

ПАВЕЛ П. ГАМБАРЯН

РОЛЬ ВОДНОЙ СРЕДЫ В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Нимфейные являются промежуточными между однодольными и двудольными и обладают примитивными признаками. Из всех голосеменных ближе всего к цветковым по многим существенным признакам—гнетум. Но так как гнетум специализирован и не может быть непосредственным предком цветковых, выдвигается гипотеза происхождения цветковых от непосредственного предка гнетума путем его гидрофильной деспециализации через нимфейные.

Цветковые разделяются на 2 класса—двудольные и однодольные. Промежуточный между этими двумя классами порядок—Nymphaeales (нимфейные). Иногда их даже включали в однодольные [26]. Древность нимфейных [10] свидетельствуют о том, что их происхождение относится к заре эволюции цветковых. У них однобороздные микроспоры примитивного типа [1], бессосудистая ксилема. У многих нимфейных ось цветоложа выступает над цветком и имеется постепенный переход между околоцветником и андроцеом. У них неопределенное число органов цветка. Так как они промежуточны между однодольными и двудольными и обладают многими примитивными чертами, их надо считать предками цветковых. Идея о примитивности нимфейных далеко не нова и уходит корнями к теории Гёте о метаморфозе органов. Виноградов [2, 3], используя оригинальный метод морфологического строя, пришел к выводу, что из цветковых наиболее примитивны нимфейные. Сторонники пельтатной теории [24] тоже склоняются к этой мысли.

Известны громадные размеры корневищ многих нимфейных, и тут гипотеза примитивности нимфейных совпадает с понятием «пахикуальной» стадии цветковых дурьянской теории [19].

Вопрос о голосеменных предках цветковых остается пока открытым. Некоторые бессосудистые цветковые имеют вторичную ксилему, состоящую из лестничных трахеид, т. е. более примитивную ксилему, чем у гинкго, хвойных, кордаитов, части цикадовых, беннетитов и даже семенных папоротников [16], что исключает всякую возможность предположения происхождения их от высших голосеменных [15]. Но лестничные трахеиды примитивных цветковых сочетаются с мощным развитием проводящих тканей, сравнительно маломощной корой и сердцевинной и другими чрезвычайно прогрессивными признаками. Это высокая степень редукции микро- и мегагаметофитов, специализированный лист с пазушной почкой, аналогичный брахибласту однохвойной сосны [4], а по жилкованию и анатомической структуре—листу гнетума. Это и наличие пыльцевой трубки—проводника спермиев,—и утрата жгутиков, и образо-

вание спермиев; отсутствие проталлиальной клетки в микроспорах; отсутствие архегониев и сохранение свободной ядерного зародышевого мешка вплоть до оплодотворения; дифференциация части клеток зародышевого мешка в яйцеклетки.

Слишком большое число прогрессивных признаков и их сочетание с примитивнейшей ксилемой из лестничных трахенд заставляет думать, что лестничные трахенды в ксилеме примитивных цветковых вторичны. Перечисленные прогрессивные признаки вряд ли могли произойти совершенно независимо у цветковых и высших голосеменных. Возникла необходимость найти голосеменные, которые по максимальному числу признаков сходны с цветковыми. Наибольшее число общих существенных признаков с цветковыми можно установить с родом *Gnetum*. В число общих признаков входят признаки разного функционального значения, более или менее независимые. Такое сходство едва ли можно объяснить только сходством уровня или только конвергенцией. В подробном описании гнетума приводятся следующие черты сходства с цветковыми [8].

Для рода гнетум характерны большие, широкие, цельные, кожистые, перисто-первичные листья с типичным сетчатым жилкованием, очень похожие на листья многих тропических двудольных растений. Ни у одного другого как ныне живущего, так и ископаемого голосеменного неизвестно листьев, столь сходных с листьями цветковых. Первое же деление содержимого микроспоры у рода гнетум дает начало ядру трубки и генеративному ядру. В отличие от всех других голосеменных и подобно покрытосеменным ядро проталлиальной клетки здесь не образуется. У рода гнетум прорастание мегаспоры начинается, как и у всех остальных голосеменных, с последовательного ряда свободных ядерных делений, но, в отличие от всех других голосеменных, как и у цветковых, свободноядерное состояние сохраняется в микропиллярной части гаметофита до момента оплодотворения. После соприкосновения пыльцевой трубки с женским гаметофитом одно, два или три ядра в верхней части женского гаметофита дифференцируются от остальных ядер, вокруг них формируется слой цитоплазмы, и они становятся яйцеклетками, похожими на яйцеклетки покрытосеменных. Зародышевый мешок гнетума, содержащий 256 или 512 ядер, отличается от типичного восьмиядерного зародышевого мешка цветковых выпадением 5—6 клеточных делений. Примитивным типом узла цветковых является многоследово-многолакунный [10]. Многолакунный узел у голосеменных известен только у саговников и гнетума [12, 27]. Апикальная меристема побегов у гнетума (и эфедры) построена по типу туники и корпуса [22], характерному для цветковых. Проростки гнетума похожи на проростки цветковых и имеют две семедоли. В строении стробилов гнетума сохранились остатки прошлой обоеполости, встречающейся, кроме гнетума, только у эфедры, вельвичии, беннетитов и цветковых [11].

Однако цветковые нельзя выводить непосредственно от гнетума в силу следующего. Специализированные сосуды с возникновением пер-

фораций из округлых окаймленных пор у гнетума [27] не могли дать начало лестничным трахедам или сосудам с лестничной перфорацией. Раздельнополость стробилов в типичных случаях, отсутствие лестничных трахенд во вторичной ксилеме, редуцированность стробилов у гнетума не позволяет выводить цветковые непосредственно от гнетума. Строение элементов вторичной ксилемы заставляло искать предков цветковых среди примитивнейших семенных папоротников с лестничными трахедами во вторичной ксилеме, да еще с обоюдами стробилами. Но так как таких семенных папоротников не нашли, для объяснения происхождения цветковых создана [8, 9, 10, 14] теория их неотенического происхождения. Считают [25], что цветковые произошли в результате внезапной остановки развития растений с типом листа семенных папоротников на ранней стадии, что связывают с возрастающей сухостью климата. Вельвичия, этот взрослый проросток, — ярчайший пример неотении в результате сухости климата. Ни о какой редукции проводящей системы у вельвичии с ее специализированными сосудами не может быть и речи. Это значит, что неотения вследствие увеличения сухости климата не может объяснить наличия лестничных трахенд у примитивных цветковых, хотя основные черты примитивных цветковых действительно неотенического характера [9, 10, 14, 17]. Примитивность вторичной ксилемы из лестничных трахенд можно объяснить неотеническим преобразованием под влиянием приспособления к водным условиям. Именно приспособление к водной среде могло привести к деспециализации проводящих тканей [13, 18, 20] и к фиксации у взрослых примитивных гомоксилых цветковых трахенд с лестничной поровостью, характерной для ювенильных голосеменных.

Цветковые произошли в результате приспособления к водной среде непосредственного предка гнетума с обоюдами стробилами, но уже редуцированными архегониями и антеридиальными клетками микроспор, с типом развития гаметофитов, как у гнетума, и дальнейшей редукцией макрогаметофита. Деспециализация многих тканей и органов в результате неотении, связанной с приспособлением к водному образу жизни, при новом завоевании суши привела к вспышке адаптивной радиации, столь трудно объяснимой иначе у цветковых. Принятие этой гипотезы позволит объяснить расцвет цветковых, не привлекая для этого обязательно космических факторов таких, как внезапная ксерофилизация Земли и увеличение солнечного сияния. Впрочем, изменение космических факторов не противоречит и нашей гипотезе, а идея о ксерофилизации, как основном направлении эволюции цветковых, даже подтверждает ее, так как выход из водной среды неизбежно ведет к ксерофилизации. Гипотеза объясняет возникновение покрытосемянности как приспособление к водной среде. У всех голосеменных при усыхании сахаристой жидкости пыльца проникает к микропиле и у большинства долго не прорастает. Попадание воды на непроросшую пыльцу или открытую семечку неизбежно должно привести к их гибели. Смыкание плодolistиков и новый ускоренный способ прорастания пыльцы на рыльце можно истол-

ковать как приспособление к водной среде, а не как защиту от челюстей жуков и от сухости, как считалось до сих пор. Стробилы голосеменных неплохо защищают семечки как от сухости, так и от челюстей жуков, и дальнейшая специализация в этом направлении вряд ли могла привести к принципиально новому средству защиты семечек и возникновению плода. Первая функция околоцветника (по принципу смены функций А. Дорна) тоже была приспособлением к защите стробилов от воды. У многих цветковых эта функция отчасти сохранилась. Переход к опылению цветковых насекомыми, а не ветром, как у всех современных и большинства ископаемых голосеменных, тоже можно объяснить приспособлением к водной среде. У водных растений анемофилия затруднительна. Если-непосредственные предки гнетума обладали листовидными спорофиллами, то выведение цветковых от этих предков не встречает затруднений. Но, возможно, спорофилл цветковых гомологичен стробилу, и верна псевдантовая теория. Впрочем, различия псевдантовой и эуантовой теорий не принципиальны. Это различия во времени, так как элементы стробила тоже считаются результатом уплотнения и редукции метелок стробилов примитивных голосеменных.

Как примитивность нимфейных, так и гнеталиевая теория далеко не новые [5, 6, 16, 23, 28]. Примитивность нимфейных отвергли потому, что современные нимфейные хорошо специализированы к водной среде и не деревья, а сережкоцветные, которые считались непосредственными потомками гнеталиевых, произошли в результате редукции в связи с анемофилией.

Вместо гнеталиевой теории, имеющей противоречия (конвергентное сходство с сережкоцветными в результате анемофилии, специализированность сосудов у гнетума), была предложена теория происхождения цветковых от беннетитов, которая не объясняла наличия у примитивных цветковых лестничных трахеид, и в конце концов была принята теория происхождения цветковых от неизвестных науке семенных папоротников с лестничными трахеидами, да еще обоеполыми стробилами. Но так как таких семенных папоротников неизвестно, они должны были подвергнуться неотеническим преобразованиям в связи с ксерофилизацией. Предлагаемая гипотеза водного происхождения цветковых от гораздо более подвижных, чем семенные папоротники, предков гнетума, на наш взгляд требует меньше произвольных допущений, чем выведение цветковых через неотению семенных папоротников.

По всей вероятности, возврат высших растений в свою колыбель—воду—всегда играл огромную роль в их эволюции. Гипотеза водного происхождения цветковых еще один замечательный пример «сверхэволюции» [21] или развития по спирали [7]. «Развитие, как бы повторяющее пройденные уже ступени, но повторяющее их иначе, на более высокой базе»... (В. И. Ленин, соч., изд. 5, т. 26, стр. 55). Высшие растения вышли из воды. Возврат уже разноспоровых в воду и связанная с этим деспециализация привели к упрощению строения (первый виток). При новом завоевании суши уже разноспоровыми растениями появились го-

лосеменные. Возврат голосеменных в водную среду и связанное с этим упрощение (второй виток спирали) привело при новом завоевании суши к возникновению цветковых растений, их адаптивной радиации и расцвету.

Вплотную к диалектическому толкованию эволюции подошел Госсан [21], последовательно применила диалектический материализм для толкования явлений эволюции цветковых Тамамшян [7].

Большая роль водной среды в эволюции высших растений может быть объяснена тем, что растения при возврате в воду освобождаются от груза специализаций, необходимых для жизни на суше, и, сохранив некоторые существенные прогрессивные черты своих предков, при обратном выходе на сушу получают возможность адаптивной радиации. Возможно, и дальнейшая эволюция уже цветковых растений будет лежать через приспособление некоторых из них к водной среде и революционному преобразованию при новом захвате суши.

Институт ботаники
АН АрмССР

Поступило 31.VII 1973 г.

ՊԱՎԵԼ Պ. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

ՋՐԱՇՈՒՆԱՆ ԵՎ ԵՐԵՆՈՒՄԻ ԲՈՒՅՈՒՆՆԵՐԻ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻԱՅԻՆ ԿՈՆԵՑԵՍԻՆԵՐԻ ԿՐԻՄԻՆԱԼԻՆԵՐԻ

Ա մ փ ո փ ո մ

Ջրաշուշանազգիների միաշաքիլավորների և երկշաքիլավորների հետ ունեցած նմանության հիման վրա բացահայտում է նրանց պրիմիտիվության հիպոթեզը:

Հենինյան սպիրալաձև զարգացման օրենքը, որ առաջին անգամ հետևողականորեն օգտագործել է Ս. Գ. Քամամշյանը՝ բարդաձևավորների էվոլյուցիայի բացատրման համար, օգտագործվել է նաև մեր կողմից բարձրակարգ բույսերի էվոլյուցիոն էտապների բացատրման և էվոլյուցիայի հիմնական ցիկլերի առանձնացման համար՝ այսինքն, ջրիմուռներից դեպի բարձր սպորավոր բույսերը, տարասպորավոր բույսերից, նրանց ջրային պայմաններին հարմարվելու միջոցով, դեպի մերկասերմերը, մերկասերմերից՝ գնետումի նախնիներից—ջրային բույսերի միջոցով, որոնք ջրաշուշանազգիների անմիջական նախնիներն են, դեպի ծածկասերմերը:

Ջրային միջավայրի այդպիսի դերը բարձրակարգ բույսերի էվոլյուցիայում բացատրվում է նրանով, որ բույսերը վերադառնալով դեպի ջրային միջավայրը դեսպեցիայիզացվում են և կրկին ցամաք դուրս գալու դեպքում, հնարավորություն է ստեղծվում ադապտիվ ռադիացիայի բռնկման:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабабян В. Ш. Биологический журнал Армении, 24, 6, 1971.
2. Виноградов И. С. Бюлл. МОИП, отд. биол. 52, 5, 1947.
3. Виноградов И. С. Проблемы ботаники, вып. 3, 1958.

4. Имс А. Морфология цветковых растений. 1964.
5. Кузнецов Н. И. Изв. Главнбот. сада РСФСР, 21, вып. 3, 1922.
6. Талшев В. И. Основы ботаники в общебиологическом изложении. 1909—11.
7. Тамашян С. Г. Тр. МОИП, 13:161—174, 1965.
8. Тахтаджян А. Л. Высшие растения, 1, 1956.
9. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966.
10. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.
11. Тихомиров В. Н. Тр. МОИП, 13:175—189, 1965.
12. Эсау К. Анатомия растений 1969.
13. Arber A. Water plants. A study of aquatic angiosperms. Camb., 1920.
14. Arber A. Biol. Rev., 12, 1937.
15. Bailey I. W. Arnold Arbor. Journ., 30, 1949.
16. Bessey C. E. Bot. Gaz., 24:145—178, 1897.
17. Carlquist S. Phytomorphology, 12, 1962.
18. Cheadle V. I. Phytomorphology, 3, 1953.
19. Corner E. J. H. Ann. Bot., 52, 1949.
20. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. New York, 1968.
21. Gaussen H. La notion de surevolution. Colloq. internat. Centre Nat. Année biol. 28, fasc. 1—2, 1952.
22. Johnson M. A. Phytomorphology, 1, 1951.
23. Hallier H. Archives Néerl., sér. 2, 1:146—234, 1912.
24. Leinfellner W. Österr. Bot. Z. 102:89—98, 1955.
25. Nemejc F. Acta Musei Nat. Prahae, 12b, 2—3, 1956.
26. Schaffner J. Quart. Rev. Biol. 9:129—160, 1934.
27. Thompson W. P. Bot. Gaz. 65:83—90, 1918.
28. Wettstein R. Handbuch der systemat. Botanik. 1—2, Wien, 1901—1908.