

Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений¹

С.В. Мейен

В преобразовании органов высших растений проявляются тенденции, которые не удается связать с определенными функциональными требованиями. Особенно трудны функциональные интерпретации псевдоциклов и некоторых других длительных морфологических процессов, выявляющихся лишь при сравнении органов на обширном морфологическом материале самых разных таксонов. Возможно, Ч.Дарвин был прав, считая, что многие эволюционные преобразования высших растений не имели важного адаптивного значения и слабо контролировались отбором. Однако найти доказательства нейтральности морфологических преобразований значительно труднее, чем сделать правдоподобной любую функциональную интерпретацию.

Морфологию высших растений все больше захватывает процесс дифференциации, причем дробление идет по таксономическим группам: происходит слияние морфологии с частной систематикой таксонов. Сам по себе этот процесс закономерен и полезен, но ограничение морфологической работы узкими таксономическими рамками ведет к тому, что вновь добываемое морфологическое знание все слабее используется для широких сравнений. В результате общие морфологические тенденции и закономерности выпадают из поля зрения исследователей. Это хорошо заметно в обобщающих работах, руководствах, учебниках, в заголовках которых фигурирует слово «морфология», но отвечающее их содержанию лишь отчасти. Такие книги все больше приближаются к сводкам по таксономии, отличаясь от них лишь более детальным освещением некоторых структур и менее подробным рассмотрением части таксонов.

В этом отношении очень показательны известные книги К.Р. Спорна «Морфология птеридов» и «Морфология голосеменных» [Sporne, 1965] и Д.У. Бирхорста «Морфология сосудистых растений» [Bierhorst, 1971], которые от руководств по систематике почти ничем не отличаются. После известных сводок К.Гебеля, В.Тролля, многотомного издания «Handbuch der Pflanzenanatomie» (выходившего далеко за рамки анатомии) подобных им по размаху обобщений не предпринималось. Показательно, что тенденция к дроблению в таксономии отразилась и в «Handbuch». Например, семена голосеменных и покрытосеменных рассматривались в разных то-

мах, выпускались тома, посвященные не столько определенным морфологическим единицам, сколько таксонам. То же можно сказать и про статьи. Например, подавляющее большинство статей, попадающих в рубрики «Морфология» и «Анатомия» реферативного журнала «Ботаника», содержат описания небольших таксонов и направлены на решение скорее таксономических, чем собственно морфологических задач. Все реже появляются работы, даже среди обзоров, в которых какой-либо тип органа анализируется на широком таксономическом пространстве. Такого типа работы, как недавно опубликованная статья Ч.Бека с соавторами о стеллярной организации семенных растений [Beck et al., 1982/1983], стали редкостью. Нельзя сказать, чтобы подобные работы переполняли прежнюю морфологическую литературу, но их несомненно было больше.

Направление морфологии, которое вырождается на наших глазах, иногда называют сравнительным и противопоставляют описательному, которое фиксирует морфологические признаки разных таксонов. Само выражение «сравнительная морфология» вызывало протесты из-за его плеонастичности. Ведь морфология по своему общему смыслу это, прежде всего, сравнительное исследование, что подчеркивал еще И.В. Гёте. Путаницы в понятиях можно избежать, если последовать примеру В.Н. Беклемишева [1964] и различать архитектурный и тектологический аспекты морфологического исследования. Тектология занимается сравнительным анализом меронов, то есть систематизированных компонентов организмов вне зависимости от уровня,

¹ Печатается по авторской машинописи, хранящейся в архиве С.В. Мейена. Ранее опубликовано в сборнике «Современные проблемы эволюционной морфологии» (М.: Наука, 1988. – С. 91–103, 212, 214).

ранга и природы [Мейен, 1978], а архитектоника – объединением компонентов в целое (меронов в архетип). Тектологическое исследование может быть настолько широким, насколько прослеживается в таксономическом пространстве данный мерон. Архитектоническое исследование может быть столь же широким, если нас интересует место данного мерона во всех архетипах, которым он свойствен.

Но нас может интересовать целостный детализированный архетип, отвечающий определенному таксону, а сам этот таксон может быть любого ранга (в плане теоретической полноты исследования только такое сужение его таксономических рамок оправдано). Однако в морфологической литературе происходит деформация этой оптимальной схемы. На практике чаще всего проводится тектологическое исследование в относительно узких таксономических рамках. Такое исследование полезно для систематики, но его значимость для морфологии сужается, так как теряется его перспектива и тектологическая, и архитектурная.

Поскольку морфология тесно связана с другими дисциплинами, ее слабости передаются и им. Это касается не только систематики и эволюционного учения, но также экологии, физиологии, учения об онтогенезе (биологии развития). Наблюдающаяся в морфологии стагнация приводит к канонизации обобщений, выполненных давно, на менее полном материале, под влиянием «умственной моды» прошлого. Этим устаревшим товаром вынуждены пользоваться и партнеры. В результате некоторые исследования, весьма интересно задуманные и проведенные вроде бы на самом современном уровне, или существенно обесцениваются, или их результаты приходится подвергать сомнению.

Хорошие иллюстрации сказанному дают исследования по аэродинамике опыления, принятые К.Дж. Никласом [Niklas, 1985] на моделях различных ископаемых и современных растений. Он предполагал выяснить адаптивный смысл некоторых репродуктивных структур и существование соответствующих векторов отбора, а также выявить причину эволюции изучавшихся структур. Особенно показательно здесь изучение семезачатков древнейших голосеменных и женских шишек хвойных. Используя увеличенные модели, обдуваемые потоком воздуха с имитирующими пыльцу легкими шариками, наполненными гелием, а также модели в натуральную величину, на которые направлялась струя воздуха с пыльцой или спорами современных растений, применяя современную компьютерную технику, Никлас заключил, что в меха-

низме опыления гораздо меньше стохастики, чем считалось ранее. Он пришел к выводу, что смыкание долей интегумента вокруг нуцеллуса с сальпинксом у древнейших голосеменных, как и в шишках хвойных, повышает эффективность захвата пыльцы из воздуха. Это позволяет объяснить процесс обращения семезачатков в пазушных комплексах, образование слитной семенной чешуи и даже слияние брактеей с семенной чешуей. Никлас учитывал, что исследованные им органы, помимо содействия эффективному опылению, имеют и другие функции, из которых он упоминает защиту семезачатков.

Если бы Никласу действительно удалось обнаружить факторы отбора, ответственные за все эти преобразования женских фруктификаций, его работу можно было бы считать не только новаторской (по примененным новым методам), но и открывающей новый этап в морфологии голосеменных. У людей, плохо знакомых и с разнообразием семезачатков древнейших голосеменных и с эволюцией фруктификаций хвойных, эта работа может оставить именно такое впечатление. Однако при более детальном знакомстве с нею оказывается, что под это эффектное исследование не подведена должная морфологическая база. Никлас взял из морфологии голосеменных лишь некоторые «школьные» параграфы, оставив в стороне многие аспекты структуры, онтогенеза, функционирования и эволюции их органов.

В настоящее время в руководствах по палеоботанике и обзорных статьях слиянию долей интегумента в примитивных семезачатках и преобразованию пазушного комплекса хвойных (от кордаитоподобного с множественными ортотропными семезачатками к настоящей слитной семенной чешуе с одним-двумя обращенными семезачатками) уделяется много внимания. Изложение подчиняется принятой Никласом схеме, детали и отклонения не упоминаются или даются только вскользь.

Такой подход к функциональной интерпретации структур очень характерен для современной морфологии (не только высших растений). Мы видим поразительное разнообразие структур, которое не могут вместить самые полные сводки. И под все это богатство форм подводится лаконичный список детерминирующих факторов. Их действие удается показать на немногих примерах, а если говорить точнее, для немногих форм история их становления излагается на языке отобранных фактов. Этого считается достаточным для функционального объяснения всего остального. По такой же схеме действует и Никлас. Он не учитывает, что разнообразие форм не просто

существенно шире того, которое он взял за основу. Это разнообразие в принципе нельзя сводить к той схеме, на которую он опирается. В эволюции и семезачатков, и шишек наблюдаются тенденции, которые прямо противоречат его схеме. Складывающееся положение можно представить такой аналогией. Мы видим лодки на реке, какая-то часть их плывет по течению, и мы делаем вывод, что все лодки движутся самосплавом, не обращая внимания на то, что часть движется поперек, а часть и против течения.

Здесь не место излагать подробно имеющиеся данные по исторической морфологии семезачатков голосеменных и женских шишек хвойных. Поэтому ограничимся наиболее примечательными пропусками в исходном материале Никласа. Прежде всего, он не учитывает, что у голосеменных захват пыльцы часто осуществляется не отверстием сальпинкса (у древнейших форм) или интегументального микропиле (у более продвинутых форм), а эксудатной каплей. Об образовании эксудатной капли у ископаемых форм можно судить по лизису клеток в верхушке нуцеллуса, по концентрации пыльцевых зерен в микропиле (иногда они образуют пробочку глубоко в микропиле или в сальпинксе; ясно, что «вдуть» их туда было невозможно, здесь работал механизм втягивания эксудатной капли). Эксудатной капли в моделях Никласа вообще не было, отчего они сильно обесцениваются.

Далее, у древнейших голосеменных с не полностью сросшимся интегументом, его доли часто плотно сомкнуты, так что аэродинамическая задача решается без всякого срастания. Такой тип только сомкнутого интегумента удерживается у голосеменных до середины карбона. После того как у карбоновых голосеменных образуется полностью сросшийся интегумент, верхняя часть его начинает сильно разрастаться, а микропиле все больше удлиняется. Аэродинамический смысл этого процесса сомнителен, но это продолжение начавшегося ранее процесса образования микропиле, а не что-то новое. Далее происходит преобразование купулы во внешний интегумент, а первичный интегумент сливается с нуцеллусом. В результате мы получаем структуру семезачатка, близкую к исходной. Какие аэродинамические факторы провели преобразование «по кругу» (с точки зрения аэродинамики), остается непонятным, как непонятно такое преобразование и с точки зрения защитной функции интегумента. Самое поразительное, что у некоторых тригонокарповых (род *Polylophospermum* [Combourieu, Galtier, 1985]), вопреки всякой аэродинамической логике, происходит разрастание внешнего интегумента, который образует своеобразную

апикальную камеру над микропиле купулярного происхождения, так что пыльца сначала должна попасть в эту камеру, а затем уже собственно в микропиле.

У потомков всех этих растений (цикадовых, беннеттитовых) семезачатки уже не стремятся высываться наружу, они прячутся среди кладоспермов или межсеменных чешуй. Зато в классе *Ginkgoopsida* они сначала переходят на листья, которые затем преобразуются в полузамкнутые капсулы, а завершается эволюция тем, что семезачатки снова сидят открыто и, как у самых примитивных форм, ловят пыльцу на эксудатную каплю. Любопытно, что в конце этого пути у них редуцируются апикальные рожки, которые можно было бы считать приспособлением для удержания эксудатной капли.

Если бы руководства по морфологии голосеменных содержали достаточно полный тектологический анализ по всей группе и в них была бы показана вкратце изложенная (а в действительности намного более сложная) траектория преобразований, то Никлас, наверное, поостерегся бы столь решительно делать выводы из своих опытов. Если его модель что-то и объясняет, то доказательства этого очень слабые, так как «лодки» явно имели не предусмотренные его моделью «моторы». Точно к такому же выводу приводит и рассмотрение материалов, касающихся женских шишек хвойных. Помимо прямых ошибок (Никлас берет оказавшуюся несостоятельной реконструкцию пазушных комплексов лебахиевых, данную Р.Флорином), мы встречаем здесь эволюцию «против течения». Так, у некоторых таксодиевых и кипарисовых семезачатки возвращаются в ортотропное положение, как у некоторых примитивных кордаитантовых. Если принять предложенное Т.М. Гаррисом [Harris, 1976] выведение тиссовых из лебахиевых, то в этой линии вся эволюция фруктификаций пойдет «против течения». Никакого отношения к модели Никласа не будет иметь прорастание пыльцы на семенной чешуе (у некоторых сосновых и араукариевых). Слияние брактеей с семенной чешуей, характерное для одних сосновых, не происходит у других представителей семейства, доживших до наших дней. Если вместо аэродинамической модели построить другую, основанную, скажем, на функции защиты или рассеивания семян, то мы приходим к тем же парадоксам. Это можно утверждать, даже не обращаясь к построению конкретных функциональных моделей, так как в морфологической эволюции хвойных, вообще голосеменных, а если брать еще шире, то и вообще у высших растений, наблюдаются некоторые нетривиальные преобразования, которые

упорно сопротивляются любому тривиальному функциональному анализу (т.е. когда мы берем одну из известных функций или даже комплекс функций и пытаемся с этим «инструментом» в руках понять «биологический смысл» морфологических преобразований).

На этих нетривиальных преобразованиях, которые ставят морфофункциональный анализ высших растений в особенно трудное положение, мы и остановимся.

Соотношения эволюционирующих таксонов описываются понятиями дивергенции, конвергенции и параллелизма. Строго говоря, эти понятия не следовало бы относить к таксонам. Ведь тогда надо брать всю совокупность их признаков, а один и тот же эволюционный процесс по одним признакам может идти параллельно, по другим – конвергентно, а по третьим – дивергентно. Эти три модуса эволюции можно отнести лишь к выбранным компонентам организма (меронам), в том числе морфологическим особенностям. Поэтому понятия дивергенции, конвергенции и параллелизма – мерономические (морфологические, физиологические или экологические), а не таксономические. Большинство примеров каждого из модусов, приводимых в литературе, относится к морфологии.

В каждом из этих модусов можно выделить тривиальные и нетривиальные разновидности. Обычно приводимые примеры относятся к тривиальным разновидностям (например, конвергенция молочайных и кактусовых по внешнему габитусу, параллельные формы злаков, описываемые законом гомологических рядов Н.И. Вавилова и др.). Такого типа явления мы рассматривать не будем, так как о них достаточно говорилось в литературе. Отметим только, что в случае тривиальной дивергенции происходит расщепление траектории мерона. Так, какой-то орган был в состоянии А и в одном дочернем таксоне переходит в состояние В, а в другом дочернем таксоне приобретает иное состояние (С, D...) или сохраняет прежнее состояние А. В случае конвергенции происходит сближение траекторий разных меронов. Вместо двух состояний А и В остается одно из них или оба переходят в какое-то третье состояние. При параллелизме траектории двух меронов сливаются в отношении тех признаков, по которым наблюдается параллелизм, но остаются независимыми по каким-то иным признакам.

При нетривиальных преобразованиях дело обстоит гораздо сложнее. Дивергенция здесь имеет большее отношение к систематике, чем к морфологии. Происходит расщепление так называемых «синтетических типов», которые широко

распространены у высших растений. Под «синтетическими типами» понимают предковые таксоны, у которых по-разному комбинируются признаки таксонов-потомков. Например, у некоторых мезозойских родов хвойных по-разному комбинируются органы, свойственные разным современным семействам. То же мы видим в других группах растений. Здесь полиморфизм как бы расщепляется, и отдельные модальности полиморфного органа закрепляются (проявляются с наибольшей частотой), каждая в своем таксоне (см. подробнее [Мейен, 1984]).

Для морфологии гораздо интереснее нетривиальные конвергенции и параллелизмы. К первым относится дедифференциация органов, которая может быть внутриорганизменной (разные органы предка уподобляются таковым у потомка) или внутривидовой (внутрипопуляционный полиморфизм сменяется мономорфизмом). Внутриорганизменная дифференциация имеет место, очевидно, у рода *Sashinia* [Мейен, 1984] из верхов перми. У *Sashinia* вегетативные листья, брактей, стерильные чешуи пазушного комплекса и даже семяножки поразительно сходны и по общему облику, и по эпидермальным признакам. В дисперсном виде среди этих частей можно различить только семяножки, поскольку у них верхушка загнута и под ней обнаруживается или семязачаток, или семенной рубец. В остальном семяножка такая же, как и вытянутый вегетативный лист, и даже имеет остроконечие на верхушке. Очевидно, такое сходство возникло вторично, так как в противном случае надо предположить, что *Sashinia* более примитивна, чем все хвойные и даже их предки. О том, что она не относится к числу выживших столь примитивных растений, свидетельствуют ее эпидермальные признаки, строение микростробиллов и пыльцы.

Из явлений вторичного внутривидового мономорфизма (по какому-то выбранному признаку) особенно интересна гамогетеротопия – этот термин был предложен автором [Мейен, 1986] для переноса признаков с одного пола на другой, в результате чего половой диморфизм (в его число, разумеется, не входит строение гамет или гаметагониев) сменяется мономорфизмом. У высших растений это означает, что диморфные фруктификации конвергируют. Наиболее очевидный пример гамогетеротопии дают фруктификации кордаитантовых (*Cordaitanthaceae*, *Ruffiaceae*). Предлагалось связывать с гамогетеротопией образование плодолистика и вообще гинецея покрытосеменных [Мейен, 1986].

У хвойных, помимо описанной, известна и менее полная дедифференциация органов, при-

водящая к появлению переходных форм между органами, морфологически дискретными у предков. У одного из нижнепермских хвойных (род *Kungurodendron*) отмечается переход от стерильных чешуй пазушного комплекса к семяножкам. Промежуточные по облику органы несут абортивные семенные рубцы на верхушке. Такое преобразование можно квалифицировать и как дивергенцию (вместо двух типов органов образуется целая серия), и как конвергенцию, но как бы остановившуюся на полпути. Учитывая, что у всех более примитивных Pinopsida различия между семяножками и стерильными чешуями дискретные, переход между ними можно считать вторичным.

Сама по себе возможность установления таких вторичных переходов между органами разных категорий (т.е. между разными меронами) указывалась и ранее [Burt, 1961; Stebbins, 1974], но на основании рецентного материала, допускавшего различную интерпретацию. Обычно же в ботанической литературе наличие переходов рассматривается как критерий гомологизации. Поэтому, в частности, считается, что лепестки имеют двойственное происхождение – от чашелистиков (когда наблюдается постепенный переход от чашелистиков к лепесткам, как у некоторых сложноцветных) или от тычинок (когда постепенный переход связывает лепестки и тычинки, как у некоторых нимфейных). Если учесть вторичность описываемого явления, то мы лишаемся возможности судить и о происхождении органов, и об их гомологичности по наличию переходов между ними. Соответственно придется пересмотреть многие выводы сравнительной морфологии, в особенности в отношении элементов цветка, где использование критерия переходных форм – один из главных приемов гомологизации. Важно то, что эти гомологизации не подкрепляются и ископаемым материалом. Допуская происхождение лепестков, будь то от тычинок или чашелистиков, мы должны ожидать широкое развитие переходных органов у древнейших покрытосеменных, особенно меловых. Между тем у всех наиболее полно изученных меловых цветков никаких переходных форм между тычинками и членами околоцветника не наблюдается. Иногда нельзя провести четкой грани между чашелистиками и лепестками (*Lesqueria* из низов верхнего мела [Crane, Dilcher, 1984/1985]), но здесь нельзя говорить о переходе между двумя типами органов, так как околоцветник сложен чешуевидными придатками, которые вообще не поддаются описанию в терминах, употребляемых для элементов околоцветника более продвинутых цветковых.

Возникновение вторичных переходов между органами, очевидно, связано с перестройкой онтогенетических программ органов таким образом, что ранее дискретные программы частично накладываются, интрогрессируют. Поэтому можно говорить об интрогрессии онтогенетических программ. Этому явлению сродни другое, при котором в каком-то органе потомка совмещаются онтогенетические программы разных органов предка, в результате чего получается существенно новый орган («гибридный» [Sachs, 1982]). Вероятно именно таким путем получили микроспорофиллы и филлоспермы, а далее – микроспороклады и кладоспермы Ginkgoopsida и некоторых Cycadopsida [Мейен, 1982; Meyen, 1984]. Интересно, что у Ginkgoopsida (порядки Callistophytales и Peltaspermales) мужские и женские фруктификации при их существенно разных ролях в стратегии размножения испытывают одни и те же преобразования. Это еще одно серьезное указание на дефектность моделей Никласа, рассмотренных в начале статьи. Из его моделей, как, впрочем, и из обращения к функции защиты фруктификации, никак не может следовать подобная эволюция фруктификаций Ginkgoopsida.

Перейдем теперь к нетривиальным разновидностям параллелизма. Здесь интересны транзитивный полиморфизм и псевдоциклы. Под транзитивным полиморфизмом [Мейен, 1978; Meyen, 1984] понимается сохранение одной и той же упорядоченности полиморфизма (т.е. рефрена) в филогенетической последовательности таксонов. В буквенных символах это можно представить таким образом. Представим себе, что у предкового рода орган А встречается в модификациях k, l, m, n, свойственных каждой своему виду. По традиционным представлениям об эволюционных преобразованиях органов, тот же орган у рода-потомка должен унаследовать одну из этих модификаций (в силу монофилии и происхождения от одного из видов рода-предка) или перейти в какие-то иные, неизвестные у предка модификации. Однако в действительности мы снова видим у рода-потомка тот же набор k, l, m, n, рассортированный опять же по разным видам. Если бы речь шла об устойчивом внутривидовом полиморфизме, то в этом явлении не было бы ничего нетривиального, но в том-то и дело, что речь идет о полиморфизме надвидовом, причем проявляться он может и на более высоком таксономическом уровне.

Например, у кордаитантовых стерильные чешуи в пазушном комплексе могут быть базальными или апикальными, а иногда они сидят выше и ниже семяножек. Этот признак можно использовать для разделения родов и уж во всяком

случае видов. Если допустить, что хвойные произошли от кордаитантовых, то, согласно монофилетической установке, надо принять, что предковым для хвойных стал вид, обладавший одним из перечисленных выше типов пазушного комплекса. Так оно, вероятно, и было. Тем не менее у наиболее примитивных хвойных мы снова наблюдаем те же три типа пазушных комплексов. Хотя наследование шло через один из типов, полиморфизм по данному признаку перешел («транзитом») к потомкам, возобновился у них. Если бы мы положили соответствующие типы пазушных комплексов во главу угла всей классификации палеозойских Pinopsida, то можно было бы говорить о полифилии хвойных, полагая, что каждый из типов пазушного комплекса у хвойных унаследован от соответствующего типа пазушных комплексов у кордаитов. Однако такое допущение не согласовывалось бы с другими признаками, которые также демонстрируют транзитивный полиморфизм. Пришлось бы прибегнуть к еще более сложным допущениям вроде сетчатой эволюции на надродовом уровне и к «горизонтальной» передаче структурных генов.

Всех этих допущений можно избежать, если связывать каждый из типов пазушных комплексов (как и любой иной признак, обнаруживающий транзитивный полиморфизм) с определенными регуляторными механизмами наследования и воспроизведения признаков. Три типа пазушных комплексов отличаются прежде всего взаимным расположением на оси одних и тех же элементов. Перестановка элементов не требует обязательно новых структурных генов и может обеспечиваться регуляторно. Это – гетеротопии, связь которых с регуляторными генами допускается в случае их гомеотического характера.

Все это очень важно для прослеживания эволюции отдельных органов и для установления линий преемственности между ними. Если у предка А и потомка В мы видим одинаковые наборы органов k_a, l_a, m_a, n_a у А и k_b, l_b, m_b, n_b у В, то это не значит, что линии выведения должны идти от k_a к k_b , от l_a к l_b и т.д. с сохранением k, l, m и n . Любой из типов органов у А мог дать начало всему разнообразию органов (по данному признаку) у В. Такая возможность в морфологии высших растений обычно не учитывается, и это ведет к постоянному дроблению надродовых таксонов, выделению все большего их числа и числа их рангов, чтобы привести соотношение признаков со схемой их тривиальной дивергенции. В морфологии животных явления, близкие к транзитивному полиморфизму (или совпадающие с ним), отчасти охватываются понятием «перекрест специализации» [Северцов, 1939;

Remane, 1956], хотя полного совпадения понятий «транзитивный полиморфизм» и «перекрест специализации» нет.

Псевдоциклы ставят морфолога растений, в частности при морфофункциональном анализе, в особенно трудное положение. Само понятие псевдоцикла было предложено для морфологических рядов цветков и соцветий, когда этот ряд, начинаясь с некоторой формы А, проходит стадии последовательного усложнения и как бы возвращается к исходному состоянию, но теперь это состояние А имитируется органом более высокого порядка, чем первоначальное А. Например, мы начинаем анализ с одиночного цветка, переходим к рыхлому соцветию, затем более компактному соцветию, имеющему общую обертку, далее эта обертка начинает имитировать околоцветник, а количество цветков в соцветии постепенно редуцируется до одного. Мы получаем одноцветковое соцветие, которое, если не знать всего сравнительно-морфологического ряда, можно считать одиночным цветком. Если подобный псевдоцикл изложить на теоретико-множественном языке, то мы начинаем с элемента множества, а кончаем множеством, состоящим из одного такого же элемента.

К псевдоциклам можно отнести также преобразования семезачатков голосеменных, когда интегументом становится купула, у Ginkgoopsida эволюция фруктификаций начинается с безлистных микроспорокладов и полиспермов, а заканчивается микроспорофиллами и кладоспермами, которые как бы возвращаются к начальной стадии [Меуен, 1984]. Вероятно, с псевдоциклами можно сблизить и преобразования вегетативных частей (например, филлодизацию), уподобление гаметофитов микроспорам (у семенных растений) и многие другие явления.

Систематическим анализом псевдоциклов у высших растений в целом с широким привлечением палеоботанического материала пока никто не занимался. В этом плане внимание привлекали лишь цветки и соцветия [Gaussen, 1952]. Распространенность этого явления недооценивается, и неслучайно оно даже не упоминается в сводках и руководствах (например, в издании «Жизнь растений») или упоминается мельком как мало-значущий феномен [Stebbins, 1974]. Между тем псевдоциклы распространены, видимо, достаточно широко, а главное, они дают морфологии опровергающие примеры для бытующих морфофункциональных интерпретаций или, по крайней мере, трудные случаи, не поддающиеся такой интерпретации. Например, псевдоциклическое развитие семезачатков голосеменных ставит под сомнение, как мы уже видели, адаптивную ин-

терпретацию Никласа. При объяснении разнообразия цветков и соцветий стратегии опыления сейчас придается первостепенное значение. Если же мы не будем отбрасывать явление псевдоциклов, то все наше понимание стратегии опыления придется в корне пересмотреть.

Введение в морфологические концепции рассмотренных нетривиальных преобразований наряду с тривиальными может оказать серьезное влияние на морфологию высших растений, а теоретические следствия могут оказаться важными для таксономических и эволюционных представлений. О таксономических следствиях кратко речь уже шла выше, и в рамках данной статьи сказанного достаточно. Поэтому сразу перейдем к следствиям, важным для эволюционного учения.

Среди ботаников-эволюционистов (включая и палеоботаников), оперирующих в силу естественных профессиональных ограничений преимущественно материалом по высшим растениям, господствует адапционистский подход к эволюции. Смысл каждой структуры считается понятным, если ей удастся приписать экологическую или физиологическую функцию, а с ней и адаптивность становления данной структуры, которая должна быть связана с определенным вектором отбора. Эта адапционистская установка, заложившаяся в эволюционизме еще в прошлом веке, непрерывно сталкивается с многочисленными трудностями. Однако с трудностями сталкивается любое развивающееся учение. Поэтому вполне оправдан ответ на те упреки, которые часто слышит адапционист в связи с невозможностью дать сейчас функциональную интерпретацию той или иной структуры: «Не можем сейчас, сможем потом, когда специально исследуем этот вопрос».

Параллельно в эволюционном учении все большее внимание уделяется допущению приспособительно нейтральных преобразований. Само понятие «нейтрализма» часто связывают с биохимическим полиморфизмом, не контролируемым отбором [Кимура, 1985]. Идея нейтральности преобразований многих признаков далеко не столь молода; Ч.Дарвин не просто допускал ее, а прямо провозглашал. Он отнюдь не считал отбор ответственным за любую особенность организма и был уверен, что многое в организмах

существует и изменяется без контроля отбором, в силу только «природы организма». Однако установление селективной нейтральности состояния признака или какой-то траектории его изменения необычайно трудно. Всегда может оказаться, что мы упустили какой-то функциональный аспект, всегда может вскрыться сцепленность признаков. «Нейтралисты» могли в лучшем случае показать нейтральность какой-то нуклеотидной замены по отношению к некоторым селективным агентам настоящего, но не смогли сделать того же по отношению любых селективных агентов в прошлом, настоящем и будущем. С другой стороны, логика «не знаем сейчас, узнаем потом» подменяет результат исследования программой, произведенную продукцию – планом производства. Именно поэтому дискуссия «нейтралистов» с «селекционистами» в отношении белкового полиморфизма с самого начала была обречена на «патовую позицию». Эта обреченность тем более относится к биохимическому аспекту (уровню) эволюции, где слишком мала наглядность функциональных интерпретаций, особенно в глазах тех, для кого эволюция не исчерпывается этим аспектом и кто этот аспект считает лишь предпосылкой для эволюции на более высоких уровнях.

Поэтому дискуссия об адаптивной сущности и принципиальной возможности адаптивно нейтральных преобразований должна касаться более высоких уровней организации. Здесь на первое место выходит уровень, которым традиционно занимается морфология (в ботанике – вместе с анатомией, так как грань между морфологией и анатомией растений уже почти стерлась). В морфологии же в рассматриваемом плане особую ценность приобретают различные нетривиальные преобразования. Они играют роль контрольного опыта для традиционных концепций. Они ставят традиционные концепции в условия риска. Иногда, как в случае с моделями Никласа, традиционные концепции оказываются или недостаточными, или несостоятельными. Может быть, из обнаружившихся трудностей и удастся найти выход, но, может быть, более продуктивным окажется отказ от тотального адапционизма в пользу той более гибкой точки зрения, на которой стоял Ч.Дарвин.

Литература

Беклемишев В.И. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. – М.: Наука, 1964. – 432 с.
Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности. – М.: Мир, 1985. – 398 с.
Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39. – №4. – С. 495–508.

Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция: (По палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. – 1982. – Т. 43. – №3. – С. 303–323.
Мейен С.В. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой) //

Журн. общ. биол. – 1986. – Т. 87. – №3. – С. 291–309.

Северцов А.П. Морфологические закономерности эволюции. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.

Beck C.B., Schmid R., Rothwell G.W. Stellar morphology and the primary vascular system of seed plants // *Bot. Rev.* – 1982/1983. – Vol. 48. – №4. – P. 681–815.

Bierhorst D.W. Morphology of vascular plants. – N. Y.: Macmillan, 1971. – 560 pp.

Burt B. L. Interpretive morphology // *Notes Roy. Bot. Edinburgh.* – 1961. – Vol. 23. – P. 569–572.

Combourieu N., Galtier J. Nouvelles observations sur *Polypterospermum*, *Polylophospermum*, *Colpospermum* et *Codonospermum*, ovules de Pteridospermales du Carbonifère supérieur Français // *Palaeontographica B.* – 1985. – Bd 196. – S. 1–29.

Crane P.R., Dilcher D.L. *Lesqueria*: an early angiosperm fruiting axis from the Mid-Cretaceous // *Ann. Mo. Bot. Garden.* – 1984/1985. – Vol. 71. – №2. – P. 384–402.

Gaussen H. L'évolution pseudocyclique // *Ann. biol.* – 1952. – T. 28. – Fasc. 27/28. – P. 207–225.

Harris T.M. The Mesozoic gymnosperms // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1976. – Vol. 21. – №1. – P. 119–134.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // *Bot. Rev.* – 1984. – Vol. 50. – №1. – P. 1–111.

Niklas K.J. The aerodynamics of wind pollination // *Bot. Rev.* – 1985. – Vol. 51. – №3. – P. 328–386.

Remane A. Die Grundlage des natürlichen Systems, der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig: Geest u. Portig, 1956. – 364 S.

Sachs T. A morphogenetic basis for plant morphology // *Acta biotheor.* – 1982. – Vol. 31A. – P. 118–131.

Sporne K.R. The morphology of gymnosperms: the structure and evolution of primitive seed-plants. – L.: Hutchinson, 1965. – 216 pp.

Stebbins G.L. Flowering plants: Evolution above the species level. – Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1974. – 399 pp.

Unorthodox modes of morphological evolution in higher plants

S.V. Meyen

In the morphology of higher plants the limits of comparative analysis are being constantly narrowed. As a result, the «through» types of morphological transformations fall out when analysing distant taxa in the system. While analysing the types of transformations the main attention is focused on functional interpretations, which include only limited aspects of morphological diversity and become evidently insufficient if all the diversity is taken into account. On the example of generative organs of higher plants it has been shown that the explanation of their diversity by application to the strategy of pollination and the function of seed defence is not sufficient.