

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ORESTOVIA И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В. А. Красилов

*Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток*

До недавнего времени вклад палеоботаники в решение проблемы происхождения высших растений был довольно скромным. Сейчас, однако, изучение древнейших растений идет широким фронтом, и в ближайшие годы можно ожидать решающих результатов.

Новые данные об одном из наиболее загадочных девонских растений — орестовии — заставляют пересмотреть некоторые традиционные представления о предках архегониах.

### Состояние проблемы

Происхождение высших наземных растений — одна из важнейших проблем эволюционной биологии — традиционно обсуждается с позиций сравнительной морфологии и палеоботаники, а в последнее время также и сравнительной цитологии. Предлагаемый вниманию читателя обзор не претендует на полноту, в него вошли главным образом те исследования, которые, по мнению автора, важны для дальнейшего исследования проблемы.

Чередование поколений, со времени его открытия Гофмейстером в 1851 г., стало главной темой в дискуссиях о происхождении высших растений. Общая черта всех архегониах, сосудистых и мохообразных, — гетероморфное, или антитетическое, чередование, при котором одно из поколений — бесполое у сосудистых, половое у мохообразных — берет на себя основные вегетативные функции, а другое, соответственно, редуцировано. У водорослей, предполагаемых предков высших растений, ситуация более сложная. Низшие зеленые водоросли демонстрируют различные стадии эволюции полового размножения. Зигота у них делится мейотически, и диплоидное поколение, таким образом, сводится к одной лишь зиготе. Высшие зеленые водоросли (например, *Ulva*) имеют морфологически одинаковые половое

гаплоидное (гаметофит) и бесполое диплоидное (спорофит) поколения, т. е. чередование у них изоморфное («гомологичное»). Бурые водоросли, которые менее популярны как кандидаты в предки высших растений, но все же не могут быть сброшены со счетов, тоже нередко имеют изоморфное чередование поколений. У некоторых из них (**Fucus**) гаметофит сильно редуцирован, как у сосудистых растений.

Хотя первоначально предками архегониат считали морские водоросли, в последние десятилетия основными претендентами на эту роль были микроскопические зеленые водоросли, способные жить на суше [Vischer, 1953]. Однако цитологические исследования [Pickett-Heaps, 1975] выявили принципиальные различия между ними и архегониатами. Цитологически ближе к высшим растениям пресноводные спиригира и харовые с открытым (не окруженным специальной мембраной) митотическим веретеном. Г. Стеббинс и Г. Хилл [Stebbins, Hill, 1980] полагают, что предки харовых жили на суше — в почве (современные харовые, по этой гипотезе, вторичноводные), и здесь, в условиях сезонного климата, у них развился спорофит (первый шаг — полиплоидизация, затем сдвиг мейоза от зиготы к определенным клеткам слоевища, возможно, тем, которые продуцировали зооспоры).

В эволюционном плане диплоидный спорофит мог, вероятно, возникнуть путем интеркаляции митотических делений зиготы между последовательными гаплоидными фазами. Но это произошло уже на водорослевом уровне. Первые архегониаты должны были унаследовать от водорослевых предков ту или иную схему чередования поколений, но какую именно?

Ф. Боуэр полагал, что у первых наземных чередование поколений было гетероморфным с преобладанием гаметофита, как у мохообразных [Bower, 1908]. Спорофит мог быть очень примитивным — не более чем скопление спорогенных клеток. Далее, интенсификация спорогенной функции, развитие защитных образований типа калиптры и приспособлений, способствовавших рассеиванию спор (ножка, элатеры), вели к усложнению спорофита. Среди печеночников — **Riccia** с предельно упрощенным спорогоном без элатер, погруженным в слоевище, **Corsinia** и **Targionia** со слабодифференцированным спорогоном, имеющим элатеры, иллюстрируют гипотетические стадии эволюции спорофита [Campbell, 1895].

Эволюция архегониат, по этой модели, должна была пройти стадию, когда половое и бесполое поколения были если не в полном смысле изоморфны, то во всяком случае развиты почти в одинаковой степени. Среди ныне живущих растений антоцеротовые, пожалуй, больше других отвечают такой гипотетической стадии. Гаметофит **Anthoceros** похож на гаметофит плаунов и хвощей. Спорогон очень крупный, с 4—5-слойной стенкой, устьицами и колумеллой, периферические клетки которой имеют

Таблица I

1 — стебель с бугорками, внешний вид,  $\times 7$ ; 2 — кортикальный цилиндр изнутри, видны фрагменты проводящей ткани,  $\times 7$ ; 3 — пучок трахеид, СЭМ,  $\times 1200$ ; 4 — трахеида со спиральными утолщениями,  $\times 2000$

Таблица II

1 — пучок трахеид, СЭМ,  $\times 1200$ ; 2 — кольцевые утолщения,  $\times 2000$ ; 3 — сетчатые утолщения,  $\times 2000$ ; 4 — внутренняя полость трахеиды с вдающимися в нее утолщениями,  $\times 2000$ ; 5 — осевой стержень трахеиды (выполнение внутренней полости),  $\times 1000$

Таблица III

1, 2 — скопления спор между слоями кутикулы,  $\times 70$  и  $170$ ; 3 — изолированная спора,  $\times 600$ ; 4, 5 — спиральные трахеиды,  $\times 500$

Таблица IV

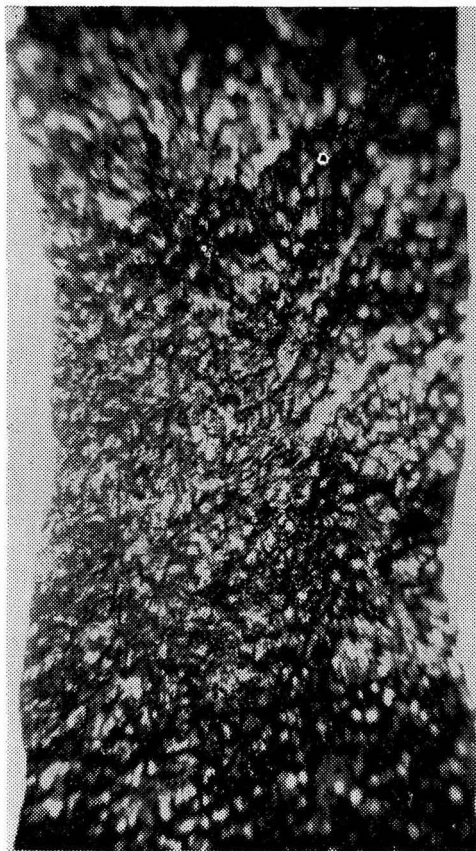
1 — устьице, вид снаружи, СЭМ,  $\times 550$ ; 2 — бугорки, окаймленные складками кутикулы,  $\times 140$ ; 3 — бугорки и кратерные ямки — рубцы геммы?  $\times 140$

Таблица V

1, 2 — устьица, вид изнутри на замыкающие клетки, СЭМ,  $\times 550$ ; 3 — устьице в поперечном срезе,  $\times 1000$ ; 4 — расположение устьиц, вид изнутри,  $\times 100$

Таблица VI

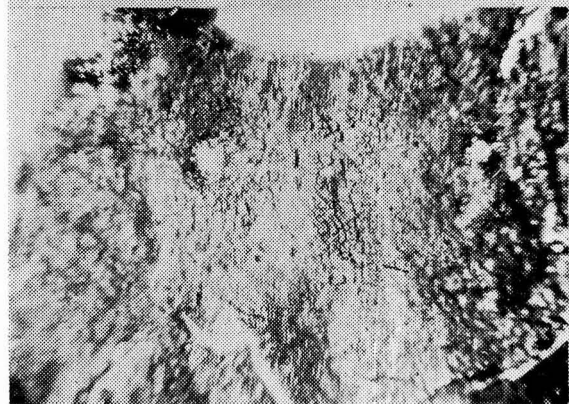
1 — гаусториальные гифы гриба, заполняющие устьичную ямку, СЭМ,  $\times 1000$ ; 2 — зрелая аскострома,  $\times 100$



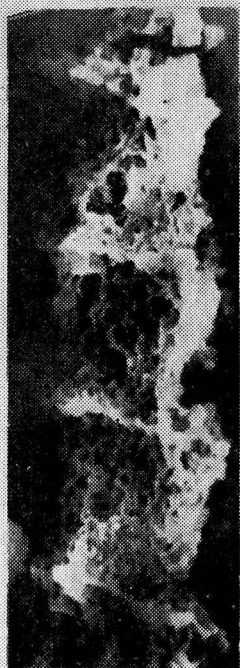
1



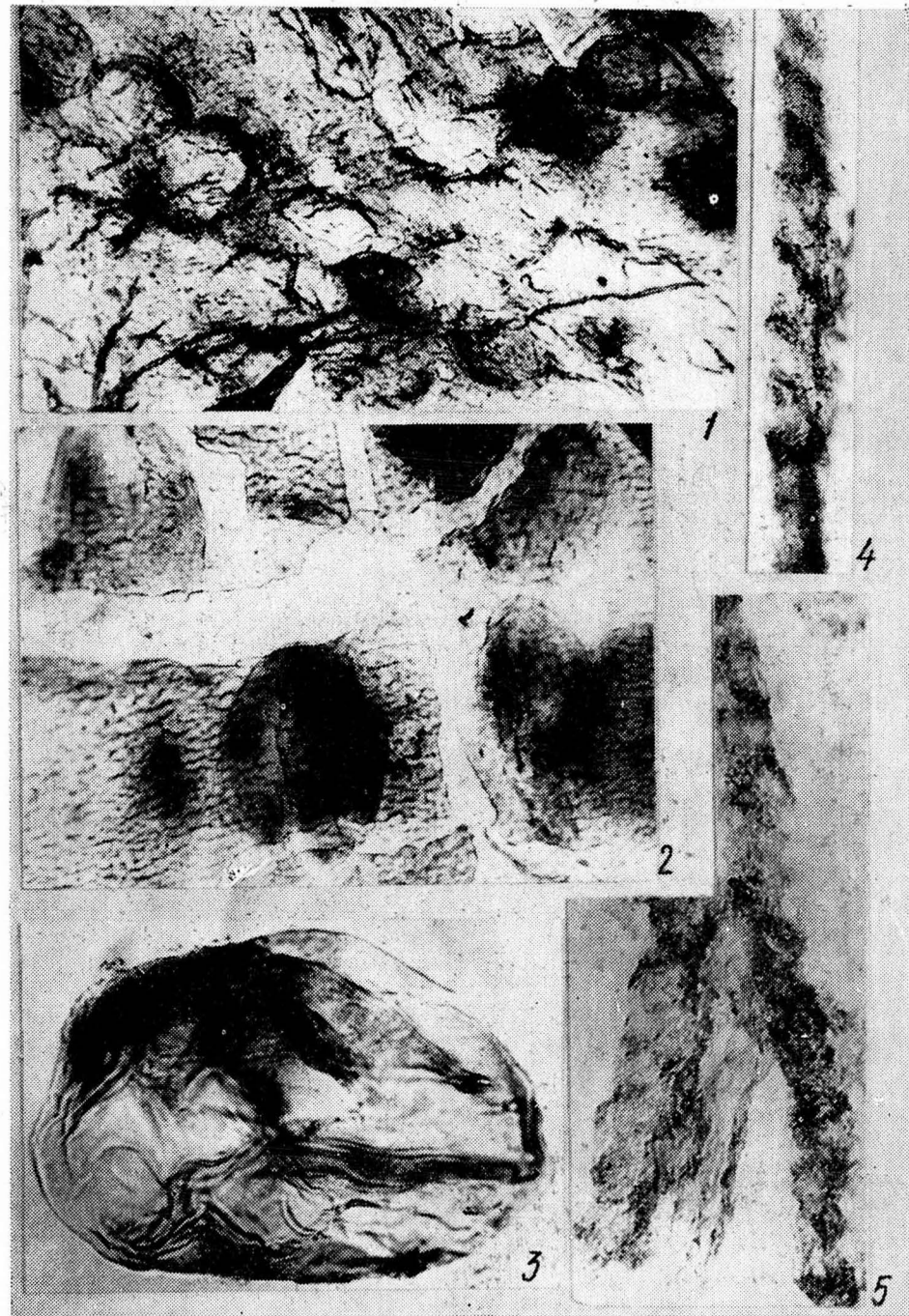
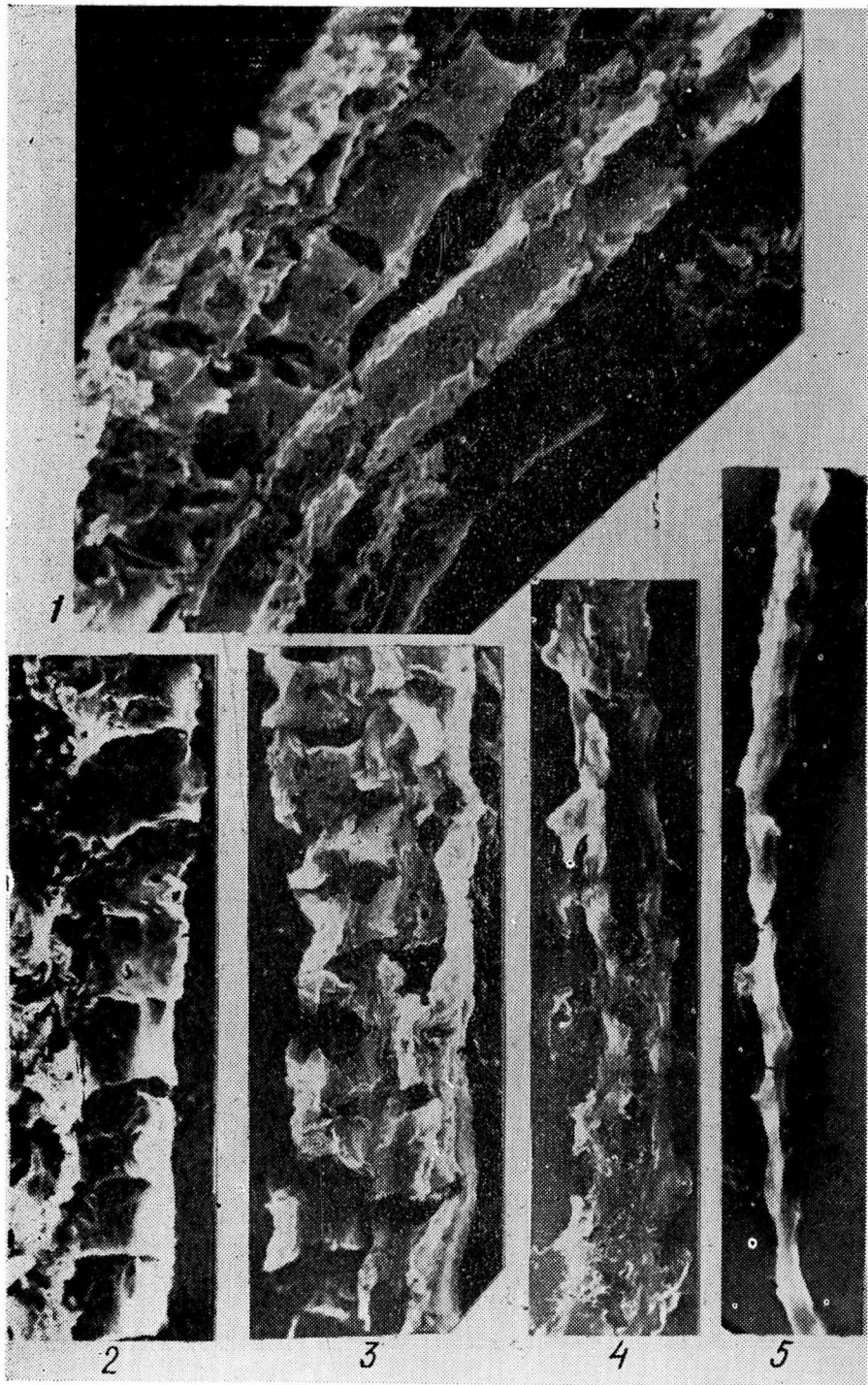
3



2



4



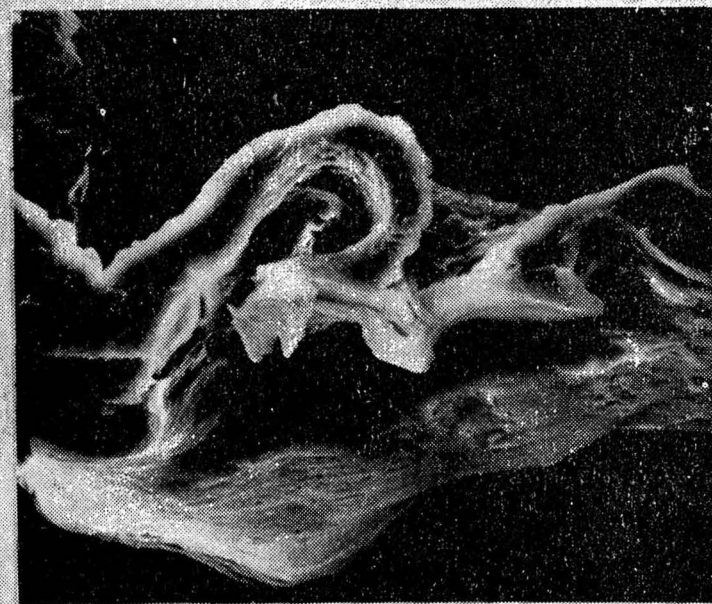
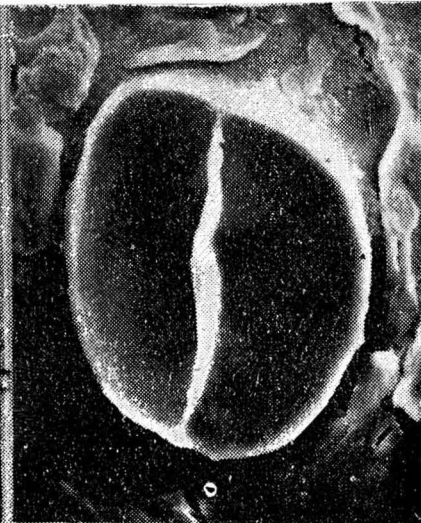
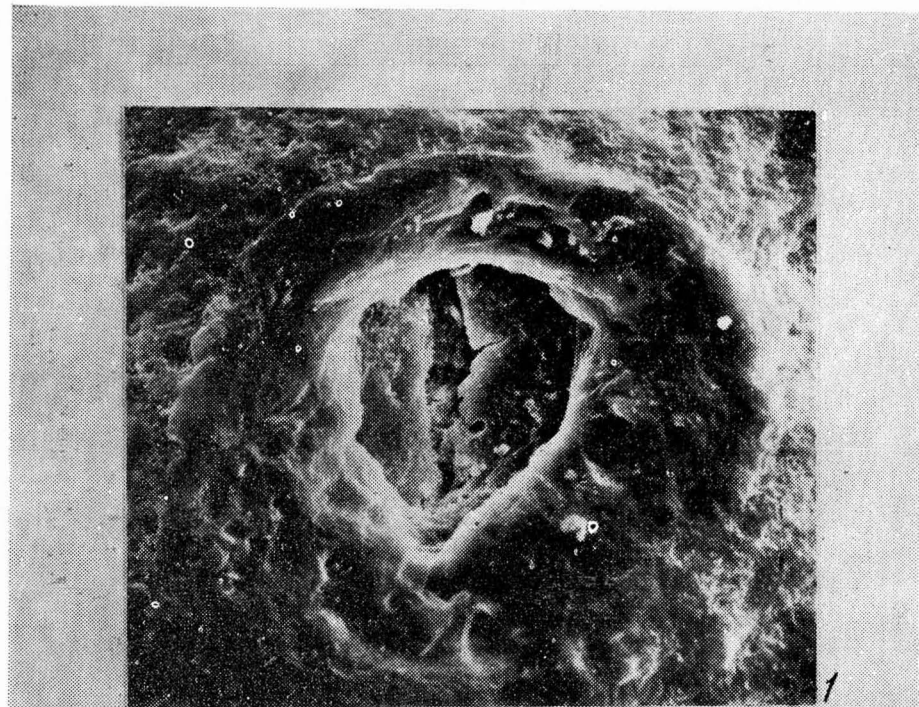
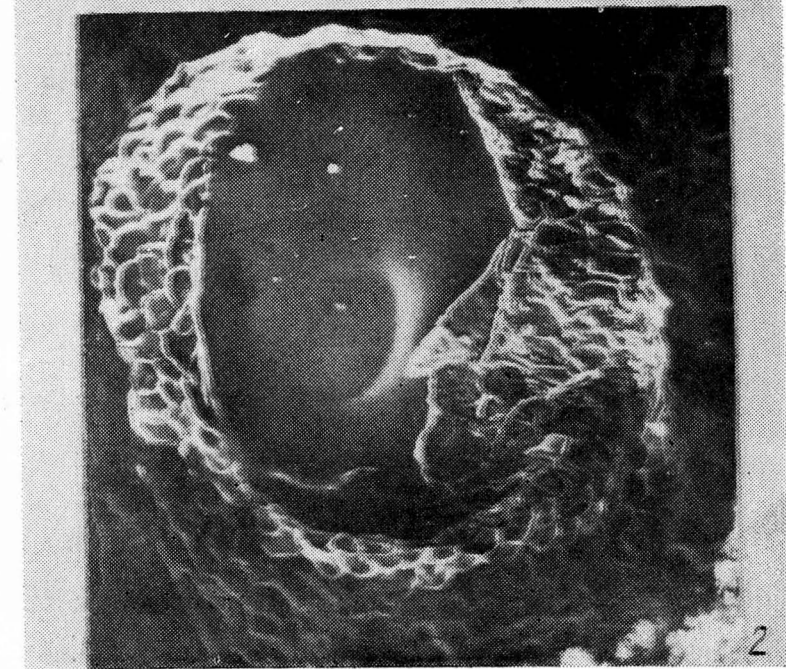
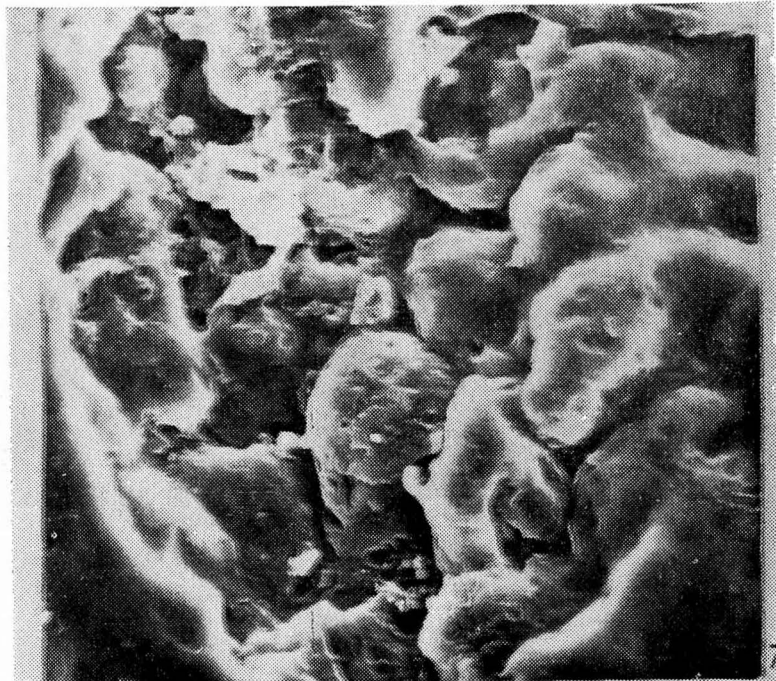


Таблица VI



спиральные утолщения. Дж. Проскауэр [Proskaueг, 1960], открывший клетки с утолщениями, указывает, что они встречаются в виде аномалии у *Megaceros*, причем клетки колумеллы здесь трансформируются в элатеры. У *Dendroceros* утолщенные клетки развиваются не только в колумеле, но и во внутреннем слое стенки спорогона. Они не связаны с элатерами, от которых отличаются характером утолщений, образующих двойную спираль. Дж. Проскауэр считает, что клетки с утолщениями в колумелле — скорее всего атаквистический признак, так как они не несут проводящей функции. У *Dendroceros* проводящая функция, вероятно, лежит на элатерах [Proskaueг, 1960]. Это предположение позволяет увидеть в элатерах прообраз трахеид.

Стоит отметить, что у печеночников *Pallavicinia* и *Symphygyna* в средней жилке слоевища имеется центральный пучок удлиненных клеток с утолщениями, похожих на трахеиды. В длину эти клетки достигают 0,4 мм, окончания у них скошенные или заостренные. В зрелом состоянии они лишены цитоплазмы. На стенках развиваются овальные или продолговатые поры. Такое близкое сходство проводящих элементов *Pallaviciniaceae* с трахеидами следует, вероятно, рассматривать как результат эволюционного параллелизма. Их стенки не лигнифицированы: у многообразных вообще нет лигнина.

Спорогон антоцеротовых развивается настолько мощно, что нетрудно представить себе, как у похожих на них предковых форм он истощал гаметофит и укоренялся в почве. Однако гаметофиты птеридофитов еще сохраняют значительную самостоятельность: многие папоротники имеют долгоживущие автотрофные гаметофиты, которые размножаются вегетативно и не очень нуждаются в спорофите.

Последовательность зеленые водоросли — риччиеподобные печеночники — антоцеротовые — высшие растения принимали многие фитоморфологи, особенно популярна была она среди бриологов. Палеоботаники вклинились в эту модель открытием древнейших сосудистых растений — риниофитов (ранее их называли псилофитами, но реконструкция рода *Psilophyton*, давшего название группе, оказалась неточной, и сейчас выделяют три группы древнейших сосудистых: риниофиты, застерофиллофиты и тримерофиты). Риния, минерализованное ткани которой сохранили клеточную структуру в окаменелом девонском болоте [Kidston, Lang, 1917, 1920], остается и по сей день наиболее детально изученным древним растением. Ее тонкие, вильчато ветвящиеся безлистные оси с терминальными спорангиями снабжены центральным ксилемным пучком из трахеид с лестничными или кольчатыми утолщениями.

Каким образом можно было связать открытие риниофитов с прежними филогенетическими построениями? Оказалось, что древнейшие наземные растения имели значительно более развитый спорофит, чем антоцеротовые. И вместе с тем в строении

спорангия риниофитов и *Anthoceros* много общего. Так не произошли ли мохообразные от риниофитов путем редукции спорофита?

Редукционную гипотезу первым выдвинул С. Кашиар [Kashyap, 1919], и она получила поддержку со стороны такого знатока антоцеротовых, как Дж. Проскауэр. Он полагал, что так называемый тапетум, покрывающий колумеллу риниофита *Hornea* (*Horneophyton*), соответствует слою с утолщенными трахеевидными клетками на колумелле *Dendroceros*. Преобразование риниевого спорофита в антоцеротовый могло произойти благодаря смене апикального роста интеркалярным, как это имеет место в онтогенезе некоторых печеночников [Proskauer, 1960]. Дальнейшую редукционную эволюцию спорофита иллюстрирует *Notothyas*, относительно мелкий (2—3 мм), неполностью раскрывающийся спорогон которого заключен в калиптру. Развитие колумеллы здесь подавлено. *Notothyas* связывает антоцеротовых с другими группами печеночников [Pandé, 1934].

П. Мера и О. Ханду [Mehra, Handoo, 1953] считали происхождение антоцеротовых непосредственно от риниофитов маловероятным. Скорее, эти группы имели общего предка с промежуточными признаками, условно названного анторинией («*Anthorhyniaseae*»). От этого более или менее изоморфного уровня спорофиты могли эволюционировать прогрессивно в сторону сосудистых и регрессивно в сторону мохообразных.

Среди бриологов редукционная модель встретила как признание, так и резкую критику [Зеров, 1966; Schaffner, 1938; Fulford, 1964, 1965]. В более общем плане она укрепляла позиции гипотезы изоморфного чередования поколений у предков архегониат. А. Черч предположил, что предками были крупные высокодифференцированные водоросли с изоморфными поколениями, условно названные *Thalassiophyta* [Church, 1919]. Хотя большинство исследователей отвергало идею талассиофитов, саму гипотезу изоморфных поколений в той или иной форме поддерживали видные фитоморфологи, как В. Циммерман, А. Имс, Ф. Фрич, А. Л. Тахтаджян.

Т. Христенсен пишет в защиту гипотезы изоморфизма, что гетероморфное чередование поколений у водорослей явно вторично, что развитие автотрофного спорофита из паразитирующего на гаметофите противоречит закону Долло (необратимости эволюции) и заключает: «В целом все данные настолько в пользу изоморфного чередования у предков всех архегониат, что интеркалярную гипотезу следует, наконец, полностью оставить» [Christensen, 1954]. Совершенно противоположное мнение высказывают Г. Стеббинс и Г. Хилл: «Гипотеза Черча (изоморфное чередование — В.К.) ... сейчас представляет собой не более чем исторический курьез» [Stebbins, Hill, 1980]. По словам Дж. Шаффнера, представление о развитом спорофите у первичных архегониат «нельзя принимать всерьез» [Schaffner, 1938].

Удивительно, что авторы этих высказываний не видят противоречия между категоричностью их тона и неполнотой наших знаний.

В самом деле, чередование поколений у риниофитов до сих пор не изучено. У псилотовых, которых многие исследователи считают потомками риниофитов, чередование поколений ближе к изоморфному, чем у других современных сосудистых. Интерес к псилотовым резко возрос после открытия риниофитов, их гаметофиты были детально изучены Дж. Холловеем и затем Д. Бирхорстом. Гаметофиты этих растений подземные (могут развиваться в скоплениях гумуса в трещинах стволов древовидных папоротников и других растений). У *Psilotum nudum* они достигают в длину 15 мм при толщине до 2 мм, нередко уплощены, ветвятся нерегулярно, равно- или неравнодихотомически, иногда трихотомически. Поверхностные клетки с грибными гифами сильно кутинизированы. Случается, что от гаметофита остается только кутикулярный чехол с гаметаггиями, которые покрывают его сплошь или расположены довольно редко. Проводящий пучок из нескольких лестнично-сетчатых трахейд с обкладкой из удлинённых тонкостенных клеток развивается только у крупных гаметофитов толщиной более 1 мм. Высказывалось предположение, что проводящий пучок возник вследствие полиплоидизации, но Бирхорст не обнаружил связи между васкуляризацией гаметофитов и числом хромосом [Bierhorst, 1953]. Молодой спорофит, еще не прорвавший калиптру, выглядит как полусферическое вздутие на поверхности гаметофита. После отделения спорофита его гаусториальная ножка остается на гаметофите. Дж. Холлвей обратил внимание на сходство гаусториальных выростов ножки спорофита у псилотовых и антоцеротовых, считая последних возможными предками архегониат. Он отметил также, что первичный ризом спорофита псилотовых выглядит как гаметофит и высказал предположение, что у ринии гаметофит был подземным [Holloway, 1921]. Любопытно, что тонкие ризомеры, подобно тонким гаметофитам, не имеют проводящего пучка [Bierhorst, 1954]. Как гаметофиты, так и спорофиты продуцируют геммы.

Возможно, отталкиваясь от идей Холловея, Г. Меркер предположил, что ризомеры ринии — это ее гаметофиты [Merker, 1958 и последующие работы]. Д. Пант выдвинул еще более смелую гипотезу: меньший из двух видов риний — *R. gwynnevaughanii* — это васкуляризованный гаметофит более крупной *R. major*. Он интерпретировал некоторые структуры, принимаемые за устья и «адвентивные побеги» — как развивающиеся спорофиты [Pant, 1962]. И. Лемуань [Lemoigne, 1971 и более ранние работы] независимо пришел к аналогичным выводам. Однако и ему удалось получить лишь срезы предполагаемых архегониев. Никто не видел столь характерной для гаметофитов псилотовых

розетки из четырех клеток шейки архегония в плане, и это, конечно, внушало некоторое недоверие к реконструкциям Панта и Лемуаня. К тому же Д. Эдвардс недавно описала спорангии в органической связи со стеблями *R. gwynnevaughanii* [Edwards, 1980]. Гипотезе изоморфных поколений был нанесен чувствительный удар. И наконец, супруги Реми обнаружили в риниевых слоях структуры, похожие на гаметофиты мохообразных [W. Remy, R. Remy, 1980].

Далее, следует вспомнить и о существовании проблематичных наземных растений, более примитивных и (или) более древних, чем типичные девонские риниофиты. *Cooksonia* — самый древний риниофит — известен из верхнесилурийских отложений [Edwards, Feehan, 1980]. Из кембрия, ордовика и силура описаны недостаточно изученные *Aldanophyton*, *Saxonia*, *Krejciella*, *Baragwanathia* и другие роды с признаками плауновидных. Все они нуждаются в ревизии. В ордовике и нижнем силуре достаточно обычны споры, обрывки кутикулы и трахеидоподобные клетки [Gray, Voucot, 1977]. Последние могут принадлежать водорослям, однако недавние исследования К. Никласа и Л. Пратта выявили присутствие компонентов лигнина в раннесилурийских трахеидоподобных трубочках [Niklas, Pratt, 1980]. Соответственно, предположение о прериниевом эволюционном уровне неvascularизованных растений со спорангиями становится маловероятным.

Пожалуй, ключевое положение в вопросе о переходе от водорослей к архегониатам занимают водорослеподобные кутинизированные растения *Protosalvinia*, *Spongiophyton* и *Orestovia*. Ни у одного из них до сих пор не было обнаружено проводящей ткани. *Protosalvinia* имеет двулопастные «слоевища» со спорогенной тканью в выемке между лопастями. До сих пор не было никаких данных о характере спороношения оrestовии.

### *Orestovia devonica* Ergolskaya

Табл. I—VI

Из всех девонских «таллоидных» растений с толстой кутикулой *Orestovia* была, вероятно, самым многочисленным. В Кузнецком бассейне фитолеймы этого растения — спрессованные стебли, покрытые бугорками, — образуют угольные пласты, протягивающиеся более чем на 100 км вдоль долины р. Барзас. Эти своеобразные кутикуловые угли были названы «барзасской рожкой».

Фитолеймы оrestовии первым обнаружил М. Д. Залесский в 1931 г. Он сравнивал их с бурой водорослью *Himanthalia*. Поскольку Залесский не опубликовал ни описания, ни изображений открытого им растения, автором рода по праву признана З. В. Ергольская. Изучая петрографию углей Кузнецкого бассейна, она попутно, но на достаточно высоком для своего времени уровне описала оrestовию (название дано в честь геолога

В. А. Орестова), отметив поры в кутикуле, сходные с устьицами высших растений [Ергольская, 1936]. Кроме того, в шлифах угля (но не в самих фитолеймах) Ергольская обнаружила пучки кольчатых и лестничных трахеид.

Все это заставило Ергольскую усомниться в водорослевой природе фитолейм и поддержать высказанное ранее А. Н. Криштофовичем [1933] предположение об их принадлежности примитивным архегониатам. Точка зрения Криштофовича и Ергольской отражена в отечественном справочнике «Основы палеонтологии» [Ананьев, Санкевич, 1963]. Однако известный немецкий палеоботаник Р. Крейзель, переизучивший оrestовию совместно с Б. Венкатачала, отнес ее вместе с морфологически близкими девонскими растениями к водорослям (*Spongiophytaceae*). Р. Крейзель и Б. Венкатачала отвергли интерпретацию крупных пор в кутикуле как устьиц. Они обнаружили также сетчатые «органы» неясной природы [Kräusel, Venkatachala, 1966].

Н. С. Снигиревская [1971] изучала оrestовию в палеоботанической лаборатории Ботанического института АН СССР с помощью сканирующего электронного микроскопа. Она не обнаружила устьиц, подтвердила существование «сетчатых органов» и полностью согласилась с Р. Крейзелем и Б. Венкатачалой в отношении принадлежности оrestовии к водорослям. Это мнение в последние годы прочно утвердилось в мировой палеоботанической литературе. Американские палеоботаники, активно исследующие проблему происхождения высших растений, относят оrestовию вместе с другими «таллоидными» родами к бурым водорослям [Banks, 1975] или водорослям неизвестного систематического положения, напоминающим бурых [Niklas, Phillips, 1976]. Известный английский исследователь У. Чалонер, включивший ее в таксономически обособленную группу «таллоидных несосудистых наземных растений» [Chaloner et al., 1974; Chaloner, Sheerin, 1979]. Биохимические исследования, проведенные им совместно с К. Никласом, как будто подтвердили такую интерпретацию, так как не были обнаружены соединения, ассоциирующие с лигнином [Niklas, Chaloner, 1976].

Я располагал небольшим штучком барзасского угля, любезно предоставленным мне палинологом О. В. Шугаевской. Уголь целиком состоит из спрессованных фитолейм, которых в нем насчитывается несколько сотен. После первой неудачной попытки мацерации они несколько лет сохранялись в формалине. Затем я предпринял новую попытку, поместив фитолеймы на 2 нед в смесь азотной кислоты и бертолетовой соли. После такого длительного окисления и обработки щелочью удалось просветлить и расщепить фитолеймы, вскрыв внутреннюю поверхность кортикального цилиндра. На ней сохранились участки проводящей ткани, из которой были выделены трахеиды. Бугорки и поры можно было теперь рассмотреть как снаружи, так и из-

нутри. Были изготовлены препараты для световой и электронной микроскопии. Результаты этих исследований изложены ниже.

Средняя ширина фитолейм около 10 мм. Они почти плоские, густо покрыты бугорками с обеих сторон. Одинаковая частота бугорков и других структур по всей фитолейме может указывать на радиально-симметричное строение стебля до сжатия (у плоского слоевища можно было бы ожидать преимущественной концентрации бугорков и устьиц на нижней или верхней стороне). Стебли, не имевшие механической ткани, вероятно, легко сплюсывались.

Кутикула стебля оказалась трехслойной. Эта необычная черта была прослежена на многих экземплярах и может считаться достоверно установленной. Наружная и средняя кутикулы толстые, почти гладкие, но местами различимы очертания удлиненных четырехугольных или веретеновидных клеток, расположенных продольными рядами. Продольные стенки клеток ребристые. Средние размеры  $105-150 \times 60-70$  мкм. Внутренняя кутикула относительно тонкая, гладкая или шероховатая, с едва заметными очертаниями клеток. Все кутикулы пронизаны тонкими порами, различимыми в СЭМ. В районе бугорка один или два кутикулярных слоя могут быть прерваны.

Бугорки разнообразной формы — конические, шиповидные, куполовидные, полусферические или сильно уплощенные — окружены концентрическими складками кутикулы. Средний диаметр 186 мкм. Некоторые бугорки резко очерчены глубокой кольцевой бороздой и на отдельных участках замещены углублениями, имеющими форму кратера. Эти особенности бугорков наводят на мысль, что они (может быть, частично) представляют собой развивающиеся геммы, которые отделялись от стебля, оставляя кратерные рубцы. Это предположение нуждается в проверке.

Мои наблюдения подтверждают предложенную З. В. Ергольской интерпретацию крупных пор как устьиц. Эти образования были изучены как в плане, так и в поперечных срезах. На поверхности стебля они едва различимы, зато в просветленной фитолейме и особенно на внутренней стороне прекрасно видны благодаря кутинизированному и хорошо сохраняющемуся замыкающим клеткам. Чтобы найти отверстия устьичной ямки на поверхности, нередко приходилось сначала фиксировать положение устьица на внутренней стороне кутикулы. Устьичная ямка эллиптическая, со слегка приподнятыми и утолщенными краями, размеры около  $70 \times 64$  мкм. Бугорки нередко группируются кольцом на некотором расстоянии от устьичной ямки, что может указывать на подавление их развития морфогеном, распространяющимся вокруг устьица. Расположены устьичные аппараты равномерно по всей поверхности, ориентированы продольно. Замыкающие клетки бобовидные, длиной около 145 мкм. Апертура обычно сомкнута. Кутикула, выстилающая апертуру, глубоко вдается в виде внутреннего гребня в подустыичную по-

лость. Очень крупные размеры и несколько необычный характер кутинизации устьиц орестовии могут указывать на их функционирование в качестве гидатод. У злаков и других растений часто встречаются устьица, преобразованные в гидатоды. Однако у таких устьиц апертура постоянно открыта.

Проводящая ткань, как уже говорилось, сохранилась полосками на внутренней стороне кутикулярного цилиндра. Характер материала не позволяет решить, составляла ли эта ткань клетчатый цилиндр или центральный пучок. Проводящие элементы — трахеиды, длина которых превышает 1 мм. Наиболее обычны трахеиды со спиральными утолщениями, реже встречаются кольчатые и сетчатые утолщения. У некоторых трахеид тонкие сетчатые утолщения наложены на более грубую спираль.

Многие трахеиды имеют внутренний стержень из устойчивого при мацерации кислотами материала. И на изолированных стержнях видны спиральные утолщения. Я полагаю, что стержни образованы смолоподобным веществом, заполняющим проводящие элементы и превращающим их в механическую ткань.

Я, как и другие палеоботаники, изучавшие орестовию, не нашел никаких образований, сопоставимых со спорангиями. Однако у нескольких экземпляров обнаружены скопления спор внутри кутикулярного цилиндра — между слоями кутикулы. Эти споры сильно деформированы. Лучше сохранившиеся споры того же типа сняты с поверхности кутикулы. Они крупные,  $150-190$  мкм в диаметре, контур округло-треугольный, с широкой каймой, более или менее отчетливо ограниченной от эллиптического центрального тела. Апертурные гребни прямые или слегка извилистые, доходят до экватора. Контактные плоскости гладкие или шероховатые, дистальная стенка бугорчатая. На кутикуле были найдены также шиповатые споры, но они, вероятно, принадлежат другому растению.

Скопления спор между слоями кутикулы пока трудно интерпретировать. Сопоставление с другим девонским «таллоидным» родом *Protosalvinia* подсказывает, что у орестовии под эпидермисом могли располагаться участки спорогенной ткани, не оформленные в спорангии. Споры орестовии и протосальвинии одного типа. Все же вопрос о природе спороношения у орестовии остается открытым.

Так называемые «сетчатые органы», нередко упоминаемые в описаниях орестовии, по-видимому, представляют собой псевдопаренхимные аскостромы нерадиального строения, сопоставимые с тириотециями грибов из семейства *Hemisphaeriaceae* (порядок *Hemisphaeriales*). Они будут подробно описаны в другой статье.

Завершая описание орестовии, еще раз отмечу, что развитие проводящей ткани, тройной кутикулы и устьиц установлено достоверно, геммы и спорогенные клетки, не обособленные в спорангий, проблематичны и нуждаются в дальнейшем исследовании.

## Выводы

Основной вывод заключается в том, что орестовия — не водоросль, как полагали многие исследователи, а водорослеподобное сосудистое растение с хорошо развитой проводящей тканью. Если моя интерпретация спороношения верна, то развитие вегетативного тела спорофита опережало дифференциацию спорангиев (а не наоборот, как предполагает гипотеза прериниофитов).

Новая трактовка орестовии может свидетельствовать о колонизации суши высокодифференцированными водорослями, близкими к бурым, у которых чередование поколений было гетероморфным, с преобладанием спорофита. Гаметофиты могли быть очень эфемерными. В силуре или еще в ордовике растения, подобные орестовии, могли возникнуть во время обширных оледенений, в условиях частых трансгрессий и регрессий, вызванных гляциозвстатическими колебаниями уровня Мирового океана. Такие условия могли способствовать выработке у некоторых водорослей приспособлений, помогающих пережить периодическое осушение шельфа.

Предположение Стеббинса и Хилла о происхождении архегониат от почвенных водорослей маловероятно хотя бы по той причине, что без высших растений не было и почвы. Лишь после колонизации околоводных пространств относительно крупными спорофитами стало возможным появление многочисленных почвенных грибов и водорослей, симбиоз с которыми был, вероятно, важным фактором прогрессивного развития гаметофитов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ананьев А. Р., Санкевич М. А. Psilopsida. — В кн.: Основы палеонтолог. М.: Госгеолтехиздат, 1963, с. 325—343.
- Ергольская З. В. Петрографическое изучение барзасских углей. — Тр. ЦНИГРИ, 1936, вып. 70, с. 5—54.
- Зеров Д. К. Вопросы филогении печеночников (Hepaticopsida). — Бот. ж., 1966, т. 51, № 1, с. 3—14.
- Криштофович А. Н. Новые данные о древнейшей девонской флоре. — Природа, 1933, № 2, с. 65—68.
- Снегиревская Н. С. Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. — Бот. ж., 1971, т. 56, № 4, с. 549—558.
- Banks H. P. Early vascular land plants: proof and conjecture. — Bioscience, 1975, vol. 25, p. 730—737.
- Bierhorst D. W. Structure and development of the gametophyte of *Psilotum nudum*. — Amer. J. Bot., 1953, vol. 40, N 9, p. 649—658.
- Bierhorst D. W. The subterranean sporophytic axes of *Psilotum nudum*. — Ibid., 1954, vol. 41, p. 733—743.
- Bower F. O. The origin of flora. London: Macmillan, 1908.
- Campbell D. H. The structure and development of mosses and ferns. N. Y., 1895.
- Chaloner W. G., Sheerin A. Devonian macrofloras: The Devonian system. — Spec. Papers in Paleont., 1979, vol. 23, p. 145—161.
- Chaloner W. G., Mensah M. K., Grane M. D. Non-vascular land plants from the Devonian of Ghana. — Palaeontology, 1974, vol. 17, p. 925—947.

- Christensen T. Some considerations on the phylogeny of the Bryophyta. — Bot. Tidsskr., 1954, vol. 51, p. 53—55.
- Church A. H. Thalassiphyta and the subaerial migration. — Oxford Bot. Mem., 1919, N 3, p. 1—19.
- Edwards D. Evidence for the sporophytic status of the Lower Devonian plant *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston and Lang. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1980, vol. 29, N 3—4, p. 177—188.
- Edwards D., Feehan J. Records of *Cooksonia*-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland. — Nature, 1980, vol. 287, p. 41—42.
- Fulford M. Contemporary thought in plant morphology: Hepaticae and Anthocerotae. — Phytomorphology, 1964, vol. 14, N 1, p. 103—119.
- Fulford M. Evolutionary trends and convergence in Hepaticae. — The Bryologist, 1965, vol. 68, N 1, p. 1—31.
- Gray J., Boucot A. J. Early vascular plants: proof and conjecture. — Lethaia, 1977, vol. 10, p. 145—176.
- Holloway J. E. Further studies on the prothallus, embryo and young sporophyte of *Tmesipteris*. — Trans. Proc. New Zeal. Inst., 1921, vol. 53, p. 386—422.
- Kashyap S. R. The relationships of liverworts, especially in the light of some recently discovered Himalayan forms. — Proc. Asiatic Soc. Bengal. N. ser., 1919, vol. 15, p. 152—166.
- Kidston R., Lang W. H. Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. I, II. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1917, vol. 51, p. 761—784; 1920, vol. 52, p. 603—627.
- Kräusel R., Venkatachala B. S. Devonische Spongiophytaceen aus Ost- und West Asien. — Senckenberg. Lethaea, 1966, Bd 47, S. 215—251.
- Lemoigne Y. Observations nouvelles sur les psilophytales du dévonien et leurs incidences en morphologie comparée et en systématique. — Sud. Univ. Babes-Bolyai. Ser. biol., 1971, t. 16, N 2, p. 81—83.
- Lowry B. L. D., Hébert Ch. The origin of land plants: a new look at an old problem. — Taxon, 1980, vol. 29, N 2—3, p. 183—197.
- Mehra P. N., Handoo O. N. Morphology of *Anthoceros erectus* and *A. himalayensis* and the phylogeny of the Anthocerotales. — Bot. Gaz., 1953, vol. 114, N 4, p. 371—382.
- Merker H. Zum fehlenden Gliede der Rhynien flora. — Bot. Notis., 1958, vol. 3, p. 608—618.
- Niklas K. J., Chaloner W. G. Chemotaxonomy of some problematic Palaeozoic plants. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1976, vol. 22, p. 81—104.
- Niklas K. J., Phillips T. L. Morphology of *Protosalvinia* from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky. — Amer. J. Bot., 1976, v. 63, p. 9—29.
- Niklas K. J., Pratt L. M. Evidence for lignin-like constituents in Early Silurian (Llandoveryan) plant fossils. — Science, 1980, vol. 209, p. 396—397.
- Pandé S. K. On the morphology of *Notothylas levieri* Schiffner. — Proc. Ind. Acad. Sci. Ser. B, 1934, vol. 1, N 5, p. 205—217.
- Pant D. D. The gametophyte of the Psilophytales. — Proc. Summer School Bot. Darjeeling, 1962, p. 226—301.
- Pickett-Heaps J. D. Aspects of spindle evolution. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1975, vol. 253, p. 352—362.
- Proskauer J. Studies on Anthocerotales. 6. — Phytomorphology, 1960, vol. 10, N 1, p. 1—19.
- Remy W., Remy R. Devonian gametophytes with anatomically preserved gametangia. — Science, 1980, vol. 208, N 4441, p. 295—296.
- Schaffner J. H. The natural orders of the true mosses. — The Bryologist, 1938, vol. 6, N 3, p. 57—65.
- Stebbins G. L., Hill G. J. C. Did multicellular plants invade the land? — Amer. Natur., 1980, vol. 115, N 3, p. 342—353.
- Vischer W. Über primitivste Landpflanzen. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1953, Bd 63, S. 169—193.