

58  
К 63

УДК 58 (571.6)

Комаровские чтения. Вып. XLII. Владивосток: Дальнаука, 1996. 162 с.

Публикуются доклады, прочитанные на 47-х Комаровских чтениях, состоявшихся 21 декабря 1993 г. В соответствии с биогенетическим законом обосновывается эволюционный переход от травянистых к древесным жизненным формам у цветковых растений. Приведены результаты изучения состава сосудистой флоры проектируемых особо охраняемых природных территорий на западе Амурской области. Рассмотрена флора термальных источников Кроноцкого заповедника на Камчатке. Рассматриваются проблемы охраны редких видов растений в заповедниках, заказниках и памятниках природы в Приморском крае. Предложена флористическая классификация лесных сообществ полуострова Муравьев-Амурский. Освещаются результаты изучения кислородопродуктивности, фитонцидности и повреждаемости поллютантами древесных растений флоры Приморья. Приводятся данные по биоэкологии эфемероидов юга российского Дальнего Востока и по биологии цветения травянистых дальневосточных аралий.

Сборник предназначен для ботаников широкого профиля, биологов, географов, экологов, музейных работников, специалистов в области охраны природы, краеведов.

Ответственные редакторы: Л.Н. Егорова, В.А. Недолужко

Издано по решению Редакционно-издательского совета  
Дальневосточного отделения РАН

## ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ С ПОЗИЦИЙ БИОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЗАКОНА

В.А. НЕДОЛУЖКО

Ботанический сад ДВО РАН, Владивосток

Роль Владимира Леонтьевича Комарова в развитии отечественной ботаники общеизвестна. Но не менее ценны его работы общеприкладного характера, в том числе труды по теории эволюции (Комаров, 1912; 1926, 1929, 1935, 1937, 1944 и др.). На наш взгляд, первостепенное значение имеют два аспекта научного наследия В.Л. Комарова в области эволюции: во-первых, собственный специальный вклад в теорию видообразования; во-вторых, защита, пропаганда и творческое развитие эволюционного учения, в частности дарвинизма. В том, что эволюционное учение Дарвина получило столь большую известность в широких кругах общества и что столь велик авторитет отечественной эволюционной школы в мире, - его заслуга. Символично, что следуя примеру одного из творцов биогенетического закона Мюллера, опубликовавшего уже спустя 5 лет после выхода дарвиновского "Происхождения видов" работу "За Дарвина" (Müller, 1864), В.Л. Комаров высоко оценивал и пропагандировал вклад в творческое развитие дарвинизма второго создателя названного закона Геккеля (Комаров, 1926, 1937).

Биогенетический закон в наиболее полной формулировке Геккеля звучит, как известно, следующим образом: "Развитие зародыша (онтогенез) есть сжатое и сокращенное повторение развития рода (филогенез); и это повторение тем более полно, чем более полно сохраняется вследствие постблужной наследственности первичное развитие (палингенез); напротив, повторение тем более неполно, чем более введено вследствие изменяющего приспособления нарушающее развитие (ценогенез)" (Haeckel, 1866: цит. по Северцову, 1922). Отсюда следует, что онтогенез можно считать рекапитуляци-

ей (повторением) пройденных в процессе эволюции состояний. Такая формулировка и такая интерпретация биогенетического закона могут показаться примитивными. Однако стоит вспомнить "золотые" (по В.Л.Комарову, 1944) слова Энгельса "первая наивная концепция обыкновенно правильнее, чем позднейшая метафизическая".

С момента выхода в свет основополагающих публикаций Мюллера (Müller, 1864, 1880; Naeskel, 1866, 1874) биогенетический закон с большим или меньшим успехом применялся для филогенетических реконструкций в зоологии, но накопление данных, внешне противоречащих указанной формулировке закона, привело в конечном итоге к его критике и отрицанию. Понадобился последовательный анализ всех неувязок и противоречий, выполненный А.Н. Северцовым в трудах "Этюды по теории эволюции" (1912, 1922) и "Морфологические закономерности эволюции" (1939), чтобы подтвердить жизнеспособность биогенетического закона. А.Н. Северцов показал, что существует два способа эволюции: 1) посредством изменения зачатков на ранних стадиях эмбрионального развития; 2) посредством изменения конечных стадий индивидуального развития, обозначенный им как способ надставки и выпадения конечных стадий (выпадение допускалось лишь при регрессивной эволюции). При первом способе закон Геккеля-Мюллера не имеет силы, т.к. не наблюдается рекапитуляция признаков взрослых предков у потомков. Под рекапитуляцией А.Н. Северцов понимал повторение в онтогенезе потомков признаков взрослых стадий предков, теперь у взрослых стадий не наблюдающихся. Во втором случае, т.е. при эволюции путем надставок онтогенеза, биогенетический закон, безусловно, применим, причем А.Н. Северцов постулировал следующее: "филогенетические изменения строения эволюционирующих органов происходят в самом конце индивидуального развития, во взрослом или почти взрослом состоянии. Если прогрессивная эволюция данного органа продолжается в том же направлении и новый признак... вместе с тем делается условием развития других, еще более новых признаков, то он постепенно сдвигается на все более ранние стадии индивидуального развития и наконец делается эмбриональным признаком; чем больше таких новых надставок, тем на более ранние стадии онтогенеза сдвигаются прежние признаки" (1922, с. 286). Со времени выхода работ А.Н. Северцова применимость биогенетического закона в отечественной зоологии не подвергалась серьезным сомнениям.

Иное дело - ботаника. Почти до конца 30-х годов нашего века закон Геккеля-Мюллера в трудах по филогении растений почти не упоминался. Пожалуй, лишь К.А. Тимирязев находил большое число

рекапитуляций у растений (Тимирязев, 1938, 1939а, 1939б). Большинство же "чистых" ботаников находилось в плену парадигмы, наиболее ярко сформулированной В.М. Арциховским: "Хотя бы краткое повторение филогенеза в онтогенетическом развитии является для растения неосуществимой затеей" (1912, с.241).

Наконец, в 1937 г. вышла в свет весьма важная монография Б.М. Козо-Полянского "Биогенетический закон с ботанической точки зрения", в которой были обобщены и проанализированы многочисленные факты из сферы ботаники, которые возможно интерпретировать с точки зрения данного закона. Б.М. Козо-Полянский показал применимость биогенетического закона к миру растений. Однако считая, что растения, в силу меньшей выраженности индивидов и вследствие ряда биологических особенностей, резко отличаются от животных как организмы, он сделал заключение о сравнительной редкости у них рекапитуляций. В связи с этим Б.М. Козо-Полянский ревизировал закон Геккеля-Мюллера таким образом: "Во всех тех достаточно многочисленных случаях, когда в онтогенезе растений проскальзывают черты более низкой организации, чем имеющиеся во взрослом состоянии, это может быть целесообразнее всего, а следовательно, и должно быть истолковано как частичное повторение в онтогенезе филогенеза" (1937, с. 135). Б.М. Козо-Полянский заключил, что в такой формулировке "закон" уже действительно будет "законом". Но может ли закон иметь столь расплывчатую формулировку? Заметим также, что исходные предпосылки "специфичности" действия биогенетического закона подверг резкой критике В.Л. Комаров, писавший о проблеме растительного индивидуума следующее: "Из простого вопроса сделали запутанный и сложный, опираясь на факт большей простоты строения, меньшую дифференцированность и вытекающую отсюда большую самостоятельность отдельных частей растения сравнительно с животным" (Комаров, 1944, с.94). В качестве методологического обоснования высокой специфичности действия биогенетического закона в растительном мире Б.М. Козо-Полянский указывал, что "в области филогенетических, относительно "молодых" и несовершенных "законов" установлены такие, которые свойственны или только животному миру - закон филогенетического роста, или только растительному - закон ретенций или закон консервативных органов" (1937, с.28). Как будет показано ниже, по крайней мере, первая из приведенных им закономерностей является общебиологической.

Как бы то ни было, работы Б.М. Козо-Полянского, публикация собрания сочинений К.А. Тимирязева и статьи М.В. Культиасова

(1940), выпуск значительным тиражом книги "Основной биогенетический закон" с переводами статей Геккеля и Мюллера - все это на рубеже 40-х годов повысило интерес ботаников к биогенетическому закону.

В 1943 г. в трудах Ереванского университета появилась работа А.Л.Тахтаджяна "Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений", подзаголовок которой "Этюды по эволюционной морфологии" перекликается с названием одной из главных работ А.Н.Северцова. В этой и последующих работах (1945, 1946, 1947, 1948, 1950, 1951, 1954, 1959) А.Л.Тахтаджян, во-первых, подтвердил применимость основного биогенетического закона в ботанике, во-вторых, сделал выводы о специфике его действия у растений. Главный из этих выводов заключается, на наш взгляд, в том, что у высших растений, благодаря сложному онтоморфогенезу, в котором при смене биоморфы не происходит полная трансформация тела организма, филогенетические реконструкции можно строить не только по зародышам, но и по всем имматурным стадиям. Казалось бы, столь многочисленные работы маститого ученого должны были способствовать широкому применению биогенетического закона в частных и общих исследованиях по филогении растений, как это было в зоологии после работ А.Н.Северцова. Но в ботанике после публикации трудов А.Л.Тахтаджяна этого не произошло.

Из юриспруденции известно: чтобы закон перестал действовать, нужно либо его отменить, либо "утопить" в поправках. Примерно так и произошло в результате работ Б.М.Козо-Полянского и А.Л.Тахтаджяна. Многочисленные уточнения, осложнения, интерпретации и нюансы заставили многих ботаников свыкнуться с мыслью, что филогенетические исследования с использованием биогенетического закона - чрезвычайно сложная вещь, доступная лишь избранным умам.

Сам А.Л.Тахтаджян уже в работе "Основы эволюционной морфологии покрытосеменных" (1964) ни разу не упоминает имен Геккеля и Мюллера, как и биогенетический закон вообще, сосредоточив внимание на неотении, а при изложении модусов морфологической эволюции ни разу (!) не говорит о рекапитуляциях. Исключением является, может быть, лишь монография К.В. Манойленко (1983), выполнившая обзор эволюционных проблем засухоустойчивости растений с применением биогенетического закона, однако эта работа - преимущественно физиологическая, и К.В.Манойленко следует в первую очередь традициям физиологической школы К.А.Тимирязева. В то же время другие ботаники-филогенетики применяют в своих исследованиях лишь такие понятия и закономерности, как неотения,

регрессивная эволюция, инверсии (реверсии) и т.д., но не рекапитуляции. Это относится и к изучению эволюционных взаимоотношений травянистых и древеснеющих жизненных форм (ж.ф.).

Впрочем, большинство исследователей, начавших свою деятельность сравнительно недавно, знакомы с теорией эволюции и эволюционной морфологией растений по ставшим классическими работам А.Л.Тахтаджяна (1964, 1966, 1976, 1980 и др.) и И.Г.Серебрякова (1952, 1962) и полагают вопрос о происхождении травянистых ж.ф. из древесных путем соматической редукции решенным окончательно, а иные считают эту гипотезу и вообще единственной. Ранее мы также с редукционных позиций наметили пути морфологической эволюции в роде *Lonicera* L. (Недолужко, 1985, 1986).

Между тем с самого появления концепции первичности жизненных форм с древеснеющими стеблями по отношению к травянистым ж.ф., выдвинутой на рубеже XX в. Джеффри и Галлиром (Jeffrey, 1899; Hallier, 1901, 1905), высказывались и прямо противоположные мнения (Velenowsky, 1907; и др.). М.И.Голенкин (1927) также полагал возможным происхождение древесных форм от травянистых. На сходных позициях первоначально находился Б.М.Козо-Полянский. Одна из наиболее крупных анатомов растений Арбер (Arber, 1928) подвергла серьезной критике как палеоботанические, так и анатомо-морфологические обоснования эволюционного перехода от деревьев к травам. Древесные ж.ф. она считала специализированными, т.к. в них реализуется эволюционная тенденция к отложению излишков продукции фотосинтеза. Венцом этой тенденции, по Арбер, является древесный ствол. Наблюдающаяся у деревьев примитивность генеративных органов не является, согласно Арбер, и показателем примитивности ж.ф., т.к. служит выражением "эволюционного отставания". Эволюционное отставание древесных растений определяется тем, что у деревьев, особенно лесных, прегенеративный период растягивается, тогда как травы вступают в плодоношение в малом возрасте. У травянистых форм, возникших от тех же предков, в 5-10 раз больше генераций за единицу времени (например, за столетие) и, значит, больше возможностей для видообразования.

В известной работе, посвященной новой филогенетической системе антофитов, Хатчинсон (Hutchinson, 1926, 1934) "одной ногой" остался на редукционных позициях, признав первичность древесных ж.ф. у двудольных, но для однодольных построил противоположную картину перехода от трав к деревьям. Грассл (Grassl, 1967), исходя

из профилловой теории происхождения покрытосеменных, однозначно высказывается за первичность травянистых антофитов.

Многие ботаники в последние три десятилетия занимали и занимают компромиссные позиции, признавая, что первичными ж.ф. антофитов были полукустарники или небольшие деревья, и, следуя Корнеру (Corner, 1949) и Стеббинсу (Stebbins, 1965), которые признали крупное дерево весьма специализированной ж.ф., Шмид (Schmid, 1963) высказывался за возможность эволюции как от аксиллярных форм к голоксиллярным, так и от голоксиллярных путем соматической редукции к делигнифицированным, т.е. в отличие от Стеббинса допускал возможность наличия травянистых ж.ф. у первичных цветковых. На позиции, близкие позициям Шмида, встали и некоторые отечественные ботаники, например Я.И. Проханов (1965а, 1965б) и Т.И. Серебрякова (Серебряков, Серебрякова, 1972).

М.М. Ильин (1946, 1951, 1953) категорически отвергал точку зрения исследователей, рассматривающих травы "как регрессивные линии развития или параллельные, особые, независимые от филогенеза древесных растений" (1953, с. 115), считая ее "чисто формалистической". По его мнению, "ни травы, ни деревья порознь не могут представить собою начальный тип при возникновении покрытосеменных. Наиболее правильным выводом будет тот, который полагает оба типа стеблей свойственными первичным покрытосеменным" (1953, с. 116). М.М. Ильин совершенно справедливо указал на неправомерность объяснения одревеснения нижних частей побегов сезонных трав как рекапитуляцию древесной ж.ф. их предков, т.к. "это не рекапитуляция, а позднейшие преобразования, вполне естественные при старении стебля с основания" (1953, с. 116).

Наиболее твердым сторонником гипотезы постепенной грандизации растений в процессе филогенеза и связанного с ней эволюционного перехода от травянистых к древесным ж.ф. является один из крупнейших отечественных таксономистов Н.Н. Цвелев.

В работе 1969 г. Н.Н. Цвелев отметил, что идея редукционной соматической эволюции покрытосеменных от деревьев к травам проводится ее адептами непоследовательно, причем не только в отношении злаков, с которыми Н.Н. Цвелев в это время работал, но "значительное число существующих в настоящее время древовидных форм уже признано вторичными по сравнению с травами" (с. 370). Признав "неотенический" путь эволюции сомнительным, Н.Н. Цвелев пришел к выводу о первичности травянистых покрытосеменных и наметил общую картину их происхождения и расселения. Возникновение древовидных форм антофитов (как в свое время

и голосеменных) он связывает с явлением гипергенеза, приводящего в ходе эволюции всегда к крайней специализации и неспособности к дальнейшему общему прогрессу. По Н.Н. Цвелеву, "травянистость предковых форм голосеменных и покрытосеменных растений хорошо объясняет факт отсутствия этих форм в ископаемом состоянии". "Древовидные формы действительно древнее (архаичнее) ныне живущих травянистых форм того же семейства и того же рода, но это вовсе не исключает их происхождения от существовавших в прошлом травянистых предков" (Цвелев, 1969, с. 371). Н.Н. Цвелев отметил, что все так называемые "вторично древесные" растения (Palmae, древовидные Asteraceae, Lobeliaceae, Agavaceae и др.; добавим сюда древовидные Sambucaceae, Chenopodiaceae, Poligonaceae) имеют облик "первичных" деревьев Кернера и Стеббинса. Отсюда он предположил, что эти ж.ф. деревья могут быть первичными лишь по отношению к более высоким деревьям. Но если они сами признаны произошедшими от трав, то по крайней мере в этих семействах складывается эволюционный ряд: травы → деревья (кустарники) → крупные деревья. Н.Н. Цвелев считает, что нет анатомических доказательств перехода дерево → трава, т.к. в процессе эволюции активизация камбиальной активности даже более вероятна, чем ее затухание. Наконец, Н.Н. Цвелев высказал весьма важную мысль общего характера: "По-видимому, всякая степень "деревянистости" означает более высокую специализацию по сравнению с "травянистостью", а эволюция в сторону деспециализации слишком маловероятна" (с. 372).

В последующих своих работах (1970, 1973, 1974, 1976, 1981) Н.Н. Цвелев расширил и углубил аргументацию своих взглядов, с большинством которых, за исключением некоторых частных, мы совершенно согласны. Отметим его вывод об условиях, в которых возникли и расселились те или иные древеснеющие жизненные формы: "Гипергенная жизненная форма дерева оказывается более выгодной в более благоприятных для жизни условиях, так как она позволяет надолго закрепить за особью, а поэтому и за видом в целом, определенные участки территории". Наоборот, "при наступлении неблагоприятных климатических условий обычным результатом таких эволюционных направлений, как криоморфогенез и ксероморфогенез, было превращение многолетних травянистых растений в значительно более специализированные (но, конечно, не гипергенные) жизненные формы кустарничков и полукустарничков" (Цвелев, 1970, с. 82).

Примечательно, что в последнее время некоторые ведущие палеоботаники довольно быстро меняют свои взгляды на эволюционный переход дерево→трава. В свое время именно наличие ископительно древесных макрофоссилий в меловых отложениях антофитов послужило одним из главных доказательств такого эволюционного пути. Е.Д.Заклинская (Вахрамеев и др., 1970) предположила, что пыльца в меловых отложениях принадлежит в основном гербовидным формам, а отсутствие соответствующих макрофоссилий объяснила легким разрушением органов трав. Впрочем, еще Сеурд (Seward, 1925) не был полностью уверен в надежности палеонтологических доказательств преобладания деревьев во флорах третичного времени, т.к. "более крупные части деревьев могли сохраниться лучше, чем нежные части трав" (р.428). В дальнейшем было подтверждено, что травянистые наземные (никогда не погружающиеся в воду) растения не попадают в отложения как макрофоссилии (Мейен, 1987). А так как водные, причем весьма специализированные, травы из мела известны, то возможность обратного направления эволюции теперь, по крайней мере, не отрицается. К примеру, В.А.Красилов, ранее (1972, 1979) признававший гипотезу Е.Д.Заклинской маловероятной, в последней палеоботанической монографии (1989) склоняется к признанию вторичности древесных форм. Примечательно, что рецензентом этой монографии является Н.Н.Цвелев, который еще в своей работе 1970 г. отметил: "... по известным ископаемым флорам отчетливо прослеживается значительное сокращение ареалов очень многих тропических и субтропических деревьев и кустарников (... роды *Nipa Thunb.*, *Liriodendron L.*, *Sassafras Trew*, *Platanus L.*), причем на территориях, где они прежде обитали, не осталось никаких травянистых потомков этих древесных форм. Если бы последние не были высокоспециализированными эволюционными тупиками, дело обстоит бы совершенно иначе, и их травянистые потомки имели бы в настоящее время широкое распространение" (1970, с.81).

Н.Н.Цвелев вплотную подошел и к использованию биогенетического закона в своих эволюционных построениях, отметив, что "большое сходство начальных стадий развития древесных растений с побегами травянистых растений хорошо объясняется с позиций биогенетического закона". "Формирование древесных растений из травянистых, по-видимому, вообще следует рассматривать как эволюцию путем надставки на конечных стадиях морфогенеза" (Цвелев, 1970, с.84).

Тем не менее, насколько нам известно, пока никто не пытался использовать биогенетический закон в качестве инструмента для обоснования эволюционного перехода от травянистых ж.ф. растений к древесным, рассматривая онтоморфогенезы последних. Но прежде чем предпринять такую попытку, необходимо высказать наше отношение к некоторым "поправкам" к биогенетическому закону.

Роль и частота ретенций - явлений, когда палеоморфная структура сохраняется в качестве временной или постоянной взрослой части растения, - сильно преувеличивается. На самом деле, ретенции либо указывают на гетеробатмичность в паре ж.ф. (в широком смысле) - генеративная сфера, либо они - явления, не имеющие эволюционного значения, либо же являются неправильно, противоположно понятыми рекапитуляциями. Так, А.Л.Тахтаджян писал: "Исследование анатомии стебля травянистых покрытосеменных привели к выводу, что нижняя часть стебля по структуре своей сходна со структурой стебля древесных растений. Так как филогенетически древесный тип покрытосеменных предшествовал травянистому..., то здесь мы имеем **один из самых замечательных** [подчеркнуто нами - В.Н.] случаев ретенции" (1943, с.131). Как видим, первичность древесных ангиосперм принята априорно, причем принятие противоположной концепции превращает этот же факт в "один из самых замечательных" случаев рекапитуляции. Заметим, что нижняя часть любого побега у деревьев, кустарников и полукустарников не может быть менее одревесненной, чем верхняя. Даже когда побеги у них еще травянистые (в период вегетации), в нижней части побегов наблюдается одревеснение, т.к. эти части более старые. Частичное одревеснение для базальной части побегов крупных трав также необходимо в силу чисто архитектурных обстоятельств (Ильин, 1953; Цвелев, 1969). Таким образом, признаки анатомической структуры нижней части побегов, сходные с признаками деревьев отношения к ретенциям не имеют.

Кроме того, в данном примере "ретенции" речь идет не об **онтогенетическом**, а о **сезонном** явлении, искать в котором филогенетический смысл, по-видимому, неправомерно. С неменьшим основанием можно было бы считать, что цветок эволюционно древнее семени, т.к. семя развивается позже цветка.

Интересно, что Эйтен (Eiten, 1991), считающий, что травы - это растения, у которых стебли не одревесневают даже в основании, относит многолетние растения с травянистыми, одревесневающими в основании, но не образующими почек стеблями "к периодическим полукустарникам", а одревесневающие однолетники - такие как на-

ши полупустынные *Atriplex angustifolia*, *Sueda eltonica* и др. (Ильин, 1953) - к "однолетним полукустарникам". Но так как новые побеги таких "полукустарников" образуются не из почек на побегах прошлого года, мы рассматриваем их все же как травы.

**Инверсиями или реверсиями**, т.е. явлениями, противоположными рекапитуляциям, часто объясняют онтогенетические факты, не укладывающиеся в принятую парадигму. Часто они являются истинными рекапитуляциями. Например, указание об отсутствии лучей во внутренней части древесины у многих кустарников и полукустарников (Barghoorn, 1941), интерпретированное А.Л.Тахтаджяном как инверсия, является истинной рекапитуляцией, если посчитать ж.ф. полукустарника и кустарника предшествующими форме дерева, а не производными от нее. Явлениями инверсий и реверсий можно объяснить все факты онтоморфологии растений. Правда, при этом одновременно значение биогенетического закона сводится к нулю.

Понятие "**регрессивной эволюции**" используется А.Л.Тахтаджяном в смысле упрощения общего плана строения - дегенерации, т.е. как явление прямо противоположное "ароморфозу" А.Н.Северцова (1939) - "арогенезу" А.Л.Тахтаджяна (1951). Однако признание регресса как такового ограничивает не только сферу действия биогенетического закона, но и применимость закона необратимости эволюции, который является одним из краеугольных камней эволюционной теории (Dollo, 1893, 1905; Шмальгаузен, 1969, 1983; Орлов, 1979; Татаринов, 1987). Признание регресса может способствовать распространению мнения об обратимости эволюции ж.ф.. При этом все не укладывающиеся в парадигму "от деревьев к травам" случаи изображаются как регрессивный, обратный путь эволюции. Например, чрезвычайно интересный факт трансформации ж.ф. травы (гемикриптофита) в полукустарник (хамефит) у пустынных растений, описанный Я.И.Прохановым (1965а), объясняется им как "реверсия редуccionного ряда: нормальный ход эволюции заменяется как бы на "обратный" (с.137).

М.М.Ильин высказал мнение, что "есть только один истинный регресс - паразитизм" (1953, с.114), обосновав его утверждением Энгельса: "Приспособление к паразитной жизни - всегда регресс" (1975, с.270). Однако и здесь в настоящее время наличие регрессивного пути эволюции отрицается. Как указал Э.С.Терехин, "применение к паразитным покрытосеменным растениям критериев общих морфофункциональных изменений, предложенных А.Н.Северцовым, не позволяет определить их морфофункциональную эволюцию как направление общей дегенерации. По-видимому, общее

направление эволюционных преобразований паразитных покрытосеменных можно рассматривать как прогресс для ограниченных целей" (1977, с. 198). А.Н.Северцов рассматривал случаи регрессивного развития органов как необходимые для прогресса всего организма приспособления к новым условиям существования (Северцов, 1922, 1939).

Мы скептически относимся к роли **неотении**, которая, по мнению А.Л.Тахтаджяна, явилась одним из главных модусов эволюции покрытосеменных. Отрицать неотению полностью конечно же невозможно. Однако все наиболее яркие примеры ее: происхождение *Welwitschia mirabilis* (беннетитовые), *Streptocarpus* (*Gesneriaceae*) таксонов *Lemnaceae* и др. - показывают, что пedomорфоз создает лишь крайне специализированные формы. Все же примеры "неотенического" происхождения неспециализированных форм можно объяснить, не привлекая понятия неотении. В частности, рассмотрение травы как фиксированной ювенильной фазы дерева можно допустить только чисто умозрительно. Между прочим, И.Т.Серебрякова (1983) пришла к выводу, что при "переходе от деревьев к травам" неотенические изменения не играют ведущей роли.

По А.Л.Тахтаджяну "для превращения древесного растения в травянистое требуются не только раннее цветение, но и выпадение из онтогенеза всех верхних ярусов и общее сокращение продолжительности жизни, что связано с изменением всей организации растения. Это неотеническое превращение может быть внезапным, и в таком случае дерево превращается в травянистое растение, минуя стадию кустарника, или же постепенным, и тогда оно проходит сначала стадию кустарника и полукустарника" (1954, с. 93). В этом высказывании, ставшем основой для современных исследований школы И.Г.Серебрякова, по существу смешиваются два процесса, которые должны приводить к двум различным результатам: 1) внезапное неотеническое образование неспециализированных форм. Второй путь не имеет отношения к неотении, т.к. кустарник и полукустарник - это, если встать на точку зрения А.Л.Тахтаджяна о первичности ж.ф. дерева и рассуждать логически, - совершенно новые ж.ф., которых в онтогенезе дерева быть не должно. Кроме прочего, А.Л.Тахтаджян допускает здесь деспециализацию, с возможностью которой мы не согласны.

Таким образом, распространенная трактовка неотении требует существенных изменений. По нашему мнению: **неотения есть эволюционный процесс утраты поздних стадий онтогенеза в результате макромутации; неотения - статистически редкое явление**

**ние; продукты неотении - узкоспециализированные, чаще стенопные таксоны.** Незначительная роль неотении, очевидно, обусловлена незначительной ролью сальтаций, представляющих собой "довольно редкое явление по сравнению с типично градационными изменениями" (Татаринов, 1987, с. 147). То, что у растений "мутации с резким фенотипическим эффектом менее летальны и легче корректируются в онтогенезе" (Тахтаджян, 1983, с. 1601), только лишь делает неотению у растений возможной, но не может сделать сколько-нибудь широко распространенной.

Вышеуказанное понимание неотении позволяет более эффективно использовать основной биогенетический закон в филогенетике антофитов. Мы при этом следуем положению А.Н. Северцова о главенствующей роли "надставок" онтогенеза в филогенезе: "Факт, что в признаках крупных групп имеется много повторений анцестральных признаков, по-видимому, указывает на то, что если не все, то несомненно многие признаки крупных групп (например, классов) развиваются путем надставки конечных стадий, т.е. путем геронтоморфоза" (1939, с. 475).

Итак, сколь ни принижается значение основного биогенетического закона сторонниками концепции первичности древесных ж.ф., использовать его для доказательства собственных взглядов, по-видимому, заманчиво. Поэтому вряд ли случайно появление в монографии А.П. Хохрякова (1981) раздела "Надставки как ароморфный способ эволюции жизненных форм".

Суть раздела - показ того, что наблюдающаяся в онтоморфогенезе деревьев стадия сенильной партикуляции является надставкой онтогенеза, а следовательно, может служить доказательством эволюционного перехода от деревьев к кустарникам, т.е. в русле общего направления от деревьев к травам. В этом процессе большую роль А.П. Хохряков отводит жизнедеятельности спящих почек, находящихся в основании ствола. Сразу скажем, что всплеск вегетативного возобновления, наблюдающийся в конце жизни дерева или "аэроксильного" кустарника, не может считаться особой фазой онтоморфогенеза. Сенильная партикуляция даже в искусственных условиях, как об этом свидетельствует опыт плодоводства, дает очень слабое, неконкурентоспособное и маложизненное даже на агрофоне потомство. Даже у многих партикулирующихся кустарников, имеющих в морфогенезе специальную фазу ветвеукоренения и образования клона, как у *Lonicera caerulea* (Недолужко, 1986), по словам самого А.П. Хохрякова "возникающие дочерние (парциальные) кусты более слабы и менее долговечны, чем материнский" (1981, с. 24-25).

Возникновение ветвей в нижней части древесного ствола и близ корневой шейки из спящих почек не имеет перспектив для индивида, т.к. он уже не плодоносит. Мы так же, как и А.П. Хохряков, признаем правильным взгляды Дарвина о том, что отбор стремится сохранить признаки вида во взрослом состоянии, но только не во время одряхления и отмирания. Всплеск размножения при отмирании растений наблюдается не только в вегетативной сфере. Деревья при сублетальном повреждении их корневых систем или стволов очень часто дают вспышку генеративного размножения. На этом явлении основана даже система лесохозяйственных мероприятий, когда отведенные в рубку древостои сосны, березы, клена и других пород "подсачивают" путем нанесения повреждений коры и заболонной части древесины. В результате деревья резко усиливают семеношение, и их насаждения используют как временные лесосеменные плантации. Явление предлетальной обрезки старых, подлежащих плододству путем сверхсильной обрезки старых, подлежащих удалению деревьев. Тем не менее никто не утверждает, что такая вспышка генеративного размножения есть надставка онтогенеза, связанная с переходом к монокарпичности (кстати, современные исследования показывают, что все монокарпики - это травы, иногда гигантские). В естественных условиях явление предлетальной супергенерации связано чаще всего с ухудшением условий существования корневых систем и ствола: подмыв корней, частичный вывал ветром, повреждение камнепадом, занос ствола грунтом и т.п. Тем не менее применение основного биогенетического закона близко к классическому его пониманию и открывает определенные перспективы для реконструкции эволюции ж.ф. антофитов. В этой связи целесообразно рассмотреть ряд примеров онтоморфогенезов деревьев, "деревец" и кустарников.

#### *Chosenia arbutifolia*

Жизненный цикл корейки земляничниколистной довольно хорошо изучен Т.А. Москалюк и М.Т. Мазуренко (Мазуренко, Москалюк, 1989, 1991; Москалюк, Мазуренко 1992). В зрелом возрасте - это крупное прямостоящее дерево до 30 м высотой, приуроченное к аллювиальным отложениям быстротекущих рек Восточной Сибири и Дальнего Востока. В онтоморфогенезе корейки (рис. 1) можно выделить такие морфобиологические этапы: травянистый проросток (первый год); фаза кустарника (3-5-й годы); фаза "полудерева" (5-10-й годы); фаза одноствольного дерева (с 8-10-го года). По нашим наблю-

*Toisusu cardiophylla*

Оба подвида ложнотополя - эндемичного монотипного рода Северо-Восточной Азии во взрослом состоянии представляют собой прямоствольные деревья крупных размеров, так же, как и корейнка, приуроченные к аллювиальным пойменным лесам. Их онтогенез, по нашим данным, весьма сходен с онтогенезом корейнки.

*Sorbus commixta*

В литературе рябина смешанная характеризуется как кустарник или маленькое дерево до 8 (10) м высотой (Rehder, 1949; Воробьев, 1968). Однако во взрослом состоянии этот вид является высоким одноствольным деревом, в оптимальных условиях достигающим весьма крупных размеров. Так, в 1991 г. на о-ве Сахалин (Невельский район, бассейн р. Горбушевая) нами в каменноберезовом лесу на пологом северном склоне были отмечены многочисленныя деревья *Sorbus commixta* высотой 12-15 м и диаметром ствола на высоте груди до 35 (39) см. Нам не известны все фазы онтоморфогенеза вида, но наблюдения в природе и культуре Ботанического сада ДВО РАН показывают, что в 5-10-летнем возрасте он представлен кустарниковой биоморфой с 3-5 (7) почти ортотропными стволиками примерно равной толщины. В большем возрасте один из стволиков обгоняет остальные по высоте и диаметру, а у взрослых деревьев сохраняется лишь один ствол.

*Kalopanax septemlobus*

В онтогенезе диморфанта, как и многих других одноствольных деревьев, фаза кустарника отсутствует. По нашим данным (Недолужко, 1979, 1990), в первый год у растения появляются семядоли и один настоящий лист. Стебель в этот и в следующий год не растет, но происходит интенсивный рост корня. Очень слабый прирост стебля начинается с 3-го года, т.е. в первые 2-3 года диморфант имеет ж.ф. травянистого геофита. Лишь примерно с 7-го года прироста стебля и корня по длине выравниваются. В оптимальных условиях ювенильные растения почти не ветвятся. В матурном состоянии *Kalopanax* всегда одноствольное дерево.

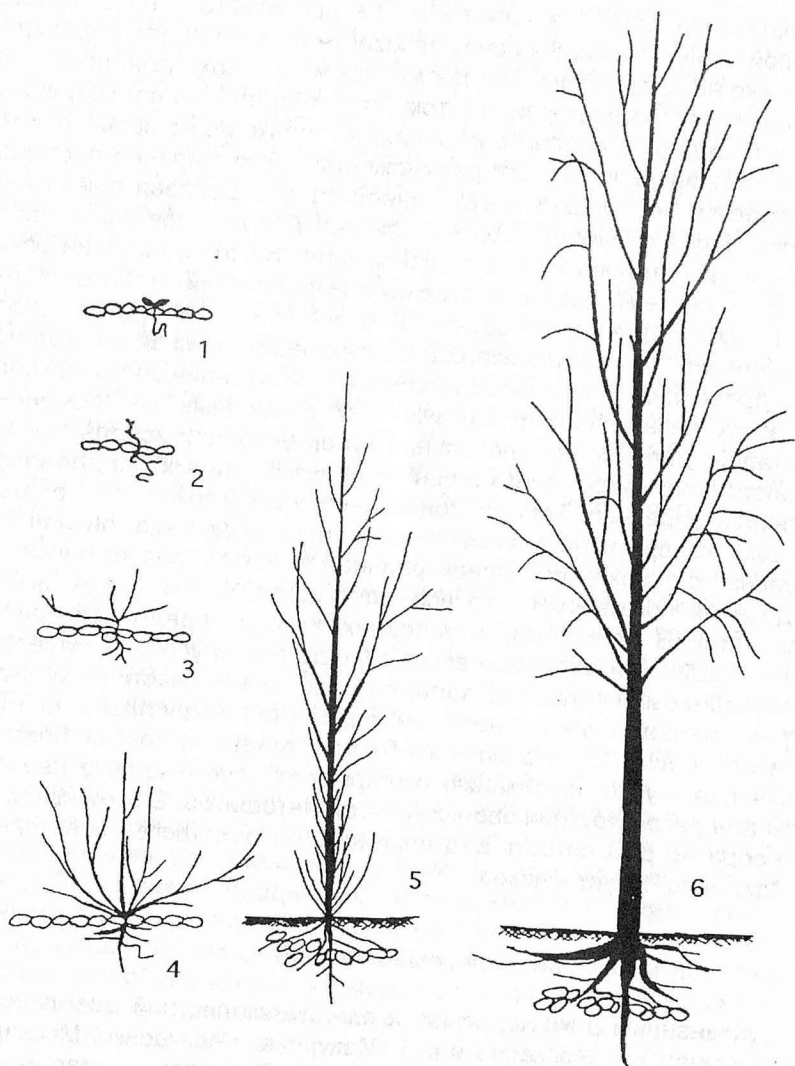


Рис. 1. Онтоморфогенез корейнки земляничколистной. 1-6 этапы онтоморфогенеза

дениям в культуре в Ботаническом саду ДВО РАН, характер морфогенеза *Chosenia arbutifolia* не зависит от специфических условий аллювиальных пойм: кустовидная форма бывает у этого вида выражена также хорошо и при выращивании на неаллювиальном субстрате.

### *Rhododendron fauriei*

Типичное, хотя и небольшое дерево, развивающееся в первые 2-3 года в моховом покрове (Мазуренко, 1980) и, возможно, имеющее в этот период травянистый стебель. Листья этой первой стадии не вечнозеленые, а отмирающие, хотя семяздоли живут 1,5 года. В дальнейшем растение приобретает постоянную древовидную жизненную форму и вечнозеленые листья. Фаза кустарника в онтогенезе отсутствует.

### *Lonicera maackii*

Полудерево до 5 м высотой (Недолужко, 1986, 1987). Первые 2 (3) года растет первичный побег (рис. 2). С третьего года начинается кущение. Кустовидная форма без выраженной главной скелетной оси сохраняется до 7-10-летнего возраста. В 15-летнем возрасте уже хорошо выражена полудревесная ж.ф. с одним главным стволом и дополнительными тонкими, частично отмершими или суховершинными стволиками.

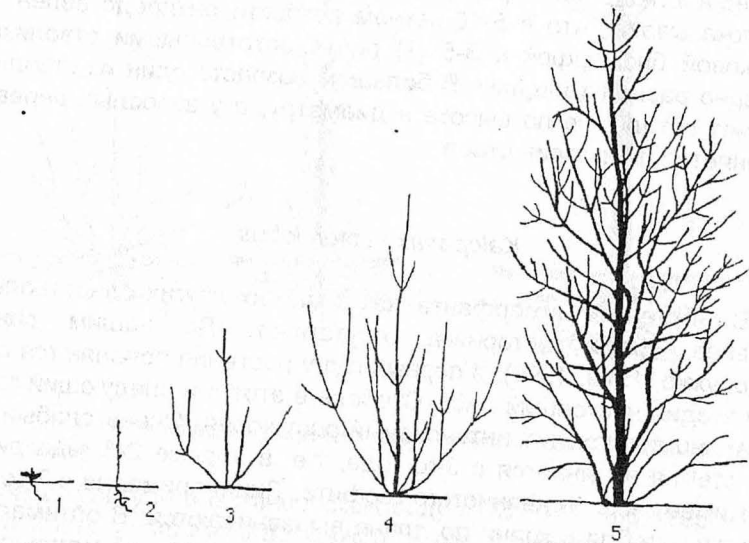


Рис. 2. Онтоморфогенез жимолости Маака. 1-5 этапы онтоморфогенеза

### *Ligustrina amurensis*

Онторморфогенез трескуна амурского весьма сходен с таковым у жимолости Маака. После прекращения роста первичного побега начинается кущение, и растение в течение нескольких лет имеет вид типичного кустарника с невыраженной главной скелетной осью. Однако в дальнейшем один из стволиков получает большее развитие, быстро обгоняет остальные по высоте и диаметру и формирует многоярусную крону с вегетативно-генеративными побегами. Другие стволики остаются в основании главного в виде кустовидного окружения; отмирают они медленно, в течение длительного времени.

Сходные с *Lonicera maackii* и *Ligustrina amurensis* онтоморфогенезы присущи практически всем тем видам дальневосточной арборифлоры, которые мы объединяем в группу ж.ф. "полудеревья". Виды этой группы обычно характеризуются в ботанической литературе как "кустарники или небольшие деревья", "деревца", иногда "аэроксильные кустарники".

### *Sambucus racemosa*

Онтогенетический морфогенез "полудревесной" бузины кистистой весьма подробно изучен М.Т. Мазуренко (Мазуренко, Хохряков, 1977). Общий его ход приводится ниже (с нашими дополнениями).

Наращение первичной оси длится 2 (3) года с приростами по 2-5 см, после чего первичный побег отмирает в конце сезона, за исключением 1-2 нижних узлов, откуда отрастает турион 10-15 см длиной. По окончании вегетационного периода 4-го года он отмирает, за исключением базальной части в 1-1,5 см с одним нижним узлом. Затем ежегодно появляются все более крупные побеги кущения со все большей остающейся неотмирающей частью, т.е. черты полукустарника постепенно утрачиваются, а черты кустарника усиливаются. В дальнейшем при ветвлении турионов образуются системы побегов формирования и выделяется составная скелетная ось, т.е. главный ствол. Матурные растения в возрасте 20-30 лет имеют вид небольшого дерева с добавочными (остаточными) осями в основании ствола. Побеги кроны, как правило, все вызревают и зимуют. Верхушечные почки на них обычно генеративные. Лишь некоторые турионы нижней части кроны сохраняют полукустарниковый тип развития. М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряков (1977) суммированно выделяют следующие фазы онтогенеза бузины: 1) рост первичной оси (первые 1-3 года), 2) кущение и усиленный рост, 3) возникновение ярусности кроны и достижение максимальной высоты (от 7-10 до 20 лет), 4)



ем практически равными нулю и согласны с Н.Н. Цвелевым (1970), считающим высокоспециализированные формы эволюционными типами. В упомянутом нами травянистом стволе жизненных форм и в основании и на вершине находятся многолетние малоспециализированные травы, но находящиеся в основании - примитивны, а находящиеся на вершине - имеют сравнительно высокий ароморфный уровень. Ветви филогенетического древа покрытосеменных начинаются от самого его основания и, в известном смысле, правы те исследователи, которые считали, что ранние цветковые были представлены разнообразными ж.ф., но преобладали травянистые.

Важным следствием признания наличия многообразия ж.ф. во все отрезки эволюции цветковых растений является отрицание возможности (и необходимости) переходов от древесной формы к полудревесной, от полудревесной - к кустарнику, от кустарника - к полукустарнику, от полукустарника - к травянистому многолетнику путем "фиксации" состояния, возникающего при неблагоприятных условиях внешней среды (Серебряков, 1962; и др.), нередко иллюстрируемой изменением ж.ф. при интродукции растений в более суровые условия. При этом не учитывается то существенное обстоятельство, что растение, онтогенез которого рассматривается, существует в природе не само по себе, а в растительном сообществе, входящем в растительный комплекс с разнообразными ж.ф., в т.ч. с ж.ф., которые не соответствуют современной обстановке и в этом комплексе занимают подчиненное положение, часто стенопотны или связаны с рефугиумами. Когда происходит изменение физико-географических условий, происходит и перестройка растительных комплексов, выражающаяся в смене доминантов, изменении численности и жизненности других растительных компонентов и т.п. Растения, находящиеся в рефугиумах (часто в силу своеобразия ж.ф.) могут получить при этом условия для более широкого представительства в составе растительности. Криофилизация и ксерофитизация климата Земли в четвертичном периоде не могли не вызвать перестройки структуры лесных ценозов в сторону упрощения их состава, а в арктических, горных и внутриконтинентальных районах привели и к разрушению сложных лесных ценозов, в которых преобладали крупнодревесные ж.ф., но встречались также кустарники, кустарнички, полукустарники, стелющиеся и лиановидные одревесневающие ж.ф., а также разнообразные промежуточные ж.ф. При разрушении лесных ценозов из тех же, но ранее подчиненных ж.ф. формировались новые ценозы - заросли кустарников, стланиковые "леса", тундроподобные группировки. Новые ценозы формировались также из лесных травянистых многолетников, а также из растений, находившихся в убежищах. Таким образом, образование

кустарников из деревьев, полукустарников из кустарников и травянистых многолетников из полукустарников, с точки зрения эволюции всей биоты цветковых не было необходимым. Примеры из области интродукции (например, когда кустарник, перенесенный в более суровые условия, ведет себя как полукустарник) неубедительны, т.к. перенесенные растения даже в условиях агрофона имеют сниженную жизненность, слабее цветут и плодоносят. В природных условиях растение, преобразующееся из древесной ж.ф. в траву, неизменно бы погибло, не выдержав конкуренции со стороны непреобразовавшихся трав или промежуточных ж.ф. (последние, разумеется, тоже эволюционировали, но без существенной перестройки всего организма).

К сожалению, при рассмотрении эволюции ж.ф. исследователи (особенно узких таксономических групп) нередко абстрагируются от ценотической обстановки, в которой развиваются и развивались те или иные ж.ф. То же касается и палеоботаники, где, несмотря на наличие превосходных обзоров (Красилов, 1972), ценотические сведения часто остаются за кадром. Принимая концепцию первичности травянистых ж.ф., мы попытались наметить условия, при которых происходила вспышка покрытосеменных в меловом периоде.

Возникнув в условиях "относительных высокогорий", цветковые оказались способными к относительно быстрой специализации ж.ф. с появлением большого числа древеснеющих ж.ф. (еще в горах возникли кустарнички и полукустарнички). Преадаптированность к произрастанию на тощих субстратах способствовала сначала поселению их на почти свободных участках среди мелового леса (скалы, каменистые осыпи, речные песчано-галечниковые отложения, озера, болота и т.п.), затем привела и к возникновению ряда новых малотребовательных биоморф, в т.ч. эпифитных. Единственным, казалось бы, негативным следствием горного происхождения было для цветковых их высокое светолюбие. Однако именно оно предопределило в конечном счете победу в условиях сомкнутых лесов. Борьба за свет способствовала образованию лиановых и других новых ж.ф. Преимущества антофитов перед споровыми и другими семенными растениями описаны в литературе. Мы считаем, что одной из главных причин, если не основной, их меловой вспышки была **выработка конкурентоспособных ж.ф., обеспечивших выход в верхний ярус древостоев и захват доминирующего положения в лесных ценозах.** Заселение низкогорных гумидных районов, условия фоссилизации в которых были несомненно более благоприятными, выработка листопадности у многих древесных цветковых (у травянистых растений листья чаще постепенно разрушаются не опадая) -

все это определило видимое палеоботаниками резкое увеличение числа макрофоссилий антофитов в меловых отложениях.

Рассматривая биоморфологическую эволюцию покрытосеменных с иной, чем обычно, точки зрения, мы пришли к пониманию того, что эта эволюция по существу складывается из двух процессов: эволюции биоморф и эволюции генеративной сферы. Эти эволюционные процессы тесно взаимосвязаны, и при изменении признаков одной группы не могут более или менее коррелятивно не изменяться и признаки второй группы. Однако в истории любого филума растений имеются этапы, когда тот или другой эволюционный процесс не может не преваляировать над другим. **Морфологическая эволюция генеративных органов протекает относительно быстрее при медленных темпах изменения среды, а при сравнительно резких изменениях преваляировать эволюция биоморф.** Именно разными темпами эволюции в этих двух сферах мы объясняем все наиболее яркие примеры **гетеробатмичности** признаков растений, в том числе наличие у крупных тропических деревьев примитивнейших цветков и плодов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арциховский В.М. Развитие и размножение растений // Итоги науки в теории и практике. М., 1912. Т. 5. С. 239-276.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. Тр. Геологич. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1970. Вып. 208. 873 с.
- Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
- Голенкин М.И. Победители в борьбе за существование в мире растений. М.: Изд-во МГУ, 1927. 101 с.
- Ильин М.М. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 2. С. 197-256.
- Ильин М.М. Основные принципиальные положения к построению новой системы растений // Ботан. журн. 1951. Т. 36, № 2. С. 129-145.
- Ильин М.М. Филогенез покрытосеменных с позиций мичуринской биологии // Ботан. журн. 1953. Т. 38, № 1. С. 97-118.
- Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 255 с.
- Комаров В.Л. Видообразование // Итоги науки в теории и практике. М., 1912. Т. 6. С. 509-540.
- Комаров В.Л. Ламарк. М.; Л., 1925. 144 с.
- Комаров В.Л. Из истории биологии: (Что такое жизнь). М.; Л., 1926. 66 с.
- Комаров В.Л. Как произошел растительный мир по Библии и науке. М.: Атеист, 1929. 72 с.

- Комаров В.Л. Ламарк и его научное наследие // Ламарк. Философия зоологии: Пер. с франц. М.; Л.: Изд-во биол. и мед. лит., 1935. Т. 1. С. XI-XCVI.
- Комаров В.Л. Предисловие // Ч. Дарвин. Происхождение видов: Пер. с англ. М.; Л.: Изд-во биол. и мед. лит., 1937. С. 5-27.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (Страница из истории биологии). 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 212 с.
- Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972. 168 с.
- Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.
- Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989.
- Культясов М.В. Последовательное изменение и распределение форм растений в природе // Растение и среда. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 67-92.
- Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока: Структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 231 с.
- Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (Salicaceae) в Магаданской области // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 603-613.
- Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. Особенности экологии чозения толокнянколистной *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. (Salicaceae) // Экология. 1991. № 2. С. 13-21.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Манойленко К.В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений: (Исторический анализ исследований советских ученых). Л.: Наука, 1983. 244 с.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Москалюк Т.А., Мазуренко М.Т. Удивительная северянка чозения // Природа. 1992. № 12. С. 52-58.
- Недолужко В.А. К биологии и распространению диморфанта семиллопастного на советском Дальнем Востоке // Интродукция древесных растений в Приморье. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 65-71.
- Недолужко В.А. Жимолости Дальнего Востока СССР (систематика и география): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 20 с.
- Недолужко В.А. Жимолости Северо-Востока Евразии // Комаровские чтения (Владивосток). 1986. Вып. 33. С. 54-109.
- Недолужко В.А. Жимолостевые - Caprifoliaceae Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. С. 277-301.
- Недолужко В.А. Диморфант семиллопастный - *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 132-138.
- Орлов С.А. Необратимость эволюции: некоторые итоги изучения вопроса // Вопросы развития эволюционного учения в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 92-104.
- Проханов Я.И. Травяные равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений / Тр. МОИП. М., 1965а. Т. 13. С. 71-110.
- Проханов Я.И. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы) // Проблемы филогении растений / Тр. МОИП. М., 1965б. Т. 13. С. 111-123.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции: индивидуальное развитие и эволюция. Киев, 1912.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Берлин: Гос. изд-во РСФСР, 1922. X + 312 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.

- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 417-433.
- Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. Биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 579-593.
- Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции/ Академические чтения. М.: Наука, 1987. 223 с.
- Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений: (Этюды по эволюционной морфологии) // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71-176.
- Тахтаджян А.Л. Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяснению происхождения зародыша однодольных // Докл. АН АрмССР. 1945. Т. 3, № 2. С. 49-53.
- Тахтаджян А.Л. О принципах и методах филогенетических построений // Тез. докл. науч. сессии, посвящ. десятилетию со дня смерти акад. А.Н. Северцова. М., 1946. С. 10-12.
- Тахтаджян А.Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52, вып. 5. С. 95-120.
- Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Изд-во МОИП, 1948. 301 с.
- Тахтаджян А.Л. Теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова и эволюционная морфология растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 222-231.
- Тахтаджян А.Л. Пути приспособительной эволюции растений // Ботан. журн. 1951. Т. 36, № 3. С. 231-239.
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 215 с.
- (Тахтаджян А.Л.) Takhtajan A. Essays on the evolutionary morphology of plants. Washington, 1959. 139 p.
- Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- (Тахтаджян А.Л.) Takhtajan A. Neoteny and the origin of flowering plants // C.B. Beck (ed.). Origin and early evolution of Angiosperms. New York; London, 1976. P. 207-219.
- Тахтаджян А.Л. Древесные и травянистые цветковые растения и их эволюционные взаимоотношения // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 8-11.
- Тахтаджян А.Л. Микроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, №12. С. 1593-1603.
- Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 219 с.
- Тимирязев К.А. Жизнь растения // Соч. М.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 4. С. 11-337.
- Тимирязев К.А. Исторический метод в биологии // Соч. М.: Изд-во АН СССР, 1939а. Т. 6. С. 13-237.
- Тимирязев К.А. Чарльз Дарвин и его учение // Соч. М.: Изд-во АН СССР, 1939б. Т. 6. С. 39-538.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Цвелев Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (Poaceae) // Ботан. журн. 1969, Т. 54, № 3. С. 361-373.
- Цвелев Н.Н. О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 2. С. 76-86.
- Цвелев Н.Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 2. С. 71-81.
- Цвелев Н.Н. О направлениях эволюции вегетативных органов злаков (Poaceae) // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 9. С. 1241-1253.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 79-88.
- Цвелев Н.Н. Вероники (Veronica L.) из рода V. spicata L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 6. С. 82-92.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. Избранные труды: Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Энгельс Ф. Диалектика природы. М.: Изд-во полит. лит., 1975. 359 с.
- Arber A. The tree habit in Angiosperms. Its origin and meaning // New Phytologist. 1928. Vol. 27, N 2. P. 69-84.
- Barghoorn E. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. III. The elimination of rays // Bull. Torrey Bot. Club. 1941. Vol. 68. P. 317-325.
- Corner E.J.H. The Durian theory of the origin of the modern tree // Ann. Bot. 1949. Vol. 52. P. 23-66.
- Dollo L. Les lois de l'evolution // Bull. Soc. Béige Géol. Pal. Hydrol. 1893. Vol. 7. P. 164-166.
- Dollo L. Les Dinosauriens adaptés à lavie quadrupède secondaire // Bull. Soc. Béige Géol. Pal. Hydrol. 1905. Vol. 19. P. 441-448.
- Eiten A.J. What is a herb? (With examples from the tropical "Savanna" of Brasil and the humid temperate zone of Poland // Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel Zürich. 1991. N 106. P. 288-304.
- Grassi C.O. Phylogenetic concept and the archetype of the Magnoliophytes // Taxon. 1967. Vol. 16, N 5. P. 353-368.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen: Bd. 2. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin, 1866. 160+ 462 S.
- Haeckel E. Antropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig, 1874. XVIII + 732 S.
- Hallier H. Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylle in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten // Hamburg Wiss. Inst. 1901. Bd. 19, Beib. 3. S. 1-110.
- Hallier H. Ein zweiter Entwurf des Natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1905. Bd. 23, N 3. S. 85-91.
- Hutchinson J. The families of the flowering plants. London, 1926. Pt. 1. 328 p.; 1934. Pt. 2. 243 p.
- Jeffrey E.C. The morphology of the center cylinder in the Angiosperms // Trans. Canad. Inst. 1899. Vol. 6. P. 599-636.
- Müller F. Für Darwin. Leipzig, 1864. 87 S.
- Müller F. Haeckeles biogenetisches Grundgesetz // Kosmos. 1880. Bd. 6. S. 1-388.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. 2nd ed. New York, 1949. 996 p.
- Schmid E. Die Erfassung der Vegetationscinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1963. Bd. 73.
- Seward A.C. Arctic vegetation past and present // Journ. Soc. Hort. 1925. Vol. 50, N 1. P. 423-462.
- Stebbins G.L. The probable growth habit of the earliest flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. 1965. Vol. 52, N 3. P. 457-468.
- Velenowsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prague, 1907. Bd. 2. S. 279-731.