

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.
2019. – Т. 28. – № 3. – С. 13-24.

DOI 10.24411/2073-1035-2019-10236

УДК 582.32.575.8

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ МОХООБРАЗНЫХ

© 2019 Г.Ф. Рыковский

© 2019 Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси, г. Минск (Беларусь)

Поступила 11.03.2019

В статье кратко рассматривается система оригинальных представлений автора о происхождении мохообразных как особой группы архегониат и дифференциация их на три основных таксона – антоцеротовые, печеночники и мхи в ранге отделов. Их современные формы послужили нам концептуальными моделями для сравнительно-морфологического анализа в историко-экологическом аспекте. Они выступают как аналоги для прослеживания генезиса трех основных таксонов. При этом филогенетическое расстояние между ними столь велико, что их невозможно совместить в единый предковый таксон даже на уровне первичных архегониат, в этом их радикальное отличие от сосудистых растений. Общий предок архегониат – гипотетически гаплоидная водоросль со структурой клеток тела как у исходных антоцеротовых по морфотипу. В качестве первичной морфологической модели использована гаплофаза мха рода *Takakia* относительно структурного расчленения его вегетативного тела. Исходя из этого, выдвинуто предположение об отдаленно аналогичном характере формирования листа у мхов с таковым у папоротникообразных из стеблевидных структур и далее проявление некоторого подобия с образованием листа у семенных растений, только во времени гораздо раньше. Отсюда вытекает, что филетическое схождение мхов с печеночниками нереально.

Ключевые слова: мохообразные, антоцеротовые, печеночники, мхи, эволюция, морфология, экология, генезис, редукция.

Rykovskij G.F. The problem of the origin and evolution of mosses. – The article briefly examines the origin of the bryophytes as a special group of archegoniates and their differentiation into three main groups, such as Anthocerotophyta, Marchantiophyta and Bryophyta in the rank of divisions. Their modern forms have served as conceptual models for comparative morphological analysis in the historical and ecological aspect. They act as analogs for tracing the genesis of the three main taxa. At the same time, the phylogenetic distance between them is so great that they cannot be combined into a single ancestral taxon, even at the level of the primary archegoniates; there is their radical difference from vascular plants in this. The common ancestor of archegoniates is a hypothetically haploid alga with the structure of the body cells as in the initial Anthocerotophyta according to the morphological type. The haplophase of moss of the genus *Takakia* was used as the primary morphological model for the structural decomposition of its vegetative body. Proceeding from this, we put forward the hypothesis of a vaguely similar character of leaf formation in mosses with that of pteridophytes from stem-like structures and further the display of some similarity with the formation of leaf in seed plants, only in time much earlier. Hence, it follows, that the phyletic convergence of Bryophyta with Marchantiophyta is unreal.

Key words: bryophytes, Anthocerotophyta, Marchantiophyta, Bryophyta, evolution, morphology, ecology, genesis, reduction.

Рыковский Геннадий Феодосьевич, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории флоры и систематики растений Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича exp-bot@biobel.bas-net.by

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия большое внимание уделяется изучению различных групп растений на молекулярном уровне. Такое изучение, конечно же, имеет большие перспективы для познания структуры геномов, их генной организации. Вместе с тем не следует недооценивать продолжение исследований растений как целостных структурно-функциональных систем. Действительно, растение вступает в непосредственный контакт с экзогенной средой, прежде всего, своим фенотипом. Это – морфоструктура и физиологическая реакция. Они как бы прикрывают генотип от непосредственных экзогенных воздействий, что обеспечивает более гармоничное протекание микроэволюционного процесса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследования является специфика организации мохообразных в историческом аспекте. Приводимые здесь материалы в некоторой мере уточняют и корректируют отдельные положения прежней концептуальной модели происхождения и генезиса мохообразных, изложенной в соответствующих монографиях, опубликованных в Беларуси (Рыковский 2011) и в Германии (Рыковский, 2014). Они характеризуются обстоятельностью рассмотрения ключевых вопросов генезиса мохообразных с привлечением широкого спектра публикаций прошлого и текущего столетий. В их числе в частности – обзорные работы по филогении бриофитов (Потемкин, 2007; Renzaglia et al., 2007; Crandall-Stotler et al., 2009). Однако в связи с избранным подходом мы базируемся в своих теоретических построениях преимущественно на богатом морфологическом и морфогенетическом материале в мировой бриологии 20-го столетия, что невозможно отразить здесь и в этом нет необходимости. Основным в методологическом подходе послужил сравнительно-морфологический метод в экологическом аспекте относительно филогенезов мохообразных. Согласно А.К. Скворцову (1986), нами в этом отношении широко используются логически непротиворечивые построения и аналогии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема происхождения и путей эволюции таких своеобразных высших растений как мохообразные – одна из сложнейших в ботанических исследованиях. Для подхода к её решению потребовалось обратиться к более широкой проблеме – происхождению высших растений

вообще, поскольку обе эти проблемы фактически смыкаются в единый пространственно-временной «узел». При этом пришлось затронуть вопрос о возможных водорослевых предках высших растений и переходных (амфибийных) формах – первичных (примитивных) архегониатах. Изначально в основу данной реконструкции был положен сравнительный эколого-морфологический метод во временном (геологическое измерение) аспекте и в совокупности с литературными данными, полученными иными методами на всех уровнях организации живого. В таком ракурсе критически учитывались представления ведущих ботаников и специалистов других отраслей биологической науки (физиологии, зоологии, генетики) в мировом пространстве. Привлекались соответствующие законы и закономерности физики, механики, материалы климатологии, геоморфологии. Особый акцент был сделан нами на положениях неустаревающего эволюционного учения (его стержень – адаптиогенез) Ч.Р. Дарвина, который считал душой эволюционной теории экспериментальную морфологию. В этом аспекте не случайно сформулировано глубоко верное представление Ю.В. Мамкаевым (1984) о том, что только факторы, обусловленные морфологической базой организма, закономерно изменяются в ходе филогенезов.

В вопросе изучения древних этапов генезиса эмбриофитов важную роль призван сыграть сравнительный анализ морфогенеза бессосудистых и споровых сосудистых растений как двух альтернативных направлений их развития (хотя определяющий характер носит различие этих двух групп архегониат по жизненному циклу). Подобный анализ способен выявить определенные общие закономерности в эволюционном процессе архегониат и их особенности.

В отличие от трахеофитов (хотя и здесь далеко не всё ясно (Рыковский, 2011) нами также уделяется внимание) попытки наметить пути ранней эволюции мохообразных, базируясь на скудных палеоботанических данных, и в настоящее время практически невозможны. Это объясняется очень большим сходством древних ископаемых (за малым исключением) форм, которые можно достоверно отнести к бриофитам, с современными их представителями. У ископаемых пермских мхов согласно М.С. Игнатову (1987) неизвестны спорофиты, но по внешнему облику эти мхи можно отнести уже как к акрокарпным, так и плеврокарпным, сходным с современными, формам, хотя отчасти подвергшихся сфагнизации (по клеточной сети листовых органов). Такие данные не поз-

воляют применить их для реконструкции филогенеза бриофитов, и в этой связи приходится основываться на сравнительном анализе их современного биоразнообразия, причем спектр известных форм бриофитов в мире возрастает. Однако и здесь существуют также весьма большие трудности, прежде всего, в распознании первичных (примитивных) и вторичных (продвинутых) признаков (Mischler, Churchill, 1984). Это обусловлено тем, что бриофиты в сущности – двуединые организмы, у которых спорофит пожизненно соединен с родительским гаметофитом. Такая двуединость с доминированием гаметофита (преемственного поколения от водорослевидных предков) вносит значительную сложность в их функционирование и вынуждает их уклоняться от конкуренции с сосудистыми растениями, у которых доминирует более приспособленный к наземным условиям спорофит (вневодное новообразование).

Как результат в связи с переходом в менее благоприятные наземные экотопы у бриофитов в ходе филогенеза широко проявляется редукция вегетативных структур, которой подвержены обе составляющие – как гаметофит, так и спорофит. Однако, несмотря на постоянную зависимость от родительского гаметофита спорофит (спорогон), будучи генетически новым поколением, имеет в принципе свою генетическую программу. Вообще же в процессе адаптиогенеза происходит координация программ развития спорофита и гаметофита.

Корреляция программы развития спорофита связана с возрастанием «опеки» со стороны родительского гаметофита над развитием спорофита для обеспечения выживания вида в усложняющейся (экстремальной) экологической обстановке. При сильной конкуренции редукция вегетативных структур тела гаметофита у бриофитов распространяется и на таковые спорофита, хотя не всегда, если он выходит из-под давления отбора внешней средой (Schuster, 1966).

В такой связи гаметофор, как отмечено выше, может брать на себя функцию не только питания спорофита, но и защиты своими структурами генеративных органов, обеспечение условий для успешного осуществления полового процесса и формирования спорофита от опасного воздействия внешней среды. При этом процесс структурной дегенерации спорофита может сочетаться с консервацией его отдельных структур. Последнее особенно важно выявлять для реконструкции эволюционного процесса.

Выполнение гаметофором этой двойной

функции осложняет его прогрессивное развитие, которое переходит в экстремальных условиях в плоскость выживания, отражаясь на соотношении арогенеза и аллогенеза. Особенно далеко процесс дегенерации заходит у печеночников, у которых сокращение вегетативного сезона приводит к крайней дегенерации у спорофита вегетативных структур вплоть до полной утраты его автономии и превращения как бы в спороносный орган гаметофита. Нечто подобное, хотя и не столь значительно, проявляется также у некоторых мхов и антоцеротовых в подобных экстремальных условиях среды.

По совокупности признаков организации R.M. Schuster (1966) относит печеночники даже к «наименее наземным растениям». Однако мы полагаем, что это – отчасти вторичное явление вследствие дегенерации морфологически относительно более сложных предшественников, обязанной их уклонению от конкуренции в менее благоприятные условия произрастания. Это как бы замкнуло пространство их развития. Поэтому независимое гипотетическое рассмотрение раннего этапа морфогенеза печеночников в сущности бесперспективно и заводит в тупик. Исходя из вышеприведенного высказывания R.M. Schuster, можно отнести их и к наиболее гигрофильным организмам из эмбриофитов. Проявление у них ксероморфности значительно менее выражено, чем у мхов с присущим им морфотипом. Особенно это касается андреевых мхов как древнейших ксерофитов. Однако при всем этом, несмотря на огромный пробел в палеоботанической летописи мохообразных, гипотетическое воссоздание их филогенеза в общем не безнадежно. Такое утверждение базируется как раз на возможности сравнительного аналитического изучения (моделирования) на основе учета особенностей двуединой организации мохообразных. Последняя создает достаточно широкое поле для схематической реконструкции эволюционного процесса этих своеобразных растений благодаря выраженному проявлению у них гетерохронии в развитии признаков строения гаметофита и связанного с ним спорофита. Здесь у нас проявляется расхождение с мнением крупнейших бриологов, делающих ставку на восстановление палеоботанической летописи бриофитов. Однако приходится учитывать особенности организации мохообразных и их огромную древность в своем становлении в геологическом масштабе времени, доходящем, возможно, чуть ли не до миллиарда лет с непрерывной трансформацией геоморфологии поверхности планеты и клима-

тическими экстремумами.

По нашему представлению, исходящему из учета широкого распространения у них пойкилогидричности (в сущности отсутствия регуляции водного режима), климатические факторы сыграли чрезвычайно важную роль в становлении у мохообразных типовых признаков их таксонов высокого ранга, в их генезисе.

В вопросе теоретического воссоздания экзотических условий происхождения печеночников и мхов первостепенную роль играет характер высева зрелых спор из коробочки спорофита. У печеночников базовый способ спороношения – ускоренный, единовременный акт, а у мхов – регуляция высева спор из коробочки в зависимости от неустойчивых погодных условий, что свойственно умеренному климату. Исключение составляют сфагновые мхи, у которых выброс спор из коробочки происходит мгновенно, но это – вторичное явление, обусловленное спецификой субстрата, избираемого этими мхами. В данном аспекте печеночники являются дериватами условий влажного тропического и предположительно вторично – древне средиземноморского климата, а мхи – умеренного и прохладно-умеренного климата. Такие наши представления с высокой степенью достоверности основываются на трактовке определенных морфологических структур данных групп мохообразных. На фоне этих климатических особенностей складывались конкурентные отношения различной степени напряженности между доминирующими на суше разными группами эмбриофитов. Это – проявление ведущих факторов формирования природных экосистем.

Специфика организации мохообразных и, прежде всего, преобладание в их жизненном цикле гаметофита (полового поколения) предопределили их подчиненное в растительном покрове материковой части планеты положение. Однако их первичное поселение на суше уже не вызывает сомнения в настоящее время (в геологическом исчислении). Вместе с тем в ходе филогенезов первенцам обычно не удается надолго сохранить свое первенство. При этом без углубленного анализа зависимости конкурентных отношений (биотические факторы) от климатических условий (абиотические факторы) невозможно научно обоснованно проследить исторический генезис таксонов эмбриофитов.

По нашей реконструкции водорослевидный предок высших растений был гаплоидом с $n = 4$ и монопластидными клетками тела. Амфибийные архегониаты могли иметь, скорее всего,

ортотропный гаметофор, чтобы сформировать гаметангии нового типа над поверхностью воды, также с монопластидными клетками. Мужские гаметы у них (по нашей версии) характеризовались билатеральной симметрией и правосторонним закручиванием. По законам физики симметрия в организации живых существ – первична, а асимметрия – вторична, так как связана с искривлением пространства. Правостороннее закручивание гамет – первично, а левостороннее – вторично. Из трех отделов мохообразных антоцеротовые, по нашему обоснованию, следует отнести к древнейшим. Б.М. Козо-Полянский (1964) сравнивал даже антоцерос по значению для теории развития с ланцетником среди объектов зоологии, что вполне актуально и ныне. Наличие у антоцеротовых билатерально-симметричных мужских гамет с правосторонним закручиванием (Schuster, 1984) и наличие в клетках тела крупных одиночных фотосинтезирующих пластид с пиреноидом моделирует признаки первичных (амфибийных) архегониат. По J.G. Duckett (1986) отмечает, что унипластидное состояние на определенных стадиях жизненного цикла мхов и печеночников естественно ведет к антоцеротовым, где для многих видов это норма. Наличие пиреноида предположительно относится к плезоморфии относительно эмбриофитов (Shaw, Renzaglia, 2004). Вместе с тем и печеночники, и мхи по признакам билатеральной асимметрии мужских гамет, а также их левосторонним закручиванию и полипластидности клеток тела могут быть с достаточным основанием отнесены к вторичным, производным формам, причем особенно у печеночников в связи с ранним освоением экстремальных для них экотопов. Согласно R.M. Schuster (1979), у антоцеротовых отсутствуют точки филогенетического соприкосновения с другими высшими растениями. Судя по таким признакам, как наличие тетрад мелких спор в массивной ткани спорофита, массовое продуцирование антеридиев (согласно Villareal (2006) на мужском гаметофоре (*у Leiosporoceros*) и поверхностное расположение антеридиев на гаметофоре при эксперименте со слабым освещением, а также по сути трансформации псевдозелатер в элатеры (эпифитный род *Dendroceros*), предки антоцеротрвых вели лесной образ жизни. В общем следует подчеркнуть, что антоцеротовые являются уникальной группой эмбриофитов, (соизмеримой во времени с первопоселенцами на суше), которая по своей значимости для познания генезиса эмбриофитов может не только быть сравнимой с ролью ланцетника в зооло-

гии, но и превышать её. У этих растений имеет место в клетках монопластидность и полипластидность, погруженность генеративных органов в таллом гаметофита или поверхностное их расположение на гаметофите, фотосинтезирующий или лишенный этой функции спорофит, образование спорогонной ткани в амфитеции или в эндотеции, наличие псевдоэлатер или подобных структур со спиральными утолщениями, которые можно отнести уже к элатерам, со стерильной колонкой или без неё, с безграничным во времени спороношением или ограниченным из-за сокращения жизненного цикла. Нами выделяются следующие этапы эволюции спорофитаантоцеротовых:

1) на уровне первичных архегониад в спорофит образовывал только споры,

2) при освоении суши часть материнских клеток спор стерилизовалась в качестве питательных клеток для спорогенных,

3) спорогенные клетки сосредоточились в приповерхностном слое зародыша (амфитеции), а стерильные клетки – во внутреннем слое (эндотеции), при этом спорогенные клетки в виде шлема покрывают стерильную куполовидную колонку,

4) вхождение в состав лесных фитоценозов привело к трансформации части спорогенных клеток в элатеры, способствующие высеву спор из коробочки, которые отличались мелкими размерами,

5) после вытеснения антоцеротовых из усложнившихся сообществ на открытые территории для прямой солнечной радиации произошло погружение генеративных органов в ткани гаметофора с перемещением апикальной меристемы спорофита в базальное положение и преобразование элатер в псевдоэлатеры, т.е. структуры, лишенные спиральных утолщений,

6) у антоцеротовых, вторично приспособившихся к произрастанию в тенистых лесных сообществах, в псевдоэлатерах возникли спиральные утолщения, т.е. как бы произошел обратный ход эволюции,

7) при сокращении жизненного цикла спорогенная ткань образуется в эндотеции, а стерильная колонка дегенерирует, базальная же меристема функционирует ограниченно. Относительно гаметофита следует предположить, что спорофит мог сформироваться только на ортотропных структурах гаметофора в воздушной среде на этапе первичных архегониад.

В отношении исходного морфотипа гаметофита антоцеротовых мы следуем первоначальному представлению R.M. Schuster (1966) о его вальковатом характере. Однако затем он

(Schuster, 1984) отметил, что форма апикальной клетки и отсутствие слизевых папилл у современных антоцеротовых не предполагают даже, что их предок был радиально-симметричным. Нами всё же допускается, что на уровне примитивных архегониад их предок был вальковатым, поскольку его отделяет от современных форм огромный промежуток времени. Талломный морфотип гаметофита антоцеротовых сформировался уже на суше, как мы полагаем, в условиях биотического вакуума. В пользу предположения о радиально-симметричной структуре гаметофита у возможного древнего предка антоцеротовых свидетельствует девонское ископаемое растение *Bitelaria* (Красилов и др., 1987).

Из приокеанических условий предок антоцеротовых предположительно перешёл в тропические биоценозы с утратой эндогидричности и упрощением структуры гаметофора, но при сохранении поверхностного расположения генеративных органов.

Мощная территориальная экспансия покрытосеменных, начавшаяся в меловый период мезозоя, могла привести к вытеснению антоцеротовых из сообществ с доминированием покрытосеменных в открытые места произрастания, хотя некоторые их представители сохранились в составе данных сообществ благодаря переходу к эпифитному образу жизни. Выход в открытые места произрастания повлек за собой трансформацию в расположении генеративных органов. Произошло уклонение их формирования от прямого воздействия солнечной инсоляции путем образования антеридиев под покровной тканью гаметофора, тогда как у архегониев в онтогенезе подверглась редукции ножка спорогона. В результате архегоний стал непосредственно брюшком прилегать к гаметофору и как бы погрузился в него, т.е. возросла интеграция архегония с гаметофором.

Затем после оплодотворения меристема зародыша для своего сохранения как очень чувствительная ткань переместилась из апикального положения в базальное. Это обеспечило больший контакт зародыша спорофита с родительским гаметофором в снабжении его элементами питания. Вместе с тем спорофит не утратил автотрофности и соответственно устьичный аппарат. Такая интеграция позволила спорофиту перейти к неограниченной продолжительности спорообразования при формировании спорогенной ткани по-прежнему в амфитеции. Спорофит антоцеротовых (за исключением вторично редуцированных форм) оказался относительно других групп бриофитов более

продвинутом по своей структуре. Это знаменует собой значительный шаг в направлении структурно-функциональной эволюции трахеофитов. Однако данное продвижение сочетается с таким древнейшим признаком у спорофита, как образование спорогенной ткани в амфитеции.

Вместе с тем антоцеротовые могут выступать в качестве модели дальнейшей трансформации структуры спорофита относительно спорофита такой загадочной по происхождению группы, как печеночники. В данном проявлении выступают несколько редуцированные формы тех антоцеротовых, которые освоили более экстремальные биотопы. Это представители рода *Nothotylas*. У их видов базальная меристема функционирует ограниченное время. В результате у спорофита образуется подобие короткой ножки, а коробочка приобретает овальную форму, утрачивая устьичную сеть и центральную стерильную колонку. При этом спорогенная ткань образуется уже в эндотеции, как и у печеночников. Высвобождение зрелых спор происходит путем произвольного разрушения стенки коробочки, а псевдоэлатеры морфологически изменяются и уже утрачивают функцию разрыхления спор. Вообще предположительно у антоцеротовых псевдоэлатеры производны от собственно элатер, когда ещё спорофит формировался за счет апикальной меристемы.

Антоцеротовые также как бы демонстрируют переход у эмбриофитов от монопластидной организации клетки к полипластидной, более продвинутой структурной организации в наземных условиях фотосинтетического аппарата. Как отмечает Neidhard (1979), материнские клетки спор мхов и антоцеротовых содержат по одной дисковидной пластиде, а почти все печеночники – по несколько пластид. Последнее нами объясняется дальше зашедшей трансформацией онтогенеза материнских клеток спор печеночников. Отсюда представляется несомненным, что амфибийный предок бриофитов был монопластидным.

Изначальные структурно-функциональные возможности гаметофита как исходного полового поколения эмбриофитов после прохождения переходного (амфибийного) этапа развития в связи с выходом на сушу, первоначально, безусловно, были шире, чем у зависимого от него новообразования – спорофита у водорослевидных предков. В этом аспекте спектр жизненных форм (морфотипов) гаметофита мог иметь первоначально ортотропные структурные, а затем и слоевищные формы. Это пред-

определялось, вероятно, особенностями адаптации примитивных архегоният к вневодным условиям. Слоевищные, горизонтально уплощенные формы, возможно, возникали при отсутствии или слабой напряженности конкуренции, но усилившемся давлении абиотической среды.

В областях суши с влажным тропическим климатом достаточно тепло- и влагообеспеченная среда благоприятствовала для функционирования фотосинтезирующих организмов. Однако при этом неизбежно развиваются всё более напряженные конкурентные взаимоотношения растений, и общее жизненное пространство дробно делится на систему экологических ниш. Ускоренное развитие и широкая экспансия растений с доминированием в жизненном цикле спорофита привели к возникновению серьёзных биотических барьеров для прогрессивной эволюции в структурном отношении мохообразных как первопоселенцев из эмбриофитов на суше. Такая ситуация привела и к превращению их в подчиненных сателлитов сосудистых растений, хотя гаметофит последних, по нашей версии, также прошел через бриофитоподобный этап генезиса (Рыковский, 2011). Об этом свидетельствуют признаки организации гаметофита современных псилофитов и спорофита некоторых ископаемых псилофитов (*Aglaephyton major*) из девонских отложений (Edwards, 1986). Вследствие своей «двуединности» (пожизненная зависимость спорофита от материнского гаметофита) прогрессивная эволюция бриофитов получила более или менее жесткие ограничительные рамки, прежде всего, на базе конкурентных отношений с сосудистыми растениями.

Что касается печеночников, то по нашему представлению, на первых трех этапах спорофит формировался у них сходно с таковым у антоцеротовых. Однако далее в связи с вхождением предковых форм печеночников в состав тропогенных лесных сообществ у спорофита произошло значительное сокращение длины ножки, и он стал формироваться под защитой покровных структур гаметофита вплоть до созревания спор. Это привело к утрате спорофитом способности к фотосинтезу, перемещению образования спорогенной ткани из амфитеция в эндотеций и трансформации клеток стерильной колонки в элатеры. При этом выработался скоринированный эффективный механизм ускоренного высева спор, заключающийся в быстром удлинении ножки спорофита и столь же быстром вскрытии коробочки лопастями от верхушки до самого основания в сочетании с

энергичным движением элатер. Печеночники неоднородны по структуре гаметофита. Из трех их классов крупнейшим является класс юнгерманниевых, который сформировался, по всей вероятности, в повышеннотеплообеспеченных и влажных (тропогенных) условиях. Это происходило под сильным конкурентным давлением сосудистых растений как ценозообразователей. По нашему представлению первоначально у предков этой группы гаметофит был предположительно ортотропным, на котором из слизевых папилл (Schuster, 1966) возникли филлоиды. Об этом может свидетельствовать первичная расчлененность филлоидов на доли, тогда как расширенные цельные филлоиды – производны от расчлененных на доли. В тропогенных условиях конкуренция вынудила перейти эти растения с почвы на менее благоприятные иные субстраты в лесных сообществах. Здесь из ортотропных они трансформировались в плагиотропные. При этом два ряда филлоидов стали боковыми, а третий ряд – брюшным, способствующим удержанию влаги между телом гаметофита и субстратом.

Класс маршанциевых возник, по всей вероятности, в обстановке древнесредиземноморского климата с его некоторой экологической экстремальностью (засушливый сезон) и примерным равновесием биотических и абиотических факторов воздействия на бриофиты. Это привело к некоторому единообразию их морфотипа – исключительно талломной (усложненной) организации их гаметофора и более ограниченному формовому разнообразию в сравнении с юнгерманниевыми. Вместе с тем они претерпели в адаптационном аспекте некоторый возврат к эндогидричности (за счет усложнения анатомо-морфологической структуры гаметофита в соответствии с проявлением экстремальности в режиме влажности внешней среды). В этом отношении следует предположить, что их исходным морфотипом по гаметофору явилось слоевище с простым анатомическим строением, как у талломных юнгерманниевых. У спорофита многолетних маршанциевых при внешнем сходстве с таковым юнгерманниевых коробочка вскрывается неправильными лопастями, причем до $1/2$ – $3/4$ длины, что отвечает особенностям средиземноморского климата. В отличие от многолетних форм порядка *Marchantiales*, в порядке *Ricciales* представлены эфемерные и водные формы. У эфемерных форм спорофит в связи с сокращением периода вегетации спорофит претерпел крайнее упрощение своих вегетативных структур, которое имитируют строение спорофита первичных

археогониат. Особое место по структуре среди данного класса занимает род *Monoclea*, как бы сочетающий структуру маршанциевых с юнгерманниевыми. Сходство с юнгерманниевыми проявляется в недифференцированном характере таллома и структуре прикрытия гаметофитом формирующегося спорофита. Последнее напоминает таковое у *Pellia epiphylla*.

Класс гапломитриевых (хотя бы порядок *Calobryales*) – явно вторичная группа от листостебельных (в прошлом тропогенных) юнгерманниевых. В условиях слабой теплообеспеченности на высоком гипсометрическом уровне орогенных образований вновь относительно далеких предков обрели ортотропную организацию гаметофора с тремя рядами на стебле сходных по форме филлоидов и полной элиминацией ризоидальной системы при отсутствии конкурентного давления трахеофитов.

Наиболее богатая видами и структурно-функционально продвинутая группа мохообразных с прежде совершенно неизвестным происхождением – собственно мхи (отдел *Bryophyta*). Отчасти сходная картина и относительно наиболее продвинутой группы трахеофитов – покрытосеменных, предок которой остается неизвестным. У них соответствующие палеоботанические свидетельства также отсутствуют. Это – как бы закономерно! У бриофитов подход к решению данного вопроса существенно усложняется их структурно-функциональной двуединостью. По современным представлениям данный отдел включает 7 классов: *Sphagnopsida*, *Anreaeopsida*, *Andreaobryopsida*, *Tetraphidosida*, *Polytrichopsida*, *Bryopsida*, *Takakiopsida*. Очевидно, что в основу этой классификации положено строение спорофита (за исключением первого), с чем трудно в полной мере согласиться, если учитывать структурно-функциональную двуединость мохообразных и вместе с тем относительную независимость спорофита от гаметофита в своем онтогенезе (хотя и в разной степени) в их функционировании. Попытки иного подхода неоправданны.

По нашему представлению общий предок мхов сформировался в карбоне при умеренном климате на нижних поясах гор в составе растительных сообществ с преобладанием голосеменных. У этого предка гаметофор был акрокарпный и имел листостебельную структуру с очередным листорасположением согласно спиральному отложению мерофитов стебля. Стебель был снабжен проводящим пучком, состоявшим из гидроидов и лептоидов с ответвлениями в виде жилки листовые органы, в свою

очередь разветвленную. Спорофит состоял из стопы, ножки и коробочки и, вероятно, вскрывался до 1/2 допастями. При этом спорогенная ткань образовывалась в амфитеции, а стерильная колонка – в эндотеции, причем первая шлемовидно покрывала куполовидную вторую. Из пяти (7) классов мхов четыре по своей организации являются следствием адаптации к определенным экстремальным экологическим условиям. Это классы *Takakiopsida*, *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Andreabryopsida*.

Наиболее радикальную трансформацию претерпели в сравнении с общим предком мхов сфагнумы по структуре гаметофора. Их листья приобрели диморфную клеточную сеть, состоящую из триад гиалиновых и хлорофиллоносных клеток, что привело к полной редукции эндогидрической проводящей системы, включая и жилки листьев. В результате гаметофор приобрел совершенную конструкцию по адсорбции необходимых элементов минерального питания из очень бедного ими субстрата, избыточно увлажняемого водами атмосферных осадков (олиготрофные условия). Вместе с тем спорофит, утратив собственную ножку, стал формироваться под защитой структур гаметофора, избегая прямого воздействия солнечной радиации. При этом структура коробочки сохранилась за исключением способа вскрытия – выработки нового механизма с образованием крышечки после срастания лопастей на верхушке коробочки. Такая трактовка базируется на структуре спорофита тех видов маршанциевых печеночников, у которых в механизм вскрытия зрелой коробочки входят примитивная крышечка в сочетании с короткими лопастями урночки, которые, вероятно являются остатком прежнего механизма вскрытия коробочки от верхушки ограниченной длины продольными лопастями у общего предка мхов. За 300 млн. лет сфагнумы значительно расширили свою экологическую и ценотическую амплитуду.

Вторичная волна проявления первичных признаков сфагновых мхов – диморфизм клеточной сети листовых структур – отмечается уже у сформировавшихся бриевых мхов в перми у их ископаемых форм. Это имело место как у акрокарпных, так и у плеврокарпных форм, вероятно, в понижениях кордаитовых редкоствольных длительно затопляемых натечными атмосферными водами бедными элементами минерального питания. При этом у листа ряда таких мхов сохранялась хорошо развитая жилка даже с боковыми ответвлениями. К исчезновению этих форм могло привести несоответствие

их строения со спорофитом бриевого типа. Известный своеобразный сфагновый мох из о. Тасмания *Abuchanania*, произрастающий почти погруженным в постоянно избыточно увлажненный аллювий (Crum, Seppert, 1999) за биологической ненужностью не образовал пучковидных боковых ветвей, которые несут двойную функцию: проведения влаги и соединения соселных побегов в единую дерновину. Структура гаметофора в полной мере отвечает специфическим условиям произрастания, а это указывает на изначальность этого экотопа для возникновения данного вида. Он в своей организации как бы моделирует более ранний этап в развитии сфагновых мхов, отражающий древнюю узкую специализацию этого вида.

Андреевые и андреобриеые мхи сформировались в условиях пониженных температур на открытых скалах верхних поясов гор. Эти мхи, вероятно, оказались в таких экотопах вследствие поднятия гор, когда лесные сообщества, в которых произрастали их предки, отступили ниже по склонам горных систем. В новых, открытых экотопах исходные мезофитные формы подверглись ксерофитизации, утратив эндогидрическую проводящую систему, включая у ряда форм и жилку листа и перейдя в состояние выраженной пойкилогидричности. Особенно это проявилось у андреевых мхов вследствие освоения обнаженных скальных силикатных субстратов. Как и у сфагнумов, у них редуцировалась ножка спорофита. Это позволило ему формироваться в данных экстремальных условиях под защитой покровных листьев гаметофора вплоть до созревания спор с замещением ножки спорофита ложноножкой (специализированной веточкой гаметофора). Спорофит перешел от вскрытия на верхушке коробочки лопастями к их срастанию на самой верхушке коробочки и образованию продольных щелей как регулятора высева спор в зависимости от изменчивых погодных условий. У андреобриевого мха условия произрастания оказались несколько менее экстремальными вследствие формирования на известковых скалах, орошаемых брызгами водопадов. У этого мха, в частности в некоторой мере сохранилась ножка спорогона.

Участие гаметофора в механизме расселения спор у мхов связано с освоением сформировавшихся в лесных ценозах их представителей в открытых для прямого солнечного освещения экотопах. У печеночников класса маршанциевых также имеет место участие гаметофита в механизме расселения спор, но за счет специализированных вертикальных ответвлений тал-

ломного гаметофора. Это тоже адаптивный ответ на смену лесных экотопов открытыми, когда возникли экстремальные условия для спорофита.

У всех мхов гаметофор имеет листостебельную структуру в отличие от остальных бриофитов. У первичного морфотипа мхов (за исключением такаиевых) листовые органы имели пластинку со средней жилкой (возможно, ветвистой). Жилка листа проникала сквозь кору стебля и соединялась своим проводящим пучком с его проводящим пучком. В этом как бы проявляется некоторая аналогия с листостебельным побегом сосудистых растений. Такое строение отвечает нестабильным экологическим условиям, в которых вырабатывался морфотип гаметофора мхов, т.е. в областях умеренного климата первоначально на повышенных гипсометрических уровнях (орогенные образования). Ещё в среднем палеозое могла произойти их дифференциация на основные таксоны в ранге классов и подклассов. Вследствие очень раннего освоения экстремальных экотопов выделились такие группы, как андреевые, андреобриевые и сфагновые мхи. Первые две возникли в ходе адаптации к высокогорным условиям с достаточно холодным климатом, заселяя скально-каменистые субстраты. Для них характерен ксероморфный облик, а регуляция высева зрелых спор из коробочки осуществляется продольными щелями при варьировании погодных условий. Такой способ вскрытия коробочки, как и куполовидная форма стерильной колонки в ней – более древние признаки относительно структуры коробочки спорофита у бриевых мхов, хотя, как и у последних, у них и спорогенная ткань и стерильная колонка уже образуются в эндотеции. Сфагновые мхи дифференцировались в поясе орогенных образований в условиях умеренного климата, но при постоянном избыточном увлажнении водами бедными элементами питания и с сильно кислой реакцией. На это, в частности указывает структурная организация новозеландского мха *Abuchanania*. Последний таксон по признакам организации отнесен к классу сфагновых мхов, но по важным признакам гаметофора может быть возведен в ранг хотя бы подкласса класса сфагновых мхов. У сфагновых мхов древнейшим признаком спорофита является образование спорогенной ткани, как и у антоцеротовых, в амфитеции, а стерильная колонка – куполовидная, образующаяся, как и у остальных мхов, в эндотеции. Спорофит по структуре коробочки и отчасти по её онтогенезу, как сфагновых мхов, так и антоце-

ротовых, моделирует, по нашему представлению, спорофит первичных архегониат. У этих двух групп мохообразных проявляется гетеробатмия и гетерохрония гаметофита и спорофита в генезисе их структуры, что открывает возможность для моделирования процесса эволюции.

Основная группа мхов – бриевые – развивались в условиях умеренного климата в составе сообществ с доминированием голосеменных растений при умеренном их конкурентном давлении. Это повлекло за собой деление экологического пространства на достаточно широкие экониши. В данных сообществах сложился достаточно благоприятный для мхов микроклимат и возникли подходящие эдафические условия. В такой экологической обстановке предки бриевых мхов получили реальную возможность на структурно-функциональное прогрессивное развитие, что коснулось как их гаметофита, так и спорофита.

Нестабильность, присущая умеренному климату, вызвала необходимость формирования соответствующего аппарата регуляции высева спор (перистома) в зависимости от изменчивых погодных условий. Данная структура у некоторых бриевых мхов достигает высокого совершенства в обеспечении высева спор при благоприятных для этого погодных условиях. Однако некоторые значительные отклонения климата в отдельных областях вызвали эволюционно относительно раннюю специализацию в становлении структуры перистома. Это особенно коснулось при формировании перистома (вероятно, еще в карбоне) таких таксонов, как политриховые и тетрафисовые (Miller, 1982). Относительная громоздкость структуры перистома первых могла быть обусловлена при этом, как и сложное строение гаметофора, достаточной степенью трофности эдафотопы. Более жесткие климатические условия (аридизация) привела в горных лесных биоценозах среднего палеозоя к приостановке прогрессивного развития предка тетрафисовых мхов, минимизации его гаметофора вследствие перехода с почвы на трофически менее благоприятный, но лучше удерживающий влагу гниющий колodник. В результате перистом не получил должного развития, малоподвижен и слабо регулирует высев спор. Такая примитивность структуры перистома сохранилась до настоящего времени и служит свидетельством возникновения морфотипа тетрафисовых около 300 млн. лет. Еще более значителен, вероятно, возраст политриховых. Особенности организации этих двух групп мхов послужили причиной

выделения их из класса *Bryopsida* соответственно в отдельные два класса – *Tetraphidopsida* и *Polytrichopsida*. Однако это едва ли удачно. В связи с наличием у них всех такого радикально новообразования как перистом считаем более оправданным рассматривать эти таксоны рангом не выше подклассов единого класса – *Bryopsida*. Нельзя не учитывать к тому же, что политриховые по анатомической структуре гаметофора в значительной мере моделируют, как мы полагаем, по крайней мере, общего предка отдела мхов.

В общем благоприятные условия для развития гаметофита в палеозое (карбон и пермь) способствовали также сохранению автотрофной функции спорофита и тем самым обеспечению его структурно-функционального прогрессивного развития. Относительно гармоничное развитие позволило бриевым мхам широко расселиться на материковой части планеты по различным зонам и высотным поясам.

Такое расселение при быстром возрастании биоразнообразия бриевых мхов, по нашей реконструкции, произошло, начиная с мелового периода мезозоя. Основным фактором для этого послужило событие в природном комплексе суши поистине революционного характера, связанное с появлением и широкой территориальной экспансией покрытосеменных растений. Параллельно с территориальной экспансией происходило относительно быстрое (лавинообразное) возрастание биоразнообразия данной группы растений. В коадаптации с этим процессом множилось биоразнообразие фауны, способствующей перекрестному опылению покрытосеменных и широкого спектра иных её представителей как кормовая база и места дислокации. Поистине волна нарастания формового разнообразия охватила животных как способных к перемещению в воздушной среде, так и ведущих наземный образ жизни. Что касается мохообразных, то новая экологическая ситуация сказалась на них неоднозначно. Благодаря покрытосеменным возникло множество новых биотопов, но вследствие их высокого формового разнообразия и экологической пластичности сильно возросло конкурентное давление на мохообразные, особенно в обстановке безсезонного теплого климата. Это привело к вытеснению из напочвенного покрытия в фитоценозах с их сильно усложнившейся структурой многих представителей бриокомплекса, которые перешли к пионерному или эпифитному образу жизни, а также к произрастанию на гниющем колоднике. Однако эпиксилы в значительной части формового разнообразия могли перейти с

гниющего колодника древесных голосеменных. Мощное конкурентное давление покрытосеменных способствовало широкому проявлению редуционных процессов у огромного большинства формового разнообразия бриевых мхов с дегенерацией при этом, в частности их внутренней проводящей системы. Это – последствия проявления основных стратегий мохообразных, заключающихся в уклонении от конкуренции и в связи с этим повышения выносливости. Они означают освоение менее благоприятных мест для произрастания и приобретение признаков, позволяющих существовать здесь. Это и выразилось в вышеуказанных процессах дегенерации структур тела бриофитов и обыкновенно его минимизации в связи с обретением или усилением его пойкилогидричности. Ранее подобный процесс мог проявиться и при аридизации в триасовом периоде, но в меньших масштабах.

В четвертичном периоде кайнозоя элиминации подверглись виды в высоких и средних широтах, у теплолюбивых видов в ареалах возникли долготные дизъюнкции.

Такакиевые, представленные в настоящее время лишь двумя видами одного рода, едва ли в прошлом были сколько-нибудь значительно распространенной группой мхов. Это могло быть связано с формированием морфотипа данных мхов в крайне экстремальных экологических условиях (верхние пояса высокогорных образований с холодным климатом и бедным элементами питания субстратом. Эти организмы древнего генезиса являют собой пример огромной разновременности в формировании вегетативного тела гаметофора, с одной стороны, и генеративных органов, а также структуры спорофита, с другой стороны. Структурная организация такакиевых восходит, как полагает В. Crandall-Stotler (1986), к первичным архегониятам, т.е. имеет огромную древность. По нашему мнению, их гаметофор по времени возникновения своей структуры превосходит гаметофор даже антоцеротовых, т.е. морфотип у которых произведен от вальковатого. У такакиевых их организация, вероятно связана с мобилизацией крайне ограниченных вещественно-энергетических ресурсов гаметофора на развитие генеративных органов и спорофита. Такая мобилизация была весьма важной для выживания в условиях сильного прессинга абиотических факторов экотопа. При этом генезис такакиевых в данных очень суровых условиях происходил практически в отсутствии конкуренции со стороны других растений. Важно отметить, что вся организация такакиевых в такой

экологической обстановке может служить примером крайней вещественно-энергетической экономии, вызванной необходимостью выживания.

Не следует недооценивать уникальность структуры вегетативного тела гаметофора такакиевых, как это фактически проявляется исследователями в настоящее время. Таковым ныне придается ранг класса отдела мхов, но было бы более приемлемым их ранжирование как подотдела в данном отделе. Действительно, листостебельное строение гаметофита у них весьма примитивно вследствие того, что филлоиды представляют собой веточковидные цилиндрические выросты, а это – самый простой способ расширения фотосинтезирующей поверхности и прикрытия генеративных органов, прежде всего. Ризоидальная система отсутствует, но это, скорее всего, является результатом редукции, хотя как бы воспроизводит то, что могло быть у первичных архегониат. По гаметофору такакиевые проявляют внешнее сходство с калобриевыми печеночниками. Такое сходство не случайно из-за сходной экологической обстановки, в которой происходило формирование этих двух групп. Однако, согласно нашей реконструкции, калобриевые производны от листостебельных форм юнгерманниевых печеночников с плагиотропным характером произрастания в составе тропогенных сообществ. Вскрытие зрелой коробочки у спорофита такакиевых происходит наиболее простым механизмом – единственно спиральной щелью, через которую регулируется в зависимости от погодных условий высеив спор.

Сложнейшим в бриологии является вопрос возникновения листового органа у гаметофора мхов. В результате сравнительного морфологического анализа листовых органов мхов и печеночников приходишь к заключению, что единственная их общность – в расширении фотосинтезирующей поверхности гаметофора. Отсюда следует, что их происхождение совершенно различное. У печеночников в общем отсутствует радикальная разница листостебельных и слоевищных форм. Фактически у всех современных печеночников – слоевищный тип организации, но это, как и у антоцеротовых, производная структура от первично ортотропных (вальковатых?) форм. К возможному способу образования листового органа у мхов позволяют подойти особенности организации гаметофора такакиевых. Его морфотип, возможно, восходит к первичным архегониатам. При поиске путей решения вопроса исходного генезиса листовых органов мхов целесообразно об-

ратиться к споровым сосудистым растениям, а именно к наиболее продвинутой их группе – папоротниковидным. У этих организмов в отличие от остальных споровых трахеофитов листовые органы возникли путем трансформации системы ветвей. Такие органы оказались наиболее перспективными в отношении дальнейшей эволюции, приведя в конечном итоге к широчайшему спектру листовых структур у сосудистых растений. Здесь, безусловно, однодольные производны от двудольных, которым принадлежат господствующие позиции в благоприятных экологических условиях. Вследствие особенностей своей организации мхи имеют широчайшее распространение на материковой части планеты. По аналогии с папоротниками и, исходя из структуры гаметофора такакиевых, полагаем, что листовые органы у мхов возникли из ветвей гаметофора путем последующей их дифференциации – уплощения с развитием средней жилки как проводящей и опорной структуры с её боковым ветвлением и соединением с проводящей системой вальковатой оси гаметофора. Это представление выдвинуто нами впервые в мировой бриологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный сравнительно-морфологический анализ во временном экологическом аспекте позволяет предположить, что антоцеротовые, печеночники и мхи разделяет огромное филогенетическое расстояние несопоставимое с таковым между отделами сосудистых растений. Эти три группы мохообразных происходят от различных первичных архегониат на амфибийной (по структуре клетки тела). Однако моделью нервной структуры вегетативного тела гаметофора мохообразных может служить безлистный предшественник такакиевых. Филогенетическое расстояние между такакиевыми и остальными мхами относительно вегетативного тела гаметофора столь велико, что такакиевые можно выделить в подраздел отдела мхов, а второй подраздел – остальные три класса мхов.

В статье пересмотрены прежние наши представления о происхождении листостебельной структуры мхов, кардинально отличной от таковой листостебельных печеночников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игнатов М.С. Листостебельные мхи верхнетатарских отложений севера Русской платформы. М., 1987. 80 с.

Козо-Полянский Б.М. Курс систематики высших растений. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1965. 407 с.

- Красилов В.А., Ищенко А.А., Раскатова М.Г.** Бителляртевые и проблема происхождения мохообразных // Комаровские чтения. Вып. 34. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 3-7.
- Мамкаев Ю.В.** Принцип морфологической радиации и проблема ограничений эволюционного процесса. Методологические проблемы эволюции теории. Тарту, 1984. С. 60-62.
- Потемкин А.Д.** Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta – основные пути гаметофитного направления эволюции высших растений // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 11. С. 1625-1641.
- Рыковский Г.Ф.** Концепция происхождения покрытосеменных растений // Ботаника: исследования. Минск, 2005. Вып. 33. С. 25-34.
- Рыковский Г.Ф.** Происхождение и эволюция мохообразных. Минск: Беларуская навука, 2011. 433 с.
- Рыковский Г.Ф.** Концептуальная модель происхождения и эволюции мохообразных. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 564 с.
- Скворцов А.К.** Логика и аналогии в теории эволюции // Современные проблемы филогении растений. М.: Наука, 1986. С. 13-20.
- Crandall-Stotler B.** Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contraindication of monophyly // J. Bryol. 1986. V. 14, is. 1. P. 1-23.
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E., Long D.G.** Phylogeny and classification of the Marchantiophyta // Edinburgh journal of botany. 2009. V. 66, No. 1. P. 155-198.
- Duckett J.G.** Ultrastructure in bryophyte systematics and evolution: an evaluation // J. Bryol. 1986. V. 14, No. 1. P. 25-42.
- Mischler B.D., Churchill S.P.** A cladistic approach to the phylogeny of the «bryophytes» // Brytonia. 1984. V. 36. P. 406-424.
- Neidhard H.V.** Comparative studies of sporogenesis in bryophytes // Bryophyte systematics. London; New York: Academic Press, 1979. P. 251-280.
- Renzaglia K.S., Schuette S., Duff R. J. et al.** Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers // The Bryologist. 2007. V. 110, No. 2. P. 179-213.
- Schuster R.M.** Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae // Bot. Rev. 1984. V. 2. P. 890.
- Schuster R.M.** The Hepaticae and Anthocerotae of North America, east of the Hundredth Meridian. V. 1. New York: Columbia Univ. Press, 1966. 802 p.
- Schuster R.M.** Morphology, phylogeny and classification of the Anthocerotae // New Manual of Bryology / Nichinan: Hattori Bot. Lab., 1984. V. 2. P. 1071-1092.
- Schuster R.M.** The phylogeny of the Hepaticae // Bryophyte systematics. London; New York: Academic Press, 1979. P. 41-82.
- Shaw J., Renzaglia K.** Phylogeny and diversification of bryophytes // American journal of botany. 2004. V. 91, No. 10. P. 1557-1581.