреевых, когда створки перестали разъединяться в верхушке коробочки. В таком случае остаётся неясным вопрос относительно устьиц. Тем не менее, например, у антоцеротовых коробочка вскрывается продольными щелями при сохранении устьиц в её стенке ниже. Не может быть сомнения в том, что у анцестральных форм андреевых мхов имела развитая проводящая система, остаток которой – куполовидная стерильная колонка в полости коробочки, предшествующая её трансформации в цилиндрическую структуру, пронизывающую спорогенную ткань у бриевых мхов.

У предка андреевых мхов исторически раннее освоение скально-каменистых субстратов при пониженном термическом режиме в орогенных образованиях привело к утрате спорофитом ножки и устьиц, к образованию спорогенной ткани глубже – в эндотеции, но

куполовидная колонка сохранилась. В отличие от андреевых мхов, приуроченных к силикатным (кислым) скально-каменистым горным породам, предок андреаеобриума эволюционировал в менее экстремальных горных условиях – на известняках, которые являются карбонатными и более влагоемкими породами, при орошении брызгами водопадов. Благодаря таким относительно лучшим условиям у андреаеобриума сохранилась ножка спорофита, а вскрытие коробочки продольными щелями ограниченной длины сочетается с образованием перистомовидной структуры.

Лишь в роде *Andreaeobryum*, выделенном из андреевых в монотипный класс *Andreaeobryopsida*, в верхушечной части коробочки формируются перистомоподобные зубцы.

Сходство реакции сфагновых и андреевых мхов на экологический стресс –показатель их родства. На основе анализа полученных к настоящему времени данных, сфагновые и андреевые мхи можно считать древними (хотя и разными по времени формирования), боковыми ветвями развития анцестральной группы мхов, дифференцировавшимися в процессе адаптации к определенным классам прежде недоступных им экстремальных экотопов. Такой процесс можно рассматривать как проявление прогрессивной экспансии мхов, детерминированной присущими им потенциальными возможностями адаптации.

Другая пара родов – такакиевые и андреобриеые. Они, вероятно, более сходны по экологическим условиям, в которых произошло их формирование, хотя у такакиевых, вероятно, исторически значительно ранее.

Стрессовые экологические воздействия привели к относительно узкой специализации исходных более мезофитных форм и тем самым затруднили их дальнейшее прогрессивное историческое развитие, т.е.

как бы приостановили последующую значительную трансформацию этих бриофитов. Данное обстоятельство могло привести к сочетанию в структуре таких форм как измененных и вновь образованных признаков, так и некоторых сохранившихся практически в почти неизменном состоянии первичных, примитивных черт организации.

Параллелизм развития сфагновых и андреевых мхов, сходство и различие их признаков как реакции на среду обитания дают ценный материал для анализа в целях схематической реставрации эволюционного процесса, свойственного мхам как особому стволу развития бриофитов. Эти две группы в какой-то мере могут служить ключом в выяснении некоторых признаков предков бриевых мхов. Хотя определенное значение в этом аспекте могут иметь также и такие-то.

Несмотря на представляющиеся кардинальными различия в экологическом режиме характерных местообитаний сфагновых и андреевых мхов в их организации имеются некоторые относительно сходные морфоструктуры и произошли определенные однонаправленные изменения (косвенные свидетельства известного подобию в каком-то отношении их местообитаний и однотипности реакции на условия среды). Это редукция ножки спорогона и замещение ее псевдоподием, куполовидная форма колонки и шлемовидная – спорового слоя, пластинчатая (хотя бы частично) протонема, деградировавшая вплоть до полного исчезновения (у сфагновых и у части андреевых мхов) эндогидрическая проводящая система гаметофора при высокой общей его гигроскопичности, обильное продуцирование спор.

Об известной степени сродства, однотипности морфологических реакций сфагновых и андреевых мхов, по нашему мнению, может свидетельствовать, в частности, редукция ножки спорогона и функциональное ее замещение псевдоподием (рисунок 13). Такие

признаки, касающиеся однонаправленных изменений как спорофита, так и гаметофита и характера взаимодействия этих генераций у данных групп мхов однозначно указывают, учитывая также и вероятный предшествующий в какой-то степени лесной образ жизни предков сфагновых и андреевых мхов, на возможные отдаленные генетические связи данных двух групп мхов. Этому не противоречит и наличие двухмерной протонемы у вышеуказанных групп мхов. Сфагновые и андреевые мхи образуют, таким образом, вероятно, параллельные ряды в какой-то мере направленного мутагенеза, сходные фенотипические выражения которого, по нашему предположению, могут отражать их родство.

По мнению Скворцова (1986), если исходить из принципа дивергенции (для адаптивной эволюции неизбежна дивергентность), то существование конвергенций является необходимым следствием достаточно далеко зашедшей дивергенции.

Комплексный характер воздействия внешней среды затрудняет выявление критических факторов, в первую очередь ответственных за то или иное изменение в структуре и функции организма, учитывая сложность его коррелятивных связей и специфику реакции.

Поскольку и у сфагновых и у андреевых (за исключением рода *Andreaeobryum*) мхов онтогенез спорогона до созревания спор проходит под защитой морфоструктур гаметофора, то следует предположить, что во время формирования этих групп в экстремальных по отношению к предшествующим экотопам условиях процесс спорогенеза у них не был достаточно надежно защищен структурами самого спорогона и колпачком.

Предполагаемая первоначальная неспособность конституции спорогона у предков сфагновых и андреевых мхов выносить определенный иссушительный стресс открытых местообитаний (это характерно и для других бриофитов, но в случае сфагнов мог

сказаться и недостаток в обеспечении азотом), приведшая к уклонению спорогона от давления внешней среды, особенно очевидна при сопоставлении данных групп мхов с бриевыми.

В настоящее время представители бриевых мхов (прежде всего, гриммиевых) произрастают в тех же экологических условиях, что и андреевые, но спорогоны части из них и в этих случаях созревают, как и у мхов других экотопов, в большей или меньшей мере после выхода из-под покрова вегетативных структур гаметофита. Однако и у многих видов бриевых мхов в экстремальных местообитаниях ножка спорогона претерпевает изменения (укорочение или изгиб) для использования структур гаметофита как защиты процесса спорогенеза от экзогенных стрессовых воздействий.

Морфология и физиологические особенности спорогонов у современных сфагновых и андреевых мхов в общем довольно убедительно свидетельствуют о более или менее лесном (подпокровном) образе жизни их анцестральных форм (хотя здесь может иметь значение и океаничность климата первичных местообитаний этих форм).

По нашему мнению, именно направленный г-отбор на основе фенотипической изменчивости привел к почти полной редукции ножки спорогона у сфагновых и андреевых (род *Andreaea*) мхов, т.е. в конечном счете, к генетической перестройке.

Замещение утраченной ножки спорогона псевдоподием, возможно, является следствием мутации (скачкообразного генетического изменения), вызвавшей переключение в системе регуляторных генов с предполагаемой выработкой созревающим спорогоном биохимических стимуляторов. Здесь как раз и имеется, на наш взгляд, отдаленная параллель со связями гаметофита и зиготы у *Coloechaete*.

Особенность процессов деградации ножки спорогона и

образования псевдоподия, вероятно, таким образом, состоит в том, что первый происходил постепенно (градуалистически), а второй – относительно внезапно (драстически). Однако Стер (Steere, 1969), видя в псевдоподии явный случай вовлечения структуры гаметофита в функцию спорофита, полагает, что это должно было вырабатываться очень долгое время. В подкрепление указанной нами позиции следует предположить, что в отношении возникновения псевдоподия мог действовать принцип «все или ничего», причем здесь идет речь лишь о приобретении способности к вытягиванию несущих спорофит верхушки стебля или ветви, а не о их исходной структуре.

Вместе с определенным сходством сфагновых и андреевых мхов проявляются и значительные их различия. Это связано, надо полагать, как со своеобразием экологической канализации, так и организации исходных форм данных двух групп.

Особая специфика местообитаний, освоенных влаголюбивыми предковыми формами сфагновых мхов, привела к наиболее глубокой анатомо-морфологической трансформации их гаметофита как основного вегетирующего тела.

Менее кардинальный характер изменения морфоструктуры гаметофора у предковых форм андреевых мхов, видимо, объясняется относительно меньшей контрастностью их типичных местообитаний с теми экотопами, из которых вышел общий предок андреевых и бриевых мхов. Однако допустима также и большая ксероморфность предковой формы андреевых мхов в сравнении с признаками организации предковых форм сфагнов.

Свидетельством более поздней исторически дифференциации андреевых мхов может являться их большее, чем сфагновых мхов, сходство по некоторым существенным признакам организации гаметофита (характер расположения генеративных органов) и спорогона (образование спорогенной ткани из эндотеция и сохранение

ножки спорогона у *Andreaeobryum*) с бриевыми мхами, хотя у андреевых схизокарпность – уникальный (если не считать такаиевых) относительно мхов признак. К тому же повышенная, в сравнении со сфагновыми мхами, криофильность андреевых более отвечает дальнейшему и сильному похолоданию климата в карбоне, но значительное похолодание, по-видимому, имело место и ранее – в верхнем девоне. Отсюда следует, что если общие для андреевых ксероморфные черты организации могли выработаться еще в раннем карбоне, то полную редукцию ножки и замещение ее псевдоподием у части форм целесообразно связывать с дальнейшим ходом их эволюции, скорее всего со средним карбоном.

В среднем и тем более позднем карбоне под воздействием климатических изменений, вызванных оледенением Гондваны, андреевые, как и сфагновые мхи, могли спуститься на более низкие гипсометрические уровни и даже на равнины (последнее как будто особенно касается сфагновых), значительно расширив область своего распространения.

Дальнейшей территориальной экспансии андреевых и сфагновых мхов, предположительно, могли способствовать мощные процессы горообразования – возникновение Герцинской горной складчатости, хотя в поздней перми (аридизация климата), надо полагать, андреевые и вслед за ними сфагновые мхи вновь мигрировали с равнин и предгорий Гондваны на повышенные гипсометрические уровни.

Аридным климатом характеризовалась и большая часть триаса, будучи временем значительной морской регрессии. По А.С. Монину (1977), даже в позднем триасе, когда началась сильная трансгрессия, суша резко преобладала над морем на территории современных континентов. Впоследствии гумидизация климата, начавшаяся в позднем триасе и особенно проявившаяся в ранней и средней юре,

могла способствовать расширению ареала андреевых и особенно сфагновых мхов путем распространения их на более низкие гипсометрические уровни, прежде всего, в высоких широтах, где и даже южнее эти бриофиты (главным образом сфагновые мхи) могли проникать в значительной мере и на равнины. Поэтому, быть может, не случайно, что наиболее древние ископаемые остатки сфагновых мхов (листья и споры) датируются юрским периодом. По степени обилия спор сфагновых мхов в отложениях мезозоя и кайнозоя оценивается, как отмечено выше, участие этих мхов в растительном покрове.

Комплексный анатомо-морфологический и эколого-биологический анализ совместно с палеоклиматической реставрацией (Салоп, 1977; Ушаков, Ясаманов, 1984; Шиманский, 1987) позволяют связывать дифференциацию сфагновых и андреевых мхов, по всей вероятности, с Гондваной, где в верхнем девоне и карбоне климатические изменения, пожалуй, были наиболее выражены.

Уникальная слоистость стенки спор сфагновых и андреевых мхов, вероятно, указывает на своеобразие путей древнего адаптиогенеза этих бриофитов, представляющих их реакцию на определенную экстремальную экологическую канализацию вследствие смены подпологовых более или менее мезических или влажных приокеанических экониш на открытые, менее устойчивые, с соответствующим ужесточением давления г-отбора, но разным его характером. Видимо, нет достаточного основания придавать этому признаку (структуре стенки спор) чрезмерное филогенетическое значение, учитывая целостность адаптивной реакции каждого вида на условия среды.

Значение особенностей организации сфагновых, андреевых, андреобриевых и бриевых мхов для схематической

реконструкции облика общего предшественника этих групп. Особенности организации сфагновых и андреевых мхов имеют большое значение не только как проявление потенций класса мхов в освоении специфических, экстремальных местообитаний еще в исторически далеком прошлом (в период дивергенции мхов на три основные группы), но и как показатели некоторых признаков организации (структуры и образа жизни) предшественников бриевых мхов. Эти особенности дают возможность судить о тех структурных и функциональных изменениях, которые бриевые мхи претерпели в ходе развития от начала дивергенции с андреевыми мхами и ранее. К тому же, надо полагать, не столь уж большой интервал в масштабах геологического времени разделяет происхождение наиболее специализированных андреевых и самых древних бриевых мхов.

Основные факторы трансформации, движущие силы отбора, по нашему мнению, таковы, что позволяют предполагать парафилетическое происхождение каждой из основных групп мхов и, прежде всего, бриевых. Робинсон (Robinson, 1971) считает даже, что *Andreaeales* не более удалены от бриевых мхов, чем, например, *Tetraphidales*, хотя согласиться с такой трактовкой трудно, если иметь в виду хотя бы основные признаки организации спорогона, а также уникальную слоистость стенки спор у андреевых мхов. Тетрафисовые, несомненно, относятся к *Bryopsida*. К тому же не исключено, что андреевые и бриевые мхи дивергировали раньше, чем сфагновые и бриевые. В такой связи то, что «с точки зрения палиноморфологии *Tetraphidaceae*, по-видимому, не являются переходным звеном между *Andreaeopsida* и *Polytrichopsida*» (Филина, Филин, 1989, с. 70) отвечает нашему воззрению на филогенетические отношения андреевых и бриевых мхов.

Тетрафисовые, хотя они и наиболее примитивны среди бриевых мхов, как и политриховые, по всей вероятности, уходят своими

генетическими корнями в группу первенцев *Bryopsida* и поэтому тщетно было бы искать среди этих или других современных таксонов *Bryopsida* какое-либо переходное звено между *Adreaeopsida* и *Polytrichales*. При всем сходстве по ряду признаков, обязанных конвергенции в условиях независимой, параллельной эволюции, филогенетическое расстояние между андреевыми и бриевыми мхами, скорее всего, как отмечено выше, велико.

Однако и бриевые мхи в связи с их более преемственной относительно анцестральных форм экологической канализацией (как группы в пределах отдела мхов) также могут явиться объектом анализа, позволяющего, в свою очередь, отчасти пролить свет и на организацию предшественников андреевых и сфагновых мхов, прежде всего, по строению гаметофита.

Бриевые мхи (*Bryopsida*)

Наибольшая продвинутость группы среди мохообразных. Относительно наибольшая гармоничность и продвинутость организации как спорофита, так и гаметофита у бриевых мхов, максимальное среди мохообразных формовое многообразие и обширность спектра заселяемых местообитаний при самом широком географическом распространении и наиболее значительном участии в растительном покрове позволяют считать эту группу основной, центральной, эволюционно прогрессивной ветвью отдела *Bryophyta*.

Исходя из этого, логично допустить, что бриевые мхи прошли чрезвычайно длительный путь исторического развития, причем в условиях относительно наиболее способствовавших выработке черт организации, имевших сравнительно широкое адаптивное значение. Это сильно осложняет реконструкцию основных этапов их эволюции,

выявление в их конституции наименее изменившихся с древних времен признаков, которые можно было бы расценить как хотя и преломленное, но все же достоверное отражение некоторых архаических черт (признаков архетипа) в их организации.

Возможные экзогенные условия происхождения бриевых мхов. Основные признаки организации бриевых мхов могли возникнуть только в результате длительного умеренного давления абиотических факторов (если не касаться биотических факторов), а не таких экстремальных воздействий, как в ходе эволюции сфагновых или андреевых мхов. По А.Н. Северцову (1967), один и тот же изменяющий фактор, в зависимости от того медленно или быстро наступает изменение среды, интенсивно оно или нет, определяет различные направления эволюционного процесса (идиоадаптацию или специализацию, ароморфоз или общую дегенерацию).

В ходе исторического развития какого-либо таксона сузить амплитуду колебаний абиотических факторов могут только растительные сообщества, и прежде всего, наиболее мощные из них – лесные макросистемы. Лесные сообщества, хотя и сами существенно изменяются в процессе эволюции растительности, но обеспечивают определенное смягчение общеклиматических изменений за счет создания для мхов и других бриофитов как мелких растений более устойчивого, относительно благоприятного микроклимата.

Бриевые мхи, в общем будучи по происхождению лесными мезофильными организмами, сохранили гораздо больше степеней свободы в выборе адаптивных путей в сравнении с андреевыми и сфагновыми мхами. Вместе с тем и вся структурно-функциональная направленность организации сфагновых и андреевых мхов, как уже отмечалось, носит следы того, что они происходят от мезофитных

предшественников, т.е. форм более сходных по типу местообитания с бриевыми мхами. У предков всех этих трех групп мхов, скорее всего, был сходен и тип субстрата – почва. По нашему мнению (на что выше также обращалось внимание), очень ранняя связь эволюции предков данных групп с повышенными, в той или иной мере облесенными, участками при относительно невысоком термическом режиме надежно обеспечили им место в напочвенном покрове, что позволило этим бриофитам избежать преждевременной узкой специализации.

Генезис протонемы мхов в связи с особенностями экzogенной среды. Согласно Савич-Любицкой (1954), уклоняющиеся формы прорастания спор у мхов показывают, что у них встречается то же разнообразие морфоструктуры протонемы, что и у печеночников: клеточные нити, пластинки и тела.

Выявить определенные особенности исторического развития протонемы у мхов, ее морфогенеза позволяет анализ трех основных групп данных бриофитов. По-видимому, именно у бриевых мхов в связи с их более или менее мезическим образом жизни на протяжении геологически длительного промежутка времени следует ожидать наибольшую преемственность в отношении структуры протонемы предков современных мхов. Среди мхов (как и вообще среди бриофитов) развитая нитевидная протонема (у многих форм дифференцированная на хлоронему и каулонему) характерна для класса *Bryopsida*.

По нашему мнению, с большой долей вероятности можно предположить о наличии у предков современных групп мхов именно нитевидной ветвистой протонемы, обуславливающей формирование дерновинок. Это, в частности, подкрепляется тем фактом, что любые отклонения от данного типа в основной морфоструктуре протонемы у мхов представляют собой ни что иное как реакцию на экстремальные

экологические условия.

По мнению Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984), универсальность нитчатой системы прорастания спор у мхов свидетельствует о ее первичной природе. Данный автор отмечает также, что почти у всех таксонов мхов (за исключением немногих) множественные гаметофоры образуются в фазе прорастания каждой споры, т.е. протонема сама по себе является важной вегетативной репродуцирующей структурой.

Поскольку протонема, по нашему представлению, сыграла важную роль в становлении и утверждении мхов в растительном покрове материковой части планеты, то она заслуживает специального рассмотрения, хотя вопроса происхождения протонемы и ее первичного морфотипа мы касаемся при рассмотрении печеночников.

Формирование предков современных групп мхов, как уже отмечалось, следует связывать с соответствующей экологической ареной. Средние, мезические условия благодаря умеренной контрастности экологического режима способствовали, вероятно, не только достижению достаточно «проработанной» и четкой, имитирующей в какой-то мере структуру некоторых сосудистых растений, дифференциации гаметофора мхов с вычленением эндогидрической проводящей системы, но и значительному развитию и дифференциации протонемы как исходной ювенильной стадии онтогенеза и особого строения ризоидальной системы.

Благодаря морфофункциональному совершенствованию протонема у мхов превратилась в эффективный вспомогательный инструмент для освоения мхами разнообразных местообитаний. Разумеется, это происходило в той мере, в какой протонема была достаточной как база для закладки и начального этапа развития гаметофоров, т.е. разрастание ее находилось в определенной

зависимости от увеличения степени трофности достаточно влагообеспеченного субстрата (почв). Следовательно, в верхнем девоне и позднее нитевидная протонема у мхов в лесных условиях, надо полагать, подверглась прогрессивному развитию. Нитевидная протонема у бриевых мхов, скорее всего, представляет собой преемственное по структуре образование от нитевидной же протонемы «гаплоидной» линии развития первичных наземных архегониат (рисунок 15).

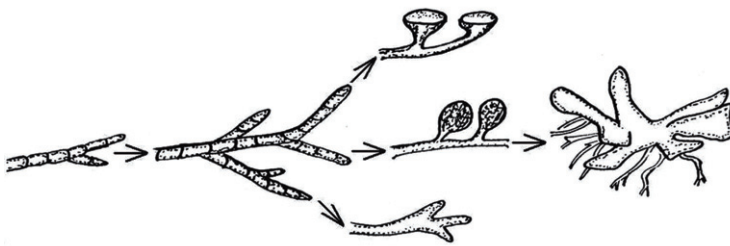


Рисунок 15 – Развитие протонемы у мхов и ее специализация у различных представителей этой группы

В особых, экстремальных для мхов в отношении анцестральных местообитаний экотопах нитевидная протонема в палеозое не могла, по нашему мнению, обеспечить формирование зачатков жизнеспособных гаметофоров элементами питания и давление отбора переключало ее морфогенез также на другие формы. Как мы считаем, когда те или иные параметры внешней среды переходили пороговое значение адаптивности нитевидной протонемы, ее апикальная клетка прекращала делиться поперечно и делилась продольно, а затем уже эти две конечные клетки делились поперечно и так далее. В результате образовалась димерная пластинчатая структура (рисунок 15). Дальнейшее усложнение деления привело к формированию массивной (трехмерной) протонемы.

Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1984), отмечает, что хотя

нитевидная протонема мхов внешне напоминает наземную водоросль подобно *Fritschiella* (Bold & Wynne, 1978), но ее клетки ультраструктурно подобны таковым харовых водорослей и сосудистых наземных растений (Pickett-Heaps, 1979; Stebbins & Hill, 1980). Согласно Боппу (Wopp, 1978), как дифференциация каулономной фазы, так и последующее появление почек гаметофора из клеток каулономы в биохимическом аспекте предполагает «проработанность» продвинутых систем.

На вторичность от инициальной нитевидной протонемы проталлиальной ее фазы у *Sphagnaceae*, *Tetraphidaceae*, *Schistostegaceae* и *Diphysciaceae* указывает Нишида (Nischida, 1978).

Наличие хотя и у очень немногих печеночников развитой постоянной пластинчатой или нитевидной протонемы, выполняющей функцию основного вегетативного тела, свидетельствует об условном характере разграничения мхов и печеночников по морфоструктуре данного образования.

Нехватка элементов питания для закладки почек гаметофора у мхов могла вызываться как «физиологической» или физической сухостью субстрата, как и недостаточным освещением. Возникшие на базе нитевидной протонемы пластинки или клеточные тела, по-видимому, являются образованиями способными в осложненных условиях обеспечить закладку зачатков листостебельных побегов. Они увеличивают фотосинтезирующую способность протонемы (Савич-Любицкая, 1954). Это, по существу, вынужденная реакция не достигших еще достаточного физиологического совершенства мхов на экстремальные, выходящие за пределы нормы реакции нитевидной протонемы, факторы местообитания.

Реакцией на достаточно высокие показатели физической сухости и, возможно, бедность субстрата у мхов явилось развитие массивной протонемы (эпилитный и эпифитный образ жизни).

По Гебелю (Gobel, 1930), параллельное образование протонемных «листьев» у различных бриевых мхов с биологической точки зрения понятно, так как все упомянутые мхи растут не тенистых местах и не достигают значительной величины, являясь крайне мелкими. Протонемные «листья» служат их дополнительными ассимиляционными органами (цит. по Савич-Любицкой, 1954). Однако, ссылка на малую величину таких мхов еще недостаточна. Тем более, что и у не столь уж мелких представителей рода *Andreaea*, приуроченных не к тенистым, а к открытым местообитаниям, также отмечены протонемные «листья». Но здесь важна длительность существования последних.

Конкретно исторически ранняя специализация протонемы, выразившаяся в полном или частичном изменении ее морфогенеза, особенно отчетливо выражена у сфагновых, андреевых и некоторых в основном евроамериканских бриевых мхов пермского, согласно Миллеру (Miller, 1979), генезиса, в частности, порядки *Schistostegales*, *Tetraphidales*, в какой-то мере *Buxbaumiales*.

Если изменение морфогенеза протонемы у исходных форм сфагновых и андреевых мхов, по-видимому, было связано соответственно с «физиологической» или физической сухостью (при открытой экспозиции), то у бриевых мхов первоначально с ослабленностью освещения, а исторически, вероятно, значительно позже – также с физической сухостью. Для древних евроамериканских бриевых мхов прежнее умеренное затенение в лесных ценозах, видимо, перестало отвечать их требованиям в виду усилившегося в конце перми иссушительного стресса (значительная аридизация климата). В результате они, вероятно, могли сохраниться лишь в более чем прежде, тенистых местообитаниях, но неизбежно сталкиваясь при этом с дефицитом освещения.

Поскольку сильная аридизация началась в нижней перми

(область Европы), то и частичное изменение характера морфогенеза протонемы у бриевых мхов, вероятно, не могло произойти ранее этого времени, т.е. имело место значительно позже, чем трансформация протонемы у андреевых мхов и тем более у сфагновых мхов (девон-карбон).

В видоизменении протонемы у некоторых бриевых мхов с образованием пластинок и древовидных структур проявляется отдаленное подобие с метаморфозами, присущими андреевым и отчасти сфагновым мхам. Это может свидетельствовать в какой-то мере о наличии у всех этих групп мхов определенных общих генетических предпосылок к такому морфогенезу, предположительно более заметно выраженных в палеозое (карбон-пермь). Данное предположение подкрепляют и некоторые признаки строения гаметофора у пермских мхов.

Следовательно, не исключено, что в то время степень дивергенции между бриевыми и андреевыми и даже между бриевыми и сфагновыми мхами в генетическом аспекте не была столь глубокой, как в настоящее время. Однако исторически гораздо позже сформировавшаяся у некоторых эпифитных и эпилитных *Bryopsida* массивная, в том числе эндоспорическая протонема даже с прямым образованием на ней почек гаметофора, как мы полагаем, также указывает на сходство с *Andreaeopsida*, хотя такая протонема имеется и у части печеночников.

Среди высших растений протонема представлена не только у мхов (и других мохообразных), но также у папоротников. Поскольку имеется тенденция считать, что мохообразные или хотя бы мхи происходят от каких-то древних птеридофитов или же, что мхи и папоротники имеют общего предка, то важно, в частности, сопоставить некоторые признаки их протонем.

Как отмечают О.Т. Демкив, К.М. Сытник (1985),

цитохимическими и физиологическими исследованиями (Smith, 1972) установлено, что ризоиды папоротников существенно отличаются от хлоронематических столонов по способности к поглощению определенных веществ, но такого рода различий не обнаружено у мхов (Демкив, Федык, 1976, 1977). По мнению Демкива, Сытника (1985), это, возможно, связано с тем, что ризоиды мхов могут очень легко переходить в хлоронему, а хлоронема – в ризоиды.

Такой феномен, видимо, связан с высокой лабильностью, отзывчивостью протонемы мхов на свойства субстрата и среды, что, как мы считаем, является следствием основных стратегий мхов (уклонение от конкуренции и повышение выносливости), весьма важной роли протонемы в жизни мхов. Об этом, в частности, может свидетельствовать то, что развитию ризоидов (преобразованию хлоронематических столонов в ризоиды) содействует низкая концентрация питательных веществ в субстрате, особенно азота (Демкив, Сытник, 1985), т.е., по нашему предположению, происходит мобилизация структур протонемы на поглощение необходимого количества веществ из субстрата.

На чрезвычайную значимость протонемы у мхов указывает установленная Веттштейном (Wettstein, 1924) способность каждой клетки гаметофита (за исключением антеридия и яйцеклетки) к образованию регенеративной протонемы – реверсии ювенильной стадии развития. То же верно и для спорофита. При этом не только расчленение организма или изоляция отдельных органов, но и ухудшение условий произрастания индуцируют дифференциацию протонемы (Демкив, Сытник, 1985). Согласно О.Т. Демкиву (1978), регенеративная протонема идентична первичной, но онтогенетически предетерминирована, что проявляется в ускорении прогрессирующего развития.

Важная функциональная роль протонемы у мхов находит свое

выражение в многоклеточности ризоидов с косыми перегородками, благодаря чему, вероятно, увеличивается площадь взаимного контакта соседних клеток нити и это способствует, в частности, повышению механической прочности протонемы. В данном расположении перегородок проступает как бы некоторая аналогия со способом контакта элементов проводящей сети. Вообще же, по нашему убеждению, морфология ризоидов *Bryopsida* свидетельствует об эволюционно ранней эндогидричности мхов, т.е. существенном значении субстрата в водно-минеральном их питании. Относительно природы ризоидов мхов Мейер (1947) полагал, что эти образования являются, в сущности, подземной протонемой.

Косые клеточные перегородки присущи и такой структуре бриевых мхов как каулонема. Их наличие – один из характерных признаков каулонемы, с их помощью вычлняются трехгранные апикальные клетки возникающих на каулонеме почек гаметофоров (Кит, Рипецкий, 1989). Структура каулонемы также подкрепляет вышеупомянутое представление Мейера.

В целом структурно-функциональные особенности протонемы бриевых мхов указывают на своеобразие эволюционного пути мхов, преобладание с глубокой древности в цикле их развития гаметофита, а вместе с признаками гаметофора – на возможную независимость происхождения от каких-либо птеридофитов или риниофитов.

Следует предположить, что одноклеточность ризоидов у печеночников (у некоторых форм они вообще отсутствуют) еще не является свидетельством невозможности в принципе развития у этих растений нитчатых многоклеточных ризоидов. Например, среди печеночников у видов рода *Schistochila* (Goebel, 1930) ризоиды бывают многоклеточными, как и у некоторых ископаемых форм печеночников. Однако ризоиды и этих видов, по мнению Шлякова (1975б), не могут быть сравнимы с ризоидами мхов, поскольку

клеточные стенки у них поперечные, а не косые. Тем не менее, нам кажется вполне вероятным, что первоначально и у мхов стенки между клетками ризоидов не были косыми, так как ризоиды происходят в результате трансформации столонов протонемы.

Учитывая особенности строения гаметофита у печеночников и такакиевых, можно предложить модель исторического генезиса ризоидов мхов: от их отсутствия (как у калобриевых печеночников и такакиевых) к развитию одноклеточных ризоидов, затем к многоклеточным с поперечными клеточными перегородками и, наконец, к многоклеточным ризоидам с косыми перегородками (рисунок 11).

Образование каулонемы и ризоидов с косыми перегородками – признаки специфические для мхов, причем каулонема известна только у *Bryopsida*, но далеко не у всех их представителей. Однако вполне вероятно, что отсутствие каулонемы у части таксонов бриевых мхов – исключительно вторичное явление. У них данная структура по каким-то причинам перестала развиваться. Об этом, по-видимому, свидетельствуют, например, наблюдающееся в ходе регенерации листьев *Schistostega pennata* образование при основании хлоронемных ветвей каулонемы (Nishida, 1964), хотя в протонематической системе, возникающей при прорастании спор этого вида, каулонема не обнаруживается.

Нишида (Nishida, 1978), отмечает, что согласно исследованиям (Muraoka, 1967; Noguchi & Mizuno, 1959), отсутствие каулонемы может быть следствием условий культуры: вызывается изменением температуры, интенсивности света и др. Как указывает Бопп (Bopp, 1952), низкая температура, погружение в субстрат и низкая световая интенсивность могут независимо прекращать или тормозить формирование каулонемы и тем самым гаметофора. Он отмечает также, что каулонема появляется только на естественном свете.

Значит, для ее образования требуются определенные условия, по-видимому, отражающие в значительной мере условия, вызвавшие ее формирование в процессе эволюции мхов. Эти условия, скорее всего, могли характеризоваться мезичностью – умеренными температурой, влажностью и достаточным освещением. По нашему предположению, предпосылкой развития каулонемы является определенная степень фотосинтетической активности хлоронемы, наиболее зависящая от некоторых экзогенных факторов и дефицит любого из них препятствует включению механизма морфогенеза протонемы.

При наличии хлоронемы каулонема не выявлена, согласно Нишиде, у *Sphagnum*-типа, *Buxbaumia*-типа, *Diphyscium*-типа, *Schistostega*-типа, *Glyphomitrium*-типа прорастания спор. У *Buxbaumia*-типа каулонема, по нашему предположению, перестала образовываться в связи с усилением функциональной роли хлоронемы – ее постоянством как ассимилирующей структуры, компенсирующей снижение этой функции у гаметофора. У *Sphagnum*-типа с учетом примитивизма признаков организации этих мхов каулонема, вероятно, еще не дифференцировалась, как, возможно, и у исходных форм сфагновых мхов. В таких случаях почки гаметофоров закладываются непосредственно на хлоронеме.

В отличие от случаев подавления развития каулонемы у *Hedwigia*-типа и *Drummondia*-типа хлоронема не обнаруживается. По существу, отсутствует хлоронема и у *Andreaea*-типа прорастания спор, хотя андреевые мхи представляют собой довольно изолированную и более примитивную группу, которую едва ли следует рассматривать совместно с такими более продвинутыми по типу организации мхами как *Bryopsida*.

Hedwigia-типу присуще образование каулонемы непосредственно на массивной протонеме, по-видимому, выполняющей функцию хлоронемы (фотосинтезирующее тело). У

Drummondia-типа выпадает и каулонома, а почка гаметофора образуется непосредственно на массивной протонеме (крайняя акселерация онтогенеза гаметофита), к которой также, по всей вероятности, перешла функция хлоронемы, но обеспечивается она уже иным путем – развитием протонемы еще внутри оболочки споры, в состоянии изоляции от внешней среды. Это в известной мере присуще и *Andreaea*-типу, хотя здесь вопрос обстоит сложнее.

Судя по утрате свойства свечения и изменению формы клеток протонемы у *Mittenia plumata* (Scott & Stone, 1976) при усилении освещения, *Schistostega*-тип прорастания спор тесно связан с *Bryum*-типом, который наиболее обычен среди напочвенных мхов (Nishida, 1978).

Нишида (Nishida, 1978) справедливо не придает какого-либо особого филогенетического значения разным типам прорастания спор у *Arthodontae*, поскольку они могут быть объяснены как экологические адаптации. Отмечая однообразие типов прорастания спор в порядках *Sphagnales*, *Andreaeales*, *Tetraphidales* и *Buxbaumiales*, Нишида полагает, что типы прорастания спор этих групп, возможно, имеют тесную связь с филогенией. Следует также присоединиться и к его предположению, что характер прорастания спор *Bryidae*, по-видимому, вообще контролируется, по крайней мере, условиями среды.

Вместе с тем, допуская уникальность *Andreaea*-типа прорастания спор, его изолированность от типов прорастания спор *Sphagnidae* и *Bryidae* (Nishida, 1978), мы не склонны придавать этому чрезмерно большого филогенетического значения при разграничении трех основных групп класса мхов, в чем мы в какой-то мере следуем представлениям Филиной, Филина (1985). Такое своеобразие протонематической системы андреевых мхов, в конечном счете, также представляет собой морфо-экологическую адаптацию,

выработавшуюся у данных мхов на определенном этапе исторического развития в выражено экстремальной экологической обстановке.

Исходя из анализа типов прорастания спор мхов, допустимо сделать предположение о том, что и каулонема в составе протонематической системы бриевых мхов дифференцировалась не позднее времени формирования основных признаков организации этой группы мхов. Вполне вероятно, что каулонема имела уже не только в перми, но и в карбоне, учитывая предполагаемую гармоничность развития различных структур гаметофита палеозойских мхов.

Что касается сфагнов, то, во всяком случае, слишком большое филогенетическое расстояние разделяет их и бриевые мхи и поэтому очень сомнительно то, что уже у предков сфагновых мхов могла произойти дифференциация каулонемы. По нашему мнению, сфагновые мхи гораздо ближе к истокам отдела *Bryophyta*, чем не только андреевые, но и бриевые мхи.

Иным условиям среды обязан в значительной мере или почти полностью переход функции основного вегетирующего тела от листостебельного гаметофора к нитевидной протонеме.

Тенденция к функциональному замещению гаметофора постоянной и хорошо развитой нитевидной протонемой наиболее четко и широко проявляется у бриевых мхов в связи со значительной контрастностью прежних и новых местообитаний и возникающих в таких случаях затруднений для развития зачатков листостебельных гаметофоров. Это соответствует тому, что бриевые мхи выделяются среди всех бриофитов по экологической пластичности, т.е. способностью занимать разнообразные, в том числе и экстремальные местообитания.

Образование постоянной нитевидной протонемы находится в

общем русле узкой специализации и связано с дегенерацией листостебельного гаметофора. Это обычно касается акрокарпных мхов – наследников формы роста наиболее древних представителей данного класса бриофитов, связанных с умеренным затенением.

Прогрессивное развитие нитевидной протонемы, как мы полагаем, связано обычно с условиями более или менее открытой экспозиции. Очевидно, именно в достаточно освещенных местообитаниях сильно развитая ветвистая нитевидная протонема способна успешно выполнять фотосинтетическую функцию, обычно присущую листостебельному гаметофору.

Развитие постоянной, многолетней нитевидной протонемы, вероятно, обязано давлению г-отбора, заключающемуся в возникновении неблагоприятных экологических условий для многолетнего гаметофора. Скорее всего, это может быть сезонность климата со все более ограниченным периодом, пригодным для развития гаметофора и связанных с ним спорогонов, тогда как в остальное время при недостаточном увлажнении способна сохраняться (у некоторых таксонов) только протонема.

Переход к постоянной протонеме у ряда бриевых мхов не случаен, а предопределен большей, чем у печеночников и антоцеротовых, функциональной значимостью этого образования.

Судя по уклонениям в морфологии протонемы (наличие протонематических пластинок и древовидных образований, а также «листьев»), в перми в горах Европы при ослабленном освещении дифференцировались такие очень своеобразные бриевые мхи как представители порядков *Schistostegales* и *Tetraphidales*.

Вероятно, в сравнении с гаметофором протонема мхов, непродолжительно взаимодействуя со средой, т.е. фактором отбора, как бы отстает от гаметофора в своем общем развитии, дольше сохраняя меньшую степень специализации и большую способность к

трансформации.

Учитывая, что мхи формировались главным образом в экотопах с относительно умеренной теплообеспеченностью и влажностью воздуха, а печеночники в условиях более теплого и влажного микроклимата, допустимо предположение об отставании вторых от первых в степени адаптации (специализации) к наземной среде с присущими ей экстремумами. Это, например, проявляется в том, что аналогичный характер приспособлений к ослабленному одностороннему освещению проявляют клетки пластинчатой протонемы у *Schistostega* и поверхностные клетки дефинитивного слоевища *Cyathodium* (подкласс *Marchantiidae*).

У печеночников в связи с особенностями их организации (лабильность морфотипов и др.), иными адаптивными путями и образом жизни функциональное замещение гаметофора протонемой – редкое, но вполне выраженное явление. В частности, нитевидная протонема, выполняющая функцию основного вегетирующего тела, известна у эпифильных печеночников (именно листостебельные формы из подкласса *Jungermanniiidae*). Такая постоянная протонема, как мы предполагаем, выработалась у печеночников только в дождевых тропических лесах (меловый период), т.е. значительно позже, чем в классе мхов.

Формирование структуры коробочки бриевых мхов.

Возникновение стегокарпности у мхов будет рассмотрено далее, при обсуждении вопроса филогении мохообразных. Там же вносятся уточнения в хронологию дивергенции мхов на основные таксоны – классы с помощью анализа явлений стегокарпности и схизокарпности.

На основании анализа вышеупомянутого сравнительно-морфологического ряда по структуре спорогона основных групп мхов можно предположить, что цилиндрической колонке предшествовала

куполовидная (рисунок 12) и образование спорогенной ткани из эндотеция, как это имеет место у андреевых мхов. Еще Савич-Любицкая (1952) указывала на происхождение бочонковидного археспория бриевых от шлемовидного археспория сфагновых и андреевых мхов путем подавления развития спорогенной ткани в верхней части последнего. Причины такой трансформации неизвестны, как и хронология этого процесса, поскольку в древних отложениях спорогонии мхов вообще не обнаружены.

Рассматривая случаи редукции некоторых вегетативных структур спорогонии и, прежде всего, структур коробочки у мхов, нельзя исключить то, что это связано с известным дефицитом элементов питания, хотя могут быть и другие причины, в частности, влияние сухости воздушной среды, что в конечном итоге тоже затрудняет питание. В общем же дегенерация структур спорогонии обязана односторонней адаптации при экстремальных условиях среды.

Наоборот, усложнение, дифференциация вегетативных структур спорогонии определяется, как мы считаем, его собственной развитой автотрофностью, т.е. фотосинтетической активностью, а также достаточным обеспечением влагой и некоторыми элементами питания за счет гаметофора.

Вероятно, не случайно подавление развития спорогенной ткани в ее верхней части произошло именно у предков бриевых мхов, сохранявших в отличие от андреевых и сфагновых мхов связь с лесными местообитаниями, т.е. с более мезофильными, устойчивыми и, следовательно, благоприятными для произрастания бриофитов внешними условиями. Однако данному изменению морфогенеза спорогенной ткани и колонки, вероятно, предшествовала дифференциация крышечки, что могло произойти в условиях умеренной влажности и теплообеспеченности. Само по себе это

преобразование колонки должно было дать предшественникам бриевых мхов какое-то биологическое преимущество, чтобы стать объектом позитивного отбора.

По нашему предположению, стимулом для удлинения колонки могла явиться реакция на давление г-отбора, направленная на предотвращение намокания спор в открытой после сбрасывания крышечки коробочке при обильных атмосферных осадках, что вполне вероятно в какой-то отрезок времени раннего карбона. В частности, пышное развитие птеридофитов в раннем карбоне, надо полагать, обусловлено этой же причиной, высокой гумидностью климата.

Кроме, в какой-то мере, функции защиты спор от намокания цилиндрическая колонка могла выполнять и другие функции. Например, благодаря удлинению колонки, надо полагать, произошло прямое соединение нижней и верхней частей коробочки, что, скорее всего, привело к возрастанию ее функционально-структурной интеграции.

Образование цилиндрической колонки являлось, как мы считаем, первым существенным преобразованием на пути формирования основных признаков организации спорогона бриевых мхов. Это преобразование при определенной биологической пользе все же, скорее всего, само по себе не обеспечивало эффективной регуляции высева спор в зависимости от погодных условий. Выходом из данной ситуации и явилась дифференциация зубцевидных структур по краю устья коробочки за счет амфитеция и других тканей как аппарата регуляции высева спор из коробочки (перистом).

Исторически перистом возник, вероятно, в качестве приспособления к регуляции высвобождения спор в варьирующих, но более или менее мезических условиях. Витт (Vitt, 1981) подчеркивает весьма важную роль перистома как высоко комплексного и уникального образования в распространении именно мезофильных

мхов.

Являясь продуктом развития мхов в экологической обстановке (мезической) лесных сообществ (вероятно, с преобладанием голосеменных), перистом едва ли был предназначен биологически к обеспечению дальнего распространения спор. Данный аппарат при расселении спор (порционном), видимо, способствовал максимальному использованию благоприятной непродолжительной, но нередко повторяющейся во времени в году экологической ситуации на ограниченной территории. В этой связи нельзя не согласиться с мнением Лазаренко (1951), который на примере с *Astomum crispum* выступал против переоценки перистома в распространении вида, по крайней мере, на далекие расстояния.

Согласно нашему представлению, в различных группах предков бриевых мхов, приуроченных к местообитаниям того или иного типа с присущими им микроклиматическими особенностями, перистом формировался параллельно и независимо как ответная реакция целостной однотипной системы организации спорогона на давление внешней среды. Это в большей или меньшей степени приводило к повышению эффективности распространения спор.

Несмотря на такой подход к вопросу возникновения перистома мы разделяем мнение (Vitt, 1981), что наличие перистома есть состояние апоморфного свойства и указывает на монофилетичность бриевых мхов, так как предки данной группы могли проявлять таким путем обусловленную их известной генетической общностью потенциальную способность к однотипной реакции на определенные условия местообитаний.

В отсутствие каких-либо сведений о спорофитах палеозойских мхов, как и мезозойских, полезным в историческом плане может быть наблюдение над морфогенезом перистома у современных *Bryopsida*. В литературе отмечается (Shaw, Anderson, 1988; Shaw, Anderson,

Mishler, 1989), что изучение развития перистома у неродственных видов позволяет сделать следующие наблюдения и заключения:

- 1) ранние стадии развития перистома у мхов единообразны;
- 2) у видов с нематодонтным типом перистома в его развитии проявляются существенные различия, и эти виды, вероятно, не являются близкородственными;
- 3) развитие артродонтного перистома гаплOLEПИДНОГО и диплоЛЕПИДНОГО типов неодинаково.

Эти исследования подтверждают, что наличие перистома у мхов для них является состоянием апоморфного свойства (единообразие ранних стадий развития перистома у мхов). В таком аспекте и сама дифференциация перистома у бриевых мхов есть признак обособления класса *Bryopsida*, т.е. древность возникновения этой структуры несомненна. Таксоны с нематодонтным перистомом имеют более глубоко уходящие в палеозой генетические корни, чем таксоны с артродонтным перистомом, а у последних, согласно молекулярному анализу (Troitsky et al., 2007), в отличие от предшествующей трактовки, более примитивен двойной перистом с противостоящими элементами, тогда как двойной альтернативный и двойной перистомы дериватны. Однако нам представляется, что вообще исходным должен был быть простой перистом, а дериватным он мог стать в результате утраты внутреннего перистома.

Древним генезисом характеризуются тетрафисовые. Их развитие исторически рано приостановилось вследствие экстремального климатического давления. В такой связи они отражают в наибольшей мере исходный этап формирования новой структуры коробочки.

После стерилизации спорогенной ткани в верхней ее части и на основе последующих более мелких изменений, надо полагать, происходила дальнейшая трансформация формы археспория, а вместе

с тем выработка той сложной внутренней структуры, которая присуща коробочке бриевых мхов.

У бриевых мхов перистом мог образоваться на внутренней поверхности лопастей, которыми вскрывалась верхняя часть коробочки с последующим срастанием их внешних частей в подобие единой структуры – крышечки. Она отделялась от остальной части коробочки при созревании спор кольцевой щелью в результате отрыва сформировавшегося здесь колечка при подсыхании его клеток. В таком случае не исключена возможность сохранения устьиц в области стенки урночки, тем более, что спорофит мог нарастать не только за счёт апикальной, но и за счёт интеркалярной меристемы.

Данное строение спорогона, выработавшееся у предков бриевых мхов, по нашему предположению, в карбонеперми (тогда же, вероятно, одновременно формировался и перистом), означало важный, комплексный ароморфоз, приведший к возникновению этой эволюционно наиболее продвинутой группы мохообразных.

Согласно А.И. Толмачеву (1951), для ароморфоза присуще, в частности, то, что это прогрессивное изменение представляет собой, в сущности, не какое-либо одно усовершенствование структуры, а «удачное» сочетание целого ряда преобразований, приобретающих полное значение лишь в объединении друг с другом. Это в полной мере следует отнести и к структуре коробочки бриевых мхов. Данный ароморфоз спорогона вслед за другими более ранними ароморфозами гаметофора, определившими ключевые признаки гаметофазы класса мхов, существенно повысил общий адаптивный уровень его представителей, образовавших единый класс *Bryopsida* как монофилетическую группу.

Радикальная перестройка структуры коробочки наряду со специализацией колпачка, вероятно, позволили более надежно защитить процесс спорогенеза от неблагоприятных экзогенных

воздействий, увеличить его относительную независимость от внешней среды, улучшить обеспечение спорогенной ткани элементами питания, повысить эффективность распространения спор. Новый тип организации спорогона в дальнейшем вместе с повышением функциональной резистентности и некоторыми структурными преобразованиями гаметофита бриевых мхов позволили им освоить очень разнообразные местообитания.

Если трансформация формы колонки могла произойти, по нашему мнению, относительно быстро, то остальные изменения в структуре коробочки происходили более длительно. При этом параллелизм в ароморфном преобразовании структуры коробочки у различных предков бриевых мхов еще не означает синхронности этого процесса и одинаковой степени совершенства возникших структур.

В такой связи нет необходимости в подразделении бриевых мхов как монофилетической группы (Vitt, 1981) на классы наряду с такими значительно ранее и более дивергировавшими группами, как такакиевые, сфагновые, андреевые и андреобриевые мхи. Для возникновения такой структурно-функциональной организации потребовалось соответствующее благоприятное сочетание абиотических и биотических факторов, должное вещественно-энергетическое обеспечение. Довольно крупные первичные бриевые мхи в дальнейшем при освоении широкого спектра в той или иной мере экстремальных для них экотопов претерпели минимизацию и редукцию различных вегетативных структур как гаметофита, так и спорофита. Ранг класса следует придать основной линии развития мхов каждой из боковых специфических фил.

Предполагаем, что наиболее совершенные перистомы формировались при относительно мягких, длительно сохранявшихся мезических условиях перми и позднее (например, на Ангариде). В

противном случае ароморфоз спорогона, скорее всего, не мог привести к достаточному совершенству морфогенеза во всех отношениях и как наследие нарушения гармонии развития, преждевременной специализации, перистому оказались присущи признаки громоздкости строения с невысокой степенью подвижности, т.е. черты известного примитивизма (тетрафисовые, политриховые). Примером экологической обстановки, которая могла способствовать такому морфогенезу, возможно, служит начавшаяся в Еврамерийской палеофитогеографической области в середине ранней перми сильная аридизация. Она должна была вызвать элиминацию многих форм палеозойских первичных бриевых мхов, а у части сохранившихся в горных странах, где был ниже испарительный стресс, таксонов способна была путем усиления давления г-отбора ускорить процесс морфогенеза спорогона, а также привести у отдельных таксонов к ранней дегенерации некоторых структур и, в частности, перистома.

К сохранившимся здесь немногим таксонам Миллер (Miller, 1979) относит порядки *Schistostegales*, *Tetraphidales*, *Encalyptales*, *Buxbaumiales* и некоторые другие, которые остаются строго изолированными, по его словам, с палеозойского времени. По его мнению, *Schistostega* и, вероятно, *Bryoxiphilum* могут являться остатками пермских пещеробитающих бриофитов Евразии, выживших благодаря такому образу жизни в данный период. В дальнейшем, конечно, они распространились в иные местообитания, новероятно. сходные с анцестральными экологически.

Как отмечает этот автор, *Mittenia* представляет собой параллельный относительно видов двух последних родов случай для Австралии, которая находилась на противоположной стороне – в глоссоптерисовой зоне в перми. Он полагает, что *Tetraphidales* и *Buxbaumiales* выжили вследствие адаптивности к хвойным лесам, которые отмечались устойчивостью к засушливым условиям, а

представители *Fontinales* сохранились в пресноводных реках и озерах, где климатические крайности были смягчены водной средой.

По нашему мнению, в горных хвойных лесах указанной области основные признаки порядка *Tetraphidales* дифференцировались в достаточно тенистых местообитаниях, где лучше сохранялась влажность, хотя интенсивность освещения была пониженной. У этих мхов мелкому, подвергнувшемуся некоторой редукции, гаметофору соответствует спорогон, характеризующийся определенными примитивными признаками: массивностью и малой подвижностью перистомы, образующегося путем крестообразного растрескивания ткани на внутренней стороне крышечки; не достигающей крышечки колонкой и др.

У *Schistostega* перистом совершенно отсутствует, что, видимо, связано с характером освоенных предком этого таксона специфических местообитаний (сильное затенение с малоизменчивым, повышенным уровнем влажности), в которых перистом, вероятно, очень рано исторически перестал функционировать, а затем вместе с некоторыми другими структурами полностью дегенерировал. Вообще редукция перистомы у бриевых мхов не есть что-то исключительное.

Что касается рода *Oedipodium* (Troitsky et al., 2007), то молекулярный анализ пяти генов разрешает его положение на филогенетическом дереве между базальными родами (*Takakia*, *Sphagnum*, *Andreaea*) и *Polytrichaceae* (первая группа, у которой появился перистом). На дереве образованном на основе четырехгенного анализа *Oedipodium* с сильной поддержкой является сестринским с перистомными мхами (Newton et al., 2000, Magombo, 2003).

Совсем иной по строению, чем у *Tetraphidales*, но также массивный и малоподвижный перистом характерен и для порядка

Polytrichales – таксона, положение которого в системе бриевых мхов долго оставалось неясным. Хотя современные разработки подводят научную основу в этом аспекте (Игнатов, Игнатова, 2003). По нашему мнению, здесь также сказалось своеобразие морфогенетического пути. Наличие высокоразвитого гаметофора и сильно дифференцированного, но с таким специфическим перистомом спорогона, возможно, отражает то, что морфогенез коробочки политриховых происходил еще в карбоне. Во всяком случае, в данный период предки этой группы могли развиваться в каких-либо своеобразных условиях. Спецификой политриховых является то, что у них колонка вверху расширяется в округлую мембрану – диафрагму, прикрепленную к верхушке зубцов перистома и закрывающую отверстие урны, т.е. здесь колонка постоянно выполняет защитную роль от попадания влаги осадков в коробочку.

Архитектоника спорогона политриховых с присущей их коробочке двойной воздушной полостью (наружной и внутренней относительно положения спорового слоя) и другими особенностями позволяет предположить, что у них проявлялась наиболее высокая интенсивность процесса фотосинтеза среди известных в настоящее время таксонов (например, у спорогонов представителей рода *Polytrichum* до настоящего времени хорошо представлена система устьиц и проводящий пучок) бриевых мхов.

Гаметофит политриховых характеризуется более или менее выраженными чертами ксероморфизма и вместе с тем большой общей ассимилирующей поверхностью за счет вертикальных пластинок на листьях. Подземная часть гаметофора отдаленно напоминает корневище. Хорошо развитая калиптра надежно прикрывает верхушку растущего спорогона от иссушения.

Нахождение в карбоновых отложениях остатков, внешне сходных с политриховыми, дает некоторое основание наряду с

признаками организации их современных форм предположить, что формирование подобных им мхов происходило в довольно разреженных лесных сообществах, скорее всего, в горах, а это не могло не привести к известной ранней ксероморфности (специализации) предков политриховых.

Однако, видимо, достаточная влагообеспеченность почв при обилии атмосферных осадков обусловила энергетичное развитие эндогидрической проводящей системы как гаметофора, так и спорогона, а ее ответвления в филлоиды в дальнейшем стимулировали образование ими ассимилирующих вертикальных пластинок, между которыми удерживается влага дождевых осадков.

Молекулярный филогенетический анализ, а также структура и развитие перистомы подкрепляет интерпретацию, что *Diphyscium* – является промежуточным между нематодонтными и артродонтными мхами.

Кладокарпные таксоны, у которых архегонии образуются на боковых ветвях, по-видимому, промежуточные между акрокарпными и плеврокарпными морфотипами. (La Fange-England, 1966).

Вполне установлено, что плеврокарпные мхи монофилетичны и возникли из акрокарпных предков. При широком понимании монофилии это так, но то, что плеврокарпные мхи происходят, возможно, от весьма различных таксонов акрокарпных мхов, в какой-то мере позволяет считать их полифилетическими, прошедшими через этап конвергенции к дивергенции признаков, прежде всего, гаметофита.

Бриевые мхи в среднем карбоне – перми. Следует предположить, что распространение мхов в новые местообитания в связи с существенными климатическими изменениями влекло за собой новые формообразовательные процессы, усиление дивергенции

в пределах класса *Bryopsida*. Адаптивные структурно-функциональные их изменения происходили, надо полагать в той мере, в какой новые местообитания контрастировали с исходными, причем в экстремальных ситуациях существенную роль играли не только процессы трансформации прежних структур, их совершенствование, но и редукция. Немаловажное значение при этом могли иметь и гибридационные процессы в связи с общей лабильностью жизненной стратегии мхов.

Более гармонично развитие бриевых мхов происходило, учитывая особенности их организации, скорее всего во внетропических областях – в Гондване и особенно на Ангариде. К настоящему времени стало очевидным, что Ангарида в палеозое в связи с ее эколого-климатическими особенностями явилась крупным центром формового разнообразия и ареной становления и эволюции *Bryopsida*. Об этом свидетельствуют обильные находки ископаемых мхов в пермских отложениях Ангариды, на что уже выше обращалось внимание.

В Ангариде позднекарбонное похолодание, надо полагать, носило менее стрессовый характер, чем в Гондване, где покровное оледенение в позднем карбоне способно было привести к элиминации многих форм мхов, а также к разрушению их прежде захороненных остатков. В общем, этот второй центр эволюции и, пожалуй, дифференциации *Bryopsida*, как мы считаем, оказался для них менее благоприятным в конце палеозоя, что связано также, быть может, с последующим дроблением Гондваны и перемещением образовавшихся при этом материков, в частности, в тропическую зону.

Вместе с тем, при всех особенностях процессов формообразования флор мхов в этих центрах могла в какой-то мере проявиться и их однотипность ввиду подобия до известной степени

эколого-климатических условий местообитаний с некоторым смещением во времени процессов флорогенеза и эволюции на Ангариде и в Гондване. Об этом можно судить, в частности, по высокой степени параллелизма пыльцы, продуцировавшейся порядками *Peltaspermales* и *Arberiales* (по Гоманькову, Мейену, 1986). С параллелизмом, как считает Мейен (1981), может быть связано сходство и других общих типов гондванских и субангарских миоспор.

На Ангариде, начиная со среднего карбона, когда здесь установился, быть может, близкий к умеренному климат, птеридофитовые леса заместились кордаитовыми (или более сложного состава), а вместе с ними, очевидно, широко распространились на равнинах (как и в Гондване) первичные бриевые мхи или их предки, прежде произраставшие в горных лесных сообществах.

Общее уменьшение теплообеспеченности на планете в среднем и особенно в позднем карбоне могло вызвать не только смещение и расширение ареалов (с определенной асинхронностью в зависимости от величины климатических изменений в тех или иных областях), но и, как отмечено выше, активные процессы формообразования у исходных форм бриевых мхов.

Снижение на равнины (и тем самым переход в более богатые эдафические условия) должно было способствовать пышному развитию исходных форм бриевых мхов. На Ангариде, в частности, в кордаитовых лесах получили распространение различные формы древних бриевых мхов, у которых, вероятно, в среднем карбоне – ранней перми происходила дифференциация основных признаков структуры их спорогона характерных для представителей данного подкласса.

Как полагает Миллер (Miller, 1979), сообщения о пермских фоссилиях, которые включают знаменитую ангарскую флору (Нейбург, 1956, 1960), флору Южной Африки (Plumstead, 1966) и

Антарктиды (Schopf and Miller, неопубликовано), служат убедительным доказательством того, что в то время мхи характеризовались большим разнообразием и являлись как широко распространенными, так и хорошо приспособленными в течение прохладных и влажных ледниково-умеренных периодов карбона (Beatty, 1978). Вообще же Миллер считает, что мхи были адаптированы в прошлом к прохладному, влажному климату, который обеспечивает им широкий спектр эдафических условий и экспозиций.

К настоящему времени общее число известных по пермским фоссилиям родов мхов, согласно Игнатову (1987), достигло 20. Как уже отмечалось, по мнению данного автора, впервые описанные им представители 9 родов пермских мхов в известной мере сравнимы с представителями различных групп современных мхов – семейств *Pottiaceae*, *Grimmiaceae*, *Orthotrichaceae*, *Seligeriaceae*, *Scouleriaceae*, порядков *Funariales*, *Isobryales*, *Hypnobryales*, *Dicranales* и других.

Уместно упомянуть, что, согласно Гамсу (Gams, 1962), некоторые признаки объединяемых в порядок *Protosphagnales* родов указывают на их родство с порядком *Polytrichales* и порядком *Dicranales*, а род *Intia* следует сближать не с *Mniaceae* и *Bryaceae*, как полагала М.Ф. Нейбург, а скорее с порядком *Dicranales*.

Листья у пермских мхов различны по размеру и форме пластинки. По краю пластинки листья цельнокрайные или зубчатые, с каймой или без нее. Листья плоские или килеватые, прилегающие или же отогнутые под разным углом. Разнообразны также клетки пластинки листа. Жилка листа от сильной или даже очень мощной до слабой и практически отсутствующей, простая или ветвистая. Это достаточно широкий спектр признаков листовых пластинок, отражающий в известной мере позднепермский этап идиоадаптивной радиации бриевых мхов.

В числе родов пермских ископаемых мхов наряду с несомненно

акрокарпными, преобладающими по формовому разнообразию, мхами имеются и такие, которые проявляют известные признаки плеврокарпности (*Aristovia*, *Protoochyria*, *Servicktia*, *Rhizinigerites* и *Ignatjevia*), т.е. 25% родов известных нам пермских мхов Ангариды. Принадлежность этих родов к плеврокарпным мхам прямо или косвенно следует из описаний и доводов, приводимых Игнатовым при сравнении морфологии данных таксонов с морфологией определенных групп современных *Bryopsida*.

Здесь следует упомянуть представление Ю.В. Мамкаева (1969), согласно которому в ходе филогенеза закономерно изменяются только возможности и ограничения, обусловленные морфологической базой организма. Эти факторы и определяют закономерное изменение характера многообразия. Отсюда ведущее значение морфологической основы для дальнейшей эволюции той или иной группы.

Учитывая, что фоссилизации могла подвергнуться лишь небольшая часть формового разнообразия верхнепермских плеврокарпных мхов, произраставших в особо благоприятных для этого условиях (по-видимому, вблизи каких-то водоемов), допустимо предположить о довольно широком распространении плеврокарпных мхов в древних пермских фитоценозах по влажным местообитаниям при умеренном климате Ангариды.

Степень выраженности признаков этой группы мхов позволяет допустить, что не только в верхней, но возможно и в нижней перми, хотя и в меньшей мере, плеврокарпные мхи уже были заметно распространены в растительном покрове. Не случайно, по клеточной сети листовых фрагментов мхов из отложений нижней перми Саара проведено сравнение (Busche, 1968) с рецентными таксонами *Bryopsida*, в частности, с семействами *Hypnaceae* и *Amblystegiaceae* (порядок *Hypnobryales*), хотя и не вполне достоверное. В таком случае дифференциацию плеврокарпных мхов приходится относить к

нижней перми, т.е. этот процесс начался очень рано, надо полагать, к концу становления основных признаков организации спорогона *Bryopsida*.

Плеврокарпные пермские мхи сближаются Игнатовым по ряду морфологических признаков гаметофита как с представителями порядка *Isobryales*, так и порядка *Hypnobryales* современных *Bryopsida*.

Несмотря на ограниченность разнообразия изученных плеврокарпных мхов из верхней перми Ангарида их морфологическая контрастность значительна. Для подтверждения этого достаточно сопоставить данные роды. Из них *Rh. neuburgae* не имеет аналога среди современных мхов по наличию флагеллоидных безлистных побегов, снабженных ризоидами. Образование таких побегов, известное у некоторых печеночников, отражает, по нашему мнению, присущую им вообще важную черту организации – более низкую, чем у мхов, степень листостебельной дифференциации, их как бы меньшую «наземность» (по Schuster, 1966), повышенную морфологическую пластичность. У *Rh. neuburgae* данные побеги («ризоидофоры») образуются ниже основания листа, а не в его пазухе (как у печеночников), что выступает как проявление большей органогенной продвинутой позднепалеозойских мхов в сравнении с современными печеночниками. У пермского мха такие побеги представляют собой как бы корневидные образования (типа придаточных корней у сосудистых растений) и полное отсутствие на них листьев и развитие на конце ризоидов подкрепляет данную трактовку «ризоидофоров».

«Ризоидофоры» пермских мхов представляют собой один из довольно веских доводов к предположению о самостоятельности эволюционного пути мхов, их более широких возможностей по адаптации к наземным условиям существования в сравнении с

печеночниками. Формирование «ризоидофоров» у мхов, вероятно, отражает этап морфоэкологического становления плеврокарпности у некоторых позднепалеозойских мхов в местообитаниях чем-то сходных с типичными лесными местообитаниями печеночников *Bazzania*, *Lepidozia*, *Odontoschisma* (повышенная влагообеспеченность и устойчивость влажности среды). По нашему мнению, биологическая необходимость в развитии «ризоидофоров» впоследствии отпала, так как у плеврокарпных мхов более надежной оказалась непосредственная связь стебля с субстратом за счет образования вдоль него на большом протяжении ризоидов, что способствует и лучшему удержанию влаги между прилегающими к субстрату побегами и самим субстратом.

Признаки организации *Servicktia delicatula* свидетельствуют, как уже отмечалось выше, об исторически ранней возможности дегенерации жилки листа у части плеврокарпных мхов. Это же демонстрируют, как мы считаем, и такие более древние мхи как сфагновые в связи с фактором влажности, но в ином аспекте.

Витт (Vitt, 1981) связывает возникновение плеврокарпных мхов с определенными экологическими условиями. Данный автор считает, что в результате адаптивного структурогенеза у бриевых мхов в более затененных местообитаниях из вертикальных, акрокарпных форм возникли стелющиеся, плеврокарпные, у которых произошла редукция проводящей системы.

По нашему предположению, значительное преобразование части акрокарпных форм бриевых мхов в плеврокарпные могло произойти в связи с климатическими изменениями (существенная гумидизация со снижением термического режима) в ранней перми, позднем триасе и особенно в ранней юре при высокой степени затенения в кордаитовых, преимущественно мезозойских хвойногинкговых и других лесах с преобладанием или господством

голосеменных. Стелющимся положением побегов, пожалуй, достигался больший эффект в поглощении значительно ослабленного кронами древесного яруса светового потока и это же, как мы считаем вслед за Витт, привело к снижению функциональной значимости эндогидрической проводящей системы с последующей ее деградацией, хотя и прежде влага, по-видимому, в известной мере поглощалась всей поверхностью тела мхов.

Функцию непосредственного обеспечения растений водно-минеральным питанием, очевидно, частично приняли на себя ризоиды, которые стали образовываться на нижней, прилегающей к субстрату, стороне стебля, наряду с диффузным поступлением воды из промежутка между листостебельными побегами и субстратом. Анатомо-морфологическое преобразование части бриевых мхов в тенистых местообитаниях из акрокарпных в плеврокарпные формы в дальнейшем открыло значительные возможности для проникновения их в разнообразные, в том числе и в открытые и сухие экотопы (в силу прилегания гаметофита к субстрату).

Заслуживает особого внимания разнообразие способов прикрепления листа к стеблю у пермских мхов, так как этот признак может пролить дополнительный свет на некоторые вопросы эволюции мхов. В отличие от современных мхов с их исключительно инсертальными листьями у пермских мхов также имелись формы с аффиксальными и черешковыми листьями. Здесь конвергенция гаметофора мхов со спорофитом не просто сосудистых растений, а их наиболее прогрессивной группой – покрытосеменными проявляется не только в черешковости, но и более « продвинутом» признаке – сидячелистности (аффиксальности). Сюда добавляется ветвистость жилки у некоторых пермских мхов и наличие некоего подобия придаточных корней – «ризоидофоров». Все это как бы эволюционные шаги в сторону морфологии покрытосеменных, хотя

эти признаки впоследствии, возможно, были полностью или почти полностью утрачены. Здесь уместно привести мнение Е.Ф. Молевича (1972), что прогрессивное развитие таких групп организмов, как птицы, мохообразные, цветковые растения, шло в направлении «соматической редукции», т.е. их предковые формы обладали значительно более сложной морфологической организацией.

Мхи, будучи, скорее всего, мезофитными по происхождению, не случайно отчасти конвергируют (проявляют параллелизм морфологического плана) именно с такими, по всей вероятности, также мезофитными по генезису группами как покрытосеменные и некоторые споровые трахеофиты. Эта конвергенция в какой-то мере затрагивает и основные хромосомные числа. Голосеменные же, характеризующиеся повышенной специализированностью, большей ксеричностью организации, уклонившаяся от мезического экологического типа группа – боковая ветвь эволюции гаплодиплонт. Их положение в системе трахеофитов отдаленно напоминает положение *Andraeopsida* в системе отдела *Bryophyta*.

В связи с упомянутыми аналогиями морфологических признаков мхов и покрытосеменных следует привести еще одно мнение. Стоунбейнер (Stoneburner, 1990) выражает несогласие с представлениями о морфологической примитивности бриофитов, хотя они анатомически просты или у них отсутствуют продвинутое по структуре и дифференцированные ткани и органы в сравнении с сосудистыми растениями. Как полагает данный автор, они, по-видимому, обладают богатством морфологических черт, имеют сложную биохимическую природу и физиологически отзывчивы к среде. Стоунбейнер заключает, что если открытые уровни «изозимных» изменений отражают полные уровни генетических изменений у бриофитов (Stoneburner et al. 1991), тогда эти изменения должны быть отражены морфологически, также как и физиологически. Структура

пермских мхов, как мы считаем, ярко свидетельствует о их морфолого-функциональной отзывчивости к внешней среде.

Виды мхов и мохообразных в целом при относительной простоте их морфологии обнаруживают такую же степень сложности, как и высшие сосудистые растения, и видообразование в природных популяциях мхов регулируется такими же цитологическими механизмами (Steere et al., 1954). В свете этих данных, а также морфологии пермских мхов трудно согласиться с тем, что гаплоидным растениям вообще присущ низкий биологический потенциал (по Абрамову, 1969; и др.).

Специально анализу вопроса о генотипической изменчивости у мохообразных в свете результатов современных экспериментальных исследований посвящена публикация Рипецкого (1992). Как отмечает этот автор, вывод о генетическом обеднении и, следовательно, низком эволюционном потенциале мохообразных сделан на том основании, что в связи с доминированием у них гаплофазы рецессивные мутации в природе сразу попадают под действие естественного отбора, и накопления скрытых рецессивов не происходит. Тем более, что у многих автополиплоидных рас и видов бриофитов полиплоидного генезиса полиплоидный гаметофит выступает как функциональный гаплоид (Cove, 1983), когда о гомологичности хромосом и гетерозиготности приходится говорить лишь по отношению к диплофазе (по Рипецкому, 1992).

Однако экспериментальные данные свидетельствуют о том, что генотипическая изменчивость составляет значительную часть общей изменчивости у отдельных видов мхов и печеночников по целому ряду морфологических и физиологических признаков (там же), т.е. уровень этой изменчивости у бриофитов оказывается существенно выше, чем ранее предполагалось. Вообще же, по Рипецкому, имеются данные о высокой степени генетической полиморфности реликтовых

растений и животных, эволюционный потенциал которых заведомо невысок (Cummis, Wyatt, 1981; Leibenguth, 1985).

Анализируя причины такого явления, Рипецкий обращает внимание, что насыщение природных популяций скрытыми рецессивами для эволюции не обязательно. При этом он ссылается на особенности эволюции представителей перепончатокрылых насекомых (по Гершензону, 1985). К тому же считается, что эволюционно эффективный уровень генетической изменчивости может быть значительно ниже традиционно предполагаемого (Allard, 1975 – цит. по Рипецкому, 1992).

Опираясь на представление Стеббинса о равновесии, устанавливаемом между частотой мутирования и отбором, действующим в гапло- и диплофазе в противоположных направлениях, и на факты наличия у некоторых мохообразных якобы типичного гаметофита при сильно измененном спорофите, Рипецкий полагает, что в гаплофазе могут накапливаться, не подвергаясь естественному отбору, мутации. Они влияют на развитие спорофита, но практически не затрагивают гаметофит, в том числе и очень важные в эволюционном отношении мутации генов, ответственных за нормальное протекание мейоза и частоту кроссинговера.

Согласно тому же автору, в процессе длительного естественного отбора мхи достигли в пределах относительной простоты организации высокого уровня приспособленности, специализации и разнообразия, в чем генетический полиморфизм, главным источником которого является аутбридинг, сыграл здесь, очевидно, первостепенную роль.

В конечном итоге Рипецкий приходит к закономерному выводу, что, судя по обширным, часто дизъюнктивным ареалам и наличию множества реликтовых форм у многих мхов (как свидетельствам замедленных темпов эволюции бриофитов – Г.Р.), запас генетической изменчивости у них служит, по-видимому, не столько эволюционным

потенциалом вида, сколько запасом его пластичности и эволюционной инерции. Примерно тот же вывод, но с акцентом на гомеостазе вида содержится в более ранней публикации Р.Т. Рипецкого и Н.А. Кит (1988).

Разделяя данные представления, мы попытаемся в связи с этим дать некоторые пояснения и уточнения. В своих суждениях Рипецкий не учитывает явную специфику строения гаметофоров части пермских ископаемых мхов, значительно более приближавшую их по характеру листостебельного расчленения к покрытосеменным, чем современные мхи, т.е. в конечном итоге морфологически «продвинутые» формы мхов выпали, а сохранились как бы более примитивные, но в действительности производные от морфологически более сложных.

Если основываться на палеоботанических свидетельствах, то мхи по времени дифференциации черешковых и сидячих листьев опередили такую наиболее продвинутую группу сосудистых растений как покрытосеменные примерно на 150 млн. лет или еще более. Следовательно, можно считать, что в общем произошло упрощение морфоструктуры гаметофора, по крайней мере, мхов. Однако значительный эволюционный потенциал мхов в отношении морфологической дифференциации основной фазы цикла развития – гаметофита – не реализовался.

Надо полагать, что причина такого хода эволюции мхов заключается в необходимости капельножидкой влаги для оплодотворения этих растений, что привело к биологической неоправданности последовательного морфологического усложнения их гаметофора. Отсюда, очевидны значительные генетические возможности мхов, которые, по-видимому, могли реализоваться в физиолого-биохимическом аспекте адаптиогенеза, что наиболее отвечает основным жизненным стратегиям мохообразных – уклонению от конкуренции и повышению степени выносливости. С

этим же связаны и более или менее мелкие размеры бриофитов, т.е. объяснять что-либо на основе самих по себе размеров тела мохообразных как первопричины едва ли оправдано.

Симптоматично сопоставление Рипецким (1992) бриофитов в генетическом отношении с некоторыми насекомыми (перепончатокрылыми), поскольку и ранее по особенностям развития мохообразные сравнивались с насекомыми (Miller, 1982). То, что насыщение природных популяций скрытыми рецессивами для эволюции не обязательно, указывает на большее разнообразие путей исторического развития различных групп органического мира, чем это представлялось ранее. Приходится избавляться от стереотипов, элементов ограниченности, механистичности в эволюционной теории, препятствующих ее прогрессу.

Вид как уникальная биологическая система, стремящаяся к максимальной степени интеграции, ко все большему совершенствованию гомеостаза (Майр, 1974), достигает этого у высших растений на основе генеративного процесса. Генетическая изменчивость при многократном повторении данного процесса накапливается неизбежно. Однако этот запас не только может использоваться как резерв для эволюции, но и создавать большую или меньшую опасность для выживания организмов, поскольку способен приводить и к отклонениям, нарушениям в ходе развития, особенно если такие рецессивы переходят в доминанты. В данном аспекте понятно, что эволюционно эффективный уровень генетической изменчивости может быть значительно ниже традиционно предполагаемого (Allard, 1975). Не случайно одним из путей эволюции, хотя и не имеющим широкого распространения, является альтернативный полиплоидизации путь уменьшения гаплоидного набора хромосом – у мохообразных – до 4, у покрытосеменных – до 3 и даже 2. Это одно из проявлений адаптациогенеза, который всегда

направлен на достижение ближних, а не отдаленных, перспективных целей.

Мохообразные, представляя гаплоидное (гаметофитное) направление развития высших растений, эволюционируют с древнейших времен иным образом, нежели диплоидное (спорофитное) направление (трахеофиты) и степень этого расхождения по морфологическим признакам в постпалеозойское время постепенно возрастала в результате широких редуционных процессов, которым вследствие специфики своей организации подверглись бриофиты (прежде всего, бриевые мхи), особенно в меловый период.

Подобно тому, как насекомые не происходят путем дегенерации от более сложных по строению тела групп животного мира, так и мохообразные едва ли оправдано считать производными от более продвинутых форм высших растений с независимым спорофитом, вплоть до папоротникообразных. Такой обратный путь эволюции очень и очень маловероятен. В частности, то, что запас генетической изменчивости у бриофитов в отличие от трахеофитов служит, скорее всего, не столько эволюционным потенциалом вида, сколько запасом его пластичности и эволюционной инерции, свидетельствует в пользу изначальной самостоятельности процесса эволюции у данной группы высших растений.

Вследствие доминирования в жизненном цикле мохообразных гаметофазы они являются уникальным объектом для познания закономерностей эволюции, поскольку у них механизмы развития выступают как бы в «чистом виде», не затемненном вторичными процессами умножения геномов, накладывающимися на первичные сложнейшим образом, хотя и у мохообразных гаметофиты многих таксонов имеют полиплоидную природу, но тем не менее и они выступают как функциональные гаплоиды.

Спорофит у бриофитов в связи с постоянной зависимостью от

родительского гаметофита и относительной кратковременности существования едва ли имеет такое решающее значение в ходе эволюции, как у трахеофитов (диплоидных растений). У мохообразных роль спорофита в большей мере сводится к поддержанию степени интеграции, гомеостаза развития и генетического гомеостаза во времени и пространстве, нежели создает возможность для нового видообразования. При расширении адаптивных способностей вида сохраняется его качественная определенность и индивидуальность. Ни один вид не остается, конечно, неизменным в геологическом масштабе времени, иначе бы он был обречен на вымирание.

Длительное существование вида (особенно широко проявляющееся у бриофитов) несмотря на все эколого-климатические и ценогические изменения экзогенной среды есть замечательное, глубинное свойство эволюционного процесса в органическом мире, отражающее преобладание органических форм в обстановке постоянной трансформации биосферы.

Представление Рипецкого, состоящее в том, что в процессе длительного естественного отбора мхи достигли в пределах относительной простоты организации высокого уровня приспособленности, специализации и разнообразия, нуждается в уточнении. Здесь, скорее всего, имеется ввиду гаметофор, причем лучше бы сказать не «простота организации», а известное в целом для группы ее морфологическое упрощение, но вместе с тем физиолого-биохимическое усложнение и совершенствование в смысле повышения выносливости и усиления реакции на воздействие экзогенной среды.

Использование для доказательства того, что в гаплофазе могут накапливаться, не подвергаясь естественному отбору, мутации, влияющие на развитие спорофита, но не затрагивающие гаметофит,

фактов наличия у некоторых мохообразных якобы типичного гаметофита при сильно измененном спорофите кажется нам не вполне оправданным. Во-первых, в ходе эволюции, например, и у *Archidium*, и у *Andreaea*, и у *Sphagnum* значительному преобразованию подверглись не только спорофит, но и гаметофит; во-вторых, изменения в структуре их спорофитов связаны с проявлением экстремальности экзогенной среды, которая не могла не воздействовать на обе фазы жизненного цикла; в-третьих, изменения в структуре спорофита, в протекании мейоза и частоте кроссинговера не могут регулироваться какими-либо мутациями гаметофита, а только самим же спорофитом как автономной и целостной формой развития жизненного цикла мохообразных.

На морфогенез спорофита в большей или меньшей мере (в зависимости от степени его автотрофности) влияют количество и качество поставляемых родительским гаметофитом элементов питания, но их распределение и утилизация, скорее всего, являются функциями только самого же спорофита.

Необходимо отметить, что ни одна морфоструктура не может иметь самостоятельного значения, а значимость ее определяется тем, насколько приемлемо она «вписывается» в общую систему растения – единого организма. Уровень организации какой-то морфоструктуры не может быть выше общего уровня организации растения, если он не способствует повышению этого общего уровня. Биологически не оправданные структуры в процессе апробации жизнеспособности организма внешней средой элиминируются естественным отбором или в противном случае деградируют и весь организм как целое.

Под воздействием факторов экзогенной среды палеозойская линия развития мхов с черешковыми листьями, вероятно, почти полностью прекратила существование к концу ранней перми. Не позже ранней перми эта линия, как мы считаем, трансформировалась

в линию развития с аффиксальными листьями путем постепенного укорачивания черешка вплоть до образования «сидячих» листьев, прикрепленных к стеблю только черешком, т.е. в области жилки. В этой линии с дальнейшей аридизацией климата и изменением общей фитоценотической структуры растительного покрова произошло срастание основания пластинки листа со стеблем. В этом мы следуем представлению Игнатова, что инсертальные листья производны от аффиксальных.

Выработку инсертальности можно объяснить только возрастанием способности гаметофора мхов к поглощению влаги его поверхностью. В таком случае не только наличие черешка, но и аффиксальность листьев даже при наличии ушек, охватывающих стебель, осложняют осуществление в полной мере стратегии поглощения влаги поверхностью тела гаметофора, ее удержание и проведение по тканям. Наиболее соответствует реализации данной адаптивной стратегии инсертальность листьев, позволяя более надежно удерживать влагу при основании листа и продуктивно ее использовать, осуществлять водообмен клеток. Морфофункциональное обеспечение этой стратегии, вероятно, привело в конце концов, в частности, и к утрате «ризидофоров» у тех мхов, у которых они еще образовывались в поздней перми.

Относительно наибольшая степень автономии спорофита от гаметофита у *Bryopsida* среди мхов позволяет предпочесть предположение о наличии у ископаемых пермских мхов Ангариды бриоидного типа строения спорофита. Такая продвинутость черт организации спорофита, надо полагать, отвечала, например, аффиксальности листьев и не менее их предшествующей черешковости, когда степень автономности спорофита могла быть еще большей.

Исходя из наличия у некоторых верхнепермских мхов наряду с

аффиксальными листьями отдельных редуцированных черешковых листьев, предполагаем, что хотя бы в ранней перми заметное место во флоре мхов могла занимать их особая группа, не имеющая аналога среди рецентных *Bryopsida*.

Базируясь на признаках организации одной из крупных групп мхов (с аффиксальными листьями), известных из верхов нижней перми и верхней перми Ангариды (*Intia*, *Uskattia*, *Salairia*, *Kosjunia*, *Junjagia* и особенно *Protosphagnum*), а также современных *Polytrichales* и *Mniaceae* (с инсертальными листьями), допустима следующая реконструкция гипотетической своеобразной группы из состава флоры нижнепермских мхов. Это были, скорее всего, сравнительно крупные акрокарпные растения (больших габаритов, чем современные мхи, и, пожалуй, сопоставимые по величине только с представителями рода *Dawsonia*) со спиральным листорасположением и слабо вильчато ветвистым или простым стеблем.

Листья у них, по нашей реконструкции, состояли из довольно крупной и цельной, скорее всего, окаймленной по краю более узкими клетками пластинки, образованной короткими или несильно удлинненными клетками, с преимущественно утолщенными стенками. Листовая пластинка предположительно была снабжена сильной жилкой, обыкновенно с боковыми ответвлениями. Жилка внизу переходила в еще более мощный черешок, проводящий пучок которого должен был соединяться с развитым центральным пучком стебля, не уступавшим, по крайней мере, в степени дифференциации проводящему пучку наиболее крупных представителей порядка *Polytrichales* рецентных мхов.

Эти палеозойские мхи могли закрепляться на субстрате подобно современным политриховым. Нитевидная ветвистая протонема была, видимо, дифференцирована, как и у политриховых и других бриевых

мхов, на хлоронему и каулонему. Листостебельные побеги должна была покрывать восковая кутикула, препятствовавшая сильной потере влаги через поверхность тела, но вместе с тем и, возможно, затруднявшая поглощение ее из осадков и туманов этой же поверхностью.

Спорофит мог состоять из стопы, хорошо развитой прочной ножки и довольно крупной коробочки, защищенной до момента созревания спор достаточно крупным колпачком (параллель с *Polytrichum*). До созревания спор спорофит, скорее всего, отличался способностью к активной ассимиляции, по крайней мере, в верхней части. Это, как мы считаем, обеспечивалось развитой хлорофиллоносной тканью стенки спорофита с нормально функционирующей системой многочисленных устьиц, однотипных с теми, которые присущи, например, спорогону *Polytrichum*. Спорогенная ткань окружала цилиндрическую центральную колонку, как у *Mniaceae*. Перистом, по всей вероятности, был артродонтным, простым, состоял из одного ряда зубцов. Побеги данных мхов, видимо, образовывали рыхлые, но довольно обширные дерновины на почве во влажных или сырых лесах. Эти мхи проникали, вероятно, и в заболоченные места.

Предположительно заболачивание кордаитовых лесов привело к тому, что процесс выработки «сфагнового» диморфизма клеток пластинки листа затронул в известной мере и эту группу мхов в ранней перми и мог протекать отчасти параллельно с трансформацией черешковых листьев в аффиксальные во второй половине ранней перми.

Указанная своеобразная группа мхов с черешковыми листьями дифференцировалась, по крайней мере, в районе Ангариды. В Гондване пока производные от нее формы неизвестны.

Предположительно древние *Polytrichales* формировались

параллельно и независимо в Лавразии и Гондване. Во всяком случае, из верхнего карбона Западной Европы известны остатки политриховидных растений: *Muscites polytrichaceus* (Renault et Zeiller, 1988) и, возможно, *M. bertrandii* (Lignier, 1914). Они, пожалуй, не менее древние, чем пермские мхи с черешковыми листьями.

Следует упомянуть, что анеуплоиды найдены у представителей всех семейств современных бриевых мхов, кроме семейства *Polytrichaceae* (Данилкив, 1978). При основном числе хромосом $x = 7$ зачастую и $n = 7$ или же кратно этому числу ($n = 14, 21$). Как следует из нашего нижеизложенного представления, $n = 7$ является исходным для мхов и сохранение его или 2 – 3-кратное увеличение без нарушения $x = 7$ может указывать на чрезвычайно древние генетические связи политриховых мхов и удержание в наибольшей степени признаков организации анцестральных, но исторически очень рано продвинувшихся, форм. Возможно, сцепление генов в их геномах таково, что противостоит каким-либо радикальным изменениям генотипа, причем, по-видимому, все же иногда возникающие анеуплоиды элиминируются как нежизнеспособные.

Оценивая спектр форм *Bryopsida* в позднем палеозое, следует упомянуть слова Любищева (1982), что согласно огромному количеству фактов очень часто в начале возникновения какого-либо органа у родственных форм возникает огромное разнообразие, не сводимое к одному прототипу. По мнению Мейена (1978, 1988), эволюцию можно представить скорее не как проявление разнообразия на месте однообразия, а как преобразование одного разнообразия в другое. Согласно представлениям Мамкаева (1968), на заре формирования групп (а также при возникновении новообразований) рамки, ограничивающие изменчивость, оказываются широкими, благодаря чему и происходят крупные морфологические изменения. Х.И. Каллак (1980) указывает, что по мере развития автономии

биосферы ограничивались и ее эволюционные потенции – самые крупные эволюционные преобразования произошли на заре жизни.

Ю.Г. Гор (1979) обращает внимание, что в замкнутых устойчивых палеоэкосистемах Анагариды и Гондваны ранней перми (кордаитовые и глоссоптерисовые леса имели очень большие и довольно постоянные ареалы с высокой степенью «помехоустойчивости») отмечаются самые замедленные темпы эволюции. Для истории развития позднепермской ангарской флоры неустойчивой палеоподэкосистемы сложной палеоэкосистемы была характерна такая ситуация, при которой наиболее высокими темпами эволюции должны были характеризоваться роды и виды, ареалы которых полуизолированы или временами полностью изолированы один от другого.

Основываясь, в частности, на изучении пермских ископаемых мхов, можно допустить, что, по крайней мере, на Ангариде кордаитовые и другие пермские дендроценозы в значительной мере продолжали удерживать свои позиции и на протяжении некоторого и, пожалуй, продолжительного отрезка времени и в поздней перми. Видимо, благодаря столь длительной устойчивости кордаитовых лесов, в местах их заболачивания сложились исключительно благоприятные возможности не только для захоронения, но и сохранения в погребенном состоянии пермских мхов. Вообще же вероятность этой «консервации» остатков в перми оказалась наиболее велика.

Судя по всему, у первичных бриевых мхов именно в ранней перми наблюдался самый сильный «всплеск» формообразования в отличие от той замедленности эволюции в это время сосудистых растений, которую отмечает Гор. Крупные подвижки в составе и структуре сообществ с господством трахеофитов в позднем карбоне – начале перми, возможно, и создали наряду с климатическими

изменениями благоприятную обстановку для мощного процесса формообразования у позднепалеозойских *Bryopsida*.

Предположительно крупные формы бриевых мхов в позднем палеозое как бы отвечали общей крупногабаритности представителей папоротниковидных, плауновидных, членистостебельных и других споровых компонентов карбоновых фитоценозов в условиях оптимального климата и отсутствия жесткой конкуренции в то время. Однако согласно хронологии появления различных в экологическом аспекте мхов в палеоботанической летописи позднего палеозоя, «гигантизм» бриевых мхов, скорее всего, проявился лишь начиная с нижней перми, когда произошла широкая экспансия голосеменных.

Очень древняя датировка проявлений редукции стелы у части риниофитов (средний и нижний девон и даже силур) как адаптивная реакция на определенные условия местообитания, связанные с особенностью влагообеспечения, дает достаточное основание предполагать и о наличии этого процесса в палеозое у мохообразных, учитывая к тому же преобладание в цикле развития у первых спорофита, а у вторых гаметофита. У мхов данный процесс, пожалуй, отставал во времени и не носил столь глубокого характера, как у других бриофитов, если не считать сфагнов.

Как мы полагаем, в ранней перми во время становления и стабилизации основных признаков спорофита бриевых мхов эндогидрическая проводящая система у них получила максимальное развитие, о чем свидетельствуют формы с черешковыми листьями. Хотя известная степень развития такой системы могла иметь место и раньше, в карбоне, особенно нижнем.

Однако уже в нижней перми мог активизироваться процесс перехода к более выраженной пойкилогидричности, влагообеспечению за счет поглощения ее всей поверхностью тела при одновременной редукции у многих форм эндогидрической системы.

Это происходило на фоне перехода от мягкого и влажного климата к более засушливому (аридизации).

Как отмечает Миллер (Miller, 1979), в пермо-триасе климат изменился к гораздо более сухому, средиземноморскому и пустынному, что нанесло большой ущерб многообразию палеозойской флоры мхов. Следует предположить, что флора мхов Ангариды почти до конца перми испытывала наименьший ущерб от изменений климата на планете.

К концу перми, возможно, в связи с нараставшей аридизацией климата многие повышено требовательные к влажности местообитаний мхи выпали, в том числе в основном исчезли и формы с четко выраженной «протосфагнувой» структурой листа.

Бриевые мхи в связи с аридизацией в поздней перми – раннем триасе и их юрская история. В позднепермскую эпоху произошло глобальное повышение температуры, нарастание аридизации, хотя в Евразийской области она началась еще в ранней перми. Это обусловило формирование экологической обстановки сильно контрастирующей в конечном итоге с прежней, что не могло не вызвать коренной трансформации в структуре и составе растительного покрова весьма обширной территории Пангеи. Действительно, судя по палеоботаническим свидетельствам (Вахрамеев, 1966; Мейен, 1969, 1984), в конце перми типичные растительные сообщества, свойственные для карбона и первой половины перми деградируют; дольше удерживают свои позиции кордаиты и начинают появляться характерные для мезозоя голосеменные – хвойные, гинкговые, саговниковые, цикадофитовые.

Усилившаяся дифференциация климата, его аридизация в поздней перми – раннем триасе имела, вероятно, существенное значение для последующего хода филогенеза мхов. Это изменение

климата должно было привести, по предположению Миллера (Miller, 1979), к массовому вымиранию мезофитных мхов, которые не сумели адаптироваться, хотя некоторые из них нашли подходящие микроэкоотопы, где и сохранились. Он указывает на наличие доказательства, что только южная часть Южной Америки, Южная Африка, Южная Индия и часть Антарктики имели мезофитный или прохладный климат в течение пермо-триасовых пустынных эпизодов. По его мнению, современное распространение систематически изолированных групп мхов и, более убедительно, печеночников отражает огромное воздействие иссушения земель за пределами территории, где процветала глоссоптерисовая флора.

Вместе с тем, надо полагать, такое изменение климата могло побудить и дальнейшую дивергенцию бриевых мхов (в частности, в основном подверглись элиминации формы с перистоветвистой жилкой листа) с вычленением ряда отдельных систематических групп (кроме высокоспециализированных форм, возникновение которых относится, скорее всего, к меловому периоду и раннетретичному времени). В более широком плане дивергенция исходных форм бриевых мхов и их древнейших таксонов, по-видимому, происходила уже с карбона.

При всех глубоких изменениях в составе флоры мхов в мезозое, трансформации ряда признаков организации их гаметофита, сходный с присущим сфагнам диморфизм клеток листа в той или иной мере обнаруживается у некоторых бриевых мхов и в триасе. Как уже отмечалось по литературным данным, эти мхи из триасовых отложений Индии и Южной Африки, по всей видимости, плеврокарпные.

Такой феномен наличия у одних и тех же организмов казалось бы совершенно несовместимых признаков двух различных направлений генезиса (явной плеврокарпности, с одной стороны, и

диморфизма клеток листа, присущего «протосфагновым» мхам, с другой) в действительности, вероятно, лишь один из «экспериментов природы», впоследствии отбракованных естественным отбором. То, что «протосфагновые» черты отмечаются даже у триасовых выразительно плеврокарпных мхов, косвенно свидетельствует о весьма широком развитии данного явления у акрокарпных мхов (хотя бы в перми), которые подобно представителям рода *Sphagnum* имеют вертикальный стебель. Это уникальное сочетание признаков указывает также и на то, что пермские и даже триасовые плеврокарпные мхи еще не утратили некоторые потенции, свойственные пермским акрокарпным мхам и тем более их предшественникам.

Из наличия же перистого ветвления стебля у вышеупомянутых триасовых мхов вовсе не вытекает, что они ближе филогенетически к сфагновым мхам, для которых характерно обильное образование боковых ветвей. У анцестральных форм сфагнов, скорее всего, первоначально был габитус, напоминающий «протосфагновые мхи» пермского периода, т.е. без бокового ветвления стебля. Развитие своеобразной системы ветвей двоякого характера расположения относительно стебля должно рассматриваться как один из последующих эволюционных шагов в выработке присущего сфагнам габитуса на основе инициально простых или вильчато разветвленных прямостоячих побегов.

Обнаружение плеврокарпных мхов с наличием клеточного диморфизма «протосфагнового» характера в триасовых отложениях Южной Африки и Индии, как и пермских мхов в отложениях Антарктиды, в какой-то мере указывает на возможность распространения и собственно «протосфагновых» акрокарпных мхов в перми не только Анагарида, но и Гондваны и к тому же, быть может, еще позже, в начале триаса.

Допустимо предположение, что и в триасе на Гондване имелись условия для возникновения «протосфагнового» диморфизма листьев у *Bryopsida*. При всем отличии плеврокарпных мхов от акрокарпных и их производности от последних не исключено, что конвергенция триасовых плеврокарпных мхов по характеру дифференциации клеточной сети листа с «протосфагновыми» (acroкарпными) вызвана в известной мере сходной с обоих случаях экологической обстановкой. Это означает, что у части соответствующих плеврокарпных мхов триасовой флоры произошло значительное изменение характера местообитаний относительно анцестральных их форм, т.е. проявился известный элемент застойности увлажнения и осложнения в обеспечении элементами питания при одновременном осветлении местообитания.

Сравнение морфоструктур гаметофоров ископаемых пермских мхов и рецентных *Bryopsida* практически не оставляет сомнения в том, что все известные к настоящему времени ископаемые пермские мхи следует относить к этому классу, поскольку дивергенция внутри него тогда уже зашла достаточно далеко.

Наличие среди пермских мхов своеобразных, впоследствии исчезнувших групп указывает лишь на сильный «всплеск» формообразовательных процессов в перми, когда вместе с тем появился ряд форм, которые в значительной мере проявляли морфологическое сходство с теми или иными таксонами современных *Bryopsida*. Это, вероятно, следствие «волны» адаптивной радиации с участием гибридизационных процессов, последовавшей за дифференциацией основных черт организации *Bryopsida*, открывшей новые возможности для экологической экспансии мхов при наличии определенного благоприятного для них комплекса сложившихся к тому времени условий среды.

Вообще неравномерность хода эволюции многие авторы

связывают со значительными геологическими изменениями на планете. Например, согласно Невелл (Newell, 1963 – цит. по Красилову, 1977), появление высших таксонов приурочено к определенным периодам геологической истории. Особенно отчетливо такие периоды выражены в эволюции растений (вторая половина девона, пермь – начало триаса, мел и миоцен).

Как отмечает Л.И. Салоп (1977), революционные события в истории биоса (по палеонтологическим данным) приходились на заключительные этапы ордовикского, девонского, каменноугольного и других периодов, что увязывается с эпохами резкого похолодания климата. Этот автор полагает, что наиболее важен для ускорения эволюции организмов характер взаимосвязи усиливающейся ионизирующей радиации и резкого похолодания климата (вызываемых вспышками Сверхновых в окрестностях Солнечной системы), опосредуемых биосом. Хотя Л.П. Татаринов (1987а) указывает на отсутствие строгого соответствия моментов появления новых групп организмов с соответствующими изменениями в климате и атмосфере Земли. Он не без основания предпочитает представление о многофакторной обусловленности массовых вымираний, указывая, что в большинстве случаев правильнее говорить лишь о сдерживающем влиянии старых групп на экспансию новых.

Окончательно оценивая таксономическое положение ископаемых пермских мхов, следует отметить, что по морфоструктуре они несравненно более близки к рецентным *Bryopsida*, чем последние к *Sphagnopsida*. Филогенетическое расстояние между этими подклассами еще более увеличивают *Andreaeopsida* с их специфическими по способу вскрытия для мхов коробочками. Однако, например, относительное сходство типов организации коробочек такакиевых и андреевых указывает на большую независимость эволюции спорофита от родительского гаметофита.

Нет сомнения, что формирование основных черт организации спорофита у ряда групп мхов, даже в пределах *Bryopsida*, происходило параллельно и далеко не всегда синхронно. У *Bryopsida* это могло иметь место от карбона до ранней перми включительно.

При однотипности древней группы первенцев мхов их дивергенцию, несомненно, определяла та или иная адаптивная зона. Здесь следует упомянуть справедливое мнение Красилова (1986), что высшие таксоны традиционной классификации живых организмов представляют собой более или менее хорошо очерченные адаптивные типы (голосеменные, покрытосеменные и другие), которые и знаменуют освоение той или иной адаптивной зоны. Относительно мхов, по нашему представлению, подобными адаптивными типами можно считать классы *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Andreaebryopsida* и *Bryopsida*. Из них адаптивная зона *Bryopsida* перекрывает таковую *Andreaeopsida* в связи с более продолжительным удержанием первыми признаков строения общего предка по структуре гаметофита и, следовательно, исторически более поздней узкой специализации.

Развитие бриевых мхов мы особенно связываем с сообществами, в которых существенную роль играли голосеменные, начиная с карбона и до того времени, когда появляются покрытосеменные, получившие широкое распространение, и даже позже.

В лесах с преобладанием мезозойских голосеменных в связи с аридизацией в поздней перми – раннем триасе, по-видимому, происходила в известной мере ксерофитизация ряда представителей бриевых мхов, хотя такой процесс мог проявляться и ранее – в перми и еще ранее – в карбоне. В этой связи у очень многих бриевых мхов (как и в результате перехода к плеврокарпности) в ущерб эндогидричности возрастала пойкилогидричность, т.е. функции специализированного проводящего пучка все более переходили у ряда

форм непосредственно к низшему уровню интеграции живого, входящего в систему вида, ко всем клеткам организма. Как отмечает Ф.З. Меерсон (1973 – цит. по Шварцу, 1980), развитие адаптационных изменений на уровне клеток порождает восходящее влияние, меняющее архитектуру адаптационного процесса в направлении максимальной экономии ресурсов.

Согласно С.С. Шварцу (1980), борьба за экономичность работы организма является главным фактором, определяющим прогресс филогенетических адаптаций. У мхов усиление функциональной ответственности и реакции клеток на фактор влажности среды привело к снижению затрат энергии, необходимой для жизнедеятельности в условиях резкого колебания показателя влажности среды, что способствовало наряду с некоторыми редуцированными процессами сохранению жизнеспособности соответствующих видов в значительно уклонившейся от первоначальной экологической обстановке.

Отмеченный морфогенез бриевых мхов происходил не только в горных, но и равнинных лесах, поскольку в связи с вышеуказанными климатическими изменениями, начиная с позднего триаса, предположительно вновь произошло более или менее широкое распространение мхов, проникновение в различные местообитания не только бриевых, но также сфагновых и андреевых.

В период наивысшей гумидизации климата в мезозое, вероятно, дифференцировались некоторые новые порядки и ряд семейств бриевых мхов. Уже тогда, как мы допускаем, отдельные представители бриевых мхов могли перейти к эпифитизму, о чем, хотя и не вполне достоверно, свидетельствует нахождение в отложениях триаса формы, напоминающей представителей семейства *Leucodontaceae*.

Пожалуй, более успешно плеврокарпные бриевые мхи в триасе-

юре могли заселять гниющую древесину голосеменных при достаточной влажности местообитаний, подчас вместе с некоторыми юнгерманниевыми печеночниками. Вполне они могли произрастать и на затененных, покрытых гумусом, скально-каменистых субстратах.

В поздней юре в связи с сильной аридизацией обширных территорий (абсолютным господством резко выраженных засушливых условий) многие формы мхов и тем более юнгерманниевых печеночников, скорее всего, подверглись элиминации, но значительная часть адаптировалась, претерпев дальнейшую ксерофитизацию, хотя во влажных рефугиумах и районах должен был сохраниться и ряд гигрофитных бриофитов. Уже тогда могли распространиться бриевые мхи с постоянной, значительно развитой протонемой, частично замещавшей листостебельные гаметофоры, а также не исключено появление однолетних, эфемеральных жизненных форм.

Бриевые мхи в связи с распространением покрытосеменных и климатическими изменениями в меловом периоде. Новый важный этап в эволюции бриевых мхов следует связывать с покрытосеменными. Широкое расселение последних, несомненно, оказало мощное воздействие на бриофиты как путем резкого усиления конкурентного давления на них, так и посредством создания большого разнообразия новых местообитаний. Однако и сама по себе гумидизация климата в раннем мелу должна была способствовать активному расселению и дальнейшей дифференциации бриевых, а также других мхов.

Согласно Салопу (1977), в течение мелового периода отмечаются две эпохи сильного понижения среднегодовой температуры – в аптеальбе и в маастрихе (115 и 75 млн лет назад). Он указывает, что вообще меловый период и главным образом его вторая

половина отличаются частыми колебаниями температур моря и заметно выраженной климатической зональностью.

Похолодание, начавшееся в раннем мелу, особенно резко проявилось в середине и в конце мела, при быстром увеличении разнообразия и территориальной экспансии покрытосеменных, хотя анализ характеристик флор цветковых растений древней суши, проведенный Чанг Ханг-та (Chang Hang-ta, 1968) в связи с климатическими и геологическими изменениями на материках в период мезозоя, позволяет предполагать, что эти растения появились уже в нижнем триасе. Более того, дивергенция семенных растений на голосеменные и предков покрытосеменных могла произойти еще на границе девона и карбона (по Троицкому, Антонову, 1991).

Распространение цветковых в меловом периоде, по мнению Красилова (1985), было составной и, пожалуй, не самой заметной частью общей реакции растительности. Цветковые превратились в доминирующую группу лишь в самом конце мелового периода. В позднем мелу, согласно Красилову, лесными доминантами везде, кроме, может быть, экваториальной зоны, были хвойные (сравнение по числу видов не показательно: растения, у которых видообразование идет за счет аллоплоидии и хромосомных перестроек, как у папоротников и цветковых, всегда богаче видами, чем хвойные, независимо от экологического статуса). В этой связи воздействие покрытосеменных на бриевые мхи (и другие мохообразные) стало высоко значимым, быть может, только в конце мелового периода.

По всей вероятности, происходившие в юре и мелу изменения климатической обстановки наряду с сильной трансформацией структуры и состава растительного покрова, имея в виду гаплодиплонты (трахеофиты), не могло не отразиться самым существенным образом на мохообразных, особенно на мхах, со времени появления голосеменных. Это проявлялось в зависимости от

того, в какой степени оказались преобразованными прежние местообитания бриофитов и какой спектр новых для них микроэкоотопов сложился к концу мезозоя.

Бриевые мхи, предположительно достигшие к меловому периоду значительного дальнейшего расширения адаптивных возможностей и устойчивости к воздействию факторов экзогенной среды (при отсутствии у преобладающего большинства их форм узкой специализации) и произраставшие ранее преимущественно на почве (хотя реже они могли встречаться и на гнилом валежнике, а также на выступающих из почвы корнях деревьев, основаниях стволов и затененных, покрытых гумусом камнях и скалах) в составе лесных сообществ с преобладанием голосеменных в связи с формированием ценозов при доминировании или значительном участии различных покрытосеменных, вероятно, испытывали все усиливающееся конкурентное давление с их стороны.

Вместе с тем цветковые, проникнув в самые различные местообитания, обусловили возникновение, как уже отмечалось, большого разнообразия местообитаний, ставших пригодными для освоения бриевыми мхами, по нашему предположению, преимущественно в связи с вытеснением их из состава живого напочвенного покрова. В этом аспекте следует учитывать уже ранее в мелу широкое распространение среди покрытосеменных кустарниковых и травянистых (неотенических – Г.Р.) жизненных форм (Axel-Gunther, 1984), что обуславливало формирование в ряде случаев сложных многокомпонентных растительных сообществ.

Согласно Шварцу (1980), исследовавшему зоологические объекты, стимулы к процессу освоения новых экониш возникают лишь в сложных, богатых видами, сообществах. Далее он отмечает, что только в этих условиях обостренная конкуренция вынуждает животных занять наиболее выгодную позицию в экосистеме.

По нашему мнению, подобного рода стимулы проявляются и у растений, в частности, у бриофитов. Такой, как указано выше, «наиболее выгодной позицией» в отношении бриевых мхов, принимая во внимание их основные жизненные стратегии (сходные у всех бриофитов), оказывается в основном освоение более или менее неблагоприятных для поселения покрытосеменных местообитаний. Однако существует и иной вариант, когда новая экониша возникает за счет трансформации предшествующей (под влиянием климатических изменений или сукцессионного процесса). Тогда освоение ее может происходить и в условиях деградации прежнего растительного покрова, как это показано на примере андреевых и сфагновых мхов, но касается также и бриевых мхов.

Заселение бриевыми мхами созданных покрытосеменными микроэкотопов способствовало активным формообразовательным процессам, широкой дивергенции этих мхов, что реализовалось в трансформации и специализации не только их гаметофора, но и спорогона.

Формообразованию среди бриевых мхов, вероятно, способствовало расхождение и тем самым изоляция материков в меловом периоде, сопровождавшиеся и изменением на них климатической обстановки, после начавшегося еще в юре раскола единого суперконтинента Пангеи.

Бриевые мхи (кроме подвергшихся элиминации их форм), уклоняясь от конкуренции, могли уже в мелу освоить экстремальные для них в той или иной мере местообитания – стволы и ветви деревьев и кустарников, полуоткрытые и открытые участки с обнаженной почвой и грунтом, а затем также камни и скалы при открытой экспозиции.

Косвенным свидетельством геологически не очень древнего освоения бриевыми мхами таких местообитаний с осложненным

экологическим режимом, как кора деревьев, открытые скалы и камни, аридные экотопы, является отсутствие примитивных признаков в их организации при вторичном, адаптивном характере ксероморфных черт присущей им структуры (по Vitt, 1981). Это становится особенно явственным при сопоставлении по адаптивным особенностям высокоспециализированных эпилитных бриевых мхов с андреевыми, представляющими собой архаичную, по экологической определенности довольно узкоспециализированную группу.

В отсутствие каких-либо древних ископаемых свидетельств считаем возможным предположить, что большого временного разрыва между переходом к эпифитному и эпилитному образу жизни у бриевых мхов не было, учитывая побуждающие к этому факторы и степень их неблагоприятности для мхов, хотя эпифитный образ жизни как органически связанный с лесными местообитаниями все же, быть может, предшествовал эпилитному (петрофитному). Данное предположение в какой-то мере подкрепляется определенным экологическим сходством коры и камней как субстратов для мхов, особенно в экстремальных, наиболее ксерических экотопах. Не случайно мхи, встречающиеся в крайних ксерических условиях на скалах и деревьях, часто имеют, как отмечает Витт (Vitt, 1981), сходный внешний облик. Вообще же многие физические признаки являются общими для местообитаний эпифитов и эпилитов, на что указывают, в частности, Л.В. Бардунов (1961) и Витт (Vitt, 1981).

Как подчеркивается (Pocs, 1982), существенные различия, обнаруживающиеся в температурных областях между обитающими на коре и скалах видами бриофитов, или между бриевой растительностью основных и кислых скал, не очевидны в тропиках. Здесь многие коровые виды встречаются на скалах и имеется ограниченное число видов, определенно являющихся кальцефильными или кальцефобными на скальных местообитаниях.

Однако поселение эпифитов на затененных, влажных скалах и камнях в дождевых тропических лесах еще не означает превращения их в эпилиты, поскольку здесь способны произрастать и бриофиты других экологических групп. Более показателен переход ряда эпифитных мхов в выражено континентальных районах к исключительно эпилитному образу жизни, примеры чего приводят Бардунов (1961, 1965, 1969, 1974), Пииппо (Piippo, 1982) и др.

В принципе эпифитизм вполне может приводить к эпилитному образу жизни, поскольку при открытой экспозиции на камнях, но при пониженных температурах в условиях прикрытия зимой снегом мхи избегают иссушительного стресса, которому в тех же районах они подвергаются на стволах деревьев. Однако, как мы считаем, эпифитизм вовсе не единственный путь, приводящий к возникновению эпилитных форм. Эпилитами могут становиться и напочвенные бриофиты. Представляется вероятным, что, например, андреевые мхи еще в карбоне или еще ранее произошли от напочвенных предшественников, обитавших в лесных ценозах.

Широкий переход к эпифитному образу жизни, по нашему мнению, следует отнести к верхнему мелу, но особенно к концу мела, когда покрытосеменные превратились в доминирующую группу (по Красилову). Достигнутый бриевыми мхами к этому времени, вероятно, относительно высокий уровень морфофизиологической организации привел к возникновению широких преадаптивных возможностей, что позволило данным бриофитам выработать как разнообразные эпифитные, так и позднее эпилитные формы. При этом последние хорошо приспособились к криоксерофильным или термоксерофильным условиям или же приобрели большую экологическую амплитуду.

Следует предположить, что переход к эпилитному образу жизни в наибольшей мере был связан с позднемеловым похолоданием,

вызавшим, надо полагать, снижение верхней границы произрастания лесной растительности в горах при широкой экспансии травянистых и кустарничковых цветковых, в результате чего мхи оказались в открытых местообитаниях, причем вытесненными с почвы на скально-каменистый субстрат.

Адаптивная иррадиация бриевых мхов в качестве эпифитов и эпилитов в связи с ксерическими условиями их местообитаний вызвала в ряде случаев новые редуccionные явления в структуре этих бриофитов. Ослабление значения субстрата как источника влаги и элементов питания привело к повышению резистентности данных мхов, изменению характера их контакта с компонентами среды, а вместе с тем к сокращению вещественно-энергетических затрат за счет редуccionии тех структур, которые снизили или утратили свою функциональную эффективность в новых эконических. Согласно Витту (Vitt, 1981), у подобных форм в ряде случаев произошло выпрямление и укорачивание коробочки, укорачивание ножки спорогона, потеря функции и деградация перистома.

Высокоспециализированные бриевые мхи – результат позднемезозойской и раннекайнозойской их эволюции. Предположительно в основном исторически поздняя специализация бриевых мхов, приведшая к широкому освоению ими разнообразных экстремальных местообитаний, произошла главным образом в позднем мелу и, особенно, в конце мела и в послемезозойское время.

По мнению Миллера (Miller, 1979), порядки *Dicranales*, *Fissidentales*, *Pottiales*, *Grimmiales*, *Orthotrichales*, *Funariales*, *Bryinae*, *Leucodontineae*, *Hypnobryales* и *Polytrichales* образовали свои многочисленные таксоны в течение мелового времени. Он отмечает, что связанный с расцветом покрытосеменных эволюционный «взрыв» формообразования привел в конечном итоге к возникновению

стольких же или даже большего количества родов и видов, чем их существовало в любое какое-либо другое время в прошлом.

С данной точкой зрения можно согласиться, учитывая, пожалуй, впервые возникшее на планете в меловом периоде такое большое разнообразие местообитаний (и стимулов к их освоению) как следствие значительного изменения фитоценотической обстановки на фоне гумидизации климата, а также, вероятно, расширившиеся к этому времени (в результате предшествующего продолжительного воздействия варьирующих условий внешней среды) адаптивные возможности бриевых мхов. Однако к меловому времени, по всей вероятности, сохранилось только одно, производное направление развития бриевых мхов – с инсертальными листьями. В результате органография бриевых мхов претерпела как бы определенное удаление от органографии продвинутых трахеофитов (кроме, в известной мере, представителей порядка *Polytrichales*).

Генеральный адаптациогенез бриевых мхов (прежде всего, широкое развитие редуционных процессов) утвердил их подчиненное положение в очень многих фитоценозах и в основном только в экстремальных экологических условиях возможность данных мхов выступать как содоминантов и даже доминантов растительных сообществ. Это явилось закономерным итогом эволюции фитоценозов на протяжении длительного геологического времени, изменения их состава и усложнения структуры.

Согласно Витт (Vitt, 1981), корреляции между местообитаниями, морфологией и географическим распространением высокоспециализированных бриевых мхов (эпифиты, эпилиты и др.) предполагают послемезозойскую их эволюцию и радиацию. Данный автор указывает, в частности, на редуцию как преобладающую тенденцию в эволюции спорофита бриевых мхов, что связано с приспособлением к экстремальным условиям.

Однако, по нашему мнению, более вероятно, что широкая эволюция таких форм в основном началась раньше – в конце мезозоя, учитывая высокую степень консерватизма мхов. В этой связи Миллер (Miller, 1979) предполагает, что по занимаемым эконишам современные мхи не сильно отличаются от мхов в прошлом (имеется в виду даже карбон), проявляя тем самым элемент физиологического консерватизма. На это еще ранее указывал и Лазаренко (1939). Такие представления, надо полагать, во многом оправданны. Мхи развиваются в какой-то мере как бы в пространстве, вне времени, судя по их морфологии в палеозое и в настоящее время. Однако оценить в историческом аспекте физиолого-биохимическую сторону адаптиогенеза очень трудно, поскольку и здесь приходится базироваться лишь на морфологических признаках в далеком прошлом.

По всей вероятности, часть представителей класса *Bryopsida* определилась в основных чертах строения гаметофита еще в карбоне. Это, надо полагать, относится, прежде всего, к тем таксонам, которые ранее других адаптировались к более ксерическим условиям, т.е. формировались в обстановке преобладающего давления г-отбора, что выразилось в их опережающей относительно других таксонов специализации. Более мезофитные представители первичных бриевых мхов имели возможность развиваться более постепенно и гармонично, но и многие формы из их числа в обстановке нарастающей аридизации к концу палеозоя (верхняя пермь) приобрели значительное сходство по морфологическим признакам вегетативного тела гаметофора с современными мхами.

Следовательно, прообраз представителей ряда порядков современных бриевых мхов в том числе и плеврокарпных, появляется, по крайней мере, в верхней перми, демонстрируя подчас удивительное морфологическое подобие с определенными

рецентными группами мхов.

Вместе с тем часть порядков и многие семейства *Bryopsida*, особенно из числа плеврокарпных мхов, вычленились, скорее всего, уже в мезозое, в первую очередь, в юре (судя по климатической обстановке в этот период, которая в известной мере напоминала пермь, хотя и без предшествующего оледенения), преимущественно средней и верхней. Как и в поздней перми, в конце юрского периода значительная часть мезофильных таксонов могла подвергнуться элиминации.

Периодические существенные климатические изменения совместно с тектоническими явлениями, дрейфом материков и преобразованиями в растительном покрове, конечно же, отражались и на мхах. Если с морфологической стороны определяющей тенденцией следует считать редуccionные процессы, ведущие в значительной мере к минимизации и упрощению анатомо-морфологических признаков организации на пути перехода от сравнительно выраженной эктогидричности к пойкилогидричности, то физиолого-биохимическая сторона адаптациогенеза бриевых мхов также должна была трансформироваться, но особенности этой трансформации менее ясны.

Несомненно, все большее усиление пойкилогидричности определяло и физиолого-биохимический адаптациогенез. Очевидно, чем ощутимее проявлялось давление г-отбора, тем более глубокие изменения у мезофитных форм претерпевал данный адаптациогенез. Резкое понижение жизненной активности при неблагоприятных условиях (иссушительный стресс) стало сменяться повышено экспрессивной реакцией, направленной на максимально быстрое использование наступающих, зачастую кратковременных, благоприятных экологических условий. Этим достигается, в частности, значительное расширение экологического диапазона

соответствующих таксонов и возрастает степень независимости от случайных отклонений показателей факторов внешней среды.

Во всяком случае бриевые мхи к концу мезозоя, быть может, являлись более подготовленными (преадаптированными) к значительным изменениям в климатической и фитоценотической обстановке в меловом периоде, чем геологически ранее (в палеозое, триасе и юре). В результате на фоне неоднократной гумидизации климата и фитоценотической трансформации в этот период бриевые мхи оказались в состоянии освоить значительно более широкий спектр местообитаний, чем когда-либо прежде. К тому же ранее и не было столь разнообразных местообитаний и побуждающих к их освоению факторов.

Процессы повышения резистентности бриофитов в ходе исторического развития, по нашему мнению, могут очень отдаленно моделироваться в эксперименте. Например, кратковременное медленное ежедневное подсушивание *Tortula ruralis* (*Syntrichia ruralis*) в течение нескольких суток повышает устойчивость этого мха к высушиванию. Проводившие данные эксперименты Сконбек и Бьюли (Schonbeck, Bewley, 1981a, 1981b) считают такое явление следствием стимулирования каких-то процессов, которые вызывает подсушивание. Скорее всего, оно имеет биохимическую основу.

Следует отметить, что Миллер (Miller, 1979) хотя и указывает порядки *Bryopsida*, которые, по его предположению, образовали свои многочисленные таксоны в течение мелового времени, но не уточняет времени возникновения самих этих порядков и подпорядков. Между тем они, как мы считаем, произошли далеко не синхронно. По крайней мере, порядки *Polytrichales*, *Dicranales*, быть может, дифференцировались не позже перми – начала триаса, то же, видимо, относится и к порядкам *Eubryales*, *Tetraphidales*, *Isobryales* и некоторым другим. Не позже верхней юры, по-видимому, возникли

порядок *Funariales*, семейства *Amblystegiaceae* порядок *Hypnobryales* и другие.

Поздне меловый генезис может иметь порядок *Grimmiales*, а также семейства *Orthotrichaceae*, *Leucodontaceae*, *Neckeraceae*, *Brachytheciaceae*, *Thuidiaceae*, *Hypnaceae* и другие.

Семейство *Bryaceae*, которое считают предположительно производным от *Mniaceae*, вероятно, имеет меловый генезис, когда для его представителей сложились, скорее всего, благоприятные условия, а также возникли достаточные для этого побудительные факторы.

Основное формообразование бриевых мхов в меловом периоде происходило, надо полагать, преимущественно в горных дождевых тропических лесах (но они могли проникать и в равнинные тропические леса), в равнинных и горных субтропических и умеренных (умеренных) лесных сообществах. В аридных областях в это время могли развиваться ксероморфные бриофиты, имевшие наибольшую преобладание с позднеюрскими ксерическими формами.

Новейшие системы интегрируют морфологические и молекулярные данные и больше базируются на последних. Это касается и класса *Bryopsida*, который включает подкласс *Hypnidae* – порядки *Hypnales* (4400 видов), *Hookeriales* (750 видов), *Ptychomniales* (100 видов), а также серии семейств порядка *Rhizogoniales*, относящегося к подклассу *Bryidae*. Анализ отдельных областей хлоропластного генома ведет к выводу, что диверсификация плеврокарпных мхов происходила очень быстро (Troitsky et al., 2007).

Renzaglia et al. (2007) отмечают, что значительные нерешенные вопросы относительно филогении мхов даже при интенсивном молекулярном анализе по-прежнему состоят в том, что являются ли или нет *Sphagnum* и *Takakia* кладой, содержащей их обеих. Это

наиболее ранние дивергентные линии существующих мхов. Ключ к новой информации из неожиданного источника может лежать, по мнению этих авторов, в дальнейшей работе с пермскими ископаемыми ансамблями из России, которые содержат прекрасно сохранившиеся *Protosphagnales* (Neuberg, 1960).

На основе изучения восьми генов, репрезентирующих митохондриальный, пластидный и ядерный геномы (Cox et al., 2004) заключили, что *Sphagnum* и *Takakia* образуют кладу сестринскую ко всем остальным мхам. Тесная связь между ними как будто бы разрешается также из нуклеотидной последовательности (Hedderson et al., 1998; Newton et al., 2000) и Juatsentyuk; 2000), хотя Ньютон не может идентифицировать какую-либо морфологическую синапоморфию, объединяющую оба рода. Гаметофиты у них крайне дивергентные: у *Takakia* они очень мелкие, простые по структуре и напоминают печеночники, а у *Sphagnum* – крупные и характеризуются большим числом апоморфизмов. Спорофит *Takakia* моховидный по развитию с хорошо развитой ножкой, цилиндрической коробочкой и спиралевидной щелью. Однако при замене единой модели изолированными для каждой из восьми геномных областей возникает возможность того, что разрешение клады может быть артефактом.

Полагаем, что клада *Sphagnum* + *Takakia* – не самая удачная филогенетическая конструкция. Тем более, что недавнее изучение (Troitsky et al., 2007) генома хлоропласта *Takakia* указывает на то, что *Takakia* – наиболее древний существующий мох.

Еще одна дивергентная клада (Renzaglia et al., 2007) содержит два рода *Andreaea* и *Andreaeobryum*. Эти два таксона хотя и сходны, в общем, по морфологии, но различаются несколько явно фундаментальными признаками, включая развитие ножки, способ вскрытия коробочки, время дифференциации перихеция относительно развития спорофита. Кладистический анализ оставляет возможность,

хотя и маловероятную, что эти два рода образуют парафилетическую граду, ведущую к «верным» (перистомным) мхам. Murray (1988) отмечает морфологическое сходство, которое может связывать *Andreaebryum* с *Takakia*. Однако считаем, что это сходство не следует переоценивать. Оно носит, видимо, конвергентный характер.

Относительно мхов последняя система (Troitsky et al., 2007), которая ассимилирует геносистематические данные и в большей степени основана на них, подразделяет мхи на классы *Takakiopsida*, *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Andreaebryopsida*, *Oedipodiopsida*, *Polytrichopsida*, *Tetraphidopsida* и *Bryopsida* (Goffinet & Buck, 2004).

Если рассматривать все восемь вышеуказанных групп мхов как монофилетический таксон, то наиболее рано исторически дивергировавшей группой следует признать такакиевые. Остальные мхи относительно гаметофита – значительно более эволюционно продвинутые группы. В такой связи целесообразно в отделе мхов различать два подотдела – такакиевых и зубриевых – совместно сфагновых, андреевых, андреобриевых и бриевых мхов. Всех их в экологическом отношении объединяют внетропические условия формирования – при умеренном и холодно-умеренном климате. Неустойчивость погодных условий при невысоком термическом режиме потребовала выработки механизмов регуляции высева зрелых спор (за исключением сфагновых мхов с присущей им экологической спецификой). Наиболее совершенный механизм регуляции высвобождения спор из коробочки выработался в русле основного направления развития мхов – бриевых, выделяющихся органографической продвинутой, в известной мере по строению гаметофора конвергирующих с сосудистыми растениями. Это довольно высоко энергос затратная структура, которая могла сформироваться только в условиях невысокого давления абиотической среды и умеренной напряженности конкурентных

отношений в сообществах.

ПРОГНОЗ ЭВОЛЮЦИИ БРИОФИТОВ В СВЯЗИ С ПРИРОДНЫМИ И АНТРОПОГЕННЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ БИОСФЕРЫ

Имеются некоторые предположения о возможности продолжения ритмов четвертичного периода, в котором голоцен рассматривается как очередной интергляциал. Например, доказывается (Хотинский, 1982), что в настоящее время природная среда в Европе находится, вероятно, на заключительных этапах так называемой термогигротической стадии межледниковых эпох, закономерно сменявшихся в прошлом «криогигротической стадией», т.е. начальной стадией ледникового времени.

Подобное развитие ситуации чревато дальнейшей элиминацией более стенотопных и малоактивных видов бриофитов (преимущественно неморальных). Вместе с тем мощные события антропогена, перерабатывая органический мир, прежде всего, наземный, в том числе бриофиты, отбирают параллельно с элиминацией многих форм материал для последующей эволюции растительного мира как важнейшего звена биосферы, эволюции живого вещества вообще – наиболее существенного механизма регуляции геохимических процессов в биосфере, в соответствии с учением В.И. Вернадского (Рыковский, 1988).

В основном за последнее тысячелетие к естественным процессам добавилось постепенно усиливающееся антропогенное воздействие на природный комплекс, приобретающее особо большие масштабы и мощь в двадцатом столетии в связи с быстрым техническим прогрессом, ростом народонаселения и его потребностей

в природных ресурсах.

На фоне происходящего под влиянием комплекса антропогенных факторов ускоренного упрощения и разрушения макробиологических компонентов экологических систем, по всей материковой части планеты усиливается вероятность возникновения кризисных ситуаций, причем одновременно снижается возможность амортизации этого негативного процесса за счет саморегуляции природных экосистем и всей биосферы.

Ранее нами уже отмечалось (Рыковский, 1988), что учение В.И. Вернадского о биосфере в свете современных достижений научного познания природы предостерегает от критического нарушения биотического круговорота как функции живого вещества, особенно в обстановке современного переломного геологического периода (квартера) в развитии биосферы. Антропогенное воздействие, по нашему мнению, приобрело гораздо более опасный характер в отношении дестабилизации биосферы, чем воздействия четвертичных оледенений и другие климатические стрессы. Для экзогенных природных факторов характерно более или менее постепенное, однонаправленное изменение экологической обстановки, оставляющее возможность многим видам с регрессивным типом ареала (хотя далеко не всем) отступать примерно в направлении градиента изменения условий среды – ослабления порогового воздействия (Парфенов, Ким, Рыковский, 1985). В той же публикации мы указывали, что антропогенные воздействия не только приводят к изоляции, дроблению, деградации отдельных популяций и фитоценозов, но и к полной их элиминации, при этом нередко блокируя возможные миграционные пути для видов аборигенной флоры, что ведет к большой потере генофонда.

Нельзя не учитывать также следующее: антропогенное снижение разнообразия органических форм происходит не только в

умеренных широтах (и без того сильно обедненных ими в плейстоцене), но и в тропических областях, которые являются богатейшим резервом форм, способных приспосабливаться к новым условиям (Рыковский, 1988). Это особенно относится к печеночникам, видовое разнообразие которых наиболее велико в тропических лесах, представляющих подходящие условия для многих бриофитов в течение десятков и сотен миллионов лет.

Особая опасность антропогенных воздействий в отношении бриофитов связана с тем, что их многочисленным видам присущ в отличие от покрытосеменных и других сосудистых растений значительный генетический консерватизм. Поэтому, несмотря на мелкие размеры тела, основное большинство бриофитов при нарушении их местообитаний (изменение микроклимата и др.) быстрее деградирует вплоть до полной элиминации популяций, хотя обширность ареалов многих видов все же позволяет удерживаться тем или иным их популяциям в лучше сохранившихся местообитаниях. Однако и эти рефугиумы постепенно исчезают. Особенно сильный ущерб наносится печеночникам в связи с их меньшими, чем у мхов, экологическими возможностями, потенциями адаптациогенеза, что связано с их специализацией.

Антропогенное нарушение преемственного развития форм в их взаимосвязях вносит элемент чуждый закономерному процессу поступательного преобразования органического мира как важнейшего фактора эволюции биосферы. Предпочтительно сохраняются виды с широким экологическим диапазоном, не имеющие стойких ценотических связей. Не только удерживаются, но и все шире расселяются немногие, наиболее экологически пластичные обитатели нарушенных местообитаний, характеризующиеся весьма обширными ареалами. В связи с проведением системы мероприятий по созданию максимально благоприятных условий для культурной или

окультуренной растительности выпадают также многочисленные пионерные бриофиты с более ограниченной экологической амплитудой.

Беспрецедентные масштабы вульгаризации бриофлоры, снижения видового разнообразия мохообразных, нарушения их связей с трахеофитами на планете не совместимы с ходом всей предшествующей эволюции мохообразных, как и трахеофитов, девальвируют ее итоги, что может привести к «концу эволюции», пользуясь выражением Козо-Полянского (1922). Однако это выражение нельзя понимать буквально. Здесь речь идет о прекращении эволюции не вообще, а лишь в том аспекте, который был присущ ей на протяжении всей предшествующей истории развития растительного мира на планете.

ПРОГНОЗ ЭВОЛЮЦИИ БРИОФИТОВ В СВЯЗИ С ПРИРОДНЫМИ И АНТРОПОГЕННЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ БИОСФЕРЫ

Имеются некоторые предположения о возможности продолжения ритмов четвертичного периода, в котором голоцен рассматривается как очередной интергляциал. Например, доказывается (Хотинский, 1982), что в настоящее время природная среда в Европе находится, вероятно, на заключительных этапах так называемой термоигротической стадии межледниковых эпох, закономерно сменявшихся в прошлом «криоигротической стадией», т.е. начальной стадией ледникового времени.

Подобное развитие ситуации чревато дальнейшей элиминацией более стенопотных и малоактивных видов бриофитов (преимущественно неморальных). Вместе с тем мощные события антропогена, перерабатывая органический мир, прежде всего, наземный, в том числе бриофиты, отбирают параллельно с элиминацией многих форм материал для последующей эволюции

растительного мира как важнейшего звена биосферы, эволюции живого вещества вообще – наиболее существенного механизма регуляции геохимических процессов в биосфере, в соответствии с учением В.И. Вернадского (Рыковский, 1988).

В основном за последнее тысячелетие к естественным процессам добавилось постепенно усиливающееся антропогенное воздействие на природный комплекс, приобретающее особо большие масштабы и мощь в двадцатом столетии в связи с быстрым техническим прогрессом, ростом народонаселения и его потребностей в природных ресурсах.

На фоне происходящего под влиянием комплекса антропогенных факторов ускоренного упрощения и разрушения макробиологических компонентов экологических систем, по всей материковой части планеты усиливается вероятность возникновения кризисных ситуаций, причем одновременно снижается возможность амортизации этого негативного процесса за счет саморегуляции природных экосистем и всей биосферы.

Ранее нами уже отмечалось (Рыковский, 1988), что учение В.И. Вернадского о биосфере в свете современных достижений научного познания природы предостерегает от критического нарушения биотического круговорота как функции живого вещества, особенно в обстановке современного переломного геологического периода (квартера) в развитии биосферы. Антропогенное воздействие, по нашему мнению, приобрело гораздо более опасный характер в отношении дестабилизации биосферы, чем воздействия четвертичных оледенений и другие климатические стрессы. Для экзогенных природных факторов характерно более или менее постепенное, однонаправленное изменение экологической обстановки, оставляющее возможность многим видам с регрессивным типом ареала (хотя далеко не всем) отступать примерно в направлении градиента изменения условий среды – ослабления порогового воздействия (Парфенов, Ким, Рыковский, 1985). В той же публикации мы указывали, что антропогенные воздействия не только приводят к изоляции, дроблению, деградации отдельных популяций и фитоценозов, но и к полной их элиминации, при этом нередко блокируя возможные миграционные пути для видов аборигенной флоры, что ведет к большой потере генофонда.

Нельзя не учитывать также следующее: антропогенное снижение разнообразия органических форм происходит не только в умеренных широтах (и без того сильно обедненных ими в плейстоцене), но и в тропических областях, которые являются богатейшим резервом форм, способных приспосабливаться к новым условиям (Рыковский, 1988). Это особенно относится к печеночникам, видовое разнообразие которых наиболее велико в тропических лесах, представляющих подходящие условия для многих бриофитов в течение десятков и сотен миллионов лет.

Особая опасность антропогенных воздействий в отношении бриофитов связана с тем, что их многочисленным видам присущ в отличие от покрытосеменных и других сосудистых растений значительный генетический консерватизм. Поэтому, несмотря на мелкие размеры тела, основное большинство бриофитов при нарушении их местообитаний (изменение микроклимата и др.) быстрее деградирует вплоть до полной элиминации популяций, хотя обширность ареалов многих видов все же позволяет удерживаться тем или иным их популяциям в лучше сохранившихся местообитаниях. Однако и эти рефугиумы постепенно исчезают. Особенно сильный ущерб наносится печеночникам в связи с их меньшими, чем у мхов, экологическими возможностями, потенциями адаптациогенеза, что связано с их специализацией.

Антропогенное нарушение преемственного развития форм в их взаимосвязях вносит элемент чуждый закономерному процессу поступательного преобразования органического мира как важнейшего фактора эволюции биосферы. Предпочтительно сохраняются виды с широким экологическим диапазоном, не имеющие стойких ценотических связей. Не только удерживаются, но и все шире расселяются немногие, наиболее экологически пластичные обитатели нарушенных местообитаний, характеризующиеся весьма обширными ареалами. В связи с проведением системы мероприятий по созданию максимально благоприятных условий для культурной или окультуренной растительности выпадают также многочисленные пионерные бриофиты с более ограниченной экологической амплитудой.

Беспрецедентные масштабы вульгаризации бриофлоры, снижения видового разнообразия мохообразных, нарушения их связей

с трахеофитами на планете не совместимы с ходом всей предшествующей эволюции мохообразных, как и трахеофитов, девальвируют ее итоги, что может привести к «концу эволюции», пользуясь выражением Козо-Полянского (1922). Однако это выражение нельзя понимать буквально. Здесь речь идет о прекращении эволюции не вообще, а лишь в том аспекте, который был присущ ей на протяжении всей предшествующей истории развития растительного мира на планете.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ НАИБОЛЕЕ КРУПНЫМИ ТАКСОНАМИ МОХООБРАЗНЫХ, А ТАКЖЕ МЕЖДУ МОХООБРАЗНЫМИ И ДРУГИМИ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ

Переходя к рассмотрению данной проблемы, прежде всего, следует учитывать, «что в биологии, в отличие от математики, невозможны (в принципе) строгие доказательства, таким образом, все наши построения лишь более или менее вероятны, и мы не можем рассчитывать на построение истинной схемы филогении» (Расницын, 1988, с. 482).

Как отмечает А. Смит (Smith, 1986), в мнениях о связях между печеночниками, антоцеротовыми и мхами проявляется широкое расхождение: многие авторы (Watson, 1967; Steere, 1969; Robinson, 1971; Crum and Anderson, 1981; Richardson, 1981; Engel, 1982; Vitt, 1982; Smith, 1983; Schofield, 1985) считают их монофилетическими; однако имеется возрастающий блок мнений (Bold, 1956; Miller, 1974, 1982; Bold et al., 1980; Crandall-Stotler, 1980, 1984; Mishler and Churchill, 1984; Newton, 1985; Shaw & Renzaglia, 2004; Renzaglia et al., 2007, 2009; Потемкин, 2007; и др.), что они характеризуются независимым происхождением. Особую позицию здесь занимал Шустер (Schuster, 1977, 1984с), который рассматривал печеночники и

мхи как монофилетический таксон (подобно Зерову, 1972; Шлякову, 1978), выделяя антоцеротовые в качестве независимого от других наземных растений таксона.

Еще В. Ротмалер (Rothmaler, 1951, 1955) предлагал выделить антоцеротальные в особый отдел – Anthocerotophyta.

В последнее время первостепенное внимание уделяется признакам различий разных групп эмбриофитов. Однако имеются и сходства.

Все бриофиты объединяет преобладание в их цикле развития гаплофазы с постоянной зависимостью от нее диплофазы.

Определенные конструктивные коррективы в прежние представления о филетических связях различных групп высших растений вносит ультраструктурное и биохимическое, а также и, особенно в последнее десятилетие, молекулярное их изучение, поскольку касается, как уже отмечалось, относительно более генетически консервативных признаков. Важен и такой критерий как морфогенез в связи с его исторически преемственным характером..

Свидетельство для подкрепления гомологии среди эмбриофитов, согласно Renzaglia et al. (2007), включает набор морфологических признаков, связанных со спорогенезом, ультраструктурой споры, плацентарной архитектурой. Например, спорогенез у базальных эмбриофитов монопластидный и вовлекает детально дифференцированное микротубулярное устройство, квадриполярную микротубулярную систему, которая не только расчленяет и выстраивает пластиды по полюсам, но также ответственна за развитие веретена (Brown & Lemmon, 1988, 1990a, 1993, 1997). Этот четкий и комплексный цитоморфогенетический процесс присущ представителям каждой из трех бриофитных групп, также как и ликофитам и монолофитам (Brown & Lemmon, 1989, 1990b, 1991a, 2001; Uchara & Kurita, 1991).

Общие ультраструктурные признаки спор, как отмечается (Renzaglia et al., 2007), соединяют эмбриофиты, что подкрепляет единое происхождение их спорофитов, включая как важнейшее стенку споры (экзоспорий / экзина), которая развивается из трехлучевой ламеллы на единицу мембранных измерений и содержит спорополленин. Согласно с интерпретацией, что бриофиты парафилетичны в отношении трахеофитов, является широко поддерживаемая точка зрения, что спорофит развился у бриофитов постепенно и подвергся последовательному развитию у трахеофитов. Однако, существуют некоторые филогенетические гипотезы, поддерживающие монофилию бриофитов, основанные на изучении полной последовательности генома хлоропластов (Nishiyama et al., 2004) и сперматогенеза (Garbary et al., 1993; Renzaglia & Garbary, 2001), которые позволяют допустить возможность того, что многоклеточная диплоидная фаза развилась у предка ранних на земле растений и диверсифицировалась независимо у бриофитов и трахеофитов (Kato & Akiyama, 2005).

На ультраструктурном уровне выявлены некоторые признаки, как бы объединяющие все бриофиты. Согласно Duckett (1986), хотя ультраструктура пластид у бриофитов может быть модифицирована экспериментальными манипуляциями, в общем, она гораздо более неизменна, чем у сосудистых растений. С этим, по нашему мнению, связано то, что находящиеся в воздушно-сухом состоянии многие бриофиты при получении влаги способны возобновлять фотосинтез. Далее, признаком пластид бриофитов, который отделяет эту группу как целое от всех других архегониальных растений, является характер репликации в течение сперматогенеза и спорогенеза (Duckett, 1986).

Следует упомянуть, что у ксерических мохообразных утолщенные клеточные оболочки обладают большей по сравнению с оболочками клеток сосудистых растений гидравлической

проницаемостью, причем стенки клеток некоторых видов бриофитов под сканирующим микроскопом имеют губчатую структуру (по Proctor, 1979a).

Согласно исследованиям (Aro, Niemi, Vallane, 1980), бриофиты обнаруживают существенные отличия от трахеофитов в флюоресценции в присутствии диметилмочевины, в спектральном составе флюоресценции, в соотношении хлорофиллов «а» и «в», составе хлорофилло-белковых комплексов. В той же статье указывается, что скорость ассимиляции CO_2 у таких широко распространенных представителей мохообразных как *Marchantia polymorpha* и *Ceratodon purpureus* ниже, чем у трахеофитов.

Ранее уже отмечалось, что мхи в отличие от других водных растений не могут ассимилировать HCO_3^- . Известно также сходство поглотительной способности хлоронемы и ризоидов протонемы мхов, что не наблюдается у папоротников. Все эти признаки бриофитов в совокупности настолько весомы, что едва ли могут свидетельствовать в пользу их генетической общности с трахеофитами. Однако такие признаки, по нашему мнению, отражают особенности организации и взаимодействия с экзогенной средой, которые присущи гаплонтному направлению развития эмбриофитов, когда в качестве основного вегетирующего тела выступает гаметофит. Вместе с тем данные признаки достаточно убедительны как показатели очень ранней самостоятельности мохообразных, т.е. отсутствия у них прямых генетических связей с предками «сосудистых растений» (раниофитоподных растений).

На последнее может указывать также морфологическая организация среднедевонской *Bitelaria*, по сути, водорослеподобного кутинизированного растения, проявляющего по некоторым важным признакам удивительное сходство с современными антоцеротовыми. Это тем более заслуживает внимания, что именно через

антоцеротовые неоднократно предпринимались попытки связать происхождение мохообразных с трахеофитами. В таком плане не удастся «вывести» непосредственно ни антоцеротовые от трахеофитов, ни трахеофиты от антоцеротовых, учитывая также и другие специфические особенности последних.

Crandall-Stotler (1984) отмечает, что ранние попытки строить монофилетические схемы от водорослей через мохообразные к сосудистым растениям (Leitgeb, 1879; Cavers, 1911; Campbell, 1918) встретили существенные препятствия из-за отсутствия переходных форм (Goebel, 1898), а таксоны, которые случайно приводились в доказательство такого прогрессивного ряда, обычно отражают только редукционную продвинутость внутри группы.

Данный автор обращает внимание на то, что ультраструктурная организация генерализованных, мезофильноподобных фотосинтезирующих клеток вполне сходна у всех сосудистых растений. Однако мхи, печеночники и антоцеротовые, наоборот, характеризуются фотосинтезирующими клетками, которые различны у каждой группы. Все это имеет особое значение с учетом того, что клетка – фундаментальная единица организации живого организма.

О существенных различиях между основными группами мохообразных свидетельствует и обзор сравнительного изучения ультраструктуры митотического аппарата, приведенный Steer (1985). Отсюда следует ясный филогенетический вывод, что комбинации признаков, специфичных в митозе трех крупных групп бриофитов, отделяют все эти группы от прямой линии между водорослями и сосудистыми растениями (Steer, 1985).

Кроме единственного вышеуказанного общего признака – ультраструктуры сперматид – у бриофитов сравнительное изучение всех других аспектов строения мужских гамет указывает, по Duckett (1986), на широкие филетические различия между тремя группами

(антоцеротовые, печеночники и мхи). В частности, сравнительное ультраструктурное изучение молодых сперматид, согласно данному автору, подчеркивает изолированное положение антоцеротовых и отграничивает сфагновые от остальных мхов.

По мнению Duckett et al. (1984), уже ясно, что в пределах общего основного плана многослойных структур сперматид метаморфозы происходят очень различно у печеночников, мхов и антоцеротовых. У этих групп механизмы хроматиновой конденсации и формирования ядер, а также способ, которым в течение созревания гамет удаляется излишек цитоплазмы, также очень различны. (Duckett, 1986) заключает, что общие предки у печеночников, антоцеротовых и мхов, если они имеются, должны быть прослежены обратно к MLS – содержащей подвижной клетке с обилием цитоплазмы и неоформленным ядром с дисперсным хроматином.

Несмотря на то, что в отношении клеточной организации мхи, печеночники и антоцеротовые, как отмечает данный автор, в основном сходны с трахеофитами, увеличение перечня цитологических признаков и процессов развития, особых в каждой из этих групп, веско указывает на их широкие филетические различия и прямые линии в филогенетическом отношении между сосудистыми растениями и харовыми водорослями.

При освещении различий трех основных групп мохообразных нами в значительной мере использованы обзорные публикации Renzaglia et al. (2007) и А.Д. Потемкина (2007, 2009). Последний указывает, что внешние проявления различия трех групп бриофитов базируются на серьезных молекулярных, биохимических и, как следствие, физиологических различиях. Однако считаем, что и сами по себе морфологические признаки учитывать чрезвычайно важно.

Защита точки роста у печеночников, мхов и антоцеротовых осуществляется по-разному: у печеночников и мхов – структурами

гаметофора, у печеночников также слизевыми папиллами, у антоцеротовых – обильной секрецией слизи, выделяемой не только верхушечными клетками, расположенными вблизи точки роста, но и практически любой клеткой слоевища (Renzaglia et al., 2000).

Стебель у мхов радиально-симметричный, а у печеночников – преимущественно дорсивентральный. У печеночников клетки проводящих пучков имеют многочисленные, возникающие из плазмодесм, перфорации, или ямки, и напоминают удлиненные отмершие паренхимные клетки, сходны они и у такакиевых, а у остальных мхов – с косыми и частично гидролизованными концами стенок (Потемкин, 2007).

У мхов ветвление стебля экзогенное интеркалярное (базископическое), с ветвями, расположенными под пазухами листьев, у печеночников – терминальное и эндогенное интеркалярное, изменчивое по местоположению ветвей, или экзогенное интеркалярное непазушное, а у антоцеротовых – терминальное (Потемкин, 2007).

Листостебельные гаметофоры юнгерманиевых печеночников и мхов радикально различны. Принципиально отличны, как отмечает А.Д. Потемкин, по характеру закладки листьев. У первых листья изначально закладываются в трех рядах, хотя во многих случаях затем вентральный ряд частично или полностью редуцируется. У видов порядка *Pleuroziales* этот ряд не развивается вообще. У мхов листья закладываются по спирали, но в ходе онтогенеза могут становиться 5-рядными (*Paludella*), 3-рядными (*Fontinales*) или 2-рядными (*Fissidens*) (Crandall-Stotler, 1984). Полагаем все же, что это различие не столь принципиально, как различие в морфогенезе листьев печеночников и мхов.

Тот же автор отмечает, что специфические особенности морфогенеза листьев печеночников – их слабая взаимосвязь с

формированием коры стебля, тогда как у мхов образование клеток листьев тесно взаимосвязано с формированием коры и сердцевины стебля. У листьев мхов (некоторые *Polytrichales*) могут развиваться листовые следы, соединяющие лист с сердцевинной стебля (Hebant, 1977; Crandall-Stotler, 1984). При этом нарастание листьев у печеночников происходит двумя апикальными клетками (за исключением видов *Haplomitrium* и *Fossombronia*, у которых это происходит одной апикальной клеткой), у мхов – одной апикальной клеткой. В связи с этим развитие листьев у основного большинства печеночников происходит через 2-лопастную стадию, а у мхов они – цельные.

Важными отличительными чертами гаметофоров трех групп мохообразных, согласно А.Д. Потемкину, является характер клеточной сети и тенденции развития утолщений стенок клеток листа. Он отмечает, что из антоцеротовых только у видов эволюционно продвинутого рода *Dendroceros* клетки слоевища могут развивать крупные угловые утолщения. Хотя печеночники и мхи отличаются от антоцеротовых выраженной способностью развития разнообразных утолщений клеточных стенок листьев, это отличие не считается нами радикальным. Видимо у антоцеротовых (кроме *Dendroceros*) в этом нет биологической необходимости, что касается и характера клеточной стенки.

Важной отличительной чертой печеночников и мхов от остальных высших растений А.Д. Потемкин считает способность к развитию пигментации клеточных стенок (вторичная пигментация), хотя у ряда печеночников и некоторых мхов она не развивается, отсутствует и у антоцеротовых. Однако, не исключено, что у сосудистых растений в развитии пигментации клеточных стенок не было биологической необходимости. Полагаем, что этот признак – существенная отличительная черта от антоцеротовых.

У печеночников ризоиды одноклеточные и только у *Schistochilaceae* они многоклеточные на разветвленных концах, с поперечными клеточными стенками. У мхов ризоиды исключительно многоклеточные. Отсюда следует, что ризоиды мхов с косыми перегородками производны от ризоидов с поперечными перегородками, а морфология ризоидов у печеночников, как и у антоцеротовых отвечает уровню организации их гаметофитов.

Три группы бриофитов различаются, как отмечает А.Д. Потемкин, и по цитологическим признакам. Согласно Crandall-Stotler (1984), наличие у подавляющего большинства печеночников масляных телец, ограниченных одной мембраной, и отсутствие таких структур у мхов и антоцеротовых свидетельствует об абсолютной дивергенции определенных метаболических схем печеночников и других мохообразных. Считаем, что это вызвано адаптацией к специфической экзогенной среде.

К важнейшим отличительным чертам трех групп бриофитов друг от друга А.Д. Потемкин относит особенности развития и морфологии гаметангиев, при этом указывая, что наиболее обособлены антоцеротовые, развивающие эндогенные антеридии. Мы же считаем, что у антоцеротовых – это производное состояние от прежнего их поверхностного развития, а важнейшее отличие антоцеротовых от остальных бриофитов заключается в характере онтогенеза архегония.

У *Takakia* гаметангии образуются на верхушках побегов, лишь у *Sphagnum* и *Buxbaumia* антеридии с шаровидным телом, сидящим на тонкой 1-2-рядной ножке и сходны по облику с антеридием листостебельных печеночников. Также как и у печеночников, они сидят в пазухах покровных листьев колосковидных андроцеев у *Sphagnum*. Вместе с тем, у такого представителя сфагновых мхов, как *Ambuchanania*, антеридии удлинненные, а архегонии образуются на

верхушке стебля, как у *Takakia*, и отсутствуют пучки боковых веточек.

Из нескольких типов морфологических данных, известных у бриофитов, ультраструктурные признаки, проявляющиеся в сперматогенезе, наиболее информативны в идентификации родственных связей (Heinrichs et al., 2005). Все бриофиты образуют удлинённые, извитые, с двумя флагеллами спермальные клетки. Эти клетки содержат минимум органелл, с цилиндрическим ядром, простирающимся вдоль большей части длины клетки. Сперматозоиды у антоцеротовых билатерально симметричны правозакрученные, а у мхов и печеночников билатерально ассиметричны и левозакрученные. Отличие сперматозоидов мхов от печеночников – в расположении пластиды и задней митохондрии вдоль внутренней поверхности ядра (то есть в средней части клетки, а не в концевой). У антоцеротовых строение и развитие спермальной клетки высоко консервативны.

Привлекает внимание предположение, что однообразие структуры гамет у антоцеротовых является индикатором недавней радиации внутри группы, но это остается только загадкой в настоящее время (Renzaglia et al., 2007).

Существенно, что мхи и печеночники разделяют ключевые признаки развития и структуры спермальных клеток: у них сплин с опертурой, жгутики со звездчатыми узорами и диморфными базальными телами и это вызывает сомнение в положении их в передней части клетки (там же).

В сравнении с печеночниками вариабельность у спермальных клеток мхов только поверхностно изучена. Тем не менее, признаки, которые специфичны для мхов, включают положение нижних митохондрий и пластид на внутренней средней области ядра, свободную микротубулу, которая ассоциирована с нижним базальным

телом и ядерное удлинение, соответствующее ростовой сплине (Renzaglia, 2007).

Печеночники проявляют значительную вариабельность в строении мужских гамет, и эти различия указывают на признаки строения, которые присущи определенным их линиям.

Анализ сперматогенеза подкрепляет родственные отношения, особенно внутри печеночников, в частности между *Haplomitrium* и *Treubia*, что подтверждается молекулярными данными. Эти два таксона образуют кладу, которая является сестринской ко всем другим печеночникам. Микроанатомия локомоторного аппарата *Blasia* впервые идентифицировала взаимосвязь этого таксона со сложными таллоидными печеночниками (Renzaglia & Duckett, 1987). Высокая степень вариабельности спермальных клеток печеночников сравнима с таковой у ликофитов и находится в согласии с представлением, что печеночники радиировали в древности.

Согласно А.Д. Потемкину (2007), характерная для всех мохообразных в значительной степени независимая эволюция гаметофита и спорофита, обусловлена разным давлением отбора. Темпы эволюции гаметофита зависят, по его предположению, прежде всего, от постоянства условий, в которых он произрастает, а скорость эволюции спорофита определяется в основном частотой его образования и постоянством условий, в которых он развивался.

Полагаем, что скорость эволюции спорофита при постоянстве условий его развития может не зависеть от частоты его образования и стать практически нулевой при соответствии типовой экологической обстановке и глубокой специализации гаметофита, отвечающей той же экологии и даже при значительном ее изменении (как у печеночников). Скорость адаптивной эволюции гаметофита, представляющего генерацию непосредственно связанную в своем развитии с внешней средой, не может быть столь малой, как у

находящегося под его «патронажем» спорофита, что особенно ярко демонстрируют сфагновые мхи, но определяющий фактор – качество среды, в которой сформировался тип данного таксона.

В обзорной работе (Renzaglia et al., 2007) уделяется особое внимание грибным связям бриофитов. Отмечается, что наличие широкой области сожительствующих грибов у печеночников занимает центральное положение при рассмотрении эволюционного происхождения микоризы.

Исходя из исследования фоссилий и молекулярных свидетельств указывается (Renzaglia et al., 2007), что широкое распространение гломеромикотных эндофитов со сходной цитологией у *Marchantiales*, *Metzgeriales*, антоцеротовых и базальных трахеофитов представляет линии с древним происхождением этих ассоциаций. Однако скудность последовательных данных также предполагает более недавнее происхождение и/или повторную потерю и приобретение гломеромикотных ассоциаций на протяжении эволюции печеночников. Такие предположения в какой-то мере считаем оправданными. Против широкого распространения «очень обычных» гломеромикотных ассоциаций, две группы выделяются как иные.

Уникальными для *Treubia* и *Haplomitrium* и дальнейшего подкрепления их сходства между этими двумя таксонами является сожительство с эндофитами. В другом конце шкалы, базидиомицетные ассоциации у *Aneuraceae* и *Verdoornia*, видимо, имеют недавнее происхождение, ситуация близка в линии с производным состоянием этих печеночников (там же). Считают (Duckett et al., 2006a; Kottfe & Nebel, 2005), что первичные гломеромикотные ассоциации, широко распространенные у *Marchantiopsida* и *Metzgeriidae*, были потеряны у *Jungermanniiidae* и *Metzgeriidae* во II кладе. Много таксонов внутри обеих ветвей этой

клады, включая *Pleurozia*, *Metzgeria* и большинство, если не все, представители клады листовенные I (Davis, 2004) не восстановили грибной симбиоз, тогда как новые эндофитные ассоциации с аско- и базидиомицетами складывались несколько раз независимо у *Aneuraceae* и представителей листовенной клады II. Полагаем, что указанная потеря связана с особенностями экологической среды соответствующих печеночников на определенном этапе их исторического развития.

Хотя многочисленные виды аскомицетов и немногие базидиомицеты находятся в ассоциации со мхами в природе (Doebbele, 1997; Read et al., 2000; Redhead & Spicer, 1981; Russel & Vulman, 2005) нет морфологических или физиологических свидетельств наличия у них эндофитных микоризоподобных ассоциаций.

Наличие постоянных цианобактериальных ассоциаций у бриофитов ограничено антоцеротовыми и печеночниками *Blasia* и *Cavicularia*. Вездесущность встречаемости эндофитных цианобактерий у антоцеротовых беспрецедентна для всех других групп наземных растений, кроме цикадовых (Villarreal & Renzaglia, 2006). В пределах антоцеротовых представлены два четких приспособления: удлинённые центральные пучки у *Leiosporoceros* и отдельные шаровидные колонии у всех остальных таксонов. Оба этих порядка расположения не наблюдаются у других эмбриофитов. У *Blasiaceae* внешние камеры образуются путем сегментации из непосредственных апикальных дериватов (Renzaglia, 1982; Renzaglia et al., 2000).

Считающееся принципиальным отличие гаметофита печеночников и антоцеротовых от мхов по развитию эндомикоризы, по нашему мнению, едва ли является таковым, учитывая, что оно известно не у всех печеночников (отсутствует у эпифитов). В ходе

эволюции это явление могло получать то большее, то меньшее развитие и имеет экологические корни, определявшие его, то есть, связано с образом жизни и, возможно, со структурой гаметофита.

Renzaglia et al. (2007) рассматривают проводящие ткани бриофитов в сравнительном аспекте. Бриофиты ошибочно относятся к бессосудистым растениям, подразумевая, что они лишены специальных тканей, осуществляющих внутреннее проведение воды и элементов питания, хотя как у мхов, так и у печеночников широко распространены внутренние проводящие пучки (Hebant, 1977; Kobiyama, 2003; Ligrone et al., 2000). *Anthocerotae*, *Treubiales* и *Andreaeidae* остаются единственными крупными группами существующих наземных растений, у которых не обнаружено типично проводящих клеток. Хотя углубленные ультраструктурные исследования еще нужны, чтобы в полной мере пролить свет на развитие и распространение проводящих клеток у мхов и печеночников, появление хорошо обоснованных филогенетических гипотез доказывает возможность переоценки гипотез гомологии/анalogии этих клеток у двух данных линий.

В пределах существующих печеночников, перфорированные водопроводящие клетки развиваются в обладающей стеблем группе *Haplomitrium* и внутри венца собрания паллавичиниевых – простых таллоидных печеночников, где они имеют тонкие стенки и крупные углубления, соединенные с каллозой. У некоторых видов *Moerckia*, наоборот, для водопроводящих клеток сообщается о свободно-тканевых стенках (Hebant, 1977), тогда как представители *Blasiaceae* обладают центральным пучком из мертвых, кристаллосодержащих клеток, которые R.M. Schuster (1992) описал как «остаточные» проводящие элементы. Вышеупомянутые различия в строении стенок, а также иммуноцитохимия (Ligrone et al., 2002), предполагают, что водопроводящие клетки развивались, по крайней мере, дважды у

печеночников.

Тонкий центральный пучок перфорированных водопроводящих клеток морфологически сходный с таковым у гаметофитов *Haplomitrium* приводится для обеих генераций *Takakia* (Lignore et al., 2000; Renzaglia et al., 1997). В отличие от печеночников и *Takakia* специфические водопроводящие клетки встречаются как у гаметофита, так и у спорофита мхов. Никаких внутренних водопроводящих клеток не выявлено у *Andreaeidae* и *Sphagnidae*, тогда как хорошо развитый центральный пучок из них имеется у *Polytrichales* и многих бриевых мхов. Клетки последних, приводимые как гидроиды, имеют неперфорированные стенки, которые лишь слабо электронно-непрозрачны и у них отсутствует различимая внутренняя структура (Renzaglia et al., 2007).

Гидроиды мхов сходны с нелигнифицированными проводящими элементами низших сосудистых растений (Schreier, 1975). Хотя и мхи, и печеночники способны развивать колленхиматическую поддерживающую ткань проводящих пучков, но флоэмоподобная ткань известна только у мхов (Crandall-Stotler, 1984).

Согласно Renzaglia et al. (2007), отсутствие водопроводящих клеток у дивергирующих мхов, таких как *Sphagnum* и *Andreaea* создает добавочную поддержку точке зрения, что гидроиды произошли у перистомных мхов и не имеют эволюционной связи с трахеидами. Присутствие соединений, связанных с ксилоглюконом и рамногалактаронаном I у ангиосперм, в водопроводящих клетках побегов *Takakia* отличает такие клетки от гидроидов, у которых отсутствуют эти соединения (Lignore et al., 2002). Дальнейшее ультраструктурное и иммуноцитохимическое изучение гидроидов *Tetraphis* и *Oedipodium* в параллельной работе по химии стенки проводящих элементы питания клеток у мхов и ситовидных элементов у трахеофитов, могла бы дать ключ новой информации для

решения проблемы крупных моховых линий мхов (Renzaglia et al., 2007). Однако мы позволим себе не согласиться с тем, что гидроиды возникли только у перистомных мхов. Считаем, что они уже имелись и у сфагновых и у андреевых мхов. Такакиеевые – имеют более древний генезис. Следует хотя бы упомянуть, что у пермских протосфагновых мхов листья были снабжены черешком. Наличие черешка у листьев не может не быть связанным с гидроидами стебля, т.е. гидроиды – достаточно древнего происхождения у мхов. Их не могло не быть в проводящих пучках сфагновых и андреевых мхов. По нашему представлению даже сильно трансформированная структура *Andreaeidae* и *Sphagnidae* свидетельствует о наличии у них предшественников достаточно развитой внутренней проводящей системы, в частности с гидроидами.

Принимая во внимание то, что многократная эволюция водопроводящих клеток у бриофитов, ныне сильно поддержана, открытие сходного способа цитоплазматической организации у предполагаемых проводящих элементы питания клеток у мхов и печеночников допускает единое их происхождение (Renzaglia et al., 2007). Большое сходство их включает поляризованное цитоплазматическое содержимое и продольное расположение эндоплазматических микротубул, ассоциированных с ядром, удлинённые митохондрии и пластиды и различные мембранограниченные пузырьки и тубулы (Lignore et al., 2000). На основе этой очень характерной цитологии предполагаемые проводящие элементы питания клетки идентифицированы в стеблях всех мхов (кроме *Andreaeaceae*), включая таксоны, у которых отсутствуют водопроводящие клетки (*Sphagnum*, *Orthotrichales*, *Hookeriales*), а также диагностические особенности каулономы и ризоидов (Duckett et al., 1998). Эта же самая цитология представлена в клетках, окружающих водопроводящий центральный пучок

Haplomitrium и над грибной зоной у многих маршанциевых печеночников, но еще не наблюдается у простых таллоидов и листовенных групп. Ее отсутствие у дендроидных представителей *Pallavicinaceae* и большой группы растений подобно многим *Schistochilaceae* наиболее поражает и предполагает, что их продолжительно-дистанционная физиологическая интеграция может отличаться от таковой у мхов сходных измерений (Renzaglia et al., 2007).

Наличие сходного способа цитоплазматической организации у предполагаемых проводящих элементы питания клеток у мхов и печеночников может свидетельствовать, что эти две группы бриофитов не столь уж удалены друг от друга филогенетически, как это считается в настоящее время.

Однако Renzaglia et al. (2007) предполагается, что сходства между (водо-) пищепроводными клетками политриховых (лентоиды) и ситовидными элементами, включая транспорт сахара через массовый поток (Schmid, 1998), перламутровые стенки, увеличение плазмодесм, наступающую ядерную дегенерацию и преломляющие свет сферулы, лучше объясняются как гомоплазия.

Устьица исключительно встречаются у эмбриофитов во всех их больших группах, кроме печеночников, что связано со спецификой их организации. Отмечается, что спорадическая встречаемость устьиц у мхов и антоцеротовых и сомнительная их функция у этих растений ставят в тупик интерпретации эволюционной истории этих наземных растений (Renzaglia et al., 2007). На основе молекулярного изучения устьица идентифицируют как плезиоморфные у антоцеротовых; отсутствие устьиц у части их представителей – вторичное явление (Duff et al., 2007). У антоцеротовых без устьиц покровы, окружающие развивающиеся спорофиты, длинные и это наблюдение ведет к предположению, что утрата устьиц у данных растений может быть

просто следствием подавления их развития, например, сходное отсутствие устьиц известно у водных листьев (Villarreal & Renzaglia, 2006a).

Интерпретация эволюционной истории устьиц не такая прямая у мхов, как у антоцеротовых. Рано дивергировавшие таксоны, такие как *Takakia*, *Andreaea* и *Andreaeobryum* не обладают устьицами. Поры в коробочках *Sphagnum* анатомически отличаются от устьиц у других мхов (Bouldier, 1988) и не могут функционировать в газовом обмене, так как они остаются покрытыми калиптрой до созревания коробочки (Ducket & Lignore, 2003b; Schimper, 1858). Считают, что устьица утрачивались много раз в пределах перистомных мхов и могут присутствовать или отсутствовать у видов внутри одного рода (Cox et al., 2004). Нам представляется сомнительным, что устьица у перистомных мхов утрачивались много раз. Их возврат едва ли реален. Устьица в стенке коробочки сфагнума именовать порами, по сути как у гаметофора антоцеротовых, не следует. Вопрос состоит только в изменении функции устьиц.

В связи с отсутствием устьиц у *Takakia*, *Andreaea* и *Andreaeobryum* ставить в один ряд по степени дивергенции эти таксоны не следует, т.к. *Takakia*, вероятно, имеет более древний генезис, но нет сомнения, что все эти таксоны первоначально имели устьица у спорофита.

Физиология и функция устьиц у антоцеротовых и мхов слабо изучены. Существенным для функционирования устьиц является заполнение воздухом межклеточных пространств, которые часто, но не всегда имеются у мхов и антоцеротовых. Хотя обычно не оспаривается, что устьица у бриофитов облегчают газовый обмен, но это еще столь как для устьиц трахеофитов не убедительно. Возможная роль устьиц у бриофитов состоит в вовлечении в дегидратацию коробочки и спор, что может быть существенным для эффективного

высвобождения спор (Renzaglia et al., 2007).

Предположение, что к исходному морфотипу печеночников наиболее близки такие разнообразные современные формы, как треубиевые, блазиевые, различные маршанциевые, фоссомброниевые и пеллиевые, которые имеют очень различный генезис и морфогенез во времени, едва ли приемлемо. Все эти формы, по всей вероятности, вторичного морфогенеза в процессе разновременной адаптивной радиации печеночников. В связи со сложным генезисом, вызванным неоднократным значительным изменением экологической обстановки и, прежде всего, климатической составляющей, исходные морфотипы гаметофита и спорофита печеночников остаются неизвестными. Это пока невозможно выяснить и на современном уровне исследований, а, пожалуй, и в недалеком будущем. При зигзагообразном характере и чрезвычайно большой длительности эволюции надежды даже на развитие молекулярных, морфологических и иных исследований могут не дать ожидаемого эффекта. Здесь следует обратить должное внимание на экологическую обусловленность структурно-функциональной организации мохообразных в геологическом масштабе времени, тем более, что это происходит в рамках гаметофитного, то есть более «проявленного» направления исторического развития (особенно у печеночников), уклонения от давления конкуренции со стороны сосудистых растений и в связи с этим повышения выносливости организма бриофитов. Без учета такого аспекта любые признаки организации и особенности морфогенеза «повисают в воздухе». Предположения об оптимальных формах роста бриофитов при освоении суши остаются достаточно спекулятивными, а палеоботанические свидетельства недостаточными.

Для морфологов положение антоцеротовых среди наземных растений проблематично из-за их дивергентной морфологии.

Отмечается, что неясные структурные синапоморфии между трахеофитами и антоцеротовыми возможны из-за гаусториальной плаценты (Duckett & Lignore, 2003) и выявления иммуноцитохимическим анализом некоторого сходства состава их клеточной стенки. Например, ксилан-связанные соединения и целлюлозо-связанные полисахариды во вторичных стенках трахеофитов встречаются также в спорочитах и псевдоэлатерах антоцеротовых, но отсутствуют у гаметофитов и спорофитов мхов и печеночников (Carafa et al., 2005). В будущем такие исследования постепенно могут идентифицировать добавочные синапоморфии, как служащее примером наличие каллозы в водопроводящих клетках паллавичиниевых печеночников, но не у *Haplomitrium* или мхов.

Во всяком случае, антоцеротовые среди эмбриофитов, пожалуй, находятся ближе всех иных эмбриофитов к их генетическим корням. Со временем это подтвердится.

В новейшей обзорной работе (Renzaglia et al. (2007) приводятся сведения по структуре спородермы и дифференцирующие признаки по эволюции спор у бриофитов с соответствующими литературными ссылками.

Спородерма у бриофитов двуслойная, в ее составе ацетолизоноустойчивый наружный слой, который содержит спорополленин (экзина), и внутренний фибриллярный слой (интина). У мхов слой, продуцируемый клетками внутренней стенки коробочки («перина»), покрывает внешнюю поверхность экзины (Gambardella et al., 1994). Это материал экстраспорального происхождения, который покрывает поверхность зрелых спор также у гомоспоронгиальных папоротников и плаунов (Lugardon, 1990). Перины не известно у печеночников, тогда как периноподобный слой имеется у антоцеротовых (Brown & Lemmon, 1988 и др.). Более детальные наблюдения над антоцеротовыми, однако, показывают, что этот слой имеется в

тетрадах еще оболочки их спорочитной стенки и поэтому не имеет экстраспорального происхождения (Renzaglia & Vaughn, 2000). Однако полагаем, что функция его аналогична перине.

Четыре споры у бриофитов образуют тетрады и являются полярными, с хорошо выраженными проксимальной и дистальной поверхностями. У сложных таллоидных печеночников и антоцеротовых проксимальная сторона обычно несет ясную трирадиальную отметину, тогда как у простых таллоидов, листовенных печеночников и мхов этот признак часто становится неясным при созревании споры. Печеночники не образуют морфологически дифференцированной апертуры в отличие от антоцеротовых и мхов (Renzaglia et al., 2007).

Различия в спорогенезе очевидны между крупными группами бриофитов при начале развития. Выяснение онтогенеза элатер и псевдоэлатер не решает вопрос о гомологии между этими стерильными клетками, однако, различия в ультраструктуре и цитохимии их клеточной стенки подкрепляют представление об их независимом происхождении (Renzaglia et al., 2000). Тем не менее, не исключено, что элатерам предшествовали структуры, сходные морфологически с псевдоэлатерами.

Археспориальные клетки у антоцеротовых содержат, как и все делящиеся клетки, единственную пластиду. Премейотические спорочиты у мхов становятся монопластидными точно к редукции числа пластид в течение последнего деления археспориальных клеток. Спорочиты у печеночников обычно полипластидные, но монопластидные известны у *Blasia pusilla*, *Haplomitrium blumei*, *Monoclea gottsdui* и других сложных таллоидных печеночников (Renzaglia et al., 1994; Shimamura et al., 2001, 2003).

Согласно Neidhard (1979), у мохообразных наблюдается значительное варьирование в морфологии спор и формировании их

оболочек, т.е. бриофиты являются в этом плане гетерогенной группой растений. Относительная гомогенность присуща мхам, за исключением *Polytrichum*. Представители *Anthocerotales* по особенностям формирования спор сходны со мхами, *Marchantiales* и *Sphaerocarpaceae*, *Metzgeriales* и *Jungermanniales*, однако у каждой из групп резко выражены свои особенности деления спор. Она подчеркивает, что антоцеротовые отличны в этом отношении от всех других групп, *Marchantiales* и *Sphaerocarpaceae* имеют много общего, *Metzgeriales* и *Jungermanniales* образуют вторую пару сходных групп. Вместе с тем выявлено, что по структуре поверхности спор представители *Fossombronia* более сходны с представителями *Marchantiales* и *Sphaerocarpaceae*, чем с *Metzgeriales*, к которым семейство *Codontiaceae* обычно относится.

Как полагает Нейдхард, по-видимому, лишь антоцеротовые имеют ряд сходных черт спорообразования с папоротникообразными.

По ультраструктуре спородермы *Andreaeidae*, *Sphagnidae* и *Bryidae*, а также *Marchantiidae* и *Jungermanniiidae* различаются между собой, по строению спородермы *Anthocerotopsida* имеются признаки печеночников и мхов (Brown, Lemmon, 1988).

Моноспорангиатное состояние спорофита предположительно – плезиоморфное состояние среди эмбриофитов. Эволюция эмбриона наземных растений зависела от развития плаценты и трансферического питания спорофита от их гаметофита, состояние известно как матротрофия (Graham et al., 2000).

По мнению Crandall-Stotler (1984), в отношении спорофита у трех групп бриофитов проявляются даже более сильные морфологические различия, чем относительно гаметофита.

А.Д. Потемкин (2007) вслед за В. Crandall-Stotler (1984) отмечает, что по характеру развития спорофита у трех основных групп бриофитов имеются существенные различия от первого деления

зиготы и до образования спор. У печеночников развитие стопы, ножки и коробочки – синхронное, у спорофита нет меристемы, механических и проводящих тканей, а также устьиц. У *Andreaeobryum* – синхронное развитие ножки и коробочки. У бриевых мхов развитие стопы и ножки идет опережающими темпами.

Однако то, что у антоцеротовых, в отличие от интеркалярной меристемы мхов, меристема базальная, по нашему представлению, нельзя считать особо значимым, поскольку базальная меристема производна от интеркалярной, как у мхов. Вообще различия по характеру развития спорофита не столь существенны, как это кажется. По нашему представлению, эти отличия не настолько кардинальны, а имеют скорее экологическое основание в значительной степени определяющее морфогенез.

В. Crandall-Stotler (1980) указывает на наличие интеркалярной меристемы в «эмбриональном» спорофите мхов, а Mishler & Churchill (1984) трактуют это явление как вероятный пример параллелизма или же возможную синапоморфию для линии антоцеротовые – мхи – трахеофиты.

Согласно Renzaglia et al. (2000), фундаментальные различия в развитии спорофита и его структуре предполагают, что три группы бриофитов дивергировавшие от отдаленного предка каждый с развитием спорофита и таких механизмов, которые поднимают спорангии и рассеивают споры, вероятно, возникли независимо.

Обзор нескольких категорий метаболических и биохимических признаков у мхов, печеночников и антоцеротовых выявляет существенную гомогенность внутри каждой группы и значительную дивергенцию между группами (по Crandall-Stotler, 1984). Степень биохимической продвинутости, например, в отношении вторичных метаболитов и у мхов и у печеночников сравнима с таковой у покрытосеменных (Markham and Porter, 1978; Suire and Asakawa,

1979).

По предположению Lewis (1980), дихотомия между сосудистыми и несосудистыми растениями была катализирована расхождением путей синтеза сукрозы и сахарного алкоголя, первая из которых явилась существенным фактором для образования лигнина. Очевидно, мхи в этом аспекте принадлежат к группе зеленые водоросли/сосудистые наземные растения, тогда как по этой особенности, а также и по другим выше отмеченным печеночники, по-видимому, метаболически изолированы от остальных архегоният.

До появления работы Асакавы (Asakawa, 1986) представлялось, что антоцеротовые по изученным биохимическим признакам изолированы от всех других групп архегоният (Markham and Porter, 1978). По образованию вторичных метаболитов они проявляют сходство с водорослями, по отсутствию лунуларовой кислоты напоминают мхи и сосудистые растения, а по метаболизму D- и L-метионина они подобны только трахеофитам (Suire and Asakawa, 1979). Согласно последним авторам, хотя бриофиты образуют многочисленные химические соединения, обычные для всех зеленых растений, список соединений, вырабатываемых исключительно ими, растет постоянно. Это наводит данных авторов на мысль, что биосинтетическая эволюция происходит независимо в нескольких различных группах бриофитов по параллельным путям и в тех же направлениях, как и у трахеофитов. По их мнению, из биохимических данных логично вытекает, что печеночники, мхи и антоцеротовые проявляют независимое развитие и что андреевые, сфагновые и остальные мхи являются полифилетическими, т.е. фила *Bryophyta* включает пять отдельных групп, взаимосвязи между которыми крайне слабы.

Конечно, фитохимические критерии не могут не учитываться при изучении филогенетических отношений различных групп высших

растений, но следует избегать и переоценки такого рода отличий между ними. Как отмечает А.М. Голдовский (1973), не существует какой-то автономии «биохимической эволюции», а есть единый сложный процесс эволюции живых организмов, затрагивающий все стороны строения и функционирования организмов.

Адаптивное давление вызывает химическую диверсификацию между организмами точно так же, как и модификацию морфологических экспрессий (Swain, 1971). Сами по себе биохимические признаки не более значимые индикаторы филогении, чем любого другого рода признаки, рассматриваемые отдельно (Crandall-Stotler, 1984).

Согласно Кронквисту (Cronquist, 1980, – цит. по Пименову, Борисовой, 1987), химические признаки таковы же, как любые другие. В ряде случаев структурно сходные конечные продукты вторичного биосинтеза имеют различное биогенетическое происхождение и не могут рассматриваться как гомологичные, т.е. имеет место проявление конвергенции на молекулярном уровне (Пименов, Борисова, 1987). В этой связи следует предположить, что известное сходство по вторичным метаболитам (отсутствие флавоноидов и бедность терпеноидами) антоцеротовых с водорослями может представлять древний признак, а биохимическое и химическое сходство печеночников с бурыми водорослями, скорее всего, носит характер аналогии и обязано своеобразному эволюционному пути данных бриофитов в наземных условиях, означая их наибольшее отклонение в этих аспектах от прародительских форм зеленых водорослей, в чем мы следуем Крендолл-Стотлер.

Однако тот факт, что по ряду биохимических соединений и химическому составу печеночники оказываются более сходными с бурыми водорослями, чем с другими высшими растениями и в том числе со мхами и антоцеротовыми (Asakawa, 1986), может указывать

совместно с рядом других особенностей печеночников на очень раннюю самостоятельную их эволюцию. Следовательно, не исключена значительная филогенетическая обособленность печеночников не только от наиболее примитивных сосудистых растений, но и от мхов и антоцеротовых. Об этом же свидетельствует то, что печеночники, в отличие от остальных высших растений, единственная группа, синтезирующая лунуларовую кислоту – эндогенный ингибитор роста. У остальных высших растений сходную функцию выполняет абсцизовая кислота, но первая может быть «старше», поскольку для биосинтеза последней необходим молекулярный кислород. Преобладающие компоненты масляных телец – оптические антиподы соединений, встречающихся у других высших растений. В целом же химический состав метаболитов печеночников сходен с таковым остальных высших растений (Бенешова, 1985).

Вместе с тем следует отметить, что мнение (Suire and Asakawa, 1979) о независимости биосинтетической эволюции в нескольких различных группах бриофитов, происходящей по параллельным путям и в тех же направлениях, как и у трахеофитов, свидетельствует, на наш взгляд, не только об очень ранней их самостоятельности. Это мнение не может исключить и предположения об определенном сходстве потенциальных возможностей развития данных групп, однотипности реакции на факторы местообитания, что указывает на вероятную отдаленную их генетическую общность, касающуюся, прежде всего, бриевых, андреевых (в широком смысле) и сфагновых мхов.

Подводя итог филогенетическому изучению бриофитов, А. Смит (Smith, 1986) обращает внимание на статистическую невероятность того, чтобы две группы высших растений или более могли независимо развить многие гомологичные признаки. На этом

основании он считает логичным вывод, что мохообразные и другие высшие растения монофилетичны по происхождению. Подобное мнение высказывал ранее А.С. Лазаренко (1961). Вместе с тем значительны отличия бриофитов от трахеофитов по характеру жизненного цикла и ультраструктурам. Все это, как отмечает Смит далее, позволяет предположить, что мохообразные представляют эволюционно боковую линию, происходящую из анцестрального ствола, общего со стволом сосудистых растений. Вообще же он полагает, что на уровне современных знаний невозможно решить, представляют ли бриофиты моно- или полифилетическую группу и пока что все взгляды относительно филогении в пределах групп печеночников, антоцеротовых и мхов (поскольку направления изменений у них неизвестны) спекулятивны. Сходное мнение излагалось и несколько ранее (Greene, 1976; Smith, 1978; Anderson, 1984; и др.). В настоящее время также отмечается (Renzaglia et al., 2007; Troitsky et al., 2007), что проблема связи трех основных линий бриофитов пока не решена.

Достаточно указать, что *Archidium* и другие не родственные этому таксону эфемеральные мхи известны сейчас как специализированные адаптивные формы (Snider, 1975) скорее, чем связующие звенья печеночник – мох (Leitgeb, 1879), а *Calobryales*, несмотря на их прямой габитус и поверхностное сходство со мхами, связаны с *Metzgeriales* (Schuster, 1971a; Crandall-Stotler, 1981) Ныне *Calobryales* отнесены к отдельному классу -*Haplomitriopsida* (Crandall-Stotler et al., 2009).

Собственно, вообще вопрос о предках групп высокого ранга достаточно сложен и дальнейшее углубленное познание подчас испытывает новые затруднения в этом аспекте.

Остается совершенно неясным, каков был формовой спектр исходных для высших растений зеленых водорослей, а поэтому

трудно судить о том, сколь разнообразны были эти предки. Современные (и ископаемые) харовые, наиболее близкие по клеточной организации к высшим растениям, здесь мало показательны, будучи специализированной ветвью более обширной древней группы. Они указывают только на значительные эволюционные возможности харовых водорослей, но генетические корни этой группы неизвестны.

Как мы полагаем, в основу филогенетических построений должны быть положены определенные представления о происхождении и эволюции соответствующих таксонов того или иного ранга, а не только лишь регистрация сходств и различий конечных, т.е. имеющих в настоящее время признаков их организации. В действительности эти признаки претерпели чаще всего более или менее значительную трансформацию относительно анцестральных признаков, но нередко несут то явные, то менее заметные или с трудом обнаруживаемые следы прошлой организации подчас древнего и очень древнего происхождения.

Кратко сущность такого рода наших представлений в отношении мохообразных и их основных групп излагается ниже.

Невозможность для спорофита предположительно еще на амфибийном этапе эволюции (ордовик, силур, ранний девон) перейти к самостоятельному образу жизни была вызвана у части исходных форм высших растений, скорее всего, структурными (биоморфологическими) причинами – расположением архегониев на верхней части гаметофора, имевшего радиальное строение и стабильно прямостоячий рост. Это определило основную специфику и биологические возможности эволюции в наземных условиях таких двуединых растений с преобладанием в цикле развития гаметофита, требующего для осуществления процесса оплодотворения капельножидкой влаги.

Присущая наземной среде неустойчивость влагообеспеченности местообитаний создавала для бриофитов более или менее стрессовое состояние, в связи с чем особое значение для них приобрел океанический климат. При продвижении в глубь материков важен был микроклимат, складывавшийся более благоприятно при локально обеспеченном режиме влажности за счет выклинивания грунтовых вод, близости водотоков и водоемов, а также ухода от губительного испарительного стресса под полог более крупных сосудистых растений, которые вместе с тем в качестве доминантов растительных сообществ являлись господствующими конкурентами для мохообразных.

Экологическая обстановка для эволюции тех или иных групп бриофитов определялась на фоне особенностей организации их исходных форм соотношением абиотических (г-отбор) и биотических (К-отбор) факторов экзогенной среды. Только наиболее оптимальное соотношение этих трех составляющих открывало реальные возможности для относительно прогрессивного развития мохообразных, по крайней мере, до определенного момента их эволюционной истории.

Интегральным показателем такой обстановки должен был являться пониженный испарительный стресс, т.е. мезический режим, при котором вместе с тем более экологически пластичные и обладающие большей мощностью развития сосудистые растения не могли полностью реализовать свое превосходство в такой степени, чтобы оказывать подавляющее конкурентное воздействие на бриофиты. Следовательно, те местообитания, которые наиболее подходили для прогрессивного развития мохообразных, не могли быть оптимальными для развития сосудистых растений, т.е. подобная экологическая обстановка должна была характеризоваться известным равновесием степени воздействия на бриофиты как г-отбора, так и К-

отбора, без существенного перевеса одного над другим.

В такого рода экологической ситуации из мохообразных, по-видимому, оказались только анцестральные формы мхов, которые благодаря умеренному давлению условий среды в основном не подверглись преждевременной односторонней специализации, а развивались постепенно, относительно гармонично и тем самым имели наибольшие шансы проявлять в той или иной степени преемственность признаков организации. К тому же определенные древние черты организации в этой филе подверглись как бы консервации в боковых ветвях эволюции мхов, претерпевших относительно раннюю специализацию гаметофита вследствие адаптации к тем или иным классам экстремальных местообитаний, но при невысоком термическом режиме (преобладание г-отбора).

Преемственный, последовательный характер эволюции у *Bryopsida* оставляет возможность в известной мере рекапитуляции процесса эволюции в онтогенезе как гаметофита, так и спорофита, особенно на его ранних стадиях. Прежде всего, это касается спорофита (как образования, находящегося в меньшей зависимости от экзогенной среды, чем гаметофит, имеющий непосредственную связь с субстратом) и в первую очередь его эмбрионального развития внутри архегония, поскольку в это время спорофит полностью изолирован от внешней среды. Однако из этого правила есть исключения, обусловленные спецификой адаптации.

В боковых, узко специализированных ветвях эволюции мхов сохранение древних и при этом более существенных признаков в организации спорофита (как следствие в известной мере приостановки в его поступательном развитии) вплоть до момента его созревания тем больше, чем раньше в процессе эволюции произошло «укрытие» спорофита структурами гаметофора. В этой связи максимальная степень консервации наиболее древних признаков проявляется,

вероятно, у *Sphagnopsida* (прежде всего, *Ambuchananiales*), за которыми следуют в таком аспекте *Andreaeobryopsida*; у последних тип организации спорофита предположительно определен исторически несколько позже, с чем коррелируют и признаки генеративной сферы гаметофита. Особое положение занимают в связи с примитивностью морфоструктуры вегетативного тела гаметофита, хотя у их спорофита, как и у спорофита *Andreaeobryopsida*, сохранилась собственная ножка.

Укрытие спорофита до его созревания структурами гаметофора в боковых ветвях развития мхов произошло исторически значительно позже, нежели у печеночников, когда могла возрасти степень консервативности формирования спорофита. Однако, скорее всего, его прежние вегетативные структуры приобрели новые функции на базе связей с гаметофором более совершенной организации, чем у печеночников. Это нашло отражение, в частности, в замещении функции быстрого подъема коробочки ножкой спорофита (как это происходит у печеночников) ответвлением гаметофора – псевдоподием. Такой феномен служит выражением высокой степени интегративных связей спорофита с гаметофитом, которые не ограничиваются лишь «укрытием» и снабжением влагой и элементами питания спорофита гаметофитом.

Вместе с тем и у части маршанциевых печеночников гаметофит активно способствует также и распространению спор, образуя особые структуры – подставки. В итоге все же правильнее будет считать, что структура спорогона и характер его связи с гаметофитом у печеночников – производные существенно иного, чем у мхов, адаптациогенеза. Если у мхов спорофит в значительной мере удерживает черты своей независимости (это, в частности, проявляется в онтогенезе его стопы), то у печеночников зависимость спорофита от гаметофита выражена гораздо сильнее и контакт с ним более

гармоничен (обычно не наблюдается ни такого глубокого проникновения стопы в ткани гаметофита, ни сплющивания клеток стопы, как у мхов). Данная гармонизация явно вторична от того, что свойственно мхам.

Колонка спорофита, по-видимому, полностью дегенерировавшая у исходных форм печеночников, продолжает, как мы полагаем, функционировать у представителей боковых ветвей эволюции мхов (кроме эфемеральных форм) в качестве питающе-проводящей в отношении спорогенной ткани структуры, а резорбция ее при созревании спор стала по существу звеном в механизме по активному высвобождению спор из коробочки (у сфагнов) или просто способствует этому процессу (у андреевых).

В общем особенности эндогенного, эмбрионального этапа в онтогенезе спорофита мхов допустимо экстраполировать в качестве анцестральных для исходных форм всех групп бриофитов, а для более поздних стадий их онтогенеза моделью может в известной мере служить онтогенез спорофита *Sphagnopsida*. Также и ранние стадии в ходе развития протонемы у *Bryopsida* можно принять в качестве исходных для предковых форм всех групп мохообразных.

Антоцеротовые, остававшиеся длительное время вследствие уникальности ряда признаков организации объектом противоречивых предположений в отношении их происхождения, в настоящее время уже могут быть проанализированы более конструктивно. В их организации очевидна, прежде всего, резкая гетеробатмия признаков, которая особенно касается спорофита данных мохообразных. Несмотря на уникальные черты организации спорофита антоцеротовых его структура, по всей вероятности, производна от той, которая проявляется во время эмбриогенеза у мхов, как отмечено выше, т.е. спорофит антоцеротовых, по существу, представляет собой «трансформированный спорофит мхов», если иметь в виду их древние

формы. К последним структурно ближе всего, по-видимому, спорофит *Sphagnopsida*.

Сложнее обстоит вопрос с происхождением гаметофита антоцеротовых, учитывая уникальное сочетание признаков в его организации. По общему габитусу и структуре (если не касаться особенностей развития гаметангиев) гаметофит антоцеротовых, по крайней мере, не превышает уровня организации гаметофита некоторых печеночников. Скорее даже наоборот, наличие крупных одиночных хроматофоров с пиреноидами, примитивный способ выделения защитной слизи, билатеральная симметрия сперматозоидов с правовращением, а также отсутствие флавоноидов и бедность терпеноидами могут свидетельствовать об удержании гаметофитом антоцеротовых в известной мере более древних признаков, чем те, которые присущи печеночникам. Более того, в отличие от всех других бриофитов даже у спороцитов основного большинства печеночников наблюдается продвинутое состояние пластидного комплекса – наличие нескольких пластид.

Хотя в последнее время и у ряда печеночников обнаружена монопластидность митоза в археспориальных клетках и мейоза в спороцитах *Monoclea gottschei* (Brown, Lemmon, 1991), а также у *Haplomitrium*, *Blasia* и др. (Renzaglia et al., 2007). Это подтверждает продвинутость пластидного комплекса у остальных печеночников. К тому же полагаем, что данное явление свидетельствует об исторически очень раннем начале дивергенции печеночников на два подкласса, но в целом этот процесс мог растянуться для разных таксонов в пределах *Marchantiopsida* от девона до триаса. В таком случае *Marchantiopsida* можно рассматривать скорее даже не как парафилетический, а как полифилетический таксон (при узком понимании монофилии). Из типичных *Marchantiopsida* к более древним относим представителей пор. *Marchantiales*. Наконец,

очевидна формовая бедность антоцеротовых на фоне многообразия форм мхов и печеночников.

Между тем способ соединения брюшка архегония с прилегающими тканями гаметофита и эндогенное развитие гаметангиев у антоцеротовых отражают, вероятно, вторичное, продвинутое их состояние относительно генеративных органов печеночников и мхов, более, чем обе последние группы, приближая антоцеротовые к сосудистым растениям, причем сюда еще добавляется наличие у гаметофита антоцеротовых устьиц типичного для трахеофитов строения и некоторые другие признаки.

В целом при сохранении в какой-то степени некоторых чуть ли не водорослевых признаков гаметофит антоцеротовых проявляет по габитусу и строению вегетативного тела, включая ризоидальную систему и протонему, сходство с печеночниками, особенно анакрогинными из порядка *Metzgeriales*; по строению коробочки – со мхами, прежде всего, сфагновыми, а также в некоторой мере с печеночниками (по способу ее вскрытия, а также по наличию элатероподобных структур – псевдоэлатер); по нескольким признакам гаметофита (в частности, генеративной сферы) и спорофита, упомянутым ранее (с. 106-109), – с сосудистыми растениями и в том числе даже с семенными.

Такой конгломерат признаков антоцеротовых общих с некоторыми признаками других крупных таксонов высших растений при наличии однако и черт, свойственных только первым, указывает на независимость эволюционного пути антоцеротовых, своеобразие их адаптиогенеза. Хотя едва ли правильно рассматривать антоцеротовые как промежуточное звено между трахеофитами и другими мохообразными, но все же они могут служить свидетельством происхождения и тех и других от единой таксономически группы водорослей с признаками клеточной

организации некоторых *Charophyceae*, чем в какой-то мере определялся характер дальнейшего развития таксонов. Полагаем, что наметившееся в далеком прошлом, еще, возможно, на амфибийном этапе эволюции антоцеротовых, их преимущество над другими диплогаплонтами среди высших растений (бриофитами) не реализовалось в связи с сохранением постоянной зависимости спорофита от материнского гаметофита.

Можно утверждать, что практически все признаки антоцеротовых, приближающие их к трахеофитам, производны от тех структур, аналоги которых имеются или имелись в далеком прошлом у мхов и печеночников. В свою очередь не исключено, что пластидная система печеночников и мхов производна от такого морфотипа пластид, который присущ антоцеротовым, а слизевые волоски печеночников могли возникнуть на основе внешне не дифференцированных слизевых клеток подобных таковым у антоцеротовых.

Значит, в силу ряда объективных причин при построении филогенетической схемы антоцеротовые следует располагать между печеночниками и мхами, с одной стороны, и птеридофитами (споровыми представителями сосудистых растений), с другой (сюда же можно присоединить и риниофиты).

Такое взаимное расположение основных групп высших растений носит не вполне формальный характер, а приобретает более глубокий морфогенетический смысл. Согласно проведенному нами анализу, через предков антоцеротовых можно найти путь к теоретическому воссозданию далеких предшественников гаплодиплонтот (впоследствии трахеофитов) среди высших растений. Как мы полагаем, данные предшественники морфологически были более или менее сходны с древнейшими преданцестральными формами антоцеротовых, но затем подобные этим формы

продвинулись по чертам организации гаметофора далее, возможно, вплоть до той его структуры, которая свойственна риниофитам. В результате, в частности, архегонии, предположительно первоначально снабженные у них ножкой, утратили ее и через такую стадию, как у предков антоцеротовых, и их современных форм перешли к состоянию, присущему архегониям сосудистых растений. При этом характер расположения архегония изменился от поверхностного на вальковатой радиальной оси до погруженного в ткань внутренней поверхности конусовидного расширения (или его краевых выростов) верхушки гаметофора, по-прежнему вальковатого в остальной его части.

Предположительное опускание верхней части данного гаметофора после оплодотворения и в ходе эмбриогенеза на субстрат, скорее всего, под воздействием собственного утяжеления и других причин создало, по-видимому, реальную возможность для установления развивающимся спорофитом непосредственной связи с абиотическим субстратом и тем самым для последующего перехода диплофазы к самостоятельному образу жизни.

Надо полагать, те формы, которые продвинулись до уровня гаплодиплонтов среди древних амфибийных архегониат, имели сравнительно ограниченный круг предшественников в таксономическом отношении, поскольку все они должны были обладать соответствующими потенциями (преадаптивными свойствами) для достижения уже раннего значительного развития по восходящей линии. В отличие от них исходные формы наиболее крупных таксонов диплогаплонтов, имеющих, скорее всего, более глубокие генетические корни среди различных групп *Charophyceae*, могли характеризоваться значительно большими различиями в строении клетки как фундаментальной единицы живого организма, что унаследовали и современные представители трех основных групп

бриофитов.

Значит, первый этап эволюции исходных форм высших растений предположительно характеризовался конвергенцией признаков не только в отношении образования у них генеративных органов единого типа – снабженных ножками архегониев и антеридиев, но и единообразным расположением их в верхней части цилиндрических гаметангиефоров, представлявших собой боковые выросты или ответвления от плоского, дорсивентрального слоевища при амфибийном образе жизни данных растений (ордовик – силур). Второй этап эволюции высших растений, вероятно, заключался в дивергенции (при все том же амфибийном образе жизни) вследствие возникшей у части данных форм в результате изменений в морфогенезе гаметангиефоров возможности перехода спорофита к самостоятельному образу жизни и ее реализации (вероятно, ордовик – силур).

Судя по всей логике исторического развития мохообразных, вытекающей из проведенного нами анализа, несмотря на чрезвычайную длительность данного процесса в наземных условиях, эти растения как прошедшие меньше этапов по линии восходящего развития, чем высшие растения-гаплодиплонты, казалось бы должны иметь несколько большие шансы удержать некоторые, хотя и в какой-то мере трансформированные признаки водорослевых предшественников. Однако такая возможность сильно нарушена и затемнена широким распространением у бриофитов редуционных явлений в отношении ряда структур и функций, что сочетается со специализацией или в какой-то мере прогрессивным развитием тех или иных структур и функций. Все это отражает разные пути адаптациогенеза бриофитов и в конечном итоге достижение ими все большей приспособленности к условиям наземной среды. При этом неизменному возрастанию степени участия в адаптациогенезе

бриофитов редуционных процессов особенно способствует постоянно усиливающаяся антропогенная нагрузка на природные комплексы, вызывающая их сукцессионные омоложение и деструкцию.

Печеночники, скорее всего, представляют собой ветвь эволюции диплогаплонтов среди высших растений, исторически очень рано уклонившуюся от морфотипа сходного с тем морфотипом, который, видимо, явился анцестральным для современных мхов, что касается как спорофита, так и гаметофита. В результате реализации присущих предкам печеночников генетических предпосылок при адаптации к определенным экологическим условиям, оказавшимися для них в целом экстремальными, как гаметофит этих растений, так вслед за ним и спорофит подверглись более или менее существенной трансформации. При этом особенно сильную редуцию претерпел спорофит в результате общей для всех печеночников его интернационализации, что получило крайнее выражение у некоторых представителей *Marchantiopsida*. Трансформация спорофита у печеночников приобрела столь глубокий характер, что коснулась и структуры спорозитов, в частности, их пластидной системы (наличие у многих из них нескольких пластид), а это, вероятно, находится в общем русле акселерации.

Исходя из принципа монофилии, логичным казались поиски переходных между крупными таксонами форм. Конечно, такие таксоны как, например, *Notothylas* и *Archidium* не могут рассматриваться в качестве переходных между антоцеротовыми и печеночниками или мхами и печеночниками, будучи следствием редуционной продвинутой в пределах соответствующих групп бриофитов, но здесь прослеживается сходная в известной степени тенденция в редуции вегетативных структур спорофита антоцеротовых и мхов. Она вызвана в какой-то мере аналогичными

изменениями статуса и взаимоотношений их спорофита с гаметофитом. Такие случаи могут служить своего рода моделями для теоретического воссоздания процесса возникновения того типа морфоструктуры, который присущ спорофиту печеночников как подвергшемуся определенной редукции образованию. Эта вторичная по существу конвергенция признаков вместе с тем является выражением параллелизма в развитии разных групп бриофитов.

Следует вновь упомянуть, что сходство по клеткам архегония и пьедестала такакиевых с их филлоидами может указывать на очень примитивное состояние последних, как и архегония с его крупным телом, содержащим хлоропласты (Mizutani, 1972). Кроме того, плацента *Takakia* очень похожа на таковые *Andreaea*, *Andreaebryum* и представителей семейства *Polytrichaceae* и, по-видимому, близка к предковому типу (Renzaglia et al., 1991). На основании проявления однотипности в строении филлоидов и стебля такакиевых и сходства в протекании начальных фаз их онтогенеза, а также внешнего сходства молодых гаметангиев мхов и калобриевых с филлоидами такакиевых сделан вывод о возникновении гаметангиев в результате видоизменения системы ветвей у предковых форм мохообразных (Mehra, 1967, 1970).

Не касаясь столь далекого прошлого, но базируясь на таких проявлениях возможной архаичности, важно отметить, что вероятное удержание архегонием такакиевых признаков, унаследованных от анцестральных форм мохообразных (в условиях отсутствия редукционных процессов) и его сходство с архегониями собственно мхов, как и, по-видимому, однотипность развития спорофита (аналогия с андреевыми мхами) подтверждают приемлемость для воссоздания основных признаков в строении спорофита у анцестральных форм всех бриофитов использования результатов изучения начальных этапов онтогенеза эмбриона мхов как проявления

в известной мере рекапитуляции процесса ранней эволюции спорофита.

Подобно антоцеротовым уникальным сочетанием продвинутого спорофита с примитивным гаметофитом характеризуются и такакиевые, причем это расхождение у последних особенно разительно.

Уникальность вегетативного тела гаметофора такакиевых состоит в однотипности филлоидов и стебля. Характерно, что у такакиевых, как и у антоцеротовых, наиболее примитивные черты удерживает именно гаметофор, который, казалось бы, должен быть более лабильным, чем спорофит в связи с его особо важным значением для процесса возобновления. Однако как раз по этой причине спорофит, видимо, и продвинулся далее в своем развитии у такакиевых и антоцеротовых относительно гаметофита, ярко демонстрируя мозаичность эволюции отдельных органов и структур. Как мы полагаем, признаки строения гаметофоров у такакиевых и могут свидетельствовать о первичности возникновения у мхов в ходе эволюции ризоидов еще без ризоидов, прямого роста радиальной, вальковатой оси, беспорядочного расположения генеративных органов на ней, образующихся в акропетальной последовательности. Такой облик гаметофора мог дифференцироваться только при невысоком давлении испарительного стресса (в условиях мягкого, умеренного до прохладного климата).

Сопоставление способов высвобождения спор из коробочки у различных групп мохообразных и в их пределах как проявления морфологической стороны адаптации к определенному типу экзогенных условий позволило нам разработать модели их эволюции у мохообразных. Исходным способом высвобождения спор из коробочки у всех предшественников бриофитов являлось, вероятно, беспорядочное разрушение стенки зрелой коробочки с последующей

локализацией зоны разрушения верхушечной частью коробочки (рисунок 14 и 16). Далее, вероятно, произошла выработка механизмов высева спор на путях дивергентной эволюции. У части предков бриофитов неправильное разрушение стенки на верхушке коробочки с образованием продольных лоскутков сменилось расчленением стенки верхней части коробочки на 4 лопасти (рисунок 14). Это, скорее всего, происходило в условиях невысокого термического режима. Затем вновь произошла дивергенция на основе данного морфотипа как ответная реакция на климатическую дифференциацию.

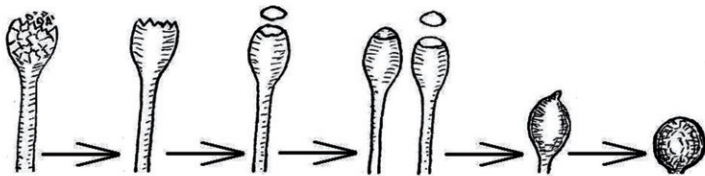


Рисунок 16 – Формирование стегокарпности и ее инверсия

В условиях повышенного термического режима произошло удлинение линий расчленения стенки коробочки на лопасти до ее основания (рисунок 9а), чем достигалось ускоренное высвобождение спор (таково вскрытие коробочки у большинства печеночников). При невысоком термическом режиме до прохладного (мезофитные формы) ранее полностью расходившиеся друг от друга лопасти перестали разъединяться в самой верхушке коробочки, что привело к выработке схизокарпности (такакиевые и андреевые мхи) (рисунок 14). В другой, также мезофитной, ветви предков мохообразных, которая адаптировалась к еще более мягким условиям, этапы морфогенеза менее ясны, но, по всей вероятности, после локализации зоны разрушения стенки верхушкой коробочки здесь дифференцировалось некое подобие крышечки и, наконец, сформировалась крышечка как четкая целостная структура, присущая стегокарпным мхам (рисунок

16). На базе стегокарпности возникли исключительно эффективные механизмы либо стремительного выброса спор из коробочки (сфагновые мхи), либо порционного в связи с колебанием влажности воздуха высевания спор с помощью особой сложной структуры – перистома (бриевые мхи).

У представителей класса маршанциевых способы высвобождения спор из коробочки наиболее разнообразны и вместе с тем носят оттенок примитивности, а поэтому воссоздание их эволюции вызывает особые трудности. Не исключено, что у предшественников этой группы печеночников вскрытие коробочки осуществлялось расчленением ее продольными швами на лопасти, но в связи с вынужденным переходом в открытые местообитания вследствие аридизации климата спорогон их стал развиваться под прикрытием структур сложного слоевища и коробочка вторично могла обрести клейстокарпность (рисунок 9б). С образованием особых ответвлений таллома (подставок) спорофит получил новый импульс для выработки механизмов высевания спор. В связи с происхождением от различных таксонов и индивидуальностью типов развития у маршанциевых механизмы высвобождения спор у них оказались различными – вплоть до сочетания вскрытия отделением крышечковидной части и отгибанием лопастей (рисунок 9б) (особенно у наиболее древнего по происхождению порядка *Marchantiales*, начиная, быть может, с карбона или даже верхнего девона).

Модель выработки стегокарпности приложима и к эволюции способа вскрытия у мохообразных антеридия. В этом аспекте к первичным, более примитивным следует отнести печеночники, антоцеротовые и сфагны, а к продвинутым, вторичным такакиевые, андреевые и бриевые мхи.

Несколько уточнить хронологию параллельной независимой

эволюции основных групп мхов позволяет рассмотренная нами выше модель трансформации у них способов вскрытия коробочки.

На основе интерпретации этой модели допустимо предположение о том, что дивергенция мхов на стегокарпные и схизокарпные произошла исторически не позже среднего девона, а возможно и ранее – в нижнем девоне. Даже только таких двух морфологических признаков как стегокарпность и диморфизм клеток листа сфагнового типа достаточно для доказательства общности их генетических корней с бриевыми мхами, поскольку это отражает однотипность реакции их спорофитов и гаметофитов на сходное давление среды как сложно опосредующее проявление их генетической общности.

Исходя из предполагаемой адаптивной сущности стегокарпности, мы считаем, что далекий общий предок сфагновых и бриевых мхов являлся выходцем из более мягких, мезофитных местообитаний, чем анцестральная форма андреевых мхов. Схизокарпность, вероятно, была связана с некоторым вещественно-энергетическим дефицитом относительно предковых форм стегокарпных мхов. Однако в дальнейшем соответственно специфике типа местообитаний (эдафотоп) инициальные формы сфагновых мхов гораздо сильнее уклонились от предков бриевых мхов, чем предшественники андреевых.

Значительно большее сходство по многим признакам андреевых и бриевых мхов все же не должно вводить в заблуждение относительно «момента» их дивергенции. Вполне вероятно, что продолжительность независимого развития более сходных между собой андреевых и бриевых мхов больше, чем менее сходных сфагновых и бриевых, в отношении родства которых даже в последнее время нередко проявляются сомнения. В такой связи не исключено, что и отдельные таксоны в пределах бриевых мхов не столь уж близки

филогенетически, как это может показаться (например, политриховые, тетрафисовые и другие, что отражается в современных таксономических классификациях), являясь также длительно независимо развивающимися группами, но приспособляющимися к сходному в крупном плане комплексу факторов местообитаний. Чрезвычайно большую, пожалуй, определяющую роль здесь могло сыграть различие в показателях экологической обстановки, детерминирующее специфику характера и степени давления среды на мхи. Все это указывает на весьма широкое распространение параллелизмов в ходе эволюции высших растений, что особенно заметно проявляется у мохообразных в связи с более выраженным у них проявлением консерватизма.

Гаметофор сфагновых мхов хотя и сильно специализирован, но проявляет все же типичные для класса мхов признаки организации. Диморфизм клеток «пластинки» листа у них отражает, как мы полагаем, высокие возможности дифференциации клеточной сети, т.е. ту стадию, когда уже образовалась жилка листа. В противном случае трансформация прежнего морфотипа гаметофита в сфагновый не могла бы произойти, поскольку сущность ее, по всей вероятности, заключалась в замещении эндогидрической системы принципиально иной, сфагнового типа, т.е. должна была осуществиться эквивалентная смена проводящих систем. Любой иной вариант в условиях неуклонного нарастания экстремальности эдафотопы и, прежде всего, дефицита минерального и азотистого питания явно не реален. Тем более, что наличие крышечки у спорогона сфагнов есть следствие мезических условий формирования их предшественников, т.е. возможности относительно гармоничного развития последних, что не препятствовало вероятной выработке у них эндогидричности и вообще характерных для мхов признаков вегетативного тела гаметофита. Особое положение занимает *Ambuchanania* – род,

относящийся к сфагновым мхам, но, вероятно, менее уклонившийся по морфоструктуре как гаметофита, так и спорофита от предшествующей формы в связи с меньшей степенью экстремальности экзогенных условий его трансформации.

В общем, относительно генеративной сферы и спорофита не исключено некоторое опережение в развитии вегетативного тела гаметофора сфагновых мхов, как обладающего более тесной непосредственной связью с экзогенной средой и первым реагирующего на воздействие ее факторов. Вынужденная же адаптация предков сфагновых мхов (род *Sphagnum*) к особому экстремальному типу местообитаний (застойное обводнение почв), скорее всего, препятствовала проявлению последующего прогрессивного процесса усложнения и усовершенствования структуры генеративных органов и спорофита. Вещественно-энергетические ресурсы, вероятно, были мобилизованы на трансформацию структуры гаметофита как решающего звена адаптации геноза данных мхов. По мере этой трансформации строения гаметофора ножка спорогона укорачивалась до почти полной ее дегенерации с укрытием спорофита структурами гаметофора, к тому же у исходных форм рода *Sphagnum* архегонии переместились с верхушки стебля на боковые ветви и только у рода *Ambuchonania* этого не произошло. Возмещение утраты ножки у спорофита псевдоподием было вызвано, скорее всего, освоением местообитаний открытой экспозиции, где был выше испарительный стресс (при дефиците некоторых элементов питания).

Сама по себе однотипность выноса сформировавшейся коробочки из-под структур материнского гаметофора у сфагновых и андреевых мхов (кроме *Andreaeobryum* вследствие меньшей степени экстремальности освоенного типа местообитаний) служит проявлением сходного уровня взаимоотношений спорофита с гаметофитом в

смысле продвинутости этих связей относительно таковых у печеночников из класса. *Jungermanniopsida*, т.е. достижения большей степени интеграции гаметофазы и спорофазы, согласования их генетических программ. Вообще образование псевдоподия у сфагновых и андреевых мхов, как и других структур гаметофита, связано с невысоким термическим режимом.

У *Jungermanniopsida* вся организация спорофита адаптирована к обеспечению успешного протекания спорогенеза под покровами гаметофора, а затем к быстрому выносу из-под защитных структур гаметофора зрелой коробочки и сразу вслед за этим вскрытием ее обыкновенно до основания продольными лопастями для обеспечения также быстрого высвобождения спор с помощью элатер. Это может быть биологически оправданным только при высокой тепло- и влагообеспеченности климата (в тропических дендроценозах) повышенном для предотвращения утраты жизнеспособности спор еще в коробочке.

Экстремальность тропического климата для исходных форм печеночников можно объяснить только их предшествующим мезическим образом жизни, когда они развивались более постепенно и гармонично в условиях мягкого океанического климата, т.е. практически еще при отсутствии выраженных редуционных процессов. Данная реконструкция неизбежно ведет к той структуре спорофита, признаки которой в наибольшей мере сохранились у спорофита сфагновых мхов и в несколько преобразованном виде у антоцеротовых, а также к радиально-симметричному строению гаметофора. В результате как бы проявляется значительное сходство морфолого-анатомической структуры как спорофита, так и, возможно, в известной мере, гаметофита предков основных групп современных бриофитов, более близких по признакам организации к первичным архегониатам.

Совокупность всех упомянутых и других сходных и отличительных морфологических признаков основных групп мохообразных на различных морфологических уровнях с учетом биохимических, физиологических, цитологических, физических критериев, а также палеонтологических данных и при сопоставлении с признаками организации низших трахеофитов и харовых водорослей привела к вышеизложенному представлению о происхождении данных групп мохообразных.

По комплексу признаков организации среди бриофитов выделяется три крупных и обособленных таксона – антоцеротовые, печеночники и мхи. Наиболее обособлены от остальных мохообразных антоцеротовые. В эволюционном аспекте по уровню одних признаков (строение сперматозоидов, пластид, наличие слизевых клеток и др.) антоцеротовые находятся ниже печеночников и мхов, приближаясь даже в некотором отношении чуть ли не к водорослям, по другим признакам (строение вегетативного тела гаметофора, протонемы, способ вскрытия коробочки, наличие псевдоэлатер) – на уровне печеночников, по третьим (однотипность морфологии спорового мешка и колонки, происхождения спорогенной ткани и колонки, фотосинтетическая активность, наличие устьиц у спорофита и др.) – на уровне мхов, по четвертым (характер развития генеративных органов, начальная фаза эмбриогенеза, увеличение длительности функционирования спорофита и др.) – выше уровня печеночников и мхов, чем достигается известное приближение к трахеофитам. Тем самым антоцеротовые являются как бы промежуточной группой между печеночниками и мхами и вместе с тем могут рассматриваться в качестве своего рода переходного звена между другими мохообразными и трахеофитами.

Следует предположить, что в начале дивергентной эволюции первичных архегоният, последовавшей за конвергентной, дальние

предки антоцеротовых могли биоморфологически в большей мере выступать как переходная группа между анцестральными формами диплогаплонтного и гаплодиплонтного направлений развития высших растений. Все это отражает известную степень целостности всех высших растений как производных от гипотетической группы предков харовых водорослей с определенным общим комплексом признаков, в которую в наибольшей мере уходят своими филогенетическими корнями антоцеротовые. Представление (Duckett, 1986) на основе изучения формирования сперматид мохообразных состоит в том, что общие предки у печеночников, антоцеротовых и мхов, если они имеются, должны, должны быть прослежены обратно к MLS-содержащей подвижной клетке с обилием цитоплазмы и неоформленным ядром с дисперсным хлорофиллом, относит филогенетические истоки мохообразных к очень далекому геологическому прошлому, быть может, на уровне цианобактерий.

Изложенное побуждает нас поместить в филогенетической схеме высших растений антоцеротовые в группу мохообразных, учитывая наличие и у них «бриофитного» цикла развития, но рядом с трахеофитами (рисунок 17). Основные группы бриофитов следует рассматривать в плане параллельного, независимого и конвергентного развития первенцев высших растений, производных от различных таксонов древних водорослей.

Здесь допускается монофилетическое происхождение каждой из таких групп как антоцеротовые, печеночники, мхи совместно с такакиевыми, внутреннее таксономическое разнообразие которых следует связывать с дивергенцией.

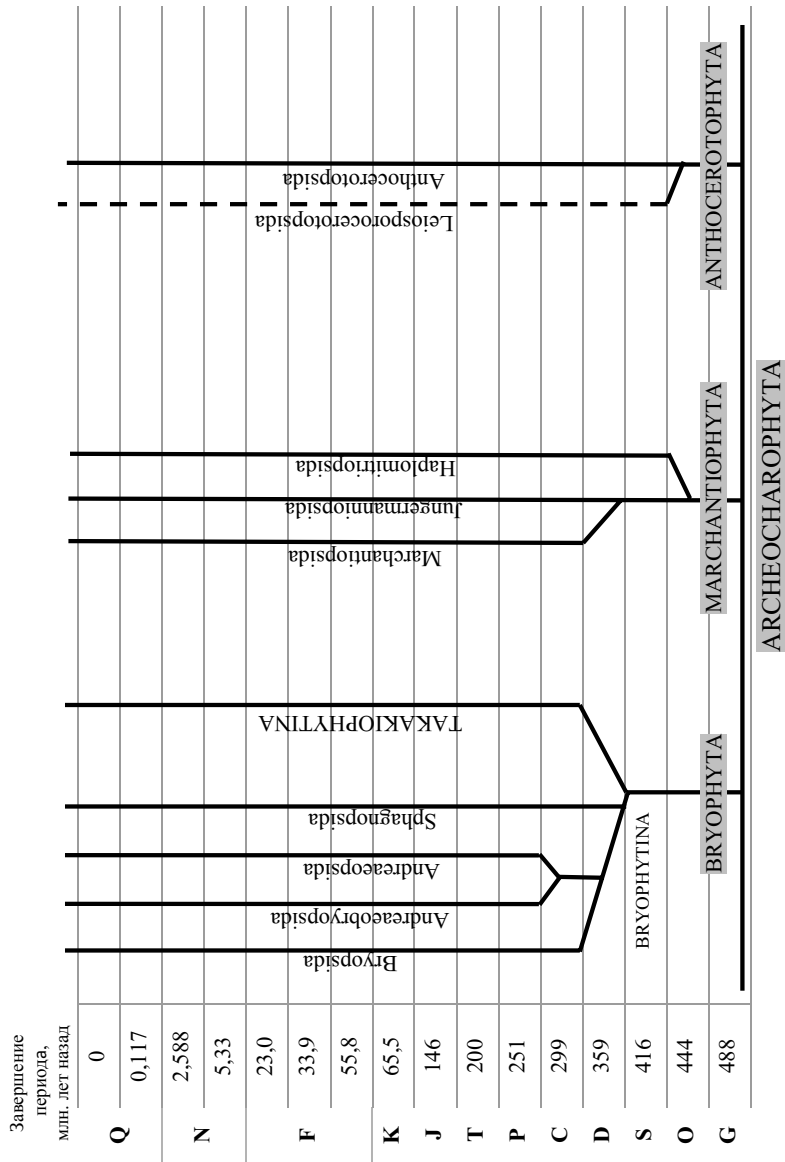


Рисунок 17 – Схема филогении и дифференциации основных групп мохообразных

Эти группы по-своему уникальны и уходят генетическими корнями через первичные архегониаты в определенные анцестральные таксоны из состава древних харовых водорослей систематически, вероятно, значительно удаленные друг от друга.

Печеночники как наиболее редуцированные по морфологическим признакам эмбриофиты, конечно же, могли обладать несколько своеобразным исходным типом организации, который и выразился, возможно, в «наименьшей степени наземности» печеночников среди высших растений. Тем не менее мы продолжаем считать, что на амфибийном этапе эволюции печеночники, по крайней мере, морфологически были ближе к мхам, чем к антоцеротовым, что проявляется и на признаках организации рецентных гаметофитов первых. Структура спорофита печеночников в связи с сильной редукцией его вегетативной части не показательна.

Печеночники, антоцеротовые и мхи объединяет не только общий характер цикла развития, но также набор морфологических признаков, связанных со спорогенезом, ультраструктурой спор, плацентарной архитектурой, которые являются вместе с тем общими для всех эмбриофитов. Однако это может быть проявлением конвергенции вследствие адаптации к принципиально новой экологической зоне – наземной среде.

При классифицировании таксонов следует основываться на филогенезе. По современным наиболее обоснованным представлениям эмбриофиты (мохообразные и трахеофиты) происходят, в конечном счете, от каких-то древних харовых водорослей. При этом, если сосудистые растения – явно целостная, монофилетическая группа, то бриофиты с достаточным основанием можно считать сборной, полифилетической группой. Ранее нами (Рыковский, 1995) было предложено 2 варианта классификации таксонов высокого ранга. Согласно первому варианту среди

мохообразных различалось три отдела: *Anthocerotophyta*, *Hepatophyta* и *Bryophyta*. В последнем выделялось два подотдела: *Takakiophytina* и *Bryophytina*. Этот вариант отличался большей филогенетической строгостью, чем второй, согласно которому мохообразные подразделялись на два отдела: *Anthocerotophyta* и *Bryophyta*. Последний включал подотделы *Hepatophytina* и *Bryophytina*. К *Bryophytina* были отнесены такакиевые и мхи в ранге классов. Несколько позже нами (Рыковский, 2001) мохообразные подразделялись на четыре отдела: *Anthocerotophyta*, *Hepatophyta*, *Takakiophyta* и *Bryophyta*, хотя к этому времени такакиевые В. Crandall-Stotler были уже отнесены после обнаружения у них антеридиев и спорофитов к мхам. Отдел *Anthocerotophyta* в данной принятой нами тогда схеме представлен классом *Anthocerotopsida*, *Hepatophyta* – классами *Jungermanniopsida* и *Marchantiopsida*, *Takakiophyta* – классом *Takakiopsida*, *Bryophyta* – классами *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida* и *Bryopsida*.

В настоящее время в бриологии предложены классификации, которые более проработаны в соответствии с новыми данными, прежде всего, молекулярными. С учетом результатов последних исследований, как морфологических, так и на молекулярном уровне, считаем возможным подтвердить первый вариант подразделения бриофитов на отделы и мхов на подотделы (Рыковский, 1995). При этом принимаем вместо названия отдела печеночников *Hepatophyta* более правильное согласно ботанической номенклатуре *Marchantiophyta*. Необходимо отметить, что в современной классификации такакиевым придан ранг класса в отделе мхов. Однако нами, как это следует из первого варианта схемы, такакиевые расцениваются в качестве подотдела отдела *Bryophyta*, т.е. в данном отделе различается два подотдела. Такой таксономический статус такакиевых мотивируется нами тем, что вегетативное тело гаметофора

последних, вероятно, удерживает комплекс древнейших анатомо-морфологических признаков организации, нисходящих, быть может, к некоторым структурам первичных форм бриофитов. Во всяком случае, степень дивергенции такакиевых от остальных групп мхов значительна и оправдывает придание такакиевым ранга подотдела в отделе *Bryophyta*. В целом мохообразные составляют надотдел *Bryobionta*, относящийся к высшим растениям (эмбриофитам). Что касается отдела *Marchantiophyta*, то считаем целесообразным подразделить его на два подотдела: *Jungermanniophytina* (классы *Haplomitriopsida* и *Jungermanniopsida*) и *Marchantiophytina* (класс *Marchantiopsida*). При этом учитывается, что последний класс представлен исконно сложно-слоевищными формами, производными от простых слоевищных вследствие адаптации к условиям более сложного климата – средиземноморского типа

В данной классификации допускается монофилетическое происхождение каждой из таких основных групп, как антоцеротовые, печеночники и мхи, внутреннее таксонмическое разнообразие которых следует связывать с дивергенцией.

С учетом современной классификации мохообразных как надотдела *Bryobionta* при отдельных изменениях в соответствии с нашими представлениями о степени дивергенции некоторых таксонов нами принята классификационная схема, в которой выделено 3 отдела – *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и *Bryophyta*. В первом отделе – 2 класса (*Sporocerotopsida* и *Anthocerotopsida*), во втором – 2 подотдела (*Jungermanniophytina* с классами *Haplomitriopsida* и *Jungermanniopsida* и *Marchantiophytina* с классом *Marchantiopsida*), в третьем – также 2 подотдела (*Takakiophytina* с классом *Takakiopsida* и *Bryophytina* с классами *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Andreaebryopsida* и *Bryopsida*).

D.H. Nickrent et al. (2000) отмечают, что согласно широко

распространенной точке зрения на взаимоотношения наземных растений печеночники размещаются как первая ветвь филогенетического древа наземных растений, хотя некоторые молекулярные анализы и кладистическое изучение морфологических признаков указывают, что наиболее ранними наземными растениями являются антоцеротовые. Для разрешения этого конфликта авторами данной публикации было проведено изучение некоторых генов хлоропластов и митохондрий всех крупных линий наземных растений. Полученные данные оказали значительную поддержку для антоцеротово-базальной топологии и нескольких альтернативных топологий, включая общую печеночно-базальную топологию.

Значительный интерес представляет статья А.В. Троицкого с соавторами (Troitsky et al., 2007), посвященная обзору вклада геносистематики в современные концепции филогении и классификации мохообразных. Данные авторы указывают, что морфологический кладистический анализ выявил монофилию отделов бриофитов, образующих граду, предшествующую трахеофитам. При этом отношения между отделами мохообразных остаются невыясненными. Отмечается, что филогенетический анализ хлоропластных геномов привел к выводу о полифилии бриофитов и сосудистых растений (16). Анализ генов пластид и рибосом позволяет рассматривать антоцеротовые как базальную группу эмбриофитов и кладу мхи + печеночники как сестринскую к трахеофитам, хотя не исключена гомоплазия (Hedderson & Chapman, 1996; Nickrent et al., 2000).

Согласно же филогенетической реконструкции, проведенной авторами статьи на основе изучения геномов хлоропластов и митохондрий, бриофиты образуют граду с печеночниками в базальной позиции и антоцеротовыми сестринскими с трахеофитами. Мхи здесь занимают промежуточное положение.

Наиболее репрезентативная по выборке видов бриофитов реконструкция из анализа геномов хлоропластов и митохондрий показывает, что антоцеротовые являются самыми древними, а мхи и печеночники образуют кладу сестринскую с трахеофитами (27).

Отмечается (Renzaglia et al., 2007), что проблема связи трех линий бриофитов пока не решена даже со всеми существующими данными, включая всю последовательность хлоропластного генома для представителей каждой группы. Те же авторы справедливо считают, что их глубокая эволюционная история и ограниченное разделение морфологических признаков затрудняют выяснение определения представителей первичных ветвей при основании эмбриофитной клады. Ранее молекулярные филогенетики, казалось, пришли к выводу, что бриофиты представляют граду с печеночниками или антоцеротовыми в основании и мхами как сестринскими с трахеофитами. Однако, новые молекулярные свидетельства (анализ полного хлоропластного генома) подкрепляют монофилию бриофитов с антоцеротовыми сестринскими к кладе мхи + печеночники (Boremykin & Hellwig, 2005; Nishiyama et al., 2004). Напротив, на основании последовательностей из многих локусов и кладистических анализов структуры геномов предполагается, что бриофиты являются градой с печеночниками в основании и антоцеротовыми как сестринскими к трахеофитам (Kelch et al., 2004). Однако, все эти построения, базирующиеся на кладистическом анализе, ограничены его разрешающей способностью и поэтому в известной мере уступают логическому моделированию.

Здесь уместно упомянуть одну из публикаций (Doule, Donoghue, 1992), касающуюся филогении сосудистых растений. В ней подчеркивается, что использование данных по строению только лишь современных растений не предохраняет от ошибок, проистекающих из-за конвергенции признаков в разных группах, поэтому построение

кладограмм, отражающих действительную филогению сосудистых растений, представляется преждевременными до тех пор, пока не будут получены дополнительные данные по строению ископаемых сосудистых растений. Это вполне можно отнести и к бриофитам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа признаков организации рецентных и ископаемых растений с критическим учетом существующих гипотез и представлений в отношении эволюции различных групп фитомира через призму законов и закономерностей, установленных эволюционной теорией нами предложены модели происхождения морфотипов высших растений (первичных архегониат), основных групп мохообразных – отделов антоцеротовых, печеночников и мхов, таксонов крупного, но подчиненного им ранга – подотделов, классов, подклассов и некоторых более мелких таксонов. В этом аспекте разработаны также частные модели: эволюции генеративных органов эмбриофитов (архегониев и антеридиев), протонемы, вегетативного тела гаметофора и его отдельных структур, спорофита таксонов различного ранга всех основных групп и подгрупп мохообразных и его отдельных структур. Кроме того, предложены модели процесса происхождения таких специализированных экологических групп как эпифитные, эпиксилные, эпилитные и копрофитные мхи, а также мохообразные-гидрофиты; трансформации эпифитов в эпилиты, ксерофитов в гидрофиты и др.

В неразрывной связи с построением моделей эволюции морфотипов или их отдельных признаков нами была предпринята попытка схематически представить восстановленную характеристику экологических условий, адаптацией к которым и было вызвано становление соответствующих таксонов. Вместе с тем, на базе воссоздания основных исходных экологических параметров и других показателей уделено внимание хронологии происхождения (становления) морфотипов анализируемых таксонов и главнейших эволюционных событий, касающихся мохообразных.

Выдвинуты предположения об основных этапах эволюции мохообразных, их наиболее крупных в систематическом аспекте групп и некоторых подчиненных им таксонов в отношении как гаметофита, так и спорофита в связи с присущим бриофитам двуединством исторически сложившейся организации.

Становление типа организации первичных архегоний как амфибийных форм происходило, скорее всего, градуалистически, что обеспечивало гармоничное «встраивание» главным образом мелких новообразований в общую координационную систему организмов исходных форм архегоний с последовательным ее глубоким преобразованием в аспекте усложнения. Здесь не исключена некоторая параллель с характером эволюции тетрапод.

Переход от водного к наземному образу жизни, по нашему представлению, являлся, несомненно, более крупным качественным «скачком», чем последующая эволюция высших растений на суше. Это предположительно определило два основных этапа в их развитии: арогенез (морфологическая эволюция, или конвергенция признаков) и аллогенез (дивергенция признаков или адаптивная радиация). Такая закономерность приложима к таксонам как высокого, так и среднего ранга.

Первый и важнейший этап дифференциации и эволюции высших растений, выражающийся в становлении их основных, типовых признаков (в том числе формирование покровных, проводящих и механических тканей, антеридиев и архегониев, резистентных мейоспор), вероятно, был связан с земноводным образом жизни их предковых форм. Они активно адаптировались к этим своеобразным переходным условиям. В основе данного процесса лежала однотипная реакция различных исходных форм на давление отбора.

Для достижения крупного прогресса в продуцировании спор в

амфибийной обстановке (над поверхностью воды) потребовался временный регресс как ответ на прессинг среды, заключавшийся в стерилизации многих женских гамет в гаметангии при трансформации его в архегоний, когда за счет установления (благодаря особенностям последнего) структурно-функциональных связей прорастающей зиготы с материнским гаметофитом (эмбриофитности) продукция спорогенеза вновь резко возросла, особенно после обретения у части форм спорофитом независимости.

Нами постулируется сходство облика как гаметофита, так и спорофита у всех наиболее древних амфибийных форм первичных архегониат в качестве характерной черты этапа конвергенции. Предполагается, что уже очень рано исторически у первичных архегониат, еще при их земноводном образе жизни, произошла дивергенция относительно признаков строения (развития) архегония в связи, возможно, с некоторым преобразованием морфотипа верхней части гаметофитов у части анцестральных таксонов. Оно проявилось в гипотетической дегенерации ножки и некоторой редукции тканей брюшка архегония – довольно ограниченной у предков антоцеротовых и более значительной у предшественников трахеофитов (у архегония, как и у антеридия предков печеночников и мхов ножка сохранилась). Такие морфологические изменения в конечном итоге привели к дифференциации двух основных направлений эволюции высших растений – с преобладанием в цикле развития гаметофита (мохообразные) или спорофита (сосудистые растения), т.е. диплогаплонтов и гаплодиплонтов.

Исходные формы «диплоидного» направления развития проявили, как мы полагаем, большую гибкость морфологической реакции на изменение типа среды произрастания, чем предки бриофитов, что выразилось (гипотетически) в более сложном изменении характера их цикла развития – от гетероморфного (с

преобладанием гаметофита) через изоморфный и вновь к гетероморфному (но уже с преобладанием спорофита). Их организация более отвечала комплексу условий неустойчивой наземной среды относительно предшествующей, более гомогенной водной

Установление спорофитом непосредственной связи с грунтом с последующим переходом к самостоятельному существованию произошло в «диплоидной» ветви развития архегониат, вероятно, еще в амфибийной обстановке.

У диплогаплонтов цикл развития, начиная с древнейших первичных архегониат, оставался гетероморфным с господством гаметофита, возможно, благодаря длительному сохранению в ходе эволюции первичной структуры радиальных гаметангиефоров, не подвергшихся расширению в верхней части и удерживавших, надо полагать, вертикальное положение во время рассеивания спор.

На основе анализа морфологических признаков ископаемых кутинизированных, скорее всего, переходных от водорослей к высшим растениям форм и риниофитов из девона предполагаем, что еще в амфибийных условиях на этапе конвергентной эволюции типовых признаков высших растений спорофит прошел три стадии своего формирования: от образования из зиготы одной тетрады мейоспор через дифференциацию тетрад мейоспор в субэпидермальной ткани спорофита с развитым вегетативным телом к обособлению спорогенной ткани в спорангии.

По нашему представлению, у спорофита всех исходных амфибийных форм высших растений при дифференциации спорангия спорогенная ткань первоначально формировалась из амфитеция, а стерильная центральная колонка из эндотеция, причем первая шлемовидно покрывала вторую (как у сфагнов и антоцеротовых). Исчезновение колонки произошло либо вследствие редуccionных

процессов в связи с исторически ранней интернационализацией спорофита (у печеночников) или, как мы полагаем, в результате возрастания степени дифференциации спорангия от вегетативных тканей спорофита при его самостоятельном образе жизни (у трахеофитов).

В качестве исходной биоморфы протонемы у предков бриофитов нами была принята нитчатая структура, дифференцировавшаяся уже на инициальном этапе освоения суши как средство закрепления и завоевания жизненного пространства в новых условиях. Развитие протонемы, вероятно, сыграло решающую роль в освоении суши предками бриофитов.

Вообще мохообразные ввиду специфики своей организации оказались, начиная со времени дифференциации на суше, гораздо сильнее связанными с достаточно влагообеспеченными, мезическими условиями среды и тяготеющими к ним, чем сосудистые растения как представители более ксероморфного, спорофитного направления развития высших растений.

Современные сосудистые растения, по нашему предположению, происходят от древнейших форм «бриофитного уровня развития», по крайней мере, относительно проводящей системы. В такой связи, а также учитывая современную структуру тела мохообразных и особенно ее историческое прошлое, разделение эмбриофитов на сосудистые и бессосудистые растения нельзя считать обоснованным.

Основной тип строения печеночников был обусловлен, по-видимому, их ранней адаптацией (нижний и средний девон) после приокеанических, достаточно мягких местообитаний к местообитаниям с повышенным термическим режимом (влажные тропогенные или даже экваториальные условия). Это привело к резкому отклонению печеночников по морфотипу от их предшественников, более сходных в этом аспекте с предками мхов.

Нами отдано предпочтение (с соответствующим обоснованием) предположению о происхождении морфотипов печеночников от примитивных радиально-симметричных форм, учитывая хотя бы дериватный (редуцированный) характер протонемы, по крайней мере, слоевищного морфотипа. Дивергенция печеночников на две основные группы (юнгерманниевые – в широком смысле и маршанциевые) предположительно происходила с девона по триас под детерминирующим воздействием климата.

В результате углубленного анализа организации антоцеротовых уточнено их положение в системе высших растений, которое ввиду уникальности ряда признаков их организации до последнего времени оставалось неясным. Имеется достаточно оснований полагать, что их ранние амфибийные предшественники могли обладать значительным общим сходством строения (конвергенция) с другими первичными архегониатами. Наметившееся преимущество в ходе эволюции предков антоцеротовых над исходными формами других мохообразных в дальнейшем не реализовалось из-за их «бриофитного» цикла развития. Эта группа, наследующая древнейшие признаки эмбриофитов, имеет ключевое значение для изучения генезиса исходного этапа становления эмбриофитов.

Типовые признаки мхов, по всей вероятности, сформировались исторически позже, чем типовые черты остальных бриофитов. Об этом свидетельствует большая степень их продвинутости, отразившейся в специфике их структурно-функциональной организации. Органография мхов более соответствует требованиям наземных местообитаний, характеризующихся более выраженной ксеричностью. Этому, в частности, отвечает спиральное отложение апикальной тетраэдральной клеткой мерофитов ортотропной оси гаметофора. Полагаем, что данная морфология производна от той, для которой характерно было откладывание трехгранной апикальной

клеткой мерофитов продольными рядами на ортотропной оси гаметофора, как у предков печеночников. Для перехода от симметрии к ассимитрии в характере отложения мерофитов, разумеется, потребовалась дополнительная энерговооруженность. В последующем дефицит энергообеспеченности мог привести к минимизации и упрощению структуры гаметофора, в частности, такакиевых. Предшественники мхов, по всей вероятности, могли проявлять большее сходство по морфоструктуре с предками акрогинных печеночников. На это косвенно указывает структура клеток проводящего пучка такакиевых аналогичная таковой, например, у гапломитриевых печеночников. При этом следует учитывать, что такакиевые в структуре гаметофора, безусловно, удерживают некоторые древнейшие признаки организации предковых форм отдела мхов. Прогрессивное развитие гаметофита такакиевых как генерации непосредственно связанной с внешней средой исторически рано приостановилось вследствие специализации к определенным экстремальным условиям произрастания.

Значительное продвижение мхов в морфо-функциональном аспекте было связано с более длительным, чем у печеночников, сохранением их предков мезического образа жизни, вследствие чего они избежали в целом до верхнего девона чрезмерной специализации. Далее, в ходе адаптивной, согласно нашей модели, произошла дивергенция мхов на четыре группы, из которых ранее всего дивергировали такакиевые, а затем еще сфагновые и андреевые (в широком смысле), которые также носят печать адаптации к определенным экстремальным местообитаниям. Формирование их типовых признаков мы связываем соответственно с физиологической и физической сухостью субстрата при умеренном до прохладного и холодного климате. В свою очередь, андреевые (в широком смысле) дивергировали на андреобриевые и собственно андреевые, а

сфагновые (в широком смысле) на амбухананиевые и собственно сфагновые

Удачной моделью первых стадий, вероятно, верхнедевонской дифференциации сфагновых мхов в известной мере служат пермские «протосфагновые» мхи. Формирование сфагновых мхов, скорее всего, было вызвано адаптацией как к постоянно избыточно увлажненным и очень бедным аллювиальным почвам, так и к заболоченным, с застойным характером увлажнения местообитаниям. Дифференциация андреевых мхов происходила вследствие перехода их предков на скально-каменистый субстрат первоначально под конкурентным давлением сосудистых растений, а затем, надо полагать, в связи со снижением в карбоне предела произрастания в горах группировок трахеофитов.

Наиболее длительная преемственность в отношении мезического характера местообитаний, присущая предшественникам основной группы мхов – бриевых, обеспечила большие возможности их прогрессивного, гармоничного развития, чем у всех остальных мохообразных. Предположительно реальные условия для такого развития мхов создало примерное равновесие воздействия на них абиотических (г-отбор) и биотических (К-отбор) факторов. В связи с преемственным, последовательным характером эволюции у бриевых мхов именно у них следует ожидать наибольшие возможности рекапитуляции процесса эволюции, филогенеза в онтогенезе как их гаметофита, так и особенно спорофита (учитывая его меньшую, чем гаметофита зависимость от внешней среды), прежде всего, его ранних стадий.

Дифференциацию типа организации бриевых мхов (этап конвергенции их признаков) мы относим к карбону – началу перми. Второй этап их эволюции (дивергенция, адаптивная радиация) начался скорее всего также в перми и мог несколько накладываться на

первый. Уже тогда от акрокарпных мхов произошли плеврокарпные, более адаптированные к произрастанию в составе различных фитоценозов.

Существование в перми бриевых мхов не только с таким характером прикрепления листьев к стеблю, как у рецентных их форм, но также с черешковыми и сидячими листьями наряду с некоторыми другими признаками указывает на более значительное, чем в настоящее время сходство (конвергенцию) гаметофора пермских бриевых мхов со спорофитом покрытосеменных, а также на максимальный контраст в то время признаков различных групп этих мхов за всю историю их развития. Характер прикрепления листа к стеблю у современных мхов (инсертальный) произведен от пермских форм с сидячими листьями (аффиксальными).

Бриевые мхи аналогизируются с покрытосеменными также в отношении основных чисел хромосом ($x=7$), что приобретает особый филогенетический смысл в связи с наибольшей продвинутостью первых среди мохообразных, а вторых – среди трахеофитов. Указанное число хромосом ретроспективно должно, по-видимому, проследиваться у предшественников бриевых мхов и покрытосеменных до первичных архегониат, являясь в какой-то мере признаком, связанным с прогрессивной, восходящей эволюцией высших растений. Кариотип, известный у такакиевых и некоторых других бриофитов ($n=4$ и 5), включая и бриевые мхи, едва ли первичен для высших растений, так как переход из водной среды на сушу при таком низком числе хромосом крайне проблематичен.

Наибольшей степенью автотрофности и связанной с этим дифференциации структуры спорофита в филе первичные архегониаты – печеночники могли характеризоваться формы из позднего силура – раннего девона, а в филе первичные архегониаты – мхи это, как мы полагаем, наиболее ярко проявилось значительно

позже – в пермском периоде и нашло выражение в чертах организации такого нового таксона как бриевые мхи.

Способы высвобождения спор из коробочки у различных групп мохообразных и в их пределах трактуются нами, как проявление морфологической стороны адаптации к тому или иному определенному типу экзогенных условий. В условиях высокой тепло- и влагообеспеченности сформировался механизм высвобождения зрелых спор из коробочки, присущий юнгерманниевым печеночникам (расхождение лопастей до основания коробочки), а при невысоком термическом режиме и неустойчивой влажности – схизокарпность и стегокарпность.

Особенности эволюции мохообразных позволяют, в частности, заключить, что параллелизмы в ходе их развития проявляются еще более заметно и по существу могут быть прослежены далее – вглубь палеозоя, чем у «диплоидного» направления эволюции высших растений, в связи с большим наследственным консерватизмом бриофитов.

На примере мохообразных отчетливо проявляется такой феномен как возникновение конвергенций на основе далеко зашедшей дивергенции, т.е. происходит до некоторой степени вторичное схождение признаков.

Любой параллелизм в какой-то мере несет печать конвергенции, а конвергенция – скрытый отпечаток параллелизма (в пространстве и во времени).

Генетически значительно удаленные друг от друга формы в отличие от близкородственных не связаны правилами дивергенции (расхождения признаков) и поэтому конвергенция у них может проявляться самым неожиданным образом, приводя к серьезным затруднениям при попытках выяснения филогенетического положения подобных таксонов.

При сравнительно-морфологических исследованиях мохообразных рельефно проявляется присущая биоморфам вообще способность к самым широким конвергенциям, поскольку в связи с практическим отсутствием специализированных покровных тканей и тем самым повышенной относительно сосудистых растений отзывчивостью к экзогенной среде для них особенно важна морфогенетическая реакция на ее направленные изменения.

Еще в перми у мхов в связи с аридизацией климата начались и затем в мезозое получили широкое распространение редуционные процессы, но весьма неоднозначно выраженные у различных таксонов. Хотя вместе с тем происходила и прогрессивная эволюция различных структур. Все это должно было найти яркое выражение при очередной «вспышке» процессов формообразования у мохообразных, особенно у бриевых мхов. Она, вероятно, была приурочена главным образом к позднему мелу в связи с широкой территориальной экспансией разнообразных форм покрытосеменных на фоне значительной гумидизации климата. «Вспышка» формообразования в мелу происходила у бриевых мхов на основе морфотипов с более или менее существенно снизившейся относительно пермских мхов эндогидричностью.

В позднем мелу среди бриевых мхов, по-видимому, дифференцировались такие высокоспециализированные экогруппы как эпифиты, эпилиты, копрофиты, которые имеют разные пути происхождения.

В кайнозое в связи с нараставшим похолоданием и затем значительными климатическими стрессами произошли мощные миграционно-ревакуационные процессы в высоких и средних широтах, вызвавшие перемешивание и ассимиляцию представителей одних бриофлор с другими при сильном формовом обеднении мохообразных. Новых таксонов высокого или довольно высокого

ранга не возникло. Вообще, надо полагать, вследствие возрастания степени стабильности процессов регуляции в биосфере в геологическом масштабе времени и расширения адаптивных возможностей таксонов значимость эволюционных изменений среди мохообразных снизилась.

Консерватизм бриофитов проявился в том, что дифференциация типовых черт основных таксонов у них завершилась не позже начала мезозоя, тогда как у сосудистых растений – в верхнем мезозое.

Беспрецедентно быстрая и глобальная антропогенная дезинтеграция и деградация природного растительного покрова суши чревата опасностью наступления «конца эволюции» у мохообразных как мелких растений, основное число видов которых зависит от условий, создаваемых сообществами трахеофитов. Эффект антропогенного пресса особенно велик в связи с переломным характером квартера.

По комплексу признаков организации среди бриофитов выделяется три крупных и обособленных таксона – антоцеротовые, печеночники и мхи. Наиболее обособлены от остальных мохообразных антоцеротовые. Они являются как бы промежуточной группой между печеночниками и мхами и вместе с тем могут рассматриваться в качестве своего рода переходного звена между мохообразными и трахеофитами, а также между эмбриофитами и водорослями. Это отражает известную степень целостности всех высших растений как производных от гипотетической группы древних харовых водорослей с определенным общим комплексом признаков, в которую, вероятно, в наибольшей мере уходят своими филогенетическими корнями антоцеротовые.

Все это побуждает нас поместить в филогенетической схеме высших растений антоцеротовые, учитывая наличие у них «бриофитного» цикла развития, в группу мохообразных, но рядом с

трахеофитами.

Мохообразные могут считаться полифилетическим таксоном. С учетом происхождения всех архегоний от представителей в конечном итоге древних представителей харовых водорослей, мохообразные вместе с сосудистыми растениями можно расценивать и как монофилетический таксон при широком понимании монофилии. Нами уточнена современная классификация мохообразных высокого ранга – от отделов до классов. Они подразделяются на три отдела – *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и *Bryophyta*, из которых второй и третий включают по два подотдела, соответственно – *Jungermanniohytina* и *Marchantiophytina*, *Takakiophytina* и *Bryophytina*.

Следует отметить, что в наших построениях относительно филогении и систематики бриофитов учтены (насколько это было целесообразно) современные представления, основанные на результатах главным образом их широких молекулярных исследований за последнее десятилетие, ассимилированных с итогами морфологического и иного изучения.

В связи со сложностью и неисчерпаемостью проблемы происхождения и эволюции мохообразных, смыкающейся с проблемой происхождения и эволюции эмбриофитов вообще, требуется продолжение и углубление исследований в этой области на всех уровнях – от молекулярного до биосферного.

В настоящее время придается особое значение (Renzaglia et al., 2007) дальнейшим исследованиям вопросов эволюции бриофитов на молекулярном уровне. Данными авторами отмечается (p.203), что бриофиты представляют окно в раннюю эволюцию генетического контроля морфологии растений, прежде всего, сдвига в генной экспрессии между гаметофитом и спорофитом, и вегетативной, и репродуктивной стадиями жизненного цикла. Исследование

генеалогии регуляторных генов даст «урожай» новых взглядов на филогению бриофитов, а также в морфологической диверсификации наземных растений. Эти же авторы полагают, что также протеомика, как своего рода новое поле в биологии, может привести к большему пониманию взаимосвязи между молекулярной и морфологической эволюцией, позволяя изучить протеиновую эволюцию в аспекте функционирования. Протеомика может кроме того открыть простор для объяснения трудных вопросов, связанных с характером гомологии. Например, протеиновая экспрессия устьиц среди групп бриофитов и соседних групп растений может помочь определить вклад бриофитов в физиологию и структурную эволюцию высших растений. Сходно, протеиновая экспрессия в пиреноидах у антоцеротовых и водорослей может быть рассмотрена с тем, чтобы наметить эволюцию хлоропластов. Это может стать ключом к тому, что потенциально пиреноиды могут быть обнаружены во многих бриофитных линиях или, что пиреноиды у антоцеротовых используют уникальный набор протеинов для создания этой структуры (Renzaglia et al., 2007, p. 203-204).

При всех будущих достижениях в изучении эволюции мохообразных на всех уровнях вплоть до молекулярного никогда не отпадет потребность в построении моделей на грани науки и искусства. Причиной тому – чрезвычайно сложный ход эволюции растений в наземной среде, характеризующейся высоким разнообразием, климатическими и орографическими изменениями, сложными отношениями между самой биотой и дрейфом материков. История развития эмбриофитов изобилует такими явлениями как конвергенции и параллелизмы на всех уровнях, при сложнейшем сочетании морфологического усложнения органов и тканей с проявлениями их редукции, смене органов и функций, что приобретает особую сложность вследствие их двуединости. Вообще

для мохообразных с их основными стратегиями – уклонением от конкуренции и повышением выносливости особенно характерна дегенерация отдельных структур или их комплексов как проявление адаптации к экстремальным экзогенным условиям.

К сожалению, нет достаточного основания для того, чтобы в полной мере разделить оптимизм ведущих бриологов мирового сообщества в отношении возможности решения в предстоящее десятилетие наиболее крупных эволюционных проблем на основе даже интенсивного морфологического и молекулярного изучения бриофитов. Прежде всего, мы имеем в виду такую сложную и редуцированную по морфологическим признакам группу как печеночники, прошедшую в своем огромной продолжительности развитии ряд этапов при неудовлетворительности их фоссиальной летописи.

Когда касаешься вопросов эволюции, то, по нашему представлению, следует крайне осторожно оценивать то или иное явление или процесс как аксиому, имея в виду возможный иной и даже альтернативный подход или суждение. Дискуссии по проблемам эволюции биоты вечны, но должны быть все более содержательными, а главный авторитет здесь – глубина познания, его новые аспекты и послышки в будущее.

**OVERVIEW OF THE EVOLUTION OF BRYOPHYTES
ACCORDING TO THE CONCEPTUAL MODEL SUGGESTED BY
US**

Evolution reflecting the essence of the phenomenon of life on Planet Earth is an extremely complicated, multiple-factor process that is running through the ever-changing space and time in its geological dimension. The problem of the origin and evolution of higher plants as the culmination of all the progressive development of flora presents a particular interest.

In connection with the long overdue need for the analysis and generalization of the extensive and versatile materials regarding the evolution of higher plants we have gathered so far, we have made an attempt to gradually and in outline reconstruct (largely on the basis of morphological characteristics) the key events in the process of the evolution of bryophytes as well as their main groups, starting with archegoniates.

This goal could be achieved by creating general and special logical models of the evolutionary process in their interpenetration. These models are based upon the analysis of the characteristics of recent and fossil plants with the critical assessment of hypotheses and concepts in relation to the evolution of different phytoworld groups through the prism of laws and patterns established by the evolutionary theory.

It is most probable that the formation of the organizational type of elemental archegoniates happened in a gradual way, which ensured a harmonious “integration” of primarily small new formations into the common coordination system of organisms of ancestral archegoniate forms with its successive deep and complex reorganization. A certain parallel

with the process of tetrapod evolution might be drawn here.

As we see it, the transition from aquatic to terraneous living is undoubtedly a bigger qualitative “leap” than the subsequent evolution of higher plants on the surface. This supposedly determined two phases in their development: arogenesis (morphological evolution, or convergence of characteristics) and allogenesi (divergence of characteristics, or adaptive radiation). This kind of pattern is applicable to taxons of higher as well as middle rank.

The first and most important phase of differentiation and evolution of higher plants, which manifested itself in the formation of their basic, typical characteristics (including the formation of antheridia, archegonia, and resistant meiospores), was possibly connected with the terraneous living of their ancestral forms which actively adapted to these peculiar transitional periods. At the heart of this process was a homotypic reaction of primary forms to the pressure of the selection.

For achieving a significant progress in producing spores in amphibious surroundings (above the water surface) a time setback was needed as an answer to the environmental pressure consisting in the sterilization of numerous female gametes in the gametangium in the course of its transformation into the archegonium when at the expense of the formation (due to the peculiarities of the latter) of structure functional relations between the intergrowing zygote and the maternal gametophyte (embryophytic relations) the production of sporogenesis again increased sharply, particularly after the sporophyte had become independent of a number of forms.

We postulate the resemblance of the character of gametophytes and sporophytes in all ancient amphibious forms of primary archegoniates as a characteristic feature of the convergence phase. It is supposed that already

early in history primary archegoniates, while still leading terraneous life, underwent divergence in relation to the characteristics of the structure (development) of the archegonium, possibly in connection with a certain transformation of the morphotype of the upper part of gametophores in some ancestral taxons. It manifested itself in the hypothetic degeneration of the stem and a certain reduction of archegonium's venter tissues – rather limited in the ancestors of anthocerotophytes and more significant in the predecessors of tracheophytes (archegonia as well as antheridia of the *Marchantiophyta*, the *Bryophyta* and *Takakia* ancestors retained the stem). Eventually such morphological changes led to the separation of two main divisions in the evolution of higher plants – one with the predominance of the gametophyte phase (bryophytes) and the other with the predominance of the sporophyte phase (tracheophytes), i.e. diplohaplonts and haplodiplonts.

We believe that the initial forms of the “diploid” training of the development revealed stronger flexibility in morphological reaction to the changes in the type of sprouting milieu than the bryophyte ancestors, which manifested itself hypothetically in a more complex alteration of the character of their development cycle – from heteromorphic (with the gametophyte predominance) through isomorphic and back to heteromorphic (now with the sporophyte predominance).

The sporophyte's establishment of an immediate soil connection with a subsequent transition to independent living happened in the course of the “diploid” branch of the archegoniate's development – possibly already in amphibious surroundings.

Starting with ancient primary archegoniates, diplohaplonts' development cycle remained heteromorphous with the gametophyte predominance, possibly due to the lasting maintenance of the initial structure of radial gametangium-phores in the course of evolution, where the latter were not

affected by the expansion of the upper part and supposedly retained vertical position during the dispersion of spores.

On the basis of the analysis of morphological characteristics of fossil cutinized types, the Devonian forms and rhyniophytes, most likely transitional between algae and higher plants, we suppose that already in amphibious conditions during the phase of convergent evolution of typical characteristics of higher plants, sporophytes underwent three phases in their formation: from the formation of one meiospore tetrad from a zygote through the differentiation of meiospore tetrads in the subepidermal tissue of the sporophyte with a developed vegetative body to the separation of a sporogenic tissue into sporangium.

According to our concept, during the differentiation of sporangium sporophytes of all initial amphibious forms of higher plants initially formed their sporogenic tissue from amphitecium while the sterile central column from the endothecium, and the former covered the latter in a galeate way (see sphagna and anthocerotophytes). The disappearance of the column occurred either because of reduction processes in connection with early historical internalization of sporophytes (marchantiophytes) or, as we suppose, as a result of increase in the level of differentiation of sporangium from vegetative tissues of sporophytes, the latter leading an independent life (tracheophytes).

Bryophytes as representatives of embryophytes are most probably the closest to the origins of mosses settling in terrestrial conditions – complex, unsteady environment. The haplont characteristic of the main vegetative body of bryophytes leaves more chances for the understanding of the ancient stage of evolution than its diplont characteristic (see tracheophytes). This is so because this haplont nature is less bedimmed by genome's recombination ability.

If to this day there are unsolved questions concerning the affinity of such advanced groups of tracheophytes as gymnosperms and angiosperms, then it has much more to do with bryophytes as a type of “living fossils”. The relationship between their three divisions of the phylogenesis, anthocerotophytes, marchantiophytes and bryophytes, remain unclear, and hypotheses concerning this aspect are largely speculative. This can be blamed on the seeming simplicity of their structure with the unique duality of their organization, complex combination of convergences and parallelisms widely-spread among representatives of bryophytes, combination of the morphological progress with regressive manifestations (reduction of different vegetative structures of gametophyte as well as sporophyte), heterobathmia and heterochronia. On the whole in the evolution of bryophytes one could notice a tendency towards simplification of morphology and minimization of the size of the body, which is connected with their main vital strategies – deviation from competition and entailing increase of endurance.

Thus bryophytes often have a simplified (not initially simple) structure, which is biologically rational in the course of evolution in stressful situations caused by the affects of abiotic and biotic factors. Existing theories about the low potential of gametophyte development as the main vegetative body is devoid of any logical foundations. This is supported by the absence in modern bryophytes of such advanced forms as petioles and sessifoliusness (as a result of the petiole reduction) which perm bryophytes possessed. One should distinguish between genetic impossibility of development of certain structures and absence of biological necessity to develop them. This should be kept in mind when considering the characteristics of similarity and difference in representatives of different taxons. One should take into account constructively resolved or unresolved nature of separate structures and their complexes which could be defined

by physical factors or physiological, physio-biochemical indexes.

It seems fruitless to apply the same yardstick to all bryophytes, even if your measurements are on the molecular level. Each of the three divisions of the bryophyte evolution has its own history with a particular exogenous environment that is dynamic in time. Nevertheless, it is acceptable to compare their characteristics or complexes of characteristics as analogies. It is a kind of modeling of processes and phenomena, constructive components and compositions. Likewise, what seems the initial condition in taxons of one division, in taxons of a different division reveals itself as a clearly regressive state conditioned by the position of organisms in a given exogenous environment. It is nothing more than an adaptive reaction directed towards survival in certain conditions that exceed the reaction norm of an organism.

The specific feature of bryophytes among embryophytes is the dual nature of their organization; on the one hand, they function as a comprehensive whole, but on the other hand, with constant dependence on the gametophyte (parental), the sporophyte as a new generation (as a result of syngamy) possesses functional autonomy. Considering its huge significance in terraneous conditions, sporophytes could not develop in a simplified way (see marchantiophytes). Being the result of intercalation of mitosis in zygote's meiosis, in order to lower physiological pressure on parental gametophyte this generation had to acquire or, to be more precise, inherit the ability for an independent photosynthesis thereby increasing the possibility of producing spores as its biological function. Moreover, by developing its vegetative body vertically, sporophytes increased chances of spore dispersion in the air, which is vital in terraneous conditions.

Only in the course of further evolution and adaptation to a less favourable sprouting milieu, the sporophyte could find protection under the induviate gametophyte structures, undergoing a certain degeneration of its vegetative

structures; in particularly critical conditions the function of the degenerated stem of the sporophyte could assume structures (for example, umbrellas) of gametophytes when there is a biological need. With the change in ecological environment the direction of adaptation could change with the termination of structure formation; for example, the structures that functionally substituted the sporophyte stem (the ones that compensated its insufficient development or even absence) with the use of ecological environment different from air.

The degeneration of certain vegetative structures of gametophytes as well as sporophytes is usually connected with an extreme sprouting milieu of bryophytes, with the need for securing their main goal – normal behavior of the syngamy process and the production of spores in these difficult conditions. Any non-vital organ or structure degenerates if it loses its function or restructures for a different, new function. This explains the disappearance of such auxiliary vegetative structures of the sporophyte as the sterile column, stomata in the wall of the capsule, the dehiscence mechanism and others.

As a rule, the process of degeneration affects those kinds of structures that a given organism can do without in extreme conditions or if this phenomenon is directed towards the preservation of the generative reproduction process in a stressful situation.

When an organism is no longer able to perform its generative process, the plant switches to vegetative reproduction, and in case of its absence the plant is doomed to extinction.

If the character of degeneration of vegetative structures of the sporophyte in bryophytes and anthocerotophytes, as well as the reasons for it, are largely clear, the situation around marchantiophytes seems more complicated. It looks as if their organization doesn't contain any

dependable key to the understanding of this question, as well as historical correlation between orthotropic and plagiotropic growth forms, thalline and leafy gametophore.

However, such a key should exist and we are making efforts to find it or at least model it. It is unlikely that it could be found even on such a promising level of study as molecular because of a very plausible interlacing of convergences and parallelisms with reduction phenomena, because of the bryophyte evolutionary process on a large geological time-scale and the impact of a whole range of climatic changes and transformation of the Earth relief, as well as the continental drift.

Meanwhile, the solution, at least partial, of this problem could “lie on the surface” (Rykovsky and others, 2010) if we conduct a simple ecomorphological analysis in the evolutionary aspect. This key could consist in bryophytes having such a structure as the protonema that is developed during the germination of spores. One could say that without this structure there would be no bryophytes. Its development was supported by the selection as a vital formation in bryophytes that are haplobionts in relation to the main vegetating body – the gametophyte. It should not be underestimated. We suppose that the initial protonema form in bryophytes must have been filamentous. Firstly, the filamentous structure imitates filamentous algae, but it could be with filamentous green algae that terraneous predecessors of embryophytes started their genealogy. Filamentous algae are the most labile structures which can create other growth forms. Secondly, such a protonema is economical in relation to the spending of real-energy material, easily repeats the form of the surface, can ecize in the course of its development and bury itself, avoiding drying up. However, the main advantage of this kind of protonema lies in its ability to originate a group of sprouts, which is of no small importance for the formation of social forms of sprout growth and in competitive relationship

with other plants. The formation of thalli in these kinds of sprouts would then be rational and entail a strong reduction and transformation of the protonema, which is disadvantageous in the above-mentioned relationships. Thus, primary bryophytes as the inhabitants of the land could not be thalline, because otherwise they would have died out early in history as the diversity of primary plants-colonists on land could have been quite significant.

The functional organization structure of the sporophyte of leafy and simple thalline liverworts forms is the result of the reaction of their initial forms in ancient times to the affects of the high-temperature climate fraught with endangering the realization of syngamy on the one hand and the danger of the germination of mature spores already inside the closed capsule and their decay on the other. The most optimal variant generated in order to escape these negative phenomena was the development of the sporophyte before the maturation of spores under the cover of different outgrowths of the parental gametophore (mostly phylloid) and fast bursting of the mature capsule over the gametophore structures due to the elongation of the cells of the short stem after they are filled with water. Ephemorous stem is very short-lived but a quick dehiscence of the capsule by longitudinal holes and the deviation of the wall lobes up to a more or less horizontal position conforms to its turgescence. Spores that are clumped on the surface of the lobes are loosened by special sterile highly bibulous formations – elaters, which stimulates the dispersion of spores by air flow.

The whole organization of leafy and simple thalline liverworts is the result of their long-term adaptation to high-temperature and stable climate (of tropogenic character). Another factor is the plagiotropic character of gametophores that are able to freely absorb atmospheric moisture with its whole surface, as well as to retain moisture by pressing itself to a substrate with the help of various outgrowths, nodes of cell walls, etc.

Those simple thalline liverworts in the climate zone of Mediterranean type (i.e. with a dry period) underwent a considerable transformation. Here the preceding gametophyte morphotype required a significant adaptive transformation. To escape dying out from fast loss of moisture in dry conditions the simple thallus underwent complication by way of upper formation with the differentiation of the thallus covered with epidermis into photoassimilating and main storage tissues located in the lower region with the strengthening of the connection with the substrate with lamellar outgrowths. As a result, thalline gametophores acquired a structure in a certain way similar to the anthophyte leaf structure which is able to tolerate lower air humidity when the humidity is provided by the underlying substrate, i.e. along the river and stream banks as well as lakesides, i.e. the substrate and not atmospheric moisture (see *Jungermanniales*) is the main source of humidity.

In new ecological conditions former structure and the way of functioning of liverworts' sporophytes turned out to be ineffective. Considering the impossibility of an adequate morphogenetic reaction to dramatically different environment of an extremely specialized sporophyte under protective structures of parental gametophore, it could lose its previous mechanism of dehiscence by way of longitudinal holes and proceed through the cleistocarpous phase to working out new ways of freeing mature spores. However, this could happen after adopting the function of raising of not only gematangia, but also sporophytes with the help of the structures of parental gametophore itself. These structures were manifested by special vertical thallus offsets – umbrella-like structures where generative organs were formed, and after syngamy – sporophytes of a new generation that develop an abundant production of spores dispersed by air flow. Later, as summer droughts became stronger, a number of Marchantia liverworts learned to avoid this baleful affect by degenerating umbrellas

and reducing the length of life cycle before droughts. The increase of dry periods led some of these forms to ecological inversion – migration to aquatic environment.

According to molecular and morphological studies, the representatives of the orders *Haplomitriales* and *Treubiales* form one single clade. Taking into account bilaterally symmetrical representatives of the order *Treubiales*, the presence in the order *Haplomitriales* of forms (along with isophyllous forms) displaying anisophyllous characteristics of the dorsal row of leaves allows us to assume anisophyllous and plagiotropic characteristics of the *Haplomitriales* ancestors. In this case their leafy nature could be the result of differentiation of the flat thallus into lateral lobes with a node of the middle, longitudinal part of the thallus and the formation on it of the dorsal third, additional row of leafy outgrowths with the subsequent transition to the orthotropic nature sprouting in proper climatic conditions (decrease of withering stress). This led to the production of isophyllea, i.e. the thallus transformed into a leafy structure with differentiation of endohydratic conducting bundle into a cauliform axis. As for the representatives of the *Jungermanniiidae* subclass, anisophyllea manifests itself in relation to the ventral row of leaves, while the isophyllous nature of their upright forms is secondary and derivative. All their predecessors were plagiotropic that must have been derived from orthotropic isophyllous forms of ancient genesis.

The absence in foliaceous outgrowths of liverworts of axial strings as the central strengthening conductive structure predetermines their weak connection with the stem crust. This could explain their high morphological lability. Actually, the leafy differentiation in liverworts does not presuppose a considerable increase of the organization level of these forms in relation to simple thalline types, though the leafy differentiation of liverworts could imitate the real leafy differentiation of bryophytes to a

significant extent.

The leafy differentiation of the bryophyte gametophore reflects a more pronounced xeromorphous nature of their organization in relation to liverworts. In liverworts as in more hygrophilous forms mutual transformation of leafy and thalline gametophore is possible. Bryophytes do not have thalline gametophore, but in extreme conditions a pulpy protonema similar to thalline can be formed.

Liverworts or anthocerotophytes could not be primary archegoniates or pioneers on land because the sporophytes of their ancestors had to go through several phases of development for that purpose. First of all, as a result of syngamy and subsequent zygote division in the sporophyte lacune only maternal cells of spores were formed. Later, in order to make up for an insufficient food supply a number of maternal spore cells underwent sterilization and their content was used by fertile maternal spore cells as nutrient cells. The next phase consisted in the concentration of sterilized cells in the central, inner part of the sporophyte that on the outside was surrounded by a coat of sporogenic tissue consisting of maternal spore cells. This coat in form of a bell or a helmet covered the central cylindrical or dome-shaped column.

Ancestral forms of liverworts went through this phase and the extremity of their ecological arena led to the degradation of stomata, ability to assimilate, sterile column following the reduction of conductive and strengthening tissues of the sporophyte's stem caused by cessation of the activity of apical and intercalary meristem, with a partial sterilization of maternal spore cells, the source nutrients for other maternal spore cells as a compensation for weak food supply. The formation of a new mechanism helping to disperse mature spores led to the production on the basis of nutrient cells, possibly though the phase of pseudoelaters, of special highly hygroscopic structures – elaters. When the function of elaters in certain

Marchantia liverworts was no longer needed because of a new way of freeing spores from the capsule, they again transformed into nutrient cells (reversion of morphogenesis). While that was happening, the gametophyte of liverworts most probably went through 3-5 phases of its morphological transformation. Thus, the organization of liverworts known to us could not allow them to be our land's pioneering inhabitants.

As for anthocerotophytes, they can hardly be considered land's first-settlers because of the derivative nature of their gametophore organization and badly developed protonema. However, the structure of their sporophyte is apparently considerably closer to the sporophyte of primary archegoniates. With that said, its organization, being the result of the transformation of intercalary, double-active meristem into a basal one, is secondary. This could be correlated with the transformation of the first zygote division from horizontal to vertical. However, it is possible that these transformations were caused by the morphogenesis alteration of the female generative organ, the reduction of its stem leading to direct connection between the archegonium's venter and the gametophyte's tissue, which means the strengthening of its contact with the haplophase vegetative body. Such an alteration conditioned the possibility of the archegonium's development in a kind of submersed position. This in its turn is nothing more than protection from withering stress with the initial lack of any protective outgrowths of the gametophore. This is also proved by the development of antheridia in a submersed position (in special gametophore cameras), even though their stem was retained. The development of generative organs in anthocerotophytes in a basically submersed position isn't typical of bryophytes and liverworts whose gametophyte is more morphogenetically flexible.

Liverworts' secondary characteristic, some structural exceptions notwithstanding, is the polyplastid nature of their cells during meiosis, and

also the formation of oily bodies inside cells earlier than plastids. It should be noted that as opposed to oily bodies of other bryophytes, these oily bodies are surrounded by a special membrane and are optically antipodean to oily bodies of other bryophytes. Such phenomena testify to a peculiar functional significance of the oily bodies for liverworts, to their advancement in this aspect as well as the metabolic isolation of liverworts in relation to other bryophytes. This reflects the specific nature of liverworts' adaptation to a certain sprouting milieu as well as their adaptive zone.

It is hardly necessary to accentuate what growth form was initial during terrestrial adaptation, because there's no radical difference between the thalline and leafy structures of the gametophore of liverworts. One has to consider the fact that liverworts' leaves are merely photosynthetic outgrowths which increase the common assimilating surface and also play a certain role in hydrological support of the gametophore functioning and carry out a protective function for more sensitive organs and processes. These functions determine the structure of leafy formations as a consequence of certain ways of adaptation.

Only in the bryophyte gametophore can leafy differentiation be considered real, analogous to the sporophyte differentiation of tracheophytes. This can be explained by the more xeric orientation of bryophytes in comparison to liverworts, i.e. the former are somewhat more terraneous plants than the latter. Thus, one could say that on a phylogenetic level liverworts are closer to the alga ancestor. Considering the structure of their gametophore's vegetative body, *Takakia* stands alone. Judging from Perm fossils, in Paleozoic period bryophytes, forming petiolate and sessile leaves, revealed an even stronger resemblance with anthophytes in the character of their leafy differentiation.

In connection with the reduction of the adaptive character of the conductive

bundle function in many bryophytes, particularly in pleurocarpous types, this structure underwent different levels of reduction and in some cases even degenerated. Because of the radical alteration of the gametangium-phore structure, in the ancient forms of sphagnous bryophytes not only the supposed conductive bundle in the stem, but also leaves' strings disappeared completely. In the *Andreaeaceae* family the conductive bundle of the stem degraded, but in some forms leaves have more or less retained the string as a mechanical structure.

Perm bryophyte fossils demonstrate the way in which the differentiation of the leaf's cellular network into water-storing and photosynthetic cells could happen, which is typical of sphagnous bryophytes. The absence of sporophytes in their fossil condition does not allow one to determine their structure, but the distinct presence among these fossil bryophytes of acrocarpous as well as pleurocarpous bryophytes, the presence of petiolate and sessile leaves allows us to regard these bryophytes as ancient but advanced *Bryidae*.

Takakia is characterized by the full-blown heterobathmy between the structure of the vegetative body of the gametophyte and the sporophyte. The expression "living fossil" applies in the first place to the vegetative body of the gametophyte, because the sporophyte most probably underwent a considerably bigger transformation. One can hardly call leaves the spiral cylindrical shoots located on the stem. They don't have an analog among all other bryophytes. The emergence of these phylloids is a lot more ancient, and took place as an adequate reaction to a certain xeric characteristic, pronounced instability of weather conditions. Their function constitutes in protecting the syngamy process; another function is photosynthetic, i.e. analogous to leafy organs.

We suppose that the presence of perforations in the walls of cells of the inner conductive bundle of the *Takakia* stem denotes their morphogenesis

that took place earlier than in phylloids, back when climatic conditions were similar to those in which the formation of morphologically similar conductive bundle in the representatives of liverworts (primarily in *Haplomitriales*) took place – meaning it was not tropogenic. The absence of rhizoids in *Takakia* rhizomoids testifies to the discrepancy in ecological conditions for their development or, more exactly, lack of biological need in them. It is likely that the small gametophore size permitted sufficient moisture supply of plants as well as mineral nutrition supply even without the rhizoid system. Earlier, before the discovery of the sporophyte in *Takakia*, they were put into the *Haplomitriales* category, which had its grounds. It is a kind of differentiation of a sprout into stem and foliaceous organs, the similarity of the morphology of the inner conductive bundle of the stem, the presence of rhizomoids without rhizoids. Their relative morphological resemblance may reflect a similar physiological reaction to more or less analogous climatic conditions for their development, which is something that is not observed in other bryophytes and liverworts. Since climatic evidence has a definite chronology, one cannot exclude a certain coincidence of some organs of *Takakia* and *Haplomitriales* in the course of differentiation. Although co-evolution with endophytic fungi is characteristic of *Haplomitriales*, this is not indicated in the case of *Takakia* as well as in all of bryophytes.

Partly liverworts and bryophytes in all their variety demonstrate the absence of the universality of the co-evolution of bryophytes and fungi. Thus, in certain ecotopes and in certain periods of historical development at least a part of liverworts could do without microbiota cohabitation.

The absence of the co-evolution of bryophytes and fungi can be connected with the fact that bryophytes are more adapted to relatively xeric conditions (mild climate with unstable weather conditions). This led to a more prominent xeromorphological character of their organization that has

physiological “roots”. It should be noted that bryophytes with a large vegetative body, developed inner conductive system of the gametophore as well as the sporophyte evolved as a result of imperfection of their rhizoids’ absorbing capacity, in climatic collisions and competitive relationships with tracheophytes in the direction of minimizing their size, simplifying and xerophytization of their morphological structure. This manifests itself in the degeneration of an inner kind of conductive system, often it is the sporophyte’s stomata, the acquisition by leaves’ cells of prosenchymous nature or different nodes in walls of cells, often with the degradation of leaves’ strings up to their disappearance. The evolution of bryophytes happens in the aspect of increasing the level of their poikilohydric nature, i.e. the absorption of moisture by the whole surface of the body with the production of various adjustments for the retention of its loss, primarily in a way of tussock sprouting.

The comparative analysis of the sporophyte’s morphological structure in sphagnous, *Andreaeaceae* and *Bryidae* types of bryophytes allows one to suggest a theory about their historical morphogenesis. If one doesn’t consider the biochemical composition of sphagnous bryophytes and *Bryidae*, they reveal a stronger similarity between each other than with *Andreaeaceae*. This is related to the way of capsule dehiscence (by a lid) and the manifestation in Perm bryophytes of “sphagnation” of leaves’ cellular network with the presence of well-pronounced strings, and also petiolar or sessile leaves. Besides, the phenomenon of getting back to the homogenous chlorophyll-bearing cellular network in early ontogenesis in some contemporary types of sphagnous bryophytes makes them analogous to the *Bryidae* type. The formation of lid in bryophytes could hardly be connected with the preceding dehiscence by longitudinal holes as is the case with *Andreaeaceae*, because the latter form their sporogenic tissue already in the endothecium. In sphagnous bryophytes with a lid the

sporogenic tissue is formed in the amphithecium, which is a more ancient characteristic. Supposedly (previous alternative suggested by us) the capsule of ancient bryophytes was initially opened by way of arbitrary destruction of its walls and then the destruction zone was probably limited by the upper part of the capsule and it turned from globular into oval. The next evolutionary step could be the dehiscence of the mature capsule by a circular hole in its upper part with the separation of a lid-like formation as one comprehensive whole.

Another possible alternative of the formation of the capsule lid-dehiscence mechanism is the lid's formation on the basis of the dehiscence of the capsule with longitudinal lobes in the upper part, when together with the intergrowth of the lobes at their base a circular partition zone appears. Evidently this happened in unstable climatic conditions (climate being mild or mildly cold). On this basis ancestors of sphagnous bryophytes developed an effective way of dehiscence by way of increasing pressure inside the capsule, and in ancestors of the *Bryidae* type by way of differentiation from the inner coat of lid cells or their parts – odontoid hygroscopic apparatus – peristome, which is most effective in mild weather conditions. Such an inner differentiation with the formation of the central sterile column and sporogenic tissues (which is formed already in edothecium) surrounding it with a hollow cylinder does not exclude the possibility of the autonomy of the phototrophic functioning of the developing sporophyte until its maturation and capsule dehiscence. If one looks at it this way, the sporophyte in *Bryidae* (in this evolution line) never lost its ability for independent photosynthesis, i.e. no stimulating extreme situation occurred for this to happen.

It is most likely that the presence of a peristome-like formation in the capsule of the *Andreaeobryum* sporophyte presents only a certain parallelism that has no future and is caused by its reaction to the specific

nature of ecological conditions for this type. In any case, *Bryidae* could not have genetic roots among forms that are specialized for extreme environmental conditions. This seems unlikely for such a huge, highly advanced group (in terms of organography) that constitutes the highest point of the bryophyte evolution.

Anthocerotophytes have their own specific way of evolution that has no analogies among other groups of terraneous plants. The external similarity of the structure of their gametophore with simple thalloid liverworts does not testify to their affinity, but only to their adaptation to similar ecological conditions. Latest findings showing that slime holes in the gametophyte body are not analogous to bicuspid stomata and are only inlets for the penetration of the *Nostoc* cyanobacterium do not change anything in our concept of anthocerotophytes' ancestors. On the contrary, this does not take anthocerotophytes out of the common evolutionary boundary of bryophytes.

The transition from the bilateral activity of the sporophyte's intercalary meristem to the unilateral, basal activity that functions only acropetally led to an unlimited prolongation of the capsule with nondetermination duration of the spore producing act. Despite the dehiscence of the upper part of the capsule by two longitudinal holes into two valves, the lower part of the capsule retains its ability for photosynthesis while sporogenic tissue develops from amphitecium, the same way as sphagnous bryophytes. Only in reduced forms with a shortened life cycle the functioning term of the basal meristem is limited, while sporogenic tissue is formed from the endothecium, the sterile column is reduced, stomata disappear. This could be viewed as a certain approximation of anthocerotophytes' sporophyte and liverworts' sporophyte in terms of its organization, but this approximation could help model the process of the formation of liverworts' sporophyte organization.

In the evolutionary aspect, specific chloroplasts of anthocerotophytes present a particular interest. In their morphological structure and ability to form pyrenoids they reveal their resemblance to certain green algae.

A cell containing one singular big chloroplast with a pyrenoid is a clear plesiomorphy of bryophytes. The division of this plastid into several filial ones in a cell could manifest transition from monoplastid to polyplastid nature of cells. It is the polyplastid nature that presents a biologically important adaptation to the complicated terraneous way of living, when plastids can easily change their orientation in cells under the influence of the light factor. The presence of singular big plastids (or a few plastids as a secondary phenomenon) limited anthocerotophytes' adaptive ability. Nevertheless, they became capable of settling not just as pioneers on bare ground, but also as epiphytes and epiphyllic forms, temporary hydrophytes and ephemeral forms. They grow in mild and tropical climate.

With the retention in anthocerotophytes of several characteristics descending to their algaoid predecessors, they made a number of evolutionary steps towards the organization of vascular plants, primarily ferns. The most important of them consists in the strengthening (in relation to other bryophytes) of the integration of their archegonium with the maternal gametophyte as the result of the reduction of archegonium's stem. This later allowed them to proceed to the time unlimited production of spores after one act of syngamy. This kind of adaptation secured a prolonged dispersion of spores and its surety due to prolongation of the capsule, while the splitting rate of a capsule wall into valves can probably be regulated according to the level of air humidity.

We suppose that the formation of smaller and more numerous spores (see *Leiosporoceros*) in the capsule of anthocerotophytes that happened some time in the past could contribute to their spreading to long distances by air currents. However, their small size could have a negative impact on the

viability of spores (poor food supply). The evolution of anthocerotophytes after their possible extrusion by flowering plants from xylum ground cover was commonly moving towards the formation of larger spores. This is the only group among bryophytes in the range of divisions whose representatives might have never had leafy differentiation of the gametophore. Although the characteristics of the ancient fossil *Bitelaria* bring into question even that point. One should not doubt the fact that a distant predecessor of anthocerotophytes had a *Bitelaria*-like radiosymmetrical gametophore.

Despite a number of unique features, the organization of anthocerotophytes does not exceed the limits of bryophytes as the taxon gametophyte evolutionary direction.

While agreeing with the fact (Renzaglia et al., 2000) that “the immediate connection with the substrate leads to the maximum contact with the source of moisture and thus minimizes the potential possibility of death from drying”, we believe that one should not ascribe this growth form to the phase of the organization formation of bryophyte ancestors on land. This particularly has to do with the thalline prostrate growth form of the gametophyte. Then there is no need in the development of the initial basic structure (protonema) in bryophytes during ontogenesis. As a rule, the protonema does not achieve a considerable development in liverworts and is usually connected with a germ to form a proembryo. As A.D. Potemkin notes (2007), in connection with its short-term existence and difficulties to observe the protonema of liverworts and anthocerotophytes (also thalline forms) it is sometimes indicated that the protonema phase in these bryophytes is not manifested (Ignatov, Ignatova, 2003). This testifies to the fact that in these groups of bryophytes the protonema is greatly reduced in most cases.

The state of being pressed to the substrate justifies itself only when the

latter is constantly moistened, but if it becomes dry a converse effect could take place, because in that case the surface of the body is under the direct influence of withering rays. The thallus will sustain the dryness of air (open exposition) only in the case of its structure differentiation. It is to these conditions (of Mediterranean type) that *Marchantia* liverworts with a complex gametophore structure are well adapted, but they are secondary. Simple thalloids among liverworts are not adapted to this ecological regime.

With the underdevelopment of the cover of coastal ecotopes in the Ordovician and Silurian periods, forms with simple flat thallus would be in a disadvantaged position because of their susceptibility to direct solar illumination. Moreover, they would find it difficult to disperse spores. It is not by chance that the gametophore of *Marchantia* liverworts formed special umbrellas where generative organs are located, but that is the result of a long-term evolution in terrestrial environment. Besides, the protonema does not play a major role in thallose liverworts, i.e. they can't fully realize the advantages of developing this important structure.

Being increasingly established, the notion that marchantiophytes or anthocerotophytes could be the most ancient embryophytes on land is hardly well-grounded. Primary archegoniate that emerged on land may well have little in common in morphostructure with contemporary marchantiophytes and their known fossil forms. To a considerable extent this may concern anthocerotophytes as well, though such signs as marked autotrophy of their sporophyte and first of all its chloroplast structure are possibly more ancient than the ones that characterize marchantiophytes, saying nothing of possible initial absence of phylloid emergence in them. Specificity of spermatid cells structure along with peculiarities of gametangium formation also emphasizes isolated phylogenetic position of anthocerotophytes. Nevertheless, we suppose that it is anthocerotophytes represented by their amphibian ancestors that are the closest of

embryophytes to the algae predecessors of the latter.

Optimal situation for functioning of bryophytes as twofold organisms is created when exogenous environment exerts pressure on its abiotic as well as biotic components, that is, when sporophytes are to a certain extent characterized by autotrophy. If exposed to extreme outward conditions that endanger not only realization of syngamy processes but also fetal development, the parent gametophyte may fully undertake the function of sporophyte nutrition as well as the function of patronage, protection of its structures and even assist in spore dispersion. In this case the sporophyte may lose autotrophy. It is more apparent and reaches its ultimate expression in marchantophytes.

Organization of all marchantophytes is the result of their adaptation to the exogenous conditions extreme for them, which brought their evolution to allogenesi, a kind of early suspension of their ascending development, progress. In this connection they were subject to multifaceted reduction processes in both generations along with more or less single-level character of historical development, which was mainly reflected in the sporophyte structure. This structure was considerably simplified in general, but also underwent specialization. In a part of marchantiophytes the simplification of the sporophyte vegetative structure reached its extreme. In fact, with some of their representatives sporophyte underwent morphological reversion as if to the initial condition that could characterize primary archegoniates.

Early transition of leafy marchantiophytes to plagiotropic growing would have been unfavorable later with intensification of competition provided, for instance, by larger vascular plants. In a less dangerous situation, strong, actinomorphic structures (Schuster, 1966) with developed epidermis, inner conductive system, strengthening tissue, anchored by rhizomoids, could be found on land originally as well as later. Their sporophytes must have been

able to ensure development not only at the expense of parental gametophores, but also at the expense of their own photosynthesis, thus reducing intensity of interrelations between the sporophyte and the parental gametophyte. This structure forwarded formation of large spore production and their dispersion by air, therewith allowing to withstand competition due to the collective development of sprout on multibranch confervoid protonema in a more efficient way.

Incomparable morphologic variety of bryophyte gametophyte relative to the gametophyte of vascular plants is connected with the fact that in the first case it is the dominant generation in the development cycle and the main vegetating body. The gametophyte of marchantiophytes has direct contact with exogenous environment in its variety and to a certain extent creates trophic basis for the development and functioning of the sporophyte as a sporogenerating structure. The significance of gametophyte in the life cycle will rise by descending the phylogenetic hierarchy of land plants to primary archegoniates, and the development cycle of algaoid ancestors of archegoniates was dominated by the haploid generation. However, in marchantiophytes the gametophyte and the sporophyte form a twofold plant, and interrelations between these generations are not always limited to trophic gametophyte function in relation to the sporophyte that always depends on it. As it is stated before, the gametophyte is able to fulfill the protective function as well as to participate in securing dispersion of filial sporophyte spores. This is manifested in both bryophytes and marchantiophytes, but is mediated trophically in anthocerotophytes.

A.D Potemkin (2007) notes quoting Arnautova (2006) that ferns from the *Grammitidiaceae*, *Hymenophyllaceae* and *Vittariaceae* families are known to produce independent gametophyte, that is a gametophyte that lost the second phase of its life cycle, the sporophyte, and in fact proceeded to a shortened variant of life cycle by multiplying only in a vegetative way.

This deviation is justly qualified as secondary.

However, we should hardly estimate such a gametophyte as independent. Being the first phase of life cycle and a separate plant, the gametophyte is always independent of the sporophyte, as the latter is a derivative from the former and originally depends on it, parasitizing on the parental gametophyte and then gaining independence in a way typical of vascular plants. Independent existence of the first generation (haplobiont) of the life cycle (parent-descendant) is actually possible if its reduction did not go too far. This testifies to the self-sufficiency of the gametophyte of the given ferns, though alternation of generations does not happen here. Nevertheless, procreation is carried out in a vegetative way.

Secondary nature of this phenomenon in ferns is not to be doubted, but it also shows a possible significant role and even dominance of the first generation hyplobiont nature in the life cycle of fern predecessors. The sporophyte may be present or may not form, while embryophyte existence is impossible without the gametophyte. Diplobiont nature is derived from hyplobiont nature. In the aquatic environment the existence of diplobiont is optional. The existence of poikilohydric nature of forms among ferns testifies to their significant physio-biochemical potential and possibilities of their morphogenesis. It is not by chance that cryptogram ferns were the ones that originated spermatophytes, initially gymnosperms and then metasperms as the highest point of the embryophyte evolution.

We may agree that the division of embryophytes into vascular and avascular is not justified if we consider the peculiarities of embryophyte organization, and especially of fossil plants in paleobotanic chronicles. In this respect it is not possible to draw a clear borderline between bryophytes and other embryophytes. Their main difference is in correlation and character of interrelations of haploid and diploid generations of the development cycle. The very notions “development cycle” and “life cycle”

are not quite apt, as they do not reflect the point of the process – alternation of generations. The notions “life cycle phases” or “change of development forms” are even less apt, as they distract us from the biological essence of the process as the fundamental phenomenon in functioning and reproduction of biota on the embryophyte level.

All the future achievements in studies of the bryophyte evolution on every level up to the molecular one will always retain the necessity to create models on the verge between science and art. The reason for that is the highly complicated way of evolution of plants in terrestrial environment, characterized by great variety, climatic and orographic change, complex relations between biota itself and the continental drift. History of the embryophyte development abounds in such phenomena as convergence and parallelisms on all levels along with elaborate combination of morphological complication of organs and tissues with manifestation of their reduction, change of organs and functions, which acquires special complexity due to its twofold nature. Their main strategies being evasion of competition and increase of endurance, bryophytes are characterized by degeneration of separate structures or their complexes as the manifestation of their adaptation to the extreme exogenous conditions.

Unfortunately, there is no sufficient reason for sharing optimism of world’s leading bryologists in relation to the possibility of solving major evolutionary problems in the near future, even on the basis of intensive morphological and molecular study of bryophytes. First of all, we mean such a complex and morphologically reduced group as marchantiophytes that underwent a number of phases during their extremely long-lasting development along with insufficiency of their fossil chronicle.

In our opinion, one should be very careful about estimating such and such phenomenon or process as axiomatic when tackling evolutionary issues, because one should take into consideration another possible or even

alternative approach or idea. Discussions on biota evolution problems are ever-lasting, but they should be more substantial, the main authority here being depth of cognition, its new aspects and premises for the future.

Taking into consideration the modern classification of bryophytes as Bryobionta superdivision with several changes according to our idea as to the extent of divergence of certain taxa, we accepted the classification scheme that singles out 3 divisions: *Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* и *Bryophyta*. The first division includes 2 classes (*Sporocerotopsida* and *Anthocerotopsida*), the second one includes 2 subdivisions (*Jungermanniophytina* with the classes of *Haplomitriopsida* and *Jungermanniopsida* and *Marchantiophytina* with the class of *Marchantiopsida*), the third one also includes 2 subdivisions (*Takakiophytina* with the class of *Takakiopsida* and *Bryophytina* with the classes of *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Andreaebryopsida* and *Bryopsida*).

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов И.И., Абрамова А.Л. Класс печеночники, или печеночные мхи (Marchantiopsida, или Hepaticopsida) // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1978б. – Т.4. – С. 60-75.
- Абрамов И.И., Савич-Любичкая Л.И. Тип Vguopsida. Мохообразные // Основы палеонтологии. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 344-414.
- Агаев Ю.М. оглы. Цитогенетические аспекты полиплоидии в роде *Morus* L.: Автореф. дис.... докт. биол. наук: 03.00.05 – Новосибирск, 1988. – 32 с.
- Арнаутова Е.М. – 2006. – Прив. по: Потемкин А.Д., 2007.
- Артемьев Ю.Т., Двухфакторная теория эволюции // Макроэволюция. – М., 1984 – С. 58-59.
- Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Восточного Саяна. – М.-Л.: Наука, 1965. – 160 с.
- Бардунов Л.В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 119 с.
- Бардунов Л.В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. – Л.: Наука, 1969. – 329 с.
- Бенешова В. Фитохимия печеночных мхов Marchantiopsida (Hepaticopsida). Сообщение 1. Характерные метаболиты печеночных мхов, их биологическая роль и систематическое значение // Раст. Рес. 1985. – Т.21. Вып. 3. – С. 375-385.
- Богдановская-Гиэнеф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. – Вып.2. – 1946. – С. 425-465.
- Гиляров М.С. Закономерности изменений морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни // Тр. Ин-та морфол. жив. им. А.Н. Северцова. – 1959. – Вып. 27. – С. 118-133.
- Голдовский А.М. Биохимия и проблемы эволюции // Проблемы

эволюции. Т. 3. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 57-80.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии) // Тр. геол. ин-та АН СССР. – Вып. 401. – 1986. – 174 с.

Гор Ю.Г. Об особенностях и темпах эволюции позднепалеозойских флор и палеоэкосистем // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. – Л., 1979. – С. 13-15.

Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.

Демків О.Т., Федик Я.Д. – 1976 – Прив. по: Демків О.Т., Сытник К.М. – 1985.

Демків О.Т. Протонема у мхов как прогрессивное адаптационное явление // Мат. VI конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. – Душанбе, 1978. – С. 303.

Демків О.Т., Сытник К.М. Морфогенез архегониат. – Киев: Наук. думка, 1985. – 204 с.

Демків О.Т., Федык Я.Д. Полярность клеточной проницаемости и ее контроль фитохромом // Биофизика. – 1977. 22. – 5. – С. 824-828.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.

Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 268 с.

Догель В.А. Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1947. – 4. – С. 471-486.

Дорн А. Происхождение позвоночных и принцип смены функций. – М.-Л.: Изд-во биол. и мед. лит., 1937. – 195 с.

Друшиц В.В., Обручева О.П. Палентология. – М.: Изд-во МГУ, 1971. – 414 с.

Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. – М.: Наука, 1976. – 279 с.

- Дымина Г.Д. Объем основной эволюирующей единицы фитоценозов // Макроэволюция. – М.: Наука, 1984. – С. 151.
- Жердев Р.В. О возможности перехода от специализации к арогенезу // Закономерности прогрессивной эволюции. – Л., 1972. – С. 119-134.
- Жердев Р.В. Системность эволюционного процесса в свете диалектики // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 162-165.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. – М.: Наука, 1984. – 183 с.
- Жукова А.Л. *Aptreubia papa* в Советском Союзе // Бот. ж. – 1986. – 71. – I. – С. 94-97.
- Жукова А.Л. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Ж. общ. биол. – 1983. – 44. – 3. – С. 361-374.
- Завадский К.М. О причинах эволюции в сторону арогенеза // Закономерности прогрессивной эволюции. – Л.: Наука, 1972. – С. 135-148.
- Заварзин А.А. Об эволюционной динамике тканей // Арх. биол. науки. – 1934, – 36 А. – I. – С. 1-64.
- Заур В.В. Верхнепермская флора верховьев р. Камы // Вопросы ботаники / Отв. ред. А.И. Толмачев. – Л., 1960. – С. 115-117.
- Зеров Д.К. Вопросы филогении печеночников (Hepaticopsida) // Бот. ж. – 1966. – 51. – 1. – С. 3-14.
- Зеров Д.К. Основні напрямки розвитку рослинного світку // Там же. – 1955. – 12. – 2. – С. 3-16.
- Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. – Киев: Наук. думка, 1972. – 316 с.
- Зеров Д.К. Проблема происхождения архегониальных растений // Сов. бот. – 1945. – 13. – 1. – С. 3-13.
- Зеров Д.К. Современное состояние вопроса филогении печеночных мхов // Прогр. и тез. докл. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Н.И. Кузнецова. – Тарту, 1964б. – С.35-37.

Зеров Д.К. Філогенія мохоподібних і їх місце в системі рослинного світу // Там же. – 1951. – 8. – 4. – С. 3-14.

Зиновьева Л.А. К вопросу о происхождении псилофитов и мохообразных // Уч. зап. Пермск. гос. ун-та. – 1970. – 206. – С. 119-126.

Игнатов М.С. Листостебельные мхи верхнетатарских отложений севера Русской платформы // Гл. бот. сад АН СССР. – М., 1987. – 80 с. Деп. в ВИНТИ, N 2840-B87.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Sphagnaceae-Hedwigiaceae. М. – 2003.- Т. 1. – С. 1-608.

Игнатов М.С., Щербаков Д.Е. Новый ископаемый мох из нижнепермских отложений Российского Дальнего Востока // Arctoa. 2009. Vol. 18. – С. 201-212.

Ильин В.П., Каневский В.А., Мовчан Я.И., Шеляг-Сосонко Ю.Р. К анализу роли гравитации как фактора эволюции // Макроэволюция. – М., 1984. – С. 62-63.

Ищенко Т.А. Флора верхов нижнего – низов среднего девона Подольского Приднестровья // Палентология и стратиграфия нижнего палеозоя Вольно-Подольи. – Киев: Наук. думка, 1968. – С. 80-113.

Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. – Киев: Наук. думка, 1981. – 112 с.

Ищенко Т.А., Шляков Р.Н. Маршанциевые печеночники из среднего девона Подольи // Палентологич. ж. – 1979. – 3. – С. 114-125.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Специализация таксонов и устойчивость экосистемы // Макроэволюция. – М.: Наука, 1984. – С. 152-153.

Каллак Х.И. Об основных тенденциях органической эволюции. // Макроэволюция. – М.: Наука, 1984. – С. 63-64.

Камелин Р.В. Процесс эволюции растений в природе и некоторые проблемы флористики // Теоретич. и методич. проблемы

сравнительной флористики: Матер. 2-го рабочего совещ. по сравнит. флористики. – Л.: Наука, 1987. – С. 36-42.

Киселева К.В., Разумовский С.М., Расницын А.П. Границы растительных сообществ и динамика растительности // Ж. общ. биол. – 1969. – 30. – 2. – С. 123-131.

Кит Н.А., Рипецкий Р.Т. Морфофизиологические особенности регенеративной протонемы *Pottia intermedia* (Turn.) Fuernr. // Тез. докл. VIII конф. по спор. раст. Средней Азии и Казахстана. – Ташкент, 1989.

Козо-Полянский Б.М. К модернизации системы растительного мира // Тр. Воронежск. ун-та. – 1949. – 15. – С. 76-129.

Козо-Полянский Б.М. Курс систематики высших растений. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1965. – 407 с.

Козо-Полянский Б.М. Новейшие успехи морфоботаники // Успехи современной биологии. – 1941. – 14. – 3. – С. 505-513.

Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. – Воронеж, 1937. – 205 с.

Козо-Полянский Б.М. Происхождение высших растений. 1. Первенцы сухопутной флоры. – Вологда, 1927.

Козо-Полянский Б.М. Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений // Тез. докл. Делегат. совещ. ВБО. – М.-Л., 1951. – 4. – С. 3-17.

Козо-Полянский Б.М. Финал эволюции. – Краснодар, 1922.

Колмогоров А.Н. Отклонения от формулы Харди в условиях частичной изоляции // Докл. АН СССР. – 1935. – 3. – С. 129-132.

Колчинский Э.И. Проблемы макроэволюции и учение В.И. Вернадского о биосфере // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 166-169.

Короткова Г.П. Новые подходы к изучению эволюции онтогенеза // Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука, 1988. – С. 145-151.

- Красилов В.А. – 1973. – Прив. по: Красилов В.А. – 1986.
- Красилов В.А. Лиственные печеночки из юры Буреинского бассейна // Палеонтолог. ж. – 1970. – 3. – С. 131-142.
- Красилов В.А. Меловой период: эволюция земной коры и биосферы. – М.: Наука, 1985. – 240 с.
- Красилов В.А. Механизмы микро- и макроэволюции // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 82-85.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток; ДВНЦ АН СССР, 1986. – 140 с.
- Красилов В.А. Новые данные об *Orestovia* и проблема происхождения высших растений // Комаровские чтения. – Вып.29. – Владивосток, 1982. – С. 23-33.
- Красилов В.А. Предки покрытосеменных // Проблемы эволюции под ред. Н.Н. Воронцова. – Т.4. – Новосибирск: Наука, 1975а. – С. 76-106.
- Красилов В.А. Происхождение и эволюция мохообразных // Палеоботаника и фитостратиграфия Востока СССР. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 5-16.
- Красилов В.А. Современные проблемы филогении и систематики // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. – Т.7. Проблемы теории эволюции. – М.: ВИНТИ, 1975б. – С. 76-106.
- Красилов В.А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. – Владивосток, 1969. – С. 12-30.
- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука, 1977. – 256 с.
- Красилов В.А., Ищенко А.А., Раскатова М.Г. Бителяриевые и проблема происхождения мохообразных // Комаровские чтения. – Вып. 34. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 3-7.
- Кузьмичев А.И. Генезис и эволюция водно-болотной флоры юго-запада Русской равнины: Автореф. дис ... докт. биол. наук: 03.00.05. – Санкт-Петербург, 1992а. – 31 с.

- Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. – Санкт-Петербург: Гидрометеоздат, 1992б. – 215 с.
- Куликов Г.В. Ксерофильная и криофильная направленность эволюции вечнозеленых и листопадных растений // Филогения высших растений. – М.: Наука, 1982. – С. 79-81.
- Кундышев А.С. Новый вид мха из третичных отложений юго-запада Камчатки // Палеоботаника и фитогеография Востока СССР. – Владивосток, 1983. – С. 48-50.
- Лазаренко А.С. Определитель листовых мхов БССР. – Минск: Изд-во АН БССР, 1951. – 399 с.
- Лазаренко А.С., Высоцкая В.И., Лесняк Е.Н. Атлас хромосом листовых мхов СССР. – Киев: Наук. думка, 1971. – 142 с.
- Лазаренко А.С., Данилкив И.С. Полиплоидия у мхов как фактор эволюции // Мат. VI конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. – Душанбе, 1978. – С. 306.
- Лебедев Б.И. О соотношении г- и К-форм отбора в эволюции плоских червей // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 88-92.
- Левин Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция // Бот. ж. – 1963. – 48. – 7. – С. 1039-1059.
- Левина Р.Е. Об эволюционных предпосылках апомиксиса у покрытосеменных // Бюлл. МОИП. – Отд. биол. – 1972. – 77. – 2. – С. 70-75.
- Лукин Е.И. Различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных // Зоол. ж. – 1964. – 34. – 8. – С. 1105-1120.
- Любищев А.А. К теории эволюции. Понятие эволюции и кризис эволюционизма (1925) // Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – С. 133-149.
- Любищев А.А. Понятие сравнительной анатомии // Вопросы общей зоол. и мед. паразитологии. – М.: Биомедгиз, 1962. – С. 189-214.

- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – 278 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Биоморфологическая эволюция в экстремальных условиях как активный процесс // Тез. докл. 7 Делегат. съезда ВБО. – Л., 1983. – С. 4-5.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 40 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
- Майр Э. Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены / под ред. Б.Л. Астаурова. – М.: Мир, 1970. – С. 47-58.
- Майр Э. Смена представлений, вызванная дарвиновской революцией // Из истории биологии. – Вып. 5. – М., 1975. – С. 3-25.
- Малиновский А.А. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии. – М.: Наука, 1972. – С. 271-276.
- Маматкулов У.К. Анализ бриофлоры Памиро-Алая. – Душанбе: Дониш, 1989. – 320 с.
- Маматкулов У.К. Лиственные мхи Памиро-Алая: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05. – Киев, 1982. – 50 с.
- Маматкулов У.К. Роль полиплоидии в микроэволюции мохообразных // Макроэволюция: Мат. 1 Всесоюзн. конф. по проблемам эволюции. – М.: Наука, 1984. – С. 50-52.
- Маматкулов У.К. Хромосомы и процесс видообразование у мохообразных // Мат. VI конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана. – Душанбе, 1978. – С. 308.
- Мамкаев Ю.В. – 1979 – прив. по: Мамкаев Ю.В. – 1984а.
- Мамкаев Ю.В. – 1983 – прив. по: Мамкаев Ю.В. – 1984а.
- Мамкаев Ю.В. Морфологическая радиация и проблема параллелизмов

// Макроэволюция. – М.: Наука, 1984а. – С. 85-87.

Мамкаев Ю.В. Принцип морфологической радиации и проблема ограничений эволюционного процесса // Методологич. проблемы эволюц. теории. – Тарту, 1984б. – С. 60-62.

Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Ж. общ. биол. – 1968. – 29. – 1. – С. 48-56.

Маслов С.П. Являются ли области повышенного разнообразия областями возникновения соответствующих систематических групп? // Проблемы макроэволюции. – М., 1988. – С. 117-118.

Матасов В.И. Морфологические особенности ранних этапов развития спорофита мхов // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. – Кишинев: Шти-инца, 1986. – С. 62.

Матасов В.И. Образование эмбриотеки и гамето-спорофитные отношения у листовых мхов // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: Конф., посв. 90-летию со дня рожд. А.С. Лазаренко. – Львов, 1991. – С. 151-154.

Меерсон Ф.З. – 1973 – прив. по: Шварц С.С. – 1980.

Мейен С.В. Будущее эволюционной теории – продолжение синтеза // Методологич. проблемы эволюц. теории. – Тарту, 1984а. – С. 173-174.

Мейен С.В. Из истории растительных династий. – М.: Наука, 1971. – 223 с.

Мейен С.В. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современ. проблемы эволюц. морфологии. – М.: Наука, 1988. – С. 91-103.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Ж. общ. биол. – 1978. – 39. – 4. – С. 495-508.

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и

- техники: Зоология позвоночных. – Т.7. Проблемы теории эволюции. – М.: ВИНТИ, 1975.- С. 66-117.
- Мейен С.В. Происхождение главных групп высших растений // Актуальн. проблемы биологич. науки. – М.: Наука, 1984в. – С. 128-164.
- Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. – 159 с.
- Мейен С.В. Сравнение темпов и форм эволюции высших растений в экваториальных и внеэкваториальных биотах геологического прошлого // Макроэволюция. – М.: Наука, 1984б. – С. 157-158.
- Мейен С.В. Филогения высших растений и флорогенез // 27-й Междунар. геол. конгресс: Доклады. – Т. 2. – М.: Наука, 1984г. – С. 75-80.
- Мейен С.В. Флорогенез и эволюция растений // Природа. – 1986. – 11. – С. 47-57.
- Мейен С.В., Твердохлебов В.П. О находке листостебельных мхов в пермских отложениях Южного Приуралья // Докл. АН СССР. – 1966. – 166. – 4. – С. 924-927.
- Мейер К.И. Исследования над спорофитом печеночников группы *Marchantiales* // Уч. зап. императ. Моск. ун-та Отд. ест.-историч. – 1916. – Вып. 39. – 185 с.
- Мейер К.И. Морфогения высших растений. – М.: Изд-во МГУ, 1958. – 255 с.
- Мейер К.И. Происхождение наземной растительности. – 1-е изд. – М., 1922. 4-е изд. – М.: Советская наука, 1946. – 143 с.
- Мейер К.И. Систематика архегониальных растений: Морфол. и систем. высших растений. – Ч. I.: Архегониальные растения. – М.: Сов. наука, 1947. – 327 с.
- Мирабдуллаев И.М. Эволюция пластид и происхождение цианобактерий // Ж. общ. биол. – 1985. – 46. – 4. – С. 483-490.
- Мозелов А.П. Селективность как атрибут эволюционного процесса //

- Методология проблем эволюционной теории. – Тарту, 1984. – С. 64-66.
- Мозелов А.П. Системный подход к эволюции как процессу // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 192-196.
- Молевич Е.Ф. К вопросу о критерии органического прогресса // Вопросы философии – 1965. – 8. – С. 68-77.
- Молевич Е.Ф. О прогрессивном развитии в живой природе // Философские науки. – Рига, 1963. – 2.
- Молевич Е.Ф. Регресс как одна из тенденций органической эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. – Л., 1972. – С. 259-269.
- Молевич Е.Ф. Филогенетический прогресс видов как единство макро- и микроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. – Тарту: ТГУ, 1980. – С. 196-198.
- Монин А.С. История Земли. Л.: Наука, 1977. – 228 с.
- Морозов Г.П. Биологические особенности древесных пород с генетико-эволюционной точки зрения // Научные основы селекции хвойных древесных пород. – М.: Наука, 1978. – С. 27-45.
- Муратова Е.Н. Эволюция кариотипов голосеменных растений // Макроэволюция. – М., 1984. – С. 134-135.
- Муратова Е.Н., Круклис М.В. Хромосомные числа голосеменных растений. – Новосибирск: Наука. – 1988. – 118 с.
- Назарова Э.А. Спонтанный хромосомный полиморфизм популяций // Флора, растительность и растительные ресурсы. – 1988. – Вып. 11. – С. 31-50.
- Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды // Тр. Геол. ин-та. АН СССР. – 1960. – Вып. 19. – С. 3-103.
- Нейбург М.Ф. Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях Южного Приуралья // ДАН СССР. – 1956. – 107. – 2. – С. 321-324.
- Орлов С.А. Необратимость эволюции: некоторые итоги обсуждения

вопроса // Вопросы развития эволюц. теории в XX веке. – Л.: Наука, 1979. – С. 92-104.

Очев В.Г. – 1966 – прив.. по: Татаринов Л.П. – 1976.

Паавер К.Л. Проблемы изучения эволюции как процесса в эволюционной морфологии // Ж. общ. биол. – 1980а. – 41. – 2. – С. 165-176.

Паавер К.Л. Проблемы целостного изучения процесса эволюции // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980б. – С. 32-36.

Павловский Е.Н. О процессах адаптации организма к новым условиям существования в паразитической жизни // Ж. общ. биол. – 1959. – 5. – С. 329-343.

Партика Л.Я. Вивчення викопних мохоподібних у Радянському Союзі // Там же. – 1976. – 33. – 4. – С. 414-435.

Парфенов В.И., Ким Г.А., Рыковский Г.Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. – Минск: Навука і тэхніка, 1985. – 249 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.

Пименов М.Г., Борисова Л.Ф. Хемосистематика // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. – Т. 6. Современные методы систематики высших растений. – Вып.1. – М.: ВИНТИ, 1987. – С. 7-95.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. – М.: Наука, 1964. – 482 с.

Покровский А. Материалы для флоры мхов окрестностей Киева // Унив. изв. – 1892. – N 7. – С. 1-12.

Понерт Й. Таксономическая специфичность механизмов микроэволюции и вопросы существования самостоятельных механизмов макроэволюции // Тарту, 1980. – С. 106-109.

Пономаренко А.Г. Важнейшие события развития экосистем на Земле // Макроэволюция. – М.: Наука, 1984. – С. 164-166.

Пономаренко А.Г. О некоторых критериях прогрессивного развития в

живой природе // Закономерности прогрессивной эволюции. – Л.: Наука, 1972. – С. 294-301.

Пономаренко А.Г. Ценотическое управление эволюционными процессами // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 111-114.

Потемкин А.Д. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta – основные пути гаметофитного направления эволюции высших растений // Бот. ж. – 2007. – 92. – 11.- С. 1625-1651.

Принада В.Д. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. – М.: Госгеолтехиздат, 1962. – С. 3-367.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.

Разумовский С.М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюлл. Главн. бот. сада. – 1969. – Вып.72. – С. 20-28.

Расницын А.П. Филогенетика // Современ. палеонтология. – Т.1. – М.: Недра, 1988. – С. 480-497.

Риковский Г.Ф. Еволюція мохоподібних (Bryophyta) у зв'язку з їх еколого-біологічною специфікацією // Укр. бот. ж. – 1987в. – 43. – 3. – С. 89-96.

Рипецкий Р.Т. Особенности жизненного цикла и темпы эволюции мхов // Бот. ж. – 1992. – 12. – 10. – С. 14-23.

Рипецкий Р.Т. Экспериментальные исследования А.С.Лазаренко и вопросы генезиса чередования поколений у моховидных // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: Тез. конф., посв. 90-летию со дня рожд. А.С.Лазаренко. – Львов, 1991. – С. 175-181.

Рипецкий Р.Т., Кит Н.А. Особенности жизненного цикла мхов и представление о замедленных темпах их эволюции // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. – Алма-Ата: Наука, 1988. – С. 107-108.

Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. – М.: Изд-во иностр. лит., 1961. – 448 с.

- Рыбакова Н.О., Смирнова С.Б., Чернышова М.Б., Казакова З.И. Изменение морфологии спор сфагновых мхов в процессе эволюции // Палинолог. в СССР. – Новосибирск, 1988. – С. 64-68.
- Рыбакова Н.О., Смирнова С.В., Чернышова Н.В., Казакова З.И. Изменение морфологии спор сфагновых мхов в процессе эволюции // Полинология в СССР. – Новосибирск, 1988. – С. 64-68.
- Рыковский Г.Ф. Вклад Д.К. Зерова в решение проблемы филогении мохообразных // Укр. бот. ж. – 1995. – Т. 52, №6. – С. 803-809.
- Рыковский Г.Ф. Мохообразные Национального парка «Припятский» (эволюционный аспект, таксономия, экология, география, жизненные стратегии)/ Г.Ф. Рыковский [и др.]. – Минск: Белорусский Дом печати, 2010. – 160 с.
- Рыковский Г.Ф. О происхождении антоцеротовых (Anthocerotopsida) // Филогения и систематика растений: Мат. VIII Моск. совещ. по филогении растений. – М.: Наука, 1991б. – С. 94-96.
- Рыковский Г.Ф. Проблема происхождения сфагновых мхов // Ботаника: сб. науч. тр. Вып. 32. – Минск: Наука и техника, 1997. – С. 97-99.
- Рыковский Г.Ф. Проблема эволюции мохообразных как особой группы высших растений // Купревичские чтения. III. Проблемы экспериментальной ботаники. – Минск: Тэхналогія, 2001. – С. 50-102.
- Рыковский Г.Ф. Происхождение и эволюция мохообразных с оценкой современного состояния и генезиса бриофлоры: Автореф. дис.... докт. биол. наук: 03.00.05 – Минск, 1995. – 35 с.
- Рыковский Г.Ф. Происхождение мохообразных как группы архегониальных (высших) растений // Проблемы ботаники: Матер. VI делегат. съезда БРБО. Ч.1, – Минск, 1993. – С. 70-78.
- Рыковский Г.Ф. Сфагновые мхи в эволюционно-экологическом отношении и как компонент растительного покрова Беларуси / Растительность болот: современные проблемы классификации,

картографирования, использования и охраны. Материалы международного научно-практического семинара. Минск, 30 сентября – 1 октября 2009 г. / Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск: Право и экономика, 2009. – 256 с.

Рыковский Г.Ф. Цикл развития мохообразных и апомиксис // Ботаника: сб. науч. тр. Вып. 31. – Минск: Наука и техника, 1992. – С. 183-193.

Рыковский Г.Ф. Эволюция бриофитов в морфо-экологическом аспекте // Актуальные проблемы экологии: Материалы V междунар. науч.-практ. конф. (Гродно, 21-23 окт. 2009г.)/ ГрГУ им. Я. Купалы; редкол.: И.Б. Заводник (отв. ред.) [и др.]. – Гродно: ГрГУ, 2009 – С. 241-245.

Рыкоўскі Г.Ф. Аб дэгенерацыі морфаструктур як спосабе адаптацыі ў мохападобных (Bryophyta). Весці АН БССР. Сер.біял. навук. 1987а. Вып. 4. С. 9-12.

Рыкоўскі Г.Ф. Генезіс пратанемы імхоў (Bryopsida) у сувязі з умовамі асяроддзя // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1991а. – 3. – С. 49-54.

Рыкоўскі Г.Ф. Эвалюцыя мохападобных (Bryophyta) як кампанента механізма біясферы // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1988. – 1. – С. 36-44.

Рыкоўскі Г.Ф. Аб цэнатычных сувязях мохападобных з іншымі вышэйшымі раслінамі. Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1987б вып. 3. С. 20-25.

Рыкоўскі Г.Ф. Эвалюцыя мохападобных (Bryophyta) як кампанента механізма біясферы. Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1988. Вып. 1. С. 36-44.

Савич-Любичкая Л.И. Андреевы и бриевые мхи. Общая часть // Флора споровых растений СССР. – Т.3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 15-134.

Савич-Любичкая Л.И. Сфагновыя (торфяныя) мхі // Флора споровых

- растений СССР. Т.1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 254 с.
- Савич-Любичкая Л.И., Абрамов И.И. Геологическая летопись мохообразных // Бот. ж. – 1958. – 43. – 10. – С. 1409-1417.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Изд. 2-е. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 150 с.
- Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во ЛГУ, 1981. – 318 с.
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Проблемы микроэволюции. – М., 1988а. – С. 37-38.
- Северцов А.С. Критерии и условия возникновения ароморфной организации // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. – С. 64-76.
- Северцов А.С. Соотношение микро- и макроэволюции // Соврем. проблемы эволюц. морфол. – М.: Наука, 1988б. – С. 65-73.
- Северцов А.С. Становление ароморфоза // Ж. общ. биол. – 1973. – 34. – 1. – С. 21-35.
- Синнот Э. Морфогенез растений. – М.: Изд-во иностр. лит., 1963. – 603 с.
- Скворцов А.К. Два пути уменьшения числа хромосом в эволюции высших растений // Филогения высших растений – М.: Наука, 1982. – С. 119-124.
- Скворцов А.К. Логика и аналогии в теории эволюции // Соврем. проблемы филогении растений. – М.: Наука, 1986. – С. 13-20.
- Смирнов В.В. Методологические аспекты проблемы взаимоотношения микро- и макроэволюции // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 203-207.
- Соколова Л.Б. Двухэтапность филогенеза покрытосеменных в свете диалектико-материалистической концепции развития // Соврем. проблемы филогении растений. – М.: Наука, 1986. – С. 33-34.

- Сурова Т.Д. Семейство гименофилловые (Hymenophyllaceae) // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1978. – Т.4. – С. 218-222.
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. – 214 с.
- Тахтаджян А.Л. Высшие растения. 1. От псилофитовых до хвойных. М.-Л.: Изд-во АН СССР., 1956. – 487 с.
- Тахтаджян А.Л. Класс гнетовые, или гнетопсиды (Gnetopsida) // Жизнь растений. Т.4 / под ред. И.В. Грушвицкого и С.Г.Жилина – М.: Просвещение, 1978. – С. 299-309.
- Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. ж. – 1983. – 68. – 12. – С. 1593-1603.
- Тахтаджян А.Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1947. – 52. – 5. – С. 95-120.
- Тахтаджян А.Л. Об эволюционной гетерохронии признаков // ДАН АрмССР. – 1946. – 5. – 3. – С. 79-86.
- Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: Наука, 1970. – 146 с.
- Тахтаджян А.Л. Пути приспособительной эволюции растений // Бот. ж. – 1951. – 36. – 3. – С. 231-239.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
- Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений // Тр. Ереванск. гос. ун-та. – 1943. – 22. – С. 71-176.
- Тахтаджян А.Л. Филогенетические основы системы высших растений // Бот. ж. – 1950. – 35. – 2. – С. 113-139.
- Терехин Э.С. Мозаичная конвергенция и параллельная эволюция паразитных покрытосеменных растений// Матер. Пятого Московского совещания по филогении растений. – М.:Наука, 1976. – С. 174-177.

Терехин Э.С. О возможности формирования таксонов надвидового ранга на основе параллельной эволюции // Филогения высших растений. – М.: Наука, 1982. – С. 141-144.

Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения. – Л.: Наука, 1977. – 219 с.

Терехин Э.С. Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* S.et Z.// Бот.ж. – 1973. – 58 – 12. – С. 1775-1788.

Тизини И., Филин В.Р. К эволюционной оценке передаточных клеток у мхов // Филогения и систематика растений: Мат. VIII Моск. совещ. по филогении растений. – М.: Наука, 1991. – С. 114-116.

Тихомиров В.Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений// Проблемы филогении растений: Тр. МОИП. – 13. – М.: Наука, 1965. – 175-189.

Толмачев А.И. История Земли и эволюция органического мира// Вопросы закономерн. и форм развития органич. мира: Тр. VII сессии Всес. палеонтол. общества. – М.: Недра, 1964. – С. 15-28.

Толмачев А.И. О приложении учения А.Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений // Бот. ж. – 1951. – 36. – 3. – С. 225-230.

Троицкий А.В., Антонов А.С. Насколько эволюция рРНК отражает эволюцию семенных растений // Общебиологич. аспекты филогении растений. – М.: Наука, 1991. – С. 105-108.

Тырнов В.С. Возможные эволюционно-генетические последствия гаплоидии у растений // Соврем. пробл. филогении раст. – М.: Наука, 1986. – С. 45-46.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.

Улична К.О. О происхождении ножки гаметангия мхов (*Bryopsida*) // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: Тез. конф., посв. 90-летию со дня рожд. А.С.Лазаренко. – Львов, 1991. – С. 189-191.

Улычная К.О. Аномальное размещение гаметангиев и проблема происхождения мхов // Флора. Систематика и филогения растений. – Киев: Наук. думка, 1975. – С. 192-194.

Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции / На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены. – М.: Мир, 1970. – С. 11-38.

Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. – 229 с.

Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984. – 206 с.

Фефилова Л.А. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. – Л.: Наука, 1978. – 119 с.

Филин В.Р. Анатомо-морфологическое изучение некоторых архегониальных растений в связи с их систематикой и эволюцией: Дис.... канд. биол. наук в форме науч. докл.: 03.00.05. – М., 1984 а. – 27 с.

Филин В.Р. О вероятных предках и эволюции гаметофита андреевых (*Andreaeaceae*, *Musci*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – 90. – 1. – С. 50-59.

Филин В.Р. О положении *Andreaeaceae* Lindb. в системе мхов и родственных отношениях этого семейства // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1984б. – 89. – 6. – С. 111-119.

Филина Н.И., Филин В.Р. Развитие и строение спородермы *Andreaea rupestris* Hedw. (*Andreaeaceae*, *Musci*)// Там же. – 1984. – 89. – 3. – С. 86-100.

Филина Н.И., Филин В.Р. Развитие и строение спородермы у *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (*Sphagnaceae*, *Musci*) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. – 1985. – 1. – С. 51-60.

Филина Н.И., Филин В.Р. Спорогенез и строение спородермы *Tetraphis pellucida* Hedw. (*Tetraphidaceae*, *Musci*) // Биол. науки. – 1989. – 5. – С. 64-71.

Хаин В.Е. Направленность, цикличность и неравномерность развития земной коры.// Структура и развитие земной коры. – М.: Недра, 1964. – С. 13-28.

Хасанов М.Ш. Роль целостного подхода в познании органической эволюции // Методологич. пробл. эволюц. теории. – Тарту, 1984. – С. 152-154.

Хахина Л.Н. Развитие Б.М. Козо-Полянским проблемы факторов макроэволюции// Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука, 1988. – С. 178-183.

Хохряков А.П. Адаптациогенез как основное содержание эволюционного процесса и его возможные движущие силы // Эволюц. исслед. Макроэволюция: Сб. науч. тр. – Владивосток, 1984. – С. 24-32.

Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. – Новосибир.: Наука, 1975. – 202 с.

Хохряков А.П. Уровни полимеризации в эволюции растений // Изв. АН СССР. – Сер. биол. – 1982. – 5. – С. 722-737.

Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. – М.: Наука, 1986. – 168 с.

Чуксанова Н.А. Эволюция кариотипов растений // Успехи современной генетики. – М.: Наука, 1974. – 5. – С. 200-209.

Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценологические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 5-42.

Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Ж. общ. биол. – 1981. – 42. – 1. – С. 38-54.

Шляков Р.Н. К вопросу о происхождении и эволюции печеночных мхов // Флора. Систематика и филогения растений. – Киев: Наук.думка, 1975а. – С. 133-145.

Шляков Р.Н. О происхождении маршанциевых печеночников (Hepaticae, Marchantiidae) // Филогения высших растений. – М.: Наука, 1982. – С. 162-163.

- Шляков Р.Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. – Л.: Наука, 1975б. – 148 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 395 с.
- Шмидт В.М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот.ж. – 1974. – 59. – 7. – С. 929-940.
- Шрам Ф.Р. О релятивистско-квантово-механическом подходе к эволюции // Ж. общ. биол. – 1980. – 41. – 4. – 4. – С. 557-573.
- Шубников А.В., Копчик В.А. Симметрия в науке и искусстве. – М.: Наука, 1972. – 339 с.
- Щеголев А.К. Особенности позднепалеозойского растительного покрова в пределах экваториально-субтропических поясов как одного из основных компонентов биосферы // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сес. ВПО. – Л., 1979. – С. 53-54.
- Юсуфов А.Г. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Закономерн. прогрес. эволюции. – Л., 1972. – С. 393-399.
- Юсуфов А.Г. К вопросу о значении регенерации и вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Ж. общ. биол. – 1971. – 32. – 5. – С. 584-592.
- Яблоков А.В. Особенности современного этапа развития эволюционной теории // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т.7. Проблемы теории эволюции. – М.: ВИНТИ, 1975. – С. 5-28.
- Яблоков А.В. Существует ли специальный механизм макроэволюции? // Микро- и макроэволюция. – Тарту, 1980. – С. 62-64.
- Яблоков А.В., Познанин Л.П. Особенности современного этапа развития эволюционной теории // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. Т.7. Проблемы теории эволюции. – М.: ВИНТИ, АН СССР, 1975. – С. 5-28.

- (Игнатов М.С.) Ignatov M.S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa*. – 1993. – 2. – P. 13-47.
- (Красилов В.А.) Krassilov V.A. Orestovia and the origin of vascular plants // *Lethaia*. – 1981. – 14. – 3. – P. 235-250.
- (Мейер К.) Meyer K. – 1911. – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- (Мейер К.И.) Meyer K.I. – 1931 – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- (Нейбург М.Ф.) Neuburg M.F. Permian true mosses of Angaraland // *J. Paleontol. Soc. Ind.* – 1958. – Vol. 3. – P. 22-29.
- (Рыковский Г.Ф.) Rykovsky G.F. The origin of bryophytes as a group of plants // Abstracts 7-th Meeting of the Central and European Bryological Working Group (CEBWG). – Apatity, 1990. – P. 57-58.
- (Тахтаджян А.Л.) Takhtajan A.L. – 1953. – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Ahonen J. – 2005 – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Albrech P. – 1891 – прив. по: Татаринцов Л.П. – 1987 а.
- Albrech P. Ontogenesis and morphological diversification // *Amer. Zool.* – 1980 – V. 20. – P. 653-667 – цит. по:
- Albrech P., Gould G.F., Oster S.J., Wake D.B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiol.* – 1979. – v. 5. – P. 296-317.
- Allard R.W. – 1975 – прив. по: Рипецкий Р.Т. – 1992.
- Amadon D. Specialization and evolution // *Amer. Nat.* – 1943. – 77. – P. 33-141.
- Anderson L.E. Chromosome studies of bryophytes: an assessment // *H. Hattori Bot.Lab.* – 1984. – 55. – P. 187-197.
- Anderson L.E. Cytology and reproductive biology of mosses // *The mosses of North America*. – AAAS, San Francisco: Pacific Div., 1980. – P. 37-76.
- Anderson L.E., Crum H.A & Buck W.R. List of the mosses of North America north of Mexico // *Bryologist*. – 1990. – 93. – 1990. – 93. – 4. – P. 448-499.
- Ando Y. – 1978 – прив. по: Smith A.J.E. – 1986.

- Andrews H.N. Notes on Belgian specimens of Sporogonites // *Paleobotanist.* – 1960. – 7. – 2 – P. 85-89.
- Apostolacos P., Galatis B. – 1985. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al., 2007//
- Aro E.M., Niemi H., Valanne N. Structural and functional studies on bryophyte photosynthesis // 5th Int. Congr. Photosynth. – Halkidiki, 1980. Abstr. S.I., s.a. – P. 23.
- Asakawa Y. Chemical relationships between algae, bryophytes and pteridophytes // *J.Bryol.* – 1986. – 14. – 1. – P. 59-70.
- Augros R., Stanciu G. Systematic differentiation. A new evolutionary synthesis // *Biol. Forum.* – 1987. – 80. – 4. – P. 531-556.
- Axel-Gunther H. Unsere Waldbaume-ein Beispiel des bergenzten Gigantismus in der Evolution // *Allg. Forstz.* – 1984. – 39. – 33-34. – P. 852-854.
- Banerjee R.D., Sen S.P. Antibiotic activity of bryophytes // *Bryologist.* – 1979. – 82. – 2. – P. 141-153.
- Banks H.P. – 1975 – прив. по: Красилов В.А. – 1982.
- Barbault R. Peut-on encore parler de selection-r et de selection-k? // *Actes Colloq. biol. populat.* – Lyon, 1987. – S. 11-17.
- Barlett E.M. A comparative study of the development of the sporophyte in the Anthocerotaceae, with special reference to the genus *Anthoceras* // *Ann. Bot.* – 1928. – 42. – P. 409-430.
- Bartolomew-Began S.E. The sporeling ontogeny of *Haplomitrium mnioides* // *Amer. J. Bot.* – 1989. – 76. – 6. – Suppl. – P. 3-4.
- Bartolomew-Began, S.E. – 1990, 1991.- прив. по: Renzaglia K.S. 2007.
- Beaty C.B. – 1978 – прив. по: Miller H.A. – 1979.
- Beer G.R. de. Embryology and evolution. – Oxford: Clarendon, 1930. – 116 p.
- Beer G.R. de. Embryos and ancestors. – Oxford, 1940. – 108 p.
- Belke G. Notice sur l'histoire naturelle du district de Radomysl (Gouvern. de Kief) // *Bull. de la Soc. imp. des Natur. de Moscow.* – 1866. – 39. – 1. –

P. 214-251.

Berrie G.K. – 1963 – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.

Bierhost D.W. Morphology of vascular plants. – Macmillan Co., N.Y., 1971.

Bishler H. and Jovet-Ast S. The biological significance of morphological characters in Marchantiales (Hepaticae) // Bryologist. – 1981. – 84. – 2. – P. 208-215.

Blaikley N.M. The structure of the foot in certain mosses and in *Anthoceros laevis* // Frans. Roy. Soc. Edinberg. – 1933. – 57. – P. 699-709 – цит. по: Schuster, 1984с.

Bock W.J. Preadaptation and multiple evolutionary pathways // Evolution. – 1959. – 13. – 2. – P. 194-211.

Boisselier-Dubaule M.C. et al.- 2002. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al, 2007.

Bold H.C. & Wynne M.J. Introduction to the algae, structure and reproduction. – Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. – 1978, – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.

Bold H.C. Some aspects of classification of the plant kingdom // ASB Bull. – 1956. – 3. – P. 35-38, 51.

Bold H.C., Alexopoulos C.J. & Delevoryas T. Morphology of plants and Fungi. – 4th td. – Harper & Row, N.Y., 1980.

Bopp M. Aspecte der Physiologie und der Phylogenie der hormonalen Regulation der Knospenbildung in Laubmoosen // Bryophyt. Biblioth. – 1978. – 13. – S. 777-783.

Boudier, P. 1988. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.

Bower F.O. – 1890 – прив. по: Steere W.C. – 1969.

Bower F.O. Primitive land plants also known as the Archegoniatae. – 1935 – цит. по: Зеров Д.К. – 1927.

Bower F.O. The Origin of a land Flora. – MacMillan & Co., London, 1908. – 727 p.

- Brechmb B.G., Comb P.C. Phlavonoids in the Marchantiales // Amer. J. Bot., 1967. – 54. – P 660.
- Brotherus V.F. Andreaeaceae // A.Engler (ed.), Die Naturlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. – 1924. – Bd. 10. – P. 129-131.
- Brotherus V.F. Musci (Laubmoose) // Там же. 2 Aufl. – V.10. – P. 129-478; V. 11. – P. 1-542. – Leipzig: W. Engelmann, 1924-1925.
- Brown R.C. & Lemmon B.E. Spore wall development in Andreaea (Musci: Andreaeopsida) // Am. J. Bot. – 1984. – 71. – 3. – P. 412-420.
- Brown R.C., lemmon B.E. & Carother Z.B. Spore wall development in Sphagnum lescurii // Can. J. Bot. – 1982. – 60. – 11. – P. 2394-2409.
- Brown R.C., Lemmon B.E. Monoplastic cell division in the liverwort Monoclea: Abstr. Annu. Meet. Bot. Soc. Amer., San Antonio, Gexas, 4-8 Aug., 1991 // Amer. J. Bot. – 1991. – 78. 6. Suppl. – P. 4.
- Brown R.C., Lemmon B.E. Sporogenesis in bryophytes // Adv. Bryol. – Vol. 3 – Berlin; Stuttgart, 1988. – P. 153-223.
- Brown, R.C., B.E.Lemmon – 1989, 1990a, 1990b, 1993, 1997, 2001.- Renzaglia K.S.et al. – 2007.
- Buch H. Uber die Wasser – und Mineralstoffversorgung der Mosse. 2 // Soc. Sci. Fennica Sommentat. Biol. – 1947. – 9. – 20. – 61 s.
- Burr F.A. Phylogenetic transitions in the chloroplasts of the Anthocerotales 1. The number and ultrastructure of the mature plastids // Am. J. Bot. – 1970. – 57. – P. 97-110.
- Busche R. Als Laubmoosreste gedeutete Pflanzenfossilien aus den lebacher Schichten (Autunien) von St. Wendel, Saar // Argumenta paleobotanica. – 1968. – 2. – S. 1-14.
- Campbell D.H. – 1918. – прив. по: Crandall-Stoler B. – 1984.
- Campbell D.H. – 1924. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Campbell D.H. – 1925. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Campbell D.H. The evolution of the land plants. – Stanford. Calif.: Univ. Press, 1940. – 731 p.

- Campbell E. O. Problems in the origin and classification of bryophytes with particular reference to liverworts // *N. Z. J. Bot.* – 1971. – 9. – 4. – P. 678-688.
- Campbell E.O. Monoclea (Hepaticae), distribution and number of species // *Bryologist.* – 1987. – 90. – 4. – P. 371 – 373.
- Carafa A. et al. – 2005 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Carothers Z.B., Rushing A.E. Comparative morphology of the bryophyte blepharoplast // *Adv. Bryol.* – Vol. 3. – Berlin; Stuttgart, 1988. – P. 95-134.
- Carothers, Z.B., A.E.Rushing. Blepharoplast structure in *Treubia tasmanica* Schust. and Scott // *Amer. J. Bot.* – 1989. – 76. – 6. – Suppl. – P. 5
- Cavers, F. 1911. – прив. по: Crandall-Stotler. – 1984.
- Celakovsky, L. – 1874. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Chadefaud, M. Les Psilotinees et levolution des Archegoniates // *Bull. Soc. Bot. France.* – 1950. – 97. – S. 99-100.
- Chand Hand-ta. Чжуншань дасюэ сюэбао. Цзыжань кэсюэ-бань. *Acta sci natur. univ. Sunyatseni.* – 1986. – 3. – P. 3-11.
- Chapman, V.J. The algae. – London, 1962. – 472 p.
- Chapman, V.J. 1975. – прив. по: Дубина Д.В. – 1992.
- Chekanowski, J. 1913. – прив. по: Шмидт В.М. – 1974.
- Chitale, S. & N.R.Yawale 1980. – прив. по: Krassilov V.A. & Schuster R.M. – 1984.
- Christensen, G. Remark on the phylogeny of the Bryophyta // *Bot. Tidskr.* – 1957. – 53. – 3. – P. 317.
- Christensen, G. Some considerations on the phylogeny of the Bryophyta // *Bot. Gidskr.* – 1954. – 51. – P. 53-58.
- Church, A.H. *Thalassiophyta and subaerial transmigration.* – Oxford, 1919. – 95 p.
- Cooke, T.J. et al. 2003 – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Cope, E.D. – 1867. – прив. по: Воробьева Э.И., Назаров В.М. – 1988.
- Cope, E.D. – 1896. – прив. по: Воробьева Э.И. – 1980.

- Cope, E.D. The origin of the fittest: Essays on evolution. – L., N.Y., 1887. – 467 p.
- Corner E.J.H. The Durian-theory of the origin of the modern tree // Ann. Bot. N.S. – 1949. – 13. – 52. – P. 23-66.
- Corruccini R.S., Baba M. & al. – 1980. – прив. по: Воронцов Н.Н. – 1988.
- Cove D.J. – 1983 – прив. по: Рипецкий Р.Т. – 1992.
- Cox C.J., Goffinet B., Shaw A.J., Boler S.B. – Troitsky A.V. et al., 2007/
- Crandall-Stotler B. & Guerke W.R. Developmental anatomy of *Jubula Dum.* (Hepaticae) // Bryologist. – 1980. – 83. – P. 179-201.
- Crandall-Stotler B. Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contraindication of monophyly // J.Bryol. – 1986. – 14. – 1. – P. 1-23.
- Crandall-Stotler B. Morphogenetic designs and a theory of Bryophyte origin and divergence // BioScience. – 1980. – 30. – 9. – P. 580-585.
- Crandall-Stotler B. Morphology / anatomy of hepatics and anthocerotae // Adv. in Bryol. – 1981. – 1. – P. 1-74.
- Crandall-Stotler B. Musci, hepatics and anthocerotae – an essay on analogues // New manual of bryology / R.M. Schuster (ed.). – V.2. – Nichinan, Japan: Hatt. Bot. Lab., 1984. – P. 1093-1128.
- Crandall-Stotler B., Stotler R. – 2000. – Прив. по: Crandall-Stotler B., 2009.
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E. & Long D.G. Phylogeny and classification of the Marchantiophyta // Edinburgh journal of botany/ – 2009.- 66 (1). – P. 155-198.
- Crandall-Stotler, B.J. – 1976 – прив. по: Shaw J. & Renzaglia K. – 2004.
- Crandall-Stotler, B.J. et al. – 2005 – прив. по: Потемкин А.Д. 2007.
- Cronberg N. Patterns of variation in morphological characters and isoenzymes in populations of *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. and *S. rubellum* Wils. from two bogs in southern Sweden // J. Bryol. – 1989. –

15. – 4. – P. 683-696.

Cronquist A. – 1980. – Прив. по: Пименов М. Г., Борисова Л. Ф., 1987.

Cronquist A. The divisions and classis of plants // *Bot. Rev.* – 1960. – 26. – 4. – P. 426-482.

Cronquist A. The status of the general system of classification of flowering plants // *Ann. Missouri Bot. Garden.* – 1965. – 52. – 3.

Crosby M.R. The diversity and relationships of mosses // *The mosses of North America / R.J.Taylor & A.E. Leviton (eds.). – Pacific Division, A.A.A.S., San Franc., 1980. – P. 115-129.*

Crum H. – 1976. – прив. по: Newton M.E. – 1986.

Crum H. – 1982. – прив. по: Филин В.Р. – 1984А.

Crum H. & Anderson L.E. *Mosses of Eastern North America.* – N.Y.: Columbia University Press, 1981.

Crum, H. & R.D. Seppelt – 1999. – прив. по: Troitsky et al. – 2007.

Cummins H., Wyatt R. – прив. по: Рипецкий Р.Т. – 1992.

Darwin C. – 1872. – прив. по: Красилов В.А. – 1986.

Davis B.M. The origin of the archegonium // *Ann. Bot.* 1903. – 17. – P. 477-492.

Davis C. – 2004 – прив. по: Renzaglia et al. – 2007.

Davison P.G., Smith D.K. and McFarland K.D. The discovery of antheridia in *Takakia* // *ABS Bulletin.* – 1989. – 36. – P. 65.

Delpino 1888 – прив. по: Потемкин А.Д. 2007.

Devereux R., Loeblich A.R., Fox G.E. Higher plant origins and the phylogeny of green algae // *J. Mol. Evol.* – 1990.- 31. – 1. – P.18-24.

Dixon H.N. Classification of mosses // *Manual of Bryology / Fr. Verdoorn (ed.). – Hague, 1932. – P. 397-412.*

Dobzhansky G. *Evolution, genetic and man.* – N.Y., Wiley, 1955. – 347 p.

Doebbler, P. 1997 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.

Doyle J.A., Donoghue M.J. Fossils and seed plant phylogeny reanalyzed // *Brittonia.* – 1992. – 44. – 2. – P. 89-106.

- Duckett J. G. et al. – 1998. – Прив. по: Renzaglia K. S., 2007.
- Duckett J. G., Carothers Z. B. – 1979. – Прив. по: Duckett J. G., 1986.
- Duckett J.G. An ultrastructural study of antheridial plastids in *Anthoceros laevis* L. // *Cytobiologie*. – 1975. – 10. – P. 432-448.
- Duckett J.G. Ultrastructure in bryophyte systematics and evolution: an evaluation // *J. Bryol.* – 1986. – 14. – 1. P. 25-42.
- Duckett J.G., Carothers Z.B. & Miller C.C.J. – 1984. – прив. по: Duckett J.G. – 1986.
- Duckett J.G., Carothers Z.B. & Miller C.C.J. Comparative spermatology and bryophyte phylogeny // *J. Hattori Bot. Lab.* – 1982. – 53. – P. 107-125.
- Duckett, J. G & R. Lignore 2004 – прив. по: Renzaglia K.S. 2007.
- Duckett, J. G. et al. 2006a – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007
- Duff R.J. et al. – 2004. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al., 2007.
- Duff R.J. et. al. – 2007. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al., 2007.
- During H. Life strategies of bryophytes: a preliminary review // *Lindbergia*. – 1979. – 5. – P. 2-18.
- Eddy A. A revision of African Sphagnales // *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)*. – Bot. ser. – 1985.- 12. – 3. – P. 77-162.
- Eddy A. Taxonomy and evolution of *Sphagnum* // *Bryophyte Syst. Int. Symp.* – London e.a., 1979. – P. 109-121.
- Edwards D. A late Sulirian flora from the Lower Old Red Sandstone of south-west Dyfed // *Palaeontology*. – 1979. – 22. – P. 23-52.
- Edwards D., Fanning U. & Richardson J.B. Stomata and sterome in early land plants // *Nature*. – 1986. – 223. – 6087. – P. 438-440.
- Edwards D.S. *Aglaeophyton major*, a nonvascular land-plant from the Devonian Rhynie Shert // *Bot. J. Linnean Soc.* – 1986. – 93. – 2. – P. 173-204.
- Eggert D.A. The sporangium of *Horneophyton lignieri* (Rhyniophytina) // *Amer. J. Bot.* – 1974. – 61. – 4.
- Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria an alternative to phyletic

- gradualisma // *Models in paleobiology*. – San Francisco, 1972. – P. 82-115.
- Engel J.J. Hepaticopsida // *Classification of Living Organisms* / S. Parker (ed.) – Vol.1. – N.Y.: McGraw-Hill, 1982. – P. 271-304.
- Erdtman G. Pollen and Spore Morphology / *Plant Taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta (Text)* // *An introduction to Palynology*. 3. – Stockholm: Almqvist Wiksell, 1965.
- Evans A.W. – 1939. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Fabre M.C. Etude de l'archegone de *Sphagnum palustre*. 1. Le gamete femelle et la fecondativn // *Cn.J. Bot.* – 1987. – 65. – 11.- S.2233-2242.
- Favre-Duchartre M. – 1967. – прив. по: Петров Ю.Е. – 1986.
- Feldmann J. Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogenie // *Rev. cyt. et biol. ved.* – 1952. – 13. – 1-2. – P. 1-49.
- Ferling E. – 1957 – прив. по: Grahn O. – 1985.
- Fleischer M. Die Musci der Flora von Buitenzorg. – Leiden. 3. – 1906-1908.
- Fleischer M. Naturliches System der Laubmoose // *Hedwigia*. – 1920. – 61. – P. 390-400.
- Forrest L.L. et al. – 2006. – Прив. по: Crandall-Stotler B., 2009.
- Forrest, L.L. & B.J. Crandall-Stotler 2004. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. -2007.
- Frey W. Morphologic und Anatomie der Laubmoose // *Adv. Bryol.* / W. Schultze-Motel (ed.). – 1981. – 1. – P. 399-477.
- Fritsch F.E. – 1916. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Fritsch F.E. – 1921. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Fritsch F.E. – 1945. – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Fritsch M. Index to plant chromosome numbers – Bryophyta // *Reg. Veg.* – 1982. – 108. – P. 1-268.
- Fulford M. Contemporary thought in morphology: Hepaticae and Anthocerotae // *Phytomorphology*. – 1964. – 4. – 1. – P. 103-119.
- Fulford M. Evolutionary trends and convergence in the Hepaticae //

- Bryologist. – 1965. – 68. – 1. – P. 1-31.
- Futuyma D.J. Sturm und Drung and the evolutionary synthesis // Evolution (USA). – 1988. – 42. – 2. – P. 217-226.
- Galatis B., Apostolakos P. & Katsaros C. – 1978a. – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.
- Galatis B., Katsaros S. & Apostolakos P. – 1978b. – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.
- Gambardella R. Sporoderm ultrastructure in four species of the liverwort *Fossombronia* // G. Bot. Ital. – 1987. – 121. – 1-2. – P. 55-68.
- Gambardella R., Ligrone R. & Castaldo R. – 1981. – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.
- Gambardella, R. et al. 1994 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Gams H. Bryo-cenology (Moss-societes) // Manual of Bryology. – The Hague, 1932. – P. 323-366.
- Gams H. Remarques sur les affinites entre les Mousses primitives // Rev. et Lichenol. – 1959. – 28. – 3. – 4.-P. 326-329.
- Gams H. Remarques ulterieures sur la philogenie des Sphaignes // Rev. Bryol. et Lichenol. – 1962. – 31. – 1-2. – S. 1-4.
- Garbary, B.J. et al. 1993 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Garstang W. The morphology of the Tunicata and its. bearings on the phylogeny of Chordat., Quart. // J. of Microscopical Science. – 1928. – 72. – P.51-187.
- Garstang W. The theory of rekapitulation. The critical restatment // J. Linn. Soc Zool. – L., 1922. – 35. – P. 81-101.
- Gerhart J. – 1981. – прив. по: Татаринов Л.П. – 1987a.
- Gibbs S.P. – 1962. – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.
- Glime J.M. – 1963. – цит. по: Макасов В.И. – 1991.
- Goebel K. – 1898. – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.
- Goebel K. – 1902. – прив. по: Schuster R.M. – 1984b.
- Goebel K. – 1910. – прив. по: Schuster R.M. – 1984b.

- Goebel K. Organographie der Pflanzen. 2. Bryophyten-Pteridophyten. – 3 Aufl. – Jena, 1930. – S. 643-1378.
- Goffinet, B. and W.R.Buck 2004 – прив. по: Troitsky A.V. et al. 2007.
- Goldschmidt R. The material basis of evolution. – New Haven; London; Oxford, 1940. – 436 p.
- Goldsmith E. Evolution, neo-darwinism, and the paradigm of science // Ecologist. – 1990. – 20. – 2. – P. 67-73.
- Goodwin B.C. – 1979. – прив. по: Мирабдуллаев – 1985.
- Goodwin B.C. – 1982. – прив. по: Мирабдуллаев – 1985.
- Goremykin V. V., Hellwig F. H. – 2005. – Прив. по: Troitsky A.V. et al., 2007.
- Goremykin V.V., Hellwig F.H. – 2005. – Прив. по: Troitsky A.V. et al., 2007.
- Gould S.J. Is a new and general theory of evolution emerging? // Paleobiology. – 1980a. – 6. – 2. – P. 115-151.
- Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. – Cambridge (Mass): Harvard Univ. press., 1977. – 501 p.
- Gould S.J. The evolutionary biology of constraint // Daedalus. – 1980b. – 109. – P. 39-52.
- Gould S.J., Eldredge N. Punctuolequilibria // Paleonbiology. – 1979. – V.3. – P. 115-151.
- Graham L.E. – 1993. – Shaw J.K., Renzaglia K.S., 2004.
- Graham L.E. and McBride G.E. – 1974 – цит. по: Graham L.E. – 1985.
- Graham L.E. Coleochaete and origin of land plants // Там же. – 1984. – 71. – 4. P. 603-608.
- Graham L.E. The occurrence, evolution and phylogenetic significance of parenchyma in Coleochaete Brev. (Chlorophyta) // Am. J. Bot. – 1982. – 69. – P. 447-454.
- Graham L.E. The origin of the life cycle of land plants // Am. Sci. – 1985. – 73. – 2. – P. 178-186.

- Graham L.E. Ultrastructure of spermatogenesis in Coleochaete // J. Phycol. – 1980. – 16. – P. 15.
- Graham L.E., Wilcox L.W. – 2004. – Shaw J.K., Renzaglia K.S., 2004.
- Graham, L.E. et al. 2000. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Grahn O. Macrophyte biomass production in SW Sweden // Ecol. Bull. – 1985. – 37. – P. 203-212. (Stockholm).
- Grant V. – 1983. – прив. по: Тахтаджян А.Л. – 1983.
- Grant V. Chromosome number patterns in primitive angiosperms // Bot. gaz. – 1982. – 143. – P. 390-394.
- Gray J. – 1984. – прив. по: Edwards D., Fanning U. & Richardson J.B. – 1986.
- Gray J. & Boucot A.J. Early vascular land plants: proof and conjecture // Lethaia. – 1977. – 10. – P. 145-147.
- Greene S.W. Are we satisfied with the rate at which bryophyte taxonomy is developing? // J. Hattori Bot Lab. – 1976. – 41. – P. 1-6.
- Grime J.P., Rincon E.R., Wickerson B.E. Bryophytes and plant strategy theory: [Pap.] Int. Symp. Bryophyte Ecol., Edinburgh, 19-22 July, 1988 // Bot. J. Linn. Soc. – 1990. – 104. – 1-3. – P. 175-186.
- Grolle R. – 1969. – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Grolle R. Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryol. – 1983. – 12. – P. 403-459.
- Guerrant E.O. Heterochrony in plants. The intersection of evolution ecology and ontogeny // Heterochrony Evor.: Multidis – cip. Approach. – N.Y., 1988. – P. 111-133.
- Haeckel E. – 1916. – прив. по: Татаринов Л.П. – 1976.
- Hagemann W. Moose und Farne: ein Vergleich Aufsätze und Reden // Senckenburg. Naturforsch. ges. – 1978. – 29. – S. 91-118.
- Haig, D. Homologous versus antithetic alternation of generations and the origin of sporophytes // Bot. Rev. 2008. – 74. – P. 395-418.

- Halle T.G. – 1916. – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Hardy A.C. – 1954. – прив. по: Жердев Р.В. – 1972.
- Harris T.M. *Naiadita*, a fossil bryophyte with reproductive organs // *Ann. Bryol.* – 1939. – 12. – P. 57-70.
- Haskell G. Some evolutionary problems concerning the Bryophyta // *Bryologist.* – 1949. – 52. – P. 49-57.
- Hassel de Menendez G.G. – 1980. – цит. по: Schuster R.M. – 1984b.
- Hattori S., Iwatsuki Z., Mizutani M. and Yamada K. The genus *Takakia* in East Nepal // *J. Jap. Bot.* – 1973. – 48. – 1. – P. 1-9.
- Hattori S., Iwatsuki Z., Mizutani M. and Inoue S. Speciation of *Takakia* // *J. Hattori Bot. Lab.* – 1974. – 38. – P. 115-121.
- Hebant C. Conducting tissues in bryophyte systematics // *Bryoph. Syst. Int. Symp.* – London e.a., 1979. – P. 365-383.
- Hebant, Ch. The conducting tissues of bryophytes // *Bryophyt. Biblioth.* – 1977. – 10. – P. 1-157.
- Hedderson T. A., Chapman R. L. – 1996. – Прив. по: Troitsky A.V. et al., 2007.
- Hedderson T.A., Chapman R.L. – 1996. – Прив. по: Troitsky A.V. et al., 2007.
- Heinrich, J.E.. 2005. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Heinrichs J. et al. – 2007. – Прив. по: Crandall-Stotler B., 2009.
- Heintze A. – 1927. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Hemsley A.R. The ultrastructure of the spore wall of the triassic bryophyte *Naiadita lanceolata* // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* – 1989b. – 61. – 1-2. – P. 89-99.
- Hemsley A.R. The ultrastructure of the spores of the devonian plant *Parka decipiens* // *Ann. Bot. (USA).* – 1989a. – 64. – 3. – P. 359-367.
- He-Nugren, X. et al. 2000. – прив. по: Потемкин А.Д. 2007.
- He-Nygren X. et al. – 2006 – Прив. по: Crandall-Stotler D., 2009.
- Hofmeister W. – 1851. прив. по: Зеров Д.К. – 1972.

- Holferty G.M. – 1904. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Holloway J.E. – 1938. – прив. по: Козо-Полянский Б.М. – 1974.
- Holloway J.E. Further studies on the prothallus, embryo and young sporophyte of *Tmesipteris* // *Trans. Proc. New. Zeal Inst.* – 1921. – 23. – P. 386-422.
- Holloway J.E. The gametophyte, embryo and young rhizome of *Psilotum triguetrum* Swartz // *Ann. Bot.* – 1939. – N.S. – 3. – 10. – P. 314-336.
- Hori H., Satow U., Yoshinaga K. Possible emergence of Bryophyta from Pteridophyta by degeneration as deduced from 5-S pPHK and five chloroplast genes: 63rd Annu Meet genet. Soc. Jap. Fukouka // *Jap. J. genet.* – 1991. – 66. – 6. – P. 753.
- Hueber F.M. Hepaticites devonicus, a new fossil liverwort from the Devonian of New York // *Ann. Missouri bot. gard.* – 1961. – 48. – P. 125-132.
- Humphrey H.B. – 1906. – прив. по: Schuster R.M. – 1984b.
- Huneck S. & Schreiber K. Wachstumsregulatorische eigenschaffen von Flechten – und Moosinhaltsstoffen // *Phytochemistry.* – 1972. – 11. – P. 2429-2434.
- Huxley J. *Evolution. The modern synthesis.* – London, Allen, 1942. – 645 p.
- Huatt A. 1866. – прив. по: Воробьева Э.И., Назаров В.М. – 1988.
- Ignatov M.S. and Tan B.C. *Orthodontopsis*, a new genus of Bryaceae (Musci) from southern Siberia, USSR // *J. Hattori Bot. Lab.* – 1992. – 71. – P. 165-173.
- Inoue S. Kariological studies on *Takakia ceratophylla* and *T. lepidozoioides* // *Hattori Bot. Lab.* – 1973. – 37. – P. 275-286.
- Inoue, H. 1961. – прив. по: Потемкин А.Д. 2007.
- Ireland R.R., Brassard G.R., Schofield W.B. & Vitt D.H. Checklist of mosses of Canada. 2 // *Lindbergia.* – 1987. – 13. – 1-2. – P. 1-62.
- Jablonska E., Lamb M.J. The inheritance of acquired epigenetic variations

- // J. Theor. Biol. – 1989. – 139. – 1. – P. 69-83.
- Jarzen D.M. – 1979. – прив. по: Krassilov V.A. and Schuster R.M. – 1984.
- Jedrzejko K. Proba wyroznienia brio-apofilow we florze gornoslaskiego Okregu Przemyslowego // Arch. ochr. srodow. – 1987. – 3-4. – S. 185-200.
- Jeffrey C. The origin and differentiation of the archegoniate land-plants // Bot. Not. – 1962. – 115. – 1-4. – P. 446-454.
- Jennings E.O. – 1928. – прив. по: Шляков Р.Н. – 19756.
- Jovet-Ast S. Bryophyta // Traite de Paleobotanique / E. Boureau (ed.) – Vol.2. – Masson, Paris, 1967. – S. 17-186.
- Jundzill J. Opisanie roslin w Litwie, na Wolyniu, Podolu i Ukrainie dziko rosnacych iako i oswoionych. – Wilno, 1830. – 583 s.
- Kashyap S.R. – 1919. – прив. по: Mehra P.N. and Handaoo O.N. – 1953.
- Kato, M. & H.Akiyama 2005 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Kelch D. G., Driskell A., Mishler B. D. – 2004. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al., 2007.
- Kelch, D.G. et al. 2004. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Kenrik, P., P.R.Crame 1997. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Kienitz-Gerloff F. Untersuchungen uber die Entwisklungsgeschichte der Laubmooskapsel und die Embryoentwicklung einiger Polypodiaceen // Bot. Ztg. – 1878. – S. 33-63 – прив. по: Матасов В.И. – 1991.
- Kobiyama, Y. et al. 2003. – прив. по: Renzaglia K.S. et al.- 2007.
- Конорка, A.S. et al. 1997 – прив. по: Игнатов М.С., Щербаков Д.Е. 2009.
- Koronen T. Generic revision of Mniaceae Mitt. (bryophyta) // Ann. Bot. Fennici. – 1968. – 5. – P. 117-151.
- Kottke, J. & M.Nebel 2005. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Krassilov V.A. & Schuster R.M. Paleozoic and Mesozoic fossils // New manual of bryology / R.M.Schuster (ed.) – Vol.2. – Nichinan: Hatt. Bot. Lab., 1984. – P. 1172-1193.
- Kulczynski S. Torfowiska Polesia. – T.2. – Krakow, 1940.

- Kursanov L. – 1910. – Прив. по: Шляков Р.Н., 1975б.
- Kuwahara Y. The family Metzgeriaceae in the North and South East Asia, Pacific Oceania, Australia and New Zealand // *Rev. bryol. lichenol.* – n.s. – 1966. – 34. – 1-2. – P. 191-239.
- Lacey W.S. Fossil bryophytes // *Biol. Rev.* – 1969. – Vol. 44. – P. 189-205.
- Lampa E. – 1903 – прив. по: Schuster R.M. – 1984 с.
- Lang W.H. – 1907 – прив. по: Schuster R.M. – 1984 с.
- Leibenguth F. – прив. по: Рипецкий Р.Т. – 1992.
- Leitgeb H. – 1879 – прив. по: Schuster R.M. – 1984 с.
- Leitgeb, H. 1874-1881. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Lewin R. A loopsided look at evolution // *Science.* – 1988. – 241. – 4863. – P. 291-293.
- Lewis L. A. – 1980. – Прив. по: Crandall-Stotler B., 1984.
- Light J.J. – 1975 – прив. по: Grahn O. – 1985.
- Lignier O. – 1914 – прив. по: Зеров Д. К., 1972.
- Lignore, R. et al. 2002. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Lignore, R. et al. 2000. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Ligrone R., Gambardella R. The sporophyte-gametophyte junction in bryophytes // *Adv. Bryol.* – Vol.3. – Berlin, 1988. – P. 225-274.
- Lim B., Kubota M., Katon K., Hori H., Osawa S. Phylogeny of land plants deduced from 5S rRNA sequenceds // *Proc. Japan Acad.* – 1984. – 60. – 6. – P. 178-182.
- Loeuvrup S. Epigenetics. – London etc.: Wiley, 1974. – 547 p.
- Lomnicki A. Przygody ekologow i ewolucjonistow w krainie superorganizmow // *Wiad. ekologiczne.* – 1978. – t. 24. – P. 249-259.
- Longton R.E. The biosystematic approach to bryology // *J. Hattori Bot. Lab.* – 1982. – 53. – P. 1-19.
- Lotsy J.P. – 1909. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Love A., Love D. & Sermolli R.E.G.R. – 1977 – прив. по: Newton M.E. – 1986.

- Lovis J.D. – 1977 – прив. по: Newton M.E. – 1986.
- Lundblad B. Contributions to the geological history of the Hepaticae. Fossil Marchantiales from the rhaeticliassic coal-mines of Skromberga (prov. of Scania) // Svensk. bot. tidskr. – 1954. – 48. – 2. – P. 381-417.
- Lyon A.G. – 1964 – прив. по: Scheirer D.C. – 1980.
- Magombo, Z.L.K. 2003. – прив. по: Troitsky A.V. et al. – 2007.
- Malmgren B. – 1984 – прив. по: Татаринов Л.П. – 1987а.
- Malmgren B.A., Berggren V.A., Lohmann G.P. – 1984 – прив. по: Татаринов Л.П. – 1987а.
- Margolin, P.R. 2002. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Markham K.R. & Porter L.J. – 1978 – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1984.
- Mattox K.R. & Stewart K.D. – 1984 – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1986.
- Matuszewski A. Przyczynek do flora roslin skrytokwetkowich lasow Szeptowieckich // Spzawozd. Tow. Naukow. Warszawskiego. – 1913. W. 3, R. 6. – Z. 3-4. – S. 311-330.
- Mayr E. – 1975 – прив. по: Иорданский Н.Н. – 1986.
- Mayr E. – 1983 – прив. по: Паавер К. Л. – 1984.
- Mayr E. Principles of systematic zoology. – N.Y., 1969.
- Mayr E. The study of evolution, historically viewed // Spec. Publ. Acad. Nat. Sci. Phil. – 1977. – 12. – P. 39-58.
- McFarlana K.D., Smith D.K., Davison P.G. Observation on antheridial and apical organization in Takakia ceratophylla: Joint Meet. Can. Bot. Assoc. // Am. J. Bot. (Suppl.). – 1989. – 76. – 6. – P. 11.
- McQueen Cyrus B.A. A biosystematic study of Sphagnum capillifolium sensu lato // Bryologist. – 1989. – 92. – 1. – P. 1-24.
- Meachem C.A. The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history // Taxon. – 1984. – 33. – 1. – P. 26-38.
- Meeuse A.D.J. The early evolution of the Archegoniate; a re-appraisal //

- Acta bot. Neerl. – 1966. – Vol. 15. – P. 162-177.
- Mehnert E. Biomechanik erschlossen aus dem Principien der Organogenese. – Jena, 1898. – 177 s.
- Mehra P.N. Evolutionary trends in Hepaticae with particular reference to the Marchantiales // Там же – 1969. – 19. – P. 203-218.
- Mehra P.N. Phyletic evolution in the Hepaticae // Phytomorphology. – 1967. – 17. – 1. – P. 47-58.
- Mehra P.N., Handoo O.N. Morphology of *Antroceros elec-tus* and *A. himalayensis* and the phylogeny of the *Antrocero-tales* // Bot. Gaz. – 1953. – 114. – 4. – P. 371-382.
- Мейер К. – 1912 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Мейер К. – 1911. – Прив. по: Шляков Р.Н., 1975б.
- Мейер К.И. – 1930 – Прив. по: Шляков Р.Н., 1975б.
- Мейер К.И. – 1931. – Прив. по: Шляков Р.Н., 1975б.
- Miller H.A. Bryophyte evolution and geography // Biol. J. Linn. soc. – 1982. – 18. – 2. – P. 145-196.
- Miller H.A. The phylogeny and distribution of the musci // Bryophyte syst. Int. Symp. – London e.a., 1979. – P.11-42.
- Miller N.G. Fossil mosses of North America // The Mosses of North America / R.J. Taylor & A.E. Veviton (eds.). – San Franc., Panific Div. AAAS. – 1980.- P. 9-36.
- Miller N.G. Tertiary and quaternary fossils // New manual of bryology / R.M. Schuster (ed.). – Vol. 2. – Nichinan: Hattori Bot. Lab., 1984. – P. 1194-1230.
- Mischler B.D. & Churchill S.P. A cladistic approach to the phylogeny of the 'bryophytes' // Brytonia. – 1984. – 36. – P. 406-424.
- Mischler B.D. A Hennigian approach to bryophyte phylogeny // J. Bryol. – 1985. – 14. – 1. – P. 71-81.
- Mischler B.D., Thrall P., Hoppe J.S., Luna E. de. The emporor's new clothes? A molecular approach to the phylogeny of bryophytes using

- chloroplast DNA: Abstr. Annu. Meet Bot. Soc. Amer. – Richmond, Va, 5-9 Aug., 1990. // Amer. J. Bot. 1990. – 77. – 6, Suppl. – P. 146.
- Mischler B.D., Thrall P.H., Hoppe J.S., De Luna E., Vilgalys R. A molecular approach to the phylogeny of bryophytes: cladistics analysis of chloroplast-encoden 16-S and 23-S ribosomal RNA genes // Bryologist. – 1992. – P. 172-180.
- Mizutani M. Koke no Soseiki (Genesis of Mosses) // Shida to Koke (Fern and Mosses). – 1972. – 7. – ½. – P.1-9.
- Mizutani M. Koke no Soseiki (Genesis of Mosses) // Там же – 1974. – 8. – 1. – P. 6.
- Moenkemeyer W. Die Laubmoose Europas // Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. VI. Egranzungsband / L. Rabenhorst (ed.) – Leipzig, 1927.
- Mogensen G.S. The biological significance of morphological characters in Bryophytes: The spore // Briologist. – 1981. 84. – 2. – P. 187-207.
- Moore R.J. – 1970 – прив. по: Newton M.E. – 1986.
- Moore R.J. – 1974 – прив. по: Newton M.E. – 1986.
- Muller K. Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs u.d. Schweiz // Kryptogamen-Flora / L. Rabenhorst (ed.). – Leipzig, 1905-1916. – 6 (1). – P. 1-870; 6 (2) – P. 1-947.
- Muller K. Die Lebermoose Europas // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. – 3 rd ed. – 1951-1958. – 6. – P. 1-1356.
- Muraoka S. – 1967 – прив. по: Nishida I. – 1978.
- Murray B. Andreaeopsida / Sinopsis and classification of living organisms. – N.I.: McGraw-Hill, 1982. – P. 305-307.
- Murray B. Systematics of the Andreaeopsida (Bryophyta): Two orders with links to Takakia // Beih. Nova Hedwigia. – 1988. – 90. – P. 289-336.
- Nehira K. – 1983. – Прив. по: Crandall-Stotler B., 2009.
- Nehira K. Phylogenetic significans of the sporeling pattern in Jungermanniales // J. Hattori Bot. Lab. – 1974. – 38. – P. 151-160.

- Nehira K. Protonema development in mosses // J. Hattori Bot. Lab. – 1976. – 41. – P. 157-165.
- Nehira K. Some ecological correlations of spore germination patterns in liverworts // Bryologist. – 1987. – 90. – 4. – P. 405-408.
- Neidhard H.V. Comparative studies of sporogenesis in bryophytes // Bryoph. Syst. Int. Symp. – London e.e., 1979. – P. 251-280.
- Nemejc F. & Kracek Z. – 1976 – прив. по: Krassilov B.A. & Schuster R.M. – 1984.
- Newell N.D. – 1963 – прив. по: Красилов В.А. – 1977.
- Newton M.E. Bryophyte phylogeny in terms of chromosome cytology // J. Bryol. – 1985. – 14. – 1. – P. 43-57.
- Newton, A.E.. et al. 2000 – прив. по: Troitsky A.V. et al. – 2007..
- Nickrent D.L. Parkinson C.L., Palmer J.D., Duff R.J. – 2000 – Прив. по: Troitsky A.V. et al., 2007.
- Nickrent D.L., Parkinsos Ch.L., Palmer J.D. and Duff R.J. Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and the earliest Land plants // Mol. Boil. Evol. – 2000. – 17 (12). – P. 1885-1895.
- Niklas K.J. – 1976 – прив. по: Graham L.E. – 1984.
- Niklas K.J. & Philips T.L. Morphology of Protosalvinia from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky // Am. J. Bot. – 63. – 1. – P. 9-29.
- Niklas K.J. & Pratt L.M. – 1980 – прив. по: Красилов В.А. – 1982.
- Nishida Y. – 1971. – прив. по: Nishida Y. – 1978.
- Nishida Y. Studies on the sporeling types in mosses // J. Hattori Bot. Lab. – 1978. – 44. – P. 371-454.
- Nishida Y. Study on the germination of the spore in some mosses. V // Rep. Atteched Middle School. – Schimane Univ., 1964. – 8. – P. 1-7.
- Nishiyama, T. et al. 2004. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Noennigsmoen G. – 1964. – прив. по: Красилов В.А. – 1977.
- Noguchi A. & Mizuno T. – 1959 – прив. по: Nishida Y. – 1978.
- Nozaki N.K. et al. – 2002. – Прив. по: Renzaglia K.S., 2007.

- Ochyra R. Czerwona lista mchow zagrozonych w Polsce. // Lista roslin wymierajacych i zagrozonych w polsce. / K. Zarzyckiego i W. Woelody. – PWN. – Warszawa, 1986. – S. 119-128.
- Ochyra R., Szmajda P. An annotated list of Polish mosses // *Fragm. flor. et ecobot.* – 1978. – 24. – P. 93-145.
- Osborn H.F. – 1902 – прив. по: Татаринов Л.П. – 1976.
- Osterdorp, C. 1987. – прив.по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Pant D.D. – 1977 – прив. по: Красилов В.А. – 1983.
- Papp C. Bryofitele din Republica Socialista Romania (Determinator). – *JASJ*, 1970. – 319 p.
- Parihar N.E. An introduction to Embryophyta. 1. Bryophyta. – Allahabad, 1961. – 308 p.
- Phillips E.A. The associations of bark-inhabiting bryophytes in Michigan // *Ecol. Monogr.* – 1951. – Vol. 21. – P. 301-316.
- Pickett-Heaps J.D. – 1975 – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1986.
- Pickett-Heaps J.D. – 1976 – прив. по: Newton M.E. – 1986.
- Pickett-Heaps J.D. – 1979 – прив. по: Newton M.E. – 1986.
- Pierce G.J. – 1906 – прив. по: Schuster R.M. – 1984.
- Pihakaski K. An electron microscope study on the oil bodies of two hepatic species // *Protoplasma.* – 1966. – 62. – P. 393-399.
- Piippo S. Epiphitic bryophytes as climatic indicators in Eastern Fennoscandia // *Acta bot. Fenn.* – 1982. – 119. – P. 1-39.
- Pilous Z., Duda J. Klic k ursovani mechorostu SK. – Praha: naklad. Ceskoslov. Acad. Ved, 1960. – 568 s.
- Plumstead E. Recent palaeobotanical advances and problems in Africa // *Symp. on Flor. and Stratigr. of Gondwanaland.* – Lucknow: BSJP, 1966. – P. 1-12.
- Pocs T. An epiphyllous liverwort community from the Caucasus Mountains // *Bryol. Beits.* – 1982. – 1. – 1-12. – P. 13-22.
- Pocs T. Tropical forest bryophytes // *Bryophyte Ecology* / A.J.E. Smith.

(ed.). – 1982. – P. 59-104.

Ponert J., Pzihoda P. – 1979 – прив. по: Понерт Й. – 1980.

Pratt L.M., Phillips T.L. and Dennison J.M. Evidence of nonvascular plants from the early Silurian (Liandroverian) of Virginia. USA // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1978. – 25. – P. 121-149.

Pringsheim N. – 1876 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.

Pringsheim N. – 1878 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.

Proctor M.C.F. Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes // *Bryoph. Syst. Int. Symp.* – Londone.a.a., 1979. – P. 479-509.

Proctor M.C.F. Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes // *Bryoph. Syst. Int. Symp.* – London e.a., 1979a – P. 479-509.

Proctor M.C.F. Surface wax on the leaves of some mosses // *J. Bryol.* – 1979b. – 10. – 4. – P. 535-538.

Proskauer J. – 1957 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.

Proskauer J. On Takakia, especially its mucilage hairs // *J. Hattori Bot. Lab.*

Proskauer J. Studies on Antroceroales. VI // *Phytomorphology* – 1960. – 10. – 1. – P. 1-19.

Ramsay H.P. A moss with four chromosomes // *Lindbergia*. – 1983a. – 9. – P. 89-92.

Ramsay H.P. Cytology of mosses // *New Manual of Bryology*. – Vol. 1. – Nichinan: Hattori Bot. Lab. – 1983b. – P. 149-221.

Raven J.A. – 1984 – прив. по: Crandall-Stotler B. – 1986.

Raven P.H. – 1975 – прив. по: Newton M.E. – 1986.

Read, D.J. et al. 2000. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.

Redhead, S.A. & K.W.Spicer 1981 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.

Renault B. et Zeiller R. – 1888. – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.

Rensch B. – 1954 – прив. по: Рябов А.А. – 1980.

Rensch B. – 1977 – прив. по: Рябов А.А. – 1980.

- Rensch B. The laws of evolution // Evolution after Darwin / S. Tax (ed.). – Vol. 1. – Chicago, 1960. – P. 95-116.
- Renzaglia K.S., Smith D.K., MacFarland K.D., Davison P.G. Ultrastructure of the gametophyte/sporophyte junction in *Takakia ceratophylla*: Abstr. Annu. Meet. Bot. Soc. Amer., San Antonio, Texas // Amer. J. Bot. – 1991. – 78. – 6. Suppl. – P. 8-9.
- Renzaglia K. S., Vaughn K. C. – 2000. – Прив. по: Renzaglia K. S., 2007.
- Renzaglia K.S. – 1982 – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007
- Renzaglia K.S. & Duckett J.G. – 1987. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007
- Renzaglia K.S. A comparative morphology and developmental anatomy of the Anthrocerotophyta // J. Hattori Bot. Lab. – 1978. – 44. – P. 31-90.
- Renzaglia K.S. et al. – 1994 – прив.по: Shaw J. and Renzaglia K.S. – 2004.
- Renzaglia K.S., Schuette S., Duff R.J. et al. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers // The bryologist. – 2007. – 110 (2). – P. 179-213.
- Renzaglia K.S., Villarreal J.S.A., Duff R.J. New insights into morphology, anatomy and systematic of hornworts // Bryophyte Biology. Eds. Goffinet B., A.J. Shaw. Second ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. P. 139-172.
- Renzaglia, K.S. & B.J. Garbary. 2001. – прив. по: Renzaglia K.S. et al.- 2007
- Renzaglia, K.S. et al. 1997. – прив. по: Shaw J. and Renzaglia K. – 2004.
- Renzaglia, K.S. et al. 2000. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007
- Richardson D.H.S. – 1981 – прив. по: Smith A.J.E. – 1986.
- Ridley M. Why no to use species in comparative tests? // J. Theor. Biol. – 1989. – 136. – 3. – P. 361-364.
- Ridway J.E. – 1967 – прив. по: Schuster R.M. – 1984с.
- Rink W. – 1935 – прив. по: Schuster R.M. – 1984с.

- Robinson H. A revised classification of the orders and families of mosses // *Phytologia*. – 1971. – 21. – P. 289-293.
- Romer A. – 1946 – прив. по: Жердев Р.В. – 1972.
- Romer A. – 1949 – прив. по Красилов В.А. – 1977.
- Roth D. Embryo und embryotheca bei den Laubmoosen. Eine histogenetische und morphologische Untersuchung // *Biblioth. Bot.* – 1969. – 129. – P. 1-49.
- Rothmaler W. – 1955 – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Rothmaler W. Die Abteilungen und Klassen der Pflanzen // *Feddes Repert. Spec. nov. regni Veget.* – 1951. – 54. – 2/3. – S. 256-266.
- Russel G., Thomas D.N. The Baltic Sea: A cradle of plant evolution // *Plant Today*. – 1988. – 1-3. – P. 77-82.
- Russel, J. & S. Bulman 2005. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Sacarrao G.F. Saltos ou pequenos na evolucao das ontogenias? // *Bol. Soc. cienc. natur.* – 1986. 23. – S. 115-123.
- Sachs J. – 1868 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Samigullin T.Kh., Yactntyuk S.P., Degtyaryeva C.V. et al. Paraphyly of bryophytes and close relationship of hornworts and vascular plants inferred from analysis chloroplast rDNA ITS (cpITS) sequences // *Arctoa*, 2002. – 11. – P. 31-43.
- Samigullin T.Kh., Yatsentyuk S.P., Degtuareva G.V. et al. Paraphyly of bryophytes and close relationships of hornworts and wascular plants inferred from chloroplast rDNA spacers sequense analysis // *Arctoa*. 2002. Vol. 11. P. 31-44.
- Scharp A.J. Phylogeographical correlations between the bryophytes of Eastern Asia and North America // *J. Hattori Bot. Lab.* – 1972. – 35. – P. 263-268.
- Schaw J., Anderson L.E., Mischler B.D. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution: Joint Meet. Can. Bot. Assoc. // *Amer. J. Bot.* – 1989. – 76. – 6 (Suppl.). – P. 270.

- Scheirer D.C. Anatomical studies in the Polytrichaceae. I. The gametophore of *Dendroligotrichum dendroides* (Hedw.) Broth. // *Bryologist*. – 1972. – 75. – P. 305-314.
- Scheirer D.C. Anatomical studies in the Polytrichaceae. II. Histochemical observations on thickened lateral walls of hydroids of *Dendroligotrichum* // Там же. – 1975. – 78. – P. 113-123.
- Scheirer D.C. Differentiation of bryophyte conducting tissues: structure and histochemistry // *Bull. Torrey Bot. Club*. – 1980. – 107. – 3. – P. 298-307.
- Schenk H. – 1909 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Schimamura, M.R. et al. 2001, 2003, 2004. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. -2007.
- Schimper, W.P. 1858. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Schmid, A.M. 1998. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. 2007.
- Schofield W.B. – 1985 – прив. по: Smith A.J.E. – 1986; цит. по: Потемкин А.Д. 2007.
- Schofield W.B. & Hebant C. The morphology and anatomy of the moss gametophore // *New Manual of Bryology* / R.M. Schuster (ed.). – Vol. II. – Hattori Bot. Lab.; Nichinan, Japan, 1984. – P. 627-695.
- Schofield W.B. Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte // *Bryologist*. – 1981. – 84. – 2. – P. 149-165.
- Schonbeck M.W., Bewley J.D. Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments. II. Variations in desiccation tolerance // *Can. J. Bot.* – 1981. – 59. – 12. – P. 2707-2712.
- Schonbeck M.W., Bewley J.D. Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments. I. Effects of minimum water content and rates of dehydration and rehydration // *Can. J. Bot.* – 1981. – 59. – 12. – P. 2698-2706.
- Schreier, D.C. 1975. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Schultze-Motel W. Monographie der Laubmoos-gattung *Andreaea*. 1. Die

- costaten Arten // Willdenowia. – 1970. – 6. – S. 25-110.
- Schuster R.M. – 1969 – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Schuster R.M. Boreal Hepaticae, a manual of the liverworts of Minnesota and adjacent regions // Amer. midl. Nat. – 1953. – 49. – 2:i-v. – P. 257-684.
- Schuster R.M. Comparative anatomy and morphology of the Hepaticae // New Manual of Bryology / R.M. Schuster (ed.). – Vol. 2. – Nichinan: Hattori Bot. Lab., 1984a. – P. 760-889.
- Schuster R.M. Continental movement's «Wallace's line» and Indomalayan – Australian dispersal of land plants: some eclectic concepts // Bot. Rev. – 1972. – 38. – P. 3-86.
- Schuster R.M. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae // Там же. – 1984b. – P. 890.
- Schuster R.M. Exogenous branching and its phylogenetic significance in Calobryales and Jungermanniales // J. Hattori Bot. Lab. – 1982a. – 51. – P. 1-50.
- Schuster R.M. Generic and familial endemism in the hepatic flora Gondwanaland: origins and causes // J. Hattori Bot. Lab. – 1982b. – 52. – P. 3-35.
- Schuster R.M. Morphology, phylogeny and classification of the Anthocerotae // Там же. – 1984c. – P. 1071-1092.
- Schuster R.M. Paleoecology, origin, distribution through time, and evolution of Hepaticae and Anthocerotae // Paleobotany, Paleocology and Evolution / K.J. Niklas (ed.). – N.I.: Praeger, 1981. – P. 129-191.
- Schuster R.M. Studies of antipodal Schistochilaceae and Scapaniaceae // Bull. Natl. Sci. Mus. (Tokio). – 1971b. – 14. – 4. – P. 609-660.
- Schuster R.M. Studies on Antipodal Hepaticae. I. Annotated keys to the genera of antipodal Hepaticae with special reference to New Zealand and Tasmania // J. Hattori Bot. Lab. – 1963. – 26. – P. 185-309.
- Schuster R.M. Studies on Antipodal Hepaticae. IV. Metzgeriales // Там же. – 1964. – 27. – P. 185-309.

- Schuster R.M. Studies on Hepaticae. XV. Calobryales // *Nova Hedwigia* – 1967. – 13. – 1. – P. 1-63.
- Schuster R.M. The evolution and early diversification of the Hepaticae and Anthocerotae // *Beitrage zur Biologie der Niederen Pflanzen* / W. Fray e.a. (eds.). – Stuttgart and N.I.: Fischer Verlag, 1977. – P. 107-115.
- Schuster R.M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America. – Vol. 3. – N.I.: Columbia Univ. Press, 1974. – P. 1-880. – цит. по: Schuster R.M. – 1984b.
- Schuster R.M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, east of the Hundredth Meridian. – Vol.1. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1966. – 802 p.
- Schuster R.M. The phylogeny of the Hepaticae // *Bryoph. Syst. Int. Simp.* – London e.a.: Academic Press, 1979. – P. 41-82.
- Schuster R.M. Two new antipodal species of *Haplomitrium* (Calobryales) // *Bryologist*. – 1971a. – 74. – 2. – P. 131-143.
- Schuster R.M., Janssens J.A. On *Diettertia*, an isolated Mesozoic member of the *Jungermanniales* // *Rev. Palaeobot. and palynol.* – 1989. – 57. – 3-4. – P. 277-287.
- Schuster, R.M. 1992. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Schwartz O. – 1955 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Schweitzer H.-J. Der generationswechsel der Psilophyten // *Ber. Dtsch. bot. ges.* – 1983. – 96. – 2-3. – S. 483-496.
- Schweitzer H.-J. Der Generationswechsel rheinischer Psilophyten // *Bonner Palaeobot. Mitteil.* – 1981. – 8. – S. 1-19.
- Scott D.A. & Stone J.G. – 1976 – прив. по: Nishida I. – 1978.
- Scott D.H. – 1895. – Прив. по: Haig D., 2008.
- Scott D.H. – 1911 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Scott D.H. – 1929 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Seki T. Distribution patterns of the Patagonian mosses // *Proc. Japan. Soc. Pl. Tax.* – 1973. – 3. – P. 13-15.

- Sermonti G. Evolution in absence of mutation // Biol. Forum. – 1989. – 82. – 3-4. – P. 320-322.
- Shaw J. and Renzaglia K. Phylogeny and diversification of bryophytes // American journal of botany. – 2004. – 91 (10). – P. 1557-1581.
- Shaw J., Anderson L.E. Peristome development in mosses relation to systematics and evolution. 2. *Tetraphis pellucida* (Tetraphidaceae) // Amer. J. Bot. – 1988. – 75. – 7. – P. 1019-1032.
- Shaw J., Anderson L.E., Mishler B.D. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution. 3. *Funaria hydrometrica*, *Bryum pseudocapillare* and *B. bicolor* // Syst. bot. – 1989. – 14. – 1. – P. 24-36.
- Simpson G.G. Status and problems of vertebrate phylogeny // Acta salamant. (Ser. cienc.) – 1971. – 36. – P. 353-368.
- Sluiman H.J. A cladistic evaluation of the lower and higher green plants (Viridiplantae) // Pl. Syst. Evol. – 1985. – 149. – P. 217-232.
- Sluiman H.J. The flagellar apparatus of the zoospore of the filamentous green alga *Coleochaete pulvinata*: absolute configuration and phylogenetic significance // Protoplasma. – 1983. – 115. – P. 160-175.
- Smith A.J.E. & Newton M.E. – 1968 – прив. по: Newton M.E. – 1986.
- Smith A.J.E. Bryophyte phylogeny: fact or fiction? // J. Bryol. – 1986. – 14. – 1. – P. 83-89.
- Smith A.J.E. Chromosome in the evolution of the Bryophyta // Chromosomes in Evolution of Eukariotic Groups. – Vol. 1. – CRC Press, Boca Raton, Florida, 1983. – P. 225-244.
- Smith A.J.E. Cytogenetics, biosystematic and evolution in the Bryophyte // Adv. Bot. Res. – 1978a. – 6. – P. 195-276.
- Smith A.J.E. The moss flora of Britain and Ireland. – London and Cambridge: Camb. Univer. Press, 1978b.
- Smith D.K. Sporophyte of *Takakia* discovered // Bryol. Times. – 1990. – 57/58. – P. 1, 4.
- Smith D.K. *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle from Adak Island, Aleutian

- islands, Alaska // J. Hattori Bot. Lab. – 1978. – 44. – P. 17-23.
- Smith D.L. Staining and osmotic properties of young gametophytes of *Polypodium vulgare* L. and their bearing on rhizoid funktion // *Protoplasma* – 1972. – 74. – 4. – P. 465-479.
- Smith E.C., Griffiths H. – 1996. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al., 2007.
- Smith G.M. – 1938 – цит. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Smith G.M. – 1955 – цит. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Smoot, E.L. & Taylor, T.N. 2009 – прив. по: Игнатов М.С., Щербаков Д.Е. 2009.
- Snider J.A. A revision of the genus *Archidium* (Musci) // J. Hattori Bot. Lab. – 1975. – 39. – P. 105-201.
- Sorensen T. – 1948 – прив. по: Шмидт В.М. – 1974.
- Stanley S.M. – 1979 – прив. по: Татаринов Л.П. – 1988.
- Stebbins G.L. & Hill G.J.C. Did multicellular plants invade the land? // *Amer. Nat.* 1980. – 115. – P. 342-353.
- Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. – N.Y., 1950. – 643 p.
- Stebbins G.L., Ayala F.J. Is a new evolutionary synthesis necessary? // *Science*. – 1981. – 213. – 4511. – P. 967-971.
- Stebbins G.L., Hartl D.Z. Comparative evolution: Latent potentials for anagenetic advance // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. – 1988. – 85. – 14. – P. 5141-5145.
- Steer M.W. Mitosis in bryophytes // *Adv. Bryol.* – 1985. – 2. – P. 1-63.
- Steere W.C. & Murray B.M. *Andreaeobryum macrosporum*, a new genus and species of musci from Northern Alaska and Canada // *Phytologia*. – 1976. – 33. – 6. – P. 407-410.
- Steere W.C. A new look at evolution and phylogeny in Bryophytes // *Current topics in plant science – N.I.: Acad. Press inc.*, 1969. – P. 134-143.
- Steere W.C. Evolution and speciations in mosses // *Amer. Naturalist*. – 1958. – 92. – 862. – P. 5-20.
- Steere W.C. Floristics, phytogeography and ecology of Arctic Alaskan

Bryophytes // Veg. and Prod. Ecol. Alaskan Arct. Tundra. – 1978. – Т. 29. – P. 141-167.

Steere W.C., Anderson L.E. & Bryan V.S. Chromosome studies on California mosses // Mem. Torrey Bot. Club. – 1954. – 20. – P. 1-75.

Steinbock H. Gedanken zur Phylogenie der Moose. Eine entwicklungsgeschichtliche Studie // Agronomia lusiata. – 1954. – 16. – S. 115-149. – цит. по: Зеров Д.К. – 1972.

Stewart K.D. & Mattox K.R. Comparative cytology, evolution, and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls (a) and (b). // Bot. Rev. – 1975a. – 41. – 1. – P. 104-135.

Stewart K.D. and Mattox K.R. – 1977 – прив. по: Stewart K.D. and Mattox K.R. – 1978.

Stewart K.D. and Mattox K.R. Some aspects of mitosis in primitive green algae: phylogeny and function // BioSystems. – 1975b. – 7. – P. 310-315.

Stewart K.D. and Mattox K.R. Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants // BioSystems. – 1978. – 10. – P. 145-152.

Stone I.G. – 1961 – прив. по: Nishida I. – 1978.

Stoneburner A. Are bryophytes primitive or advanced? // Bryol. Times. – 1990. – 57/58. – P. 11.

Stoneburner A., Wyatt R. & Odrzykoski J.J. Applications of enzyme electrophoresis to bryophyte systematics and evolution // Adv. in Bryol. / K. Miller (ed.). – 1991.

Stotler R. et al. – 2005. – Прив. по: Renzaglia K.S., 2007.

Stotler R.E. and Crandall-Stotler. – 1977 – прив. по: Renzaglia K.S. – 1978.

Stotler R.E., Crandall-Stotler B. – 2005. – Прив. по: Renzaglia K.S., 2007.

Suire C. – 1970 – прив. по: Stotler B. – 1984.

Suire C., Asakawa J. Chemotaxonomy of bryophytes: a survey // Bryoph. Syst. Int. Symp. – London e.a., 1979. – P. 447-477.

- Swain T. Biochemical evolution in plants // *Biochemical Evolution and the Origin of Life* / E. Schoffeniels. – Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1971. – P. 274-296.
- Szweykowska A. i Szweykowski J. *Botanica. Podrecznik dla szkół wyższych.* – Warszawa: PWN, 1974. – 731 s.
- Tatuno S. – 1959 – прив. по: Шляков Р.Н. – 1975б.
- Tatuno S. and Nakano M. – 1970 – прив. по: Smith A.J.E. – 1979.
- Taylor T.N. The origin of land plants: a paleobotanical perspective // *Taxon.* – 1982. – 31. – 2. – P. 155-177.
- Thomas B.A. A probable moss from the Lower Carboniferous of the forest of Dean, Gloucestershire // *Ann. Bot.* – 1972. – 36. – 144. – P. 155-161.
- Thomas N. The origin of land plants. Some answers more question // *Taxon.* – 1988. – 37. – 4. – P. 805-833.
- Thomas R.J., Stanton D.S. & Grusak M.A. – 1979 – цит. по: Grandall-Stotler B. – 1984.
- Tieghem P., van. – 1984 – прив.. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Tolpa S. Zatorfenie jeziorne na połudnewej krawedzi Polesia // *Acta Soc. Bot. Poloniae* – 1935. – 12. – 1. – S. 1-37.
- Townrow J.A. Two triassic Bryophytes from South Africa // *J. South Afric. Bot.* – 1959. – 25. – P. 1-22.
- Troitsky A.V., Ignatov M. S., Bobrova V. K. and Milyitina L. A. Contribution of genosystematics to current concepts of phylogeny and classification of bryophytes // *Biochemistry (Moscow)*. – 2007. – Vol. 72. – No. 12. – P. 1368-1376.
- Troitsky A.V., Ignatov M.S., Bobrova V.K., Milyutina I.A. Contribution of Genosystematics to Current Concepts of Phylogeny and Classification of Bryophytes/ *Biochemistry (Moscow)*, 2007, vol. 72, No. 12. P. 1378-1376.
- Uchara, K. & S. Kurita 1991. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Underwood D.M. – 1984 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Vaughn K.C. et al. – 1992. – Прив. по: Renzaglia K.S. et al., 2007.

- Verdoorn F. Classification of Hepatics // *Manual of Bryology* / F. Verdoorn (ed.). – Hague, 1932. – P. 413-432.
- Villarreal J.C. & K.S.Renzaglia 2006a – Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Vitt D.H. Adaptive modes of the moss sporophyte // *Bryologist*. – 1981. – 84. – 2. – P. 166-186.
- Vitt D.H. Classification of the Bryopsida // *New manual of bryology* / R.M. Schuster (ed.). – Vol. 2. – Nichinan: Hattori Bot. Lab., 1984. – P. 696-759.
- Vitt D.H. Shagnopsida; Bryopsida // *Synopsis and Classification of Living Organisms* / S. Parcer (ed.). – Vol.1. – N.Y.: McGraw-Hill, 1982. – P. 305, 307-336.
- Waddington C.H. *New patterns in genetics and development*. – N.I.: Columbia Univ. press., 1962.
- Waesberghe H. van. – 1981 – прив. по: Воронцов Н.Н. – 1988.
- Wake D.B., Roth G. The linkage between ontogeny and phylogeny in the evolution of complex systems // *Complex Organismal Funct., Integr. and Evol. Vertebr.: Rept. Dahlem Workshop*. – Chichester ets., 1989. – P. 361-377.
- Walton J. Carboniferous Bryophyta. II. // *Ann. Bot.* – 1928. – V. 42. – P. 707-716.
- Walton J. Carboniferous Bryophyta. I. // *Ann. Bot.* – 1928. – V. 39. – P. 563-573.
- Waring P.F. Determination in plant development // *Bot. Mag. Tokyo (Spec. Issue)*. – 1978. – Vol. 1.
- Waters D.A., Buhheim M.A., Chapman R.L. Bryophyte phylogeny and cytoplasmic rRNA sequence data – a preliminary report: *Abstr. Annu. Meet. Bot. Soc. Amer.* – Richmond, Va, 5-9 Aug., 1990 // *Amer. J. Bot.* – 1990. – 77.-6. Suppl. – P. 45.
- Watson E.N. *The structure and life of bryophytes*. – London, 1967.
- Weiner N. Kuberneetika ja uhoskond // *Zoomingu Raa-matukagu*. – 1969. – Nr. 45-47.

- Wellman C.P. et al. – 2003. – Прив. по: Renzaglia K.S., 2007.
- Wellman, Ch.H. & J. Gray 2000. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Wettstein F. – 1924 – цит. по: Демкив О.Т., Сытник К.М. – 1985.
- Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. – 2. – Leipzig und Wien, 1903. – 578 p.
- Wettstein, R. von 1903-1908. – прив. по: Потемкин А.Д. – 2007.
- Wheeler, O.R. 2000. – прив. по: Renzaglia K.S. et al. – 2007.
- Wiener N. Kuberneetika la uchoskond // Zoomingu Raamatukagu – 1969. Nr. 45-47/
- Wilsenach R. Differentiation of the chloroplast of *Anthoceros* // J. Cell. Biol. – 1963. – 18. – P. 419-428.
- Yamaguchi T., Seppelt R.D., Iwatsuki and Buchanan A.M. *Sphagnum* (sect. *Buchanania*) *leucobryoides* sect. et sp. Nov. from Tasmania // J. Bryol. -1990. – 16. –P. 45-54.
- Zeuner F.F. Dating of the part. An introduction to geochronology. – 4 ed. – London, 1958. – 263 p.
- Zimmerman J.D., Rapp P.E. Saltatory transitions are naturally occurring property of evolving systems // Biol. Cybern. – 1989. – 62. – 2. – P. 167-175.
- Zimmerman W. – 1930 – прив. по: Зеров Д.К. – 1972.
- Zimmerman W. Die Phylogenie der Pflanzen. 2. Aufl. – Stuttgart, 1959.
- Zimmerman W. Die Thelomtheorie. – Stuttgart: Gustav Fisher Verb., 1965. – 242 s.
- Zuckerkindl E. – 1980. – Прив. по: Палумаа А.Я. – 1988.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	6
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ.....	11
ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЭМБРИОФИТНОСТИ	11
ТРАНСФОРМАЦИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ ПРИ ВОЗНИКНОВЕНИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	24
ДРЕВНЕЙШИЕ НАЗЕМНЫЕ РАСТЕНИЯ. ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ МЕЖДУ ВОДОРΟΣЛЯМИ И ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ. РИНИОФИТЫ.....	28
ПУТИ ТРАНСФОРМАЦИИ РАННИХ НАЗЕМНЫХ РАСТЕНИЙ	40
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП МОХООБРАЗНЫХ	45
АНТОЦЕРОТОВЫЕ (АНТНОСЕРОТОРНУТА).....	46
УНИКАЛЬНОСТЬ ОРГАНИЗАЦИИ ГРУППЫ КАК ПРИЧИНА НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ ЕЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ	46
ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ, ПРОЯВЛЯЮЩИЕ ЧЕРТЫ СХОДСТВА С АНТОЦЕРОТОВЫМИ, И ИХ СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ.....	65
АНЦЕСТРАЛЬНАЯ ФОРМА АНТОЦЕРОТОВЫХ	78
ЧЕРТЫ АНАЛОГИИ АНТОЦЕРОТОВЫХ С ДРУГИМИ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ И АДАПТАЦИОГЕНЕЗ ЭТОЙ ГРУППЫ БРИОФИТОВ.....	94
ПЕЧЕНОЧНИКИ (МАРСАНТИОРНУТА).....	106
ДРЕВНЕЙШИЕ ИСКОПАЕМЫЕ ФОРМЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ	108
ПЕЧЕНОЧНИКИ КАК «НАИМЕНЕЕ НАЗЕМНЫЕ» ОРГАНИЗМЫ СРЕДИ БРИОФИТОВ.....	110
ИСХОДНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПЕЧЕНОЧНИКОВ	115
ИСТОРИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНОГО И СЛОВИЩНОГО МОРФОТИПОВ ГАМЕТОФИТА	119
ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ СПОРОГОНА В НИЖНЕМ-СРЕДНЕМ ДЕВОНЕ.....	132
ПОЗДНЕДЕВОНСКО-РАННЕКАРБОНОВАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГАМЕТОФИТА ПЕЧЕНОЧНИКОВ	135
ПРОТОНЕМА (ПРОРОСТОК), ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ И ТРАНСФОРМАЦИЯ	137
ТРАНСФОРМАЦИЯ СТРУКТУРЫ СПОРОГОНА В ВЕРХНЕМ ДЕВОНЕ.....	147
ЭВОЛЮЦИЯ ПЕЧЕНОЧНИКОВ В КАРБОНЕ.....	149
ИСХОДНЫЙ МОРФОТИП ГАМЕТОФИТА МОХООБРАЗНЫХ.....	150
СИММЕТРИЯ В МОРФОГЕНЕЗЕ ПЕЧЕНОЧНИКОВ В СВЯЗИ С ИХ ОБРАЗОМ ЖИЗНИ.....	152

ДИВЕРГЕНЦИЯ ОТДЕЛА ПЕЧЕНОЧНИКОВ.....	156
ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ЮНГЕРМАННИЕВЫХ ПЕЧЕНОЧНИКОВ (JUNGERMANNIOPSIDA).....	160
ОРГАНИЗАЦИЯ МАРШАНЦИЕВЫХ ПЕЧЕНОЧНИКОВ (MARSHANTIOPSIDA) КАК СЛЕДСТВИЕ ИХ СПЕЦИФИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ. ДИВЕРГЕНЦИЯ ГРУППЫ	174
МАСЛЯНЫЕ ТЕЛЬЦА И ИХ ДИСЛОКАЦИЯ У ПЕЧЕНОЧНИКОВ	189
ТАКСОНЫ СО СМЕШАННЫМИ ПРИЗНАКАМИ ДВУХ ОСНОВНЫХ ГРУПП ПЕЧЕНОЧНИКОВ И МОДЕЛИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЭТИХ ГРУПП.....	191
ВРЕМЯ ПОЯВЛЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ СЕМЕЙСТВ И РОДОВ ПЕЧЕНОЧНИКОВ	205
НОВЕЙШАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ПЕЧЕНОЧНИКОВ.....	206
МХИ (BRYOPHYTA)	209
СПЕЦИФИКА ОРГАНИЗАЦИИ ГРУППЫ	209
ДРЕВНИЕ ИСКОПАЕМЫЕ МХИ	215
ХАРАКТЕР СВЯЗИ МХОВ И ПЕЧЕНОЧНИКОВ.....	228
НАИБОЛЬШАЯ «СТЕПЕНЬ НАЗЕМНОСТИ» МХОВ СРЕДИ БРИОФИТОВ.....	229
РЕСТАВРАЦИЯ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ ОСНОВНОГО МОРФОТИПА МХОВ.....	230
СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ РЯД СПОРОГОНОВ КАК МОДЕЛЬ ИХ ИЗМЕНЕНИЯ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ МХОВ.....	246
ТАКАКИЕВЫЕ (ТАКАКИОРНУТИНА)	249
СОБСТВЕННО МХИ (BRYOPHYTINA)	266
СФАГНОВЫЕ МХИ (SPHAGNOPSIDA)	266
АНДРЕЕВЫЕ МХИ (ANDREAEOPSIDA).....	300
АНДРЕОБРИЕВЫЕ МХИ (ANDREAEOBRYOPSIDA).....	320
БРИЕВЫЕ МХИ (BRYOPSIDA)	334
ПРОГНОЗ ЭВОЛЮЦИИ БРИОФИТОВ В СВЯЗИ С ПРИРОДНЫМИ И АНТРОПОГЕННЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ БИОСФЕРЫ.....	402
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ НАИБОЛЕЕ КРУПНЫМИ ТАКСОНАМИ МОХООБРАЗНЫХ, А ТАКЖЕ МЕЖДУ МОХООБРАЗНЫМИ И ДРУГИМИ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ	408
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	463
OVERVIEW OF THE EVOLUTION OF BRYOPHYTES ACCORDING TO THE CONCEPTUAL MODEL SUGGESTED BY US.....	478
ЛИТЕРАТУРА	505