

МОРФОГЕНЕЗ ПРОКСИМАЛЬНЫХ ВЕТОЧНЫХ ЛИСТЬЕВ У МХОВ

© 2012 г. М. С. Игнатов¹, У. Н. Спирина²

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
127276 Москва, Ботаническая ул., д. 4
E-mail: misha_ignatov@list.ru

² Тверской государственный университет, Биологический факультет
170100 Тверь, ул. Желябова, д. 33

Поступила в редакцию 27.10.11 г.
Окончательный вариант получен 11.01.12 г.

Рассмотрены случаи образования глубоко рассеченных и составных листьев в основании веточек у мхов, определена их гомология в разных группах и возможные причины их формирования. Ранее данные структуры трактовались разными авторами неоднозначно, в большинстве случаев для их описания использовался термин псевдопарафиллии, который, как показано, применялся и к целым листьям, и к отдельным их частям. Среди типов строения, уклоняющихся от основного, особое положение занимает *Hampella*-вариант, при котором образование глубоко рассеченных и составных листьев связано с задержкой развития веточек; семейства для которых он характерен, занимают базальное положение в филогенетическом дереве бокоплодных мхов. *Leucodon*-вариант не является специфическим для какой-либо филогенетически очерченной группы; он возникал в разных семействах, в которых разрывы листьев на доли можно объяснить более сильным растяжением стебля. *Hypnum*-вариант также не связан с отдельными филогенетическими линиями, но является примером более глубоко зашедшей специализации.

Ключевые слова: бокоплодные мхи, развитие веточек, развитие листьев, филогения.

ВВЕДЕНИЕ

Мхи, или листостебельные мхи, насчитывают в современной флоре около 10 тысяч видов и при этом все они, за исключением одного рода *Takakia*, имеют, как всегда считалось, только цельные простые листья. *Takakia*, имеющая лист рассеченный почти до основания на 4 линейные доли, представляет собой базальную ветвь эволюции мхов; ранее ее относили к печеночникам или выделяли в отдельный отдел, что делают и некоторые современные авторы (Филин, 2009); в данной статье она рассматриваться не будет. Таким образом, в отличие от листостебельных печеночников, второй большой группы высших растений с преобладанием в жизненном цикле гаметофита, характеризующейся огромным разнообразием форм листьев, считается, что у мхов наблюдается необычайное единообразие их строения.

Непосредственно предметом настоящей работы являются листовидные образования в основании веточек бокоплодных мхов, обычно именуемые псевдопарафиллиями. Эта морфологическая структура получала разные трактовки у разных авторов и определение ее гомологии до сих пор не имеет общепризнанного решения. Термин “псевдопарафиллии” был предложен Варнсторфом (Warnstorf, 1906) для листовидных структур во-

круг зачатка веточки у *Rhynchostegium* (Brachytheciaceae). Однако согласно первому крупному обзору строения псевдопарафиллиев на большой выборке семейств мхов (Ireland, 1971) все семейство Brachytheciaceae не имеет псевдопарафиллиев; структуры же так именовавшиеся были интерпретированы как первые веточные, или “чешуевидные листья”. Последующая классификация, предложенная Акиямой (Akiyama, 1990) описывала отдельные типы строения в терминах происхождения: из тканей веточки или из эпидермиса стебля. Данная точка зрения была подвергнута критике Игнатовым и Хеденэсом (Ignatov, Hedenäs, 2007), поскольку зачаток веточки и поверхность стебля, в сущности, имеют общее происхождение, что было показано еще Лейтгебом (Leitgeb, 1868) и Мюллером (Müller, 1898) и существенно конкретизировано Фреем (Frey, 1971) и Бертье (Berthier, 1971). Учитывая важность, в последнее время все возрастающую, признаков данных структур для целей макросистематики (см., напр., Ignatov et al., 2007), Игнатов и Хеденэс предложили вообще отказаться от термина псевдопарафиллий, а описывать строение листовидных структур в основании веточки с максимальной подробностью. Понимание гомологии данных структур, тем не менее, раскрыто

не было, и терминология для такого описания оказалась неразработанной.

В наших предыдущих работах были проанализированы четыре случая, уклоняющихся от наиболее распространенных типов развития (Spigina, Ignatov, 2005, 2008, 2010, 2011). Здесь мы постарались суммировать эти результаты, обсудить гомологию наблюдаемых структур и их зачатков, а также дать их обзор, включив дополнительные данные, полученные на большой выборке родов бокоплодных мхов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из-за мелких размеров и весьма сильно внешне отличающихся картин строения зачатков веточек мхов, они до последнего времени остаются весьма плохо описанными. Усугубляет дело также их расположение на боковых поверхностях стебля, который, как правило, несколько уплощен в дорзовентральном направлении и не позволяет при стандартном изготовлении препарата увидеть почку сверху. Поэтому изучение проводилось с помощью комбинированного применения СЭМ и световой микроскопии (список изученных родов в подписи к рис. 3). Для нескольких ключевых объектов (роды *Amblystegium*, *Brachythecium*, *Calliergon*, *Fontinalis*, *Hypnum*, *Leucodon*, *Thamnobryum*) изучение проводилось на сериях анатомических срезов.

Для СЭМ (LEO-430) применяли два способа подготовки материала. В первом случае сырой материал помещали непосредственно на замораживающий Пельте-стол и изучали при -30°C при низком вакууме. Во втором случае побеги фиксировали в 4%-м глютаральдегиде в течение недели, затем выдерживали в 1%-м водном растворе OsO_4 в течение 6 часов, далее промывали водой и дегидрировали в сериях спиртов и ацетона. Высушивали методом критической точки и напыляли золотом. Для зачатков веточек описывали внешний вид, отмечали положение относительно уровня поверхности материнского стебля, наличие периода покоя, присутствие проксимальных веточных листьев, их расположение, форму, переход к нормальным веточным листьям.

Для анатомических срезов размоченные в воде верхние части побегов с удаленными листьями фиксировали в 2.5%-м глютаральдегиде в течение недели. Затем материал помещали в 1%-й водный раствор OsO_4 на 10 часов, далее промывали, дегидрировали в серии спиртов (30° и 50°) и выдерживали в 2%-м растворе уранилацетата на 70° спирте в течение 10 часов. Материал промывали и проводили через спирты (96° и абсолютный), смесь спирта и ацетона, чистый ацетон и смеси ацетона и аралдитовой смолы. Затем заливали в аралдитовую смолу согласно протоколу произво-

дителя и полимеризовали при $+100^{\circ}\text{C}$ в течение 3-х часов. С помощью микротомы получали серии продольных, поперечных и косых срезов толщиной 2 μm , которые размещали на предметных стеклах и фотографировали под световым микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основной тип строения зачатка веточки. Изученные варианты развития боковых веточек в разных группах бокоплодных мхов показали, что ранние стадии формирования зачатка следуют одному общему плану (рис. 1А), описанному для ряда групп мхов Бертье (Berthier, 1971). Инициальная клетка веточки отделяется от одной из половин основания формирующегося листа и в результате трех делений под углом около 120° становится зачатком веточки, с апикальной клеткой, окруженной тремя мерофитами. Отличия наблюдаются только в направленности спирали, которая может быть как левой (чаще), так и правой. Во всех родах, исследованных на сериях анатомических срезов, первые деления инициальной клетки веточки проходили единообразно (рис. 2: 7).

В большинстве изученных родов, а именно в 90 из 128 (см. ниже), наиболее наружный веточный лист находится в положении “4 часа” циферблата, а второй – в положении “11 часов” (рис. 1: 1; 2: 1). Отметим сразу, что на побегах одного и того же вида листья веточки могут располагаться по левозакрученной или правозакрученной спирали, что выражается в существовании двух зеркально симметричных вариантов, оба из которых, однако, будут именоваться здесь “4–11 часов” (хотя второй фактически выглядит как “8–1 час”). Учитывая, что “4-часовое” положение соответствует направлению первого деления инициальной клетки веточки, мы будем называть данный вариант основным, а основным положением первого листа считать “4-часовое” (рис. 1: 1А). Изучение анатомии отдельных представителей показывает правомерность экстраполяции, при которой лист в “4-часовом” положении” можно считать морфологически первым. Второй лист формируется из клетки, изначально расположенной по отношению к клетке, дающей первый лист, под углом около 120° (рис. 1: 1В). Однако уже в процессе раннего развития и растяжения зачатка веточки, зачаток второго листа смещается и обычно оказывается отстоящим на больший угол (часто превышающий 180°) от первого, и в итоге находится в положении “11 часов” (рис. 1: 1С), хотя можно подобрать примеры и “8”, “9” и “10 часов”.

***Brachythecium*-тип строения зачатка веточки.** Кроме основного типа, описанного выше, среди бокоплодных мхов встречаются группы, у которых первые нормально развитые, т.е. наиболее

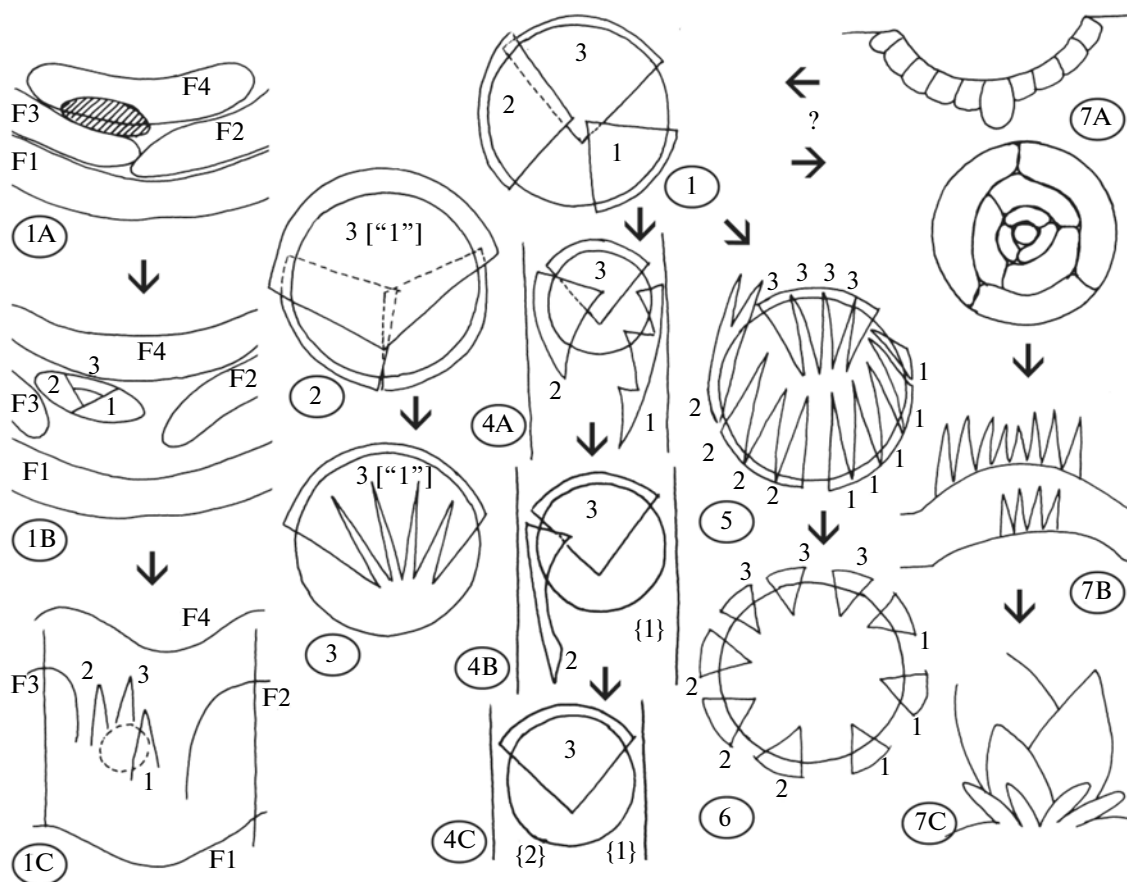
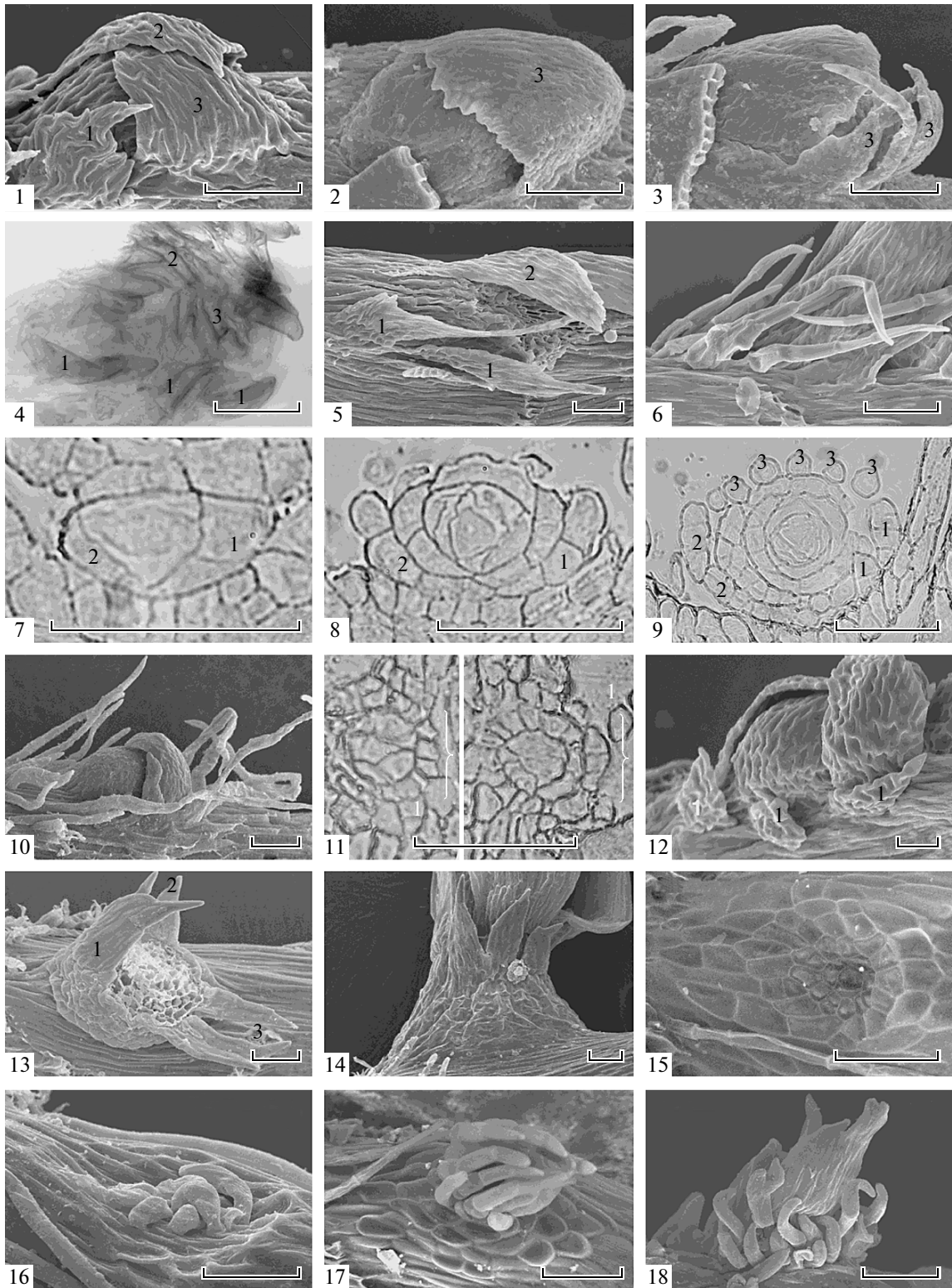


Рис. 1. Схема наиболее распространенных типов зачатков веточек и вариантов преобразования первых веточных листьев. 1 – основной тип развития веточки; 1А–1С – этапы развития (F1–F4 – порядковый номер стеблевых листьев); 2 – *Brachytheciaceae* (*Brachythecium*-тип с цельными листьями); 3 – *Leucodontaceae* (*Brachythecium*-тип с рассеченным 3 листом); 4 – *Fontinalaceae* (этапы редукции от основного к *Brachythecium*-типу; редуцируемые листья часто составные); 5 – *Hypnum cupressiforme* (*Hypnum*-вариант рассечения первых веточных листьев); 6 – *Thamnobryum* (*Hypnum*-вариант рассечения первых веточных листьев до уровня составных листьев); 7 – *Bryum*-тип развития веточки с *Hampeella*-вариантом первых веточных листьев: 7А – фронтальный вид зачатка и его вид на продольном срезе; 7В – начальные стадии выхода зачатка веточки из покоящегося состояния (разные варианты); 7С – последующая стадия, с началом развития широких веточных листьев (ср. рис. 2: 18).

наружные веточные листья располагаются в положении отличном от основного, “4-часового” (рис. 1: 1). Так у представителей *Brachytheciaceae*, *Meteoriaceae*, *Leucodontaceae*, а также у рода *Camptochaete* (*Lembophyllaceae*) (рис. 1: 2; 2: 2) наиболее наружный веточный лист обращен верхушкой вниз. Несмотря на то, что первые деления инициальной клетки идут в том же направлении, что и у большинства видов, на листовых пластинках зачатки 1 и 2 веточных листьев не развивают (см. подробнее Spirina, Ignatov, 2005, 2010). Сходное положение наиболее наружного листа встречается также и в семействе *Fontinalaceae* (рис. 1: 4) однако в отличие от *Brachytheciaceae* и *Leucodontaceae*, где положение наиболее наружного листа строго определено и почти не имеет исключений,

у *Fontinalaceae* этот признак варьирует не только у разных видов, но иногда даже в пределах одного растения (Spirina, Ignatov, 2011). Чаще всего наиболее наружный лист находится в положении “10–11 часов” (соответствуя, таким образом, морфологически второму веточному листу), реже “12 часов” или “4 часа” (соответствуя третьему и первому). При этом редукция первого и, реже, второго веточного листа наблюдается на стеблях хорошо развитых быстрорастущих растений с далеко расставленными листьями. Спирина и Игнатов (Spirina, Ignatov, 2011) выявили, что меньшая степень редукции наблюдается: (1) у видов с более густым листорасположением, т.е. тех, у которых стебель претерпевает меньшее растяжение; (2) близ концов веточек, где рост их замедляется;



(3) в местах более частого ветвления, где растяжение стебля не столь сильное; (4) у образцов, собранных летом, когда рост значительно замедляется и при температуре $+20^{\circ}\text{C}$ практически прекращается, в то время как при $+13...+15^{\circ}\text{C}$ он максимален (Glime, 1987).

***Bryum*-тип строения зачатка веточки.** У большинства верхоплодных и относительно немногих групп бокоплодных мхов редукция первых веточных листьев идет по другому типу развития, названному *Bryum*-типом Акиямой (Akiyama, 1990), связанному с альтернативным способом защиты

Рис. 2. Зачатки веточек бокоплодных мхов. 1 — *Campylium stellatum* (Hedw.) Mönk., основной тип зачатка веточки с расположением первых проксимальных веточных листьев в положении “4–11 часов” (ср. рис. 1: 1); 2–3 — *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr., зачаток веточки; первый проксимальный лист обращен верхушкой книзу и может быть цельным (2) или раздельным на б.м. узкие доли (3); 4 — *Fontinalis neomexicana* Sull. & Lesq. зачаток веточки с составным первым веточным листом (ср. рис. 4A); *Brachelyma subulatum* (P. Beauv.) Cardot — зачаток веточки с рассеченным до основания первым веточным листом; 6–9 — *Hypnum cupressiforme* Hedw.: зачаток веточки, окруженный нитевидными долями рассеченных почти до основания и составных листьев (6), и поперечные срезы растущей веточки (7–9); 10 — *Pterobryon densum* Hornsch., зачаток веточки, окруженный нитевидными долями составных листьев; 11–12 — *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Nieuwl. ex Gangulee, поперечные срезы растущей веточки с еще единичными зачатками первых веточных листьев (11) и с составным первым веточным листом (12); 13–14 — *Trachyloma indicum* Mitt., проксимальная часть веточки, на которой видна безлистная зона; 15–18 — *Hampeella alaris* (Dixon & Sainsbury) Sainsbury, зачаток веточки в виде ямки с апикальной клеткой на дне (15) и последовательные срезы раннего развития веточки (16–18). Масштабные линейки 50 μm для всех рисунков. Верхушка побегов везде справа, кроме срезов 7–9, 11, где она сверху. Цифры указывают на порядковый номер листа (ср. рис. 1).

апикальной клетки. Последняя располагается при этом не на поверхности стебля или несколько выше ее, будучи окруженной защитными структурами листовой природы, а на дне ямки (рис. 2: 15). Примерами такого типа зачатков веточек могут служить *Hampeella* и *Trachyloma* (рис. 1: 7; 2: 13–18), а также семейство Plagiotheciaceae. Зачатки листьев, образующие склоны ямки, пластинку листа, как правило, не развивают вплоть до начала развития веточки.

Описание основного, *Brachythecium*- и *Bryum*-типа строения зачатка веточки дано здесь, поскольку варианты развития рассеченных и составных листьев так или иначе базируются на этих трех наиболее распространенных типах.

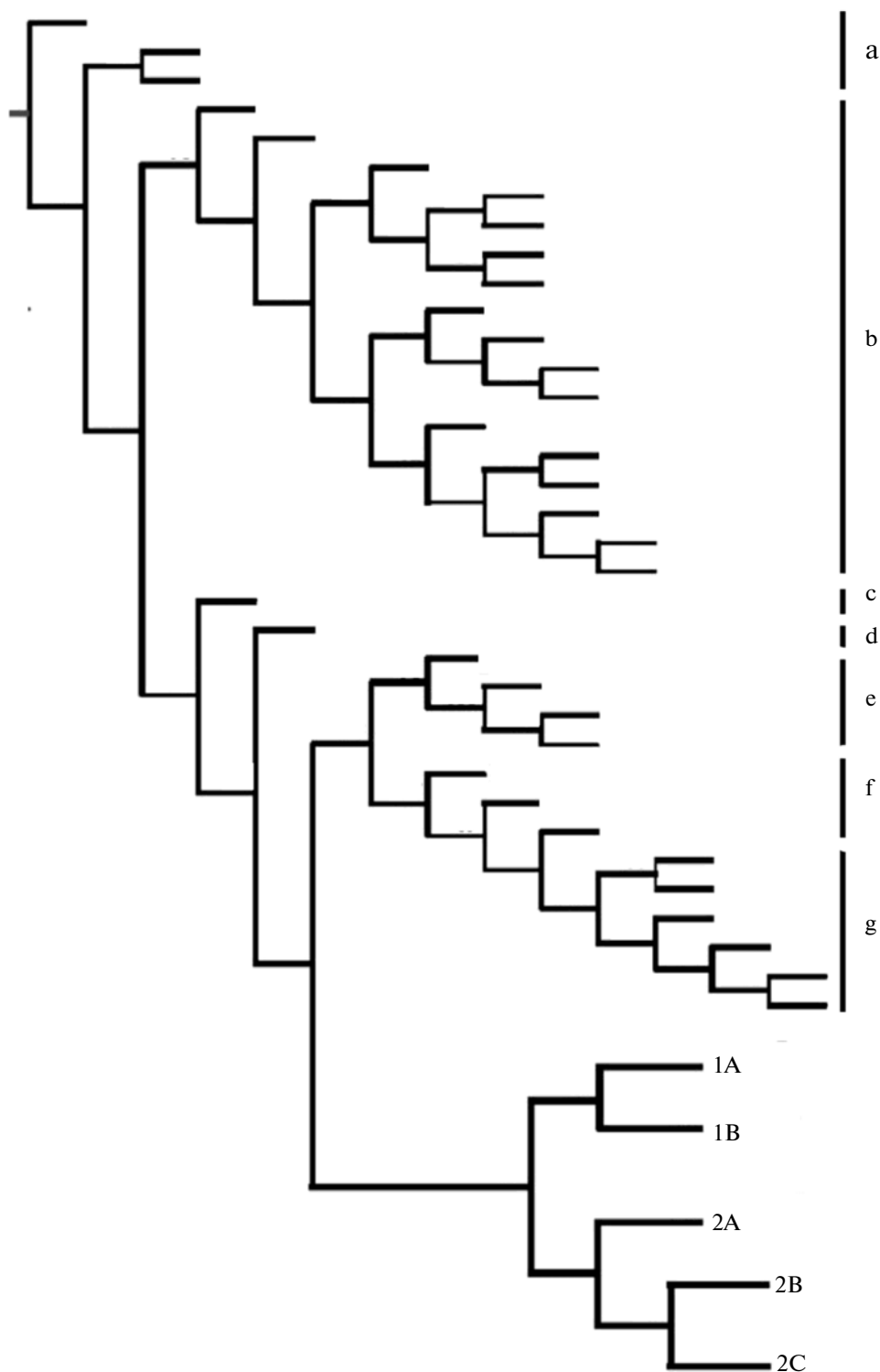
Leucodon-вариант развития раздельных, рассеченных и составных проксимальных веточных листьев. У представителей Leucodontaceae, Fontinalaceae, Lemborphyllaceae в ряде случаев наблюдаются проксимальные веточные листья, разделенные на доли (рис. 1: 3; 2: 3). Глубина такого разделения, а также ширина и форма долей могут варьировать. Иногда эти листья рассечены почти до самого основания листа, хотя и в таких случаях всегда очевидно, что доли принадлежат одному исходному листу. В случае *Leucodon* разделенным оказывается наиболее наружный лист, занимающий положение “12 часов” (и, таким образом, являющийся морфологически третьим). Вблизи верхушки нормально развитых побегов крупных видов рода, таких как *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr., *L. immersus* Lindb. и *L. corensis* Cardot, а также на столонovidных и истонченных побегах, этот лист цельный, но на участках стебля с максимальным диаметром, наиболее наружный веточный лист разделен на доли (рис. 2: 3), число и ширина которых неодинаковы даже в пределах побега. Для указанных трех видов, имеющих сходные размеры, диаметр стебля, превышение которого сопровождалось постоянным наличием раздельных или рассеченных листьев составлял 350 μm , на более тонких побегах листья всегда были цельными. У видов Leucodontaceae со всегда тонкими побегами (диаметром менее 320 μm), например *Leucodon pendulus* Lindb. и *Pterogoniadelphus mon-*

tevidensis (Müll. Hal.) M. Fleisch., разорванных наиболее наружных листьев не наблюдалось никогда.

Рассеченный первый лист встречается также в семействе Fontinalaceae в родах *Brachelyma* и *Fontinalis* (рис. 2: 4–5), причем в последнем он представлен в случаях, занимающих промежуточное положение между полной редукцией первого листа и его нормальным развитием. При этом лист может быть разделен на доли в разной степени, вплоть до основания и в ряде случаев выглядеть как несколько отдельных листьев, расположенных в ряд на стебле; подробнее о таких составных листьях будет сказано ниже, при рассмотрении *Hypnum*-варианта. Про связь наличия рассеченного проксимального веточного листа с факторами растяжения стебля у *Fontinalis* можно сказать то же самое, что и про связь с редукцией его первого веточного листа, обсуждавшуюся выше.

Кроме того, рассеченный или раздельный первый лист как редкий случай встречается в пределах групп, обладающих преимущественно цельными проксимальными листьями (например, у *Amblystegium*, *Warnstorfia*, *Stereodon* и др.).

Hypnum-вариант развития рассеченных и составных проксимальных веточных листьев. Этот вариант включает зачатки веточек, окруженные листовидными структурами в числе, превышающем три (рис. 1: 5–6; рис. 2: 6, 10). Однако и в этом случае первые деления инициальной клетки веточки не отличаются от общего плана (рис. 2: 7–8). Формирование же узколинейных структур происходит на более поздних стадиях развития (рис. 2: 9). Таким образом, на примере *Hypnum cupressiforme* Hedw. (рис. 2: 6–9), *Pterobryon densum* Hornsch. (рис. 2: 10) и др. мы имеем вариант разделения листа на отдельные сегменты в процессе его развития. Формирующиеся таким образом листья могут быть как рассеченными почти до основания, так и состоящими как бы из нескольких листьев, связь которых между собой не очевидна. Тот факт, что они являются потомками одной клетки, может быть установлен как путем анализа серий срезов, так и их положением в ряд, причем



именно в том положении, где у близких видов обычно располагается один из наиболее проксимальных веточных листьев. Подобные листья, формирующиеся на основе единого зачатка, но образованные в развитом состоянии двумя или более пластинками, не имеющими связи на уров-

не поверхности стебля у мхов, мы предлагаем называть составными.

Примером, когда части составного листа наиболее удалены друг от друга и смещены так, что их положение в одном круге не очевидно является *Thamnobryum* (рис. 2: 12), широко треугольные ча-

Рис. 3. Схематическое изображение филогенетического дерева 218 бокоплодных мхов (Троицкий и др., 2007), построенного на основе анализа нуклеотидных последовательностей *rITS* и *trnL-F*. Включенные в анализ представители 128 родов перечислены ниже, с указанием типа строения проксимальных листьев веточек (роды представляют 46 семейств, названия которых, во избежание громоздкости, не приводятся). Роды, имеющие *Bryum*-тип строения, даны полужирным курсивом, из них – имеющие *Hampeella* – вариант рассечения веточных листьев отмечены звездочкой (*); роды, имеющие *Brachythecium*-тип строения, даны подчеркнутым курсивом, из них – имеющие *Leucodon*-вариант рассечения веточных листьев отмечены звездочкой (*); роды, имеющие основной тип строения, даны простым курсивом, из них – имеющие *Hypnum*-вариант рассечения веточных листьев отмечены звездочкой (*). Порядок расположения названий родов и их подразделение на отдельные клады (обозначены буквами и цифрами) соответствует таковому в дереве.

a – *Hookeria*, *Lopidium**, *Ancistrodes** [*Hampeella**, не включенная в анализ Троицкого и др. (2007), также принадлежит этой части дерева (Buck et al., 2005)]

b – *Isopterygiopsis**, *Orthothecium*, *Platydictya**, *Herzogiella*, *Struckia*, *Myurella**, *Plagiothecium**, *Fabronia**, *Entodontopsis**, *Stereophyllum**, *Lepyrodium**

c – *Habrodon**

d – *Leucodon**

e – *Pterigynandrum**, *Hypnum** (часть видов), *Hypnum* (часть видов), *Eurohypnum*

f – *Phyllogonium*, *Prionodon*, *Pirella**

g – *Brachelyma**, *Dichelyma**, *Fontinalis**

1A – *Rauvolfia*, *Thuidium*, *Leskea*, *Haplocladium*, *Abietinella*, *Helodium*, *Pseudoleskeopsis*, *Lindbergia*, *Mamillariella*, *Breidleria*, *Stereodon p.p.*, *Pseudocalliergon*, *Drepanocladus*, *Amblystegium*, *Hygroamblystegium*, *Palustriella*, *Cratoneuron*, *Campylidium*, *Hygrohypnum*, *Anacamptodon*, *Serpoleskea*, *Campylium*, *Leptodictyum*

1B – *Rhytidium*, *Pseudoleskeella*, *Ptilium*, *Cryphaea**, *Podperaea**, *Myrinia*, *Ochyraea*, *Tomentypnum*, *Drepanium**, *Campylophyllum**, *Pseudohygrohypnum*, *Stereodon p.p.*, *Homomallium*, *Pylaisia*, *Ectropothecium*, *Pleurozium*, *Entodon*, *Erythrodonium*, *Trachyloma*, *Calliergonella*, *Platygyrium**, *Sematophyllum**, *Gollania*, *Hildenbrandtiella**

2A – *Pterogonium*, *Dolichomitra*, *Lembophyllum*, *Rigodium*, *Heterocladium*, *Isothecium*, *Fallaciella*, *Dolichomitriopsis*, *Platyhypnidium*, *Okamuraea*, *Homalothecium*, *Brachythecium*, *Bryhnia*, *Campiochaete**, *Ctenidium*, *Trachypus*, *Barbella*, *Floribundaria*

2B – *Calliergon*, *Warnstorfia*, *Straminergon*, *Loeskyppnum*, *Iwatsukiella*, *Hamatocaulis*, *Scorpidium*, *Hygrohypnella*, *Sanionia*

2C – *Anomodon*, *Claopodium*, *Chaetomitrium*, *Conardia*, *Rigodiadelphus*, *Lescuraea*, *Neodolichomitra*, *Climacium*, *Pleuroziopsis*, *Hylocomiastrum*, *Antitrichia*, *Loeskeobryum*, *Rhytidadelphus*, *Rhytidiastrum*, *Pilotrichella*, *Rhytidiopsis*, *Thelia*, *Haplohymenium*, *Carribaehypnum*, *Mittenothamnium*, *Glossadelphus*, *Taxiphyllum*, *Leptopterigynandrum*, *Neckera*, *Forsstroemia*, *Leptodon*, *Heterocladium**, *Echinodium*, *Porotrichodendron*, *Thamnobryum**

сти составного листа которого выглядят расположенными скорее по спирали, и только изучение серий срезов через зачаток веточки позволяет понять их природу (рис. 1: 6; 2: 11), которая в целом была установлена уже Бертье (Berthier, 1971).

***Hampeella*-вариант развития рассеченных и составных проксимальных веточных листьев.** Наличие узко линейных листовидных структур в основании веточек, кроме вышеописанного *Hypnum*-варианта, обычно встречается у видов, имеющих *Bryum*-тип строения зачатка веточки (рис. 1: 7; 2: 15), который на ранних стадиях развития вообще не окружен какими-либо листовидными образованиями. Листья начинают развивать пластинку синхронно с “выворачиванием” ямки, что вполне понятно, так как в глубине ямки начать развиваться они не могут из-за отсутствия места, а поднявшись над уровнем стебля апикальная клетка нуждается в защите окружающими листьями.

Группы, для которых характерен этот способ защиты апикальной клетки зачатка, имеют в основании развитых веточек участок стебля, полностью лишенный листьев (рис. 2: 13–14). Как правило, наиболее проксимальные веточные листья у таких видов очень узкие (рис. 2: 18), хотя это не является общим правилом (рис. 2: 13–14). Линейные листья, формирующиеся в основании веточек, при таком типе развития могут быть цельны-

ми (лист 1 на рис. 2: 13), рассеченными или составными (листья 2–3 на рис. 2: 13 и рис. 2: 14, 16–18). В многочисленных шиловидных структурах, окружающих апикальную клетку, можно усмотреть типичный для мхов филлотаксис (120°–144° между соседними листьями), если допустить, что несколько соседних шиловидных структур являются частями одного составного листа (рис. 2: 16–18).

ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие вариантов строения зачатков веточек являлось предметом обсуждения не раз, но Бертье (Berthier, 1971) рассматривал лишь немногие модельные объекты с разной степенью детальности, а другие работы (Ignatov, 1999; Ignatov, Hedenäs, 2007) использовали для изучения лишь внешнее строение зачатков веточек, без привлечения результатов изучения серий анатомических срезов. Дополнительные данные Спириной и Игнатова (Spirina, Ignatov, 2005, 2008, 2010, 2011) позволили разобрать вопрос более полно. В отношении рассеченных и составных проксимальных листьев в настоящее время можно сказать следующее.

***Leucodon*-вариант.** Проксимальные листья веточек не так уж редко оказываются раздельными

или рассеченными, в большинстве случаев без какой-либо регулярности, так что их правомерно было бы назвать также надорванными или разорванными. Стабильно этот признак выдерживается лишь у немногих видов, причем в ряде случаев наличие корреляций разрывов листьев с толщиной стебля (*Leucodontaceae*) или степенью растяжения “междоузлий” (*Fontinalaceae*) позволяет связать эти разрывы с механическим воздействием. Надо сказать, что разрывы и нерегулярная форма первых веточных листьев встречаются у многих видов бокоплодных мхов и не раз таким признакам приписывалось таксономическая значимость, но в силу значительной вариабельности и неопределенности описания они не получили широкого распространения. Тем не менее, для целей сопоставимости морфологических описаний понимание факта возможного разделения листа, который закладывается как единый, на отдельные сегменты необходимо. Интересно, что данный тип получает наибольшее выражение в группах, у которых морфологически 1–2 первых веточных листьев редуцированы.

Нурит-вариант, представленный, в частности, у *Hypnum cupressiforme* был подробно проанализирован (Spirina, Ignatov, 2008). Узколанцетные или шиловидные структуры, обычно именовавшиеся псевдопарафиллиями, хорошо известны у этого вида и имеют важное диагностическое значение. На сериях анатомических срезов, однако, легко видеть, что первые деления инициальной клетки веточки не отличаются от таковых, характерных для всех бокоплодных мхов. Далее в процессе формирования зачатка веточки уже на самых ранних стадиях листья разделяются на отдельные сегменты (рис. 2: 7–9). С одной стороны, связать данные разрывы можно с необычно резким увеличением объема апикальной клетки веточки на расстоянии 20–30 μm от верхушки апикальной клетки стебля. Начало роста листовых зачатков совпадает с резким растяжением по ширине этих зачатков, что можно рассматривать как один из факторов того, что первые 2–5 проксимальных листа веточки оказываются фактически составными листьями, разделенным до основания на линейные сегменты.

Вместе с тем, в отличие от *Leucodon*-варианта, даже на сильно истонченных побегах *Hypnum cupressiforme* первые веточные листья продолжают оставаться глубоко рассеченными, так что в этом случае данный признак закреплен в онтогенезе.

Неравномерное растяжение поверхностных тканей стебля вокруг зачатка веточки делает картину, которая получается во взрослом состоянии, трудно интерпретируемой, не позволяя в большинстве случаев определить, какая из линейных структур какому листу принадлежит, что затрудняло их интерпретацию столь длительное время.

Hampeella-вариант. Отмечен для *Hookeriaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Ptychomniaceae*, *Trachylomataceae*. Апикальная клетка при таком типе организации зачатков веточек находится на дне ямки, располагающейся в пазухе листа (рис. 2: 15). Характерной особенностью мхов, имеющих этот тип, является отсутствие правильно перистого ветвления в непосредственной близости к верхушке побега — веточки начинают развиваться довольно далеко от верхушки, в той части стебля, где обычно имеются развитые гаметангии. В этом отношении интересна параллель с верхоплодными мхами (предковыми по отношению к бокоплодным мхам), у которых ветвление имеет “подверхушечный” характер, когда развитие получают лишь те зачатки, которые находятся непосредственно по соседству с органами полового размножения. Пребывание зачатка веточки продолжительное время в покоящемся состоянии является неотъемлемой чертой данного типа ветвления. При этом растения сталкиваются с проблемой выхода из такого состояния — ямка должна вывернуться, а проксимальные веточные листья должны появиться до или, по крайней мере, вскоре после “выворачивания” ее из заглубленного состояния и подъема над уровнем поверхности стебля. По видимому, этот процесс происходит весьма быстро; по крайней мере, у некоторых родов, например *Plagiothecium*, стадию “выворачивания” наблюдать удавалось лишь в крайне редких случаях. У других родов данный процесс поддается реконструкции по сериям наблюдаемых стадий. Интересной особенностью данного типа развития является образование безлистной проксимальной части веточки. Классическая схема развития мхов подразумевает, что каждый мерофит, отделившийся от постоянно делящейся апикальной клетки, дифференцируется, производя: (1) клетки внутренней части стебля; (2) клетки листа и располагающийся ниже его поверхности стебля. Клетки же основания веточки *Bryum*-типа оказываются “вывернутыми наружу” склонами воронки и выглядят безлистыми. Бертье (Berthier, 1971) на примере *Hookeria* показал, что склоны воронки гомологичны 2–3 кругам листьев, развитие пластинок у которых задерживается или и вовсе не происходит. В некоторых случаях совершенно очевидно, что листья, соответствующие периферической части ямки и самой нижней части веточки полностью не развиваются (рис. 2: 17). В других случаях, например у *Trachyloma* (рис. 2: 13–14), можно допустить иную интерпретацию безлистного основания веточки как разросшихся оснований листьев, тем более, что подобный случай известен у *Fontinalis* (Spirina, Ignatov, 2011). Тот факт, что безлистное основание веточки можно считать сформированным основаниями именно морфологически первых веточных листьев подтверждается, в частности, их правильным филлотаксисом (рис. 2: 13).

В большинстве случаев, данный тип развития, с заглуплением апикальной клетки и задержкой ее развития сопровождается образованием очень узких, рассеченных почти до основания первых веточных листьев, поскольку им требуется уместиться вокруг небольшой апикальной клетки на дне воронки и затем принять более расставленное положение. Последнее оказывается необходимым, поскольку апикальная зона веточки по мере ее развития резко утолщается, что можно видеть из того, что веточные листья становятся значительно более широкими вскоре после развития веточки (рис. 2: 18). При этом первые развитые веточные листья резко контрастируют по форме и рассеченности с последующими (рис. 2: 18), что давало дополнительные основания выделять узкие листовидные образования веточек в особую структуру, называемую псевдопарафиллиями, что по нашему мнению, не оправдано.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

При такой интерпретации основных типов развития проксимальных веточных листьев и вариантов формирования рассеченных и составных листьев обнаруживается их известная связь с филогенией бокоплодных мхов. Для данного анализа было взято филогенетическое дерево бокоплодных мхов из работы Троицкого и др. (2007), включающее 218 видов из 128 родов, 46 семейств. Изученные роды, а также строение и расположение у них первых веточных листьев дано в объяснении к рис. 3.

Кратко суммировать распределение типов зачатков веточек и вариантов преобразования первых веточных листьев можно следующим образом:

1) Редукция 1–2 наиболее проксимальных веточных листьев обычно характеризует большие группы, такие как семейства *Brachytheciaceae* и *Meteoriaceae*, родственные между собой, не связанные с ними родством *Leucodontaceae* (Spirina, Ignatov, 2010), и отдельные роды *Lembophyllaceae* (*Camptochaete*). В то же время, есть группы, в которых разный уровень редукции можно наблюдать у близких видов и даже в пределах побегов одного растения (*Fontinalaceae*).

Следует отметить, что за исключением последнего семейства, включающего только водные виды, подавляющее большинство *Leucodontaceae*, *Meteoriaceae*, *Lembophyllaceae* – типичные эпифиты, растущие на стволах деревьев и кустарников в тропических и субтропических районах, часто сталкивающиеся с дефицитом влаги. Большинство видов *Brachytheciaceae* наземные, но растущие преимущественно в сухих местообитаниях. Редукция двух первых веточных листьев у них приводит к образованию над зачатком веточки “верхнего капюшона”, вероятно, имеющего

большую эффективность с точки зрения защиты зачатка веточки.

2) Составные проксимальные листья веточек возникали во многих группах бокоплодных мхов (см. подпись к рис. 3). Адаптивный или конструктивный смысл их большей частью не поддается интерпретации, однако очевидная связь с активным растяжением свидетельствует, скорее в пользу того, что выдержать правильную форму первого листа мхам и конструктивно сложно, и не слишком необходимо: эта часть зачатка веточки защищена и листом, в пазухе которого находится почка. Таким образом, рассеченные и составные листья *Leucodon*-варианта нельзя считать надежными маркерами эволюционных линий. По-видимому, это можно отнести и к *Hypnum*-варианту, в котором один из представителей, *Hypnum cypripiforme*, являет пример очень типичного составного листа, тогда как другие виды (*H. saitoi* Ando, *H. fujiyamae* (Broth.) Paris, *H. imponens* Hedw. и др.) имеют простые проксимальные или лишь умеренно отдельные листья веточек.

3) Роды, характеризующиеся *Bryum*-типом строения зачатков веточек, которые развиваются с задержкой и имеют, по-видимому, неопределенную часть листьев не получающих развития, имеют на филогенетическом дереве наиболее интересное положение – большинство из них являются базальными. Базальная града, включающая представителей *Ptychomniaceae*, *Hookeriaceae*, *Plagiobothriaceae*, *Fabroniaceae*, *Stereophyllaceae*, *Leurgodontaceae* и *Nabrodontaceae* образована преимущественно с *Hampeella*-вариантом строения. Выбываются из этого правила два рода, *Trachyloma* и *Sematophyllum*, которые согласно данным приводимого здесь филогенетического анализа находятся в кладе 1В. Не рассматривая вопрос в деталях, отметим, однако, что данное положение этих двух групп не всегда таково. В ряде филогенетических анализов они оказываются значительно ближе к представителям базальной грады, а иногда и просто в ее пределах. Данный общий тип строения можно считать исходным по отношению ко всем бокоплодным мхам, что еще раз демонстрирует важность призраков развития для уточнения филогенетических построений.

Авторы выражают благодарность А.В. Бабоше и А.С. Рябченко за помощь в работе на СЭМ. Работа отчасти поддержана РФФИ 10-04-00678.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Троицкий А.В., Игнатов М.С., Боброва В.К. и др. Вклад геносистематики в современное представление о филогении и системе моховидных // Биохимия. 2007. Т. 72. Вып. 12. С. 1690–1704.
- Филин В.Р. Надотдел мохообразные // Систематика высших растений. М.: ИЦ Академия, 2009. Т. 4. кн. 1. С. 38–167.

- Akiyama H.* A morphological study of branch development in mosses with special reference to pseudoparaphyllia // *Botanical Magazine* (Tokyo) 1990. 103. P. 269–282.
- Berthier J.* Recherches sur la structure et le développement de l'apex du game'tophyte feuillé des mousses // *Revue Bryologique et Liche'nologique*. 1971. V. 38. P. 421–551.
- Buck W.R., Cox C.J., Shaw A.J., Goffinet B.* Ordinal relationships of pleurocarpous mosses, with special emphasis on the Hookeriales // *Systematics and Biodiversity*. 2005. V. 2. P. 121–145.
- Frey W.* Blatentwicklung bei Laubmoosen // *Nova Hedwigia*. 1971. V. 20. P. 463–556.
- Glime J.M.* Growth model for *Fontinalis duriaei* based on temperature and flow condition // *J. Hattori Bot. Lab.* 1987. V. 62. P. 101–109.
- Ignatov M.S.* Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LXIII. On the pseudoparaphyllia in Brachytheciaceae and Meteoriaceae (Musci) // *Acta Botanica Fennica*. 1999. V. 165. P. 73–83.
- Ignatov M.S., Gardiner A.A., Bobrova V.K. et al.* On the relationships of mosses of the order Hypnales, with special reference to taxa traditionally classified in the Leskeaceae // *Pleurocarpous mosses: systematics and evolution*. Boca Raton—NY—London: CRC Press. 2007. P. 177–214.
- Ignatov M.S., Hedenäs L.* Homologies of stem structures in pleurocarpous mosses, especially of pseudoparaphyllia and similar structures // *Pleurocarpous mosses: systematics and evolution*. Boca Raton—NY—London: CRC Press, 2007. P. 269–286.
- Ireland R.R.* Moss pseudoparaphyllia // *Bryologist*. 1971. V. 74. P. 312–330.
- Leitgeb H.* Wachstum des Stammchens von *Fontinalis* // *Sitz. d. K. Ak. Wiss. Math. Natur.* 1868. V. 57(1). P. 308–342.
- Müller C.* (Berol) Musci (Laubmoose). Fortpflanzungsverhältnisse und Entwicklungsgeschichte // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig: Verlag W. Engelmann. 1898. V. 1(3). P. 155–202.
- Spirina U.N., Ignatov M.S.* A comparison of early stages of branch development in *Brachythecium* and *Calliergon* (Bryophyta) // *Arctoa*. 2005. V. 14. P. 211–222.
- Spirina U.N., Ignatov M.S.* Branch development and pseudoparaphyllia of *Hypnum cupressiforme* (Hypnales, Musci) // *Arctoa*. 2008. V. 17. P. 139–160.
- Spirina U.N., Ignatov M.S.* On the branch development in *Leucodon* (Leucodontaceae, Bryophyta) // *Arctoa*. 2010. V. 19. P. 139–150.
- Spirina U.N., Ignatov M.S.* On the branch development in Fontinalaceae (Bryophyta) // *Arctoa*. 2011. V. 20. P. 119–136.
- Warnstorf C.* Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete. Laubmoose, 2 Bd. Leipzig: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1906. 1160 s.

Morphogenesis of Proximal Branch Leaves in Mosses

M. S. Ignatov^a and U. N. Spirina^b

^a*Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences,
Botanicheskaya ul. 4, Moscow, 127276 Russia
e-mail: misha_ignatov@list.ru*

^b*Biological Faculty, Tver State University, ul. Zhelyabova 33, Tver, 170100 Russia*

Abstract—The formation of deeply dissected and compound leaves at the bases of branches, their homology between different groups of mosses, and probable factors responsible for their development are considered. Previous authors differ in the interpretation of such leaves and in most cases describe them as special morphological structures named pseudoparaphyllia. It is shown, however, that this term has been applied both to whole leaves and to separate leaf parts. Among the patterns of leaf formation deviating from the basic type, a special place belongs to the *Hampeella* variant, where deeply dissected and compound leaves are formed due to the delayed development of branch primordia. The families representing this variant occupy a basal position in the phylogenetic tree of pleurocarpous mosses. The *Leucodon* variant, where splitting of leaves into lobes is apparently explained by strong stem extension, is not specific for any definite phylogenetic group and manifests itself in different families. The *Hypnum* variant is also not associated with certain phylogenetic lineages, but it provides an example of more profound specialization.

Keywords: pleurocarpous mosses, branch development, leaf development, phylogeny.