from Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. 6, vol. 5(3). Read G. B. 1975. Systematics and biology of polydorid species (Polychaeta: Spionidae) from Wellington Harbour. — J. Roy. Soc. New Zeland, vol. 5 (4).

Поступила в редакцию
04.05.83

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ., 1985, Т. 90, ВЫП. 1

УДК 582.342.2:575.86

О ВЕРОЯТНЫХ ПРЕДКАХ И ЭВОЛЮЦИИ ГАМЕТОФИТА АНДРЕЭЕВЫХ (ANDREAEACEAE, MUSCI)

В. Р. Филин

Подробный анализ предложенных в XX в. систем мхов позволил Л. И. Савич-Любицкой (1954) говорить о недостаточной разработанности филогенетической бриосистематики и прийти к выводу о том, что наиболее авторитетной из предложенных систем является система M. Fleischer (1919, 1920). За прошедшие годы ситуация мало изменилась. Как и 30 лет назад, в основе большинства предложенных с тех пор систем мхов (см. конспекты некоторых из систем у И. А. Miller, 1979) лежит выполненная M. Fleischer (1900—1922) обработка мировой бриофлоры. Свою систему M. Fleischer называл естественной, указывая при этом на то, что по возможности он строил ее на морфолого-филогенетической основе. По мнению A. J. E. Smith (1978, p. 4), внесшего в систему M. Fleischer некоторые модификации с тем, чтобы она была более естественной, «при почти полном отсутствии данных по генетике мхов и по ископаемым мхам любая классификация должна волей-неволей быть естественной и оставаться таковой, вероятно, до тех пор, пока не будут предложены новые методы прослеживания филогении». Но, думается, пессимизм A. J. E. Smith в отношении построения филогенетической системы мхов не оправдан, поскольку такие старые, классические методы выявления родственных связей организмов, как сравнительно-морфологический и онтогенетический, в бриологии далеко не исчерпали своих возможностей. Используя эти методы, а также привлекая данные по географии и экологии, можно еще много сделать для уяснения родственных связей разных групп мхов, в том числе и связей такой своеобразной группы, как андреэевые.

Монотипное семейство адреэевых (Andreaeaceae), составлявшее до недавнего времени монотипный же порядок Andreaeales [1], бриологи обычно выделяют в ранг подкласса в классе мхов и тем самым признают, что андреэевые как группа давно и резко обособились от основного ствола мхов, последующая эволюция которого не привела к появлению столь же систематически изолированной группы, как андреэевые. Изолированное положение адреэевых еще более подчеркнуто в системе, принятой в «Synopsis and classification of living organisms» (1982), где они рассматриваются как класс Andreaeopsida вместе с 4 другими классами (Hepaticopsida, Anthocerotopsida, Sphagnopsida, Bryopsida), составляющий отдел Bryophyta. Однако, оценивая накопившуюся к настоящему моменту совокупность данных по цитологии

[1] Сейчас в этот порядок включают и семейство Andreaeobryaceae, установленное для *Andreaeobryum macrosporum* gen. et sp. nov. (Steere, Murray, 1976).

и морфологии адреэевых (Филин, 1984), нельзя не заметить большого сходства андреэевых с бриевыми и не признать достаточно обоснованным вывод H. Robinson (1971) о том, что Andreaeales отличаются от остальных представителей подкласса Bryidae не более чем, например, Tetraphidales, почему H. Robinson и не считает целесообразным выделять подкласс Andreaeidae и включает андреэевые в качестве порядка в подкласс Bryidae.

Причину столь большого сходства андреэевых с бриевыми следует, конечно, искать в истории этих растений. К сожалению, палеоботаника приоткрыла перед нами отдельные страницы древней истории только некоторых бриевых, да и то преимущественно лишь тех, что жили в заболоченных местах и поэтому сохранились в ископаемой летописи (Нейбург, 1960; Jovet-Ast, 1967). Достоверные же остатки андреэевых из отложений более древних, чем четвертичные, не известны (Филин, 1984), хотя хорология современных видов андреэи (Andreaea Hedw.) свидетельствует в пользу того, что андреэевые как группа оформились уже к концу палеозоя (Miller, 1979, 1982). Отсутствие остатков андреэевых в древних отложениях можно в значительной степени объяснить особенностями экологии этих растений, обитающих в основном на скалах и камнях из изверженных или гранитных пород в холодных областях (в арктической, субарктической и антарктической зонах) высоких широт, а также у верхних пределов растительности в горах тропиков. Малые размеры тела, не имеющего одревесневших тканей и хорошо развитых кутикулярных покровов, делают маловероятным переход в ископаемое состояние растений, обитающих на валунах и скалах на низких гипсометрических уровнях, так как попадание остатков этих растений в фации, которые имеют возможность сохраниться в ископаемой летописи, сопряжено с сильным механическим разрушением остатков даже в тех районах, где низкие температуры и кислая среда ослабляют процесс разложения растительного материала. А макроостатки андреэевых, обитавших высоко в горах, согласно законам формирования геологической летописи (Ефремов, 1950), и подавно не имели шансов сохраниться в отложениях мезозоя и тем более палеозоя.

Попробуем реконструировать облик гаметофита предка этой группы, исходя из морфолого-экологических особенностей современных видов андреэи и критически используя при этом тот кодекс признаков примитивности и продвинутости, который разработан с целью решения некоторых вопросов систематики мхов (Miller, 1979).

Современные Andreaeceae — мелкие, многолетние, обычно однодомные радиально-симметричные верхоплодные мхи, образующие небольшие или обширные подушечки на поверхности камней, а в некоторых местах —- своеобразные «моховые мячики» (Magdefrau, 1982). Стебли прямостоячие, ветвящиеся. На поперечном срезе стебля можно выделить внешнее кольцо из нескольких слоев толстостенных непористых клеток и центральный тяж из толстостенных клеток, оболочки которых пронизаны многочисленными порами (Lorch, 1931). Листья в сухом состоянии, черепитчато налегая один на другой, плотно прижаты к стеблю, во влажном — оттопыренные. Листовая пластинка в очертании от овальной до ланцетной, часто серповидно изогнутая; большей частью пластинка однослойная и состоит из округлых или прямоугольных папиллозных или мамиллозных клеток; у некоторых видов есть двух- — многослойная жилка. Перечисленные выше особенности при современных взглядах на эволюцию мхов исключают происхождение Andreaeaceae от однолетних, обычно сильно редуциро-

ванных и специализированных верхоплодных, и тем более от многолетних бокоплодных мхов, но допускают возможность того, что предками андреэевых были более крупные, чем современные, виды андреэи, многолетние, по-видимому двудомные, радиально-симметричные верхоплодные мхи, образующие более или менее рыхлые коврики.

Андреэю относят к эктогидрическим мхам (Proctor, 1979), так как растение легко поглощает воду листьями и периферическими слоями стебля. H. Buch (1945, 1947), предложивший деление на экто-, мезо- и эндогидрические мхи, среди эктогидрических мхов выделял поллакаулофиты, эктогидрические гигрофиты и погруженные водные мхи. Согласно этой классификации, андреэю следует относить к поллакаулофитам, куда относят типичные пойкилогидрические мхи, часто впадающие в криптобиоз. Но примечательно, что поверхность стебля и листьев покрыта воском. Количество воска (в проценте от сухого веса побега) у *A. rupestris* Hewd. достигает 0,05 и сравнимо с таковым у таких типично эндогидрических мхов, как *Pogonatum aloides* (Hewd.) P. Beauv (0,08) и *P. urnigerum* (Hedw.) P. Beauv (Haas, 1982). Большая часть эктогидрических мхов бокоплодные. Напротив, почти все верхоплодные мхи и все без исключения нематодонтные — эндогидрические растения. Представляется маловероятным, что андреэевые произошли от узкоспециализированных в отношении субстрата эктогидрических верхоплодных мхов. Скорее всего, предками андреэевых были более, чем андреэя, эвритопные по отношению к субстрату эндогидрические мхи, т. е. мхи с хорошо развитой «корневой системой» в виде обильных ризоидов на погруженном в субстрат участке стебля, с хорошо развитой водопроводящей системой, по крайней мере с центральным тяжем и стереомом, который, как показали S. Trachlenberg и E. Zamski (1979), активно апопластически проводит воду. Эти мхи должны были обладать способностью вырабатывать воска, защищающие надземные части от иссушения.

Если учесть, что многие главные систематические группы мхов в своем происхождении связаны с Гондваной и что реликтовые типы этих групп приурочены к районам с прохладным или холодным океаническим или субокеаническим климатом (Miller, 1982), представляется вероятным, что предки андреэевых обитали в холодных или прохладных мезофитных горных районах Гондваны или Пангеи на мелкоземистых, в основном минеральных и иногда слегка подсыхаемых субстратах. Такие растения, изменяясь, могли поставлять материал для отбора, в результате которого возникли растения, приспособленные к жизни на периодически смачиваемой водой каменистой поверхности.

С целью проверки приведенной выше реконструкции предполагаемых предков андреэевых и получения дополнительных сведений об их строении (отчасти и экологии) воспользуемся результатами сравнения данных по морфологии Andreaeaceae с данными по морфологии политриховых (Polytrichaceae).

Современные политриховые, в пределах которых насчитывают около 20 родов (Vitt, 1982), преимущественно крупные, многолетние, большей частью двудомные радиально-симметричные верхоплодные мхи. Эти нередко пионерные растения или встречаются в виде одиночных побегов или, чаще, формируют высокие или низкие коврики независимо от степени обводненности субстрата (Schofield, 1981; Magdefrau, 1982). Стебли простые или с немногочисленными ветвями, изредка древовидные. У некоторых родов стебли отходят от подземного корневища. В стебле многих родов есть специализированные проводящие элементы — гидроиды и лептоиды (составляющие в совокупности со-

ответственно гидром и лептом), а также толстостенные не столько, видимо, механические, сколько водопроводящие клетки, составляющие в своей совокупности стереом; эти же элементы могут входить в состав настоящих листовых следов. Листья с прижатыми к стеблю гиалиновым влагалищным основанием и ланцетной до шиловидной обычно зубчатой по краю пластинкой, прилегающей к стеблю, а иногда и курчавой в сухом состоянии, и отстоящей от него, --во влажном. Листья с хорошо развитой многослойной жилкой, на верхней стороне которой у большинства родов располагаются пластинчатые выросты — ламеллы; остальная (помимо жилки) часть пластинки одно- или двуслойная, состоящая обычно из более или менее изодиаметрических гладких (редко папиллозных) клеток.

Сторонники риниофитовой гипотезы происхождения мохообразных во многих свойственных политриховым особенностях строения видят доказательства происхождения этих мхов от риниофитовых. Весьма существенным аргументом в пользу такого предположения считают наличие у политриховых гидроидов и лептоидов, возникших, как полагают, при редукции трахеид и ситовидных элементов риниофитовых предков. Обоснованная критика риниофитовой гипотезы происхождения мохообразных дана К. И. Мейером (1958) и Д. К. Зеровым (1972). D. C. Scheirer (1980), много лет изучавший проводящую систему политриховых, не считает возможным происхождение гидроидов и лептоидов от трахеид и ситовидных элементов в результате регрессивной эволюции и склонен рассматривать первые как пример ретенции признаков предковой группы всех высших растений - Prototracheophyta. Не имея здесь целью дискутировать по этому вопросу, отмечу лишь, что мне представляется маловероятным происхождение мохообразных от риниофитовых; мохообразные произошли от нитчатых зеленых водорослей с гаплоидным типом развития, давших начало и другим высшим растениям. Я полагаю, что гидроиды и лептоиды некоторых архаичных политриховых представляют собой результат длительной, протекавшей на протяжении палеозоя и мезозоя прогрессивной эволюции. Последовавшая за расколом Гондваны массовая дивергенция политриховых (Smith, 1972) в ряде случаев сопровождалась редукцией листа и стебля. Но факты редукции в пределах Poiytrichidae не дают еще оснований считать, что предки всех мхов обладали столь же хорошо развитой проводящей системой, которая характерна для некоторых политриховых.

По сравнению с другими мхами представители архаичных родов и видов политриховых обладают наиболее «растянутым» ходом онтогенеза. По-видимому, эволюция таких таксонов происходила путем изменения конечных стадий эмбрионального развития отдельных органов. P. F. Waring (1978) считает, что детерминированные органы и структуры растений до некоторой степени аналогичны в своем развитии целому организму животного, а потому модели, выработанные при изучении эволюции животных, можно использовать для описания хода эволюции и растений. В таком случае мы можем говорить о том, что эволюция многих органов архаичных таксонов политриховых шла по типу анаболии. Согласно А. Н. Северцову (1939), в онтогенезе представителей группы, эволюция которых протекала таким образом, имеет место явление рекапитуляции признаков конечных стадий морфогенеза предков данной группы. Таким образом, анализ онтогенеза политриховых может помочь воссоздать черты строения предковых типов этих мхов с большой полнотой. Придерживаясь монофилии в вопросе происхождения мхов, мы должны признать, что, имея представление о

предках политриховых, можно в определенной степени судить и о предках андреэевых, а сравнивая особенности строения этих предков с данными по морфологии андреэевых, мы соответственно можем уточнить и способы эволюции организмов, составивших в конце концов семейство Andreaeaceae. Рассмотрим лишь существенные для понимания общих закономерностей эволюции андреэевых особенности морфологии вегетативных органов гаметофита политриховых и андреэевых. Многие из них давно известны и вошли в основные руководства и сводки по архегониальным растениям (Ростовцев, 1913; Савич-Любицкая, 1954; Campbell, 1918; Ruhland, 1924; Goebel, 1930; Lorch, 1931; Van der Wijk, 1932; Bower, 1935).

Прорастание спор и развитие и строение протонемы. Политриховые, как и большинство мхов, являются экзоспорическими растениями. При прорастании споры политриховых экзина в области апертуры лопается и протопласт, одетый интиной, слегка выпячивается в этой области. На этом первом, наиболее уязвимом этапе развития протопласт тронувшегося в рост гаметофита защищен от иссушающего воздействия внешней среды частично экзиной, а частично слизевым колпачком, возникающим из линзовидного утолщения интины апертурной области и прикрывающим кончик проростковой трубочки (Olesen, Mogensen, 1978). Через 1,5—2 ч после набухания спор *Polytrichutn commune* Hedw. в их хлоропластах появляется крахмал (Karimen, 1972). В результате последовательных делений из споры возникает протонема. Протонему политриховых относят к типу Funaria (Nishida, 1978). Это ветвящаяся интеркалярно протонема, первый ризоид которой образуется из споры и нити которой обладают апикальными клетками. По сравнению с другими типами нитчатой протонемы протонема политриховых наиболее дифференцирована, обладая гетеротрихальной структурой. В ней выделяют обычно возвышающиеся над субстратом зеленые нити (хлоронему), стелющиеся по субстрату и способные переносить неблагоприятные условия бурые (каулонему) и проникающие в почву бесцветные (ризоиды). Почки с инициальными клетками, дающими начало олиственным побегам (гаметофорам), появляются на кауломеме, реже в основании ветвей хлоронемы (Alssopp, Mitra, 1956; Chopra, Sharma, 1958, 1959; Chopra, Bhandari, 1959; Nishida, 1978). Ветвление протонемы можно рассматривать как приспособление к активному поиску благоприятных для роста гаметофита микрониш. У некоторых политриховых отмечено образование своеобразных канатов из ризоидов; эти канаты стабилизируют субстрат, а появление на них почек ведет к разрастанию клона.

Андреэя — представитель немногочисленной группы эндоспорических мхов, первые этапы развития многоклеточного гаметофита которых протекают в пределах, ограниченных оболочкой споры. Еще находящиеся в коробочке спорогония зрелые споры андреэи содержат многочисленные капельки жира и несколько хлоропластов с зернами крахмала (Филина, Филин, 1984) и, кажется, находятся в большей по сравнению с *Polytrichum* готовности к следующему за спорогенезом этапу жизненного цикла — к этапу развития многоклеточного гаметофита. Споры андреэи прорастают после того, как они высыплются из коробочки. В результате нескольких последовательных делений из протопласта споры, не покидающего пределы спородермы, образуется многоклеточное тельце, надежно защищенное от возможных колебаний влажности на поверхности камней сложно устроенной спородермой. По-видимому, эта экзина способна не только адсорбировать и удерживать влагу, но и выполнять гармомегатную функцию.

Развивающийся в пределах спородермы гаметофит, временами, возможно, впадающий в криптобиоз, постепенно накапливает питательные вещества. Вероятно, при наступлении благоприятных условий, достаточно длительного увлажнения скальной поверхности спородерма лопается и первичное шаровидное тельце дает начало более крупному и более многоклеточному (насчитывающему до 25 клеток — Nishida, 1971) телу или сразу же, прорастая, образует сложно устроенную протонему, обладающую, по выражению F. O. Bower (1935), признаками Протея — мифического персонажа, способного менять свой облик. Эта протонема, выделяемая Y. Nishida (1978) в особый *Andreaea* тип, представляет собой структуру, в которой можно выделить массивные, пластинчатые и нитевидные участки. От плотно прижатой к скальной поверхности разветвленной зеленой пластинчатой части в микротрещины отходят ризоиды, а вверх — зеленые пластинчатые (листоподобные) и древовидные образования, покрывающиеся восковым налетом. Почки с апикальными клетками гаметофоров могут возникать и на шаровидном теле, и на пластинчатых выростах (Nishida, 1971).

G. S. Mogensen (1981) считает, что одноклеточные споры мхов произошли от многоклеточных вследствие блокировки ядерного цикла. Преобладание у большинства мхов, в том числе и у явно архаичных таксонов, одноклеточных спор и то, что споры всех изученных в этом отношении мхов в начале своего развития содержат одну пластиду (Brown, Lemmon, 1980), свидетельствует скорее в пользу того, что исходным типом спор у мхов были как раз одноклеточные споры, а многоклеточные споры (точнее, диаспоры) возникли у некоторых растений в результате приспособления к жизни на периодически смачиваемых водой субстратах. Споры андреэи можно считать связующим звеном между одноклеточными спорами экзоспорических мхов и выпадающими из коробочки спорогония многоклеточными гаметофитами (диаспорами) таких живущих на коре деревьев и, реже, на камнях мхов, как представители Dichemonaceae и Drummondia Hook. (Orthothrichaceae).

Число клеток протонемы политриховых возрастает в арифметической прогрессии, а число клеток не покидающего пределы спородермы гаметофита андреэи, судя по ориентации разделяющих эти клетки перегородок,— скорее в геометрической. Принимая во внимание протяженность тела, можно говорить о том, что большая часть протонемы политриховых одномерна и лишь при формировании почек, дающих начало гаметофорам, возникают двух-, а затем почти сразу же трехмерные структуры. У андреэи уже в пределах спородермы гаметофит приобретает трехмерную структуру, на которой (во всяком случае у *A. rupestris* var. *fauriei,* а возможно и у других таксонов) сразу же может возникнуть почка, дающая начало гаметофору. Если учесть, что основное назначение протонемы — образование гаметофора, то, сравнивая протонемы политриховых и андреэевых, по-видимому, можно говорить об акселерации развития протонемы в той ветви эволюции, которая привела к появлению андреэевых. Одним из факторов, способствующих этой акселерации, возможно, была усиленная инсоляция в горах.

Примеры ускоренного развития гаметофита можно найти не только у мхов, но и у мохообразных в широком смысле и папоротникообразных в широком смысле, но там, как правило, быстрый переход от одномерной структуры к двухмерной сопряжен с последующей, иногда весьма длительной ретенцией двухмерной структуры (например, протонема *Sphagnum, Tetraphis,* заростки большинства лептоспорангиатных папоротников). Образование почек гаметофоров непосредст-

венно на шаровидном теле у *A. r.* var. *fauriei* (Nishida, 1971) являет собой пример крайней акселерации развития той фазы жизненного цикла моховидных, которая получила название юношеской фазы (Лазаренко, 1978); нитевидная стадия развития протонемы у андреэи полностью утеряна. Отрастание от шаровидного тела андреэи после разрыва спородермы пластинчатых структур вряд ли следует считать примером своеобразной гетерохронии признака предковой формы; сходство между пластинчатыми частями протонемы андреэи и пластинчатыми протонемами других мхов чисто внешнее и незначительное (очевидно, конвергентное сходство). Пластинчатые и древовидные, покрывающиеся восковым налетом части протонемы андреэи следует считать примером появления новообразований, способствующих возникновению многочисленных гаметофоров из одной споры при попадании ее в экологически оптимальные для роста протонемы микрониши на такой в целом «негостеприимной» территории, каковой является поверхность скал.

Становление анатомической структуры стебля. Стебель большинства мхов, в том числе политриховых и андреэи, нарастает в высоту благодаря деятельности тетраэдрической апикальной клетки, отделяющей последовательно по обращенным внутрь стебля трем граням сегменты. Периклинальная перегородка делит каждый из сегментов на две клетки — внешнюю и внутреннюю. Дальнейшие деления и дифференцировка производных этих клеток приводят к появлению листа и образованию стебля, в котором можно выделить разные зоны или ткани (таблица).

Происхождение зон и тканей в стебле мхов (по I. Kawai и K. Tkeda, 1970, с изменениями)

Источник дифференцировки		Типы анатомической структуры стебля				
		I	II	Ш	IV	V
Сегмент, отделяемый апикальной клеткой	наружная клетка	внешнее кольцо	эпидермис кора	эпидермис кора эндодерма	эпидермис кора эндодерма	эпидермис кора эндодерма
	внутренняя клетка	центральный тяж	центральный тяж	центральный тяж	лептом гадром	лептом гидром стереом

Андреэя обладает стеблем I типа: на поперечном срезе один — три слоя периферических клеток цветом и строением отличаются от клеток центральной части стебля (Lorch, 1931; Kawai, Ikeda, 1970). Стебли политриховых обладают структурой IV и V типов, стебли других эндогидрических мхов — II и III типов. К сожалению, процесс становления анатомической структуры стебля в ходе онтогенеза гаметофора недостаточно изучен, но имеющиеся данные позволяют утверждать, что структура более высокого (согласно нумерации) типа возникает не сразу и что в основании стебля, развивающегося из почки гаметофора, структура более простая. По-видимому, представленный в таблице ряд отражает имеющий место в онтогенезе процесс усложнения структуры стебля. Андреэя в таком случае обладает стеблем наиболее генерализованного типа. Представляется вероятным, что эктогидрический гаметофор современных андреэевых — это приступивший к формированию половых органов на ранних стадиях своего развития гаметофор эндогидрических предков андреэевых.

Развитие листа. У всех изученных к настоящему времени представителей бриевых, а также сфагновых лист нарастает благодаря деятельности верхушечной клетки, отделяющей поочередно сегменты по двум своим граням, обращенным к основанию листа. Деления сегментов и их производных перегородками, проходящими перпендикулярно поверхности зачатка листа, и рост возникающих клеток ведут к. расширению и удлинению зачатка, а затем и листа. Периклинальные деления медианных клеток в зачатке листа политриховых ведут к образованию средней жилки, а затем и ламелл (Chopra, Sharma, 1958, 19Б9; Chopra, Bhandari, 1959). Первые листья в основании стебля *Oligotrichum* Lam. et DC. (Sainsbury, 1955; Chopra, Sharma, 1959) и, вероятно, многих других родов политриховых представляют собой однослойные пластинки без жилок.

Вегетативные листья гаметофора андреэи обладают апикальной клеткой, форма которой приближается к полушарию. Эта клетка отделяет сегмент по грани, обращенной к основанию листового зачатка. Последующие деления сегмента и его производных и их рост ведут к расширению и удлинению зачатка листа (а у видов, обладающих средней жилкой, и к утолщению медианной области зачатка). Однослойные листья андреэи сходны с первыми, ювенильными листьями *Oligotrichum,* а если иметь в виду известный морфогенетический ряд (апикальная клетка с одной гранью, апикальная клетка с двумя гранями, тетраэдрическая апикальная клетка), отражающий эволюцию апикальной клетки и проявляющийся в развитии гаметофитов многих споровых, следует признать, что и способ развития листа у андреэи по сравнению с политриховыми и другими мхами более простой. Чтобы решить, имеем ли мы дело с примитивным или упрощенным типом развития, необходимо обратиться к листьям, защищающим наиболее важные для жизни вида, а следовательно, и наиболее консервативные структуры — гаметангии. Перихециальные листья некоторых видов андреэи нарастают с помощью двусторонней апикальной клетки (Ruhland, 1924). Поэтому однослойные нарастающие с помощью обладающей одной гранью апикальной клетки листья многих видов андреэи можно рассматривать как пример преждевременного созревания органа, когда даже его апикальная клетка не приобрела строения, свойственного апикальной клетке предковых форм.

Приведенные выше объяснения некоторых особенностей морфологии гаметофита андреэевых находят себе подкрепление с позиций эволюционной экологии. Для местообитаний, к которым приурочены современные андреэевые и к которым должны были приспособиться их предки, характерен «конкурентный вакуум», им также свойственны нестабильные температурный режим и режимы освещения, водоснабжения, минерального питания. Резкие, обычно непредсказуемые колебания этих экологических факторов, достигающих в ряде случаев своих крайних значений, могут иногда приводить к катастрофической и не зависимой от плотности популяции смертности особей. Но такие условия, как известно (Пианка, 1981), благоприятствуют r-отбору, который, как показал S. J. Gould (1977), тесно сопряжен с прогенезом, т. е. с ведущим к педоморфозу преждевременным созреванием организма, находящегося еще в ювенильном состоянии. Используя предложенную и разработанную на зоологическом материале S. J. Gould модель, современные виды андреэи можно назвать прогенетическими карликами. Эти растения возникли от более крупных и сложно устроенных предков под воздействием /'-отбора в горных условиях. Им свойственны сочетание взрослых, ювенильных и про-

межуточных признаков предковых форм и известная простота организации, связанная с уменьшением объема тела. Автор считает возможным рассматривать андреэевые в качестве одного из классов (Andreaeopsida) надкласса Bryophytoideae подотдела Bryophytina (подотделы Bryophytina и Tracheophytina автор включает в отдел Embryophyta надотдела Chlorochromatae). Судя по особенностям строения гаметофита и спорофита, прогенез сыграл большую роль в эволюции не только андреэевых, но и других крупных таксонов Bryophytina, таких, например, как Anthocerotopsida, Metzgeriidae, Marchantiopsida, Sphagnopsida, Buxbaumiopsida.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1. Захоронение наземных фаун в палеозое. — Тр. Палеонтол. ин-та, т. 24. Зеров Д. К. 1972. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев. Лазаренко А. С. 1978. Протонема, юношеская фаза развития моховидных. — В кн.: Жизнь растений, т. 4. М. Мейер К. И. 1958. Морфогения высших растений. М. Нейбург М. Ф. 1960. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. — Тр. Геол. ин-та, вып. 19. Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М. Ростовцев С. И. 1913. Морфология и систематика печеночников и мхов. М. Савич-Любицкая Л. И. 1954. Андреевые и бриевые мхи. Общая часть. — В кн.: Флора споров. растений СССР, т. 3. М.—Л. Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л. Филин В. Р. 1984. О положении Andreaeaceae Lindb. в системах мхов и родственных отношениях этого семейства. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 89, вып. 6. Филина Н. И., Филин В. Р. 1984. Развитие и строение спородермы у *Andreaea rupestris* Hedw. (Andreaeaceae, Musci). — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 89, вып. 3. Allsop A., Mitra G. C. 1956. The heterotrichous habit in the protonema of the Bryales. — Nature, vol. 178, N 541. Bower F. O. 1935. Primitive land plants. London. Brown R. C, Lemmon B. E. 1980 (1981). Ultrastructural aspects of chloroplast development in spores of the moss *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. — Bryologist, vol. 83, N 4. Buch H. 1945. Uber die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. I. — Soc. Sci. Fennica Commentat. Biol., t. 9, N 16. Buch H. 1947. Ober die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. II. — Soc. Sci. Fennica Commentat Biol., t. 9, N 20. Campbell D. H. 1918. Mosses and ferns. N. Y. Chopra R. S., Bhandari N. N. 1959. Cytomorphological studies of genus *Atrichum* Palis. — Res. Bull. Panjab Univ. N. S.; vol. 10. Chopra R. S., Sharma P. D. 1958. Cytomorphology of the genus *Pogonatum* Palis. — Phytomorphology, vol. 8, N 1/2. Chopra R. S., Sharma P. D. 1959. Cytomorphological studies of *Oligotrichum* Lam. et DeCand. — J. Indian Bot. Soc, vol. 38, N 3. Fleischer M. 1900—1922. Die Musci der Flora von Buitenzorg, Bd 1—4. Leiden. Fleischer M. 1919. Natiirliches System der Bryales. — In: A. Engler und E. Gilg. Syllabus der Pflanzenfamilien, 8 Auf. Berlin. Fleischer M. 1920. Natiirliches System der Laubmoose. — Hedwigia, Bd 61. Goebel K. 1930. Organographie der Pflanzen, t. 2, 3 Auf. Jena. Gould S. J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Cambridge—London. Haas K. 1982. Surface wax of *Andreaea* and *Pogonatum* species.— Phytochemistry, vol. 21, N 3. Jovet-Ast S. 1967. Bryophyta. — In: Traite de paleobotanique, t. 2. Paris. Karunen P. 1972. Studies on moss spores. 1. The triglycerides of *Polytrichum commune* spores and their mobilization and degradation in relation to the germination phases. — Tarun Yliopiston julk. Ser. A, vol. 2, N 51. Kawai I., Ikeda K. 1970. Systematic studies on the conduting tissue of the gametophyte in Musci. (1). On the affinity regarding the conduting tissue of the system in some species of Polytrichaceae. — Sci. Rep. Kanazawa Univ., vol. 15, N 2. Lorch W. 1931. Anatomie der Laubmoose. — Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd 8. H. 1. Berlin. Magdefrau K- 1982. Life-forms of Bryophytes. — In: Bryophyte ecology. London—N. Y. Miller H. A. 1979. The phylogeny and distribution of the Musci. — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec, vol. 14. London. Miller H. A. 1982. Bryophyte evolution and geography. — Biol. J. Linn. Soc, vol. 18, N 2. Mogensen G. S. 1981. The biological significance of morphological characters in Bryophytes: the spore. — Bryologist, vol. 84, N 2. Nishida Y. 1971. Studies on the formation of the protonema and the leafy shoot in *Andreaea rupestris* var. *fauriei*. — Bot. Mag. Tokyo, vol. 84, N 993. Nishida Y. 1978. Studies on the sporeling types in mosses. — J. Hattori bot. lab., N 44. Olesen P., Mogensen G. S. 1978. Ultrastructure hystochemistry and notes on germination stages of spores in selected mosses. — Bryologist, vol. 81, N 4. Proctor M. C F. 1979. Structure and eco-physiological adaptation in Bryophyta. — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec, vol. 14. London. Robin-

son H. 1971. A revised classification for the orders and families of mosses. — Phytologia, vol. 21, N 5. Ruhland W. 1924. Musci. — In: A. Engler und K. Prantl. Die natiirlichen Pflanzenfamilien, Bd 10, H. 1. Leipzig. Sainsbury G. O. K. 1955. A handbook of the New Zealand mosses. — Bull. Roy. Soc, N. Z., N 5. Scheirer D. C. 1980. Differentiation of bryophyte conducting tissues structure and histochemistry. — Bull. Torrey Bot. Club., vol. 107, N 3. Schofield W. B. 1981. Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte. — Bryologist, vol. 84. N 2. Smith A. J. E. 1978. The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge. Smith G. L. 1972. Continental drift and the distribution of Polytrichaceae. — J. Hattori bot. lab., N 35. Smith G. M. 1938. Cryptogamic botany, vol. 2. Bryophytes and pteridophytes. N. Y., London. Steere W. C, Murray B. M. 1976. *Andreaeobryum macrosporum,* a new genus and species of Musci from Northern Alaska and Canada. — Phytologia, vol. 33, N 6. Synopsis and classification of living organisms. Vol. I. 1982. N. Y. Trachtenberg S., Zamski E. 1979. The apoplastic conduction of water in *Polytrichum juniperinum* Willd. gametophytes. — New Phytologist, vol. 83, N 1. Van der Wjik R. 1932. Morphologie und Anatomie der Musci. — In: Manual of Bryology (Ed. Fr. Verdoorn). Hague. Vitt D. H. 1982. Bryopsida. — In: Synopsis and classification of living organisms, vol. 1. N. Y. Waring P. F. 1978. Determination in plant development. — Bot. Mag. Tokyo, Spec. Issue, vol. 1.

Поступила в редакцию
26.06.84

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ., 1985, Т. 90, ВЫП. 1

УДК 581.524.444

СТРУКТУРА, ФИТОМАССА И ПРОДУКТИВНОСТЬ АЛЬПИЙСКИХ ЛИШАЙНИКОВЫХ ПУСТОШЕЙ[1]

В. Г. Онипченко

Альпийские лишайниковые пустоши — типичные автономные сообщества альпийского пояса Кавказа и других горных систем Евразии и Северной Америки (Шифферс, 1960; Виелголаски, 1973; Bliss, 1966; и др.). Они имеют важное водоохранное и противоэрозионное значение, служат летними пастбищами домашних и диких копытных, а также почти единственными зимними пастбищами диких копытных в альпийском поясе, кормовая емкость которых является лимитирующим фактором численности последних (Котов, 1968). Доступность пустошей для питания животных в зимнее время связана с их расположением на наветренных гребнях и склонах, где снежный покров маломощен или отсутствует.

В задачи настоящей работы входило определение запасов фитомассы и величины годичной продукции лишайниковых пустошей, изучение их вертикальной и горизонтальной структуры, а также проведение ряда экспериментов с целью выяснения механизмов, определяющих эту структуру. Работа выполнена в составе Комплексной экспедиции Московского университета по изучению биологической продуктивности природных зон СССР при постоянном содействии многих ее участников. Стационарные площади располагаются на северо-восточном отроге хр. Малая Хатипара на абсолютной высоте 2700 м (Северный Кавказ, Тебердинский заповедник). Исследования проводили на двух контрастных вариантах лишайниковых пустошей с доминированием *Celraria islandica,* охватывающих большую часть диапазона их природной изменчивости: на пологом (5°) гребне юго-запад-

[1] Доложено на совместном заседании секции ботаники и биогеоценологии МОИП 7 декабря 1983 г.