

Эволюционная ботаника: так много вопросов на поставленные ответы

Д. Соколов



Дмитрий Соколов
12-й выпуск биокласса
(Школа Лобачевского),
школа № 520 (1990 г.),
д.б.н., профессор кафедры
высших растений биологического факультета МГУ,
sokoloff-V@yandex.ru

Общаясь с коллегами и знакомыми, которые по роду занятий далеки от ботаники, иногда встречаешься с мнением, что в нашей науке все основные факты давно установлены, и, соответственно, с вопросом: чем, собственно, может нас увлечь современная ботаника? Другой вариант представлений о ботанике (думаю, как и о зоологии) состоит в том, что все структурные особенности высших растений уже давно и хорошо известны ученым, но их эволюционная интерпретация на современном уровне возможна только на основе использования арсенала методов молекулярной биологии.

В этой статье я попробую показать, как выглядит современная эволюционная ботаника изнутри, т.е. глазами человека, который работает в этой области. Я буду тенденциозен в том смысле, что отобранные примеры и в особенности — ссылки на литературу не претендуют на полноту охвата проблем современной науки. Они выбраны просто потому, что привлекали меня либо в научной работе, либо при подготовке к лекциям. Очень важны революционные открытия в области молекулярной генетики развития, которые имеют непосредственные эволюционные приложения, однако мы не имеем возможности здесь остановиться на них.

Миф о том, что разнообразие высших растений уже хорошо описано

Чтобы немного рассеять этот широко распространенный у неспециалистов миф, достаточно познакомиться с современной литерату-

рой по тропическим растениям. Для начала можно открыть журнал *Adansonia*, который издает Национальный Музей Естественной истории в Париже. Кстати, посмотреть этот журнал можно и в Интернете (<http://www.mnhn.fr/publication/adanson>). Почти все статьи в этом журнале посвящены описанию новых видов, а нередко и родов растений — преимущественно из трех районов: Новой Каледонии, Мадагаскара и Французской Гвианы. Особое внимание к этим трем районам связано не только с тем, что их флора особенно интересна, но и с тем, что это традиционные районы исследований французских ботаников. Вот одна из многих подобных ей статей в журнале *Adansonia* (Miller, 2002). Она посвящена роду *Ehretia* из семейства бурачниковые (Boraginaceae). В отличие от знакомых нам по Средней России бурачниковых, виды этого рода представляют собой кустарники и деревья, то есть являются крупными и заметными растениями. Они интересны также и тем, что их плоды, в отличие от большинства наших бурачниковых, не отделяют односемянных частей (эремов) и являются сочными. В общем, интересное растение. Однако в последний раз его систему в объеме мировой флоры рассматривали только в XIX веке. J.S. Miller (2002) изучил род *Ehretia* на Мадагаскаре и Коморских островах. На этой территории он выделяет 7 видов рода. Из них 2 встречаются не только на этих островах, но и на материковой Африке. Пять видов встречаются только на Мадагаскаре и Коморских островах. Все они впервые для науки описаны в данной статье.

Общение с ботаниками, работающими в тропиках, вызывает противоречивые чувства... Во время поездки в Ботанический сад Кью (это крупнейший ботанический центр, расположенный в пригороде Лондона) нам довелось познакомиться с профессором Робертом Джеймсом Джонсом и даже жить в его доме. Профессор Джонс всю жизнь изучает флору Новой Гвинеи. Весь его дом до отказа заполнен уникальной коллекцией предметов искусства аборигенов, которой позавидует любой музей. То и дело спотыкаешься о колчан со стрелами или деревянную человеческую фигурку. На стене рисунок одного из видов рода банан. Оказывается, этот

вид профессор открыл в природе, и он оказался новым для науки. Вообще, по оценкам профессора Джонса, флора Новой Гвинеи описана сейчас лишь примерно наполовину. В его рассказы о своих находках новых видов трудно поверить. Так, он открыл чуть ли не сотню новых для науки видов древовидных папоротников из рода *Syathea*. Однажды профессор упомянул о нескольких десятках открытых недавно новых видов рода *Vaccinium*. К этому роду относятся всем известные черника, голубика, клюква, брусника, причем на территории бывшего СССР род представлен не более чем 13 видами. Мы, конечно, спросили профессора Джонса о вкусовых качествах новых видов, но он замялся и сказал, что не пробовал плоды на вкус: было так много всего другого интересного, что об этом он не подумал. Надо сказать, что далеко не все открытые виды описаны по научным правилам и получили латинские названия. Многие из них дожидаются, пока у ученых найдется время их описать. В случае с коллекциями профессора Джонса это время может наступить не скоро, так как по достижении возраста 60 лет ему пришлось выйти на пенсию: таковы английские законы.

Можно ли найти что-то новое в умеренной зоне? Труднее, но тоже можно. Несколько лет назад у нас появилась студентка Света Панкова (сейчас Беэр), которая во время практики на Белом море сказала, что хочет заниматься систематикой солеросов (*Salicornia*). Это растения засоленных местообитаний, которые встречаются как по берегам морей, так и на засоленных внутриконтинентальных местообитаниях. Чтобы студентка познакомилась с этим вторым типом сообществ, где растут солеросы, мы направили ее в Ростовскую область. Чуть ли не на первой экскурсии она совместно с ботаником из Ростовского университета О.Н. Деминной нашла растения, которые нельзя было определить иначе как новый для науки вид, причем признак, которым он отличается от ранее известных растений, никогда раньше в роде солерос не отмечали (Beer, Demina, 2005).

Ботаники открывают не только новые виды, но и роды.

Род *Wollemia* с единственным видом *W. nobilis* (рисунок 1) был открыт в 1994 г. в Австралии, в 150 км от Сиднея. Это хвойное растение из семейства араукариевые. Ранее в этом семействе было известно только два современных рода. В ископаемом состоянии растения, похожие на *Wollemia*, были хорошо известны, но эти растения считали вымершими. Найденная популяция *Wollemia* (точное местонахождение которой держат в строжайшей тайне) включает только 40 взрослых и около 200 молодых растений.



Рисунок 1. *Wollemia nobilis* в ботаническом саду в Аделаиде (Австралия).

Сейчас это растение есть и в Главном ботаническом саду в Москве. Культивирование воллемии разрешается только за решеткой, видимо, из соображений безопасности такого редкого и уязвимого существа. Здесь и далее фото М.В. Ремизовой.

Единственный вид рода *Ticodendron* обнаружен в конце 1980-х гг. в Центральной Америке. Это крупное дерево, местами даже локально лесообразующая порода. Сначала думали, что *Ticodendron* настолько своеобразен, что выделили его в особое семейство, но потом пришли к выводу, что его следует относить к семейству березовые. Это первое известное нам вечнозеленое растение из семейства березовые и первый представитель семейства с сочными плодами.

Как возможны столь впечатляющие находки новых для науки крупных деревьев? Дело в том, что разнообразие деревьев в тропиках очень велико. Изучать же их крайне трудно, так как с земли видны только уходящие вверх стволы. Хорошие результаты дает применение вертолета.

Особый интерес ботаников вызвало открытие рода *Lacandonia*. Единственный вид этого рода был открыт в Мексике (Martinez, Ramos, 1989). Как и в случае с *Ticodendron*, его первоначально отнесли к особому семейству, но позже было показано, что *Lacandonia* лучше включать в семейство триурисовые (Triuridaceae). Триурисовые — экзотическое семейство однодольных растений. Все его представители — бесхлорофилльные травянистые растения, живущие в симбиозе с грибами и за счет этого получающие органические вещества (так же как, например, наши орхидеи гнездовка и ладьян). Необычен цветок лакандонии. Он имеет 6 листочков околоцветника, большое число пестиков и 3 тычинки, расположенные в центре цветка. Все известные ранее у растений обоеполые цветки, как мы знаем из школьной программы, имеют пестики в центре, а тычинки — по периферии цветка. У лакандонии — все наоборот, так что



Рисунок 2. Одна из скульптур из Монастыря 10 000 Будд в Гонконге.

Примерно такого рода «сбои» в реализации программы развития могли быть причиной необычного положения тычинок и пестиков в цветке лакандонии.

цветок как бы вывернут наизнанку. Это открытие всколыхнуло научную общественность. Была выдвинута гипотеза (Rudall, 2003) о том, что так называемый «цветок» лакандонии — на самом деле не цветок, а сильно напоминающее цветок соцветие (наподобие корзинки сложноцветных). Каждая тычинка — это отдельный мужской цветок, а каждый пестик — женский. Более взвешенная точка зрения состоит в том, что в ходе эволюции семейства триурисовые имели место нарушения в характере генетической регуляции процессов развития цветка (подробнее см. Vergara-Silva *et al.*, 2003; Ambrose *et al.*, 2006; Rudall, Bateman, 2006). В результате время и место реализации определенных событий в ходе развития репродуктивных органов оказалось нарушенным (рисунок 2), и возникла структура, которая сочетает в себе особенности цветка и особенности соцветия. Дальнейшие исследования семейства триурисовые позволили найти также отдельные растения (это не новый вид, а форма изменчивости ранее известного вида) с необычными цветками, где тычинки и пестики разделены по секторам, а не один тип органов вокруг другого (Vergara-Silva *et al.*, 2003). Это уже явно результат нарушений в программе развития цветка.

Следует отметить, что даже цветки «нормальных» триурисовых выглядят «белой вороной» по сравнению с прочими однодольными (описывать это здесь в деталях было бы слишком утомительно). Стоит ли вообще принимать во внимание данные по этому небольшому и явно маргинальному семейству, особенно учитывая несомненно вторичный характер их бесхлорофилльного образа жизни? Стоит ли обсуждать его, скажем, в общем курсе лекций по ботанике? Казалось бы — не стоит. Однако оказалось, что одни из самых древних известных науке ископа-

емых цветков (Gandolfo *et al.*, 1998, 2002), несомненно, относящихся к однодольным растениям, очень похожи на цветки некоторых современных триурисовых. Как говорится, лучше бы нам этого не знать, спокойнее бы спали. Ведь вопросов эти данные рожают больше, чем ответов. Ископаемые цветки найдены изолированно. Мы ничего не знаем о том, были ли эти растения, например, бесхлорофилльными, ли нет.

Пожалуй, наиболее значительная из находок последнего времени — детальное описание мохообразного растения с необычным названием *Takakia*¹. Нельзя сказать, что оно было открыто недавно, однако все стадии жизненного цикла (и то только у одного из двух видов рода!) были описаны гораздо позже, и это заставило решительно пересмотреть представления о родственных связях растения. Как известно, мохообразные — это группа высших растений, у представителей которой в жизненном цикле доминирует гаплоидная фаза — гаметофит. На нем развиваются половые органы: антеридии (с мужскими гаметами — сперматозоидами) и архегонии (с яйцеклеткой). После оплодотворения образуется зигота, а из нее прямо на месте развивается диплоидный спорофит, который всю жизнь получает минеральные и органические вещества от гаметофита. Спорофит образует коробочку, где в результате мейоза появляются гаплоидные споры, из которых вновь вырастает гаметофит. *Takakia*, как и многие другие мохообразные, двудомна, т.е. имеет мужской гаметофит (с антеридиями) и женский (с архегониями). Мужские растения *Takakia* были найдены только в 1988 г., а в 1990 г. были обнаружены спорофиты с коробочками. Группа мохообразных включает три отдела: собственно мхи (например, сфагнум, кукушкин лен), печеночники (например, маршанция) и антоцеротовые. Коробочка *Takakia* имеет совершенно уникальное строение. Она вскрывается одной щелью, идущей косо по спирали вдоль стенки коробочки. Несколько похожее строение имеют некоторые печеночники, но ничего подобного не бывает у мхов и антоцеротовых. Зато коробочка *Takakia* имеет в центре тяж клеток, не образующих споры, — так называемую колонку. Это уже признак мхов и антоцеротовых. Анализируя большое число морфологических признаков, приходится признать, что *Takakia*, вероятно, представляет собой особый отдел, равнозначный мхам, антоцеротовым и печеночникам (по крайней мере, так ее трактует В.Р. Филин

¹ Качественные фотографии такакии легко найти в Интернете, например, на <http://www.science.siu.edu/landplants/Bryophyta/bryophyta.html>.

в разделе о мохообразных для неопубликованного еще нового учебника по систематике высших растений). Изучение *Takakia* дает крайне много важной информации для понимания путей эволюции высших растений в целом. Кстати, *Takakia* вполне может быть обнаружена в России, т.к. она известна из сопредельных Японии и Алеутских островов.

Еще одно необычное мохообразное, найденное и описанное в самое последнее время, — *Ambuchanania* (интересно происхождение названия — от имени ботаника А.М. Buchanan). Это мох из класса сфагновых (Sphagnopsida). Раньше считали, что этот класс включает только один род — сфагнум. Новый род настолько своеобразен, что его выделяют в особое семейство и порядок. Растет этот мох в Тасмании. Растение почти полностью погружено во влажный кварцевый песок. Интересный новый папоротник описан недавно из Кореи (Sun *et al.*, 2001). Он оказался представителем неизвестного ранее науке рода из семейства ужовниковые (Orhioglossaceae). К этому семейству, помимо широко известных ужовника и гроздовника, относили ранее еще только один экзотический род. Новый род (он описан под названием *Mankyua*) будет четвертым в этом исключительно интересном семействе, которое настолько обособлено, что выделяется в особый класс. Все говорит о глубочайшей древности ужовниковых, но их ископаемые представители практически неизвестны. Поэтому находка еще одного современного рода представляет большой интерес. Кстати, несмотря на тщательнейшие поиски, *Mankyua* известна пока только в виде одной маленькой популяции в небольшом понижении среди леса на одном из принадлежащих Корею островов.

Молекулярная революция в эволюционной ботанике

Перспективность использования данных о последовательностях нуклеотидов в ДНК для выяснения родственных связей между различными живыми организмами стала ясна вскоре после выяснения роли ДНК как хранителя генетической информации. Уже к началу 1970-х гг., во многом советскими учеными (Антонов, 2000), были сформулированы основные принципы геносистематики. Однако исследования в этой области привлекли широкое внимание ботаников классического направления только в самом конце 1980-х — начале 1990-х гг.

Отношение ботаников к молекулярно-филогенетическим построениям было (и во многом остается) неоднозначным. Я очень хорошо пом-



Рисунок 3. Истод меловой (*Polygala cretacea*) в Дивногорье (Воронежская область).

ню мое первое знакомство с результатами в этой области. Это было в 1997 г., когда я писал кандидатскую диссертацию по систематике одной из групп бобовых растений. Статья, которую я прочитал, была посвящена молекулярным данным о родственных связях семейства бобовые (Doyle, 1995). Впечатление от нее было совершенно чудовищное. Казалось, невозможно представить себе ничего более вздорного, чем написанное в этой статье. Ни одна из обсуждавшихся ранее трех основных версий родственных связей бобовых не подтверждалась. Зато в числе прочих обсуждался вопрос о том, не являются ли бобовые ближайшими родственниками истодовых (Polygalaceae) (рисунок 3). Это выглядело как неудачная шутка. Дело в том, что цветки истода по внешнему облику и некоторым особенностям биологии опыления действительно напоминают цветки наиболее знакомых нам представителей бобовых, относящихся к эволюционно продвинутому подсемейству мотыльковые. Но, во-первых, у примитивных бобовых цветки устроены совершенно иначе (например, см. рисунок 4), а, во-вторых, нужно лишь немного присмотреться к истоду, чтобы понять, как сильно его цветок на самом деле отличается от цветка мотыльковых. Все черты сходства представляют собой аналогии, а не гомологии.

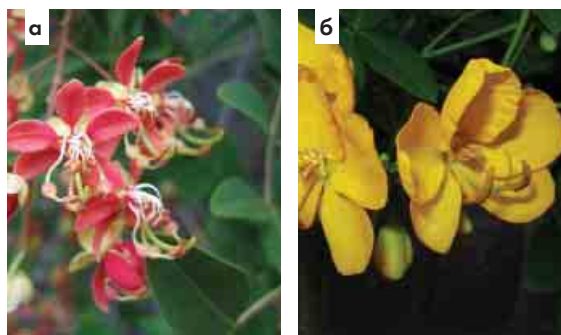


Рисунок 4. Цветки кассии (*Cassia*) — одного из относительно примитивных представителей бобовых — внешне совсем не похожи на цветки мотыльковых. (а) *Cassia brewsteri*; (б) *Cassia* sp.

Например, и истод, и мотыльковые имеют в цветке лодочку, но лодочка мотыльковых — это два сросшихся лепестка, а лодочка истода — это один лепесток. Кстати, следует отметить, что более новые молекулярно-филогенетические данные подтверждают родство между бобовыми и истодовыми. Но самое неприятное в той первой статье, с которой мне пришлось познакомиться, было в другом. А именно: совершенно неправдоподобным казалось не только положение истодовых и бобовых. Вообще, практически все семейства занимали на эволюционных деревьях абсолютно непривычное положение. Согласиться с этим было невозможно. После такого знакомства с новым направлением трудно было заставить себя прочитать другие работы по молекулярной систематике. Когда в 1998 г. я защищал диссертацию, я решил не обсуждать в ней молекулярные данные. Теперь я понимаю, что к этому времени уже были опубликованы подтвердившиеся позднее предварительные результаты, которые полностью меняют взгляды на систематическое положение тех растений, которые я описывал в своей диссертации.

Я решил описать свою первую встречу с молекулярной систематикой потому, что, вероятно, нечто похожее испытывали и многие другие ботаники. Будучи студентом и аспирантом МГУ в 1990–1998 гг., я имел лишь смутное представление о том, что в соседнем здании — в Институте физхимбиологии им. А.Н. Белозерского есть лаборатория Андрея Сергеевича Антонова, где занимаются геносистематикой. Я даже понятия не имел о том, что А.Н. Белозерский и А.С. Антонов стояли у истоков этой науки. Не только проблемы с финансированием в 1990-е гг., но и скептическое отношение к новому направлению многих ботаников стало причиной того, что объем молекулярных исследований эволюции растений, выполненных на Западе, многократно превышает объем отечественных исследований.

На основании молекулярно-филогенетических данных уже к 1998 г. была предложена новая система цветковых растений, так называемая система *Angiosperm Phylogeny Group* (сокращенно *APG*). Второе издание этой системы вышло в 2003 г. (*APG II*, 2003). Пять лет для такого молодого направления, как молекулярная систематика, — очень большой срок. За это время получено колоссальное количество новых данных. Вместе с тем, различия между системами 1998 и 2003 гг. относятся к вопросам, которые можно считать второстепенными. Кардинальных изменений не произошло и после 2003 г. Это значит, что молекулярно-филогенетические данные внутренне непротиворечивы. Они уже в значительной сте-

пени выдержали проверку временем. От них никак нельзя отмахиваться, как от назойливой мухи. Система *Angiosperm Phylogeny Group* сильно отличается от систем, созданных ранее на основании преимущественно сравнительно-морфологических данных².

Революционность этих различий связана не только с тем, что использование молекулярных данных привело к новым взглядам о родственных отношениях между растениями, иными словами к построению новых филогенетических деревьев. Помимо этого изменились и представления о том, каким образом данные о родстве между организмами должны быть отражены в системе. Традиционно считается, что все выделяемые систематические группы (таксоны: например, род, семейство, класс) должны быть монофилетичны. Под монофилией понимается происхождение всех представителей данной группы от одного общего предка. В 1960-е гг. возникло новое направление в эволюционной систематике, которое получило название кладизм. Его основатель — немецкий энтомолог Вилли Хенниг — предложил другое определение понятия монофилия. Он считал таксон монофилетическим только в том случае, если он включает всех потомков одного предка. Ключевым здесь было добавление слова «всех». Например, рептилии — монофилетическая в традиционном понимании группа, так как все ее представители происходят от общего предка. В понимании же кладистов это уже не монофилетическая группа, т.к. от рептилий произошли птицы, и, следовательно, группа рептилий не включает всех потомков ближайшего общего предка. Здесь не место останавливаться на аргументах, которыми обосновывал Хенниг свои построения (подробнее о кладизме см.: Павлинов, 1989, 1990). Важно то, что последователи Хеннига предложили формальные алгоритмы построения филогенетических деревьев на основании морфологических данных. Морфологические данные надо было для этого представить в упрощенной, матричной, форме, закодировав их в виде цифр. Например, признак: тип околоцветника; состояния признака: 0 — простой околоцветник, 1 — двойной околоцветник. Предложен-

² Подробный обзор на эту тему, а также систему, альтернативную системе *APG*, можно найти в статье А.Б. Шипунова (2003). С системой, очень близкой к системе *APG*, но более разработанной и представленной в удобной интерактивной форме, можно познакомиться на сайте <http://www.mobot.org/mobot/research/APweb/>. Там же можно найти ссылки на современную литературу по филогении и морфологии всех семейств цветковых растений.

ные кладистами алгоритмы построения филогенетических деревьев были весьма трудоемкими, зато их можно было реализовать в виде компьютерных программ. Весь комплекс идей и методов кладизма был тесно связан с желанием «объективизировать» эволюционную систематику, отойти от экспертной оценки (в какой-то степени предвзятой) опытного специалиста-систематика как основы для построения системы.

Большинство специалистов-систематиков отнеслись в 1970-е и 1980-е гг. к кладизму критически или вовсе игнорировали его существование. В отечественной ботанической литературе тех лет это направление подробно обсуждается, пожалуй, только в книге А.Л. Тахтаджяна (1987), который дал развернутую критику кладизма.

С появлением большого объема данных о последовательностях участков ДНК у разных организмов отношение к кладизму стало меняться. Молекулярные данные невозможно анализировать суммарно, образно, как это делают специалисты-систематики с морфологическими признаками растений. Например, встретив в природе лютик, мы обычно сразу видим, что это именно лютик (см. однако рисунок 5). Видим мы это по морфологическим особенностям, но не анализируем их признак за признаком. Просто мы узнаем лютик в лицо, как старого знакомого. С последовательностями нуклеотидов в ДНК так себя вести нельзя. Поэтому молекулярная систематика быстро восприняла алгоритмизированные методы построения филогенетических деревьев, в том числе те, что были разработаны в рамках кладизма. Одновременно с этим она автоматически восприняла и систему взглядов кладизма, а именно новое определение термина «монофилия». Когда стало ясно, какое колоссальное значение имеет молекулярная систематика, кладистические представления стали общепринятыми, особенно в западных странах.

Это большое отступление нужно для того, чтобы подчеркнуть: даже когда молекулярные данные о том, как выглядит какой-то фрагмент эволюционного древа, полностью совпадают с традиционными, на основании молекулярных данных может быть произведен радикальный пересмотр системы. Хороший пример в этом отношении — всем известное семейство норичниковые (Scrophulariaceae). Это семейство традиционно считали узловым звеном в эволюции крупной группы спайнолепестных двудольных. Считалось (на основании морфологических данных!), что от его древних представителей произошло несколько других семейств, в том числе подорожниковые, пузырчатковые, заразиховые. В частности, около 100 лет назад была предложена гипотеза о том, что предки подо-



Рисунок 5. В большинстве случаев лютик может распознать каждый. Но для того чтобы узнать лютик в этом растении, сфотографированном в Швейцарии, надо уже обладать некоторым опытом.

рожниковых были ближайшими родственниками рода вероника из норичниковых. Именно это и было показано в результате молекулярно-филогенетических исследований. Какой же был сделан вывод? Семейство норичниковые в его традиционном понимании должно быть ликвидировано, т.к. оно не является монофилетической группой. В современных системах веронику относят к семейству подорожниковые, а в семейство заразиховые перенесены относившиеся ранее к норичниковым полупаразитические растения, такие как марьянник, погребок, очанка и т.д. Лишь очень небольшое число растений — ближайших родственников норичника сохранено в семействе норичниковые.

Изменение представлений о понятии «монофилия» — сугубо социальное явление. Интересно, как со сменой поколения исследователей меняются общепринятые взгляды. Уверен, что многие современные выпускники западных университетов могут не представлять себе, что есть какое-то иное, кроме знакомого им, определение монофилии. Они могут не отдавать себе отчет о том, что книги по эволюции растений 1960-х или 1980-х гг. зачастую написаны на другом языке (кстати, это те книги, по которым зачастую продолжают учиться наши студенты). Это не плохие книги! Просто они на другом языке.

Чем же молекулярно-филогенетические деревья отличаются от традиционных эволюционных деревьев и что между ними общего? Прежде всего, по здравому размышлению, между ними очень много общего. Например, цветковые растения, как и предполагали многие авторы, монофилетичны (здесь и далее — монофилия понимается в кладистическом смысле). Однодольные растения образуют монофилетическую группу, которая берет начало от примитивных двудольных. То же самое видим на боль-

шинстве традиционных эволюционных схем. Подавляющее большинство семейств цветковых растений, которые считали монофилетическими группами (с поправкой на определение монофилии!), и в самом деле оказались таковыми. Эти совпадения между традиционными и новыми данными не могут быть случайными. Ясно, что они доказывают высокую информативность молекулярных признаков для выявления родственных связей между растениями. Надо обратить внимание на то, что отмеченные совпадения проявились уже в первых работах, охвативших большие наборы видов растений. Эти исследования были проведены с использованием всего одного участка ДНК. Например, одна из самых известных работ (Chase *et al.*, 1993) посвящена данным только по гену *rbcL*, который кодирует белок большой субъединицы основного фермента фотосинтеза (рибулозобисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы). Понятно, что этот белок не имеет ни малейшего отношения к признакам строения цветка, по которым традиционно выделяются семейства растений. Кроме того, он представляет собой ничтожно малую часть генома растения. Не чудо ли, что уже по данным о гене *rbcL* удается показать монофилию большинства традиционно выделяемых семейств?

Как известно, семейства растений группируются в порядки. Это промежуточная единица между классом и семейством. Если в отношении классов (однодольные и двудольные) и семейств молекулярные данные хорошо согласуются с традиционными, то традиционное распределение семейств по порядкам (а порядков — по подклассам) подтверждается молекулярными данными лишь изредка, скорее — как исключение. Справедливости ради надо сказать, что у многих порядков (и подклассов) покрытосеменных никогда и не было традиционного объема, так как разные ученые выделяли порядки очень по-разному. Вероятно, поэтому порядки цветковых и не разбирают в школьном курсе ботаники. В целом, молекулярно-филогенетические данные говорят о том, что сравнительно-морфологических данных часто недостаточно для того, чтобы сделать уверенные суждения о родстве между семействами цветковых растений. Можно сказать, что ботаникам это было ясно и раньше, но многие боялись себе в этом признаться. Приведу некоторые примеры неожиданно (настолько ли уж всегда неожиданно?) выявленных родственных связей. Все они подтверждены сейчас анализом данных по нескольким участкам ДНК и поэтому заслуживают уважительного отношения.

В школе все изучают семейство крестоцветные и должны усвоить, что для его представите-

лей характерны цветки с 4 чашелистиками, 4 лепестками, 6 тычинками, из которых две короткие, а 4 длинные; из единственного пестика образуется плод — стручок, в котором семена прикреплены к рамке, а две створки отделяются при созревании плода. Этот набор признаков в принципе не очень типичен для двудольных, у которых цветки обычно имеют 5 чашелистиков и 5 лепестков. Ботаников давно интересовало происхождение крестоцветных. Были сформулированы две основные теории: 1) происхождение крестоцветных от маковых или их родственников и 2) происхождение от каперсовых (*Capparidaceae*, рисунок 6). Обе теории опирались на то, что в каждой группе-кандидате на предка или родственника есть растения, напоминающие крестоцветные по структуре цветка и плода (например, плод чистотела из маковых похож на стручок, а строение тычинок у дымянки и хохлатки из того же семейства можно сравнить с таковым у крестоцветных). При решении этой дилеммы опирались на данные сравнительной биохимии. Оказалось, что крестоцветные и каперсовые очень близки по тактике химической защиты от животных. Они образуют так называемые горчичные масла (содержащие серу вещества — изотиоцианаты, которые нам знакомы по вкусу горчицы или хрена, но в менее явной для нашего вкуса форме есть и в обычной капусте; есть они и в бутонах каперсов, которые нередко продают в маринованном виде). У маковых горчичных масел нет, зато, подобно родственным им лютиковым, есть весьма ядовитые для человека алкалоиды (в том числе те, на которых основано действие опийного мака). Вопрос был решен, и каперсовые прочно заняли место родственников или предков крестоцветных. Эти



Рисунок 6. Один из видов рода каперсы (*Capparis cynophallophora*) в оранжерее Королевского ботанического сада в Эдинбурге.

Как и у крестоцветных, здесь чашечка с 4 чашелистиками и венчик с 4 лепестками. Другие каперсовые больше похожи на крестоцветные по числу тычинок, чем это растение.

семейства включали в порядок *Capparales*. Много лет назад известный ботаник Рольф Дальгрэн предложил радикально расширить объем порядка *Capparales* (= *Brassicales*) за счет включения в него целого ряда семейств, представители которых, подобно каперсовым и крестоцветным, имеют горчичные масла. Это предложение не встретило тогда широкой поддержки, потому что оно не согласовывалось с данными по морфологии цветка. Из известных всем растений Дальгрэн перенес сюда настурциевые (*Troaeolaceae*: кстати, бутоны настурции используют так же, как и бутоны каперсов!) и папайю (*Carica*: *Caricaceae*). Не только хорошо всем известные плоды, но и цветки папайи не имеют ничего общего с цветками крестоцветных. У папайи 5 чашелистиков, 5 сросшихся при основании в трубку лепестков, 10 тычинок в 2 кругах и 5 плодолистиков. Молекулярно-филогенетические данные полностью подтвердили идею Дальгрэна (например, Rodman *et al.*, 1996), после чего она получила всеобщее признание.

Экзотические роды *Helwingia* (от Гималаев до Японии) и *Phyllonoma* (от Мексики до Перу) большинство авторов относило не только к разным семействам, но даже и к разным порядкам (*Cornales* и *Grossulariales* — Тахтаджян, 1966; *Apiales* и *Hydrangeales* — Тахтаджян, 1987; *Cornales* и *Rosales* — Cronquist, 1988³). В то же время эти роды объединяет очень редкая для цветковых растений особенность: соцветия расположены не в пазухах листьев и не на верхушках побегов, а на верхней стороне листьев. Авторы, относившие *Helwingia* и *Phyllonoma* к разным порядкам, очевидно, считали, что сходство в строении соцветий «не перевешивает» различия между родами в строении цветков и плодов. *Helwingia* (рисунок 7) — двудомное растение, чашечка в цветке не выражена, развит только венчик (или околоцветник вообще простой?), гинецей из 3–4 плодолистиков, каждый — с 1 семечкой, плод — костяновидный. *Phyllonoma* (рисунок 8) имеет обоеполые цветки с ясно выраженным двойным околоцветником и с двумя плодолистиками с многочисленными семечками и плод — ягоду. Молекулярные данные говорят о близком родстве между *Helwingia* и *Phyllonoma* (Chase *et al.*, 1993; Savolainen *et al.*, 2000, Soltis *et al.*, 2000). По мнению V. Savolainen *et al.* (2000), *Helwingia* и *Phyllonoma* могли бы составить одно семейство. Вероятно, строению соцветий следует в данном случае

³ Кронквист относил *Helwingia* непосредственно к семейству *Cornaceae* (кизильные), а *Phyllonoma* — к крыжовниковым (*Grossulariaceae*).



Рисунок 7. *Helwingia japonica* с соцветиями, расположенными на листьях (Институт систематической ботаники, университет Цюриха).

придавать больший «вес», чем предполагали ранее. Однако самое пикантное в описываемом примере то, что молекулярные данные говорят о близком, но, возможно, не ближайшем родстве между *Helwingia* и *Phyllonoma*. Оба эти семейства оказались близки к падубу (*Ilex*), который составляет особое семейство *Aquifoliaceae*, причем *Helwingia* ближе к *Ilex*, чем к *Phyllonoma*. Если этот последний вывод верен, то придется, скорее всего, предположить, что столь необычное строение соцветий возникло в данной группе родства дважды: один раз у предка *Helwingia* и другой раз — у предка *Phyllonoma*. Но ведь не может же быть появление этого признака именно у близких родственников простым совпадением?! Были ли у общего предка всех трех родов (*Helwingia*, *Phyllonoma*, *Ilex*) предпосылки к перемещению соцветий на листья, предпосылки, реализовавшиеся только у двух из трех родов? Если и были, то у нас пока нет никаких идей об их природе.

Похожий пример — сближение семейств *Balsaminaceae* и *Marcgraviaceae*. Первое семейство всем хорошо знакомо по роду недотрога



Рисунок 8. *Phyllonoma laicuspis* с соцветиями, расположенными на листьях (по «Жизни растений», т. 5 (2), 1981).



Рисунок 9. Цветок *Impatiens capensis* (фотография сделана в Англии, где это экзотическое растение одичало и растет в массе).

Хорошо виден шпорец на чашелистике. Чашелистики недотроги по окраске напоминают лепестки.

(*Impatiens* — рисунки 9 и 10). Наиболее яркая особенность цветка недотроги — хорошо заметный полый вырост (шпорец) на одном из чашелистиков. Такие шпорцы нередко развиваются в цветках различных растений и служат для того, чтобы скрыть выделяемый нектар, сделав его доступным только для некоторых опылителей. У представителей тропического семейства *Marcgraviaceae* также есть шпорцы (рисунок 11). Они похожи на шпорцы недотрог по облику и функции, но развиваются не на чашелистиках, а на прицветниках (листьях, в пазухах которых находятся цветки). Судя по тому, что шпорцы развиваются на разных органах (чашелистиках или прицветниках), они возникли в двух семействах независимо. Именно поэтому никому раньше не пришло в голову сближать недотрогу с маркгравиевыми, и эти два семейства были расположены очень далеко друг от друга во всех системах. Молекулярные данные однозначно говорят об их близком родстве. В очень большом порядке верескоцветные, куда относят теперь эти два семейства, таких шпорцев больше ни у одного представителя нет. Нет их и у небольшого тропического семейства *Tetrameristaceae*, которое, вероятно, является самым близким родственником маркгравиевых (далее по степени родства идут бальзаминовые). Учитывая отсутствие шпорцев у тетрамеристовых и их разное положение у маркгравиевых и бальзаминовых, прихо-



Рисунок 10. Диаграмма цветка *Impatiens glandulifera*.

Зеленым цветом обозначен кроющий лист цветка, синим — чашечка, красным — венчик. Верхний чашелистик несет шпорец.

дится принять, что шпорцы возникли у двух ближайших родственников независимо. Что послужило предпосылкой этого параллелизма? Вероятно, ответ на вопрос даст изучение регуляторных генов, контролирующих развитие цветка (Geuten *et al.*, 2006). Интересно, что у всех верескоцветных, кроме трех упомянутых семейств, нектар выделяется специальным образованием при основании пестика, так называемым нектарным диском. У недотроги и маркгравиевых диска нет, и нектар выделяется в шпорец. У тетрамеристовых диска также нет, а нектар может выделяться тычинками или чашелистиками. Возможно, эволюционная утрата нектарного диска была предпосылкой развития нектарников других типов, среди которых самым удачным решением было «создание» нектарника-шпорца.

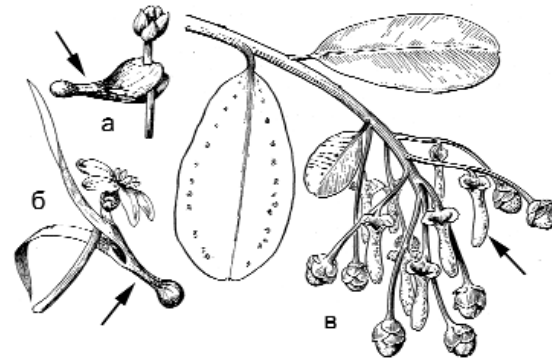


Рисунок 11. Соцветие и цветки представителей семейства *Marcgraviaceae*.

(а) — *Souroubea guianensis*, (б) — *Souroubea exauriculata*, (в) — *Norantea peduncularis* (по Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 1964; и «Жизни растений», т. 5 (2), 1981). Стрелками показаны содержащие нектар шпорцы. Они развиваются на прицветниках, т.е. листьях, в пазухах которых расположены цветки. На рисунке в видно, что эти прицветники расположены в необычном положении, «переместившись» на цветоножку. Подобное «перемещение» прицветников известно и у некоторых других растений.

Есть и такие молекулярные данные, от которых остается только руками развести. Может быть, в будущем мы сможем сказать о них что-то более связанное. Примером может служить совершенно неожиданное сближение двудольных растений из родов *Gunnera* и *Myrothamnus*. Трудно найти более непохожие по общему облику, экологическим предпочтениям и важным деталям морфологии вегетативных и репродуктивных органов растения. Миротамнусы — приуроченные к очень сухим условиям мелколистные кустарники Африки и Мадагаскара. Они способны практически нацело высухать в безводный период, не сбрасывая листья, а затем снова «оживать» в на-

чале сезона дождей (такое поведение обычно, например, для многих мохообразных, но исключительно редко у цветковых). Известны случаи оживания гербарных образцов миротамнуса годичной давности! Гуннеры — широко распространенные в тропиках и отчасти умеренной зоне Южного полушария корневищные травы с прикорневыми длинночерешковыми листьями (пластинка до 3 м в поперечнике). Многие представители рода имеют гигантские листья; пишут, что иногда один лист может укрыть от дождя трех всадников. Гуннеры растут в очень влажных местообитаниях; их толстые растущие горизонтально стебли имеют большое число ориентированных в разных направлениях стел (каждая — со своей эндодермой), анастомозирующих друг с другом. В стеблях и придаточных корнях поселяются симбиотические колонии цианобактерий из рода *Nostoc*. На основании одних только сравнительно-морфологических данных ботаники не могли выдвинуть убедительных гипотез о родственных связях такого своеобразного растения с весьма просто устроенными цветками, как гуннера. Для обоих родов характерны очень просто устроенные цветки, не имеющие ярко выраженных черт сходства с цветками каких-либо других растений.

Ошибки молекулярной систематики

Расцвет молекулярной систематики растений в 1990-е гг. был связан, в частности, с изобретением достаточно простых и надежных методик извлечения и анализа ДНК из небольших фрагментов высушенных листьев. Это позволило использовать для выделения ДНК даже фрагменты образцов, хранящихся в гербарии. В идеале это должны быть недавно собранные растения, но иногда удается успешно изучать и образцы XIX века. Одним словом, возможность использования гербарных коллекций сразу открыла двери для вовлечения в исследования самых экзотических растений со всех уголков планеты. В «простоте» методик есть и своя опасность, т.к. при одновременном анализе большого числа образцов есть опасность их случайного смешивания или каких-то иных технических ошибок. Какими бы ни были причины этого, но значительная часть получаемых и публикуемых последовательностей ДНК не имеет ничего общего с реальными. Иногда удается «раскопать» природу подобных недоразумений. Например, в упомянутой выше работе по гену *rbcL* (Chase *et al.*, 1993) было показано, что экзотический род *Sargentodoxa* как будто должен быть отнесен к семейству бобовые. Во всяком случае на филогенетических дере-

вьях он группировался с бобовыми. Это было очень странным, т.к. род *Sargentodoxa* традиционно относили (как отдельное семейство) к порядку лютикоцветные, который не имеет ничего общего с бобовыми. Лютикоцветные — один из порядков, который почти «не пострадал» от появления молекулярно-филогенетических данных. Его объем подвергся лишь незначительным изменениям. Молекулярные данные ясно показали правомерность отнесения к лютикоцветным семейства лардизабаловые, к которому морфологически близка сарждентодокса. Однако, с другой стороны, по жизненной форме (лиана) и очертаниям листочков тройчатого листа сарждентодокса очень напоминает некоторых родственников фасоли из семейства бобовые. При ближайшем рассмотрении оказалось, что гербарный образец, из которого была выделена ДНК «сарждентодоксы», на самом деле принадлежит бобовому растению (Doyle *et al.*, 1997). Этот экземпляр не имел цветков и поэтому был ошибочно определен как сарждентодокса. Анализ ДНК настоящей сарждентодоксы подтвердил ее отнесение к лютикоцветным и родство с лардизабаловыми.

Примеры подобного рода еще более обычны в систематике таксонов более низкого ранга. Приведу пример из своего опыта. Как я уже писал, мне пришлось изучать систематику одной небольшой группы бобовых растений (трибы *Loteae*). Эта триба включает примерно 18 родов и порядка 250 видов, распространенных в основном в Средиземноморье и в Калифорнии. Климатические условия в этих двух районах очень близки, но история развития флор Средиземноморья и Калифорнии различна. Американские авторы традиционно относили все калифорнийские виды к роду лядвенец (*Lotus*), который также имеет большое число видов в Средиземноморье. Мы пришли к выводу — на основании исключительно морфологических данных — что ни один американский вид включать в род *Lotus* нельзя. Их следует рассматривать как 4 самостоятельных рода (*Ottleya*, *Acmispon*, *Syrmatium*, *Hosackia*). Эти четыре группы американские ботаники выделяли и раньше, но они не сравнивали их детально с видами из Средиземноморья и с другими родственными родами и поэтому включали все 4 группы в род *Lotus*. Через год после публикации нашего варианта системы данной группы вышла первая детальная работа по ее молекулярной филогении (Allan, Porter, 2000). Оказалось, что из 4 принятых нами американских родов монофилетичен только один. Кроме того, с американскими видами на молекулярно-филогенетическом древе оказались перемешаны два вида распро-

страненного в Европе, Азии и Африке рода вязель (*Coronilla*). Один из изученных видов *Coronilla* был очень близок к одному из видов *Hosackia*, а другой — к одному из видов *Ottleya*... Прочитав эту и еще одну подобного рода работу, я составил список видов, с положением которых на молекулярно-филогенетических деревьях я решительно не могу согласиться как морфолог. Таких видов оказалось около десятка. Я добыл материал по этим видам и попросил коллег из лаборатории А.С. Антонова (Г.В. Дегтяреву, К.М. Вальехо-Роман, Т.Х. Самигулина) повторить изучение того же участка ДНК (внутренне-го транскрибируемого спейсера рибосомальной ядерной ДНК — nrITS), который изучали авторы опубликованных работ. Во всех случаях новые результаты не имели ничего общего с ранее опубликованными. Построенные с учетом новых данных филогенетические деревья (Degtjareva *et al.*, 2003, 2006; Sokoloff *et al.*, в печати) вполне удовлетворяли меня. Североамериканские виды больше не оказывались необъяснимым образом перемешанными с видами из Евразии и Африки. Я до сих пор не знаю, почему и как первые исследователи участка nrITS у *Loteae* допустили ошибки. Они прислали мне фотографии части гербарных образцов, из которых были получены «проблемные» данные. Эти образцы, в отличие от случая с *Sargentodoxa*, были определены верно. Очень часто в случаях, когда вскрываются подобные казусы, их или просто замалчивают в публикациях (особенно когда находят собственные, а не чужие, как в нашем случае, ошибки), или «списывают» на внутривидовую вариабельность последовательностей ДНК. Действительно, теоретически такая вариабельность может иметь место, и ее наличие доказано для некоторых участков ДНК у ряда таксонов. Так может быть, например, если какой-либо участок ДНК удвоился в ходе эволюции, и одна из копий сохранила свое функциональное значение, а другая — потеряла, став так называемым псевдогеном. Псевдоген эволюционирует гораздо быстрее настоящего гена. Если для части растений одной группы изучен ген, а для другой части — псевдоген, и затем все эти данные анализируются совместно, результат может быть самым чудовищным. Однако мне кажется, что в описанном случае о нашей группе бобовых речь идет именно о технической ошибке. Для некоторых «проблемных» видов мы несколько раз проводили выделение ДНК и результат был всегда одинаков. Кроме того, невероятно, чтобы другие исследователи у «проблемных» видов всегда выделяли псевдоген, а в нашей лаборатории — всегда верную последовательность. Наконец, моя роль в работе заключалась

только в поиске материала, а коллеги, занимавшиеся его изучением, не знали, как должны выглядеть родственные связи между видами по моим представлениям. Поэтому получение «нужного» дерева в результате предвзятого отношения к данным (например, отбрасывания «неудачных» результатов) в данном случае исключено.

В Интернете размещена специальная база данных, в которой собраны все опубликованные исследователями разных стран последовательности нуклеотидов ДНК различных организмов (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). При публикации научных статей отправка последовательностей в эту базу данных (генбанк) обязательна. Когда ученые получают новые последовательности, они сравнивают их с последовательностями, уже размещенными в базе данных. Большинство публикуемых молекулярно-филогенетических деревьев отчасти основано и на последовательностях, «добытых» из генбанка. К сожалению, генбанк содержит как верные, так и многочисленные ошибочные данные, и необдуманное их использование может привести к печальным результатам.

Морфология и молекулярные данные: реалии и перспективы сосуществования

Колоссальные успехи молекулярной систематики могут создать впечатление того, что вся эволюционная ботаника должна быть основана на молекулярных и только молекулярных данных. Многие университеты сейчас сокращают обучение в традиционных областях ботаники (и зоологии). Нередко приходится видеть, как специалисты в области молекулярных методов очень слабо представляют себе, что за растения они изучают, где и как они растут и как устроены. Это можно понять, учитывая то, насколько широка стала наука. Чтобы работать с молекулярными данными, надо знать так много, что на все остальное может просто не оставаться сил и времени. Однако удивляет нередкое (конечно, далеко не повсеместное!) нежелание прислушаться к мнению специалистов по морфологии. Вот один пример. Я завязал переписку с одним из авторов раскритикованной выше статьи про бобовые (Allan, Porter, 2000) еще до того, как эта работа была опубликована. Он прислал мне предварительный вариант статьи. Я сразу обратил его внимание на неправдоподобность результатов, но это не заставило его задуматься о повторном выделении ДНК.

На самом деле молекулярная систематика просто не может существовать без морфологии.

Начать с того, что технически невозможно построить молекулярно-филогенетическое дерево (пусть даже по одному гену) для, скажем, всех цветковых растений (их примерно 250 тысяч видов) или хоть сколько-нибудь значительной их части. Дело даже не в сложности получения самих молекулярных данных в таком большом количестве, а в технической невозможности их проанализировать все вместе (ни один компьютер не справится с такой задачей). Приходится работать с какой-то выборкой видов. Репрезентативность этой выборки (особенно на первых этапах, когда другие молекулярные исследования отсутствуют) целиком основана на знаниях из области морфологии. Например, когда анализируют филогению цветковых растений в целом, стараются охватить все традиционно выделяемые семейства, а в пределах семейств — взять более примитивные формы. Далее, в самых первых работах о положении целых семейств нередко судили по данным об одном участке ДНК у одного-единственного вида. Какова же прогностическая ценность системы, построенной на основании морфологических знаний, если такого рода суждения затем обычно подтверждались на более обширном материале!

Но это технический аспект работы. Важнее вопрос о том, зачем нам нужны точные знания об эволюционном древе растений. Пожалуй, самое интересное, что с ними можно сделать, — это использовать для анализа эволюции морфологических признаков. Молекулярные данные об эволюции представляют собой ту независимую «точку опоры», отталкиваясь от которой, можно сделать ряд очень интересных морфологических выводов, протестировать гипотезы о направлениях эволюционных преобразований признаков, их таксономической значимости (и обратно, морфологические данные можно и нужно использовать для тестирования данных молекулярных). Ранее об эволюционных связях между группами судили в основном по их морфологическим признакам, а об эволюции признаков — во многом по положению обладающих ими организмов в эволюционной системе. Это было подобие замкнутого круга в рассуждениях. Привлечение независимых от морфологии молекулярных данных о родственных связях позволяет разорвать этот круг. Оно, конечно, не решает всех проблем, но вносит новую, свежую, струю в старые дискуссии, выхода из которых, казалось, не видно. Итак, молекулярные данные интересны только постольку, поскольку они анализируются в контексте морфологии. Это очень сложная, но к какой-то степени вспомогательная «кухня», из которой должен вытекать именно морфологический анализ.

Когда мы доходим до этого места, выясняется, что наши знания о морфологии крайне фрагментарны. О многих особенностях целых семейств судят, экстраполируя данные по отдельным хорошо изученным видам. Когда молекулярные данные заставляют пересмотреть объем групп и выделить новые, зачастую оказывается, что для многих важных групп известны лишь самые общие морфологические сведения. Детали ждут своих открывателей. При этом многие морфологические признаки выясняются лишь при кропотливой исследовательской работе. Сейчас уже совершенно ясно, что эта работа — более сложная, чем получение данных о последовательностях нуклеотидов в ДНК. Например, если найдено совершенно непонятное растение (скажем, из тропиков и без цветков), его проще всего определить до семейства или до рода путем выделения какого-нибудь хорошо исследованного участка ДНК (того же nrITS) с последующим компьютерным сравнением с последовательностями из генбанка. Это требует меньше времени и меньшей квалификации исследователя (а значит — дешевле), чем пользоваться морфологическими признаками. Молекулярные данные накапливаются лавинообразно, и изучение морфологии не поспевает за ними. Но это, конечно, болезнь роста, и ученые уже осознали ошибочность невнимания к морфологии.

Пожалуй, самый щекотливый вопрос: насколько все-таки можно доверять данным молекулярной систематики (см. об этом подробнее: Антонов, 2000)? Тут есть несколько аспектов. Предположим, мы пытаемся построить филогенетическое дерево какого-то семейства (рода, класса) по данным о последовательностях двух (тех, пяти, семи) генов. Путем сложной компьютерной обработки данных получаем это самое дерево (на самом деле — обычно получаем множество деревьев, из которых затем конструируем так называемое дерево согласия). Каждая ветвь этого дерева — эволюционная гипотеза, т.е. гипотеза о том, что все растения, входящие в состав этой ветви, возникли от общего предка. Очень важно то, что разные ветви одного и того же дерева — это в разной степени правдоподобные гипотезы. Одним из них надо доверять в большей степени, чем другим, в том числе и при обсуждении эволюции морфологических признаков. Предложено большое число способов определения степени правдоподобности гипотез. Они позволяют получить определенные цифры (в пределах от 0 до 1 или от 0 до 100%), которые можно обозначить как индексы поддержки ветвей в дереве. Чем больше поддержка, тем больше наша уверенность в том, что

данная ветвь действительно отражает то, что имело место в ходе эволюции⁴. Замечательное свойство индексов поддержки в том, что их использование позволяет отличать «зерна от плевел». В частности, сравнивая два дерева, построенных для одного и того же набора видов по данным о последовательностях разных участков ДНК, мы очень часто видим, что ветви с высокой поддержкой на двух деревьях одни и те же, а ветви с низкой поддержкой на одном дереве не присутствуют на другом. Ветви с низкой поддержкой — это на самом деле те вопросы, ответов на которые исследование не дало. Очень важно, что есть такие вопросы, и их немало. Что делать для решения этих вопросов? Первое, что приходит на ум, — это увеличение объема данных. Может быть, ветви получаются с низкой поддержкой оттого, что просто не хватает данных.

В большинстве работ до сих пор исследователи оперируют небольшим числом генов (или других участков ДНК), т.е. ничтожно малой частью генома растения. Есть исследователи, которые считают, что по этой причине доверять современным молекулярно-филогенетическим данным вообще всерьез не стоит. Лучше попытаться приблизиться к сравнению полных геномов. Определить полный геном для какого-либо организма — очень трудоемкая задача. Лишь относительно недавно усилиями очень многих исследователей из разных стран выполнен проект «Геном человека». Применительно к растениям более простая задача — определения полных хлоропластных геномов. Они уже известны для десятков растений. Одна из первых работ в этой области была посвящена вопросу об эволюции цветковых растений. Были проанализированы полные хлоропластные геномы 10 цветковых растений в сопоставлении с полными геномами одного мохообразного растения, одного папоротника и одного голосеменного (Goremykin *et al.*, 2003). Вместо использовавшихся ранее обычно 1–3–5 генов, это исследование оперировало данными о 61 гене! Результат не совпал с тем, что получалось ранее при анализе трех генов (Soltis *et al.*, 2000). По трем генам (как и по морфологии!) выходило, что однодольные растения произошли от примитивных двудольных, т.е. двудольные не монофилетичны в кладистическом смысле. По 61 гену получилось, что однодольные и

⁴ Ни один из этих индексов на самом деле не является настоящей статистической оценкой справедливости наших гипотез (хотя при использовании метода максимального правдоподобия в основе лежит статистическая «кухня»). Будет большой ошибкой думать, что поддержка в 100% есть указание на то, что гипотеза «несомненно верна».

двудольные — сестринские группы, каждая из которых монофилетична. В.В. Горемыкин с соавторами указал, что старые представления неверны и что лишь анализ больших объемов данных (в идеале — полных геномов) даст возможность построить правдоподобное филогенетическое древо. После выхода упомянутой статьи его оппоненты проделали такой опыт (Degtjareva *et al.*, 2004; Soltis, Soltis, 2004). Взяли те же самые три гена, что брал ранее Д. Солтис с соавторами (Soltis *et al.*, 2000), и те же самые 13 видов, что брал ранее В.В. Горемыкин с соавторами. По 3 генам получилось то же самое древо, что и по 61 гену. Почему же раньше по 3 генам получался другой результат? Потому что было проанализировано не 13, а около 500 видов. Этот пример показывает, что для получения разумного филогенетического древа важно не только добыть большое количество признаков (т.е. определить нуклеотидные последовательности многих генов), но и изучить репрезентативную выборку видов. Выборка в работе В.В. Горемыкина с соавторами была не только маленькой, но и нерепрезентативной. Однодольные растения были представлены в ней только тремя злаками (кукуруза, пшеница, рис). Эти виды были изучены раньше других потому, что они важнее для человека. Злаки — одни из самых эволюционно продвинутых и специализированных представителей однодольных растений. С морфологической точки зрения, по злакам невозможно составить представление об однодольных вообще. Если бы в распоряжении морфологов были из однодольных только злаки, они бы тоже, вероятно, пришли к выводу, что однодольные не могли произойти от примитивных двудольных. По мере того как были изучены полные хлоропластные геномы других однодольных, стало ясно, что данные по полным хлоропластным геномам на самом деле не опровергают теорию о происхождении однодольных от примитивных двудольных (например, Chang *et al.*, 2006).

Этот и много других не приведенных здесь примеров показывают, что никакое увеличение числа анализируемых участков ДНК (вплоть до полного генома!) не компенсирует проблем, возникающих при нерепрезентативности выборки исследуемых видов. Но как быть, когда выборка не является репрезентативной потому, что часть ключевых групп исчезла с лица Земли? Их ДНК изучить не удастся. К примеру, в группу семенных растений включают голосеменные и покрытосеменные (цветковые). Голосеменные возникли в девоне, а достоверные остатки покрытосеменных известны в ископаемом состоянии только начиная с мелового периода. Они, судя по всему, возникли от каких-то голо-

семенных. Современные голосеменные — лишь небольшая часть бывшего разнообразия этой группы. Например, С.В. Мейен (Мейен, 1992) выделял 17 порядков голосеменных, из которых лишь 6 представлены в современной флоре. Большинство современных исследователей на основании молекулярных данных делает вывод о том, что современные голосеменные — это монофилетическая группа, сестринская по отношению к покрытосеменным. Однако едва ли следует брать этот вывод на вооружение (например, *Bateman et al.*, 2006; Соколов, Тимонин, в печати). Он вполне может быть обусловлен неустраняемыми эффектами типа тех, которые возникали в работе В.В. Горемыкина с соавторами.

Как же отличить «настоящие», «правильные», молекулярно-филогенетические деревья от «неправильных»? Непонятно. Можно только сказать, что использование индексов поддержки не решает проблему. Так, в работе с полными хлоропластными геномами 13-и видов большинство ветвей имели очень высокую поддержку. Ясно, что ключ к разгадкам многих тайн лежит в области палеоботаники, хотя и не всегда ясно, как этим ключом пользоваться.

Революционные находки палеоботаников

Приведу только два примера того, каких впечатляющих успехов добиваются палеоботаники.

1. Древнейшие цветковые растения. Цветковые растения — самая многочисленная группа высших растений, но и самая молодая. Широкое распространение покрытосеменных в середине мелового периода привело к коренной перестройке практически всех наземных сообществ и придало суше современный облик. Лет 50 назад о тех цветковых растениях, которые существовали до широкой экспансии этой группы, было известно очень мало. Представление о древнейших, нижнемеловых, цветковых приходилось составлять в основном по не связанным с другими остатками (дисперсным) пыльцевым зернам. Ситуация начала меняться в 1970-е и особенно 1980-е гг. (Красилов, 1989), а в 1990-е и 2000-е гг. материал начал накапливаться очень быстро. Теперь описано много цветков нижнемеловых покрытосеменных, причем найдены они в сильно удаленных друг от друга регионах (на востоке Северной Америки, в Португалии, Бразилии, Забайкалье, на северо-востоке Китая, в Австралии). Покрытосеменные этих ископаемых флор достаточно разнообразны. Только во флорах Португалии обнаружено 140–150 разных видов, многие из которых уже выявлены, но еще

не описаны учеными (*Friis et al.*, 2000). Что нового это дало науке? Неожиданным оказалось то, что большинство открытых древнейших цветков имели очень мелкие размеры, измеряемые миллиметрами. Этот так не похож на широко разрекламированный в качестве прототипа цветка вообще цветок магнолии. Еще более впечатляет вывод о том, что среди древнейших цветковых преобладали травы. По крайней мере ни одного бесспорно древесного представителя покрытосеменных найти не удалось. Среди них были как водные, так и наземные растения. Для одних цветков можно предположить опыление насекомыми, для других — ветром. Подавляющее большинство известных нам древнейших цветковых можно отнести к примитивным двудольным.

Лишь небольшую часть остатков удается связать с семействами, представленными в современной флоре. Больше всего данных о древнейших ископаемых представителях семейства *Chloranthaceae*. В частности, в Португалии найдены цветки, очень похожие на цветки

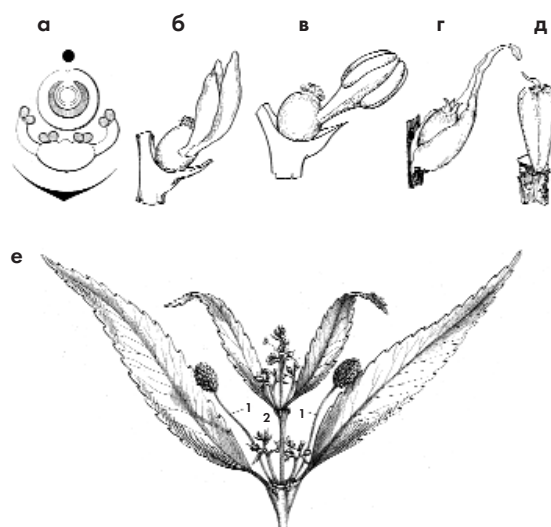


Рисунок 12. Современные представители семейства *Chloranthaceae* (по Engler's *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 1964 и Engler u. Prantl, *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*, Teil 3, 1894).

(а) — диаграмма цветка *Chloranthus inconspicuus* с одним пестиком и трехлопастной тычинкой; (б) — внешний вид расположенного в пазухе прицветника цветка *Chloranthus henryi*, имеющего один пестик с отходящей от средней части завязи трехлопастной тычинкой; (в) — внешний вид расположенного в пазухе прицветника цветка *Sarcandra glabra*, имеющего один пестик с отходящей от средней части завязи цельной тычинкой; (г) — внешний вид расположенного в пазухе прицветника женского цветка *Hedyosmum orientale*, имеющего один пестик с тремя расположенными на верхушке завязи чешуйками околоцветника (рыльце не показано); (д) — мужской цветок *Hedyosmum orientale*, не имеющий ни околоцветника, ни прицветника; (е) — общий вид верхней части растения *Hedyosmum nutans* (1 — мужские соцветия, 2 — женские).



Рисунок 13. *Chloranthus serratus* в Японии.

современных видов *Hedyosmum*, и изолированные тычинки с пыльцевыми зернами, очень похожими на таковые современного рода *Ascarina*. В более молодых отложениях Швеции и США найдены цветки и тычинки, похожие на таковые *Chloranthus*. Цветки современных видов *Chloranthus* и *Hedyosmum* сильно различаются (у *Hedyosmum* — однополые, женские — с околоцветником, мужские — из 1 нормальной тычинки; у *Chloranthus* — обоеполые, без околоцветника, тычинка трехлопастная, рисунки 12 и 13). Ископаемых переходных форм между этими родами не найдено. Данные палеоботаники пока не позволяют установить исходный для семейства *Chloranthaceae* тип строения цветка.

В нижнемеловых отложениях Португалии найдены и остатки цветка растения, близкого к современным кувшинковым (Friis *et al.*, 2001). Цветок реконструирован как мелкий (менее 1 см длиной), с 6 листочками простого околоцветника, с 24 тычинками с узкими нитями в двух кругах и 12 плодolistиками, противоположными внутренним тычинкам. Гинецей синкарпный, завязь полунижняя, в каждом гнезде — несколько семян. Как и у современных кувшинок, на верхушке гинецея есть выrost, образованный осью цветка. Не доказано, что растение, имевшее такие цветки, было водным.

Примером вымершего семейства покрытосеменных служит *Archaeofractaceae*, включающее род *Archaeofructus* (Sun *et al.*, 2002). Эти растения были описаны недавно в Китае и вызвали сенсацию во многом потому, что отложения, в которых их обнаружили, считали относящимися к юрскому периоду (напомню, что цветковые достоверно известны только из следующего, мелового, периода). Позже было показано, что возраст архефруктуса примерно такой же, как у описанных выше ископаемых из Португалии. Виды *Archaeofructus* были однолетними водными травами с очередными, многократно перисторассеченными на узкие сегменты листьями с открытым жилкованием. По общему облику

листья похожи на листья некоторых папоротников. Листья не имели устьиц и были, вероятно, погружены в воду. Репродуктивные органы завершали главный и боковые побеги. Они были представлены удлинёнными осями (несколько сантиметров длиной), на которых в нижней части по спирали располагались группы из 2 или нескольких тычинок, а в верхней — пестики, прикрепленные обычно парами. Тычинки с довольно тонкими нитями и ясно ограниченными пыльниками, после цветения опадающие. Пестики на коротких ножках, удлинённые, довольно крупные, с несколькими семяпочками. Каких-либо кроющих чешуй или листочков околоцветника не обнаружено. Предполагали, что фруктификации *Archaeofructus* имеют «предцветковое» строение, а находка этого растения позволяет судить об исходной для покрытосеменной структуре репродуктивных органов. Не исключено, однако, что *Archaeofructus*, как и многие современные водные растения, имел вторично упрощенные цветки (Friis *et al.*, 2003). Его репродуктивные структуры можно описывать как лишенные кроющих листьев колосья с мужскими и женскими цветками без околоцветника. В любом случае, находка этих растений (как и многих других, обнаруженных в последнее время в разных уголках Земли) позволяет по-новому посмотреть на старую проблему происхождения цветковых растений.

К сожалению, и сейчас приходится признать, что самые ранние находки покрытосеменных — это дисперсные пыльцевые зерна. Новые находки позволили радикально приблизиться к познанию образа предков покрытосеменных, но самые древние представители этой группы все еще скрыты в неизвестности.

2. Древнейшие высшие растения. Как известно, самые древние несомненные находки ископаемых высших растений относятся к силурийскому периоду, а уже к концу следующего за ним периода — девона — разнообразие высших растений было очень велико. Происхождение высших растений вызывает большой интерес у ученых, т.к. считается, что эта группа формировалась в связи с освоением новой — наземной — среды обитания. Вопрос о происхождении наземных растений тесно связан с вопросом о становлении наземных экосистем, т.к. существование сухопутных или почвенных животных и грибов кажется проблематичным при отсутствии организмов-продуцентов, растений. Сейчас уже достаточно ясно, что наземные экосистемы существовали и до появления высших растений, но биоценологическую роль становления высших растений трудно переоценить (см.

об этом, например, Еськов, 2000⁵). Лучше всего древнейшие высшие растения изучены на материалах, собранных в окрестностях деревушки Райни (Rhynie) в Шотландии. Именно там почти 100 лет назад были найдены ископаемые остатки риний (правильнее было бы их называть райниями) и других древних высших растений, описания которых в классических работах Кидстона и Лэнга положили начало новой эре в изучении эволюции высших растений. Сохранность растительного материала в Райни исключительная. Ринии и подобные им растения обитали вблизи систем термальных источников, вода в которых была богата растворимыми соединениями кремния. По мере охлаждения воды из нее выпадали аморфные соединения кремния, окружавшие и пропитывавшие растительные остатки. Это и определило удивительную сохранность материала (удается наблюдать даже жгутики сперматозоидов, а также всю последовательность клеточных делений в процессе прорастания споры⁶). Казалось бы, что нового еще можно открыть в Райни, особенно после исчерпывающих работ Кидстона и Лэнга, иллюстрации которых и реконструкции ринии попали во все учебники? Оказывается, достаточно полные представления о риниях удалось получить только в последнее время.

Как известно, высшие растения делят на сосудистые и мохообразные. У первых в жизненном цикле преобладает спорофит (диплоидное поколение, несущее спорангии), у вторых — гаметофит (гаплоидное поколение, несущее гаметангии — антеридии и архегонии). У сосудистых растений есть настоящие проводящие элементы ксилемы — трахеиды или, у более продвинутых форм, сосуды. У некоторых мохообразных (например, у мха кукушкин лен) также есть специализированные водопроводящие элементы, гидроиды, также состоящие из мертвых клеток. Трахеиды и сосуды отличаются от гидроидов (1) наличием в клеточной стенке особого вещества — лигнина, вызывающего ее одревеснение, и (2) неравномерностью отложения вторичной клеточной стенки, которая откладывается у более примитивных форм в виде колец или спирали. Все хорошо изученные древнейшие высшие растения относятся к числу сосудистых растений. Они имеют вильчато разветвленные,

более-менее радиально-симметричные оси (теломы), на которых находятся спорангии. Гаметофиты оставались практически не описанными вплоть до 1980-х гг. Вместе с тем вопрос о том, как выглядело чередование поколений у предков высших растений, имеет первостепенное значение. Были высказаны две основные гипотезы.

Согласно первой гипотезе, древнейшие высшие растения относились к числу мохообразных. Они имели хорошо развитый гаметофит и расположенный на нем неразветвленный спорофит с единственным спорангием. Эта точка зрения согласуется с тем, что наиболее близкие к высшим растениям современные водоросли (харовые и колеохетовые) также имеют хорошо развитый гаметофит. После оплодотворения и формирования диплоидной зиготы обычно сразу (или после немногих митозов) происходит мейоз и возникают споры. Логично предположить, что хорошо развитый спорофит — это приобретение высших растений, и в ходе их эволюции он приобретал все большее развитие, став при переходе к сосудистым растениям ветвистым и получив возможность самостоятельного существования. Молекулярно-филогенетические данные говорят о происхождении сосудистых растений от мохообразных (Samigullin *et al.*, 2002; Shaw, Renzaglia, 2004). Наличие ксилемы с трахеидами было шагом вперед по сравнению с тем, что наблюдается у мохообразных. Очень важно, что у всех современных мохообразных спорофит не только занимает подчиненное положение в жизненном цикле, но и устроен иначе, чем гаметофит. Гаметофит современных мохообразных никогда не имеет теломной структуры: он либо представлен олиственным побегом, либо пластинчатым, обычно распростертым по субстрату слоевищем. Достоверные находки мохообразных не известны из таких древних отложений, как древнейшие находки сосудистых растений (риниофитов), но мохообразные вообще очень плохо сохраняются в ископаемом состоянии, а некоторые из дисперсных силурийских спор очень похожи на споры мохообразных.

Вторая гипотеза о происхождении высших растений предполагает, что предки высших растений имели изоморфный жизненный цикл и спорофит был похож на гаметофит. Кажется, эта гипотеза не выдерживает конкуренции с предыдущей. Однако оказалось, что гаметофиты риний и их родственников были в целом похожи на спорофиты соответствующих видов (Taylor *et al.*, 2005). Гаметофиты были более мелкие, чем спорофиты, как и положено гаметофитам сосудистых растений, но по своей структуре вполне напоминавшие последние. В случае находок изо-

⁵ Необходимо только отметить, что К.Ю. Еськов неверно сообщает, что девонские риниофиты не имели устьиц.

⁶ В Интернете есть много иллюстрированных фотографий сайты, посвященные ископаемому из Райни, например <http://www.abdn.ac.uk/rhynie/intro.htm> и <http://www.uni-muenster.de/GeoPalaeontologie/Palaeo/Palbot/erhynie.html>

лированных веточек гаметофиты и спорофиты трудно различить. Гаметофиты риниевых имели теломное строение. Их веточки были более-менее радиально-симметричными, имели такие же нормальные устья, как и спорофиты, и тот же тип проводящей системы.

Кидстон и Лэнг описали два вида рода риния. Детальное их изучение показало, что эти растения относятся к разным родам, причем только для одного из них характерны трахеиды с кольчатыми или спиральными утолщениями, а для второго — водопроводящие элементы, похожие на гидроиды мхов.

Пожалуй, самые захватывающие наблюдения сделаны в области биологии растений, живших около 400 млн лет на месте современной деревушки Райни. Детально описаны разнообразные грибы, их взаимодействие друг с другом и с высшими растениями. Показано, что какие-то (пока не установленные!) организмы прогрызали отверстия в спорангиях риниевых и, по-видимому, поедали споры. Сенсационной можно считать новейшую реконструкцию давно известного нижнедевонского ископаемого *Prototaxites* (Hueber, 2001). Название *Prototaxites* можно перевести как «прото-тисс». Открыл эти остатки еще в XIX веке тот же исследователь (J.W. Dawson), который описал псилофит. Он сравнил *Prototaxites* со стволом тисса. Как и на стволах деревьев, на этих остатках есть кольца, которые были интерпретированы как годичные. Более детальные исследования показали, что анатомическая структура *Prototaxites* не имеет ничего общего со строением ствола дерева. *Prototaxites* состоит из многочисленных трубочек различного диаметра. Ясно, что он не был высшим растением. Была высказана точка зрения, что это была водоросль наподобие бурой, однако есть все основания считать, что организм был сухопутным. Так вот, согласно новейшим представлениям, *Prototaxites* следует рассматривать как лишайник или, скорее, плодовое тело гигантского гриба. Это были колонновидные образования до 8 м высотой при толщине у основания до 1 м... Для сравнения, обитавшие в тех же местообитаниях в то же время риниофиты не превышали обычно 30 см в высоту при диаметре осей, измеряемом миллиметрами (впечатляющую цветную реконструкцию ландшафта с риниофитами и *Prototaxites* можно найти на <http://www.xs4all.nl/~steurh/engprot/eprototx.html>). Если эти построения верны, то как мало мы знаем о биологии тех экосистем, где обитали первые высшие растения! Если же эти построения ошибочны, то что же такое тогда *Prototaxites*? Надо сказать, что помимо *Prototaxites* известно еще немало загадочных силурийских и девонских ископаемых, явно не относящихся непосред-

венно к высшим растениям. Некоторые из них имеют сложное строение. Их изучение несомненно прольет свет на вопрос о происхождении высших растений.

Мне не кажется уместным подводить какие-либо итоги или делать какие-то общие выводы из приведенных разрозненных примеров. Ясно одно: замечательные новые открытия рождают очень много новых вопросов, и ответить на них — наша увлекательная задача.

Литература

- Антонов А.С.** 2000. Основы геносистематики высших растений. — М.: Наука/Интерпериодика. 136 с.
- Еськов К.Ю.** 2000. История Земли и жизни на ней. М., 352 с.
- Красилов В.А.** 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. — М.: Наука, 263 с.
- Мейен С.В.** 1992. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. — М.: Наука, 174 с.
- Павлинов И.Я.** 1989. Методы кладистики. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 118 с.
- Павлинов И.Я.** 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 158 с.
- Соколов Д.Д., Тимонин А.К.** Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // Журн. общ. биол. (в печати).
- Тахтаджян А.Л.** 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 611 с.
- Тахтаджян А.Л.** 1987. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 439 с.
- Шипунов А.Б.** 2003. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов // Журн. общ. биол., 64 (6): 499–507.
- Allan G.J., Porter J.M.** 2000. Tribal delimitation and phylogenetic relationships of Loteae and Coronilleae (Faboideae: Fabaceae) with special reference to Lotus: evidence from nuclear ribosomal ITS sequences // Amer. Journ. Bot., 87 (12): 1871–1881.
- Ambrose B.A., Espinosa-Matias S., Vazquez-Santana S., Vergara-Silva F., Martinez E., Marquez-Guzman J., Alvarez-Buylla E.R.** 2006. Comparative developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual reproductive axes of *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae) // Amer. J. Bot., 93: 15–35.
- APG II.** 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. J. Linn. Soc., 141: 399–436.
- Bateman R.M., Hilton J., Rudall P.J.** 2006. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: contrasting the «top-down» and «bottom-up» approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers // J. Exp. Bot., 57: 3471–3503.
- Beer S.S., Demina O.N.** 2005. A new species of *Salicornia* (Chenopodiaceae) from European Russia // Willdenowia, 35: 253–257.

- Chang C.-C., Lin H.-C., Lin I.-P., Chow T.-Y., Chen H.-H., Chen W.-H., et al.** 2006. The chloroplast genome of *Phalaenopsis aphrodite* (Orchidaceae): comparative analysis of evolutionary rate with that of grasses and its phylogenetic implications // *Mol. Biol. Evol.*, 23 (2): 279–291.
- Chase M.W., Soltis D.E. et al.** 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequence from the plastid gene *rbcl* // *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 80 (3): 528–580.
- Cronquist A.** 1988. The evolution and classification of flowering plants. Ed. 2. New York, 555 p.
- Degtjareva G.V., Valiejo-Roman C.M., Kramina T.E., Mironov E.M., Samigullin T.H., Sokoloff D.D.** 2003. Taxonomic and phylogenetic relationships between Old World and New World members of the tribe Loteae (Leguminosae): new insights from molecular and morphological data, with special emphasis on *Ornithopus* // *Wulfenia*, 10: 15–50.
- Degtjareva G., Valiejo-Roman C., Samigullin T., Sokoloff D.** 2006. On generic rank and phylogenetic relationships of *Dorycnopsis* Boiss. (Leguminosae, Loteae) // *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 63 (1): 41–50.
- Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Sokoloff D.D., Valiejo-Roman C.M.** 2004. Gene sampling versus taxon sampling: is *Amborella* (Amborellaceae) a sister group to all other extant Angiosperms? // *Ботан. журн.*, 89 (6): 896–907.
- Doyle J.J.** 1995. DNA data and legume phylogeny: a progress report // M. Crisp and J. Doyle (eds.). *Advances in Legume Systematics*. P. 7. Pylogeny. Kew: Royal Botanic Gardens: 11–30.
- Doyle J.J., Doyle J.L., Ballenger J.A., Dickson E.E., Kajita T., Ohashi H.** 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcl* in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation // *Amer. Journ. Bot.*, 84 (4): 541–554.
- Friis E.M., Doyle J.A., Endress P.K., Leng Q.** 2003. *Archaeofructus*: angiosperm precursor or specialized early angiosperm? // *Trends in Plant Sci.*, 8: 369–373.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R.** 2000. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of western Portugal // *Int. J. Plant Sci.* 161 (suppl): S69–S182.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R.** 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous // *Nature*, 410: 357–360.
- Gandolfo M.A., Nixon K.C., Crepet W.L., Stevenson D.W., Friis E.M.** 1998. Oldest known fossil flowers of monocotyledons // *Nature*, 394: 532–533.
- Gandolfo M.A., Nixon K.C., Crepet W.L.** 2002. Triuridaceae fossil flowers from the Upper Cretaceous of New Jersey // *Amer. J. Bot.*, 89: 1940–1957.
- Geuten K., Becker A., Kaufmann K., Caris P., Janssens S., Viaene T., et al.**, 2006. Petaloidy and petal identity MADS-box genes in the balsaminoid genera *Impatiens* and *Marcgravia*. // *The Plant Journal*, 47 (4): 501–518.
- Goremykin Y.V., Hirsch-Ernst K.I., Wolff S., Hellwig F.H.** 2003. Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal Angiosperm // *Mol. Biol. Evol.*, 20 (9): 1499–1505.
- Hueber F.M.** 2001. Rotted wood-alga-fungus: the history and life of *Prototaxites* Dawson 1859 // *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 116: 123–158.
- Martinez E., Ramos C.H.** 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): una nueva familia de Mexico // *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76 (1): 128–135.
- Miller J.S.** 2002. A revision of *Ehretia* (Boraginaceae) for Madagascar and the Comoro Islands *Adansonia*, ser. 3, 24 (2): 137–157.
- Rodman J.E., Karol K.G., Price R.A., Sytsma K.J.** 1996. Molecules, morphology, and Dahlgren's expanded order Capparales // *Syst. Bot.*, 21 (3): 289–307.
- Rudall P.J.** 2003. Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family Triuridaceae // *Int. J. Plant Sci.*, 164: S307–S320.
- Rudall P.J., Bateman R.M.** 2006. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypotheses of floral evolution // *Syst. Bot.*, 31: 223–238.
- Samigullin T.H., Yacentyuk S.P., Degtjareva G.V., Valiejo-Roman C.M., Bobrova V.K., Capesius I., et al.**, 2002. Paraphyly of bryophytes and close relationship of hornworts and vascular plants inferred from analysis of chloroplast rDNA ITS (cpITS) spacer sequences // *Arctoa*, 11: 31–43.
- Savolainen V., Fay M.F., Albach D.C., Backlund A., van der Bank M., Cameron K.M., et al.**, 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcl* gene sequences // *Kew Bull.*, 55: 257–309.
- Shaw J., Renzaglia K.** 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes // *Amer. J. Bot.*, 91 (10): 1557–1581.
- Sokoloff D.D., Degtjareva G.V., Endress P.K., Remizowa M.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M.** Inflorescence and early flower development in Loteae (Leguminosae) in a phylogenetic and taxonomic context // *Int. J. Plant Sci.* (submitted).
- Soltis D.E., Soltis P.S.** 2004. *Amborella* not a «Basal Angiosperm»? Not so fast // *Amer. J. Bot.*, 91: 997–1001.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., et al.** 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18s rDNA, *rbcl*, and *atpB* sequences // *Bot. Journ. Linn. Soc. (London)*, 133: 381–461.
- Sun G., Ji Q., Dilcher D.L., Zheng S., Nixon K.C., Wang X.** 2002. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family // *Science*, 296: 899–904.
- Sun B.-Y., Moon H.K., Kim C.H., Park C.W.** 2001. *Mankyua* (Ophioglossaceae): a new fern genus from Cheju Island, Korea // *Taxon*, 50 (4): 1019–1024.
- Taylor T.N. Kerp H., Hass H.** 2005. Life history biology of early land plants: deciphering the gametophyte phase // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 102 (16): 5892–5897.
- Vergara-Silva F., Espinosa-Matias S., Ambrose B.A., Vazquez-Santana S., Martinez-Mena A., Marquez-Guzman J., et al.**, 2003. Inside-out flowers characteristic of *Lacandonia schismatica* evolved at least before its divergence from a closely related taxon, *Triuris brevistylis* // *Int. J. Plant Sci.*, 164: 345–357.