

Origin of phytocenoses and their life and age conditions on the degree of the substratum mobility and of the nature of its movements has been revealed. The types of biological and morphological organization of phytocenoses and their correlation with the strategy of cenopopulations and the regime of cenotical isolation at different stages of psammogenic succession have been determined. The grounds have been found for criteria that make it possible to interpret certain psammogenic phytocenotic (landscape) lines as genetic lines.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1987. Т. 92, ВЫП. 6

УДК 582.5/9

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ И «ГИПНОЗ ЦВЕТКА»<sup>1</sup>

*В. Н. Тихомиров*

Происхождение покрытосеменных, или цветковых, растений (Angiospermae, Anthophyta, Magnoliophyta) традиционно считается одним из труднейших вопросов филогении растительного царства. Это та самая «отвратительная тайна» Ч. Дарвина, которая остается неразрешенной и в наши дни. Не будет преувеличением сказать, что сегодня мы вряд ли ближе к ее решению, чем в начале столетия. В 50-х годах Б. М. Козо-Полянский писал, что не известны ни предок цветковых растений, ни конкретный орган, исторически исходный для цветка, ни геологическое время возникновения цветковых и цветка, ни место, ни условия этого возникновения. Спустя двадцать с лишним лет по существу то же самое повторил G. L. Stebbins (1974, цит. по: Мейен, 1986. С. 291): «К сожалению, несмотря на многочисленные открытия новых ископаемых, обширные исследования современных семенных растений и тему новых теорий, тайна все еще существует. Ее постоянство проявляется главным образом из-за обескураживающего факта: ископаемые остатки каких-либо растений, которые могли бы дать правдоподобные связующие звенья между покрытосеменными и любой иной группой сосудистых растений, все еще полностью отсутствуют. Поэтому мы должны целиком опираться на дедукции и умозаключения». Сам С. В. Мейен (1986. С. 291) вынужден констатировать, что «за прошедшие с тех пор годы (т. е. со времени, к которому относится приведенное выше высказывание Stebbins. — В. Т.) ничего не изменилось, хотя о древнейших покрытосеменных конца раннего — начала позднего мела стало известно несравненно больше».

Обсуждать проблему происхождения покрытосеменных можно по-разному: морфолог выясняет или пытается выяснить, как сформировались в ряду от предполагаемых предков к потомкам те или иные структуры (это наиболее распространенный, традиционный путь анализа); палеоботанику важно проследить, как сменялись типы строения во времени и можно ли связать их между собой (эта задача также решается преимущественно в рамках морфологии, но на ископаемом материале); биогеограф стремится выяснить, в каком районе Земли могли возникнуть первые покрытосеменные, каковы были наиболее вероятные пути их расселения и завоевания ими пространства суши... Существуют и другие подходы. Но на все полученные в различных областях науки данные необходимо взглянуть с позиций систематика-эволюциониста, поскольку в конечном счете все наши знания о таксо-

<sup>1</sup> Доложено на VII Московском совещании по филогении растений 23 декабря 1986 г.

нах, ныне живущих и вымерших, и о связях между ними должны быть представлены в виде системы, которая одна только синтезирует бесчисленное множество на первый взгляд вроде бы разрозненных и малозначительных фактов, добываемых разными разделами биологии.

Цель систематика-филогенетика — построение естественной филогенетической системы организмов, которая должна отразить то, что мы знаем на сегодняшний день, те факты, которыми располагаем. При построении системы возможны и необходимы гипотезы, но гипотезы, применяемые в разумных пределах, допускающие оговорки и не связывающие творческую мысль, не обязывающие укладывать все разнообразие фактов в прокрустово ложе господствующей парадигмы и порождаемых ею концепций. Принципиально важно, что в системе необходимо объективно отразить не только знание, но и незнание тех или иных моментов, не прикрывая незнание умозрительными построениями и фактическими натяжками; это диктуется как тезисом об учете при построении системы всех известных на данный момент фактов, так и требованием строгого соблюдения научной логики.

Между тем — по крайней мере в морфологии и систематике — нередко приходится сталкиваться со своеобразным «гипнозом названий». Бывает, что новый термин или название, выражающее определенное понятие, представляет собой шаг вперед, увлекает за собой исследователей, ведет к расшатыванию закореневших построений и устаревших взглядов. Так было в морфологии растений с введением термина «телом», в систематике — с установлением во времена К. Линнея понятия о виде; огромное революционизирующее воздействие на умы и на пути развития науки оказало введение В. И. Вернадским понятия о биосфере и ноосфере и т. д. Часто, однако, гипнотическое влияние названий или терминов бывает порождено прошлым науки, неспособностью или нежеланием критически переосмыслить, переоценить тот или иной термин или положение. В таких случаях возникает опасность застоя, поисков решения несуществующих, надуманных проблем, причем решений, подчас идеалистических по существу, ибо «вначале было слово...», отступить от которого уже нельзя.

В нашем случае такими гипнотическими названиями оказались «Angiospermae» Lindl., «Anthophyta» A. Br., «Gymnosciatae» Gorosh. Все они близки по смыслу. По сути дела, мы сталкиваемся здесь с ситуацией, когда в название группы включается один признак (цветок, важнейшей особенностью которого признается наличие завязи либо гинецея); считается или подразумевается, что это наиболее существенный признак данной группы растений. И вполне естественно сложилось традиционное представление, будто понять (объяснить) возникновение цветка — это и значит понять происхождение цветковых растений. Красноречиво заглавие одной из принципиально важных работ Б. М. Козо-Полянского (1950) — «Происхождение цветка и типа цветковых растений». По существу до сих пор никто не расчленил достаточно четко эти две разные методологические проблемы, что на практике приводит к подмене задач. Между тем, по нашему убеждению, выяснение происхождения цветка как морфологической структуры и цветковых растений как таксона — задачи из разных областей, не связанные между собой неразрывно.

Снова подчеркиваем, что во всех этих названиях — «покрытосеменные», «цветковые», «пестичные» — отражена только одна из особенностей этого отдела (или, может быть, правильнее — подотдела или даже класса, но это в данном случае значения не имеет), а еще точнее — бросающийся в глаза внешний признак: наличие замкнутой

завязи, внутри которой развиваются семяпочки. Но это действительно лишь внешний признак! Разнообразные способы «укрытия» или защиты семяпочек или мегаспорангиев встречаются и у многих Pteridophyta в широком понимании и среди Gymnospermae. Самим по себе фактом укрытия семяпочек Angiospermae, следовательно, качественно не отличаются от некоторых других групп высших растений.

Можно возразить, что сходство здесь чисто конвергентное. Так обычно и делают, и в общем это совершенно справедливо, но чтобы данный аргумент «прозвучал», нужно сначала с непреложностью доказать, что завязи всех Angiospermae гомологичны между собой. Этот тезис постулируется, но отнюдь не может считаться безоговорочно доказанным.

Но это лишь одна сторона дела. Группа, которую мы называем «покрытосеменными», или «цветковыми», представляет собой целостный, монофилетический по происхождению таксон<sup>2</sup>. Он, как и все таксоны, характеризуется не каким-то одним признаком, а их совокупностью, но все же среди них можно выделить главные. Главными же признаками крупных таксонов высших растений со времен В. Гофмейстера считаются ключевые, принципиальные особенности жизненного цикла.

В данном случае, применительно к покрытосеменным, таким признаком нужно считать, во-первых, крайнюю редукцию полового поколения. С этой редукцией связано упрощенное и однотипное строение мужского гаметофита, образующего при попадании на семяпочку пыльцевую трубку. Женский гаметофит в виде зародышевого мешка; в деталях он может развиваться по-разному у разных таксонов, и даже у одного вида могут встречаться одновременно 2—3 типа зародышевого мешка, но существенно, что зародышевый мешок развивается из мегаспоры и не образует ткань (в отличие от женского гаметофита голосеменных, представляющего собой достаточно массивное тканевое образование). У покрытосеменных нет типичных для остальных высших растений архегониев или, по крайней мере, они настолько редуцированы, что их трудно «опознать», и отсюда непрекращающиеся споры о том, что же, собственно, можно считать гомологами архегониев. Далее, важнейшая особенность покрытосеменных — двойное оплодотворение, отмеченное даже среди форм, у которых преобладает апомиксис (возможно, как остаточное явление) (см., например: Глазунова, 1977). Наконец, полиплоидный эндосперм, возникающий как «сестринское» образование по отношению к зародышу.

Все это объективные факты, которые хорошо известны и которые, вместе взятые, и образуют совокупность основных признаков покрытосеменных как таксона. Может быть, некоторые из этих признаков (или, возможно, даже все) имеют количественный характер, но все они, строго говоря, могли возникнуть до появления завязи и вообще цветка. Таким образом, если стремиться отразить в названии таксона его определяющий признак, то покрытосеменные можно было бы с гораздо большим основанием назвать не Angiospermae и не Antho-

<sup>2</sup> Утверждение о монофилетизме покрытосеменных тоже принадлежит к числу гипотез, вызывающих споры и породивших обширнейшую литературу. Однако в филогенетической систематике возможны только два решения: если группа монофилетична по происхождению, то она может считаться таксоном, если же она объединяет формы, возникшие разными путями от разных предков, ее следует расчленить на такое число таксонов равного ранга, которое соответствует числу охватываемых ею эволюционных ветвей. С нашей точки зрения, которую мы неоднократно высказывали, таксон филогенетической системы не может быть полифилетичным по происхождению. (Тихомиров, 1965, 1972, 1985).



phyta, a Diplofescundatiophyta, хотя объективно нужды в этом, конечно, нет.

Вполне логично предположение (уже не раз высказывавшееся), что среди ископаемых остатков, определяемых ныне как разрозненные остатки голосеменных, во множестве уже скрываются «покрытосеменные», но по внешним своим особенностям еще не достигшие стадии «покрытосемянности», еще не образовавшие цветков. «Геологическая летопись не могла не запечатлеть предков покрытосеменных растений, мы их просто еще не опознали» (Красилов, 1975. С. 100).

Следующий важный вопрос: что такое цветок?

Единого общепринятого определения цветка не существует. Традиционная формула — «видоизмененный побег» и т. д. — может удовлетворить только сторонников эвантовой теории и несовместима с другими представлениями о его происхождении. Полиморфизм цветков столь обширен и удивителен, что любое определение, пытающееся охватить его в полном объеме, неизбежно будет включать слишком много исключений. Иначе говоря, все разнообразие цветков не укладывается ни в одно определение. А относительно многих таксонов не прекращаются споры: что считать цветком, например, у *Chloranthus*, *Euphorbia*, *Calla*, в семействах Piperales или Saugurales и других.

Закономерен парадоксальный на первый взгляд, а на деле вполне правомерный вопрос: существует ли вообще цветок как какое-то общее явление и можно ли и нужно ли стремиться дать ему общее определение? Или достаточно оперировать некоторым устоявшимся понятием, пусть не очень строгим, но широко вошедшим в употребление, поскольку в общем все так или иначе на основе собственного опыта представляют себе, что имеется в виду, когда говорят о цветке (Скворцов, 1971).

Правомерна аналогия с соцветием. Общего определения соцветия тоже не существует, и сейчас, когда говорят о соцветии, речь идет обычно просто о тех или иных способах расположения цветков на растении или на годичном побеге. Может быть, и когда мы говорим о цветке, то подразумеваем не более чем различные типы расположения спорофиллов (спорангиофоров)? Быть может, как нет «общего типа соцветия», так, возможно («и скорее всего»), нет и «общего типа цветка». Однако на практике мы либо ищем какое-то общее определение, либо руководствуемся представлениями, принятыми интуитивно, эмоционально или на основе ограниченного опыта. Цветок «должен быть», и он свойствен всем цветковым растениям — такова обычная логика.

Тот же самый удивительный полиморфизм цветка крайне осложняет суждения об его трансформациях в процессе эволюции. «Выведение» одного типа цветка из другого либо очень трудно, либо невозможно. В частных случаях, в пределах небольших по объему и вполне естественных таксонов, конечно, можно утверждать, что произошла, скажем, редукция верхней губы венчика вплоть до полного ее исчезновения, что рудименты свидетельствуют о наличии у предковых форм пяти тычинок, а у производных — четырех и т. д. Но это касается именно частных случаев, и, между прочим, во многих таких ситуациях оказывается, что границы между родами или секциями, устанавливаемые на основании частных признаков строения цветка, дискусионны либо определенно нуждаются в пересмотре.

Определенные типы цветка реально существуют. Возможна (хотя и далеко не завершена) разработка их типологии. Есть «однопокровный» (ахламидный и гомохламидный) тип цветка, «многоплодниковый», «лилейный» и т. п., или в духе Декандоля — ложецветный, ча-



щевцетный, венчикоцветный. Но, во-первых, любая типология все равно не сможет охватить все разнообразие типов цветка, а во-вторых, даже при наличии какой-то определенной типологии «выведение» одних современных типов из других все равно невозможно без натяжек, фантазий и неоправданных допущений. Выделить и описать типы цветка можно достаточно объективно. Пытаясь же отразить их связи и преемственность посредством соединения «эволюционными стрелочками», мы вступаем в область весьма субъективных оценок и интерпретаций.

Тем не менее, не имея общепринятого понятия о цветке, мы строим гипотезы и теории его происхождения.

Эвантовая (или стробильная) теория (Arber, Parkin, 1907; и др.) построена, по существу, на одном-единственном факте: обоеполюсти стробила некоторых беннеттитовых, в котором микроспорофиллы располагаются на оси ниже мегаспорофиллов. Все остальное в этой «теории» — сплошная цепь допущений, не говоря уже о том, что она не позволяет провести границу и решить, где, собственно, кончается стробил и начинается цветок.

Однако эта система допущений предъявляет жестко детерминированные требования к филогении цветковых, вынуждает видеть (и искать в ископаемом состоянии) один-единственный примитивный тип цветка и «выводить» из него все остальные. Практически, не зная других морфологических моделей, исследователи вынуждены оперировать теми, что представлены в современной флоре, и строить фантастические эволюционные ряды от цветков типа дегенерии и магнолии к манжетке, иве и водяной сосенке. Сейчас становится ясно, что это тупиковое направление, ограничивающее возможности поиска истины и заставляющее подгонять факты под однажды выработанные и со временем лишь дополняемые и несколько видоизменяемые требования «Кодекса» Г. Галлира.

Экстравагантные гипотезы вроде «гамогетеротопии» С. В. Мейена (1986) отражают попытки нестандартных решений для подтверждения каких-то генетических связей между беннеттитами и покрытосеменными, но слабость их в том, что наличие таких связей заведомо предполагается (снова «гипноз!»), а морфогенетические построения основаны в основном на аналогиях и потому недостаточно убедительны.

Таким же тупиком оказывается и группа псевдантовых теорий в редакции Веттштейна, Карстена, Неймайера и др. Они сталкиваются с не меньшими непреодолимыми трудностями «выведения» одних типов ныне существующих цветков из других, хотя в основе их лежат, вероятно, более отвечающие истине представления об анемофилии первичных покрытосеменных.

Только сторонники теломной теории в некоторых ее вариантах применительно к цветку находят, пожалуй, приемлемое с фактической и логической точек зрения объяснение разнообразия репродуктивных структур современных покрытосеменных. Их построения в своей рациональной части, во-первых, позволяют понять принципиальное разнообразие типов цветка, не сводимое к одной исходной модели, и, во-вторых, демонстрируют возможность возникновения сходных структур разными путями (Melville, 1960, 1962, 1963, 1970 и др.; Meeuse, 1964, 1965, 1966, 1974 и др.). Однако в подавляющем большинстве случаев авторы таких концепций делают вроде бы последовательное, но вовсе не обязательное заключение о полифилетическом происхождении покрытосеменных, т. е. о независимом возникновении различных их таксонов разными путями от разных предков. В этом сказывается определенный традиционализм и даже консерватизм мышления, особенно свойствен-

ный палеоботаникам: давно известно, что, обнаружив среди ископаемых голосеменных и папоротникообразных какие-либо черты сходства с теми или иными покрытосеменными, палеоботаники склонны объявлять о находке «недостающих звеньев» и связывать разные таксоны цветковых с различными сходными с ними по отдельным признакам группами голосеменных (Красилов, 1975; и др.).

На сегодня наиболее логичным с точки зрения построения системы Angiospermae при условии, что предок их остается неизвестным, представляется допущение, что цветок как морфологическая структура возник разными путями уже в пределах этой группы. Все основные признаки покрытосеменных (основные особенности жизненного цикла) были «приобретены» ими еще на «доцветковом» уровне.

Приняв это в качестве рабочей гипотезы, легко связать ее с другой не менее логичной и правомерной рабочей концепцией существования на заре эволюции покрытосеменных монофилетической по происхождению группы Palaeoangiospermae («ancestral complex» — Stebbins, 1974; «древние типы покрытосеменных растений» — Новак, 1976), быстрая морфологическая и таксономическая дифференциация которой и привела к возникновению необычайного полиморфизма современных цветковых. Если цветок мог возникнуть не у предков Angiospermae, а формировался уже у древнейших представителей одной группы, обладавшей сильно редуцированным половым поколением, двойным оплодотворением и другими существенными общими признаками в процессе ее радиации и дифференциации, то заведомо ясно, что в разных ее эволюционных ветвях могли и должны были сформироваться разные типы цветка. Парадоксально, но факт: первые «цветковые» растения были, вероятно, еще бесцветковыми (Мейен, 1982).

Несколько слов о биологическом значении завязи.

Конечно, в общей форме тезис о «лучшей защите семянпочек» по сравнению с голосеменными здесь неправилен: в шишках энцефаларгоса или той же сосны семянпочки до созревания семян несколько не хуже «защищены» от всяких внешних воздействий, чем у звездчатки или колокольчика, лютика или бересклета. Очевидно, можно считать доказанной ту роль «влажной камеры», которую создает полость или гнездо завязи, но преувеличивать значение этого факта вряд ли стоит. Вместе с тем нельзя недооценивать то обстоятельство, что из цветка (или, как тоже допустимо считать, отдельного пестика, в зависимости от определения) возникает плод, а тем самым необычайно расширяются возможности распространения диаспор, возможности расселения, повышается конкурентная мощь группы в борьбе за существование, расширяется диапазон ее адаптивных возможностей. Поэтому и в покровах цветка не следует видеть только приспособление к тому или иному способу опыления: во многих случаях, сохраняясь при плоде, околоцветник (или возникающие при его участии структуры вроде гипантия) играет большую роль в распространении семян, нежели как агент привлечения опылителей.

Таким образом, представляется логичным заключение, что все основные признаки Angiospermae могли возникнуть до появления цветка. Цветок — не обязательный признак первичных цветковых, а замкнутая завязь — покрытосеменных. Древнейшие покрытосеменные (Palaeoangiospermae) могли обладать разными цветками, и единой модели цветка, исходной для всех Anthophyta, скорее всего не существовало.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глазунова К. П. 1977. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla*

L.)//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92, вып. 5. Козо-Полянский Б. М. 1950. Происхождение цветка и типа цветковых растений. (Предварительное сообщение)//Там же. Т. 55, вып. 4. Красилов В. А. 1975. Предки покрытосеменных//Пробл. эволюции. Т. 4: Совр. пробл. эволюции. Новосибирск. Мейен С. В. 1982. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным)//Журн. общ. биологии. Т. 43, № 3. Мейен С. В. 1986. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой)//Там же. Т. 47, № 3. Новак Ф. А. 1976. Иллюстрированная энциклопедия растений. Прага. Скворцов А. К. 1971. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений. (Некоторые соображения и предложения)//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 76, вып. 5, 6. Тихомиров В. Н. 1965. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений//Пробл. филогении растений. М. Тихомиров В. Н. 1972. Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных в филогенетической системе//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77, вып. 3. Тихомиров В. Н. 1985. О системе цветковых растений//Биол. науки, № 1. Arber N., Parkin J. 1907. On the origin of Angiosperms//J. Linn. Soc., Bot., Vol. 38. Meeuse A. D. J. 1964. Interpretative morphology of the floral region-«flower» or «anthocorm»//X<sup>th</sup>. Intern. Bot. Congr., Edinburgh. Abstracts of papers. Edinburgh. Meeuse A. D. J. 1965. Angiosperms — past and present. Phylogenetic botany and interpretative floral morphology of the flowering plants//Advanc. Front. Plant Sci. Vol. 11. Meeuse A. D. J. 1966. Fundamentals of phytomorphology. N. Y. etc. Meeuse A. D. J. 1974. Floral evolution and emended anthocorm theory//Internat. Bio-Sci. Publishers. Hissar—Madras. Melville R. 1960. A new theory of the angiosperm flower//Nature. Vol. 188, N 4744. Melville R. 1962. A new theory of the angiosperm flower. I. The gynoecium//Kew Bull. Vol. 16. Melville R. 1963. A new theory of the angiosperm flower. II. The androecium//Ibid. Vol. 17. Melville R. 1970. Reply to criticism of hypothesis of leaf venation and angiosperm origin//Nature. Vol. 226, N 5246. Stebbins G. L. 1974. Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge, Massachusetts.

Поступила в редакцию  
10.04.87

## ORIGIN OF THE ANGIOSPERMS AND «HYPNOTISM OF THE FLOWER»

V. N. Tikhomirov

### Summary

The only external character of the angiosperms is reflected in the names «Angiospermae», «Anthophyta», «Gynoeceatae», that is the presence of the flower and the closed ovary. Meanwhile, the angiosperms as a monophyletic taxon according to its origin is characterized by the whole complex of fundamental peculiarities of the life cycle which could appear as far back as before the flower formation. The flower as a morphological structure could form by different ways in the limits of the Palaeoangiospermae, a group general for all present flowering plants. The flower polymorphism observed in present taxa cannot be explained either from the position of the Arber's and Parkin's strobil theory or following the classical variants of the pseudantal theory. A common flower model initial for all Anthophyta has not existed at all.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1987. Т. 92, ВЫП. 6

УДК 581.143.32:582.66:582.663

## АНОМАЛЬНОЕ УТОЛЩЕНИЕ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ (НА ПРИМЕРЕ AMARANTHACEAE JUSS.).

### 2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

А. К. Тимонин

Большое разнообразие способов аномального утолщения осевых органов у центросеменных (Тимонин, 1987) обуславливает необходимость рассмотреть эволюционные аспекты вторичного утолщения в этой группе. Однако эволюционные взаимоотношения между разными вариантами аномального вторичного роста целесообразно обсудить после эволюционной оценки самого явления аномального утолщения.