

Армен Тахтаджян

Эволюция плацентации у высших растений¹

І. В в е д е н и е

Филогенетическое значение способа прикрепления спорангиев огромно. Наряду со стеллярной анатомией плацентация является одним из краеугольных камней мегафилогенетики. Но учение о плацентации является одной из наименее разработанных глав теоретической ботаники. Накопившийся к настоящему времени громадный фактический материал требует обобщения и освещения с единой точки зрения, на базе дарвиновского эволюционизма. Плацентация у высших растений включает в себе много морфологических загадок, неразрешимых на базе узко эмпирических исследований. Лишь теоретическая обработка всей совокупности фактического материала сравнительной морфологии ископаемых и современных растений может пролить свет на пути эволюции плацентации.

Эволюция плацентации носит резко выраженный адаптивный характер. Адаптация сводится к лучшей защите развивающихся спорангиев, к их лучшему снабжению и к более эффективному рассеиванию спорангиев. Но наряду с прямой и непосредственной зависимостью от внешней среды эволюция плацентации находится в теснейшей зависимости от эволюции фотосинтезирующих органов, стоит с ней в глубокой коррелятивной связи. Это значит, что наряду с прямыми адаптациями приходится постоянно учитывать и явления коадаптации. Это обстоятельство сильно усложняет всю проблему.

Морфологические процессы в эволюции плацентации отличаются необычайным структурным единством. В самых различных филетических ветвях мы наблюдаем „повторение“ одних и тех же способов изменения плацентации. Несмотря на исключительное разнообразие форм, постоянно обнаруживается глубокая структурная аналогия и повторяемость одних и тех же морфозволюционных моделей.

¹ Настоящая статья представляет собой лапидарное изложение большой работы автора, посвященной эволюции спорофилла и плацентации.

Подобное единство морфологических процессов, при отсутствии часто даже отдаленной гомологии, объясняется относительно ограниченным числом возможных „климакс-типов“ плацентации.

II. Происхождение спорангия и исходный тип плацентации

Гаметофит и спорофит были дифференцированы уже у водорослевых предков высших растений. Многочисленные факты говорят за то, что наземный спорофит произошел непосредственно от водного спорофита. У высших растений происходило лишь дальнейшее морфолого-физиологическое расхождение двух „поколений“ и прогрессивное приспособление сосудистого спорофита к условиям наземной жизни.

В то время как у водорослей каждая тетраспора возникает в особом тетраспорангии у псилофитов и всех других высших растений тетраспорангии собраны в особые „сорусы“, называемые спорангиями. У водорослевого предка высших растений тетраспорангии были по всей вероятности распределены диффузно по телу спорофита. Но с приспособлением к наземному образу жизни и постепенным дихотомированием спорофита должна была произойти агрегация тетраспорангиев. У верхне-девонской *Foerstia furcata* тетрады спор

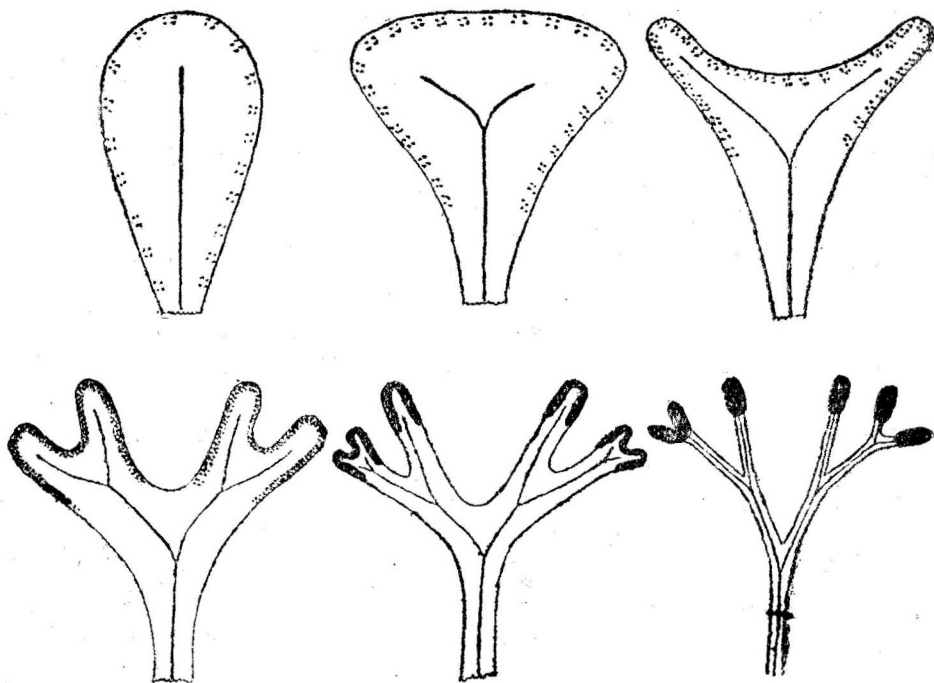


Рис. 1. Схема происхождения спорангия из разбросанных тетраспор.

были разбросаны уже не по всему телу, а главным образом вокруг апикального надреза. В процессе дальнейшего дихотомирования тетраспоры концентрировались все ближе к концам ветвлений. Конечным

результатом этой агрегации является возникновение терминального спорангия. Весь этот эволюционный процесс носит приспособительный характер, так как агрегация тетраспор в терминальные спорангии обеспечивает им лучшее развитие и более успешное рассеивание спор в условиях субаэральной жизни.

Терминальное положение спорангиев большинства псилофитов, их крупные размеры и часто встречающаяся вильчатость говорят за то, что они по существу представляют не более как фертильные концы теломов.

Открытие псилофитов показало, что терминальное положение было действительно исходным для всех высших растений. Из терминального типа произошли все остальные.

III. Основные направления в эволюции плацтации

В обширной семье псилофитов уже были намечены те основные направления эволюции, которые привели к четырем типам сосудистых растений—*Tmesopsida*¹, *Lycopsida*, *Sphenopsida* и *Pteropsida*. В своем законченном выражении они отличаются между собой весьма резко. Особенно резка грань между микрофилльными *Lycopsida* и мегафилльными *Pteropsida*. Они отличаются между собой принципиально разными типами плацтации. Если у *Lycopsida* одиночный спорангий бывает расположен на адаксиальной стороне микрофилла или в его пазухе, то у *Pteropsida* спорангии или находятся на абаксиальной стороне мегафилла, или по его краям, или, у наиболее примитивных форм, бывают расположены одиночно и терминально на ветвях зачаточного мегафилла. Но прообразы этих двух типов плацтации мы находим уже у псилофитов.

У большинства псилофитов спорангии терминальные. Но у *Varagwanathia* и *Drepanophycus* спорангии расположены латерально в пазухах микрофиллов. Эти два типа плацтации кажутся на первый взгляд совершенно не сводимыми друг к другу. Но принимая за первичный тип терминальную плацтацию, легко вывести из нее латеральную плацтацию, если допустить здесь развитие путем „перевершинивания“ и редукции. Вполне возможно допустить, что у микрофилльных форм вместе с дихоподиальным развитием (симподификацией) и с усилением главной оси фертильные отроги теломов постепенно редуцировались и спорангии оказались непосредственно сидячими на покрытой микрофиллами главной оси. Положение спорангиев является здесь по существу ложно-латеральным, так как вследствие укорочения и затем более или менее полного исчезновения фертильных отростков телом спорангии из терминального положения перешли на стеблевое. Первоначально спорангии сидели впе-

¹ Порядок *Psilotales* рассматривается здесь нами как особый самостоятельный тип *Tmesopsida*.

ремежку между микрофиллами, но впоследствии они передвинулись в их пазухи и оказались таким образом в лучших условиях защиты и питания.

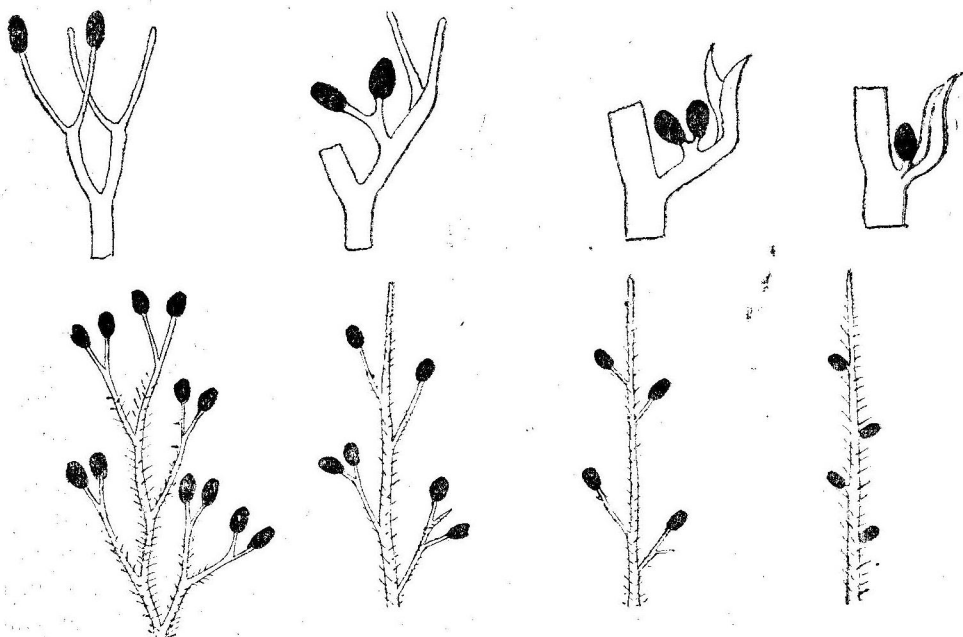


Рис. 2. Происхождение латеральной плацентации Lycopside.
Верхний ряд—по Zimmermann (1938), нижний ряд—ориг.

Аналогичное, отчасти, превращение терминальной плацентации имело место и у современных псилотовых (тип *Tmesopsida*). У *Psilotum* спорангии сидят на адаксиальной стороне небольших вильчатых фертильных придатков. Исследование васкулярного скелета, онтогении и случаев повторного дихотомического расщепления фертильных придатков показывает, что придатки эти являются на самом деле сильно укороченными латеральными ветвями, несущими терминальные спорангии.

К псилофитам же восходят два других направления в эволюции листовых органов и плацентации. Порядок *Hueneiales* является в настоящем смысле слова переходной группой от псилофитов к типичным *Sphenopsida*. С другой стороны, среди псилофитов имеется очень много форм, представляющих переход к примитивным *Pteropsida*. Основные линии развития сосудистых растений, столь резко различные в их конечных разветвлениях, здесь сходятся вместе и почти незаметно сливаются в одну исходную группу водорослеподобной субаэральной флоры.

Эти основные направления эволюции фотосинтезирующих органов и плацентации представляют собой закономерное выражение относительно ограниченного числа биологически возможных способов разрешения сходной задачи. Первоначально дихотомически развет-

вленный телом примитивных псилофитов слабо удовлетворял потребностям наземного существования. Псилофиты не могли бы успешно развиваться и увеличиваться в размерах, если бы они не увеличивали свою фотосинтезирующую поверхность. Для этого могло существовать два теоретически возможных пути: или фотосинтезирующие органы должны были возникнуть в качестве выростов на оси („энации“), или же для этого должна была служить сама система ветвления. Природа избрала оба пути. Во втором случае в свою очередь имело место или мутовчатое развитие мелких фотосинтезирующих ветвлений (*Sphenopsida*), или кладодификация крупных ветвлений (*Pteropsida*). Направления эволюции фотосинтезирующих органов определяли направления эволюции плацентации.

IV. Плацентация у *Lycopsida*

В связи с потребностью в более надежной защите и лучшем снабжении спорангии из стеблевого положения переходят постепенно в пазушное. Мы имеем здесь типичный случай „филетического скольжения“. Но эволюция плацентации у *Lycopsida* на этом не останавливается. Из пазушного положения спорангии постепенно переходят на адаксиальную поверхность листового органа. Онтогения и сравнительная морфология ясно показывают, что фолиарное положение возникло из пазушного. Таким образом спорангии у *Lycopsida* были сначала стеблевые, затем они перешли в пазухи микрофиллов и, наконец, мигрировали на их верхнюю поверхность. Эта миграция спорангия коррелятивно связана с прогрессивным развитием „шишки“ и ее уплотнением.

V. Эволюция плацентации и происхождение „спорангиофоров“ у *Sphenopsida*

У *Hueneales* фертильные листья были вильчатые и несли терминальные спорангии. Фертильные и стерильные листья были здесь явственно гомологичны. Эти особенности наиболее примитивных членистостебельных дают ключ к пониманию более сложных структур позднейших форм. Интересно, что уже у гиениевых на некоторых ветвях фертильные верхушки группировались дистально, образуя нечто, отдаленно напоминающее шишку.

У клинолистиков эволюция плацентации вступает в новые фазы. Процессы редукции и срастания создают здесь ряд новых структур. Каждый спорофил делился обычно на две лопасти-адаксиальную и абаксиальную; первая была фертильной, вторая стерильной, но иногда обе были фертильные. В последнем случае наглядно проявлялось сходство и родство с гиениевыми. Спорангии обычно располагались явственно терминально, одиночно или попарно, находились на более или менее щитовидных кончиках или висели анатропно. Во многих случаях фертильная лопасть была ветвистой и вследствие этого каж-

дый спорофилл имел от трех до шести спорангиев, а в случае фертильности дорзальной лопасти—вдвое больше. Когда вентральная (адаксиальная) лопасть укорачивается, тогда спорангий оказывается сидячим на пазушном спорангиофоре, имеющем особый сосудистый пучок. У некоторых форм ножка спорангиофора (остаток адаксиальной дольки) полностью редуцируется и спорангии оказываются сидячими на адаксиальной стороне дорзального сегмента. Все эти изменения носят явно выраженный адаптивный характер. Они способствуют лучшей защите спорангиев. Когда фертильные сегменты редуцируются, то спорангии оказываются на верхней стороне дорзального сегмента или в его пазухе и бывают хорошо защищены спорофиллом. Когда же анатропные спорангии оказываются сидячими на внутренней

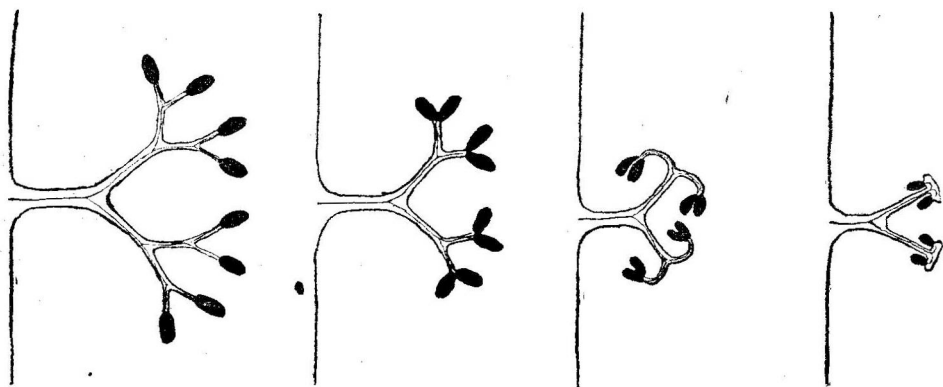


Рис. 3. Схема происхождения спорангиофора *Sphenopsida*.

стороне щитовидных расширений, которые, сближаясь своими краями, образуют компактные шишки, то такая защита еще более эффективна и представляет собой еще больший прогресс.

„Спорангиофоры“ клинолистиков суть вентральные лопасти листа, а „брактя“—его дорзальная лопасть. Ведь если у гиениевых стерильные и фертильные разветвления („листья“ и „спорофиллы“) гомологичны, в чем, кажется, трудно сомневаться, то они должны быть гомологичными и у их прямых потомков—клинолистиков. Подобно стерильным ветвлениям гиениевых и ряда клинолистиков, фертильные придатки также являются раздельными, причём или обе доли фертильные (*S. fertile*), или нижняя доля стала стерильной и превратилась в защитный орган.

В эволюции плацентации у клинолистиков мы наблюдаем две линии развития: линию морфологического регресса и линию морфологического прогресса. Регрессивная линия эволюции, начинаясь от типа, подобного *S. fertile*, завершается типом *S. trichomatosum*. Эта линия развития характеризуется максимальным упрощением конструкции (морфологическим регрессом) при одновременном достижении оптимальных условий защиты и питания спорангия (биологического прогресса). Прогрессивная линия развития, начинаясь от

же примитивных, но еще не упрощенных форм клинолистиков, заканчивается сложной структурой *Cheirostrobis*. Здесь рука об руку идут морфологический и биологический прогресс.

К клинолистикам близки нэггерациевые. Ни у одной другой палеозойской группы растений кроме нэггерациевых и клинолистиков нет таких многочисленных, расположенных рядами адаксиальных спорангиев. Адаксиальное расположение спорангиев здесь, как и у клинолистиков, есть результат укорочения и редукции фертильных сегментов и их большего или меньшего срастания со стерильными.

Исходную для хвощей модель плацтации мы находим у *Astegocalamitaceae*. На пельтатных спорангиофорах здесь сидело по четыре спорангия. Дальнейшее усложнение плацтации происходит у каламитов. Наибольшего усложнения достигает плацтация у *Ralaeostachya*, где пельтатный спорангиофор расположен в пазухе стерильной „брактей“. Здесь имело место „филетическое скольжение“ спорангиофора. У *Cingularia* спорангиофоры сидели непосредственно под „брактейми“. Подобное расположение спорангиофоров следует также объяснить „филетическим скольжением“, но это скольжение было направлено здесь вверх, и в результате спорангиофоры оказались на абаксиальной стороне „брактей“. Направление скольжения является, вероятно, результатом того, что мутовки находятся на большом расстоянии друг от друга и потому спорангиофоры могли быть хорошо защищены лишь на абаксиальной стороне. У *Metacalamostachys paleacea* спорангиофор также представляет собой абаксиальную лопасть. Но здесь дело объясняется не „скольжением“, а тем, что верхняя лопасть спорофилла стерилизовалась, в то время как нижняя осталась фертильной.

В тех случаях, когда шишка плотная, фертильной остается верхняя лопасть, когда же она рыхлая, то наиболее защищенной может быть лишь нижний спорангиофор. Последнее достигается или „скольжением“ (*Cingularia*) или стерилизацией верхней лопасти спорофилла (*Metacalamostachys*).

Весь эволюционный ряд от гиениевых до хвощевых наглядно показывает, что пельтатный спорангиофор хвоща гомологичен листу и представляет собой результат расширения и срастания конечных сегментов фертильной системы ветвления предковых типов. В самых сложных спорангиофорах каждый спорангий снабжается отдельным сосудистым пучком, идущим от пучка ножки к его основанию. Онтогенез показывает, что спорангии хвоща возникают из кольца отдельных „терминальных“ инициалов. Это все говорит за их первоначальное терминальное положение.

VI. Эволюция плацтации у *Pteropsida*

Палеоботаника показывает, что имеются все переходы от дихотомических теломов псилофитов к типичным папоротниковым мега-

филлам. Среди псилофитов имеются формы, приближающиеся к папоротникам. С другой стороны, наиболее примитивный среди папоротников ископаемый порядок *Sphenopteridales* сильно приближается еще к псилофитам. Эти архаические первопапоротники весьма наглядно показывают, что мегафиллы гомологичны крупным системам ветвления, которые развились симподиально, постепенно приобрели дорзивентральное строение, стали плоскими и их веточки расширились и более или менее саялись развившейся между ними перепончатой тканью (webs). Дальнейшее развитие этих образований, возрастающее их упрощение и непрерывно идущий „веббинг“ привели к более совершенным листьям, вплоть до „простого“ листа.

A. Filicinae

Архаические прапапоротники сохранили еще, в отличие от позднейших папоротников, терминальную плацентацию. Но уже у них замечаются процессы редукции и срастания и соответствующие изменения первоначально терминальной плацентации. Так, например, „латеральная“ плацентация у *Corynopteris* есть простой результат редукции ножек сорусов.

Дальнейшее изменение плацентации у папоротников теснейшим образом связано с изменением листовых органов. Два антагонистических по существу процесса—ветвление и латеральное срастание (веббинг) ветвей или листовых сегментов создают все наиболее совершенные типы листовых органов. Ветвление усложняет жилкование, а при симподиальном развитии ветвления и в особенности при возникновении моноподиума образуется магистральная линия снабжения и вентиляции фотосинтезирующего аппарата. Но прогресс достигается лишь при одновременном действии веббинга. Веббинг противодействует излишнему, с механической точки зрения, расчленению фотосинтезирующей поверхности, но в то же время сохраняет ветвление нерватуры. Он способствует возникновению сетчатого типа. У высших птеропсид веббинг начинает доминировать над ветвлением. В связи с этим эволюция листа сводится у них к конструктивному упрощению пластинки и усовершенствованию проводящей системы. „Климаксом“ этого процесса является лист „простой“, нераздельный, с сетчатым жилкованием, обеспечивающим равномерное распределение воды на большую площадь.

Эволюция листа привела к переходу терминальной плацентации в маргинальную. При маргинальной плацентации спорангии или их сорусы сидят по краям листа, но остаются терминальными на концах жилок. Уже среди первопапоротников наряду с формами, имеющими терминальные спорангии, встречались формы с маргинальными спорангиями. Маргинальная плацентация встречается также у *Ophioglossaceae*, *Nymphaeaceae* и др. У гименофилловых маргинальный сорус окружен при основании чашеобразным или двугубым индузиумом.

В условиях жизни гиенофилловых подобные индузумы хорошо защищают сорусы от воды. У их вероятных потомков—сальвиниевых, перешедших к водному образу жизни, индузум уже полностью замыкается наверху в шарообразную оболочку, обеспечивающую защиту развивающихся сорусов. В связи с тем, что спорофилл сальвинии погружен в воду, он сильно рассеченный и ветвистый. Вследствие того, что „веббированный“ спорофилл вновь становится рассеченным, то и плацтация из типично-маргинальной становится вторично-терминальной. Этот процесс перехода маргинальной плацтации во вторично-терминальную коррелятивно связан с „адаптивной реверсией“ спорофилла. Но переход маргинальной плацтации во вторично-терминальную является лишь боковой ветвью в эволюции плацтации у папоротников. Генеральная линия эволюции ведет от маргинальной плацтации к ламинальной, или поверхностной.

Переход от маргинального положения спорангиев к ламинальному совершается при участии двух механизмов—„филетического скольжения“ и „веббинга“. В различных линиях развития папоротников эти два механизма могли принять различное участие в возникновении ламинальной плацтации. Но первичным и исходным всюду должно было быть „филетическое скольжение“. Оно сводится к постепенному, происходящему в течение филогенеза перемещению спорангиев или целых сорусов на дорзальную (абаксиальную) поверхность листа.

Филетическое скольжение бывает всегда направлено от края листа к его дорзальной поверхности. Лишь в виде уродливости спорангии встречаются на вентральной (адаксиальной) стороне листа. Это объясняется, конечно, тем, что на верхней стороне листа они занимали бы значительную часть фотосинтезирующей площади и находились бы в худших условиях защиты и рассеивания спор, чем на нижней.

Дорзальная, или абаксиальная, плацтация представляет собой шаг вперед по сравнению с маргинальной. Эта последняя была невыгодной для растения по двум причинам. Она мешала, во первых, свободному краевому росту листовой пластинки и, кроме того, не обеспечивала спорангиям достаточно эффективной защиты.

Подобно тому как из маргинальной плацтации могла в результате адаптивной реверсии спорофилла получиться вторично-терминальная плацтация, так ламинальная плацтация может при известных условиях превратиться во вторично-маргинальную. Подобное явление мы наблюдаем в семействе *Osmundaceae*. Таким образом, у папоротников эволюция плацтации шла от терминальной через маргинальную к ламинальной. Этот ряд представляет приспособительную эволюцию, коррелятивно связанную с эволюцией листовых органов.

B. Gymnospermae

У семенных папоротников микроспорангии были, повидимому, всегда расположены маргинально на листочках перистого листа. В процессе эволюции происходит постепенная редукция фертильных листочков и связанная с этим агрегация микроспорангиев. Возникают сначала сорусы, а затем и синангии. Типичные синангии представляют собой колоколообразные структуры или замкнутые капсулы, в стенках которых в виде каналов расположены микроспорангии.

Мегаспорангии у семенных папоротников образовали группы, гомологичные синангиям. Подобные синангии представляют собой „семя“. В семени фертильным является лишь один центральный мегаспорангий. Остальные спорангии здесь слились в кольцо и образовали интегумент семени. У некоторых семенных папоротников хорошо видно, что интегумент разбит на продольные камеры. Каждая камера соответствует одному стерилизованному спорангию.

Плациентация семенных папоротников развивалась от маргинальной к ламинальной.

У кэйтониевых микроспорангии были спаяны в синангии, которые были расположены маргинально, т. е. сидели терминально на отростках редуцированных сегментов микроспорофилла. Плацентация семязачатков менее явственна.

У беннеттитов дифференциация между микро—и мегаспорофиллами очень резкая. Плацентация микроспорангиев или маргинальная, или ламинальная. Когда микроспорофиллы перистые, то микроспорангии бывают расположены маргинально. Когда же, как у *Williamsoniella*, микроспорофиллы цельные и небольшие, то спорангии оказываются на их адаксальной (внутренней) стороне. Если принять за исходную форму перистые микроспорофиллы *Cycadeoidea* с их маргинально-плацентируемыми спорангиями, то мы должны предположить, что ламинальное расположение микроспорангиев возникло из краевого в результате „филетического скольжения“ и последующего „веббинга“. В данном случае это единственно допустимое объяснение. У папоротников и птеридоспермов все это происходило у изолированных спорофиллов. В этом случае абаксальная плацентация является самой эффективной. Когда же спорофиллы собраны в цветок, то условия совершенно меняются. У беннеттитов более адаптивной оказывается адаксальная плацентация. Это объясняется тем, что в цветке беннеттитов, который в молодости „закрыт“ и в непогоду может закрываться снова, спорангии будут лучше защищены на внутренней поверхности микроспорофилла¹. Семязачатки у беннеттитов расположены вторично-терминально—они сидят на длинных ножках, соответствующих рахисам сильно редуцированных мегаспорофиллов.

Иные, чем у беннеттитов, условия плацтации мы наблюдаем

¹ Кроме того, цветки беннеттитов были по всем данным энтомофильные, а при энтомофилии б. ч. наиболее удобной является как раз адаксальное расположение спорангиев.

у саговников. Спорофиллы у них двудомные. Микроспорофиллы образуют компактную шишку (стробил), в которой они тесно прилегают друг к другу. Здесь не происходит ежедневного раскрывания и закрывания цветка, как у покрытосемянных и, по всем данным, у беннеттитов, и поэтому микроспорангии одинаково хорошо могут быть защищены как на адаксиальной, так и на абаксиальной стороне микроспорофилла. Кроме того, цветок у саговников анемофильный¹. Поэтому филетическое скольжение и веббинг привели здесь к ламинальной плацентации обычного папоротникового типа, т. е. к абаксиальной плацентации. Так как микроспорофиллы расположены здесь густо и сомкнуты, то абаксиальная плацентация вполне обеспечивает надежную защиту спорангиев и при ветровом опылении является более удобной, чем адаксиальная. В отличие от микроспорангиев семязачатки у саговников расположены маргинально по бокам более или менее сложного мегаспорофилла.

Го сравнению с беннеттитами и саговниками все кордаиты, гинкговые, хвойные и гнетовые представляют иную линию морфологической эволюции. Если у первых листья почти всегда сложные, а стебли мало ветвистые или совершенно неветвистые, то у вторых листья всегда простые и стебель почти всегда ветвистый. У первых плацентация маргинальная, ламинальная или иногда вторично-терминальная, у вторых она в большинстве случаев вторично-терминальная или иногда вторично-ламинальная.

У кордаитов микроспорангии сидели терминально на концах особых веточек. Семязачатки также сидели на ножках. Кордаиты являются потомками семенных папоротников. Путем метаморфоза сложных листьев птеридоспермов получились „филлодии“ кордаитов. Такому же видоизменению должны были подвергнуться спорофиллы. Уже у *Aneimites fertilis* можно наблюдать превращение сложного разветвления листа в простую ножку семязачатка. Когда этот процесс упрощения захватывает все главные разветвления спорофилла и одновременно происходит редукция числа самых разветвлений, то мы получаем „спорофилл“ кордаита. Терминальная плацентация кордаитов есть результат видоизменения маргинальной плацентации семенных папоротников. Она не является, таким образом, первично-терминальной, как думают некоторые авторы. То обстоятельство, что в результате скупивания спорофиллов в цветок маргинальная плацентация заменилась не ламинальной, а вторично-терминальной, объясняется резко выраженной анемофилией кордаитов. Подобный же вторично-терминальный характер носит плацентация у гинкговых.

Хотя хвойные филогенетически тесно примыкают к кордаитам и гинкговым и являются продолжением той же линии развития, но пла-

¹ Энтомофилия в форме кантарофилии известна только у *Encephalartos*, но и здесь ей должна была предшествовать анемофилия.

центация у них усложнилась до такой степени, что часто с трудом поддается морфологическому анализу.

В распространенных в настоящее время толкованиях плацентации хвойных преобладает стремление свести ее исторически непосредственно к ламинальной плацентации. Отсюда признание примитивности дорзивентрального микроспорофилла. На этом же основаны поиски у хвойных ламинального, папоротникового или саговниковидного мега-спорофилла. Но в настоящее время можно считать окончательно установленной большую близость хвойных к кордаитам и происхождение их от ближайших предков этих последних. Если же хвойные произошли от кордаитового типа, то и плацентация хвойных должна быть филогенетически выведена из плацентации последних. Однако и у кордаитов и у очень близких к ним гинкговых плацентация не ламинальная, как у саговников, а вторично-терминальная. Следовательно и плацентация хвойных должна быть вторично-терминальной.

У хвойных расположенная на микроспорофилле группа микроспорангиев (микросорус) имеет вначале, как у кордаитов и гинкговых, радиально-симметрическое строение. Подобные микросорусы мы встречали у таких примитивных хвойных, как *Cephalotaxus*, *Austrotaxus*, *Torreya* и др. Но в отличие от кордаитов, где спорангии торчали прямо вверх и не сгибались вниз, здесь они расположены, как у гинкго, т. е. висячие. Здесь мы имеем переход от более примитивного соруса кордаитового типа к пельтатному сорусу тисса. Происхождение пельтатной структуры, защищающей собой, подобно маленькому щиту, развивающиеся спорангии, было таким же шагом вперед в адаптивной эволюции хвойных, как возникновение пельтатного спорангиофора у клинолистиков. Но, как и у клинолистиков, эволюция не остановилась на этой стадии. У обеих этих, столь отдаленных в филогенетическом отношении групп с возрастанiem компактности шишки и уплотнением всех ее частей пельтатная форма давала часто начало дорзивентральной, как более экономной с точки зрения занимаемого в шишке пространства, более приспособленной к взаимному давлению частей и в этих условиях более эффективно защищающей и снабжающей микроспорангии. У хвойных дорзивентральная форма образуется из пельтатной путем редукции адаксиальных спорангиев. С переходом пельтатной структуры в дорзивентральную число спорангиев в каждом сорусе постепенно сокращается. В дорзивентральном типе стерильная часть соруса часто удлиняется и расширяется в пластиночку и плацентация поэтому кажется ламинально-абаксиальной. Таким образом, у хвойных из вторично-терминальной плацентации возникает вторично-ламинальная плацентация.

Эволюция плацентации семязачатков шла у хвойных по двум основным направлениям. В линии развития тиссовых происходило прогрессивное упрощение спорангионосного аппарата. Сложное ветвление кордаитового предка постепенно заменяется более простым ветвлением типа гинкго и, наконец, вся линия развития завершается

односемянным „мегастробилом“ тисса. Этот филогенетический процесс упрощения не сопровождается здесь какими-либо сложными явлениями метаморфоза. Иное мы наблюдаем в линии развития араукариевых, сосновых и других типичных „шишконосных“ хвойных. Эволюция здесь сопровождалась сильным метаморфозом, всякого рода сращениями частей. У шишконосных хвойных эволюция шла не в сторону уменьшения числа частей, а в сторону возрастания компактности мегастробила. Эволюция мегастробила шишконосных началась с пере-

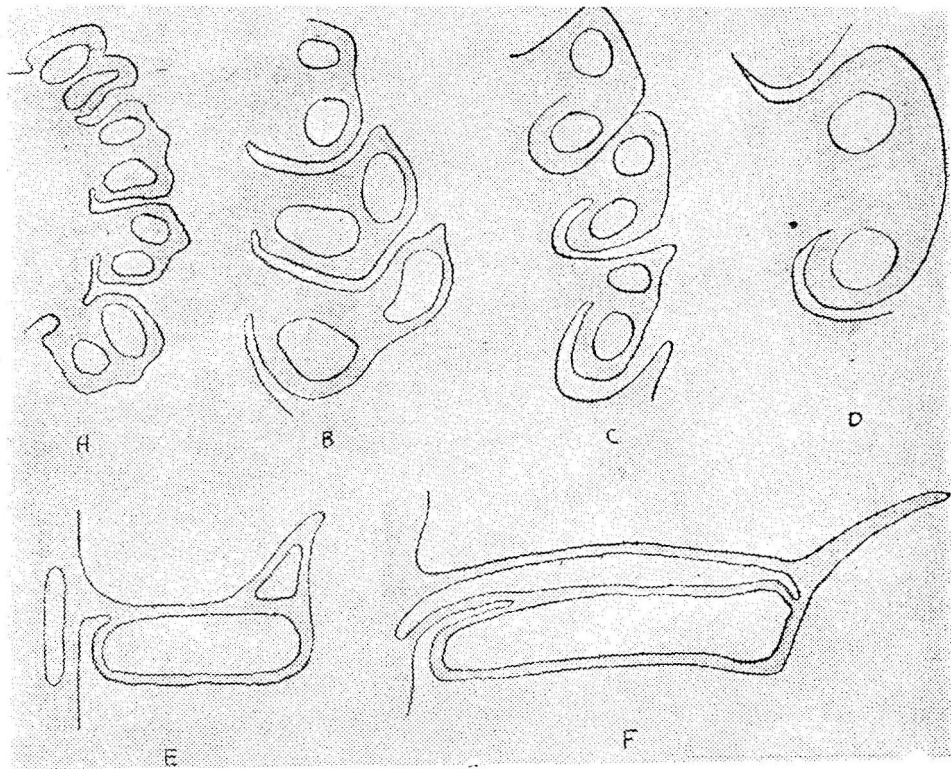


Рис. 4. А. Поперечный разрез через молодой микростробил *Larix*. В. Продольный разрез через молодой микростробил *Larix*. С. Та же стадия у *Ginkgo*. D. Та же стадия у *Torreya*. Е. Продольный разрез через зрелую „тычинку“ *Larix leptolepis*. F. Продольный разрез через зрелую „тычинку“ *Cedrus deodara* (А, В, Е и F по Doyle, С по Goebel, D по Coulter and Lang).

мещения спорофилла в пазуху „брактей“ и его постепенной редукции. Исходный тип мегастробила шишконосных мы представляем себе как ветвистое образование, несущее семязачатки на концах разветвлений (вторично-терминально).

Все формы мегастробила произошли от примитивного кордаито-подобного типа с разветвленным спорофиллом. Спорофилл здесь уже в значительной степени должен был потерять свой листовидный характер, в результате чего семязачатки оказываются на верхушках сегментов. Переход от этого гипотетического, но когда-нибудь не-

сомненно реально существовавшего прототипа шишки к современным формам обусловливается редукцией мегаспорофилла и латеральным срастанием его сегментов, срастанием редуцированного и „веббингованного“ спорофилла с брактеей и постепенной инверсией семязачатка. „Абаксиальная“ плацентация семязачатка носит здесь несомненно вторичный характер. Семязачаток был сначала маргинальным, затем (у кордаитоподобного предка) он перешел во вторично-терминальное положение и, наконец, в результате филетического скольжения и „веббинга“, он оказался ламинальным. То обстоятельство, что семязачатки перешли здесь не в абаксиальное, а в адаксиальное положение, объясняется экологически. Так образуется „эпиматиум“ подокарповых и „семенная чешуя“ сосновых, араукариевых и др. Эпиматиум и семенная чешуя вполне гомологичны и являются сильно видоизмененными мегаспорофиллами. Надобность в „теории брахибласта“, при всей ее красивой стройности, совершенно отпадает.

У примитивных тиссовых так же, как у гинкговых и, вероятно, у кордаитов, семена окружены мясистой кровелькой—орнитохорным приспособлением. При орнитохории не было потребностей и условий для возникновения компактной шишки с ее тесно прилегающими друг к другу брактеей и семенными чешуями. Современный тип шишки мог возникнуть лишь у такой группы, у которой сочные семена заменились сухими.

Палеоботаника показывает, что „семенная чешуя“ была в самом начале ветвистой, с семязачатками, плацентированными вторично-терминально. Но уже у такого примитива как *Lebachia piniformis* наблюдаются процессы редукции и агрегации „вторичных теломов“. Редукция сводится к уменьшению числа и размеров сегментов мегаспорофилла и одновременному уменьшению числа семязачатков. Агрегация выражается в скупивании вокруг уменьшающегося в размерах рахиса и постепенном срастании между собой теломовидных сегментов мегаспорофилла. Вследствие латерального срастания верхних сегментов мегаспорофилла образуется в конце концов плоская „семенная чешуя“. Все эти структурные преобразования приводят к тому, что семязачатки, плацентированные вначале вторично-терминально, оказываются теперь на адаксиальной стороне семенной чешуи. Их плацентация становится, таким образом, вторично-ламинальной. Такая „ламинальная“ плацентация не имеет ничего общего с ламинальной плацентацией папоротников. Она здесь тоже продиктована экологическими требованиями, но возникла совершенно другими путями.

В эволюции плацентации у хвойных микроспорангии занимают постепенно все более ясно выраженное абаксиальное положение, а семязачатки, наоборот, стремятся занять адаксиальное положение. В обоих случаях путь эволюции имеет резко выраженный приспособительный характер.

У представителей порядка Gnetales плацентация также является

вторично-терминальной. Микроспорофиллы у всех трех родов имеют радиально-симметрическое строение. Васкуляризация и онтогенез показывают, что пыльники расположены здесь всегда „терминально“. Сравнительная морфология „антерофоров“ эфедры приводит к выводу, что они произошли в результате редукции ветвистого спорангионосного образования—сложного микроспорофилла со вторично-терминальной плацентацией. „Антерофоры“ различных видов эфедры можно расположить в один редукционный ряд. От ветвистого восьмипыльникового микроспорофилла произошли через укорочение и срастание ветвей и слияние пыльников другие, более простые типы. Терминальная плацентация ясно выступает также в мегастробилах эфедры. У вельвичии и гнетума плацентация также вторично-терминальная.

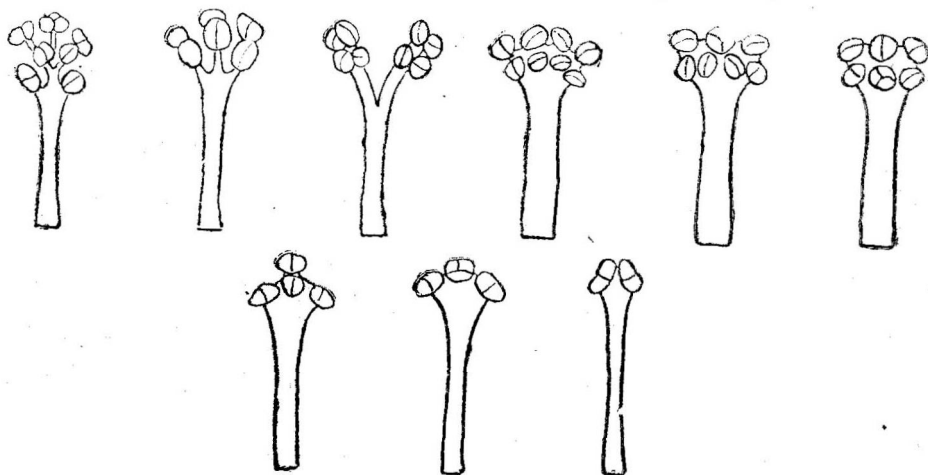


Рис. 5. Редукционный ряд „антерофоров“ у рода *Ephedra*.

C. Angiospermae

Тычинки и плодолистики покрытосемянных произошли от сложных листовидных спорофиллов.

Тычинка покрытосемянных произошла от трехнервного пальчато-лопастного или пальчато-сложного микроспорофилла. Плацентация микроспорангиев гипотетического сложного микроспорофилла должна была быть сначала маргинальной. Но с образованием стробила или цветка и возрастанием его компактности должны были начаться „филетическое скольжение“ и „веббинг“. Сложный микроспорофилл уменьшился и упростился, а его спорангии перешли из маргинального положения в ламинальное. У лентовидных тычинок примитивных покрытосемянных из родства раналиевых мы как раз и встречаем ламинальную плацентацию. Оча здесь, как и у беннеттита *Williamsoniella*, является адаксиальной. В процессе дальнейшей эволюции, когда тычиночная пластинка становится все более узкой и окружающая синангии листовая ткань постепенно редуцируется, синангии оказываются как бы сидящими по краю узкого спорофилла.

Получается своего рода „вторично-маргинальная“ плацентация. Когда пластинки еще более редуцируются и между синангиями остается лишь едва заметный и постепенно исчезающий „связник“, синангии спаиваются между собой и оказываются уже на верхушке спорофилла. Переход адаксиальной плацентации во вторично-маргинальную, а затем во вторично-терминальную можно видеть в серии тычинок на цветке водяной кувшинки.

Гораздо сложнее вопрос о плацентации семязачатков. Все изменения в плацентации происходят здесь в замкнутой сфере гинецея, в небольшом и ограниченном пространстве и в обстановке сложных гистологических структур. Типы плацентации здесь весьма разнообразны и взаимоотношения их были постоянно объектом разногласий.

У покрытосемянных схематически можно различать два основных типа плацентации: ламинальную и свободную центральную. В первом случае семязачатки сидят на тех или иных частях пластинки плодолистика, во втором—в пространстве между сросшимися плодолистиками. Обычно различают еще маргинальную плацентацию. Но настоящей маргинальной плацентации у покрытосемянных не бывает, собственно говоря, не может и быть, так как края плодолистиков здесь срастаются между собой и поэтому семязачатки могут сидеть вблизи краев, но не на самых краях.

Из двух основных типов плацентации первичной является ламинальная. Свободная центральная плацентация является несомненно производной от ламинальной. Она свойственна вторичным группам и не может претендовать на примитивность.

Лaminaльная плацентация весьма разнообразна. Здесь можно различать следующие типы:

1. Лaminaльно-диффузная плацентация. Семязачатки рассеяны по всей адаксиальной поверхности плодолистика.
2. Лaminaльно-медианная плацентация. Семязачатки приурочены к медианной линии или „спинке“ адаксиальной поверхности плодолистика. Можно различать базальные и апикальные варианты.
3. Лaminaльно-латеральная плацентация. Семязачатки занимают боковые части на адаксиальной поверхности плодолистика.
4. Лaminaльно-сутуральная плацентация. Семязачатки расположены псевдомаргинально, вдоль швов. Можно различать две разновидности:

а) Париетальная плацентация, когда семязачатки сидят вдоль швов „открытых“ плодолистиков.

в) Центральнo-угловая плацентация, когда семязачатки прикрепляются вдоль швов закрытых плодолистиков.

Наиболее примитивным типом плацентации у покрытосемянных являются ламинально-диффузная и близко связанная с ней и ее производная ламинально-латеральная. Диффузная плацентация встречается только у наиболее примитивных покрытосемянных.

Сложные мегаспорофиллы предков покрытосемянных должны были иметь маргинальную плацтацию. В процессе эволюции спорофиллы постепенно образовали биспорангиатные шишки, и чем компактнее становились последние, тем все более упрощались и уменьшались в величине спорофиллы. Путем протекавших совместно „веббинга“ и редукции получался все более простой мегаспорофилл. Но в результате „скольжения“ и по мере краевого срастания сегментов мегаспорофилла семязчатки из краевого положения должны были постепенно перейти в поверхностное. Они попрежнему сидели на концах жилок, соответствующих верхушкам сегментов спорофилла, но теперь эти жилки уже не доходили до краев сложного листа, а заканчивались внутри более или менее простой пластинки. Возникла „рассеянная“ плацтация. Однако с точки зрения защищенности семязчатков далеко не все равно, с какой стороны спорофилла они окажутся в результате „скольжения“ и „веббинга“. В цветке наилучшая защита спорангиев достигается на адаксиальной стороне спорофилла. Ведь именно эта сторона является здесь „внутренней“. У папоротников такой „внутренней“ стороной была абаксиальная сторона спорофилла. Поэтому при срастании сегментов примитивного мегаспорофилла плаценты загнулись не на абаксиальную, а на адаксиальную сторону пластинки. Это—процесс чисто адаптивный и экологически вполне понятный. Одновременно происходило „бобовидное смыкание“ спорофилла.

Предложенная нами гипотеза происхождения рассеянной адаксиальной плацтации покрытосемянных приобретает тем большую вероятность, что она позволяет включить покрытосемянные в линию развития Pteropsida с большей легкостью и последовательностью, чем это можно было бы сделать при всякой иной интерпретации.

Из ламинально-диффузной плацтации путем редукции возникли все другие типы ламинальной плацтации. Процесс редукции семязчатков носит резко выраженный адаптивный характер. Дело здесь сводится к мелиорации защиты семязчатков. Из ламинально-диффузной плацтации в результате редукции получают ламинально-медианную, ламинально-латеральную и ламинально-сутуральную плацтации. Этот последний тип плацтации в результате заворачивания внутрь полости завязи краев плодолистиков превращается во вторично-маргинальную плацтацию. Из сутуральной плацтации легко вывести и все остальные типы. Париетальная плацтация есть та же сутуральная, но при плодолистиках, сросшихся краями друг с другом. Централно-угловая плацтация есть результат сближения швов плацент сросшихся закрытых плодолистиков и таким образом представляет один из случаев сутурального типа. Наконец, центральная или колончатая плацтация есть вторичное изменение центрально-угловой плацтации.

Все преобразования плацтации сводятся к лучшей защите семязчатка и зародыша. Уменьшение количества семязчатков и

лучшее их снабжение, исчезновение семязачатков на внешних стенках завязи и их концентрация в более защищенных внутренних частях ценокарпного гинецея носит приспособительный характер. Наиболее прогрессивные группы покрытосемянных растений отличаются и наиболее совершенной протекцией семязачатка и зародыша. Все эти преобразования возникают на базе ангиоспермии. Но в процессе эволюции покрытосемянных растений и притом у высших их групп наряду с защищенностью семязачатка возникают потребность и в защите всего гинецея. Наряду с ангиоспермией возникает *ангиокарпия*—последний этап в эволюции покрытосемянных. И подобно тому как защищенность семязачатков возникла полифилетически в разных ветвях Pteropsida (кэйтониевые, беннеттиты, покрытосемянные), так и защищенность гинецея также возникает полифилетически в разных ветвях монофилетической группы Angiospermae. Совершенно независимо и в разных ветвях родословного дерева покрытосемянных возник наиболее распространенный способ защиты гинецея—нижняя завязь. В других ветвях филемы возникли другие типы ангиокарпии. Типы ангиокарпии многочисленны. Мы живем в век возрастающего господства ангиокарпов.

1—VI—41 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Andrews, H. N. 1940. A New Cupule from the Lower Carboniferous of Scotland. Bull. of the Torrey Bot. Club, v. 67, № 7: 595—601.
- Arber, A. 1941. The interpretation of leaf and root in the angiosperms. Biol. Reviews, vol. 16, № 2: 81—105.
- Arber, E. A. N. 1921. Devonian Floras, a Study of the Origin of Cormophyta. Cambridge.
- Benson, M. 1904. Telangium Scotti, a new species of Telangium showing structure. Ann. Bot., v. 18, № 69.
- Bower, F. O. 1923—1928. The Ferns. vol. I—III. Cambridge.
- Bower, E. O. 1935. Primitive Land Plants. London.
- Brown, I. M. P. 1927. A new theory of the morphology of the calamarian cone. Ann. Bot., 41: 301—320.
- Brown, I. M. P. 1933. The Noeggerathiac and Tingiae. New Phyt., v. 32, № 5: 344—358.
- Chamberlain, C. I. 1935. Gymnosperms. Chicago.
- Chodat, R. 1926. La placentation et les enchaînements des plantes vasculaires. C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève, v. 43, № 2: 82—86.
- Chodat, R. 1929. Some facts of morphological continuity as shown by a comparison of fossil and living plants. Proceed. Int. Congress of Plant. Sc., v. 1: 487—496.
- Chowdhury, N. P. 1932. On the occurrence of superficial abaxial placed sori in Osmunda Claytoniana. Journ. Indian Bot. Soc., v. 11: 137—145.
- Chrysler, M. A. 1941. The Structure and Development of Ophioglossum palmatum. Bull. Torrey Bot. Club, v. 68, № 1: 1—19.
- Darrah, W. C. 1939. Principles of Paleobotany. Leiden.
- Doyle, I. and Mary O'Leary. 1934. Abnormal cones of Fitzroya and their bearing on the nature of the conifer strobilus. The Scientific Proceed. of the Royal Dublin Soc., v. 21, № 5, Nos. 1—5: 23—35.
- Eames, A. I. 1913. The Morphology of Agathis australis. Ann. Bot., v. 27.
- Eames, A. I. 1936. Morphology of Vascular Plants. N. Y. and London.

- Florin, R.* 1939. The morphology of the female fructifications in *Cordaites* and Conifers of Palaeozoic age. *Botaniska Notiser*.
- Goebel, K.* 1930. *Organographie d. Pflanzen*, II.
- Gundersen, A.* 1939. Flower Buds and Phylogeny of Dicotyledons. *Bull. Torrey Bot. Club.*, v. 66, № 5: 287—295.
- Halle, T. A.* 1933. The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to pteridosperms. *Kungl. Svenska vetenskapakad. Hand., Tredje Ser. Band 12*, № 6.
- Harris, T. M.* 1933. A new member of the Caytoniales. *New Phyt.*, v. 32, № 2: 97—114.
- Harris, T. M.* 1940. *Caytonia*. *Ann. Bot.*, v. 4, № 16: 713—734.
- Hirmer, M.* 1927. *Handbuch d. Paläobotanik*. Band I.
- Hunt, K. W.* 1937. A study of the style and stigma. *Am. Jour. Bot.*, v. 24, № 5: 288—295.
- Jeffrey, E. C.* 1930. *Anatomy of Woody Plants*. Chicago.
- Kidston, R. E. and Lang, W. H.* 1921. Restorations of the vascular cryptogams etc. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 52: 831—854.
- Козо-Палаянский, Б. М.* 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж.
- Козо-Палаянский, Б. М.* 1927. Происхождение высших растений. Вологда.
- Lignier, O.* 1911. Essai sur d'Evolution morphologique du Règne végétale. *Bull. Soc. Linn.*, v. 3, Ser. 6: 35—62.
- Lotsy, I. P.* 1909—1911. *Vorträge über botanische Stammesgeschichte*. Bd. 2 и 3.
- Pearson, H. H. W.* 1929. *Gnetales*. Cambridge, Univ. Press.
- Pilger, R.* 1926. *Coniferae*, in E.—P. *Die Nat. Pfl.* 13 Band: 121—403.
- Sahni, B.* 1920. On certain Archaic Features in the Seed of *Taxus baccata*. *Ann. Bot.*, v. 34: 117—133.
- Schoute, I. C.* 1925. La nature morph. Bourgeon fém. d. *Cordaites*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 22.
- Scott, D. H.* 1923. *Studies in fossil Botany*. 3 ed. II.
- Scott, D. H.* 1929. A German Text-book of Fossil Botany. *New. Phyt.*, v. 23: 82—84.
- Seward, A. C.* 1917. *Foss. Plants*. III.
- Sinnot, E. W.* 1913. The morphology of the reproductive structures in the *Pedocarpineae*. *Ann. Bot.*, v. 27: 39—82.
- Sinnot, E. W. and I. W. Bailey.* 1915. Investigations on the phylogeny of angiosperms. *V. Amer. Jour. Bot.* 2: 1—22.
- Тахтаджян, А.* 1941. О примитивном типе плацентации у *Angiospermae*. *Изв. АрмФАН'а*, № 1 (6): 143—149.
- Тахтаджян, А.* 1941. Принципы коррелятивной реверсии и учение об уродствах растений. *Изв. АрмФАН'а* № 2 (7): 57—61.
- Wilson, C. L.* 1937. The phylogeny of the stamen. *Amer. Jour. Bot.*, v. 24: 686—699.
- Wilson, C. L.* 1941. The evolution of the stamen. *Chr. Bot.*, v. 6, № 11.
- Wilson, C. L. and Th. Iost.* 1939. The morphology of the Flower. *Bot. Rev.*, v. 5, № 2: 97—131.
- Затурило, К. К. и Кузнецова, Е. К.* 1939. Природа диффузной плацентации. *Тр. Вор. Гос. Универс. Т. X.*, в. 5.
- Zimmermann, W.* 1938. *Phylogenie*, in Verdoorn's „Manual of Pteridology“.