

ОБЗОРЫ

ПЕРИСТОМ МХОВ: ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ
И ПРОБЛЕМЫ ТЕРМИНОЛОГИИ© 2019 г. М. С. Игнатов^{1,2,*}¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские Горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

*e-mail: misha_ignatov@list.ru

Поступила в редакцию 18.04.2019 г.

После доработки 14.05.2019 г.

Принята к публикации 16.05.2019 г.

Рассмотрена история становления представлений о строении перистома, особенно-стях его развития и современное состояние этого вопроса. Терминология, введенная для описания строения перистома и связанная с функциональными особенностями отдельных слоев клеток, нуждается в уточнении, поскольку выявляющиеся исключения показывают большее разнообразие вариантов строения, чем было выявлено ранее. Фундаментальная закономерность формирования элементов перистома из периклиналильных клеточных стенок трех соседних слоев клеток в целом остается неизменной, и названия слоев не требуют переименования, хотя их определение, данное изначально, требует корректировки. Особо обсуждается перистом *Vuxbaumia*, который не следует считать переходным между нематодонтным и артродонтным, как это обычно представляется в современной литературе.

Ключевые слова: спорофит, эволюция, артродонтный перистом, *Encalypta*, *Vuxbaumia*, Dicranidae, Funariidae, Bryidae

DOI: 10.1134/S0006813619060085

В отличие от животных, растения ведут прикрепленный образ жизни, поэтому, решение проблем, связанных с расселением, имеет для них особое значение. Семенные растения широко задействуют перенос диаспор с помощью животных, тогда как для споровых растений это второстепенный метод распространения. Возможно, зоохория у них пока остается сильно недооцененной; в частности, работы последних лет все чаще представляют сенсационные данные о переносе мхов и птиц на тысячи километров, и млекопитающими (Lewis et al., 2014; Chmielewski, Eppley, 2019). Но все же основным способом распространения спор мхов можно считать анемохорию; при этом их высвобождение из коробочек осуществляется дозированно, в благоприятных условиях, что регулируется гигроскопическими движениями перистома — специального органа, свойственного только мхам, состоящего из зубцов, расположенных по краю устья коробочки и большей частью прикрывающих его после сбрасывания крышечки.

Утверждение об исключительно важной роли перистома в расселении мхов основано на общих соображениях здравого смысла, как и заключение о том, что цветок покрытосеменных имеет основным предназначением привлечение насекомых. При всех исключениях вряд ли кто-то возьмется с этим спорить. Говоря о столь же важной роли

перистома для рассеивания спор мхов, мы основываемся как на огромном разнообразии его строения, так и на параллелизмах в его преобразовании в разных эволюционных линиях при попадании видов в другие условия существования. Особенно хорошо известны параллелизмы при переходе к эпифитизму (Huttunen et al., 2004, 2012). И, конечно же, перистом для систематики мхов имеет не меньшее значение, чем цветок для систематики покрытосеменных. Как классификация покрытосеменных основывается преимущественно на признаках цветка со времен Линнея, так и система мхов в работе Й. Гедвига (Hedwig, 1801), с которой берет начало официальная номенклатура мхов, подразделяла мхи на не имеющие перистома, с простым перистомом и с двойным перистомом. Таким образом, центральное положение перистома в науке о разнообразии мхов – бриологии очевидно.

Работ, представляющих детальное изучение перистома, было относительно немного, причем они не полностью совпадают в своей терминологии и акцентах, что усложняет задачу данного обзора: с одной стороны, требуется описать строение перистома, с другой – показать эволюцию представлений о его строении и изменение смысла отдельных терминов, применяемых для его описания. Сначала мы дадим общее, сравнительно обобщенное представление о строении наиболее распространенного у мхов артродонтного перистома, затем рассмотрим работы, на основе которых сформировалось это представление, далее остановимся на последних работах, их результатах и вопросах необходимости уточнения терминологии, и, наконец, отметим проблемы, которые не могут считаться окончательно решенными и требуют дополнительного изучения. На протяжении всего обзора будет много отступлений, касающихся развития представлений о естественной системе мхов, поскольку именно систематики часто больше писали о перистоме, нежели анатомы: например, в классическом учебнике бриологии 1932 года под редакцией Ф. Вердоорна в главе Х. Диксона о системе мхов (Dixon, 1932) про перистом написано больше, чем в разделе о морфологии и анатомии мхов (Wijk, 1932). Практически все группы, обсуждаемые в данном обзоре, описаны и проиллюстрированы во “Флоре мхов средней части Европейской России”¹ и “Флоре мхов России”^{2,3} (Ignatov, Ignatova, 2003; Ignatov et al., 2017, 2018a).

1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ПЕРИСТОМА

Развитие спорофита мхов изучают на растениях на последовательных стадиях развития, которые, однако, в известной степени можно наблюдать в пределах одного ювенильного спорофита на серии срезов. Рисунок 1 показывает три варианта представления стадий развития, позволяющие составить 3D реконструкцию (рис. 1С) по реально наблюдаемым срезам (рис. 1А, В).

Уже после нескольких делений зиготы апикальная клетка спорофита приобретает широко клиновидное основание, задающее правильное расположение клеток в дистальной части спорофита (рис. 1С). На сериях поперечных срезов под апикальной клеткой спорофита можно видеть срез округлой формы, поделенный сначала на две, а затем на 4 равные клетки, выглядящие на поперечном срезе как четверти круга, разделенного крестом (рис. 1 В1, С1–4). Далее по мере развития (чему в определенной мере соответствуют срезы ниже у образцов на более поздних стадиях развития) периклиальные деления приводят к восьмиклеточному на поперечном срезе строению (рис. 1

¹ Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2003. Флора мхов средней части Европейской России. Том 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М., КМК, С. 1–608 (In Russ.).

² Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарек-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Том 2. Oedipodiales – Grimmiales. М., КМК, 560 с. (In Russ. and Engl.).

³ Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Я., Белл Н.Э. 2018а. Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales. – Москва, КМК. 543 с. (In Russ. and Engl.). http://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_2053380

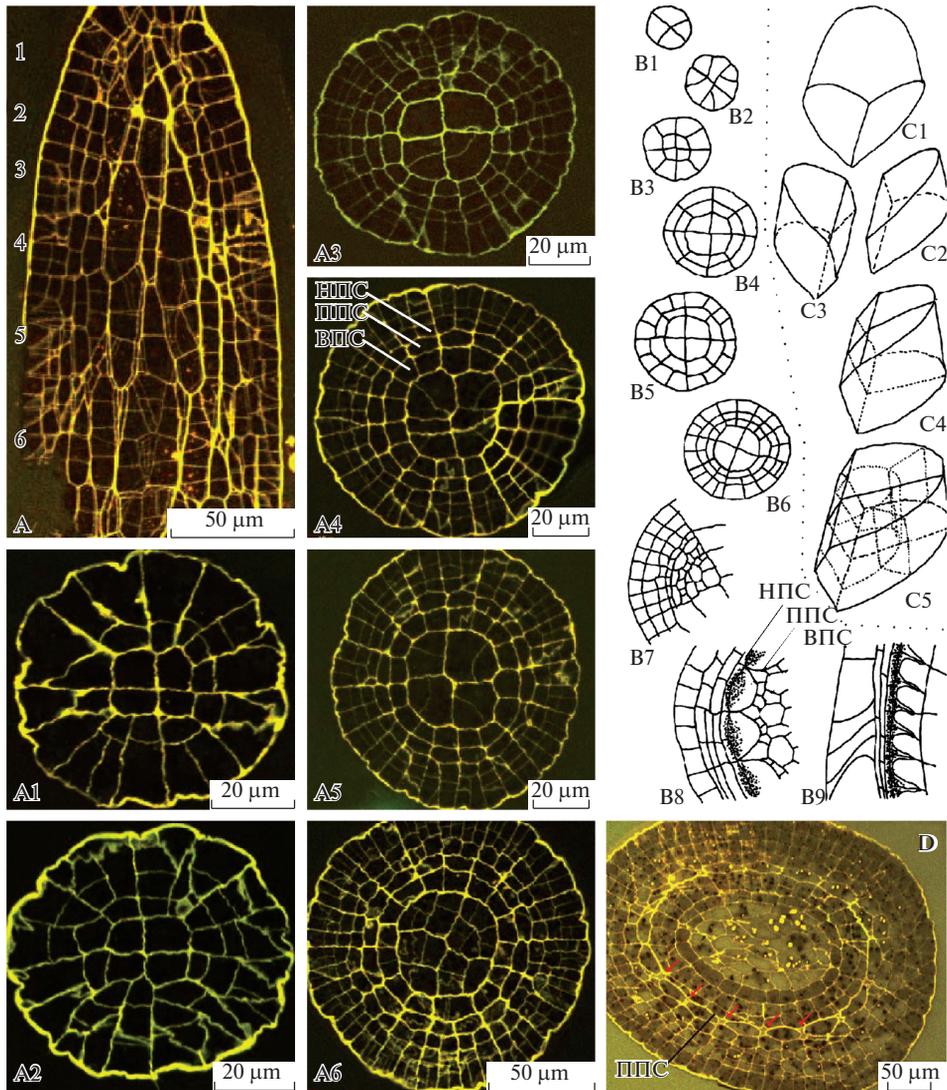


Рис. 1. Последовательные стадии развития спорофита, показанные на фотографиях анатомических срезов *Encalypta longicolla* (A) и *Funaria arctica* (D) (по Ignatov et al., 2018c); рисунках срезов *Arrhenopterum heterostichum* (B) (по Blomquist, Robertson, 1941, схематично); схеме объемной реконструкции развития спорофита *Polytrichum juniperinum* (C) (по Wenderoth, 1941, схематично). А – продольный срез с обозначением уровней, на которых сделаны поперечные срезы А1–А6; В1–В8 – поперечные срезы; В9 – продольный срез; схематичные изображения С1 апикальной и С2–С5 субапикальных клеток, показывающие их форму и порядок делений; D – поперечный срез на стадии разделения зубцов между собой (между клетками первичного перистомного слоя (ППС) появляются перистомные слои (стрелки)). ВПС, НПС – внутренний, наружный перистомные слои соответственно.

Fig. 1. Sequential stages of sporophyte development, shown in micrographs of serial sections of *Encalypta longicolla* (A) and *Funaria arctica* (D) (after Ignatov et al., 2018c); serial sections of *Arrhenopterum heterostichum* (B) (schematically redrawn from Blomquist, Robertson, 1941), and *Polytrichum juniperinum* (C) reconstruction (schematically redrawn from Wenderoth, 1941). А – longitudinal section showing position of sections in А1–А6; В1–В8 – transverse sections; В9 – longitudinal section; schemes of apical (C1), and subapical (C2–C5) cells showing their shape and sequence of further divisions; D – transverse section at early stage of peristome teeth formation: spaces between cells of primary peristomial layer (PPL) arrowed. ВПС, ППС, НПС: inner, primary and outer peristomial layers (IPL, PPL and OPL) respectively.

В3). Четыре центральные клетки этой стадии, называемые эндотецием, дают впоследствии ниже уровня устья коробочки спорогенную ткань и колонку, а из четырех периферических, называемых амфитецием, развиваются: в верхней части коробочки – перистом и крышечка, а ниже устья – наружная стенка спорового мешка, структуры воздушной полости и стенка урночки.

В формировании типичного артродонтного перистома из 16 зубцов (рис. 1 и 2), представленного примерно у 90% видов мхов, принимают участие 3 внутренних, прилегающих к эндотецию, концентрических слоя клеток, называемые: внутренний перистомный слой (ВПС), первичный перистомный слой (ППС) и наружный перистомный слой (НПС). Клетки этих трех слоев, как правило, разрушаются, но не целиком, а с сохранением периклиальных стенок, так что наружная стенка ВПС срастается с внутренней стенкой ППС, а наружная стенка ППС срастается с внутренней стенкой НПС, с образованием двух кругов элементов перистома – эндостома и экзостома (еще раз оговоримся, что речь идет в данном случае о типичном случае развития двойного артродонтного перистома). Схема сохраняющихся и разрушающихся частей клеток этих слоев, представленная на рис. 2, иллюстрирует развертку 1/8 части среза (соответствуя, таким образом, двум из 16 зубцов перистома). Схема позволяет видеть гомологичность зубцов простого перистома *Dicranidae* элементам эндостома (внутреннего круга двойного перистома) других подклассов, хотя зубцы простого перистома *Dicranidae* внешне сходны с зубцами экзостома *Funariidae* и *Bryidae* и совсем не похожи на элементы их эндостома (рис. 3). То, что зубцы в разных группах мхов не всегда гомологичны друг другу, отмечали уже авторы в XIX веке, обратившие внимание на то, что слой, формирующий наружный споровый мешок, продолжается у *Dicranum* в зубец простого перистома, тогда как у *Bryum* и *Funaria* этот же слой продолжается в слой, формирующий тонкий пленчатый эндостом (Lantzius-Beninga, 1850, цит. по Maier, Price, 2014), см. схемы справа на рис. 2. В сущности тот же вывод сделал Г. Филиберт (Philibert, 1884a,b, цит. по Taylor, 1962), отметивший у *Dicranum* и близких видов отсутствие на наружной стороне зубцов срединной линии (рис. 3, *Dicranum*), которая есть у мхов с двойным перистомом (рис. 3, *Bryum*).

Несмотря на сходство в развитии перистомов (рис. 1 и 2), их структурное разнообразие очень велико (рис. 3). Следует также отметить, что число зубцов перистома у большинства мхов одно и то же – 16. Еще одна общая закономерность в строении перистома состоит в том, что у двойных перистомов элементы наружного круга, или зубцы, если они нормально развитые, всегда более мощные, гигроскопические, а элементы внутреннего круга (сегменты и реснички, обычно сидящие на базальной мембране) нежные, прозрачные. Принадлежность основных типов строения перистомов к тем или иным эволюционным линиям показана на рис. 2 и 3. Мы вынуждены в данном случае несколько забежать вперед, используя самые последние данные о филогении мхов, как для простоты изложения, так и потому, что они не раз публиковались в обзорах последних десятилетий (Ignatov, Ignatova, 2003; Ignatov et al., 2017) и, возможно, имеющееся у читателя представление о перистоме базируется именно на них. И, наконец, имея определенное представление о разнообразии объекта, проще оценить все превратности процесса формирования данного представления.

2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СТАНОВЛЕНИЕ СОВРЕМЕННОГО ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ОСНОВНЫХ ТИПАХ СТРОЕНИЯ ПЕРИСТОМОВ

Й. Гедвиг, как уже отмечено выше, положил перистом в основу классификации мхов, причем строение перистома было отражено им в названиях родов: например, *Tetraphis* (с четырьмя зубцами), *Fissidens* (с расщепленными зубцами), и т.д. (Hedwig, 1801). В последующих работах систематиков мхов первой трети XIX века названия родов на основе признаков перистома умножились, причем некоторые из них, в частно-

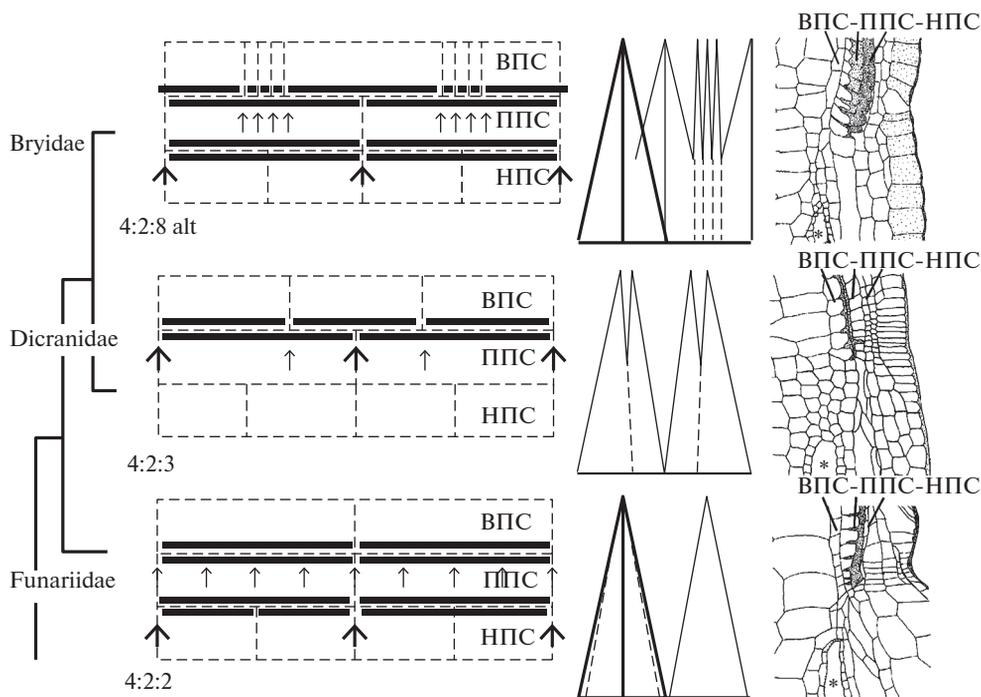


Рис. 2. Схема трех основных типов строения артродонтных перистомов, характерных для трех подклассов класса Bryopsida. ВПС, ППС, НПС – перистомные слои: внутренний, первичный, наружный соответственно. Левый ряд – развертки 1/8 среза развивающегося спорофита, где пунктиром показаны разрушающиеся стенки клеток перистомных слоев, а жирными линиями – сохраняющиеся стенки, образующие зубцы; жирными стрелками – места, где соответствующий круг перистоста расщеплен до основания, тонкими стрелками – расщеплен только вверху. Правее показан вид снаружи: соответствующих зубцов, где элементы экзостоста даны жирными линиями, эндостоста – тонкими линиями, границы клеток ВПС (не видимые снаружи) – пунктиром. Крайний правый ряд: продольные срезы нижних частей зубцов перистоста и верхушки спорового мешка (отмечен звездочкой), иллюстрирующие продолжение ВПС в наружную стенку спорового мешка (схематичная перерисовка части иллюстраций Ланциуса-Бенинга, по Maier, Price, 2014) для родов *Bryum*, *Dicranum* и *Funaria*.

Fig. 2. Scheme of three main types of arthrodontous peristomes of three subclasses of Bryopsida. ВПС, ППС, НПС: inner, primary and outer peristomial layers (IPL, PPL and OPL) respectively. Left-median column shows 1/8 sector of sporophyte transverse sections, where dash-line: cell walls decomposed during maturation; heavy lines: retaining and incrassating cell walls; heavy arrows: places of splits to the base; thin arrows: places of splits only distally. Right-median column shows teeth from outside (heavy lines for exostome, thin for endostome, dash lines for IPL cell borders not seen from outside). Right column of longitudinal sections through bases of adult peristomes of *Funaria*, *Dicranum*, and *Bryum*, shows that the layer forming the outer spore sac continues into inner amphithecial layer and plays different role in peristome formation, thus “teeth” of *Dicranum* and “teeth” of *Bryum* and *Funaria* are not homologues (schematically redrawn from Lantzius-Beninga, 1850, cited from Maier, Price, 2014).

сти, *Anomodon* и *Antitrichia* явно отражают слабые возможности оптики того времени: первое название означает “с аномальным перистомом”, поскольку В.Д. Гукер и Т. Гэйлор ошибочно определили положение сегментов эндостоста как расположенных между зубцами экзостоста, а не во внутреннем круге; во втором случае С. Бридель счел расположение зубцов экзостоста и сегментов эндостоста супротивным, что также не соответствует действительности. Совершенствование оптики и ее доступность при-

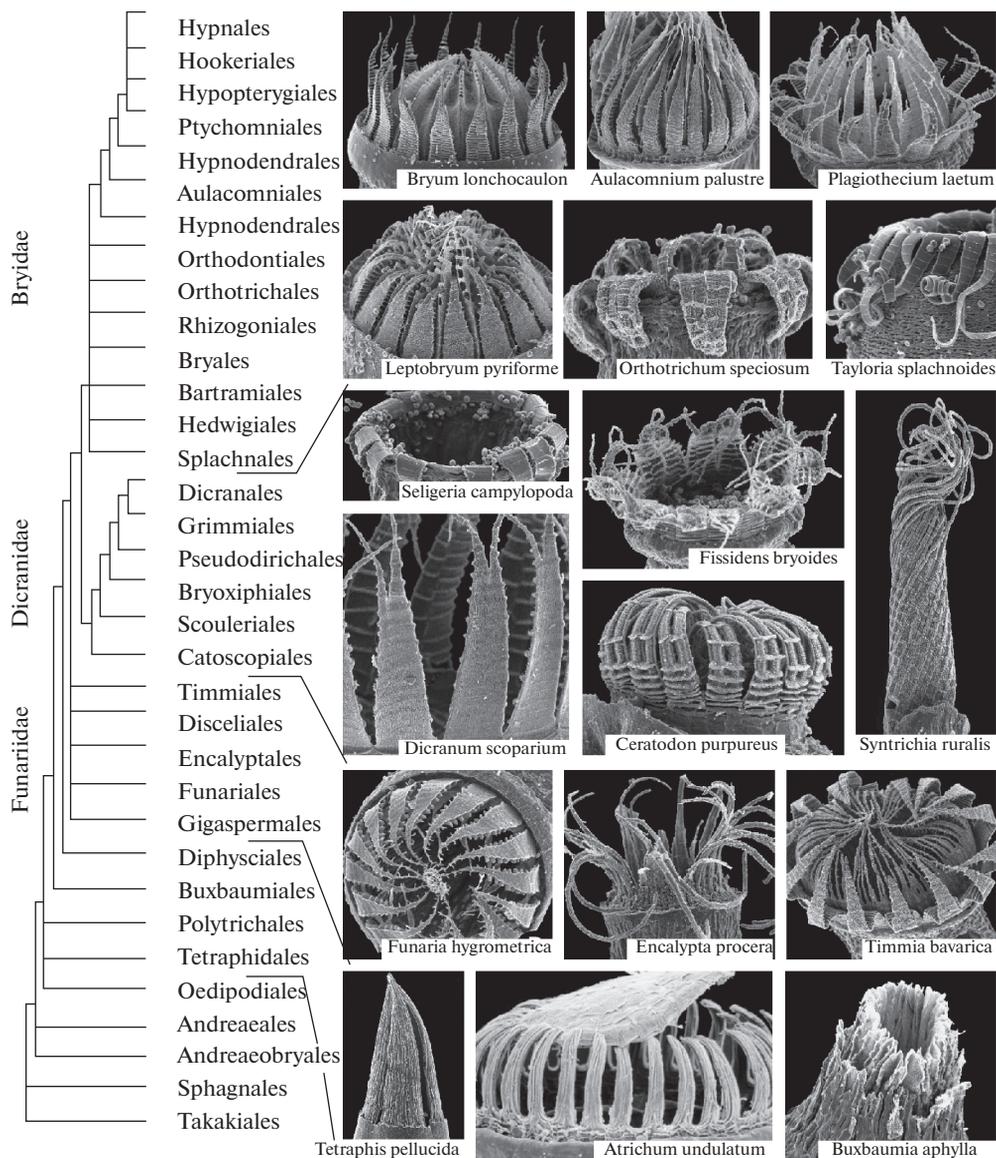


Рис. 3. Филогенетическое древо мхов, показывающее положение порядков в системе и примеры строения перистомов.

Fig. 3. Phylogenetic tree of mosses, showing systematic position of orders and peristome structures.

вели к тому, что середина XIX века стала богатой на замечательные открытия; в первую очередь следует вспомнить работу В. Гофмейстера по чередованию поколений у растений (Hofmeister, 1851). В бриологии же в то время были выявлены все три основных типа строения перистомов (рис. 2), однако осознание важности их структурных особенностей и преобразований, которые были впоследствии учтены при разработке системы мхов, произошло спустя десятилетия; этот процесс, как мы попытаемся показать, не завершён и по сей день.

Надо сказать, что в 1855 году было закончено издание “*Bryologia Europaea*” (Bruch et al., 1836–1855) – фундаментальной сводки, иллюстрированной не одним десятком тысяч изображений деталей строения всех видов мхов, встречающихся в Европе, причем почти для всех были даны рисунки перистома анфас и в профиль, в последнем случае на радиальном срезе через устье коробочки. Клетки устья коробочки хотя и были прорисованы, но мелко, так что большинство этих иллюстраций не позволяет уяснить строение перистома, которое, однако, было изучено более тщательно С. Ланциусом-Бенинга (*Lantzius-Beninga*, 1847, 1850; см. также комментированный перевод *Maier, Price*, 2014). Сделав продольные срезы перистома десятков видов, он нашел два варианта того, во что продолжается наружная стенка спорового мешка: у *Dicranum* – в зубец “наружного перистома”, а у *Hypnum* – в зубец “внутреннего перистома”. Смысл этого наблюдения мы обсудим чуть ниже, при обсуждении работ Филибера.

Другим важным наблюдением стало подразделение типов строения перистомов на артродонтные и нематодонтные, сделанное В. Миттенем (*Mitten*, 1859), в общем-то, походя, при группировке родов мхов во Флоре востока Индии. Миттен отметил, что виды *Polytrichaceae* не имеют поперечных перегородок на зубцах, которые есть у всех прочих мхов, что обуславливает их членистый вид.

Следует отметить, что эти наблюдения относятся к додарвиновской эпохе, времени, когда один из ведущих бриологов мира Карл Мюллер рассматривал строение мхов через призму креационизма, объясняя различия видов и родов мхов через различия в соотношении элементов творения (*Müller*, 1853, цит. по *Frahm*, 2012). Иными словами, когда ботаники располагали роды растений в “естественные” системы, идея о том, что один тип строения может происходить из другого, еще не была сама собой разумеющейся.

Следующей важной работой, выявившей фундаментальную общность ранних стадий развития перистомов у разных групп видов, стала работа Ф. Киниц-Герлоффа (*Kienitz-Gerloff*, 1878), которая и по сей день остается одной из наиболее полных и детально иллюстрированных сводок. В ней показаны первые деления спорифита (начиная со стадии в несколько клеток), стадии развития слоев, дающих и перистом, и спорогенную ткань, которые многократно использовались впоследствии в учебниках и обзорных статьях.

Вскоре после этого объемистый труд о строении перистома был опубликован Г. Филибером в серии 18 небольших статей (прямое отношение к данной теме имеют 14) (*Philibert*, 1884a–1889b). В них рассматривается большинство типов строения перистома мхов и вводятся термины “гаплолепидный перистом” (зубец наружного перистома на дорсальной стороне не разделен срединной линией) и “диплолепидный перистом” (зубец наружного перистома на дорсальной стороне разделен срединной линией). Это важное различие в современной литературе нередко представляется так, что Филиберу мы обязаны пониманием того, что зубцы гаплолепидного перистома гомологичны эндостому, а не экзостому, притом, что первый по своему строению и роли в процессе рассеивания спор гораздо более сходен с экзостомом, чем с эндостомом. На самом же деле Филибер писал, что у дикрановых мхов эндостома (внутреннего перистома) вообще нет, а работы Ланциуса-Бенинга он, возможно, и знал (*Maier, Price*, 2014), но нигде на них не сослался. Работы Филибера написаны по-французски, судя по всему, таким языком, что не всем было под силу их прочесть. Широкое внимание к ним привлек Е.К. Тэйлор (*Taylor*, 1962), который изложил их на английском языке. Во введении к своему “переводу” Тэйлор отмечает, что это не вполне обычный перевод, поскольку текст Филибера изобилует отступлениями самого разного толка, мало относящимися к сути дела, так что объем текста “перевода” получился менее трети объема оригинального текста.

Работы Филибера (последняя из которых вышла в 1896 г.), возможно, и не стали бы столь широко известными, если бы выделенные им типы строения перистомов, в

первую очередь, разделение мхов с артродонтными перистомами на группы гаплOLEПИДНЫХ и дипЛОЛЕПИДНЫХ (оставим пока за скобками третий тип, гетерOLEПИДНЫЕ, представленный у *Encalyptaceae*), не легли в основу классификации мхов М. Флейшера в “*Die Musci der Flora von Buitenzorg*” (Fleischer, 1900–1923). Несмотря на выглядящее очень “узко локальным” название (*Buitenzorg* – старое голландское название города на западе острова Ява в Индонезии), именно во введении к первому из четырех томов этой флоры была приведена система мхов, впоследствии взятая, как обычно считается, В.Ф. Бротерусом для обработки мхов в мировом масштабе в *Pflanzenreich* А.А. Энглера (Brotherus, 1903–1909); во втором издании этой флоры (Brotherus; 1924–1925) представлена система, по которой располагали роды мхов и в гербариях, и в публикациях, на протяжении всего XX века, называя ее системой Флейшера–Бротеруса. Справедливости ради уточним, что оригинальная система Флейшера делила бриевые мхи (т.е. мхи за исключением сфагновых, андреевых и архидиевых) на 3 группы неопределенного ранга: *Arthrodontei* (с тремя подгруппами: *Haplolepideae*, *Heterolepideae* и *Diplolepideae*), *Amphodontei* (буксбаумиевые) и *Archodontei* (тетрафисовые, политриховые и давсониевые, т.е. нематодонтные в современном понимании). В первом издании сводки Бротеруса строение перистомов не было главным признаком, на котором основывалась система; Бротерус следовал авторитету Шимпера, который в “*Cogollarium Bryologia Europaea*” (Schimper, 1856) считал важнейшим разделением мхов на верхлодные и бокоплодные (сфагновые Шимпер мхами не считал, андреевые включал в верхлодные). При этом Бротерус в первом издании никак не сгруппировал семейства верхлодных мхов, хотя порядок их расположения более или менее соответствовал тому, который приводил Флейшер (Fleischer, 1900–1923). Во втором издании (Brotherus, 1924–1925), в *Pflanzenfamilien* Энглера, система мхов включала три подкласса (сфагновые, андреевые и бриевые), а бриевые группировались в 14 порядков, которые образовывали 3 надпорядка: настоящие бриевые (11 порядков), буксбаумиевые (1) и политриховые (2 порядка, поскольку давсониевые принимались в ранге порядка).

Чтобы понять, насколько систематика тех времен “забывала” или путала важные достижения в изучении строения перистома, можно рассмотреть, как менялось представление о нематодонтном перистоме. Изначально он был определен как перистом, зубцы которого не имеют поперечных перегородок (Mitten, 1859). Филибер сохранил это понимание и отнес *Tetraphis* к артродонтным мхам, поскольку его зубцы были разделены поперечными перегородками, хотя и отметил его изолированное положение. Флейшер объединил тетрафисовые, политриховые и давсониевые в *Archodontei*. Бротерус (в своей системе “Флейшера–Бротеруса”) отнес *Tetraphis* в надпорядок *Eubryales*. Диксон (Dixon, 1932) включил *Tetraphis* в нематодонтные, куда он отнес также *Vuxbaumiales*, *Diphysciales*, *Schistostegales* и *Calomniales* (последний порядок уже с середины XX века все относят к печеночникам). Выделяя группу нематодонтных мхов, Диксон обращал внимание на пластинчатую протонему и корневищеобразные структуры, поскольку перистом у *Schistostega* полностью редуцирован, а у печеночников его и в принципе быть не может. Таким образом, постепенно смысл нематодонтности изменился: к зубцам политрихового типа чаще всего добавляли прочие типы строения, у которых клетки перистомных слоев оставались цельными. Используя это определение, Филибер отмечал, что, в сущности, нематодонтными является часть видов рода *Encalypta*, особенно *E. longicollis*, у которой зубцы перистома достигают 5–6 клеток в толщину. Вместе с тем, практически тот же самый факт образования зубцов из целых клеток, отмеченный и Ланциусом-Бенинга, и самим Филибером для *Splachnum*, почему-то не дал ему повод назвать такой перистом нематодонтным. Ш. Эдвардс (Edwards, 1984) оставил в группе видов с нематодонтным перистомом только *Polytrichaceae* и *Tetraphidaceae*, хотя их отличия обсуждаются в тексте столько раз, что вообще непонятно, почему, собственно, *Tetraphis* отнесен в эту группу. Более того, обзор Эдвардса

(Edwards, 1984), который на данный момент в мире является и самым последним, и наиболее полным, нацелен на доказательство того, что перистом политриховых вообще не гомологичен артродонтному перистому, и представление об их гомологии возникло просто из-за того, что их называли одним и тем же словом.

Нет смысла приводить прочие, еще более витиеватые экскурсы о других терминах или, если угодно, “пониманиях” разных типов строения перистоста. Отметим лишь здесь тот же аспект, который отмечали и Ш. Эдвардс (Edwards, 1984), и В.Н. Тихомиров⁴ (Tikhomirov, 1987), когда миграция термина из области морфологии в систематику и обратно “гипнотизирует” и дезориентирует исследователей. Тихомиров проиллюстрировал это на, казалось бы, всем понятном термине цветок, отдельные признаки которого, объявлявшиеся теми или иными авторами ключевыми, вели поиски предка покрытосеменных по ложному следу.

При всей точности отдельных наблюдений исследователей XIX века они не обратили внимания на удивительное постоянство числа клеток в перистомных слоях. Впервые это сделали А. Эванс и Г. Гукер (Evans, Hooker, 1913), показавшие, что на поперечных срезах *Ceratodon purpureus* три прилегающие к эндотецию слоя сложены, считая снаружи вовнутрь, 48-ю, 24-мя и 32-я клетками соответственно. Этот факт направил Х. Бломквиста и Л. Робертсона к развитию наблюдений в этом направлении, и в итоге, на примере изучения развития *Arrhenopterum (Aulacomnium) heterostichum*, они сформулировали представление об особо важной роли среднего из трех слоев амфитеция, который они назвали первичным перистомным слоем, ППС, дав также названия и двум другим слоям, НПС и ВПС (Blomquist, Robertson, 1941). Еще через некоторое время Эдвардс (Edwards, 1979) предложил число клеток в перистомных слоях отображать в виде формулы, беря при этом не всю окружность, а лишь ее восьмую часть, так что формулы оказались наглядными и удобными (рис. 2) и вошли в широкое употребление. Две работы Эдвардса (Edwards, 1979, 1984) о строении перистоста стали хрестоматийными. Помимо формул перистоста, в них подробно обсуждается взаимоотношение групп мхов на основе гомологии отдельных структур. В методическом отношении собственные новые исследования Эдвардса продолжили традицию Ланциуса-Бенинга: они основаны на изучении развитых перистостомов, с использованием продольных срезов. Из работ этого цикла следует отметить еще обзор С. Креулена (Kreulen, 1972).

Направление, начатое Киниц-Герлоффом и продолженное в упомянутых работах Эванса и Гукера, а затем Бломквиста и Робертсона, и ряде других работ (Wernderoth, 1931; Saito, Shimozu, 1955; Saito, 1956; Snider, 1975; Stone, 1961; Mueller, 1973), основанное на изучении ранних стадий развития спорофитов, было продолжено в 1980-е годы А. Д. Шоу с соавторами (Shaw, Anderson, 1988; Shaw et al. 1987, 1989a, b). В этих работах были тщательно описаны детали развития перистостомов основных типов: гаплолепидных мхов (с формулой перистоста 4:2:3) и диплолепидных мхов как с супротивным (с 4:2:4 супр.), так и с очередным типом расположения элементов перистоста (с 4:2:4 очер.). Впоследствии работы этого направления продолжились для особо интересных объектов (Schwartz, 1994; Goffinet et al., 1999; Estébanez et al., 2006; Budke et al., 2007; Shimamura, Deguchi, 2008).

Основная проблема, которая возникла в результате работ этого цикла, связана с *Diphyscium* (Shaw et al., 1987). Выяснилось, что перистом *Diphyscium* проходит в своем развитии стадию 4:2:3, характерную для гаплолепидных мхов и, как теперь известно, диплолепидных очередных, которые в филогенетическом древе отделены от *Diphyscium* градой, образованной группами с супротивным расположением элементов экзо- и эндостоста. Возможный ответ на этот вопрос обсуждается ниже, где идет речь о строении перистоста *Catoscopium*.

⁴ Тихомиров В.Н. 1987. Происхождение покрытосеменных растений и “гипноз цветка”. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 92(6): 86–92 (In Russ.).

Заканчивая обзор работ XX века, нельзя не отметить две выдающиеся публикации, хотя и не привнесшие новизны в контексте данного обзора. Во-первых, это работа Дейла Мюллера (Mueller, 1973) по развитию перистома с использованием появившихся к тому моменту возможностей трансмиссионной электронной микроскопии. До настоящего времени нет ни одной работы, сравнимой с ней по детальности характеристик всех стадий развития перистома. Вторая работа по развитию перистома *Polytrichum* Г. Вендерота (Wenderoth, 1931) отличается детальностью описаний первых клеточных делений, создающих крестообразную структуру, которые не описаны никем более столь подробно; небольшая часть их показана на рисунке (рис. 1С).

Кроме того, начиная с 1970-х годов, структура перистомов была замечательным образом изучена с помощью СЭМ и опубликована для сотен видов мхов. Относительная легкость пробоподготовки и фотогеничность изображений сделали их прекрасным иллюстративным материалом, а также хорошим подспорьем для систематики на уровне видов и, иногда, родов. Для выяснения же гомологии и выводов, имеющих далеко идущие последствия, этот метод дал на удивление немного. Например, замечательно представленные в работе Й. Левински (Lewinsky, 1989) на СЭМ фото перистомы оротриховых мало помогли при попытке решить проблемы их строения и объяснить морфоструктурные преобразования в этой группе. Другой пример – морфоструктурные преобразования перистомов энкалипт, великолепно проиллюстрированные Д. Хортон (Horton, 1982–1983) с помощью СЭМ; следует, однако, отметить, что суть этих преобразований, хотя и не столь наглядно, была описана еще Филибером (Philibert, 1889).

3. СТРОЕНИЕ ПЕРИСТОМА В СВЕТЕ ДАННЫХ О МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ МХОВ

Второй номер американского журнала “The Bryologist” за 2000 год, безо всякого преувеличения, положил начало новой эры в развитии систематики мхов. В нем была опубликована подборка из 6 статей, на сравнительно больших выборках представившая первые крупные результаты молекулярно-филогенетического анализа мхов, как в целом для всей группы, так и для крупных ее ветвей (Newton et al., 2000; Cox et al., 2000). Хотя последующие работы и внесли важные изменения, общая картина, представленная в этих первых статьях, остается неизменной до настоящего времени и, вероятно, сохранится и в будущем. Опубликованная в 2019 году филогения мхов на основе молекулярно-филогенетического анализа огромного массива данных (Liu et al., 2019), в сущности, только повторила работы 2000 года, уточнив детали, не существенные в контексте данного обзора.

Филогенетическое древо мхов (рис. 3) представлено базальной градой, начинающейся с такаиевых и сфагновых. Они, и следующие за ними андрезевые, андрезобриевые и эдиподиевые не имеют и никогда не имели перистома (Shimamura, Deguchi, 2008). Затем следуют представители групп, перистом которых образован целыми клетками, т.е. нематодонтные мхи (Tetraphidaceae, Polytrichaceae); далее следуют Vuxbaumiales, перистом которых имеет сложное строение и обычно считается совмещающим структуры и артродонтного, и нематодонтного перистомов, что обсуждается ниже. Следующим в граде находится порядок Diphysciales, с перистомом, во многом сходным с Vuxbaumiales, но обычно считающимся уже полностью артродонтным. Далее начинается участок грады, наиболее сильно разнящийся от одного анализа к другому (в зависимости от набора исследуемых образцов и методов анализа). Он включает 5 порядков: Gigaspermales, Funariales, Disceliales, Encalyptales и Timmiales. Первый из этих 5 порядков не имеет представителей с перистомом, а у остальных перистом (если развит) имеет супротивное расположение элементов экзо- и эндостома. В разных вариантах анализа последние четыре порядка оказываются в базальном положе-

нии двух терминальных клад, Bryidae и Dicranidae, или часть порядков группируется друг с другом, однако, в любом случае, эти 5 порядков никогда не образуют клады. При том, что перистомы этих групп сходны супротивным расположением элементов экзо- и эндостома, общее их строение отличается настолько сильно, что в “домолекулярную эпоху” их ставили в три разные части системы мхов, не предполагая между ними сколько-нибудь близкого родства.

Две терминальные клады, включающие большую часть (90%) ныне живущих видов мхов, примерно по 5–6 тысяч видов каждая, имеют перистомы, строение которых сходно между собой настолько, что оно вошло в их названия, особенно в английском языке, в котором краткие неологизмы легко приживаются. Таким образом, в обиходный язык бриологической литературы последнего десятилетия прочно вошли “diplolepidous opposite mosses” (с диполепидным перистомом с супротивным расположением элементов экзостома и эндостома, Funariidae), haplolepidous (с гапложепидным перистомом, Dicranidae) и “diplolepidous alternate” (с диполепидным перистомом с очередным расположением элементов экзостома и эндостома, Bryidae) (Shaw et al., 2011).

Следует отметить, что, с одной стороны, основные типы строения перистома оказались совпадающими с основными линиями эволюции мхов даже лучше, чем можно было ожидать, а с другой – на уровне родов и видов вариабельность и склонность перистомов к редукции и модификации самого разного толка значительно превзошла ожидания. Особенно это коснулось бокоплодных мхов, систематика которых претерпела кардинальные изменения, поскольку выяснилось, что роды с сильно модифицированными перистомами в очень многих случаях помещались не в те семейства, какие надо (Buck et al., 2000; Huttunen et al., 2004; 2012; Ignatov et al., 2007).

4. НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ В СВЕТЕ РЕЗУЛЬТАТОВ, ПОЛУЧЕННЫХ ЗА ПОСЛЕДНИЕ ГОДЫ

Наиболее значительные изменения взглядов на строение перистомов в последние годы связаны с изучением аномальных типов строения гапложепидных перистомов, а также Encalyptales и Vuxbaumiales. Вообще говоря, наличие остатков экзостома у гапложепидных мхов подробно обсуждалось Эдвардсом (Edwards, 1979); им даже был предложен специальный термин – *Seligeria*-тип перистома, поскольку у некоторых представителей этого рода в основании зубцов гапложепидного перистома (гомологичного эндостому) остаются небольшие фрагменты редуцированного экзостома, который Эдвардс предложил называть простомом. Особенно подробно Эдвардс (Edwards, 1979) рассмотрел пример *Hypodontium dragei* (Hypodontiaceae, Dicranales), у которого простом развит так, что зубцы его перистома “дипложепидные” почти до середины. Эти примеры не спровоцировали сколько-нибудь серьезной дискуссии и, возможно, показались не слишком существенными самому Эдвардсу, который в своем хрестоматийном и гораздо более широко известном обзоре строения перистома в “Новом учебнике бриологии” под редакцией Шустера (Edwards, 1984) не счел нужным упомянуть ни термин простом, ни *Seligeria*-тип перистома.

Тем не менее, эти наблюдения Эдвардса оказываются важными в свете того, что впоследствии в Dicranidae (напомним, в англоязычной литературе сейчас это “haplolepidous mosses”) были выявлены представители с еще более развитым экзостомом, чем кто-либо предполагал, а стало быть, в огромной группе основной ее диагностический признак (отсутствие экзостома) оказался не стопроцентно выдержанным. Первым исключением стал монотипный род *Catoscopium*, исследованный Игнатовым и др. (Ignatov et al., 2015); этот род традиционно относили к мезеевым или к отдельному семейству, близкому к мезеевым и бартрамиевым, то есть Bryidae (“diplolepidous-alternate mosses”). Анализ ранних стадий развития перистома (с применением специаль-

ного метода выявления характерных паттернов, не очевидных из-за общей сильной редукции) показал наличие у *Catoscopium* характерной для гаплоглепидных мхов формулы перистома 4:2:3, хотя отклонения от нее многочисленны, и на более поздних стадиях распознать ее сложно (рис. 4d). Развернутый филогенетический анализ также подтвердил положение этого рода в основании клады гаплоглепидных мхов (рис. 4). Было также выявлено, что при развитии этого частично редуцированного перистома в перистомных слоях происходят дополнительные деления клеток, но, в то же время, “неравные клеточные деления”, обуславливающие образование формулы 4:2:3, оказываются не везде представленными, что приводит к образованию перистомной формулы 4:2:4-супротивного типа (рис. 4с). Авторы высказали предположение, что формула 4:2:4 с супротивным расположением элементов перистома появляется в разных филогенетических линиях, в большинстве случаев просто в связи с редукцией перистома, а не представляет собой отдельного типа строения.

Второе исключение оказалось еще более неожиданным и показательным. В. Э. Федосовым с соавторами (Fedosov et al., 2016) с помощью молекулярно-филогенетических методов был впервые изучен род *Pseudoditrichum*, который также попал в Dicranidae. Если у *Catoscopium* двойной перистом хоть и имелся, но был отчасти редуцированным, со сросшимися экзо- и эндостомом (рис. 4а, b), то у *Pseudoditrichum* имеются хорошо развитые, свободные и экзо-, и эндостом (рис. 5). Ранее исследователи не соглашались друг с другом по поводу трактовки устройства этого двойного перистома, которое оказалось довольно необычным — с супротивным расположением элементов наружного и внутреннего круга, но с сегментами эндостома, разделенными на две или три доли. *Pseudoditrichum* относили к разным подклассам, Funariidae (Steere, Iwatsuki, 1974) или Bryidae (Shaw, 1984). Полученный Федосовым с соавторами результат опроверг обе эти версии. Перистом *Pseudoditrichum*, как оказалось, представляет ранее не известный тип строения, с формулой 4:2:3, но с хорошо развитым экзостомом и супротивными его зубцами сегментами эндостома, которые очень сходны с простым гаплоглепидным перистомом тем, что разделены на две неравные доли. Данное строение оказывается довольно “неудобным” с функциональной точки зрения (эндостом не позволяет экзостому совершать активные движения), что, вероятно, и обуславливает редкость вида (он известен в мире из двух точек). Удивительно то, что *Pseudoditrichum* в филогенетическом древе располагается далеко от основания “гаплоглепидной” клады, все представители которой с хорошо развитым перистомом имеют простой перистом с массивными гигроскопичными зубцами, гомологичными эндостому, в то время как у *Pseudoditrichum* сильными и гигроскопичными являются зубцы экзостома, а эндостом становится пленчатый. Онтогенез и факторы такой компенсаторности нуждаются в дальнейшем изучении. Что же касается терминологии, во избежание путаницы или умножения числа типов строения перистома Федосов с соавторами (Fedosov et al., 2016) предложили считать основным структурным признаком подкласса Dicranidae (“гаплоглепидных мхов”) не отсутствие средней линии на зубцах перистома, а соответствие формулы перистома 4:2:3 и разделение зубцов на две неравные доли с чередованием “2:1–1:2”.

Строение перистома *Encalypta* в известной степени продолжает начатую тему, поскольку в этом роде часты случаи, когда эндостом развит значительно лучше экзостома (рис. 6), а экзостом прирастает к нему снаружи в виде “простомы” (рис. 6g), который, конечно, проще называть просто экзостомом, не вводя новые сущности (Ignatov et al., 2018c). Разнообразие строения перистома в роде *Encalypta* столь велико, что неудивительно, что его выделяли в особый, гетероглепидный тип строения. На рис. 6а схематично показаны разные типы строения: *Encalypta procera* (рис. 6b–d), представляющая наиболее древний подрод (Ignatov et al., 2016), имеет зубцы в двух кругах, сросшиеся в нижней части, будучи, таким образом, вторично нематодонтными; у *E. longicolla* (рис. 6е) зубцы достигают 5–6 слоев клеток, то есть еще более выразительно

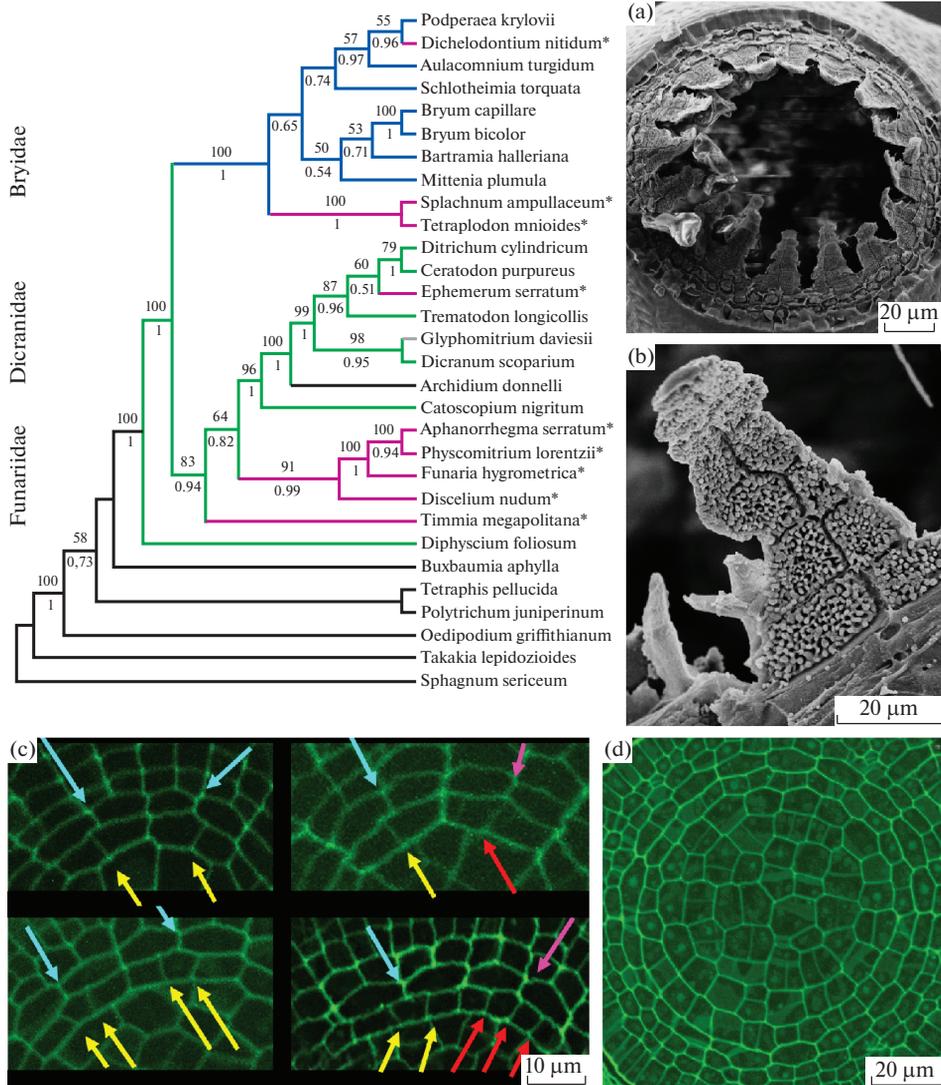


Рис. 4. Положение в филогенетическом древе мхов с перистоном с супротивным расположением элементов экзостомы и эндостомы (розовым и отмечено звездочкой), иллюстрирующее возникновение таких групп во всех трех подклассах, а также anomalous положение в “гаплотипидной кладе” *Catoscopium* с диплотипидным перистоном (a–b: СЭМ фото). Поперечный срез молодого спорофита *Catoscopium* (d) показывает разнообразие расположения клеток в перистомных слоях, а фрагменты этого среза (c) иллюстрируют варианты с образованием формулы 4:2:3 в результате неравных делений в ВПС (желтые и голубые стрелки), или же формулы 4:2:4 в результате нарушения типичных для гаплотипидных мхов неравных делений в ВПС (красные и розовые стрелки) (по Ignatov et al., 2015).

Fig. 4. Phylogenetic tree of mosses showing the independent origin of taxa with opposite exo- and endostome elements (pink color and asterisks), within all three subclasses of Bryopsida, and also anomalous position of *Catoscopium* in “haplolepidaceous clade” despite its diplolepidaceous peristome structure (a–b: SEM). Transverse section of young sporophyte of *Catoscopium* (d) shows mixture of patterns, partly corresponding to formula 4:2:3, appeared as a result of unequal cell divisions in IPL (c, yellow and blue arrows), or otherwise to formula 4:2:4, formed when unequal divisions in IPL, typical for haplolepidaceous mosses are not performed (red and pink arrows) (after Ignatov et al., 2015).

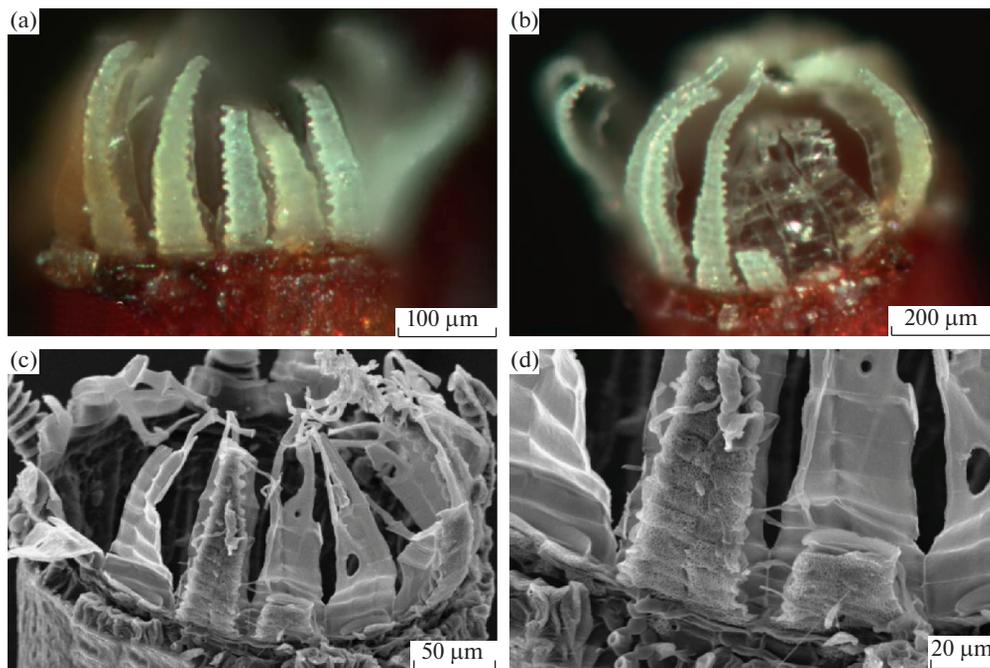


Рис. 5. Перистом *Pseudoditrichum mirabile*, имеющий уникальное строение (по Fedosov et al., 2015, 2016); а–b: фото под стереомикроскопом; с–d: СЭМ.

Fig. 5. Peristome of *Pseudoditrichum mirabile* of unique structure (after Fedosov et al., 2015, 2016); а–b: photos under stereomicroscope; с–d: SEM images.

“нематодонтные”, что отмечал еще и Филибер; *E. brevicolla* (рис. 6f) — из двух слоев. Далее вверх по филогенетическому древу у многих видов экзостом развит слабее и прирастает к более сильному эндостому (рис. 6g–h), а у *E. ciliata* (рис. 6i) перистом образован только эндостомом, материал НПС в процессе формирования перистоста утрачивается полностью и, таким образом, перистом полностью удовлетворяет оригинальному определению гаплотипидного типа: наружная его поверхность не разделена срединной линией.

Изучение развития перистомов четырех видов *Encalypta* (Ignatov et al., 2018c) показало, что все они характеризуются более сильным утолщением клеток внутреннего перистомного слоя (ВПС) (рис. 1А, 7). В процессе развития, как показано на рис. 7, уже на стадии [0]:2:1, у представителей Funariidae заметно более мощное развитие ВПС по сравнению с Bryidae и Dicranidae, что, возможно, и является определяющим и для поддержки делений в ВПС на стадии 4:2:2 (в отличие от Bryidae и Dicranidae), и для отсутствия смещения при последующем развитии. Антиклинальные стенки всех перистомных слоев остаются выровненными относительно друг друга, что характерно и для других групп подкласса Funariidae (рис. 7). Более того, в клетках первичного перистомного слоя (ППС) у *Encalypta* иногда происходят антиклинальные деления, и в таких случаях к одной клетке ВПС будут примыкать две клетки первичного перистомного слоя (ППС). Такие антиклинальные деления в ППС также происходят у *Timmia*, однако их, по-видимому, совсем нет у *Funaria*. Выявленные дополнительные деления в ППС ставят вопрос о том, что такое первичный перистомный слой. Критерии, изначально предложенные Бломквистом и Робертсон (Blomquist, Robertson, 1941), звучали

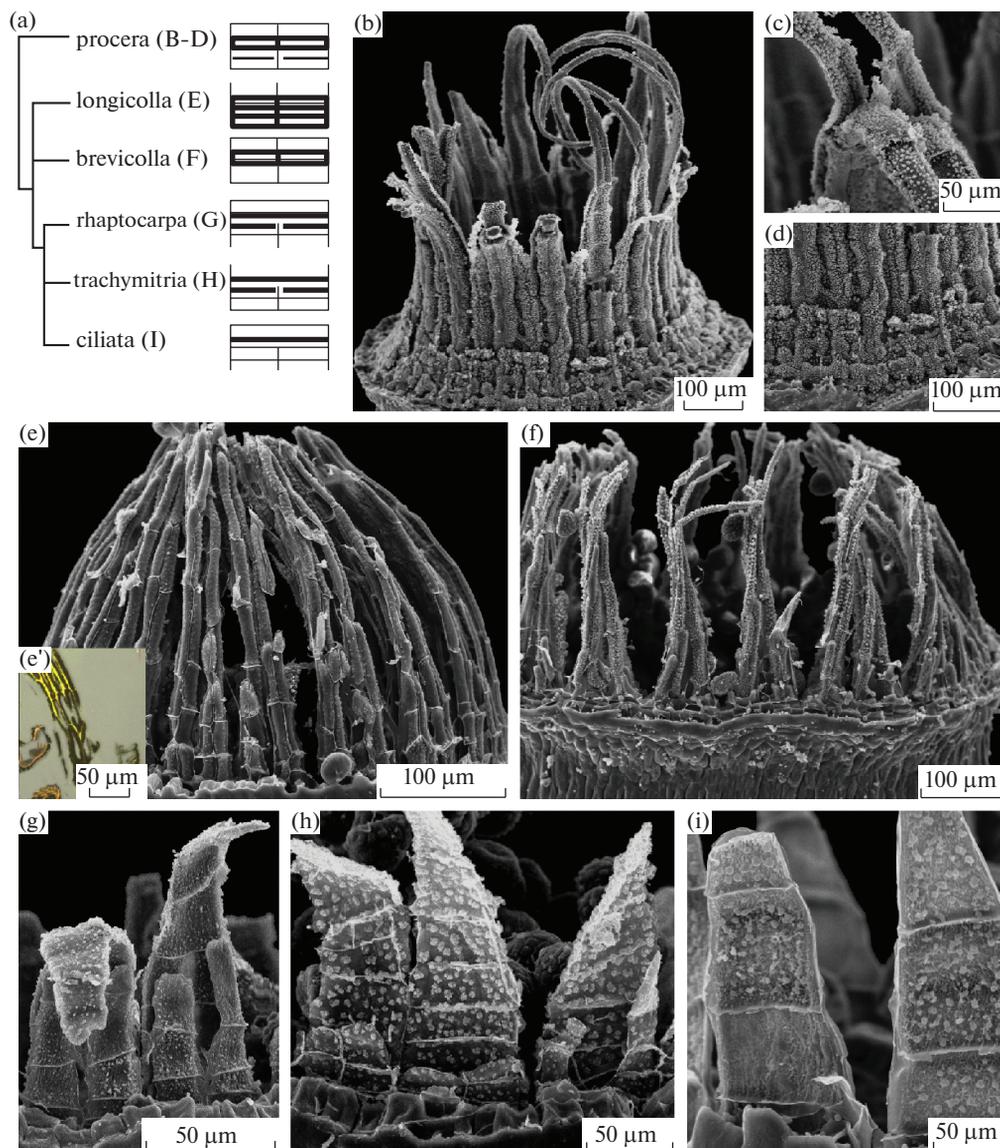


Рис. 6. Разнообразие строения перистомов *Encalypta*, показанное на схеме на рис. а и примеры СЭМ фото для *Encalypta procera* (b–d), *E. longicolla* (e), *E. brevicolla* (f), *E. rhaptocarpa* (g), *E. trachymitria* (h), *E. ciliata* (i).

Fig. 6. Diversity of *Encalypta* peristome structure, schematically shown in a and illustrated by SEM images for *Encalypta procera* (b–d), *E. longicolla* (e), *E. brevicolla* (f), *E. rhaptocarpa* (g), *E. trachymitria* (h), *E. ciliata* (i).

следующим образом: “ППС образован 16 клетками, которые уже далее не делятся. Они быстро увеличиваются в размерах и их внутренние стенки становятся выпуклыми. Таким образом, это первый из перистомных слоев, который начинает отличаться от других слоев. Поэтому, а также потому, что количество клеток, его образующих, определяет количество зубцов, представляется целесообразным признать этот слой первичным перистомным слоем”. Полуужирным шрифтом я выделил места, по которым ППС *Encalypta*

не удовлетворяет определению этого слоя. Сопоставляя определение Бломквиста и Робертсон с развитием перистома *Encalypta*, приходится констатировать, что в данном роде ВПС принимает на себя ту роль в регуляции развития перистома, которая обычно принадлежит ППС у большинства мхов с артродонтным перистомом. Эта особенность развития перистома *Encalypta* может служить объяснением экстраординарного разнообразия перистома у видов этого рода (рис. 6), которые варьируют от пятислойных до полностью редуцированных, но при редукции всегда редуцируется сначала предперистом, затем экзостом и только потом эндостом, то есть в порядке, зеркальном тому, который свойственен всем артродонтным мхам с двойным перистомом, за редчайшими исключениями.

Что касается терминологии, не следует что-либо менять в уже устоявшихся названиях трех основных концентрических слоев клеток амфитеция, которые прочно ассоциируются исследователями с их положением: наиболее внутренний ВПС, следующий – ППС и далее НПС. Случаев смещения структуры относительно функции (гетеротопий) у растений множество, так что особая терминология для каждого из них только усложнит понимание сути дела.

В заключение рассмотрим перистом *Buxbaumiales*, занимающих в филогенетическом древе артродонтных мхов базальное положение (рис. 3). Флейшер, вслед за Филлибером, характеризовал их перистом как совмещающий артродонтную часть с немаходонтной. Уникальной конструкции складчатый конус, который автору единодушно соглашались считать эндостомом, окружен оторочкой из клеток весьма нерегулярного строения, явно целых, и, поскольку выбор того, чем можно было бы их считать, ограничен, не оставалось ничего, кроме того, как назвать эту часть перистома *Buxbaumia* немаходонтной (рис. 8). Изучение перистома трех видов буксбаумии (Ignatov et al., 2018d) показало принципиальное отличие развития перистома этого рода от всех остальных мхов: характерное крестообразное расположение клеток в спорофите у *Buxbaumia* отсутствует. Эндотений и амфитеций дифференцированы, но в эндотении клетки располагаются радиально, будучи производными тетраэдрической клетки (рис. 8, 9).

Все клетки внутреннего перистомного слоя (ВПС) располагаются очередно клеткам первичного перистомного слоя (ППС), как это представлено и на поперечных, и на продольных срезах. На ранней стадии развития клетки ВПС оказываются в меньшем количестве (в 1.2–2 раза), чем клетки ППС; затем их число становится одинаковым, а ближе к основанию из-за антиклинальных делений в ВПС клеток в нем становится больше, чем в ППС. В ППС *B. aphylla* число клеток доходит до 48, однако расчет перистомной формулы путем деления этого числа на 8 в данном случае мало осмыслен. Перистомная формула обычно одна и та же для всего перистома, тогда как здесь отсутствие колонновидной структуры приводит как к значительному увеличению числа клеток в каждом из слоев, так и разному соотношению клеток в перистомных слоях в разных его частях. Строение эндостома *Buxbaumia* указывает на родство с *Diphyscium*, что подтверждается и сходным строением части перистома снаружки от складчатого конуса. Вместе с тем, у *Diphyscium* развитие перистома на ранних стадиях происходит так же, как и у гаплолепидных мхов, тогда как у *Buxbaumia* на ранних стадиях развития урночка шире своей длины, и клетки ВПС образуют субэпидермальный слой, покрывающий полушаровидный эндотений (рис. 9). Такое строение спорофита *Buxbaumia* вряд ли следует считать примитивным типом, скорее, это высоко специализированное строение: верхняя часть спорофита разрастается и приобретает черты хлоренхимы, что, очевидно, связано с предельной редукцией гаметофита этих безлистных мхов. “Немаходонтную” же часть перистома вряд ли имеет смысл сопоставлять с какими-либо структурами других мхов (за исключением *Diphyscium*).

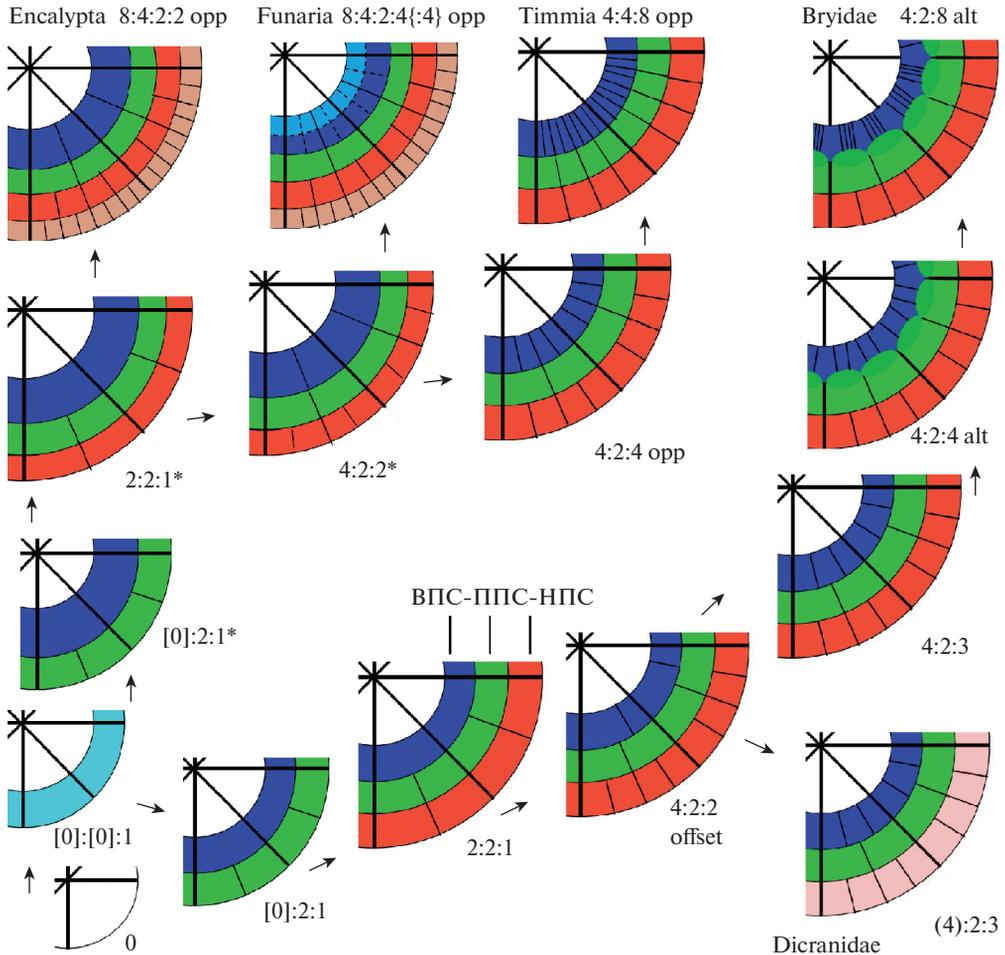


Рис. 7. Схема развития перистомов в трех основных эволюционных линиях артродонтовых мхов: Bryidae, Dicranidae и Funariidae (*Timmia*, *Funaria* и *Encalypta*).

Fig. 7. Scheme of peristome development in three main evolutionary lineages of arthrodontous mosses: Bryidae, Dicranidae and Funariidae (*Timmia*, *Funaria*, and *Encalypta*).

ВЫВОДЫ

Прохождение отдельных стадий развития перистома имеет разную степень детерминированности. Накопленные знания и по филогении, и по морфологии мхов позволяют не только отмечать отклонения от типичного варианта развития, но и ранжировать их по сложности морфоструктурных преобразований, а значит и весу, какой они имеют для обсуждения эволюции мхов.

1) Крестообразное расположение клеток в дистальной части спорофита.

Оно свойственно практически всем мхам, кроме буксбаумии, причем формирование такой структуры четко выражено уже у групп, стоящих на эволюционной лестнице заметно ниже уровня, на котором вообще появляется перистом, например у *Andreaeobryum* (Ignatov et al., 2016). Очевидно, что *Buxbaumia* – это сильно изолированная

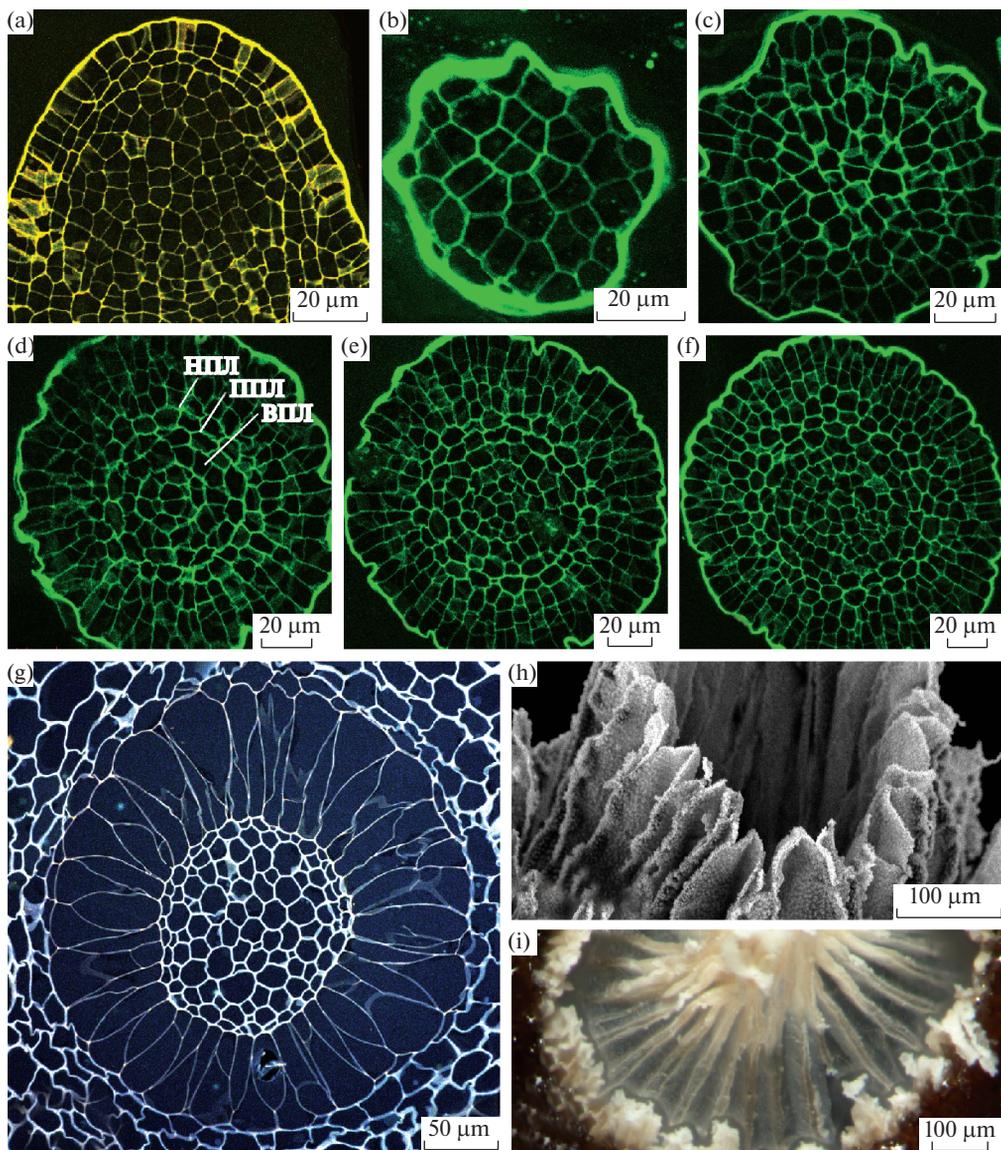


Рис. 8. *Buxbaumia aphylla* (a–h) и *B. minakatae* (i). Продольный срез спорофита на ранней стадии развития (a); серия поперечных срезов молодого спорофита, показывает отсутствие крестообразной структуры (b–f на уровнях 2, 32, 46, 58 и 74 мкм от апикальной клетки, на стадии, когда длина перистомных слоев этого спорофита около 150 мкм). Поперечный срез g сделан с более взрослой коробочки, длина перистомных слоев в которой 1300 мкм, и у нее уже б. м. развит складчатый конус (ср. с рис. h и i).

Fig. 8. *Buxbaumia aphylla* (a–h) and *B. minakatae* (i). Longitudinal section of sporophyte at early stage of development (a); transverse section series of young sporophyte, showing lack of cross pattern, characteristic for all other peristomate mosses (sections b–f made at 2, 32, 46, 58 и 74 μm from sporophyte apex, at stage when peristomial layers extend to about 150 μm). Transverse section g shows stage when peristomial layers are as long as 1300 μm and endostome is approaching to pleated cone shape (cf. Figs. h and i).

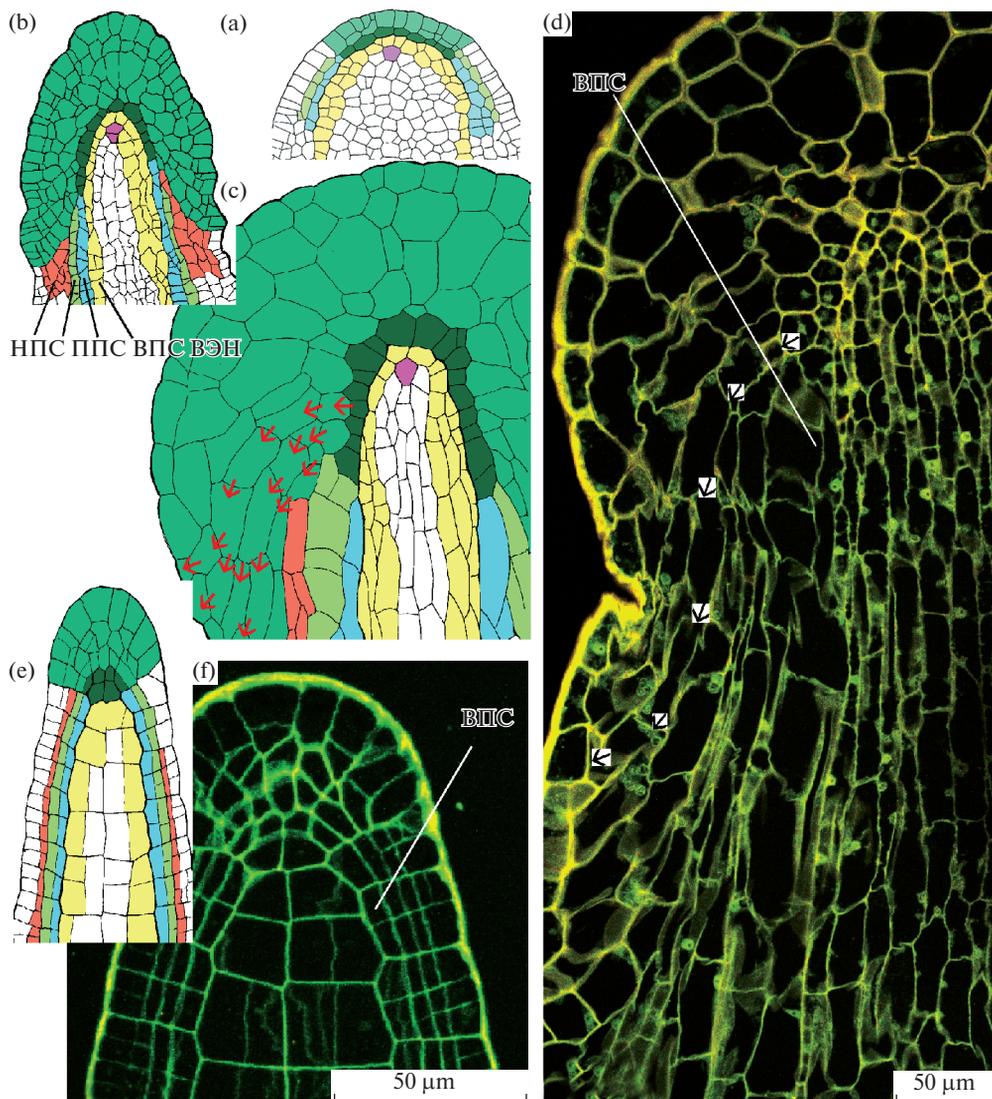


Рис. 9. Сравнение *Buxbaumia* с *Timmia*, представляющей типичный пример мха с артродонтным перисто-мом. Продольные срезы (d, f) и основанные на них схемы (a, b, c, e) представляющие перистомные слои, правильно выстроенные у *Timmia* (e, f) и шатровидно расходящиеся у *Buxbaumia* (Ignatov et al., 2018d). На схемах цветом выделены перистомные слои (НПС, ППС, ВПС и внешний слой эндотеция, ВЭН).

Fig. 9. Comparison of *Buxbaumia* with *Timmia*, as a representative of moss with typical arthrodon- tous peristome. Longitudinal sections (d, f) and schemes based on them (a, b, c, e), showing regular arrangement of peristomial layers in *Timmia* (e, f) and cone-shaped in *Buxbaumia* (Ignatov et al., 2018d). Colors denote peristomial layers: НПС – OPL, ППС – PPL, ВПС – IPL, and ВЭН – outer endotheacial layer.

боковая ветвь эволюции, и представлять ее как связующее звено между группами с не- матодонтным и артродонтным перисто- мом неправильно (хотя такая точка зрения вы- сказывалась большинством авторов, начиная от Филибера и Флейшера, вплоть до Эд- вадса (Edwards, 1984) и Гоффине и др. (Goffinet et al., 2009).

2) Дифференциация особого слоя клеток в амфитеции.

Клетки амфитеция не отличаются между собой у бесперистомных мхов (*Andreaobryum*) и базальных нематодонтных мхов (*Tetraphis*), увеличиваясь в числе у представителей этих групп от внутренних слоев к наружным. У артродонтных мхов дифференциация есть, кроме случаев предельной редукции, как, например, у *Archidium* (Snider, 1975). Polytrichaceae обычно рассматривали как группу более базальную по сравнению с *Tetraphis* (система Бротеруса и, вслед за ней, большинство “Флор...” XX века), хотя в работе Вендерота отмечено, что на поздних стадиях развития спорофита политриховых начинает выделяться меньшим количеством клеток второй, считая изнутри, слой амфитеция (“аналог ППС”). Это указывает на более базальное положение *Tetraphis*, ближе к *Oedipodium*, и более продвинутое положение Polytrichaceae, что согласуется и с последними данными молекулярной филогенетики (Liu et al., 2019), и с результатами, полученными при изучении строения плаценты (Ligrone, Duckett, 2011).

3) Определение характера делений конутри от ППС.

Анализируя целый ряд примеров супротивного расположения элементов экзо- и эндостома, Игнатов с соавторами (Ignatov et al., 2015) пришли к выводу, что равные деления клеток ВПС у отдельных представителей групп мхов, в которых преобладают неравные деления, свойственны видам с частичной редукцией перистома (рис. 4). Таким образом, возможно, целые группы, в которых утрачена стадия 4:2:3 (= способность к неравным делениям), можно рассматривать как варианты редукции, и перистомы Funariidae – лишь один из таких случаев.

ОСТАЮЩИЕСЯ ПРОБЛЕМЫ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ

Как мы видим, в значительной степени изучение перистома, как и изучение цветка, шло двумя параллельными курсами: его исследовали, с одной стороны, в отношении строения и онтогенетического развития на ограниченном количестве объектов, а с другой, систематики, не вникая в строение столь досконально, за счет изучения всех (а не части) видов, и имея в виду также строение не только перистома, но и растений в целом, выстраивали разные типы перистомов в “эволюционные ряды развития”. Различия между разными системами оставались значительными до тех пор, пока филогения строилась на основании только морфологических признаков. Возможность доводить до совершенства систематику, используя методы молекулярной филогенетики, закрыла дебаты о положении в системе многих семейств и порядков, хотя среди базальных групп, представленных в современной флоре единичными систематическими реликтами, проблемы, связанные с вымиранием связующих их звеньев, не исчезнут, по-видимому, никогда. Также остается неопределенность роли отдаленной гибридизации, которая у мхов, возможно, более распространена, чем у покрытосеменных (Ignatov et al., 2018b⁵); решение этой проблемы, по-видимому, станет возможным при получении больших объемов данных по последовательностям ДНК. Модусы морфологических преобразований представляют широкое поле для исследований, для которых, впрочем, требуется изучение не единичных срезов, а серий, и исследование объектов, которые ранее не получили достаточного внимания. Учитывая то, что развитие перистомов изучено пока менее чем у 0.5% видов, их изучение, несомненно, позволит выявить еще многие существенные особенности, важные для понимания эволюции мхов.

⁵ Игнатов М.С., Кузнецова О.И., Игнатова Е.А. 2018b. Гибридизация у мхов, насколько отдаленной она может быть. – Журнал общей биологии. 79(2): 159–166.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично поддержана РФФИ 19-04-00976 и выполнена в рамках гостематики ГБС 19-119012390082-6.

Список литературы (см. References)

MOSS PERISTOME: PROBLEMS OF DEVELOPMENT AND TERMINOLOGY

M. S. Ignatov^{a,b,#}

^a *Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology
Leninskie Gory, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234, Russia*

^b *Tsitsin Main Botanical Garden
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia*

[#] *e-mail: misha_ignatov@list.ru*

The studies of the moss peristome development are overviewed with a special focus on recent results. The terminology requires some corrections, as revealed cases not always fit the traditional schemes comfortably. The main pathway of the peristome formation from innermost amphithecial layers, called the peristomial layers, generally remains, although functioning of them is not always the same as defined in classical variants. *Buxbaumia* peristome comprises the ultimate exception, as it is forming in a completely different way, thus it has not to be assumed as a transitional between nematodontous and arthrodontous, as accepted by most authors.

Keywords: sporophyte, evolution, arthrodontous peristome, *Encalypta*, *Buxbaumia*, Dicranidae, Funariidae, Bryidae

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was partly supported by Russian Foundation for Basic Research (RFBR) (grant 19-04-00976), and carried out within the framework of the research project of the Tsitsin Main Botanical Garden (19-119012390082-6).

REFERENCES

- Blomquist H.L., Robertson L.L. 1941. The development of the peristome in *Aulacomnium heterostichum*. — Bull. Torr. Bot. Club. 65: 569–584.
- Brotherus V.F. 1903–1909. Bryales I (3). — In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Engelmann, Leipzig. P. 481–1246.
- Brotherus V.F. 1924. Musci. (Laubmoose). 1. Spezieller Teil. — In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2 ed. Bd. 10. Berlin. P. 143–478.
- Brotherus V.F. 1925. Musci. (Laubmoose). 2. — In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2 ed. Bd. 11. Berlin. P. 1–542.
- Bruch P., Schimper W.P., Gumbel T. 1836–1855. Bryologia Europaea, seu genera muscorum europaeorum monographice illustrata, 6 vols. Schweizerbart, Stuttgart.
- Buck W.R., Goffinet B., Shaw J. 2000. Novel relationships in pleurocarpous mosses as revealed by cpDNA sequences. — Bryologist. 103: 774–789.
- Budke J.M., Jones C.S., Goffinet B. 2007. Development of the enigmatic peristome of *Timmia megapolitana* (Timmiaceae; Bryophyta). — Am. J. Bot. 94 (3): 460–467.
- Chmielewski M.W., Eppley S.M. 2019. Forest passerines as a novel dispersal vector of viable bryophyte propagules. — Proc Biol Sci. 286 (1897): 20182253. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2253>
- Cox C.J., Goffinet B., Newton A.E., Shaw J., Hedderson T.A. J. 2000. Phylogenetic relationships among the diplolepidous-alternate mosses (Bryidae) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences. — Bryologist. 103: 224–241.

Dixon H.N. 1932. Classification of mosses. — In: Manual of Bryology, Martinus Nijhoff, The Hague. P. 397–412.

Edwards S.R. 1979. Taxonomic implications of cell patterns in haploleptideous moss peristomes. — In: Bryophyte systematics. London. P. 317–346.

Edwards S.R. 1984. Homologies and inter-relations of moss peristomes. — In: New manual of bryology. Vol. 2. Nichinan. P. 658–695.

Estébanez B., Yamaguchi T., Deguchi H. 2006. The development of an unusual haploleptideous peristome type: *Glyphomitrium humillimum*. — J. Hattori Bot. Lab. 100: 77–87.

Evans A.W., Hooker H.D. jr. 1913. Development of the peristome in *Ceratodon purpureus*. — Bull. Torrey Bot. Club. 40: 97–109.

Fedosov V.E., Borovichev E.A., Ignatova E.A., Bakalin V.A. 2015. The bryophyte flora of Eriechka River upper course (SE Taimyr), with comments on the first record of *Pseudoditrichum mirabile* in Asia. — Arctoa. 24: 165–186.

Fedosov V.E., Fedorova A.V., Fedosov A.E., Ignatov M.S. 2016. Phylogenetic inference and peristome evolution in haploleptideous mosses, focusing on Pseudoditrichaceae and Ditrichaceae s.l. — Bot. J. Linn. Soc. 181: 139–155.

Fleischer M. 1900–1923. Die Musci der Flora von Buitenzorg zugleich Laubmoosflora von Java mit Berücksichtigung aller Familien und Gattungen der gesamten Laubmooswelt. Vols. 1–4.

Frahm J.-P. 2012. Two centuries of systematics of bryophytes — what will bring the future? — Archive for Bryology 120. <http://www.archive-for-bryology.com/Archive%20120.pdf>

Goffinet B., Buck W.R., Shaw A.J. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. — In: Bryophyte biology, 2 ed. Cambridge. P. 55–138.

Goffinet B., Shaw A.J., Anderson L.E., Mishler B.D. 1999. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution. V. Diploleptideae: Orthotrichaceae. — Bryologist. 102: 581–594.

Hedwig J. 1801. Species Muscorum Frondosorum. vi + 352 pp.

Hofmeister W. 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und die Samenbildung der Coniferen. Leipzig.

Horton D.G. 1982. A revision of the Encalyptaceae (Musci) with particular reference to the north American taxa Part I. — J. Hattori Bot. Lab. 53: 365–418.

Horton D.G. 1983. A revision of the Encalyptaceae (Musci) with particular reference to the north American taxa Part II. — J. Hattori Bot. Lab. 54: 353–532.

Huttunen S., Ignatov M.S., Müller K., Quandt D. 2004. Phylogeny and evolution of epiphytism in the three moss families Meteoriaceae, Brachytheciaceae, and Lembophyllaceae. — In: Molecular systematics of bryophytes. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. P. 328–355.

Huttunen S., Olsson S., Buchbender V., Enroth J., Hedenäs L., Quandt D. 2012. Phylogeny-based comparative methods question the adaptive nature of sporophytic specializations in mosses. — PLoS One. 7 (10): e48268.

Ignatov M.S., Fedosov V.E., Fedorova A.V., Ignatova E.A. 2016. On the systematic position of *Discelium* (Bryophyta). — Arctoa. 25: 278–284. <https://doi.org/10.15298/arctoa.25.21>

Ignatov M.S., Gardiner A.A., Bobrova V.K., Milyutina I.A., Huttunen S., Troitsky A.V. 2007. On the relationships of mosses of the order Hypnales, with special reference to taxa traditionally classified in the Leskeaceae. — In: Pleurocarpous mosses: systematics and evolution. Syst. Assoc. Special Vol. 71: 177–213.

Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2003. Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 1. Sphagnaceae — Hedwigiaceae. Moscow. P. 1–608 (In Russ.).

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanov O.V., Ivanova E.I., Kolesnikova M.A., Polevova S.V., Spirina U.N., Voronkova T.V. 2016. *Andraeobryum macrosporum* (Andraeobryopsida) in Russia, with additional data on its morphology. — Arctoa. 25: 1–51. <https://doi.org/10.15298/arctoa.25.01>

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Muñoz J., Bednarek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia Vol. 2. Oedipodiales — Grimmiales. Moscow. 560 pp. (In Russ. and Engl.).

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya. Bell N.E. 2018a. Moss flora of Russia Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 pp. (In Russ. and Engl.). http://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_2053380

Ignatov M.S., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. 2018b. Hybridization in mosses, how distant it can be. – *Zhurnal onshchej biologii* 79 (2): 159–166 (In Russ.).

Ignatov M.S., Spirina U.N., Ignatova E.A., Krug M., Quandt D. 2015. On the systematic position of the moss genus *Catoscopium*, with a new approach to the peristome reduction study. – *Arctoa*. 24 (2): 389–415. <https://doi.org/10.15298/arctoa.24.32>

Ignatov M.S., Spirina U.N., Kolesnikova M.A., Ashikhmina D.A., Ignatova E.A., Polevova S.V. 2018c. Peristome development pattern in *Encalypta* poses a problem: what is the primary peristomial layer in mosses? – *Arctoa*. 27 (1): 1–17. <https://doi.org/10.15298/arctoa.27.01>

Ignatov M.S., Spirina U.N., Kolesnikova M.A., Volosnova L.F., Polevova S.V., Ignatova E.A. 2018d. *Buxbaumia*: a moss peristome without a peristomial formula. – *Arctoa*. 27 (2): 172–202. <https://doi.org/10.15298/arctoa.27.17>

Kienitz-Gerloff F. 1878. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel und die Embryonenentwicklung einiger Polypodiaceen. – *Bot. Zeit. (Berlin)* 36 (3): 33–48; 36 (4): 49–64.

Kreulen S.J.W. 1972. Features of single- and double-peristome capsules. Homology of layers and ontogeny of outer spore sac. – *Lindbergia*. 1: 153–160.

Lantzius-Beninga S. 1847. Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel; insbesondere des Peristomes. – *Bot. Zeit. (Berlin)*. 5: 17–22.

Lantzius-Beninga S. 1850. Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristomes. – *Novorum Actorum Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*. 22 (2): 560–604.

Lewinsky J. 1989. Does the orthotrichaceous type of peristome exist? A study of peristome evolution in the genus *Orthotrichum* Hedw. with a possible derivation of the haplolepidaceous peristome. – *J. Hattori Bot. Lab.* 67: 335–363.

Lewis L.R., Rozzi R., Goffinet B. 2014. Direct longdistance dispersal shapes a New World amphitropical disjunction in the dispersal-limited dung moss *Tetraplodon* (Bryopsida: Splachnaceae). – *J. Biogeogr.* 41: 2385–2395. <https://doi.org/10.1111/jbi.12385>

Ligrone R., Duckett J.G. 2011. Morphology versus molecules in moss phylogeny: new insights (or controversies) from placental and vascular anatomy in *Oedipodium griffithianum*. – *Plant Syst. Evol.* 296: 275–282.

Liu Y., Johnson M., Cox C.J., Medina R., Devos N., Vanderpoorten A., Hedenäs L., Bell N., Shevock J.R., Aguero B., Quandt D., Wickett N., Shaw J., Goffinet B. 2019. Resolution of the ordinal phylogeny of mosses using targeted exons from organellar and nuclear genomes. – *Nature Comm.* 10: 1485 [1–11].

Mitten W. 1859. Musci Indiae Orientalis. An enumeration of the mosses of the East Indies. – *J. Proc. Linn. Soc., Bot., Suppl.* 1: 1–96.

Müller C. 1853. Deutschlands Moose. Halle. P. 512.

Mueller D.M.J. 1973. The peristome of *Fissidens limbatus* Sullivant. – *Univ. Calif. Publ. Bot.* 63: 1–34.

Newton A.E., Cox C.J., Duckett J.G., Wheeler J.A., Goffinet B., Hedderson T.A.J., Mishler B.D. 2000. Evolution of the major moss lineages: phylogenetic analyses based on multiple gene sequences and morphology. – *Bryologist*. 103: 187–211.

Philibert H. 1884a, b. De l'importance du péristome pour les affinités naturelles des mousses. – *Rev. Bryol.* 11: 49–52; 65–72.

Philibert H. 1884c. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 11: 81–87.

Philibert H. 1885a, b. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 12: 67–77; 81–85.

Philibert H. 1886a, b. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 13: 17–27; 81–86.

Philibert H. 1887a, b. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 14: 9–11; 81–90.

Philibert H. 1888a–g. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 15: 6–12; 24–28; 37–44; 50–56; 56–60; 65–69; 90–93.

Philibert H. 1889a–c. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 16: 1–9; 38–44; 67–77.

Philibert H. 1890a–c. Etudes sur le peristome. – *Rev. Bryol.* 17: 8–12; 25–29; 39–42.

- Philibert H. 1896a, b. Etudes sur le peristome. — Rev. Bryol. 23: 36–38; 41–56.
- Philibert H. 1889. Etude sur la pérístome. — Rev. Bryol. 16: 1–9, 39–44, 67–77.
- Maier E., Price M.J. 2014. Georg Bojung “Scato” Lantzius-Beninga and his contributions on the anatomy of moss capsules: a transliteration from the original German texts. — Boissiera 67: 1–78. <http://www.ville-ge.ch/cjb/publications/Boissiera%2067/index.html>
- Saito S. 1956. Studies on the development of the peristome in Musci II. On the peristome in *Dicranum japonicum* Mitt. — Bot. Mag. (Tokyo). 69: 53–59.
- Saito S., Shimoze S. 1955. Studies on the development of the peristome in Musci I. On the peristome in *Bartramia crispula* Schimp. — Bot. Mag. (Tokyo). 68: 55–60.
- Schwartz O.M. 1994. The development of the peristome-forming layers in the Funariaceae. — Int. J. Plant Sci. 155: 640–657.
- Schimper W.P. 1856. Coreollarium Corollarium Bryologiae Europaeae. Stuttgart. 140 pp.
- Shaw J. 1984. A reinterpretation of peristome structure in *Pseudoditrichum mirabile* Steere & Iwats. (Pseudoditrichaceae). — Bryologist. 87: 314–318.
- Shaw A.J., Anderson L.E. 1988. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution. II. *Tetraphis pellucida* (Tetraphidaceae). — Amer. J. Bot. 75: 1019–1032.
- Shaw A.J., Anderson L.E., Mishler B.D. 1987. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution I. *Diphyscium foliosum* (Diphysciaceae). — Mem. New York Bot. Gard. 45: 55–70.
- Shaw A.J., Anderson L.E., Mishler B.D. 1989a. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution III. *Funaria hygrometrica*, *Bryum pseudocapillare*, and *B. bicolor*. — Syst. Bot. 14: 24–36.
- Shaw A.J., Anderson L.E., Mishler B.D. 1989b. Peristome development in mosses in relation to systematics and evolution IV. Haplolepideae: Ditrichaceae and Dicranaceae. — Bryologist. 92: 314–323.
- Shaw A.J., Szövényi P., Shaw B. 2011. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants. — Am. J. Bot. 98 (3): 352–369.
- Shimamura M., Deguchi H. 2008. Sporophyte anatomy of *Oedipodium griffithianum* (Oedipodiaceae). — In: Bryology in the New Millennium. Institute of Biological Sciences, Kuala Lumpur. P. 319–325.
- Snider J.A. 1975. Sporophyte development in the genus *Archidium*. — J. Hattori Bot. Lab. 39: 85–104.
- Steere W.C., Iwatsuki Z. 1974. *Pseudoditrichum mirabile* gen. et sp. nov. (Musci: Pseudoditrichaceae fam. nov.), a unique moss from Great Bear Lake, Northwest Territories. — Canad. J. Bot. 52: 701–706.
- Stone I.G. 1961. The gametophore and sporophyte of *Mittenia plumula* (Mitt.) Lindb. — Austr. J. Bot. 9: 124–151.
- Taylor E.C. 1962. The Philibert peristome articles. An abridged translation. — Bryologist 65: 175–212.
- Tikhomirov V.N. 1987. Origin of the Angiosperms and “hypnotism of the flower”. — Byull. Mosk. Obshch. Ispyt. Prorody. Otd. Biol. 92 (6): 86–92 (In Russ.).
- Tsubota H., De Luna E., González D., Ignatov M.S., Deguchi H. 2004. Molecular phylogenetic and ordinal relationships based on analyses of a large-scale data set of 600 rbcL sequences of mosses. — Hikobia. 14: 149–170.
- Wenderoth H. 1931. Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von *Polytrichum juniperinum* Willdenow. — Planta. 14: 244–385.
- Wijk R van der. 1932. Morphologie und Anatomie der Moose. — In: Manual of Bryology, Martinus Nijhoff, The Hague. P. 1–40.