

В выпуске публикуются доклады, прочитанные на 39-х Комаровских чтениях 25 декабря 1985 г.

Освещена новая группа ископаемых растений — бителариевых, по внешнему виду напоминающих высокоорганизованные водоросли, но по репродуктивным органам сходных с мохообразными — одной из основных ветвей эволюционного древа растений.

Дается обзор сосудистых растений бассейна р. Рудная в Приморском крае, указан перечень редких, приуроченных главным образом к известнякам, видов, и ставятся вопросы их охраны.

Приводятся сведения по видовому составу двух высокогорных конкретных флор. Выявлены специфические черты каждой из флор, обусловленные историческими процессами их формирования и орографией.

Рассматривается влияние вулканических пеплопадов на растительность и приводятся примеры этого влияния.

Сообщаются результаты изучения сферопсидальных грибов юга советского Дальнего Востока и приводятся сведения о консортивных связях и приуроченности их к субстратам и жизненным формам растений.

Сборник предназначен для ботаников, работников сельского хозяйства, преподавателей и студентов природоведческих факультетов вузов.

Издано по решению Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственный редактор канд. биол. наук В. Ю. Баркалов

БИТЕЛЯРИЕВЫЕ И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ
МОХООБРАЗНЫХ

В. А. КРАСИЛОВ, А. А. ИЩЕНКО, М. Г. РАСКАТОВА

*Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, Владивосток
Институт геологических наук АН УССР, Киев
Воронежский государственный университет*

В исследованиях, посвященных проблеме происхождения высших растений, особое место занимают так называемые кутинизированные водорослеподобные формы, расцвет которых приходится на середину девонского периода (т. е. несколько позднее появления риниофитов и немногим ранее первых находок мохообразных в отложениях верхнего девона), но значительное морфологическое разнообразие свидетельствует о длительном периоде предшествующей дифференциации. Для этих таллоидных форм характерна очень прочная, устойчивая при мацерации кислотами, покровная ткань. Сохраняющаяся в ископаемом состоянии пленка внешне и по реакции на кислоты и щелочи — обычные агенты мацерации, применяемые в палеоботанике, — похожа на кутикулу высших растений, хотя и нет уверенности в том, что она соответствует кутикуле химически. По крайней мере некоторые растения из этой группы продуцировали устойчивые к окислению споры. Было показано также развитие у водорослеподобных орестовий проводящей системы из трахеидоподных клеток с утолщениями [Красилов, 1982]. В силу этого было высказано предположение о возможной близости кутинизированных водорослеподобных форм предкам высших растений.

Т. А. Ищенко и А. А. Ищенко [1981] описали новое среднедевонское растение *Bitelaria*, которое они считали представителем особого порядка высокоорганизованных водорослей — *Bitelariales*. Изучив большое количество фитолем из кернов скважин, они смогли составить представление об облике бителярии. Это было растение высотой 35—40 см с вертикально растущим цилиндрическим стеблем диаметром 7—10 мм. У верхушки стебель вильчато ветвился и, кроме того, нес тонкие вильчатые выросты длиной 2—3 мм. Эти выросты описаны как

однослойные, тогда как стебель состоял из тканей двух типов (отсюда название) — внутренней паренхимной и внешней из удлиненных клеток, образующей сплошной слой или отдельные полосы (по первоначальной интерпретации, разорванной на полосы), в промежутках между которыми выступает паренхимная ткань.

У бителярии обнаружены образования, возможно связанные с размножением. Это, во-первых, бугорки на поверхности стебля, имеющие в ряде случаев наружное отверстие в виде кратера, и, во-вторых, более крупные булавовидные выросты. Сопоставляя их с органами размножения водорослей, А. А. Ищенко описала первые как концептакулоподобные, вторые как нематеециподобные образования. В тех и других были замечены мелкие тельца, которые оставались неизученными.

Дополнительное изучение бителярий, проведенное в Биологическом институте ДВО АН СССР, выявило некоторые новые особенности и показало, что в филогенетическом плане они даже более интересны, чем представлялись вначале. Дополнительные сведения относятся как к тканям стебля, так и к предполагаемым органам размножения.

1. Ткани стебля. Отпрепарированный стебель бителярии выглядит, как полый цилиндр. На внутренней поверхности в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) очень четко видны толстостенные более или менее изодиаметрические клетки паренхимной ткани. Их антиклинальные стенки выступают в виде ребер. По всей поверхности разбросаны поры, вокруг которых клетки расположены циклически. Эти поры напоминают устьица высших растений и, вероятно, гомологичны или во всяком случае аналогичны им функционально. В одних случаях видны две клетки, аналогичные замыкающим, в других они не выделяются среди остальных околопоровых клеток. Наблюдается также развитие на месте пор или безотносительно к ним полостей неправильной формы.

Прозенхимная ткань из таблитчатых клеток, расположенных продольными рядами, сопоставленная в первоописании с меристодермой водорослей, чаще всего расчленена на полосы примерно равной ширины. Регулярное расположение полос противоречит предположению о том, что они образовались в результате случайных разрывов ткани. Скорее мы имеем дело с естественным разветвлением прозенхимной ткани, образующей некое подобие жилки (табл. VII).

Это подтверждается, во-первых, развитием кутикулоподобной пленки в промежутках между «жилками». В СЭМ промежутки выглядят снаружи бесструктурными, здесь видны лишь отдельные мелкие бугорки (табл. III), очертания клеток неразличимы, что резко контрастирует с очень отчетливо выступающими клеточными стенками на внутренней поверхности корового цилиндра (в случае разрывов покровной ткани обнажающих внутреннюю паренхимную ткань, эта последняя не имела бы

кутикулы и снаружи были бы видны те же клетки, что и изнутри). Во-вторых, промежутки пересечены параллельными друг другу рядами удлиненных таблитчатых клеток, образующих анастомозы между полосами прозенхимной ткани (табл. I, V). Механически трудно представить себе возникновение таких правильных анастомозов при разрывах покровной ткани. Таким образом, мы приходим к выводу, что прозенхимные клетки в средней и верхней частях стебля действительно образуют жилки среди покрытой кутикулой паренхимной ткани. При этом клетки жилок, в свою очередь, дифференцированы на плоские таблитчатые, выполняющие покровную функцию, и трубчатые, напоминающие гидроиды мхов. Длину трубчатых клеток установить трудно, так как в препаратах они обычно разбиты на короткие сегменты. Эти клетки расположены двурядными или многорядными, реже однорядными пучками в пределах жилки, на концах заострены или скошены (табл. III). На сколах предполагаемых гидроидов видны внутренние утолщения стенки, однако они, насколько можно судить, не образуют правильного рисунка. В отдельных случаях на внешних стенках трубчатых клеток наблюдались тонкие поры (табл. I).

2. Булавовидные выросты. Интерпретация этих образований, первоначально сопоставленных с нематеециями водорослей, существенно изменилась. Они выглядят различно, вероятно, в зависимости от степени зрелости. В одних случаях булавовидный орган целиком покрыт выростами прозенхимной ткани, в других она оказывается прорванной на верхушке и расчлененной на лопасти. Наблюдения в СЭМ показали, что внутри булавовидных структур имеется колонка стерильной ткани. Она хорошо сохраняется и отчетливо видна даже при небольших увеличениях (табл. II, III, IV). Колонка состоит из ядра, сложенного паренхимной тканью и покрытого слоем удлиненных клеток (ядро обнажено в тех случаях, когда покровный слой отмацерирован). В этом слое содержатся отдельные клетки и пучки клеток со спиральными утолщениями, напоминающие трахеиды и сопоставимые также с элатерами печеночников (табл. IV). Пространство между колонкой и стенкой булавовидного органа занято крупными изодиаметрическими клетками с признаками тетрадной организации и намечающейся бугорчатой скульптурой стенок (табл. I). Напрашивается предположение, что это спорогенная ткань. Нам, однако, не удалось проследить промежуточные стадии развития предполагаемых спорцитов в зрелые споры, которые были обнаружены лишь в раскрывшихся булавовидных органах, и, следовательно, наша интерпретация нуждается в дальнейших подтверждениях.

Зрелые булавовидные органы вскрывались разрывами покровной ткани на верхушке или вдоль боковых стенок. В их внутренней полости постоянно встречаются споры, частично, может быть, заносные. Значительные скопления, впрочем, обра-

зуют споры лишь одного типа, тетраэдрально-сферические, пати-натные, мелкие, диаметром около 25 мкм, с толстым сетчатым периспорием (табл. VI). Трiletный знак отчетливый, с прямыми неокаймленными лучами, достигающими экватора. Проксимальная сторона скульптирована коническими бугорками, сливающимися в неясно сетчатый узор. Дистальная скульптура более массивная, отчетливо сетчатая, с гексагональными ячейками, стенки которых образованы в одних случаях рядами частично слившихся, но еще достаточно обособленных бугорков и низких конусов, в других — неровными гребнями из слившихся тупых и заостренных, неравной величины конусов, игловидно выступающих в углах сетки (табл. VI). Изменчивость структуры, возможно, связана с различной степенью зрелости спор. Среди форм-родов по дисперсным спорам они сопоставимы с *Archaeozonotriletes perlatus* Naum. из верхнего девона Воронежской области, а также с *Chelinospora concinna* Allen, имеющими аналогичное строение. Они сходны также с позднедевонскими *Lophotriletes* Naum. и *Acanthotriletes* Naum., но споры последней группы не патинатные.

Принадлежность описываемых спор бителярии еще нуждается в более строгих доказательствах, хотя их большие скопления в булавовидных органах, разная степень зрелости и частая встречаемость тетрад свидетельствует в пользу такого предположения. Скорее всего мы имеем дело с невысыпавшимися спорами, продуцируемыми булавовидными органами.

3. Куполовидные и кратерные структуры. Мы можем лишь подтвердить первоначальное представление о том, что куполовидные органы развиваются в промежутках между полосами прозенхимной ткани («жилками»), закладываются субэпидермально и по ходу развития проходят стадии бугорка со сплошной внешней стенкой, бугорка с трещиной на верхушке и купола с кратерным отверстием. В полости под кратером видны сферические или булавовидные гладкостенные образования (табл. VIII).

При первоописании бителяриевые были отнесены к высокоорганизованным водорослям — бурым или красным. По габитусу наиболее сходны высшие красные водоросли, например *Laugencia Lamour* из порядка *Ceramiales*. Сем. *Delesseriaceae* из того же порядка характеризуется развитием анастомозирующих жилок. Бугорки бителярии можно сравнить с тетраспорангиями и цистокарпиями этих водорослей. Однако их внутреннее строение оказывается более сложным.

Совершенно ясно, что для понимания природы этих растений решающее значение имеют булавовидные органы, для которых накоплено уже довольно много наблюдений — многослойный покров, внутренняя колонка, группы клеток с кольчатыми утолщениями, предполагаемая спорогенная ткань, — позволяющих сопоставить их со спорофитами антоцеротовых. Как известно,

в этой группе мохообразных спорофит развивается внутри покрова («перихеция»), образованного гаметофитной тканью, и в зрелом состоянии или прорывает ее, или остается погруженным вплоть до созревания спор, когда только верхушка капсулы выступает наружу. Внутри капсулы имеется колонка, во внешнем слое которой могут развиваться клетки со спиральными утолщениями [Proskauer, 1960].

Следует отметить также сходство спор, обнаруженных в булавовидных органах, со спорами антоцеротовых, особенно *Aspiromitus*.

Слоевидные антоцеротовых имеет на вентральной стороне поры, вероятно гомологичные устьицам спорофита. Здесь различимы две замыкающие клетки, но они могут дополнительно делиться, нарушая типичную конфигурацию устьица [Schuster, 1984]. Следует отметить, что инициальные клетки архегония антоцеротовых, не имеющего ножки, также сходны с устьицами. Не исключено, что эти органы гомологичны и что в случае бителярии часть двуклеточных образований, принимаемых за устьица, могут быть инициалами архегониев.

Куполовидные структуры бителярий можно сопоставить с антеридиальными камерами антоцеротовых. Антеридии у них развиваются субэпидермально, в камере их может быть до 20—25. Мы специально исследовали в СЭМ антеридиальные камеры *Anthoceros* для сравнения с куполовидными органами и могли убедиться в том, что по внешнему облику, размерам, кратерному отверстию, в котором видны округлые или булавовидные антеридии, те и другие очень сходны (табл. V).

Если наша интерпретация этих структур верна, то *Bitelagia* демонстрирует уникальное сочетание признаков, характерных для разных групп мохообразных: радиально-симметричный цилиндрический стебель с простыми выростами как у наиболее примитивных печеночников, половые органы и спорофит как у антоцеротовых и дифференциация поверхностных клеток, не имеющая близких аналогий и лишь отдаленно напоминающая клеточный диморфизм сфагновых. Может быть, бителярия, наряду с чертами специализации, сохранила плезиоморфные признаки предковой группы мохообразных.

ЛИТЕРАТУРА

- Ищенко Т. А., Ищенко А. А. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев: Наук. думка, 1981. 110 с.
- Красилов В. А. Новые данные об *Orestovia* и проблема происхождения высших растений // Комаровские чтения. Владивосток, 1982. Вып. 29. С. 23—33.
- Proskauer J. Studies on Anthocerotales. VI. On spiral thickenings in the columella and its bearing on phylogeny // Phytomorphology, 1960. Vol. 10, № 1, p. 1—19.
- Schuster R. M. Morphology, phylogeny and classification of the Anthocerotae // New Manual of Bryology. Nichinan, Miyazaki, 1984, Vol. 2, p. 1071—1092.

ТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Таблица I

Bitelaria dubjanskii: 1 — участок стебля, видны анастомозы между жилками прозенхимной ткани, кратерные (слева) и булавовидные (справа) органы, $\times 15$; 2 — трубчатые клетки жилки с тонкими порами, $\times 1200$; 3 — продольный скол булавовидного органа, по сторонам центральной колонки видны округлые клетки спорогенной ткани (?), $\times 120$; 4 — клетки со спиральными утолщениями из внешнего слоя колонки булавовидного органа, $\times 1000$

Таблица II

Bitelaria dubjanskii: 1, 2 — булавовидный орган, видно выступающее снизу основание колонки, $\times 80$ и 120

Таблица III

Bitelaria dubjanskii: 1 — тот же булавовидный орган, что и на табл. II, часть стенки удалена; видна внутренняя полость и верхняя часть центральной колонки, $\times 120$; 2 — жилки прозенхимной ткани среди покрытой кутикулой паренхимы, видны отделяющиеся от поверхности трубчатые клетки (гидроиды) с заостренными окончаниями, $\times 300$

Таблица IV

Bitelaria dubjanskii: 1 — часть стенки булавовидного органа с колонкой, вид изнутри, $\times 180$; 2 — клетки колонки со спиральными утолщениями, $\times 500$; 3 — аналогичные клетки колонки другого экземпляра, $\times 2000$

Таблица V

1 — *Bitelaria dubjanskii*, два куполовидных органа с кратерными отверстиями, разделенные анастомозом жилки, $\times 8$; 2 — *Anthoceros* sp., современный, антеридиальные камеры, показаны для сравнения с куполовидными органами бителарии, $\times 80$ (материал предоставлен С. К. Гамбарян)

Таблица VI

Споры из булавовидных органов *Bitelaria dubjanskii*: 1 — скопление спор, $\times 600$; 2 — слабо скульптурированная проксимальная сторона, $\times 1600$; 3—5 — сетчатая скульптура из слившихся и обособленных конусов, $\times 2000$

Таблица VII

Bitelaria dubjanskii: 1 — «жилка» среди многослойной паренхимной ткани, $\times 300$; 2 — трубчатые клетки «жилки», $\times 500$

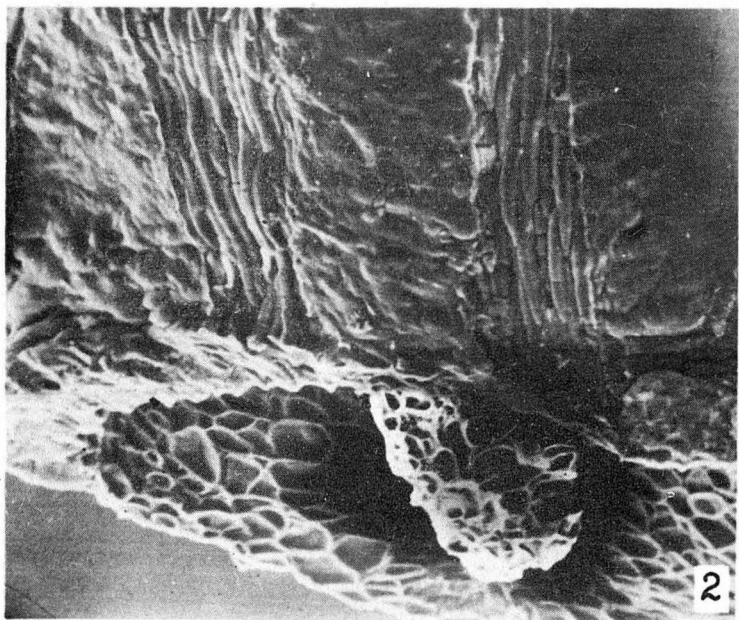
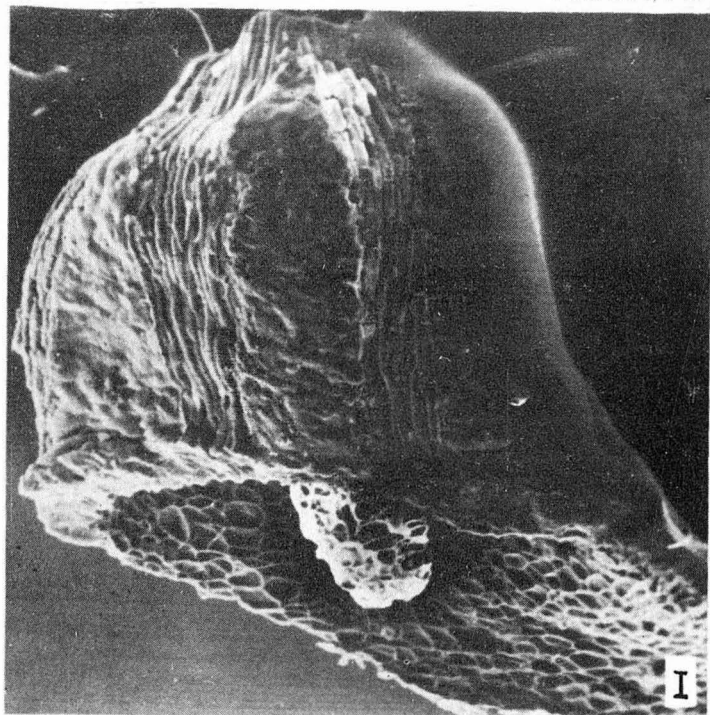
Таблица VIII

1 — куполовидный орган *Bitelaria dubjanskii*, $\times 300$; 2 — скопление спор на кутикуле, $\times 1200$.

Таблица I

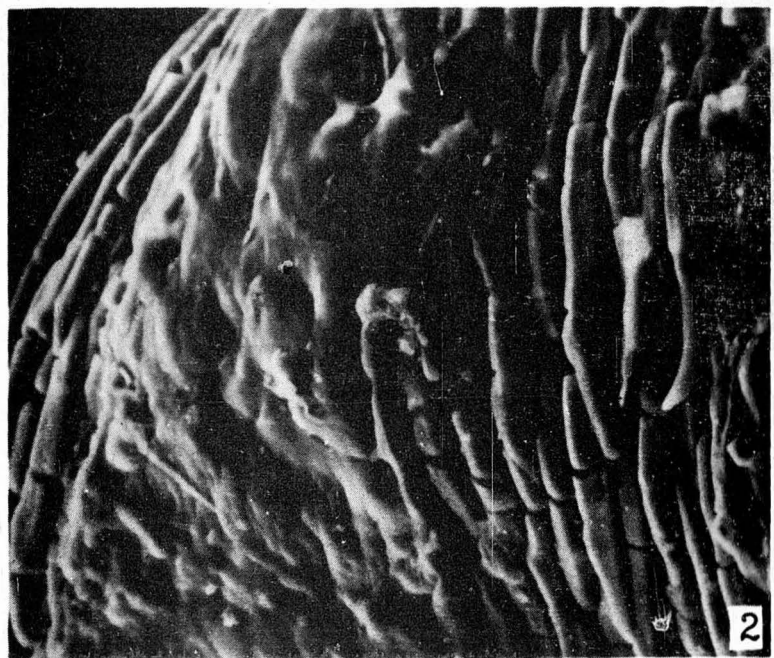
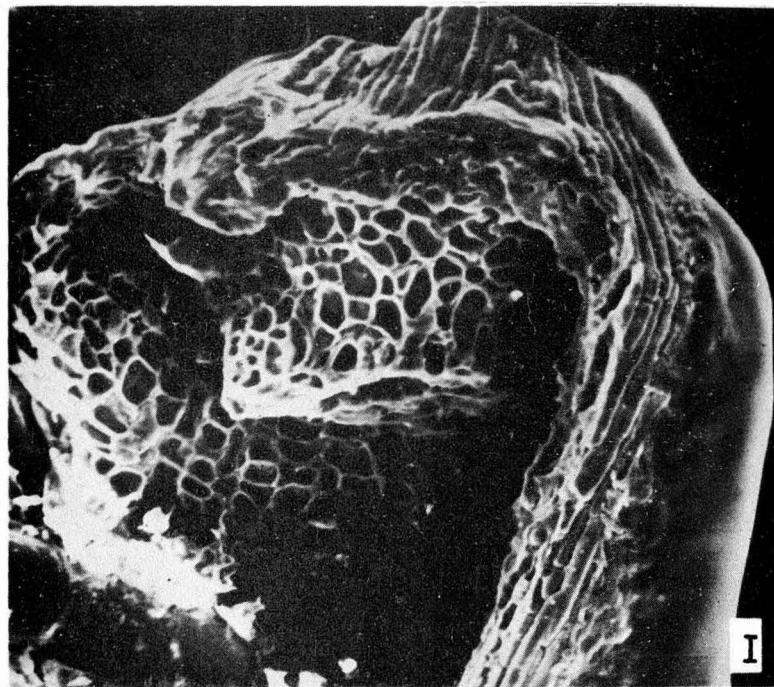


Таблица II



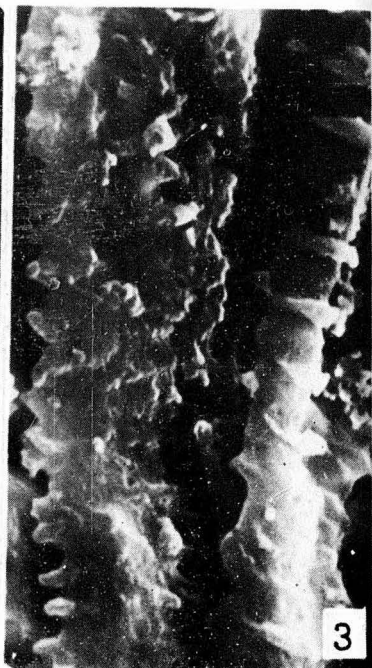
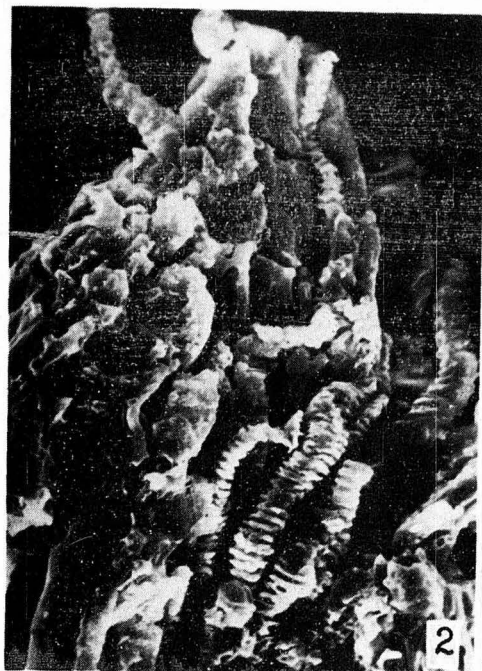
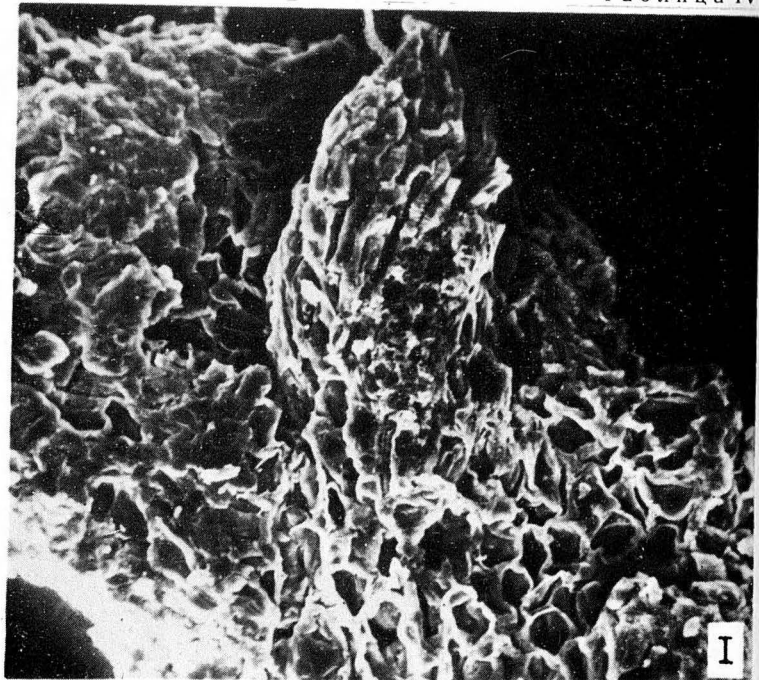
2

Таблица III



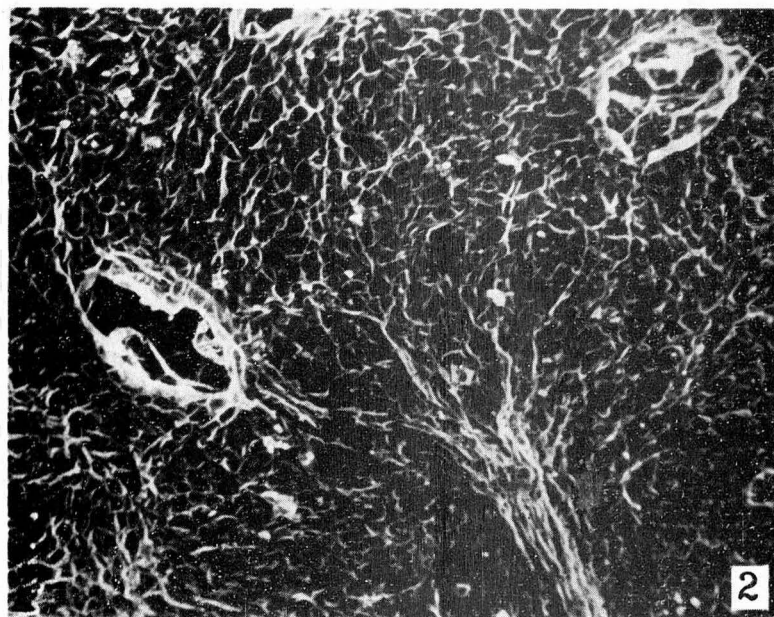
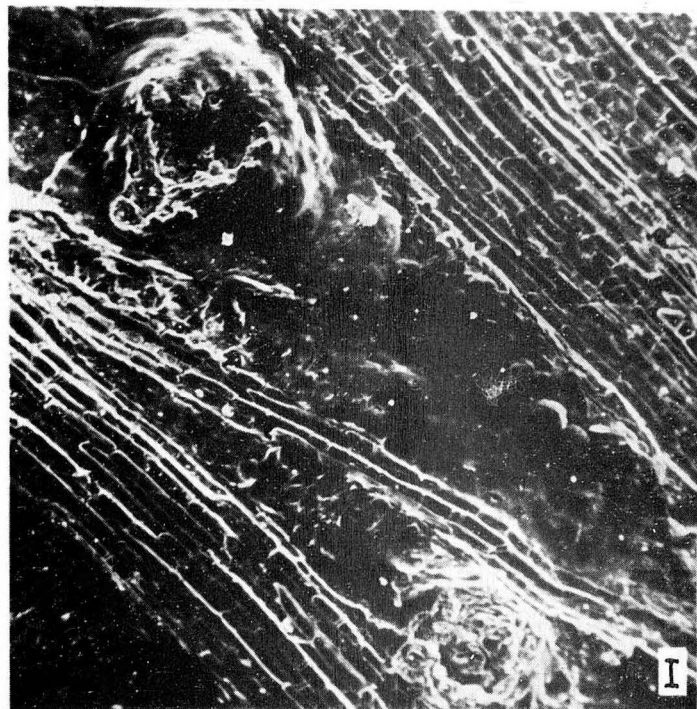
3

Таблица IV



4

Таблица V



5

Таблица VI

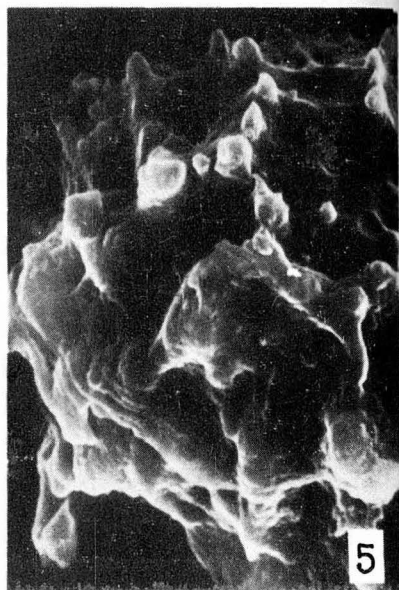
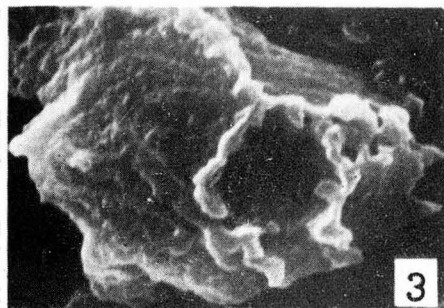
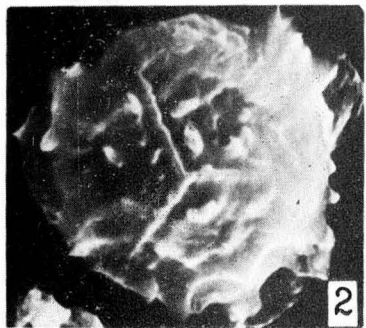
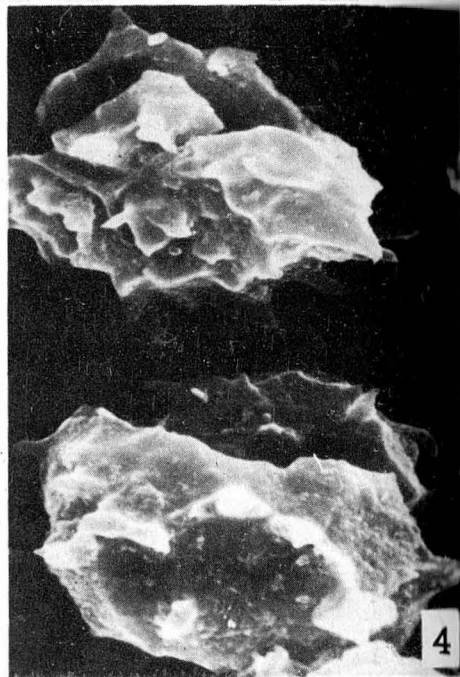
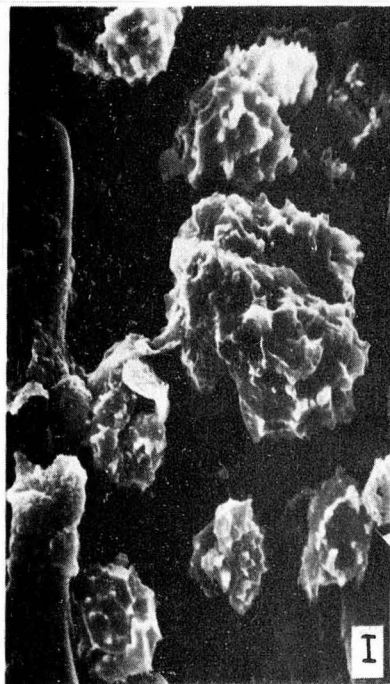


Таблица VII

