



Є.Л. КОРДЮМ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
e-mail: cellbiol@ukr.net

**ОЦІНКА ТАКСОНОМІЧНОГО
ТА ФІЛОГЕНЕТИЧНОГО ЗНАЧЕННЯ
МІКРОМОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК
ПОКРИТОНАСІННИХ РОСЛИН
НА ПРИКЛАДІ ДАНИХ ПОРІВНЯЛЬНО-
ЕМБРІОЛОГІЧНОГО МЕТОДУ**

*Ключові слова: ембріологія, кладистика, конвергенція,
паралелізм, рівень еволюційного розвитку, філогенія*

У червні 2010 р. виповнилося 100 років від дня народження російського ботаніка А.Л. Тахтаджяна — одного з найвідоміших, компетентних та впливових ботаніків нашого часу, як писав Р.Н. Raven, президент і директор Міссурійського ботанічного саду (США), у передмові до останньої праці Армена Леоновича «Flowering Plants» (2009). Монографії вченого «Морфологическая эволюция покрытосеменных» (1948), в якій уперше викладено його концепцію основ еволюційної морфології квіткових рослин, та «Вопросы эволюционной морфологии растений» (1954), «Основы эволюционной морфологии покрытосеменных» (1964), «Система магнолиофитов» (1987) [14—17] стали настільними посібниками в розробці питань еволюційної морфології рослин і засад філогенетичної систематики у другій половині ХХ століття, залишаються такими і нині. Кредо А.Л. Тахтаджяна у побудові філогенетичної систематики рослин полягає в широкому використанні даних порівняльно-морфологічного, порівняльно-анатомічного, порівняльно-ембріологічного та порівняльно-палінологічного методів досліджень (сьогодні об'єднуються терміном мікромор-

фологічні), що яскраво демонструє його остання монографія «Flowering Plants» [33]. У цій книзі, як пише автор, він пропонує суттєво нову версію своєї системи, що базується на величезному обсязі новітньої інформації, опублікованої в останні десятиліття та особливо важливої для логічних висновків щодо філогенії покритонасінних. Інформації, яка безпосередньо стосується ознак габітусу рослин, гілкування, листків, їх жилкування та розташування на стеблі (філотаксис), продихів, структури вузлів і деревини, суцвіть, квітки, андроцею, мікроспорангіїв, мікроспорогенезу та пилкових зерен, плодолистиків, гінецею і плацентації, насінних зачатків, запилення та запліднення, насінин і плодів, а також каріотипу. Водночас А.Л. Тахтаджян звертає увагу на важливість використання ознак ультраструктури клітин і молекулярних даних.

На думку вченого, найважливішим питанням, яке породжує найбільші труднощі, є зіставлення та оцінка даних, одержаних з різних джерел інформації. Він писав: «Як це добре відомо, родинні взаємовідносини організмів не можна, як правило, з'ясовувати лише на підставі однієї ознаки або навіть однієї групи ознак, що корелюють, ознаки зовнішньої морфології, ембріології, палинології, біохімії. Задовільного вирішення питання можна досягнути лише після відповідного таксономічного та філогенетичного зважування ознак» [17]. Підкреслюючи виняткову варіабельність, порівняно з іншими групами, форм покритонасінних рослин, які існують у найрізноманітніших екологічних умовах і тривалість життя яких варіює від кількох тижнів до кількох тисяч років, А.Л. Тахтаджян обґрунтовує положення про те, що еволюційна систематика, на відміну від кладистики, базується не лише на кладистичному аналізі, а й на врахуванні темпів і модусів еволюції окремих гілок, ступеня їх дивергенції та рівня спеціалізації.

Тому в цій статті мені хотілося би стисло розглянути сучасні підходи і викласти мої судження щодо оцінки таксономічного та філогенетичного значення мікроморфологічних ознак, насамперед ембріологічних, широко використаних А.Л. Тахтаджяном у новій версії його системи магноліофітів. Розглянути саме у світлі уявлень про спрямування, рівні та форми еволюції — паралелізм і конвергенцію, наводячи низку прикладів з результатів застосування порівняльно-ембріологічного методу.

Сучасний стан ботанічних знань дає змогу трактувати появу покритонасінних як найбільший арогенез і їх розвиток як такий, що від самого початку відбувався багатьма гілками з яскраво вираженою гетерохронністю еволюції їхніх органів. Однією з таких кардинальних змін у будові репродуктивних органів предків покритонасінних було утворення плодолисточками-спорофілами закритої порожнини зав'язі, в якій формувалися насінні зачатки. Саме наявність «вологої камери», що захищала насінні зачатки та зародки в період дозрівання насіння, і обумовила, за гіпотезою М.І. Голенкіна [1], швидке розселення та завоювання покритонасінними рослинами найрізноманітніших екологічних ніш в умовах збільшення сухості атмосфери у певні геологічні періоди зими. Диференціювання плодолисточків, які формують маточку, на зав'язь,

стовпчик і приймочку, призвело також до змін умов проростання пилку і росту пилкових трубок, тобто умов, які забезпечували доставку чоловічих гамет до жіночих у процесі запліднення. Реалізація функцій чоловічого та жіночого гаметофітів у нових умовах неминуче спричинила структурні перебудови в їх організації, спрямовані на оптимізацію процесу запліднення. Тому виникнення жіночого та чоловічого гаметофітів покритонасінних може розглядатися як явище типу ароморфозу, що підкреслює вищий рівень розвитку таких структур у цій групі рослин порівняно з попередніми. Прийняте в наш час поняття ароморфозу [13, 19] передбачає виникнення в організмі таких змін прогресивного порядку, які строго не обмежені певним середовищем. Отже, піднімаючи на вищий ступінь організацію організму, дають йому змогу освоювати нові, часто дуже відмітні, території для свого місцезростання. У спряженому ланцюзі ароморфозів внутрішніх структур генеративних органів покритонасінних (виникнення своерідних чоловічого та жіночого гаметофітів, подвійного запліднення, поліплоїдного ендосперму) завершальним етапом є поліплоїдний ендосперм, який утворюється внаслідок злиття спермію з полярними ядрами центральної клітини зародкового мішка. У результаті формотворчого процесу після останнього ароморфозу відбулося формування трьох типів ендосперму покритонасінних — нуклеарного (ядерного), целюлярного (клітинного) і гелобіального. Типи ендосперму значно варіюють в окремих таксонах покритонасінних, які займають різні місця в системі. Якщо для одних родин характерний один тип ендосперму, то в інших спостерігається як целюлярний, так і нуклеарний, незалежно від типу насінних зачатків — красинуцелятних, наприклад, родин *Magnoliaceae* та *Lauraceae*, або тенуїнуцелятних, приміром, *Asteraceae* і *Chenopodiaceae*; в родині *Boraginaceae* наявні всі три типи ендосперму — ядерний, клітинний і гелобіальний [9]. Основні відмінності між трьома типами ендосперму полягають переважно у різному ступені послідовності мітозу та цитокінезу на початкових етапах розвитку ендосперму, а також у різній поведінці двох клітин, які виникають унаслідок першого ділення вторинного ядра з одночасним цитокінезом центральної клітини; останнє характерне для ендосперму целюлярного та гелобіального типів. Наступні стадії функціонування ендосперму (утворення та накопичення в ньому запасних поживних речовин, наявність ендосперму в зрілому насінні або його резорбція в процесі дозрівання зародка) не виявляють будь-якого прямого зв'язку з типом розвитку ендосперму. Різні типи ендосперму, як і різні типи мікро- та макроспорангіїв, *Allium*- та *Adoxa*-типи біспоричних і тетраспоричних зародкових мішків і т. д., на нашу думку, слід віднести до явища аломорфозу [19]. За І.І. Шмальгаузенем термін «аломорфоз» близький до ідіоадаптації А.М. Северцова [13]. Це найбільш звичайний тип еволюції, коли організм не відчуває ні значного ускладнення організації, ні її спрощення, причому взаємовідношення організму та зовнішнього середовища зберігають загалом попередній характер, хоча перетворення організму пов'язане з певною зміною середовища. Тому аломорфоз найчіткіше виявляється після чергового ароморфозу в еволюції різних груп рослин.

У спеціалізації внутрішніх структур генеративних органів, у процесі якої в них відбуваються зміни, що не ведуть до видимого підвищення рівня організації, можна виокремити два основних напрями. Перший напрям спеціалізації безпосередньо пов'язаний з оптимізацією головних функцій даної структури або її частини, наприклад, різні типи тапетального шару мікроспорангіїв, диференціювання інтегументального тапетуму, різного роду гаусторії. При спеціалізації другого напрямку не виявляється видимий зв'язок між спеціалізацією ембріональних структур та оптимізацією здійснення їх функцій. До цього напрямку можна віднести зміни ембріональних структур, які більшою мірою пов'язані із загальною спеціалізацією даного таксона, наприклад, складний ендосперм або його відсутність, несправжні зародкові мішки. Такі ознаки часто властиві саме високоспеціалізованим за іншими ознаками родинам, види яких пристосовані до строго визначених умов існування, наприклад, види родин *Loranthaceae*, *Podostemaceae*, *Santalaceae*, *Balanophoraceae*. Крім того, другий напрям спеціалізації тісніше пов'язаний також з явищами редукції. Термін «редукція» широко застосовується в обговоренні питань еволюції внутрішніх структур генеративних органів рослин (редукція гаметофітів, нуцелусу, зародків і т. д.), але смисл, вкладений у нього, в різних випадках неоднозначний. Найменше цей термін вживається в його прямому сенсі — недорозвинення або втрата тієї чи іншої ознаки, що цілком зрозуміло, оскільки саме функціонування внутрішніх структур генеративних органів забезпечує статеве відтворення. Тому термін «редукція» стосовно гаметофітів, найімовірніше, має синонімом «скорочення розвитку» [12, 14].

Випадки морфологічно вираженої втрати тих чи інших ембріональних структур у рослинному світі дуже рідкісні. У покритонасінних вони відомі в основному серед напівпаразитних і паразитних рослин, для яких часто характерні й інші риси спрощення морфологічної організації. У напівпаразитних, паразитних та симбіомікотрофних видів, зокрема видів родин *Loranthaceae*, *Viscaceae* та *Balanophoraceae*, явища редукції виявляються у відсутності морфологічно вираженого нуцелусу та інтегументів, у видів родин *Podostemaceae* і *Orchidaceae* — відсутності ендосперму. В епіфітних, сапрофітних і паразитних видів низки родин описані різні форми редукції ембріогенезу, які часто складають достатньо чіткий редукційний ряд [18].

Широкий діапазон адаптивної радіації покритонасінних певною мірою обумовлював і поширення явища паралелізму в еволюції їхніх органів, у тому числі внутрішніх структур генеративних органів, зокрема, у зв'язку з певною обмеженістю можливостей зміни основних особливостей їх розвитку. Безсумнівно також, що для аналізу паралельного розвитку необхідні чіткіші уявлення стосовно вихідного типу тієї чи іншої структури. За визначенням І.І. Шмальгаузена [19], який узагальнив погляди Г. Осборна, О. Абеля та А.М. Северцова, під паралелізмом в еволюції слід розуміти схожість, набуту близькоспорідними організмами незалежно один від одного, на відміну від конвергенції — схожості, набутої далекими формами незалежно одна від одної. Паралельний розвиток, як і конвергенція, визначається вимогами подібного середовища.

Поняття паралелізму і конвергенції не відділені від понять гомології та аналогії органів. Явища паралелізму широко розповсюджені в еволюції макроспорангіїв і зародкових мішків, про що свідчить наявність подібних типів цих структур у різних таксонах покритонасінних, які займають різне місце в системі.

Конвергенція, на нашу думку, яскраво виявляється в розвитку ендосперму покрито- і голонасінних рослин. Особливості виникнення та генетична конституція ендосперму голонасінних і покритонасінних не дають підстав вважати їх гомологічними утвореннями, хоча функція останніх після запліднення однакова. У голонасінних ендосперм — це вегетативні клітини жіночого гаметофіту, розвиток яких починається з проростання макроспори, тобто макроспора є першою клітиною жіночого гаметофіту, і, таким чином, ендосперм голонасінних у своїй основі складається з гаплоїдних клітин. Накопичення запасних речовин у клітинах ендосперму голонасінних починається, як і в покритонасінних, під час ембріогенезу. Розвиток ендосперму покритонасінних відбувається, як правило, після потрійного злиття, тобто злиття спермія з полярними ядрами центральної клітини зародкового мішка, внаслідок чого утворюється первинне ядро ендосперму.

Таким чином, ендосперм покритонасінних поліплоїдної природи у більшості випадків — триплоїдний. Різний рівень плоїдності ендосперму покритонасінних залежить від типу зародкового мішка, плоїдність ендосперму може варіювати від $2n$ (*Oenothera*-тип) до $14n$ (*Peperomia*-тип). Поліплоїдна природа ендосперму встановлена завдяки відкриттю С.Г. Навашиним подвійного запліднення. Морфологічна схожість ендосперму голо- і покритонасінних виявляється, зокрема, у диференціюванні периферичних шарів ендосперму, а також у румінації ендосперму у низки видів. Як конвергентну схожість можна розглядати будову різного типу гаусторіїв, наприклад, ендоспермальних та суспензорних. Незважаючи на різне походження, суспензорні та ендоспермальні гаусторії, які виконують однакову функцію, мають і подібну структуру.

Отже, конвергенція в еволюції внутрішніх структур генеративних органів виявляється як подібні в загальних рисах зміни аналогічних органів, що мають схожий кінцевий результат. Причому конвергенція спостерігається в основному на рівні тканин і клітин, подібних функціонально. Найімовірніше, конвергенція ембріологічних структур на рівні тканин і клітин виявляється як тканинна специфічність, уявлення про яку суттєво поглиблені та розширені дослідженнями ультраструктури різного роду клітин і тканин. Як приклад можна навести полярність яйцеклітин в апікально-базальному напрямі, властиву різним типам архегональних рослин і покритонасінним, тобто рослинам з оогамним статевим процесом, що відображає універсальність спеціалізації гамет для оптимізації здійснення їхніх функцій.

Рівень розвитку того чи іншого таксона визначається на основі аналізу примітивності або просунутості низки морфологічних ознак, щодо яких складені еволюційно-морфологічні ряди. Чим більше число ознак розглядуваного таксона належить до кінцевих членів еволюційно-морфологічних рядів, тим на

вищому рівні розвитку чи прогресивної організації перебуває цей таксон. Але при оцінці рівня розвитку різних таксонів майже завжди доводиться мати справу з явищем гетеробатмії (від грецького *bathmos* — крок, сходинка, поріг), закономірності якого висвітлені, зокрема, у працях Б.Г. Козо-Полянського [2] і А.Л. Тахтаджяна [14, 16, 33]. Різні ознаки організації покритонасінних еволюціонують з неоднаковою швидкістю (мозаїчна еволюція). Відповідно до закону гетеробатмії у високоорганізованих у цілому форм можуть зберігатися риси нижчої організації, водночас низка примітивних форм може мати деякі ознаки вищої організації. Ступінь еволюційної гетеробатмії, за А.Л. Тахтаджяном [16], залежить від координаційних співвідношень різних структур організмів, рівня розвитку та модусів адаптивної еволюції даної групи. Гетеробатмія може виявлятися при зіставленні різних ембріологічних ознак певного таксона (найчастіше — рангу родин і порядків), особливо при зіставленні ембріологічних ознак з ознаками зовнішньої морфології генеративних та вегетативних органів. Неоднакова швидкість, з якою еволюціонують різні ознаки, приводить до того, що і древніші родини в процесі еволюції набувають окремих рис, властивих вищій організації. Якщо врахувати, що еволюція покритонасінних від самого початку їх виникнення мала віялоподібний характер, тобто розвиток цього відділу відбувався багатьма гілками, стає зрозумілою наявність широкої гетеробатмії ознак у різних таксонах покритонасінних. Ембріологічні структури, виникнення яких можна віднести до явищ аломорфозу, безперечно, можуть використовуватися для характеристики рівня розвитку або рівня організації того чи того таксона. Спеціалізовані ембріологічні структури, надійні в таксономічному відношенні, не становлять цінності як показники рівня розвитку.

Переходячи до таксономічної та філогенетичної оцінки мікрморфологічних ознак, нагадаємо, що, за Е. Майром [6], таксономічне значення мають «будь-які особливості члена будь-якого таксона, за якими він відрізняється або може відрізнятися від члена іншого таксона». Однак насправді ознаки можуть мати різну таксономічну цінність завдяки певній мінливості в онтогенезі в різних екологічних умовах, тобто фенотипічній пластичності, що потребує знання діапазону їхньої мінливості в природі, який встановлюється за аналізом результатів досліджень достатньо представницької вибірки членів відповідних таксонів. Напевно, слід згадати бум нумеричної таксономії у 70-ті — першій половині 80-х років ХХ століття, яка реалізувала новий підхід до обробки та презентації численних даних, одержаних різними методами, без аналізу їх таксономічного та філогенетичного значення в комп'ютерних операціях, проте суттєво не вплинула на таксономію еукаріот [23] і поступилася місцем кладистиці, започаткованій W. Hennig [1950, 1966, цит. за 23] та розвинутій багатьма його послідовниками.

Як добре відомо, ознаки вегетативних органів рослин є значно мінливішими порівняно з генеративними органами і виявляють широку фенотипічну пластичність у відповідь на зміну зовнішніх умов. Завдяки фенотипічній пластичності — здатності генотипу змінювати експресію та реалізуватися у різних

фенотипах у відповідь на різноманітні зовнішні впливи — організми пристосовуються до часових і просторових варіацій навколишнього середовища [6]. Фенотипічний прояв змін у генній експресії визначається вже на рівні транскрипції й охоплює надзвичайно широке коло екологічно важливих ознак — фізіолого-біохімічних, анатомічних і морфологічних, особливостей біології розвитку, часу переходу до репродуктивної фази, систем розмноження і розвитку нащадків. До найваріабельніших структурних ознак належать такі кількісні ознаки, як висота рослин, кількість, розміри та форма листків, довжина черешків, кількість і довжина пагонів, відношення корінь/стебло, кількість квітів, розміри елементів цвітіння, кількість плодів і насінин у плодах, загальна маса рослини і її окремих частин, а також анатомічні особливості вегетативних органів, ступінь опушеності, біоморфотипи тощо. Тому для оцінки таксономічної цінності варіабельних ознак зовнішньої морфології і мікроморфології безпосереднє значення мають дослідження ступеня та рис фенотипічної пластичності на видовому і популяційному рівнях. На нашу думку, використання біохімічних особливостей, навіть продуктів вторинного метаболізму, для таксономії має значні обмеження, тому хемосистематика не набула достатнього поширення. Коректний порівняльно-біохімічний аналіз потребує однотипного матеріалу, тобто зразків рослин одного віку та однієї фази розвитку, які зростають в однакових умовах, що зазвичай дуже важко реалізувати в дослідженні дикорослих рослин.

Ембріологічні ознаки належать до найбільш «консервативних» структур рослинних організмів і є надійними з таксономічного погляду. Однак відома мінливість деяких ембріологічних структур у межах родів, видів, популяцій і навіть особин, що знижує або зовсім усуває їх таксономічне значення. Порівняно мінливою ознакою є кількість середніх шарів мікроспорангію, положення макроспор у тетрадах, розміри пилкових зерен і зародкових мішків, у низці випадків — форма пилкових зерен. Причинами поліморфізму пилкових зерен спорадичного характеру можуть бути порушення в процесі мейозу і подальшого цитокінезу, різний рівень плідності популяцій у межах виду, статеве диференціювання, наявність апоміксису. Як своєрідне явище в процесі насінного розмноження покритонасінних рослин апоміксис (різні його форми) може характеризувати окремі види або частіше — окремі популяції у межах виду, хоча більшість апоміктичних рослин зберігає здатність до статевого відтворення. Впливу кліматичних (метеорологічних), едафічних і біотичних факторів зазначають переважно часові характеристики розвитку чоловічого та жіночого гаметофітів, запліднення та дозрівання насіння, що, як правило, уповільнюються за несприятливих змін екологічних чинників.

Основні труднощі у філогенетичній оцінці мікроморфологічних ознак покритонасінних, тобто їх примітивності або просунутості, полягають передусім у відсутності достатніх палеоботанічних даних щодо різних типів формування вегетативних і генеративних органів. Тому при використанні результатів порівняльно-морфологічних, порівняльно-анатомічних та порівняльно-ембріологічних досліджень сучасних рослин для філогенетичної оцінки ознак неминуче

проявляються елементи суб'єктивного характеру, що залежать як від рівня наукових знань у певний період, так і від загальнобіологічних поглядів дослідника. На підставі сучасних уявлень щодо еволюції вищих рослин та її спрямованості можна скласти еволюційно-морфологічні ряди структурних ознак, наприклад, ламінарна (поверхова) плацентация насінних зачатків у плодолистуку (бокова, дифузна, дорсальна) — субмаргінальна (шовна) плацентация (осьова, парієнтальна, центральна або колончаста); насінні зачатки з подвійним інтегументом — з одним інтегументом — без інтегумента; великі макроспорангії з багатшаровою стінкою, багатклітинним археспорієм, добре вираженою парієнтальною тканиною — дрібніші макроспорангії з одно-, двошаровою стінкою, одноклітинним археспорієм, парієнтальні клітини не утворюються; двоклітинний чоловічий гаметофіт — триклітинний; моноспоричні, бі- і тетраспоричні зародкові мішки; насінини з масивним ендоспермом і маленьким зародком — насінини з крупним зародком, бідні на ендосперм і т. д. [3—5, 10, 11, 14, 16, 33]. Однак справедливо висловлюються побоювання щодо наявності «замкненого кола» в оцінці примітивності або просунутості морфологічних (у широкому розумінні цього слова) ознак. У низці випадків ті чи інші ознаки розглядають як показник примітивної або прогресивної організації залежно від місця організму в системі, водночас воно визначається цими самими ознаками. Тому привабливою рисою кладистики в цьому напрямі є постулат щодо визначення полярності стану ознак, тобто чи є вони примітивними (плезіоморфними), чи просунутими (апоморфними), оскільки збільшення об'єктивності та відтворення у з'ясуванні історії еволюції і, відповідно, зменшення суб'єктивізму та інтуїції є однією з цілей кладистики [23]. Стан ознак у вибраній групі (ingroup) визначають здебільшого порівнянням з близькою групою, яку називають для цієї мети зовнішньою (outgroup) [23]. Якщо тільки у зовнішній групі знайдено одну пару ознак, то така ознака трактується як плезіоморфна (примітивна) у внутрішній групі. Проте цілком очевидно, що багато залежить від вибору зовнішньої групи, а це є суб'єктивною справою. Як пояснення до цієї тези А. Cronquist наводить такий приклад. Чи потрібно для визначення полярності монокарпії або полікарпії у *Mimosaceae* вибрати як зовнішню групу близькоспоріднену, строго монокарпічну *Caesalpinaceae* або не таку близьку полікарпічну *Connaraceae*? Можливо, слід взяти цілий порядок *Fabales* з родинami *Mimosaceae*, *Caesalpinaceae* та *Fabaceae* як внутрішню групу і шукати певний інший порядок в якості зовнішньої групи? Або визначати внутрішню та зовнішню групи вужче, беручи для кожної лише відносно малу частину *Mimosaceae*? Вибір залежатиме, хоч і підсвідомо, від інтуїції дослідника. А. Cronquist підкреслює, що до того ж такі копії визначення та вибір уможливають протилежні висновки. Наприклад, можна не тільки показати, що відсутність судин у покритонасінних є примітивною ознакою, а наявність — прогресивною, а й навпаки. На думку А. Cronquist, намагання кладистів для усунення цього невід'ємного недоліку при виборі однієї зовнішньої групи вибрати дві або декілька таких груп для збільшення об'єктивності є до речним, але все-таки не виключає суб'єктивного підходу.

Слід зазначити, що філогенетичний аналіз нуклеотидної послідовності ДНК певних ділянок низки генів (так звана «молекулярна філогенетика»), який набув великого поширення протягом останніх двох десятиліть і, на думку його авторів, суттєво вплинув на уявлення щодо споріднених зв'язків різних таксонів покритонасінних, тобто відбулася радикальна ревізія філогенії покритонасінних на всіх рівнях [30, 32], базується на методології кладистики і тому зберігає сильний суб'єктивний компонент у комп'ютерних операціях і ступені впевненості в абсолютній парсимонії [23]. Звичайно, кладистика та молекулярно-біологічні підходи не усувають труднощів створення філогенетичної систематики, але вони важливі та цінні тим, що дають змогу розглянути «старі» проблеми з нових позицій, розширюючи межі пізнання та підтверджуючи або заперечуючи досягнуте, що неминуче підвищує рівень дискусії.

Так, у зв'язку з даними кладистичного аналізу щодо базальних покритонасінних, а також новими випадками запліднення другим спермієм жіночих клітин у видів родів *Ephedra* та *Gnetum* [21, 24—29, 36] поживалися питання про еволюцію та гомологію ендосперму покритонасінних, які активно обговорювалися в минулому та дискусія з яких здебільшого ґрунтується на двох альтернативних гіпотезах: 1) ендосперм гомологічний зародку, тобто може виникати від трансформації розвитку додаткового зародка внаслідок другого акта запліднення, що вперше сталося у предків покритонасінних; 2) ендосперм гомологічний жіночому гаметофіту, тобто може бути продуктом зміненого розвитку жіночого гаметофіту неkwіткових рослин, пізніше спеціалізованого. Так, у *E. nevadensis* і *E. trifurca* описано випадки проникнення двох сперміїв з пилкової трубки в центральну клітину архегонія [25, 26], один з яких зливається з ядром яйцеклітини, другий — з черевним канальцевим ядром, результатом чого є утворення двох зигот і, як наслідок, — додаткового зародка. На думку W.E. Friedman [27], цей факт може підтримувати точку зору, що перехідною стадією в еволюції ендосперму було формування додаткових зародків з модифікованою функцією ендосперму для поліпшення умов розвитку сестринського зародка. У *G. gnemon*, для якого характерна відсутність архегоніїв [34], також описано злиття кожного з двох сперміїв з окремими жіночими клітинами в мікропілярній частині жіночого гаметофіту [21]. На підставі цих спостережень знову відродилась гіпотеза щодо походження голо- і покритонасінних від загального предка [28]. Проте результати сучасних молекулярно-філогенетичних досліджень, як і раніших мікроморфологічних, не підтримують ці уявлення, а засвідчують, що *Gnetales* є монофілетичною групою, близькою до хвойних [22]. Також слід зазначити, що наслідком додаткового запліднення у видів гнетових є утворення другої зиготи; обидві зиготи започатковують ідентичні багатоклітинні зародки, що може трактуватися як явище поліембріонії.

У світлі дискусії щодо походження ендосперму обговорюється можлива первинність диплоїдного ендосперму, оскільки показана його наявність у базальних покритонасінних, хоча й поряд із триплоїдним [35], характерним, як добре відомо, для більшості видів покритонасінних рослин. Розглядається

можливість дворазового виникнення диплоїдного ендосперму від вихідного триплоїдного в різних кладах, а також триплоїдного ендосперму, наприклад, у *Amborella* з семиклітинним зародковим мішком та у спільного предка однодольних, справжніх магнолієвих і дводольних з вихідним диплоїдним ендоспермом.

Дискусійність питання щодо вихідного типу ендосперму покритонасінних рослин тісно пов'язана з поглядами на походження зародкового мішка, які далеко неоднозначні, що утруднює філогенетичну оцінку типів зародкового мішка. За класифікацією І.Д. Романова [12], найповнішою серед існуючих, відомо 13 типів зародкових мішків. В основу їх виділення покладено три ознаки: кількість макроспор, що утворюють зародковий мішок; число мітозів протягом періоду його розвитку та поведінка ядер, яка визначає організацію зародкового мішка. Превалює точка зору, що вихідним типом зародкового мішка є *Polygonum*-тип — моноспоричний, тримітозний, восьмиядерний, семиклітинний зародковий мішок, інші типи, як варіації вихідного, — похідні. Менш поширена думка щодо більшої примітивності або незалежного виникнення від *Polygonum*-типу інших типів зародкових мішків, наприклад, тетраспоричного шістнадцятиядерного. На думку Я.С. Модилевського [8], моно-, бі- і тетраспоричні зародкові мішки мають спільне походження, але від самого початку свого становлення розрізнялись за часом закладання і темпами формування, тобто є своєрідними та рівноцінними варіантами одного загального типу. Таке припущення ґрунтується на наявності у *Gnetum ovalifolium* тетраспоричного жіночого гаметофіту, формуванні шістнадцятиядерних зародкових мішків у низки родин покритонасінних, наприклад, *Euphorbiaceae* та *Apiaceae*, серед властивого цим родинам *Polygonum*-типу і, зрештою, на утворенні в різних насінних зачатках одного і того самого виду, наприклад, *Erigeron elatius*, моно-, бі- і тетраспоричних зародкових мішків за переважання біспоричного. Показано наявність чотириклітинного зародкового мішка у *Nuphar polysepalum*, а також у видів родів *Nymphaea*, *Cabomba*, *Schisandra* та *Illicium*, яких тепер відносять до базальних видів у системі покритонасінних [35]. Але в одного з них — *Amborella trichopoda* — виявлений семиклітинний зародковий мішок *Polygonum*-типу [36], а чотириклітинний *Oenothera*-типу [12] характерний для родини *Onagraceae* з справжніх дводольних.

Підсумовуючи розглянуті питання, хотілося б ще раз підкреслити необхідність використання даних різних методів досліджень у вивченні історії рослинного світу, з'ясуванні шляхів еволюції та родинних зв'язків між різними таксонами. Як писав А.Л. Тахтаджян, такий підхід обумовлений тим, що «предметом класифікації є організми, а не генотипи. Фенотип є складним епігенетичним явищем, яке не можна суто редуccionістським шляхом звести до послідовності нуклеотидів» [17]. Слід зазначити, що в літературі з молекулярної філогенетики дедалі частіше звертають увагу на велику кількість нез'ясованих питань і положень, які слабо підкріплюються молекулярними даними та їх кладистичним аналізом, а також ідеться про ренесанс морфології у систематиці рослин [30—31]. Прогрес у цій галузі полягає, з одного боку, в аналізі нуклеотидної послідовності певних ділянок дедалі більшої кількості генів, у тому

числі пластидних і мітохондріальних, а також ділянок, які швидко еволюціонують [30], а з другого — у зіставленні молекулярних даних з ознаками зовнішньої морфології та міроморфологічними, зокрема ембріологічними, що потребує, у свою чергу, пошуку нових шляхів для подальшої оцінки філогенетичного значення міроморфологічних ознак у світлі нової інформації.

1. *Голенкин М.И.* Победители в борьбе за существование. — М.: МГУ, 1927. — 101 с.
2. *Козо-Полянский Б.М.* Законы филогенеза растений и дарвинизм // Растение и среда. — М.; Л., 1940. — С. 43—46.
3. *Кордюм Е.Л.* Значение эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. — Киев: Наук. думка, 1971. — С. 196—216.
4. *Кордюм Е.Л.* Политопно-монофилетическая концепция происхождения покрытосеменных растений в свете эмбриологических данных // Проблемы филогении высших растений. — М.: Наука, 1974. — С. 37—49.
5. *Кордюм Е.Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. — Киев: Наук. думка, 1978. — 219 с.
6. *Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др.* Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 277 с.
7. *Майр Э.* Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971. — 454 с.
8. *Модилевский Я.С.* Эмбриология покрытосеменных растений. — Киев: Изд-во АН УССР, 1953. — 244 с.
9. *Модилевский Я.С.* Цитоэмбриология покрытосеменных. — Киев: Изд-во АН УССР, 1963. — 370 с.
10. *Поддубная-Арнольди В.А.* Общая эмбриология покрытосеменных растений. — М.: Наука, 1964. — 482 с.
11. *Поддубная-Арнольди В.А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по эмбриологическим признакам. — М.: Наука, 1982. — 352 с.
12. *Романов И.Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. — Киев: Наук. думка, 1971. — С. 72—113.
13. *Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса. — М.; Л.: Биомедгиз, 1934. — 150 с.
14. *Тахтаджян А.Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. — М.: Моск. об-во испытат. природы, 1948. — 300 с.
15. *Тахтаджян А.Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. — Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 212 с.
16. *Тахтаджян А.Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — М.; Л.: Наука, 1964. — 236 с.
17. *Тахтаджян А.Л.* Система магнolioфитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
18. *Терезин Э.С.* О способах, направлении и эволюционном значении редукции биологических структур // Ботан. журн. — 1975. — **60**, № 10. — С. 1401—1412.
19. *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — 231 с.
20. *Bowe L.M., Coat G., de Pamphills C.W.* Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: extant gymnosperms are monophyletic and *Gnetales'* closest relative are conifers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — **97**. — P. 4092—4097.
21. *Carmichael J.S., Friedman W.E.* Double fertilization in *Gnetum gnemon* (*Gnetaceae*): its bearing on the evolution of sexual reproduction within the *Gnetales* and the Anthophyte clade // Amer. J. Bot. — 1996. — **83**. — P. 767—780.

22. Chaw S.M., Parkinson C.I., Cheng Y., Vincent T.M., Palmer J.D. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of *Gnetales* from conifers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — **97**. — P. 4086—4091.
23. Cronquist A. A botanical critique of cladism // Bot. Rev. — 1987. — **53**. — P. 1—52.
24. Floyd S.K., Friedman W.E. Evolution of endosperm developmental patterns among basal flowering plants // J. Plant Sci. — 2000. — **161**. — P. 57—81.
25. Friedman W.E. Sexual reproduction in *Ephedra nevadensis* (*Ephedraceae*): further evidence of double fertilization in a non-flowering seed plant // Amer. J. Bot. — 1990. — **77**. — P. 1582—1598.
26. Friedman W.E. Double fertilization in non-flowering seed plants and its relevance to the origin of flowering plants // Intl. Rev. Cytol. — 1992. — **140**. — P. 319—355.
27. Friedman W.E. Organismal duplication, inclusive fitness theory, and altruism understanding the evolution of endosperm and the angiosperm reproductive syndrome // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1995. — **92**. — P. 3913—3917.
28. Friedman W.E. The evolution of double fertilization and endosperm: an «historical» perspective // Sex. Plant Reprod. — 1998. — **11**. — P. 6—16.
29. Friedman W.E., Carmichael J.S. Double fertilization in *Gnetales*: implication for understanding reproductive diversification among seed plants // Intl. J. Plant Sci. — 1996. — **157**. — P. 77—94.
30. Khidir W.H., Borsch T., Muller K. et al. Angiosperm phylogeny based on matK sequence information // Am. J. Bot. — 2003. — **90**, 12. — P. 1758—1776.
31. Nandi O.I., Chase M.W., Endress P.K. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbcL* and non-molecular data // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1998. — **85**. — P. 137—212.
32. Qiu V.-L., Dombrowska O., Lee J. et al. Phylogenetic analysis of basal angiosperms based on nine plastid, mitochondrial, and nuclear genes // Intl. J. Plant Sci. — 2005. — **166**. — P. 815—842.
33. Takhtajan A. Flowering Plants. — Springer Science+Business Media, 2009. — 870 p.
34. Vasil V. Morphology and embryology of *Gnetum* // Phytomorphology. — 1959. — **9**. — P. 167—215.
35. Williams J.H., Friedman W.E. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage // Nature. — 2002. — **415**. — P. 522—526.
36. Williams J.H., Friedman H., Jaffre T., Raven P.H. Embryology of *Amborella* (*Amborellaceae*): descriptions and polarity of character states // J. Plant Res. — 2000. — **113**. — P. 171—280.

Рекомендує до друку
Ю.П. Шеляг-Сосонко

Надійшла 07.07.2010

Е.Л. Кордюм

Інститут ботаники ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЗНАЧЕНИЯ МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ДАННЫХ СРАВНИТЕЛЬНО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА

Рассматриваются методические подходы к таксономической и филогенетической оценке микроморфологических признаков, в первую очередь данных сравнительно-эмбриологического метода, и их значение для систематики покрытосеменных растений. Внимание уделяется методологии кладистики. Подчеркивается необходимость использования результатов различных методов исследований в изучении истории растительного мира, выяснении путей эволюции и родственных связей между отдельными таксонами.

К л ю ч е в ы е с л о в а: эмбриология, кладистика, конвергенция, параллелизм, уровень эволюционного развития, филогения.

E.L. Kordyum

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

EVALUATION OF TAXONOMIC AND PHYLOGENETIC SIGNIFICANCE
OF MICROMORPHOLOGICAL CHARACTERS OF ANGIOSPERMS BASED
ON DATA OF THE COMPARATIVE EMBRYOLOGICAL METHOD

The article provides an overview of methodic approaches to assessing the taxonomic and phylogenetic value of micromorphological characters, mainly data of the comparative embryological method, and their significance for taxonomy of angiosperms. The methodology of cladistics is briefly considered. The need of using data of different methods to study the evolutionary history of the plant kingdom and evolutionary pathways and relations of various taxa is emphasized.

Key words: embryology, cladistics, convergence, parallelism, evolutionary development level, phylogeny.