

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СПОСОБЕ АНОМАЛЬНОГО УТОЛЩЕНИЯ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ	6
1.1. Первые представления	6
1.2. К признанию роли камбия	7
1.3. Сукцессивные биполярные камбии	9
1.4. Униполярный камбий	14
1.5. Униполярная меристематическая зона	15
Глава 2. ВТОРИЧНОЕ УТОЛЩЕНИЕ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ	19
Сем. Amaranthaceae Juss. (65 родов, 900 видов)	20
Подсем. Deeringioideae	20
Подсем. Amaranthoideae	46
Триба Amarantheae	46
Подсем. Gomphrenoideae	90
Триба Brayulineae	90
Триба Gomphreneae	96
Сем. Chenopodiaceae (105 родов, 1600 видов)	108
Подсем. Chenopodioideae	108
Триба Hablitziae	108
Триба Beteae	109
Триба Polycnemeae	117
Триба Chenopodieae	119
Триба Atripliceae	124
Триба Camphorosmeae	151
Триба Corispermaceae	162
Подсем. Salicornioideae	167
Триба Halopeplideae	167
Триба Salicornieae	169
Подсем. Salsoloideae	177
Триба Salsoleae	177
Триба Suaedae	212
Сем. Phytolaccaceae (16 родов, 75 видов)	217
Подсем. Phytolaccoideae	217
Триба Phytolaccaeae	217
Подсем. Rivinoideae	224
Триба Rivineae	224
Сем. Nyctaginaceae (30 родов, 300 видов)	224
Триба Nyctagineae	224
Сем. Tetragoniaceae (1 род, 60 видов)	242
Сем. Caryophyllaceae (80 родов, более 2000 видов)	244

Подсем. Paronychioideae	244
Триба Sperguleae	244
Сем. Aizoaceae (135 родов, более 1800 видов)	247
Подсем. Ruschioideae	247
Триба Ruschieae	247
Глава 3. СПОСОБЫ АНОМАЛЬНОГО ВТОРИЧНОГО УТОЛЩЕНИЯ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ	252
3.1. Характер деятельности меристемы аномального вторичного утолщения	252
3.2. Положение инициалей меристемы аномального вторичного утолщения	255
3.3. Отношения между меристемой аномального вторичного утолщения и другими меристемами растения	258
3.4. Характер производных меристемы аномального вторичного утолщения	260
3.5. Типы аномального вторичного утолщения осевых органов исследованных видов	261
Глава 4. ОЦЕНКА РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТИ МАТЕРИАЛА	265
Глава 5. ЭВОЛЮЦИЯ АНОМАЛЬНОГО ВТОРИЧНОГО УТОЛЩЕНИЯ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ	271
5.1. Реконструкции исходного способа аномального вторичного утолщения	272
5.2. Тенденции эволюции аномального вторичного утолщения осевых органов центросеменных	280
5.3. Особенности реализации основных тенденций эволюции аномального вторичного утолщения осевых органов центросеменных	283
5.4. Эволюционный статус аномального вторичного утолщения осевых органов у центросеменных	292
5.5. Причины, обусловившие возникновение у центросеменных аномального вторичного утолщения осевых органов	297
Глава 6. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ, ПРОЯВЛЯЮЩИЕСЯ В ЭВОЛЮЦИИ АНОМАЛЬНОГО ВТОРИЧНОГО УТОЛЩЕНИЯ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ У ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ	307
6.1. Сальтационный и градуальный способы возникновения новизны в эволюции	307
6.2. Эволюционная роль онтогенетических гетерохроний	308
6.3. Роль сложившейся организации в определении хода последующей структурной эволюции	310
6.4. Способ «снятия» структурных запретов	311
6.5. Адаптивно компромиссный ход сеофилеза	312
6.6. Адаптивный компромисс и природа современных архаиков	314
6.7. Экологические и географические аспекты макроэволюции	315
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	320
SUMMARY	323
ЛИТЕРАТУРА	327

Введение

Вот уже более ста лет в биологии практически любые вопросы в той или иной мере замыкаются на проблему эволюционного развития органического мира. Поэтому прогресс любой биологической дисциплины самым непосредственным образом связан с прогрессом в наших представлениях о механизмах и формах биологической эволюции. Доминировавшая на протяжении XX столетия версия эволюционной теории («синтетическая» теория эволюции) ориентировала биологов на разработку главным образом проблем замены одних форм другими в рамках представлений популяционной генетики. В то же время проблема возникновения самих новых форм, новых признаков оказалась по существу на периферии внимания эволюционистов, а подчас и вообще не осознавалась (см., например: Грант, 1980¹). Благодаря этому теория эволюции органического мира как-то незаметно стала трансформироваться в объяснение динамики генных аллелей в популяциях, подверженных давлению того или иного вида отбора (см., например, Грант, 1980, 1991; Алтухов, 1989; Maynard Smith, 1989; Barrier, Robichaux, Purugganan, 2001; Teißen, Becker, 2004 и др.), и в биологии утверждался весьма облегчённый подход к объяснению появления новых признаков путём простой апелляции к термину «мутация». Молекулярная биология, занявшая в последнее десятилетие прошлого века доминирующее положение в биологии, по природе своей сосредоточена на поиске генов, участвующих в развитии тех или иных признаков, ортологов таких генов у разных таксонов и конструировании отражающих эволюцию этих генов кладограмм, а также выявлении маркеров дифференциальной экспрессии генов и регулятивного взаимодействия генов в онтогенезе в рамках представлений о генетических сетях, оставляя без внимания детальное описание самих процессов возникновения новых признаков и их трансформации в ряду поколений (см. например, Mouradov et al., 1998; Лутова и др., 2000; Bowman, 2000; Barrier, Robichaux, Purugganan, 2001; Albert, Oppenheimer, Lindqvist, 2002; Larkin, Brown, Schiefelbein, 2003; Yamada, Ito, Kato, 2003; Teißen, Becker, 2004; Ежова, 2007; Nagasaki et al., 2007; Nogueira et al., 2007; Wagner, 2007). В результате теперь мы порой представляем себе структуру генов, детерминирующих развитие признака, и их взаимодействие в составе генетической сети лучше, чем то, что они детерминируют².

¹ Показательно, что в этой работе, озаглавленной «Эволюция организмов», в действительности речь идёт по существу об эволюционных интерпретациях популяционно-генетических явлений, тогда как эволюция онтогенеза и закономерности морфо-функциональной эволюции вообще проигнорированы.

² Яркой иллюстрацией этого является учебник Л.И. Корочкина (2002), который достаточно основательно охарактеризовал значение многих генов, особенности их взаимодействий и регуляции активности и экспрессии, но ограничился указанием самых общих результатов и абстрактным примером фенотипического проявления их действия.

Вместе с тем сам процесс морфогенеза включает и эпигенетическую составляющую (Шишкин, 1984а; Воробьёва, 1990; Межжерин, 1990), в том числе и явления самоорганизации (Белинцев, 1991; Черданцев, 2003; Габараева и др., 2007; Габарасва, Хемсли, 2010), что обуславливает некоторую его автономность и, вероятно, лежит в основе как эволюционных перестроек генетической детерминации признаков (Wagner, 2007), так и отмечаемого несовпадения эволюции генотипов и эволюции фенотипов (Антонов, 2003). Поэтому в настоящее время по-прежнему необходимы исследования конкретных путей и закономерностей преобразований онтогенеза в ходе эволюции, сопровождающих и обуславливающих возникновение новых форм, поскольку стало ясным, что семофилез представляет собой не процесс трансформации дефинитивных структур и функций, а процесс эволюционного преобразования способов онтогенетического становления соответствующей структуры или функции (Северцов А.Н., 1939; Шмальгаузен, 1942; Waddington, 1957; Беклемишев В.Н., 1964; Уолдингтон, 1970; Ihlenfeldt, 1971; Gould, 1977; Fink, 1982; Шишкин, 1984б, 1986; Dommergue, 1986; Dommergue et al., 1986; Kieser, 1987; Rothwell, 1987; McKinney, 1988; Ho, 1990; и др.). Соответственно только исследования происходящих в ходе эволюции преобразований конкретных так называемых «онтогенетических траекторий» (Waddington, 1957; Шишкин, 1987) становления структуры дают возможность реконструировать ход эволюционных трансформаций и – в перспективе – понять истинный механизм эволюционных новообразований, включая его генетическую составляющую, и выявить факторы, определяющие ход соответствующих семофилезов.

В «золотой век» эволюционной морфологии исследователи построили несчётное число самых разных эволюционно-морфологических рядов. К сожалению, подавляющее большинство таких построений базировалось на в значительной мере формально-геометрическом «выведении» одних дефинитивных структур из других, также дефинитивных, структур без должного анализа характера становления их в онтогенезе. Поэтому многие накопленные эволюционной морфологией данные не в полной мере пригодны для разрешения проблемы эволюционного возникновения новых признаков. Вот почему в настоящее время всё ещё актуально подробное изучение на конкретных модельных объектах путей эволюционной трансформации «онтогенетических траекторий» разных признаков организации живых форм.

Такой аспект анализа морфогенеза накладывает определённые ограничения на выбор модельного объекта исследования. Так, чисто количественные преобразования, по-видимому, нельзя безоговорочно рассматривать как новообразование. Кроме того, количественные параметры, вероятнее всего, относятся к аналогам темподесинетных (Мейен, 1984а) признаков, что практически исключает возможность достаточно надёжного определения направления их эволюционного преобразования (Тимонин, 1993).

Любая морфогенеза не наблюдаема непосредственно и может быть лишь реконструирована посредством сопоставления состояний интересующего признака у разных объектов. Поэтому при выяснении эволюционной трансформации признака необходимо иметь основания считать, что разные его состояния, наблюдаемые у разных объектов, правомерно интерпретировать как отражение разных этапов единого семофилеза изучаемой структуры, а не как результаты разных семофилезов, происходивших конвергентно на разной исходной основе. Это требование означает, что обладатели интересующего нас признака, по меньшей мере, должны принадлежать заведомо к одному филуму.

Следовательно, выяснять ход становления нового состояния признака или новообразования имеет смысл на примере *качественных* эволюционных преобразований, происходящих в какой-либо *одной* филогенетической ветви.

Обоим этим условиям очень хорошо отвечает эволюционное развитие особого, так называемого аномального способа вторичного утолщения осевых органов у центросеменных. Во-первых, среди центросеменных давно известны как представители с вполне типичным для двудольных типом вторичного роста, так и с аномальным, причём оба типа утолщения различаются качественно (Metcalfе, Chalk, 1950; Eckardt, 1976). Во-вторых, центросеменные в целом представляют собой достаточно естественный, монофилетический таксон (Hallier, 1905; Веттштейн, 1912; Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1968; Ehrendorfer, 1976; Engel, Barthlott, 1988; Takhtajan, 1997; Cuénoud et al., 2002; APG II, 2003; Шипунов, 2003; Stevens, 2008; и др.). Из крупных семейств только Састасеае ранее исключали из родства центросеменных (Bessey, 1897; Гоби, 1916; Engler, 1925, цит. по.: Voke, 1980; Gundersen, 1950; Hutchinson, 1959). Однако последующие исследования убедительно показали весьма тесное родство этого семейства с остальными центросеменными (Вухбаум, 1948, 1949, 1953; Ehrendorfer, 1976; Волгин, 1977, 1982; Cuénoud et al., 2002; APG II, 2003; Stevens, 2008; и др.).

Выяснение особенностей эволюции модусов аномального вторичного утолщения у центросеменных позволит не только лучше уяснить способы их эволюционных преобразований, но и оценить возможности применения в эволюционной морфологии высших растений ряда концепций (исходного полиморфизма, ключевых ароморфозов, внеэкваториального персистирования и др.), разрабатываемых преимущественно зоологами. Такая оценка представляется целесообразной, поскольку применение в ботанике закономерностей, установленных при изучении животных, нередко требует внесения в них тех или иных коррективов (Козо-Полянский, 1940; Лодкина, 1983).