

58

к 59

1563557

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

Проф. Б. М. КОЗО-ПОЛЯНСКИЙ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

№ 8183

I

ПЕРВЕНЦЫ
СУХОПУТНОЙ
ФЛОРЫ



СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК
ВОЛОГДА 1927

38353



**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТИМИРЯЗЕВСКИЙ НАУЧНО-
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ**

изучения и пропаганды естественно-научных основ диалекти-
ческого материализма

СЕРИЯ IX

„НА ПУТИ К МАТЕРИАЛИЗМУ“

(Пособия для учителя и самообразования)

ВЫПУСК № 20

Б. М. Козо-Полянский

**Происхождение высших
растений**

„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“

Вологда, 1927

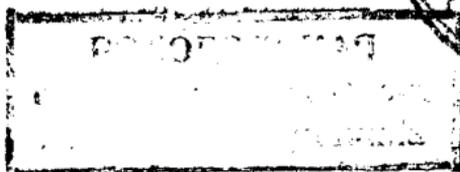
Б. М. Козо-Полянский

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

I

ПЕРВЕНЦЫ СУХОПУТНОЙ ФЛОРЫ

5467
I 563557



„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“

ВОЛОГДА

1927

58
К 59

+ К Ми

МОТТО.

...Сыны отражены в отцах;
Коротенький обрывок рода—
Два-три звена,—и уж ясны
Заветы темной старины...
Созрела новая порода,—
Угль превращается в алмаз.
Он, под киркой трудолюбивой
Восстав из недр неторопливо,
Предстанет—миру напоказ!
Так бей, не знай отдохновенья!
Пусть жила жизни глубока:
Алмаз горит издалека!

Б л о к, «Возмездие».

Посвящается естественникам IV курса
Воронежского Университета, участникам
семинария по морфологии и систематике
растений.

ПЕРВЕНЦЫ СУХОПУТНОЙ ФЛОРЫ

I. Некоторые вводные соображения.

«Вероятно, нет другого предмета, который так интересовал бы молодое поколение ботаников за текущее десятилетие, как проблема древней родословной истории или филогении растительного мира».

Так начинается новая, но успевшая уже шуметь, книга «Семейства цветковых растений» («Families of flowering plants». I. 1926) передового английского ботаника Гётчинсона.

Но достоинство этой отрасли знания, как и всякой другой, определяется, конечно, не только возбуждаемым ею интересом, — этим показателем жизненности, актуальности темы.

— «Без филогении немыслима эволюционная теория». «Филогения, изучение родословия, — неотъемлемое орудие эволюционной теории»¹⁾.

Коль скоро мы признаем, что эволюция есть доказанный факт, т.-е. убедимся, что существующие в природе виды не представляют собою нечто вечное и неизменное, — то перед нами

¹⁾ Plate, Abstammungslehre. 1925. S. 9. (Плате — известный зоолог, преемник Геккеля по кафедре, один из вождей современного эволюционизма).

неминуемо станут две следующие проблемы эволюционной теории: «почему?» и «как?», т.-е. каковы причины эволюции, и какими путями она осуществлялась ¹⁾?

Из этих двух, допускающих независимую разработку, проблем, филогения имеет дело со второй («проблема формы эволюционного процесса» или «проблема закономерностей» его) и ведет к ответу на вопрос «как?» эволюции.

«Она задается вопросом, в каких рамках совершается превращение форм на генеалогическом пути, какие закономерности могут быть здесь установлены, короче — в каком виде развилось родословное дерево живых существ? Для филогенического, формального способа рассмотрения истории действующие причины более или менее безразличны, хотя и нельзя отрицать, что филогения дает очень ценные импульсы экспериментальному исследованию. Но сама она имеет своей первейшей задачей: построить родословное дерево организмов и установить различные степени их родства» ²⁾.

В конечном выводе филогении должны выступить «законы» эволюции, т.-е. формулы, выражающие определенные повторяемости явлений

¹⁾ О трех проблемах эволюционной теории см. нашу книжку: Дарвинизм. 1925. (Изд. «Северн. Печатник»).

²⁾ K a r n y, Method. d. phylogenet. Forsch. («Abderhalden's Handb. biolog. Arbeitsmeth.», IX.3. № 2. 1925), S. 214.

в ходе эволюционного процесса. И это отнюдь не «благочестивое пожелание».

Филогией фактически уже выдвинут ряд таких «законов», огромного охвата и научной ценности. Таковы, напр., закон необратимости процесса эволюции (закон Долло), закон увеличения роста (закон Годри — Копа), закон прогрессивного уменьшения изменчивости (закон Розы), закон неспециализованного (закон Копа) и др.—Этими своими выводами филогения в состоянии сама освещать свою дальнейшую работу.

Так может быть, в общих чертах, охарактеризовано теоретическое значение филогении. Но она имеет близкое касательство к интересам и тех, кто не имеет склонности к высоким взлетам мысли,—к решению обширных проблем эволюционной теории,—проблем самого мирозерцания.

Не спорно, что «базой для согласования работ во всех отраслях ботаники (и зоологии, конечно. *Б. К.*) является таксономия (систематика, классификация)»¹⁾.

Но «истинная систематика есть генеалогическая». «Естественная (т.-е. отвечающая природе. *Б. К.*) система — не что иное, как родословное распределение существ. Мы должны раскрыть эти родословные связи при помощи наиболее постоянных признаков, каковы бы эти

¹⁾ Hitchcock, Meth. of descript. botany. 1924. p. 5.

признаки ни были, и как бы ни было ничтожно их значение для жизни этих существ», — так писал в «Происхождении видов» Дарвин.

Но вот слова новейших методологов систематики: «Современная классификация животных и растений есть не что иное, как попытка распределить группы особей в систему, которая представила бы их генеалогическое, родословное взаимоотношение» (Хичкок. 1924). — «Раз знание родословной истории есть основа естественной системы, то ясно, что каждый систематик по необходимости должен заниматься филогенией для того, чтобы иметь возможность сгруппировать изучаемые им формы естественным образом. Достоинно удивления, что такая, сама собою понятная, истина до сих пор иногда встречает возражения. Еще и теперь приходится слышать, будто настоящему систематику незачем заботиться о филогении. В этом сказывается замечательное игнорирование самых основ современной систематики. Подобно тому, как систематика есть основание всех биологических наук, — и ее предпосылка, возможно совершенное познание филогении, должна считаться высшей целью всех отраслей биологии» (Карни. 1925).

Мы нарочно высказались здесь, по поводу ценности филогении, словами новейших и авторитетных специалистов, дабы устранить упрек в субъективной оценке. Но если бы вопросы о

значении филогении для систематики и для эволюционной теории были поставлены на всенаучное голосование, то, мы уверены, — подавляющее большинство современных натуралистов высказалось бы в том же смысле.

Но—«чистых явлений нет». Существует частное отрицательное мнение. Филогению, прежде всего, отрицают явные и тайные сторонники Платона и противники Дарвина, т.-е. имеющие склонность к «метафизическому» мирозерцанию. Но это не более как анахронизм. Другие тоже исходят из общетеоретических побуждений. Это сторонники «робкого» или «куцого» эволюционизма (в духе д-ра Чулока¹⁾, отвергающие доступность проблем: «почему?» и «как?» эволюции. Это подобие «стыдливому матерьялизму» уже достаточно раскритиковано и справа, и слева²⁾.

Наконец, некоторые смущаются практической стороной дела, — неустойчивостью выводов филогении, изменчивостью ее представлений о частностях эволюционного процесса. Эти люди, предпочитающие (говоря словами поэта³⁾) «безнадежность и покой» «надежде и волнению»,

¹⁾ См. его: «Теория эволюции», 1925, а также: *Deszendenzlehre*. 1922.

²⁾ См. книгу Плате, указ. выше, и — совсем из другого лагеря: *Einhorn, Erfahrung und Descendenztheorie*. 1924.

³⁾ Братынского.

совершенно забывают, что — «все течет»; что «всему действительному суждено стать неразумным; что все действительное заранее обречено на неразумность, и всему, что есть разумного в человеческих головах, суждено стать действительным, как бы ни противоречило оно существующей мнимой действительности.— Достоинно гибели всё, что существует»¹⁾!

«Ясно, — повторим мы слова Хичкока, — что филогенетическая система может быть только приближением к истине, зависящим от состояния знания. Как скоро возрастает знание, — соответственно с тем меняется и система».

Прошлое страстно глядится в грядущее,
Нет настоящего...

Эти слова применимы ко всему, что развивается; применимы они и к самой науке о развитии...

История органического мира, — та смена преемственных фаз развития, которая привела к его современному состоянию, — может быть до некоторой степени выяснена на основании исследования ныне живущих представителей, т.-е. современной фауны и флоры.

Напр., развитие отдельной особи обыкновенно рассматривается, как краткое, видоизмененное, повторение генеалогии того типа, к

¹⁾ Энгельс, Фейербах и конец классич. философии (изд. 1918 г., стр. 30; 1922 г. стр. 25).

которому эта особь относится; откуда следует, что данные эмбриологии и органогении приобретают ценность исторических свидетельств.

Изучение внешнего и внутреннего строения взрослых организмов,—как в нормальном, так и в уклоняющемся от нормы состояниях,—позволяет установить, обыкновенно, не только степени родственной близости тех или иных типов растительного или животного миров, но также осветить последовательности в усложнении и специализации, словом,—позволяют реконструировать картину родословного развития по тем следам, которые сохранились в организации вплоть до современности.

И так далее.

Однако, соображения, полученные таким путем, при всей законности их существования в науке и высокой полезности для нее в роли рабочих гипотез, приобретают должную устойчивость и полноту лишь в том случае, если они могут получить поддержку со стороны исследования отживших, ископаемых существ.

Палеонтология — вот биологическая дисциплина, наиболее призванная к решению вопросов истории органического мира. Только те исторические гипотезы, которые могут быть одобрены с ее стороны, допустимо считать надежно документированными.

«Справедливо говорят, что только исторические документы могут представить убедительные

свидетельства об истории того или иного народа. Такими историческими документами о развитии животного и растительного миров и являются дошедшие до нас окаменелости прежде существовавших организмов, с которыми нас знакомит палеонтология. Важность этой отрасли знания для выяснения филогении подтверждается уже таким простым соображением, что мы вообще должны искать предков ныне живущих видов, разумеется, не среди современных организмов, а среди вымерших типов прошедших времен. Было бы грубой ошибкой думать, будто все родословное дерево находит себе выражение в современных видах. Несравненно правильнее считать, что большинство живущих ныне видов представляет собою наиболее молодые разветвления ствола, которого главные сучья нам неизвестны»¹⁾, будучи погребены в недрах земли.

Поэтому, даже сверх-скептики, готовые отвергнуть филогению за ее, будто бы, слишком спекулятивный характер, не отказываются признать те ее построения, которые обоснованы палеонтологически²⁾.

В частности, нельзя не привести на память, что как ни вероятна была бы картина развития,

¹⁾ Карны, l. c. S. 219.

²⁾ Ср.: Lotsy, Evolution by means of hybridis. 1916, p. 140.

сконструированная без участия палеонтологии, она не может быть помимо этой последней хронологизирована, — уложена в рамки истории земли, согласована с хронологией исторической геологии. — Время тех или иных событий истории останется неопределенным и неопределимым. История окажется без дат и как бы вне времени.

С другой стороны, сами палеонтологи, устами одного из виднейших своих вождей, свидетельствуют, что «высшей целью палеонтологии, как и всех отраслей биологии, навсегда останется филогения» (Луи Долло ¹⁾).

Но, говоря словами знаменитого палеонтолога Годри, «палеонтология одновременно представляет и величие, и убожество. Величие—потому, что мы пытаемся обнять всю совокупность органического мира, нищета—потому, что для истории ископаемых существ мы большею частью вынуждены довольствоваться изолированными обломками, обезображенными временем»...

По причине молчания, хранимого палеонтологией касательно многих, очень важных, моментов развития растительного мира, история последнего, едва ли не в большей мере, чем история мира животного, вынуждена опираться,

¹⁾ «La phylogenie sera, évidemment, toujours le but suprême de la palaeontologie, comme de toutes les autres branches de la biologie». (Эпиграф новейшей книги Карни).

прежде всего и после всего, на изучение его современного состояния,—со всеми последствиями этой односторонности.

Сравнительная отсталость палеоботаники, относительно палеозоологии, может быть объяснена не только специфическими свойствами ее объектов (особенности сохранения остатков), но равно и молодостью самой дисциплины, так как правильный путь, давший за последнее время необычайно богатые результаты,—путь тонкого сравнительно-анатомического исследования с применением микроскопа и изготовлением шлифов, был найден сравнительно недавно, во всяком случае уже тогда, когда палеозоология, предводимая сравнительной анатомией животных, успела достигнуть обширных успехов.

Однако, в самое последнее время, палеоботаникой сделаны такие важные достижения,—и в таких важных вопросах,—что они обязательно должны привлечь внимание не только тех, кто имеет касательство к ботанике, но всех просвещенных людей, заинтересованных в обосновании эволюционного мирозерцания. — Палеоботаника пришла на помощь как раз там и тогда, где и когда не то что ботаника, но сама эволюционная теория, находились в затруднительном положении.

Эти огромные, отчасти даже беспримерные для всей истории палеоботаники, достижения

вносят ясность в два вопроса первостепенной важности, которые оставались доселе в полной темноте:

I. В вопрос о происхождении наземной флоры, флоры «высших» растений, — растительного покрова суши, основного кадра «зеленого царства»; и

II. В вопрос о происхождении «цветковых», в узком смысле слова, или покрытосеменных растений, — доминирующей в современности группы, составляющей главный источник благосостояния человечества.

Мы имеем в виду недавние открытия группы Psilophytales (псилофиты), с одной стороны, и группы Caytoniales (кэйтонины), с другой. О них, насколько мы осведомлены, на русском языке еще ничего не опубликовано ¹⁾, — в противоположность приатлантическим странам, уже создавшим целую литературу, — и это дает повод к напечатанию наших очерков.

Первая статья наша, помещаемая здесь, посвящена псилофитам — первенцам наземной флоры, чье выступление отмечает конец древней истории растительного мира и начало средней: период водорослей сменяется периодом сухопутных папоротникообразных растений.

¹⁾ Мы имеем в виду печатное слово, фактически доступное широким кругам читателей. Чего не видели мы, того эти круги и давно не увидят.

Вторая статья будет посвящена первому появлению на арене, доступной зрению палеонтологии, покрытосеменных растений, откуда начинается новейшая история растительного мира, — период господства этой группы, без которой, вероятно, не осуществилась бы эволюция млекопитающих, и не было бы самого человека ²⁾).

Не может не броситься в глаза, что мы, говоря сразу о 2-й и 3-й эрах истории растительного мира, обходим молчанием первую его эру, — начало древней истории или «водорослевого» периода. Но об истоках растительной жизни, как и о первых шагах жизни на земле вообще, имеющиеся сведения не отличаются ясностью и устойчивостью.

Свойства первых организмов, микроскопических и нежных, условия сохранения остатков древних существ, и т. д. — всё это дает мало надежды, чтобы палеонтологии вообще когда-нибудь удалось окончательно «рассеять сумерки времен» и представить нам картину зари растительной жизни...

²⁾ Ср. на эту тему (о зависимости человека от покрытосеменных растений): Г о л е н к и н, Растит. мир, как производ. сила природы. 1924.

II. Недавнее положение вопроса о первенцах наземной флоры.

Сравнительно совсем недавно, каких-нибудь 7—8 лет назад, палеоботаника представляла следующую парадоксальную картину геологической последовательности растительных типов ¹⁾

Первая флора (силур — девон) — самая древняя, известная науке, флора.

В силуре — водоросли (сифонеи, нематофикус).

В девоне — водоросли; папоротники различного типа (главн. обр., «первопапоротники», но также формы, относимые к маратиевым, и т. п.); клинолистники (вымершая группа); каламиты (т.-е. вымершие хвощевые); лепидофиты (т.-е. вымершие плауновые); может быть, и голосеменные [семенные папоротники; кордаиты; гинковые; хвойные?! (имеем в виду *Polaeopitys Milleri*)].

Вторая флора (каменноугольный период).

1-й подраздел, нижний каменноугольный период: весьма разнообразные папоротники, клинолистники, хвощевые, плауновые и голосеменные.

¹⁾ См., напр., статью «Fossile Floren» в Schneider Linsbauer, Handwoerterbuch d. Botanik. 2 A. 1917 S. 240—241, или Potonie-Gothan, Lehrbuch d. Palaeobotanik. 2 A. Liefer. I. 1919, или Jongmans, Palaeobotanik («Kultur d. Gegenw. 3. IV. 4. 1914»). S. 404—405.

Из русских книг см., напр.: Лукашевич, Неорганич. жизнь земли. III. 1911. Стр. 199.—Скотт, Эволюция растительн. мира. 1914. Стр. 220—221 (в изд. «Биос»).—Готан, Ископаемые растения. 1914. Стр. 55, 68, 206 и сл.

И т. д., — продолжение развития тех же групп.

Что касается мхов вообще (включая так наз. печеночники), то предположительно относимые к ним образчики (в роде маршанции) были известны уже с нижнего «карбона» (=каменноугольного периода), но более или менее достоверные находки принадлежали значительно более поздним временам, напр., нижнему мелу.

Покрытосеменные считались появившимися тоже вдруг, в значительном количестве и разнообразии, в меловом периоде. Лица, которым это чудесное появление казалось подозрительны, относили к двудольным — покрытосеменным сомнительные остатки каменноугольного периода¹⁾.

Итак, палеоботаника не обнаруживала никакой связи ни между водорослями и высшими, сухопутными (=«сосудистыми», «стеблевыми», «устычными») растениями, ни между отдельными типами этих последних. Выходило так, как-будто все, или почти все (м. б. кроме покрытосеменных, с которыми дело обстояло совсем загадочно), различные и высоко организованные типы высших растений появились, независимо друг от друга, в «готовом» виде, параллельно все сразу, с самого начала существования наземной или сухопутной флоры, и с тех пор, в сущности, все осталось в неподвижности, исключая мельчание (замена древесных

¹⁾ См. наш второй очерк, посвященный цветковым растениям.

форм травами), вымирание (клинолистники) и даже упрощение, если считать, что мхи,—наиболее просто организованные из высших растений,—появились позже, чем папоротникообразные и голосеменные.

Одним словом, в рисующейся картине трудно было найти доводы даже в пользу «становления», и, при желании, на ее основании оставалось отвергать удобоприменимость принципов «движения» (прогрессивного) и «связи» (эволюционной) для наземного растительного мира,—с понятными последствиями для эволюционной доктрины в целом ¹⁾.

¹⁾ См., в русской литературе, «важнейшие» возражения против эволюционной теории у Романеса (Ромэнса): Теория Дарвина и важнейшие из ее применений. 1899. Стр. 350 и след.—«Между самыми ранними из известных нам растений мы не встречаем совсем обобщенных форм. Например, в первой наземной флоре—девонской—мы уже имеем представителей папоротников, хвощей и плаунов и притом настолько же специализированных, как и их ныне живущие представители, и снабженных всеми отличительными для этих весьма близких между собою групп признаками. Мало того, эти растения еще выше организованы, чем их ныне существующие потомки, по строению как их вегетативных, так, в некоторых случаях, воспроизводительных органов. Равным образом, ископаемые тайнобрачные этого периода обладают той же высоко организованной структурой древесины, как и их современные представители». (Другое возражение основывается на «внезапном» появлении покрытосеменных растений).

В защиту ее приходилось ссылаться на старое, дарвиновское, соображение, которое, при всей его справедливости, не является особенно убедительным, как и всякий довод *ex silentio*: что «геологическая летопись» и наши знания о ней отличаются гораздо большей неполнотой, чем это обычно думают; что, может быть, остатки, отчетливо свидетельствующие о «движении» и «связи», еще будут открыты, и т. д. ¹⁾).

Провал или зияние в указанном месте системы растительного мира оставалось заполнить мыслимыми, теоретически построенными типами. Эти бесплотные создания не могли, конечно, привлечь к себе большого доверия. Люди, склонные к глумлению над слабыми местами науки или черезчур робкие в обобщениях, страдающие «идеобоязнью», не прочь были уподобить эволюционистов-ботаников, с их теоретически придуманными «промежуточными звеньями» между водорослями и разными высшими типами, известной Агафье Тихоновне в «Женитьбе» Гоголя, с ее несбыточными проектами: «Если бы губы Никанора Ивановича да приставить к носу Ивана Кузьмича, да взять сколько-нибудь развязности, какая у Балтазара Ивановича» и т. д.,—то и получилось бы как-раз то, что нужно.

¹⁾ См. классическую X-ю главу «Происхождения видов» Дарвина.

На это, конечно, не трудно было ответить указанием на факты, говорящие за полную возможность существования сборных типов в органическом мире. Утконос—млекопитающее, кладущее яйца; археоптерикс—птицеящерица; семенные папоротники—нечто среднее между папоротниками и саговыми пальмами и т. п., все это, по существу, «химеры», «губы Никанора Ивановича»† «нос Ивана Кузьмича» и т. д., однако же они—реальные вещи, несомненно существовавшие или даже еще существующие типы,—как бы реализация «фантазии» о промежуточных звеньях.

Но теоретическая реконструкция пращуров наземной флоры отличалась, все время, особенной уязвимостью для критики потому, что представления здесь были крайне разноречивы и неустойчивы ¹⁾).

К каким водорослям приближался этот гипотетический прототип? По мнению одних—к зеленым, других—к бурым, третьих—к багряным (или красным). Каждое из этих предположений имело нечто за себя (у нас нет места на

¹⁾ Некоторое освещение состояния вопроса в то время можно найти в книжке Мейера: Происхождение наземной растительности, 1922. (Ср. его же, Исследование над спорофитом печеночников в «Уч. Зап. Моск. Ун.». XXXIX. 1916). Книжка вышла после открытия ископаемых «первенцев наземной флоры», но не говорит о них ни слова по обстоятельствам времени: русские ботаники еще не имели доступа к иностранной литературе.

этом останавливаться), но уже совместное их существование в науке говорило ясно, что фактов в распоряжении слишком мало, если остается такая ширь для личного вкуса.

Даже в вопросе, произошли ли сухопутные растения от высоко или низко организованных водорослей, — в вопросе, относительно менее узком, — существовало параллельно два взаимно исключающих друг друга мнения. — Исследователи же, напр., отстаивавшие происхождение высших растений от зеленых водорослей, расходились, в своей среде, в том смысле, что одни выдвигали нитчатые, другие — пластинчатые формы, третьи — лучиц, и т. д.; среди нитчаток, — то внимание уделялось формам с двужгутиковыми гаметами (половыми клетками), то — венцегжутиковыми. Не было договоренности и в том, при каких условиях мог осуществиться «выход водорослей на сушу», превращение водных растений в континентальные формы. Для одних — это земноводные условия прибрежной полосы, для других — возможно превращение дна моря в сушу, путем быстрых геологических переворотов, благодаря чему глубоководные растения вдруг могли оказаться в обстановке сухопутья и получить мощный посыл к развитию в направлении «ксерофитизации», т. е. переработки строения и жизнедеятельности применительно к континентальной среде ¹⁾.

¹⁾ См., напр., Church, Thallasiophyta and subaërial transmigration. 1919.

Не менее противоречий было и по вопросу, какой именно из известных типов высших, сухопутных растений, наиболее близок к гипотетическому «анцестральному», т.-е. предковому типу, иначе говоря—по вопросу о наиболее примитивном типе Vasculares или Cormophyta, т.-е. «сосудистых» или «стеблевых» растений.

По мнению некоторых, таким наиболее примитивным типом сухопутной флоры представляются мхи, в частности наиболее простые из них—печеночники. Но те же признаки, которые легли в основание подобной оценки: простота организации и относительно большая зависимость от водной среды,—другими исследователями рассматривались уже не как черты примитивности, а как нечто вторичное: упрощение в связи с возвратом в стихию древней жизни. В этом случае печеночники оказывались уже в ряду наиболее производных, дегенерировавших (упадочных) форм. Дегенеративный, поздний характер мхов, как-будто, подтверждался и палеоботаникой. Если мхи исключить, в силу двусмысленности их свойств, из числа кандидатов в первобытные типы сухопутной флоры, то таких кандидатов придется искать только в среде папоротникообразных ¹⁾, так как покрытосеменные, по общему убеждению, относятся к

¹⁾ К ним мы отнесем, в виду тесного родства, и голосеменные (кроме гнетума).

самым высоким, по организации, ступеням эволюции растительного мира.

Папоротникообразные, как известно, представляют в своей среде довольно большое разнообразие.

В разделении их на группы, а главное— в соподчинении этих групп, систематики тоже далеко не во всем между собою согласны. Но уже при первом взгляде, брошенном на всю совокупность относимых сюда форм, нельзя не заметить, что она распадается на две основных категории: «мелколистный» тип или плауновый, в самом широком смысле слова (*Lycoblattypus* Веттштейна), и «крупнолистный» тип или папоротниковый, тоже в широком смысле (*Filicoblattypus*). *Lycoblattypus* характеризуется мелкими, чешуевидными листьями, лишенными расчленения, не только на сегменты, доли и т. п. части, но даже и на черешок и пластинку; *Filicoblatt* имеет крупные и даже огромные листья (ср.: «вайя» папоротника), большей частью сильно расчлененные в смысле раздробления на сегменты, доли и т. п. мелкие разделы, с обособлением черешка, пластинки и, часто, прилистников и, большей частью, с арматурой из чешуй, волосков и пр. При *Lycoblatt*'е преобладающим органом является стебель, а листья— лишь его незначительными придатками.—При *Filicoblatt*'е доминируют и морфологически, и физиологически листья. Этому различию в листьях

приходится придавать особенно серьезное значение потому, что об-руку с ним идет параллельное различие и в других особенностях строения [напр., в расположении спорангиев (при *Lycoblatt'e* — в пазухе листьев, при *Filicoblatt'e* — на исподней поверхности листьев), в механизме их разверзания, и пр.]

Вопрос о том, плауновый ли (в широком смысле) тип или папоротниковый есть более первичный тип, сводится, таким образом, в существеннейшей мере, к вопросу, что первое: стебель или лист? что из чего образовалось?— Мы становимся перед крупнейшим вопросом морфологии высших растений, который далеко не безразличен даже для самой начальной ботаники. Каково генетическое взаимоотношение между такими, так называемыми, «элементарными» членами или органами, как стебель и лист? (вопрос о корне пока можно оставить в стороне, так как он не столь остро выдвигается научной злобою дня и новейшими фактическими достижениями).

И здесь разногласие достаточно велико, так что нет возможности входить в его конспектирование. Наметим главные течения¹⁾. I. Более

¹⁾ Интересующихся приглашаем сравнить взгляды, пропагандируемые, напр., в след. классических книгах: *Velenovsky*, *Vergleich. Morphologie d. Pflanzen*;— *Goebel*, *Organographie d. Pflanzen*;— *Bonnier*, *Cours de botanique*;— *Jeffrey*, *Anatomy of woody plants*.

первичен стебель ¹⁾, листья же являются его, позднее образовавшимися, придатками или выростами. II. Более первичен лист, а стебель есть результат сращения листовых оснований. III. Стебель и лист хронологически равноценны; и тот, и другой могли образоваться одновременно в результате срастания некоторых первобытных, нейтральных органов, в виде участков слоевища, имевшихся уже у водорослевого прапращура (так наз. «колосомы».).

Последняя гипотеза не дает ответа, какой из двух основных типов, Лусо-тип или Filico-тип стоит ближе к исходному, для высших растений, прототипу. Из двух остальных, до последнего времени соперничавших друг с другом в науке, гипотез, первая считает более примитивными формы с преобладанием стебля, вторая—с преобладанием листьев; т.-е. первая выдвигает Лусо-тип, вторая—Filico-тип.

Если стать на вторую точку зрения, то Лусо-тип придется считать упрощением Filico-типа

¹⁾ Строго говоря, называть стеблем тот первоначальный орган, на котором позже развились листья, нельзя, так как понятие о настоящем стебле неразрывно связано с представлением об органе, несущем на себе листья. Разбираемый вопрос о первичности стебля и листа правильнее было бы поставить так: что является исходной структурой: орган с симметрией стеблевого характера (радиальная симметрия по отношению к вертикальной оси) или листового (спиннобрюшная симметрия)?

в отношении листвы. При второй точке зрения, Лусо-лист как-то развился в Filico-лист.

«Как-то», — потому, что никаких настоящих переходов между тем и другим типом не известно. За исключением этого слабого места, обе гипотезы, — стеблевая и листовая, — располагают значительным арсеналом фактов в свою пользу (для обзора их у нас нет места).

В последнее время, наконец, выдвигается еще особая гипотеза, как бы обобщающая обе названные и согласуемая с отсутствием переходных ступеней между Лусо-листом и Filico-листом.

Согласно ей, Лусо-лист и Filico-лист имеют лишь поверхностное сходство, связанное с единством жизнедеятельности, но не равноценны по существу, т.-е. они — аналогичны, а не гомологичны. Одно из другого выводить нельзя (из этого, однако, не следует, чтобы группа с листом одного рода не могла произойти от группы с другим рода листом).

Лусо-лист более примитивен и представляет вырост на поверхности первоначального «стебля» (перед этим не имевшего никаких придатков). Filico-лист произошел в результате уплощения ветви, покрытой листьями первого рода, — он, по сути дела, есть «плосковетка».

В новейшее время, предположение о неравноценности по существу Лусо-листа и Filico-листа получило замечательное подтверждение со стороны

сравнительной анатомии растений ¹⁾, но тем не менее оно оставалось в ранге более или менее терпимых гипотез и пользовалось не бóльшим признанием, чем другие, ему подобные.

Таким образом, кардинальный вопрос об историческом отношении двух основных органов оставался, строго говоря, открытым.

Другой, крупнейший общий вопрос растительной морфологии, стоящий в теснейшей связи с проблемой о «первенцах наземной флоры», это вопрос о происхождении так наз. «смены поколений», — явления, которое многими признается крайне характерным для высших растений ²⁾.

Наиболее разработанной и недавно самой распространенной была гипотеза, по которой бесполое, споровое «поколение», или спорофит, возникло на суше, как новообразование, созданное новой, континентальной обстановкой; оно как бы вклинилось между двумя последовательными половыми «поколениями», или гаметофитами; у предка сухопутных растений его не было, исключая, может быть, зачаточное состояние. Главные основания этого взгляда: явная приспособленность «спорофитов» высших растений (коробочка или спорогон мхов; растение

¹⁾ Мы имеем в виду данные Д ж е ф ф р и. (См. ниже).

²⁾ В чем состоит это явление, — см. в любом серьезном учебнике ботаники, а также в вышеуказанной книжке Мейера.

папоротника, напр.) к сухопутному образу жизни и зависимость благоденствия «гаметофитов» (самое растение мха; заросток папоротников) от наличия влаги; далее, у наиболее простых и наименее сухопутных высших растений, каковы мхи, спорофит (в виде споровой коробочки) имеет относительно небольшие размеры и простую организацию.

На ряду с этим, широко распространен взгляд, что оба рода «поколений» имелись уже у водорослевого пращура высших растений; что «спорофит» возник ни мало не в связи с выходом на сушу, хотя в последних условиях и мог, конечно, сильно видоизмениться. Если сначала в пользу такого взгляда выдвигалось полное отсутствие указаний на то, чтобы «спорофиты» папоротникообразных в древнейшие времена были мельче и проще, чем позже и теперь, а также на то, чтобы могли быть переходы между спорофитом мхов и папоротников, — в последнее время он смог опереться на новую группу фактов из области альгологии (наука о водорослях). У водорослей найдена «смена поколений» с хорошо развитыми «спорофитами»¹⁾. Некоторые варианты смены поколений

¹⁾ Кроме вышеуказанной книжки Мейера, см.: Старк, Реферат работы Бонне: Половое воспроизведение и смена поколений у водорослей («Журн. Русск. Бот. О-ва», I. № 3—4. 1917).

напоминают то, что имеется у высших растений.— «Спорофит» тоже вышел из воды.

Но все же: каков был спорофит фактически у первых сухопутных растений? Был ли он мал или велик, прост или даже сложен, и в какой мере приспособлен к наземному существованию? Был ли он схож с спорофитом мхов или папоротникообразных,—двумя вещами, крайне мало сходными между собою? Или он не был сходен ни с тем, ни с другим известными типами спорофита? Или же, наконец, он объединял признаки того и другого? И т. д.

Ясно, что то или иное решение этих вопросов могло бы повлечь решение вопросов: о генеалогическом отношении мхов и папоротникообразных, стебля и листа (спорогон мхов подобен стеблю, а не листу, напр.: если будет доказано, что этот род спорофита первоначален, то ученье о примитивности стебля могло бы получить перевес), и т. д., и т. д.,—целой массы более или менее важных вопросов систематики и морфологии растений, — вопросов, из которых в предыдущем поставлены лишь очень немногие.

Несмотря на всю беглость нашего обзора, он оказался более длинным, чем это удобно по размерам настоящей статьи. Причина — состояние вопроса. В сущности, вопрос о том, каковы были первые высшие сухопутные растения,—это такой «узловой» вопрос, с которым связано

великое множество насущнейших вопросов не только ботаники, но и общей биологии (эволюционное учение). И он, если так можно выразиться, утонул в море непримиримых между собою гипотез.

Более, чем когда-нибудь, необходимо было веское слово палеонтологии. Невозможно оценить все его значение, если не задуматься над положением дел перед тем, как оно было сказано.

Справедливость требует отметить, что первые сведения об одном из представителей группы *Psilophytales* ¹⁾, куда относят наиболее древних вымерших высших растений, наших «первенцев

¹⁾ Это название дано по одному из типичных, и ранее всех открытому, роду *Psilophyton* (=голорост=растение, лишенное листьев). Оно неудачно, так как близко созвучно с названием *Psilotales* (псилотовые, по роду *Psilotum*), присвоенным маленькой ныне живущей группе папоротникообразных растений, довольно близкой к плаунам, но отчасти, правда, сходной и с *Psilophytales*. Поэтому для рассматриваемой вымершей группы предлагались другие названия, а именно: *Prolyscorodineae* (Линье; т.-е. предплауновые), *Propteridophyta* (Арбер; т.-е. предпапоротникообразные) и даже *Procormophyta* (он же; т.-е. предстеблевые). Эти названия, однако, получили меньшее распространение, чем «*Psilophytales*», и имеют тот недостаток, что отражают в себе те или иные теоретические воззрения на группу. Поэтому мы будем пользоваться обычным названием, хотя из дальнейшего можно будет заключить, что и остальные, с теоретическим оттенком, имена даны каждое с достаточным основанием.

наземной флоры», относится еще к 1859 г. когда Доусоном был открыт (в нижнем девоне Канады) род *Psilophyton*. В настоящее время не приходится сомневаться, — говорит знаменитый современный палеоботаник Д. Г. Скотт, — что описанная Доусоном форма «есть реальное растение, а не миф или химера, как думали некоторые». — В свое время, несмотря на удовлетворительное для момента описание, к находке Доусона отнеслись скептически, и, до последних лет его прославления, *Psilophyton* оставался в числе других неинтересных или сомнительных реликвий, как бы в запасном складе палеоботаники. — «В данном случае, — продолжает Скотт, — повторилась история о камне, отвергнутом зодчим»...

Повторилось то же, что было когда-то при открытии другого столь же удивительного «вымершего чудовища», знаменитого археоптерикса («первоптицы»). В настоящее время нет такого элементарнейшего учебника по биологии, в котором не приводился бы этот поразительный «сборный тип», а 65 лет назад, когда о нем впервые стало известно (первое известие об археоптериксе наука получила от профессора А. Вагнера, который 9 ноября 1861 г. сделал сообщение о нем в Мюнхенской Академии ¹⁾),

¹⁾ Таким образом, наиболее известное из ископаемых «промежуточных звеньев» было открыто после выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина, где подобные открытия могли быть только предсказаны!

многие не хотели верить его существованию, а некто проф. Гибель печатно доказывал, что «ненавистная окаменелость есть обман и подделка, что она в подлинном виде есть обыкновенная ящерица, но к ней какие-то обманщики приделали фальшивые перья».

Новейшее вторичное открытие Psilophytales, окончательно закрепленное за наукой, было сделано на материале из Эбердиншира, ставшем известным благодаря исследованиям геолога Маские в 1913 г. Первое подробное исследование, посвященное этим растениям, которое сразу привлекло к ним всеобщее внимание и начало собою целый ряд подобных работ, опубликовано Кидстоном и Лангом в 1917—21 годах ¹⁾. Некоторые формы стали известными и того позже.

Горячее теоретическое обсуждение продолжается до настоящего времени ²⁾. Впрочем, отчасти проводится и политика замалчивания, так как замечательное открытие это поистине является «сгix et scandalum» схоластической, формальной систематики с ее излюбленными резкими и устойчивыми делениями на строго соподчиненные группы. Достаточно сказать, что

¹⁾ Kidston and Lang, On old red sandstone plants. («Trans. Royal Soc. Edinb.» LI. LII. 1917—21).

²⁾ См. особенно названную ниже книгу Scott, а также его классические «Studies in fossil botany». II. 1923. P. p. 378—398.

в катехизисе ботанической систематики ортодоксального направления — «Syllabus der natürl. Pflanzenfamilien» Энглера — такое воплощение ереси, как Psilophytales, как бы обходится молчанием (см. изд. 8-е 1919 г. и последнее — 9—10-е изд. 1924 г.)...

III. Псилофиты, вновь открытые древнейшие представители сухопутного растительного мира ¹⁾:

Классическими представителями псилофитов являются роды «риния» и «хорнея» ²⁾.

¹⁾ Основная литература по Psilophytales приведена в сводке:

Pia, Der Stand unserer Kenntnisse von ursprünglichsten Gefäßpflanzen («Zeitschr. für induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre». XXXV. № 3—4. 1924. SS. 292—309).

Можно прибавить еще след:

Bower, Ferns. I. 1923. P.p. 339—340.

Göthan in Potonie, Lehrbuch d. Palaeobotanik Lief. 3. 1921. SS. 426—428.

Scott, The early history of the land flora [«Nature». 1922. November 4 and 11. (Separ. 18 p.p.)].

Scott, Extinct plants and problems of evolution. 1924. P.p. 183—199. 205—207.

Stolley, Die Psilophytales. («Jahresb. Niedersächs. Geolog. Ver.». Hannov. XVII. 1925. SS. 39—96).

Wettstein, Handbuch d. systemat. Botan. 3 A. 1924. SS. 323—324. 326—328.

²⁾ Название «риния» происходит от одной местности, «хорнея» же названа в честь известного шотландского геолога.

Типичный представитель рода «риния»—*Rhynia Gwynne-Vaughani* (см. рис. 1)—растение около 20 см. высотой. Расчленения на настоящие корень, стебель и лист нет. Вместо корней—особые одноклеточные волоски—ризоиды, отходящие пучками от подземного стержня, напоминающего корневище. Надземная часть, по направлению роста напоминающая стебель, торчащая, свильчатым ветвлением. Кроме главных развилин, имелись еще придаточные «ветви», более короткие и тонкие (толщина главных—2—3 мм.). «Стебли» и «ветви» несут на своей поверхности, разбросанные без порядка, выросты, ок. $\frac{1}{3}$ мм. в поперечнике; они состоят лишь из поверхностных слоев клеток и в нижней части растения несут на себе ризоиды. Придаточные

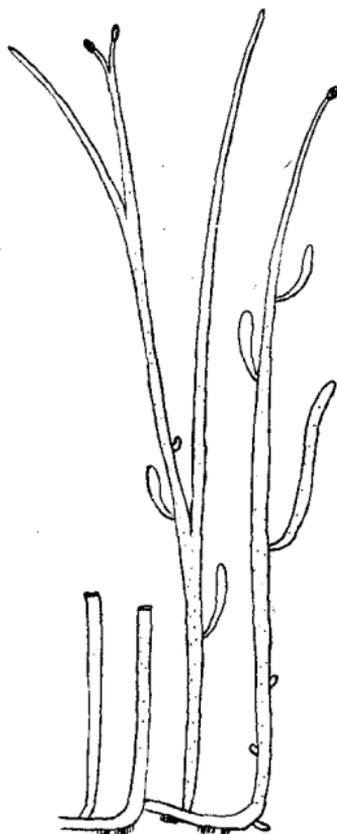


Рис. 1. Общий вид *Rhynia Gwynne-Vaughani* (риния). (Реставрация по Кидстону и Лангу).

«ветви», повидимому, легко отваливались, обеспечивая, может быть, вегетативное размножение.

В верхушках и мелких «веточках», вообще, часто нет и следа проводящих пучков. Главные «стебли» и «ветви», равно как подземный орган, заключают по одному пучку, очень простого устройства. Древесина, состоящая из кольчатых трахеид (проводящих воду клеток), — какие у обыкновенных растений бывают лишь в первоначальной части древесины, — со всех сторон окружена лубом. Самые мелкие элементы древесины лежат в ее центре. В лубе — тонкостенные, удлинённые клетки; ситовидные трубки не известны. Пучок не имеет особого влагалища: эндодермис отсутствует. Относительно толстая кора состоит из многих, — несколько различных, идя изнутри кнаружи, — рядов клеток паренхимы. Эпидермис снабжен кутикулой. Устьица вполне типичного строения, но в весьма ограниченном количестве.

Проводящие пучки придаточных «ветвей», где такие пучки имеются, кончаются в их основаниях слепо, т.-е. не вступая в соединение с пучками главных «стеблей».

Органы размножения, в виде вместилищ спор, которые мы условимся называть «спорангиями», находятся на концах «стеблей». При 3 мм. длины, ок. 1,5 мм. в поперечнике, они, более или менее, мешковидны. Споры в большом числе,

отчасти соединенные по 4 (в тетрады). Стенка «спорангия» состоит из многих рядов клеток, при чем наружный похож на эпидермис. Впечатление, что «спорангий» представляет собою верхушку «стебля», углубляется случаями, где «спорангий» сформирован неполне и все же заключает в себе споры.

Споры сохранились хорошо. Очевидно, они были приспособлены к разносу по воздуху. Они совершенно не похожи (по словам Скотта) на соответствующие органы размножения водорослей.

Другой вид того же рода — *Rh. majog* (см. рис. 2), вдвое более рослый. Полукруглые выросты коры не развиты. Нет и придаточных «ветвей». «Спорангий» вчетверо крупнее, споры тоже больших размеров. Проводящие пучки во всех разветвлениях. Остальные признаки, в основном, те же.

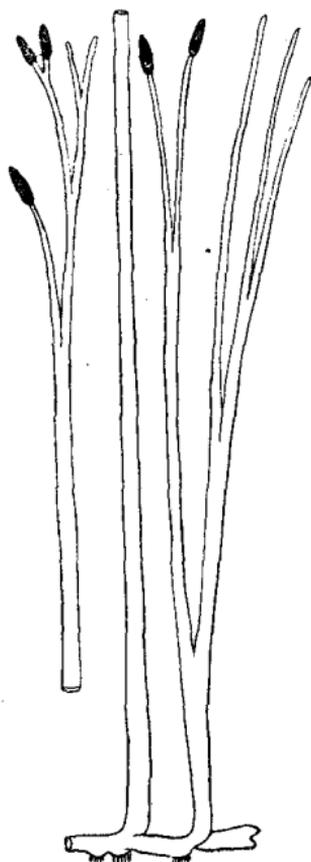


Рис. 2. Общий вид *Rhynia majog* (риния). (Реставрация по Кидстону и Лангу),

Представитель второго, типичного для группы псилофитов рода «хорнеи»—*Hornea Lignieri* (см.

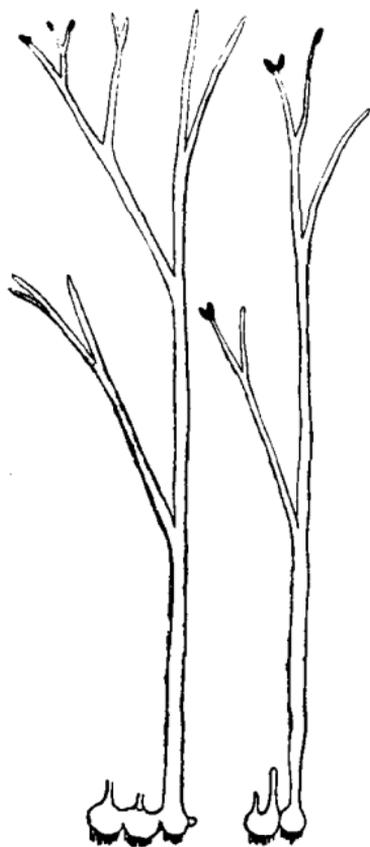


Рис. 3. Общий вид *Hornea Lignieri* (хорнея).
(Реставрация по Кидстону и Лангу).

рис. 3), достаточно сходен с первым. Но «корневище» шишковатое. Нет ни придаточных «ветвей», ни поверхностных выростов. Не найдено также и устьиц, если только это не следствие относительно плохой сохранности. Отличие в системе пучков состоит в том, что подземные части их не имеют; проводящие пучки «стеблей» кончаются при основании слепо.

В особенности своеобразны «спorangии». Отношение их к «стеблям» то же, что у ринии, но они менее обособлены; меры—1—2 мм. шир. и 2 мм. длины. Иногда они образуют вилку, как-будто «стебель» начал было ветвиться, но превратился в двойчатый «спorangий». Главное

отличие в строении, по сравнению с предыдущим родом, заключается в наличии пестовидной колонки, которая торчит со дна полости спорангия, не доходя до ее свода. Колонка представляет продолжение лубяной части проводящего пучка «стебля», древесина же его выклинивается, несколько не доходя до «спорангия». Если последний двоится,—тогда и колонка вильчатая. Стенка состоит из паренхимы и эпидермиса, тоже не отличающихся от соответствующих тканей «стебля». Полость, включая и колонку, выстлана особым слоем; таким образом, он образует как бы двойной колокол. Споросный слой соответствует паренхиме более глубоких слоев коры «стебля». (См. рис. 4).

К *Hornea* считается близкой *Hostimella hostimensis*, так как и здесь «спорангий» снабжен колонкой, и устьица, повидимому, отсутствуют. Но ветвление более обильное, а главное—в более мощных «ветвях» развита вторичная древесина (ее трахеиды с округлыми порами, в то время как в первичной древесине трахеиды кольчатые или лестничные). Кроме того, имеется намек на образование сердцевины.

Возможно, что к *Hostimella*, в качестве частей, принадлежат остатки, описанные под именем *Aneurophyton germanicum*. Здесь листья, папоротникового, сильно расчлененного типа, вероятно, с подобием прилистников («афлебии»). На концах ветвей сидят, в незначительном числе,

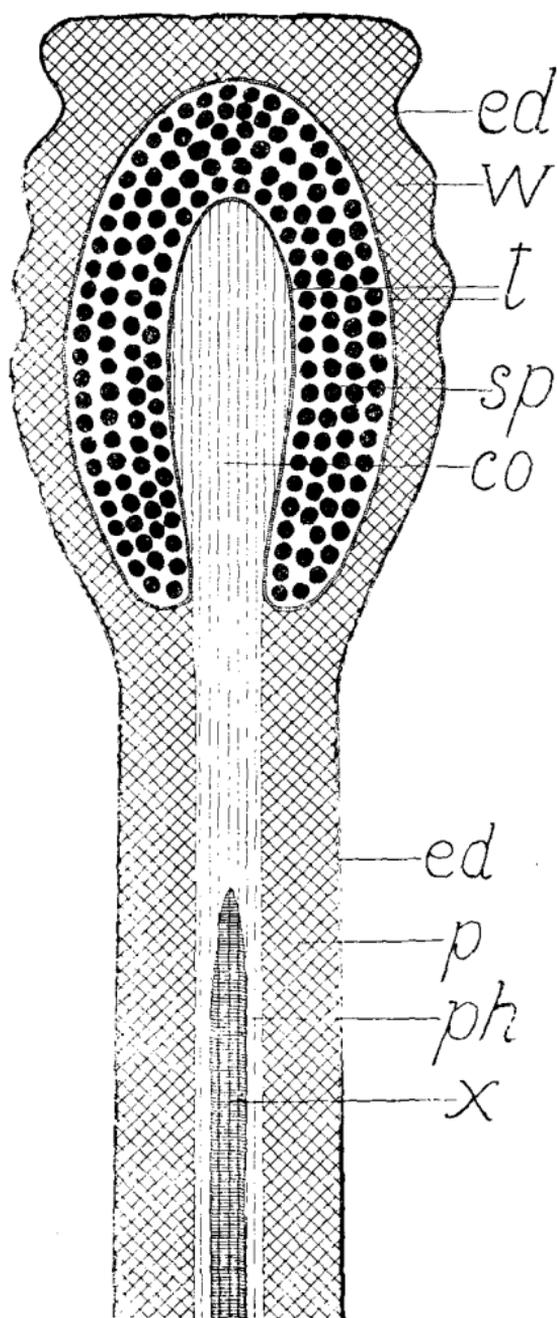


Рис. 4. Спороангий Нюлеа Lignierii, в продольном разрезе (увеличено).
(Схема по Пиа).

ed — кожа, w — стенка спорангия, t — выстилающий слой (тапетум), sp — споры, co — колонка, p — паренхима, ph — луб, x — древесина.

собранные группами, коротконогие спорангии. Строение стебля напоминает хостимеллу, но несколько более сложно. Аневрофит близок не то к настоящим, не то к «семенным» папоротникам (вымершая, палеозойская группа, имевшая семепочки).

По мнению некоторых исследователей, к роду *Rhynia* относится еще ископаемое, уже издавна (как мы знаем: см. выше), хотя и неполно, известное под названием *Psilophyton*. По этому роду и названа вся разбираемая нами группа «псилофитов». Здесь, в общем, и внешнее, и внутреннее строение, насколько известно, близко к риниям, но «стебли» более высокие и толстые (напр., 0,5—1 см. в поперечнике).

Ветвление более обильное, при чем иногда в парах «ветвей» одна значительно крупнее другой, так что получается так называемый «симподий», а не равномерная «дихотомия» — вильчатость. Концы еще растущих «ветвей» закручены улиткой, как молодые листья папоротников. Внизу «стебли» покрыты шиповидными придатками (они равны поперечнику стебля), мельчающими идя к верхушкам, где их уже вовсе нет ¹⁾. Спорангии, как следует, не известны. Повидимому, это были яйцевидные,

¹⁾ Некоторые (Арбер) сравнивают эти шипы с полукруглыми выростами у риний, но у последних они не бывают шиповидной формы.



Рис. 5. Общий вид *Psilophyton princeps* (псилофит первоначальный).

Спорангии нарисованы, вероятно, не на своем месте.
(Реставрация по Дюссону из Потонье).

крупные коробочки по концам «ветвей». Поперечный разрез корневища (у *Д о у с о н а*) напоминает ринию. Устьиц много.

Более сложное внешнее расчленение, чем хорнея и риния, представляет астероксилон—*Asteroxylon Maskiei* (см. рис. 6). Тонкие разветвления «корневища» (его строение—ринии) проникали в глубь почвы, наподобие корней, но ризоидов не было.

Высота надземных «стеблей» значительно выше, чем у только что названных родов,—ближе к псилофиту. Ветвление и одноосевое, и вильчатое. «Стебли» и «ветви» густо покрыты чешуевидными, похожими на мелкие листья, придатками ланцетной формы, длиною около 5 мм. Они состоят только из паренхимы (нежных, равносторонних клеток), пучков в них нет; хотя главный пучок стебля и дает веточки по направлению к отдельным «листьям», но эти веточки кончаются, не входя в последние. Пучок «стебля» построен совсем иначе, чем у предшествующих типов. Древесина на поперечном разрезе имеет звездчатое очертание; лучи звезды к периферии расширены и иногда раздвоены. Элементы-первенцы, образующиеся раньше других (так наз. протоксилема), залегают близ окончаний лучей. Таким образом, развитие древесины шло от окружности к центру звезды. Трахеиды со спиральным утолщением. Луб занимает промежутки между лучами древесины,



Р и с. 6. Общий вид *Asteroxylon Maskiei* (астероксилон).
 Направо вверху—«веточка» со спорангиями; показано рядом и место,
 где она, вероятно, была прикреплена к растению при жизни.
 (Реставрация по Кидстону и Лангу).

одевая их и по периферии,—в общем пучок цилиндрической формы. Пучки, направляющиеся к основаньям придатков, отходят от концов лучей древесинной звезды. Их устройство похоже на устройство пучков в стеблях хорнеи, ринии и т. п. Пучки, идущие в ветви, более похожи на главный стеблевой пучок. Большое теоретическое значение имеет факт, что в некоторых случаях боковые ветви имеют внутриродное происхождение, т.-е. заложены в глубине и выходят наружу, прорывая кору. Это, как известно, признак корня.—В коре можно различить, кроме двух плотных зон — одной, прилегающей к центральному пучку, и другой, подстилающей эпидермис, еще мощную среднюю зону, для которой характерны полости: крупные, узкие, расположенные в один ряд, по радиусам, и размежеванные тонкими прослойками клеток. Устьица развиты, как на стебле, так и на «листьях».

На основании совместного нахождения с описанными остатками, думают, что к *Asteroxylon* принадлежат еще особые тонкие, безлистные, гладкие, многожды разветвленные побеги ¹⁾. Устройство их пучков разнообразно, но напоминает описанное выше. Устьица есть. В соседстве с такими ветвями (см. рис. 7) находили спорангии,

¹⁾ Эти спораношения найдены вне соединения с вегетативными частями.

около 7 мм. длины, с особым местом вскрытия, линия которого намечалась заранее

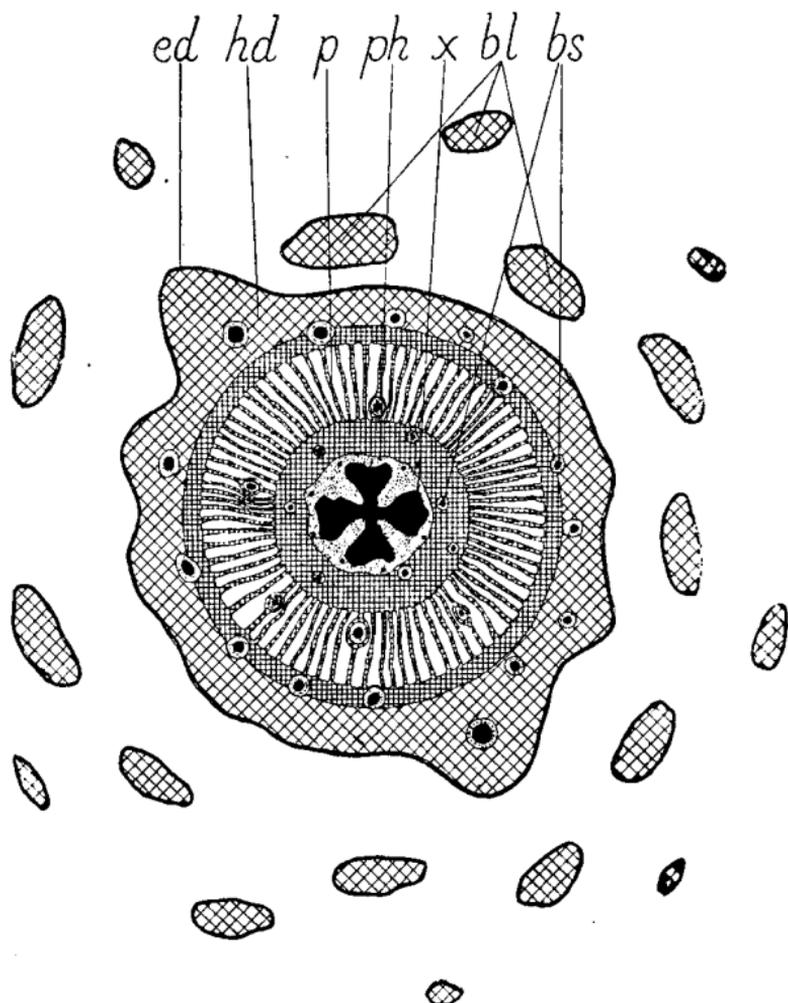


Рис. 7. Поперечный разрез стебля с листьями *Asteroxylon Mackiei*.

(Схема по Пиа).

bl—листья, bs—листовые пучки, ed—кожица, hd—гиподерма (под кожный слой), p—паренхима, ph—луб, X—древесина.

особым устройством толстой стенки. Колонки нет. Споры обыкновенны. Таковы были, по всей вероятности, спороносные ветви астероксилона.

Его «листья» без пучков заставляют вспомнить о загадочных шипах псилофита (*Psilophyton*), хотя большой вопрос, равноценны ли они, а также представляют ли шипы результат заглохания листьев (рудименты), или они, напротив,—зачатки (орименты) последних? Вообще, через посредство *Psilophyton*, род *Asteroxylon*, стоящий, на первый взгляд, особняком, легко связывается с основным типом, т.-е. *Rhynia* и *Hornea*, даже если отнести к *Asteroxylon* и описанные безлистные веточки со спорангиями.

Кроме перечисленных типов, известен еще ряд ископаемых форм, которые, может быть, относятся к одной с ними группе или родственны с нею. Но они известны еще весьма недостаточно, почему и вопрос об их систематической принадлежности остается открытым.

Напр., род артростигма (*Arthrostigma*) напоминает *Psilophyton*. Но шиповидные придатки заключают в себе пучки, спорангии же неизвестны. Есть данные предполагать, что «стебли» были не цилиндрические, а, быть может, уплощенные, шипы же сидели только по краям их. Однако, другие исследователи видели иное расположение: равномерное вокруг всего стебля, так что здесь есть еще невязки в представлениях.

Haliserites (галисеритес) раньше относили к водорослям, чему противоречит наличие пучков с лестничными трахеидами. Возможно, что надземные части были уплощенные, спорангии же, повидимому, занимали концы «ветвей».

У *Pseudosporonchus* стебли кончались целыми пучками тонких веточек. Спорангии неизвестны.

Sporogonites характеризуется своим названием (спорогоном называется «споровая коробочка» мхов,—характернейший для этой группы орган бесполого размножения). Известны только «спорангии» с ножками¹⁾; они 6—9 мм. длиной, палицевидной формы, с колонкой и вообще устройством, близким к хорнее (*Hornea*).

Наконец, у *Thursophyton* имелись чешуевидные «листья» без пучков (?), т.-е. — было сходство с *Asteroxylon*. Но спорангии сидели, повидимому, в пазухах листьев. Строго говоря, этот признак идет вразрез с характернейшей чертой организации типичных псилофитовых растений, так как им свойственно концевое расположение спорангиев.

1) По словам Халле, описавшего это, поразительно—даже больше хорнеи—напоминающее мхи, ископаемое, «ножка» спорангия с одинаковым успехом может быть признана за стебель (часть гаметофита) и за «щетинку» (*seta*, часть спорофита), так что природа ее неясна.

На других, предположительно относимых сюда и недостаточно изученных, ископаемых образцах здесь нет нужды останавливаться¹⁾.

Псилофиты известны с верхнего силура (напр., *Psilohyton? Hedei*) и до среднего девона включительно. В верхнем девоне они сменяются разными типичными папоротникообразными, которых, по новым данным, до тех пор, повидимому, не было вовсе²⁾. Ранее флоры псилофитов известны только водоросли. Исключение,—сенсационное и еще оспариваемое,—составляет сосудистое растение *Archaeoxylon Krasseri*, до-Кембрийского, будто бы, возраста, описанное лишь в 1924 г. (Крейзе-лем) и анатомически близкое к хостимелле.

Интересны условия, в которых найдены окаменелые остатки псилофитов. Это—род древних ископаемых торфяников. Последовательные слои

¹⁾ В книге Унгеря «Ландшафты различных геологических периодов» («Die Urwelt in ihren verschiedenen Bildungsperioden», 1858; заглавие русского перевода, хотя мы его и видели, точно привести сейчас не можем), среди девонских растений, представлена заросль загадочных форм, со спорогонами и внешностью мхов, под названием *Aphyllum paradoxum*. В таком виде это растение легко было бы принять за представителя псилофитов. Но, по сообщению проф. Д. Г. Скотта (в письме к автору от 23. IX. 1924), Унгер имел дело с черешком одного первопапоротника (*Metaclepsidropsis*), и упомянутый рисунок есть плод неверной реставрации.

²⁾ См. особенно выше указ. статью Штолля. Ср. Scott, The transformat. of the plant world in geological me («Nature», 1925. October 31. P. p. 645—647).

торфа, переполненные органическими остатками, разделены песчаными прослойками. Отложение относится к периоду активной вулканической деятельности, и весьма вероятно, что, время от времени, торфяники заливались водою горячих гейзеров, содержащей силикаты и способствовавшей «окаменению» растительных остатков. При жизни, растения страдали от вулканической среды, чем, вероятно, и объясняются некоторые их повреждения, различимые на остатках. Часто экземпляры находятся в том же вертикальном положении, в каком они росли при жизни; внешняя форма и внутренняя структура сохранились в таком виде, что вполне доступны для изучения. Поэтому, не взирая на свою необыкновенную древность, псилофиты оказались в числе наиболее детально изученных ископаемых.

Торф, в образовании которого принимали участие псилофиты, при известных условиях, мог превращаться в настоящий уголь. Интересно, что такой уголь раньше знатоками принимался за уголь водорослевого происхождения.

Возможно, что хорнея вела подводный образ жизни. Во всяком случае, это растение брало верх над другими, в отношении изобилия, в моменты наибольшего покрытия местности водою.

В таких же условиях найдено еще несколько растений того времени. Из них особенно замечательно, с теоретической стороны, известное под именем *Nematophycus* (силур и девон). Это

было, иногда, гигантское растение (стебли его— до 1 м. в поперечнике), напоминавшее водоросли типа ламинарий и сифоней, почему его и признавали за водоросль. Но такие водоросли бывают только морские.

Если и на самом деле нематофикус был морской водорослью, то представляется необычайным, что его находят в континентальном торфянике, в условиях, сходных с условиями нахождения риний, — т.-е., как думают геологи, может быть, в 200, или около того, милях от моря тех времен.

Вполне возможно, что нематофикусы были скорее болотные растения, чем морские. «Но это,—говорит Скотт,—не уменьшает загадочности факта; потому что в настоящее время такие растения, — типа высоко-организованных водорослей, — в качестве наземных обитателей не встречаются».

«Ассоциация нематофикуса с сосудистыми наземными растениями, в континентальных условиях, свидетельствует,—продолжает Скотт,—о превосходящей ожидания приспособляемости высших водорослей тех времен»...

«Мы не должны упускать из виду,—говорит тот же авторитет,—что мы имеем дело с очень ограниченной и специализированной флорой,— флорой древнего торфяника, росшей при неблагоприятных условиях.—Вовсе не обязательно считать эту флору типичной для данного периода».

Но, прибавим мы, другая наземная флора того же периода времени нам неизвестна, и пока у нас нет оснований предполагать, чтобы, помимо «псилофитовой» флоры, тогда существовала еще какая-нибудь иная флора высших растений. Даже более того: факт, что сохранилась от того времени и найдена только «псилофитовая» флора, способен говорить, если не за ее единственность, то за ее наибольшую распространенность на суше силура и девона.

IV. Систематическое положение псилофитов.

При решении вопроса о систематическом положении псилофитов, очень важно сперва установить, насколько полны наши знания о их строении. Некоторыми высказывалось мнение, что остатки, фигурирующие в науке под различными видовыми и родовыми названиями, на самом деле представляют различные органы одних и тех же растений. Напр., не представляют ли собой *Asteroxylon* и *Rhynia* двух типов «побегов», с разным назначением, одного растения? *Asteroxylon*, как известно, устроен сложно, хорошо приспособлен к ассимиляции, но лишен, как думают, спорангиев. Напротив, *Rhynia*, неся спорангии, имеет очень простое строение. И т. д. Однако, рассмотрение условий нахождения остатков псилофитов заставляет отказаться от подобной мысли. Во всяком случае, более вероятно, что основные типы группы — хорнея и риния—

известны нам во всех своих частях, за исключением лишь, может быть, заростков.

По внешнему расчленению, такие растения, как риния и хорнея, несомненно, ближе всего подходят к слоевцовым, водорослям¹⁾, а из водорослей—к багряным водорослям, в роде *Furcellaria*, *Plasmatium*. Органы размножения, более всего похожие на спорангии псилофитов, среди водорослей мы снова находим только у багрянок, в виде их цистокарпия, как бы прообраза коробочки мхов. Замечательно, что по своему внешнему сложению названные псилофиты стоят ниже более совершенных водорослей и сравнимы с относительно простыми их представителями. Однако, наличие устьиц и проводящих пучков, с хорошо развитой древесиной,—признак уже сухопутных, «высших» или «сосудистых» и «устьичных» растений,—отграничивает псилофитов от водорослей, указывая на их континентальный, сухопутный характер. Что касается отличия в окраске (багряные водоросли получили свое название ради характерного красного пигмента), то неизвестно, и, вероятно, никогда не будет выяснено, были ли псилофиты красного или зеленого цвета. Молчаливо допускается, что у них хроматофоры были зеленые, но основанием является только заключение по аналогии: все сухопутные растения

¹⁾ «Стебель риний, — пишет Скотт, — с полным правом может быть назван слоевищем».

обладают зеленым пигментом, все они относятся к «зеленому царству».

Спорангий псилофитов, особенно тот его сорт, где имеется «колонка», наиболее близкую параллель находит себе в группе мохообразных. Особенно близко соответствие спорангия, хорнеи и споровой коробочки (спорогона) сфагнума— торфяного мха. В виду того, что спорогон— орган, в высшей степени характерный для мхов, этому сходству нельзя не уделить особого внимания. Внешнее расчленение у таких типов, как *Asteroxylon*, тоже достаточно напоминает так наз. листовенные мхи. Правда, у псилофитов и стебель, и листья обыкновенно снабжены устьицами, в то время как у мхов они имеются, как правило, лишь на споровой коробочке. Но, может быть, напр., у хорнеи, тоже не было устьиц. С другой же стороны, у некоторых мхов найдены устьица и на гаметофите¹⁾.

Тем не менее, при сопоставлении псилофитов и мохообразных, не взирая на крупные сходства, возникает коренное затруднение. Как известно, спорогон и самое растение мха, на котором развивается этот спорогон, представляют разные «поколенья». Спорогон— бесполое поколение, и по истории своего развития, и по строению, отчетливо отграничен от самого мха— гаметофита, с его листовенным стеблем и ризоидами. У псилофитов же, как говорилось и выше, споровая

¹⁾ См. Goebel, Organogr. d. Pflanz. II, 1, p. 545 ff.

коробочка является непосредственным, органическим продолжением «стебля», на котором она развивается. Никто не сомневается, что здесь споровая коробочка вместе со стеблем и пр. образуют одно целое. Если коробочка относится к бесполому поколению, то к нему же принадлежит и все остальное, что мы у псилофитов знаем.

Таким образом, право сравнения со мхами для псилофитов приобретаетс^я допущением, что у последних был несравненно более развитый спорофит, представлявший целое растение, а не спорангий-коробочку только. Напротив, ничего параллельного самому растеньицу мха, его гаметофиту, у псилофитов нам неизвестно. Это очень загадочно, но объяснимо с помощью предположения, что гаметофит у псилофитов был незначителен, почему не сохранился или ускользнул от исследователей древней флоры. В этом случае выдвигается знаменательное различие со мхами, с их преобладанием гаметофита над спорофитом, — противоположностью того, что имеется у всех других сухопутных растительных типов.

Принимая, что у псилофитов бесполое поколение преобладало над половым, что целые растения хорнеи, ринии и т. д. представляют собою спорофитов, — им придется отвести место, в системе современных растений, среди папоротникообразных. Различные псилофитовые типы имеют более или менее близкое касательство к весьма

различным папоротникообразным, что не удивляет, в виду сравнительного разнообразия представителей *Psilophytales*.

«Ветви» псилофитов, — напр., спорангиеносные органы, относимые к *Asteroxylon*, — очень похожи на листья — вайи вымерших папоротников, типа *Stauropteris*, где спорангии занимали концы или верхушки листовых сегментов. Крайне интересна эта возможность, и даже необходимость, сопоставления органов псилофитов, которые часто называют стеблями и ветвями, с листьями более высоко стоящих, — более отвечающих современной картине растительного мира, — форм.

Если подтвердится предположение некоторых исследователей о связи *Hostimella* с *Aneurophyton*, то этим установится близость псилофитов уже с семенными папоротниками (или пальмопапоротниками — *Cycadofilices*), и, может быть, найдет лишнее подтверждение взгляд, согласно которому вайи папоротников, — эти древнейшие «настоящие», т.-е. крупные, расчлененные на черешок, пластинку и прилистники, — листья представляют «плоскоцветки».

Не менее, а даже еще более выступает связь псилофитов с плауновыми растениями. «Корневище» хорнеи вполне сравнимо со своеобразным органом, который наблюдается в эмбриональном развитии (у проростков) некоторых плаунов (*Lycopodium*, *Phylloglossum*) и известен под именем «протокорма». Протокорм — это паренхимное

тело, без проводящих пучков, достигающее у некоторых экзотических видов крупных размеров; оно, со своими листовидными придатками, сперва и составляет молодое растение некоторых видов *Lycopodium*.

Asteroxylon очень похож на обыкновенные плауны (*Lycopodium*). Это можно сказать не только относительно общего облика и морфологического расчленения (NB: чешуевидные листья!), но, особенно, — относительно анатомического строения. Строение проводящих пучков, — признак первостепенной важности, — здесь то же, что, напр., у обыкновенного *Lycopodium Selago*. Дальнейшее сходство — в расчленении коры на зоны, в характере внутренних листовых следов и т. д. Признаки отличия *Asteroxylon*'а от плаунов, как то: отсутствие корней и настоящих ситовидных трубок (т.-е. — типического вида), свойства оболочки древесинных клеток и пр., ставят первый тип ниже, раньше вторых, в генеалогическом древе. «Листья» у плаунов более похожи на настоящие листья, так как они заключают пучки, в то время как у *Asteroxylon* чешуевидные придатки, именуемые тоже «листьями», пучков не содержат.

Совершенно иной характер имеет спороношение у сравниваемых типов: в пазухах (углах) «листьев» у плаунов и на верхушках особых «ветвей» у *Asteroxylon*. Но, как уже отмечалось, каково было спороношение у *Asteroxylon*,

строго говоря, твердо не установлено. Наконец, на такой простой вопрос: действительно ли «листья» плаунов суть настоящие листья, а «ветви» *Asteroxylon* — истинные ветви, не так просто ответить.

Наводят на размышление не раз повторявшиеся палеоботаниками ошибки при различении *Psilophyton* и лепидофитов, ископаемых плауновых ¹⁾, из чего следует серьезная морфологическая близость этих форм.

Больше разногласий существует среди палеоботаников по поводу взаимоотношений псилофитов и *Psilotales*, псилоотов, — маленькой (всего 2 рода) экзотической группы папоротникообразных растений, с весьма неопределенным систематическим положением (может быть, — родственники плауновых; может быть, — вымершей группы клинолистников, которую чаще всего сближают с хвощами под именем «членистых» папоротникообразных — *Artropsida* или *Articulata*).

Серьезные авторитеты стоят за тесную близость псилофитов и псилоотов ²⁾. Главные черты

¹⁾ См., напр., Seward, *Fossil plants*. II. 1910, p. 26 и след.

²⁾ Раньше, до новейших исследований, *Psilophyton* относили к псилоотовым, т.-е. к непосредственной родне *Psilotum* (см., напр.: Zeiller, *Éléments de palaeobotanique*. 1900. p. 203; Seward, *Fossil plants*. II. 1910. p. 26 и др. Следуя им, нами в книжке «Введение в систем.» для псилоотовых показан чрезмерно глубокий геологический возраст. Фактически древних остатков их не известно).

сходства таковы. Нет настоящих корней. Характер ветвления (у ринии и у *Psilotum*). Анатомическое строение «корневищ» и «веточек». Отсутствие настоящей «внутренней кожицы», эндодермы. Форма древесинного тяжа. У *Psilotum triquetrum* в листьях нет пучков. И пр., и пр. Положение спорангиев у псилоотов точно не выяснено, но, повидимому, оно такое же, как у псилофитов,—на концах веточек; только эти веточки—сильно укороченные и пазушные (т.-е. выходят из листовых пазух, как у *Asteroxylon*?).

Неудивительно, что, во мнении некоторых, современные псилоты (*Psilotum* и *Tmesipteris*) являются прямыми, и даже мало измененными, потомками древних *Psilophytales*.

V. Общие выводы, которые должно или, по крайней мере, можно сделать из того, что известно о псилофитах.

Первое, что привлекает наше внимание,—глубокая древность псилофитов. Это самые древние, известные науке, сухопутные, высшие, сосудистые растения. Пожалуй, это наиболее древние растения вообще, строение которых удалось изучить с достаточной подробностью.

Второе—необычайная простота их организации. Псилофиты—простейшие из всех известных,—вымерших и еще существующих,—сосудистых растений.

Третье—относительное несовершенство организации, свидетельствующее, повидимому, в пользу примитивного характера группы, не менее ее древности. Сошлемся на такие особенности организации, как отсутствие настоящих ситовидных трубок в лубе,—наиболее целесообразных (как показывает их распространенность в среде более развитых растений, в особенности сухопутных, но также и высших водорослей) проводников «нисходящего тока» веществ в растении, зародышевое состояние древесины, незначительное количество устьиц; отсутствие разделения труда и связанной с ним дифференцировки на специальные органы (корень, стебель, лист), в частности,—в связи с неразвитостью листьев,—ничтожность ассимилирующей и испаряющей поверхности и нерациональная ее ориентация; преобладание вильчатого ветвления, легко ведущего к разрыву вилок надвое, т.-е. к тяжелым повреждениям ¹⁾ (начиная со следующих же ступеней эволюции, вытесняется одноосевым ветвлением, почти исключительно распространенным среди наземных растений современности). И пр.

¹⁾ Сравнение вильчатого и одноосевого ветвлений в отношении прогрессивности, на русск. языке, см. в статье Потонье, Развитие растит. мира («Вселенная и Человечество», II). Стр. 389 и след. Еще см. известную книгу того же автора: Pflanzenmorphologie in Lichte d. Palaeontologie. 1912.

Четвертое, — сборный, синтетический характер свойств организации, так как никто не может оспаривать, что у псилофитов вообще, а отчасти даже у отдельных их представителей, имеется сочетание признаков низших и высших, и притом из числа последних, — целого ряда разнообразных, в дальнейшем обособившихся форм¹⁾.

Открытие псилофитов, мы видим, дало блестящее подтверждение существования прогресса («движения») и эволюционной, «кровной» связи в растительном мире. По всем пунктам одного из «важнейших» возражений [см. выше, (стр. 21) приведенное словами Р о м э н с а] против «дарвинизма» дан ответ.

Прав, оказывается, был Дарвин и другие, державшие его сторону, эволюционисты, когда невязки эволюционного учения с геологической летописью они объясняли неполнотой ее.

Правы были они, требуя большего углубления в недра земли и более пристального рассмотрения памятников ее прошлого, для подкрепления несомненности органического прогресса.

1) Псилофиты «обнаруживают такую замечательную комбинацию признаков, что помещаются различными ботаниками в 3 разных крупных подцарства растительного мира. Кидстон и Ланг относят их к папоротникообразным, Арбер — к слоевцовым. Включались они и в среду мохообразных» (Скотт, 1924).

Это—новый опорный пункт эволюционного учения в биологии и, вместе с тем, конечно,—динамического взгляда на вещи вообще,—самого «диалектического» мирозерцания.

Нет сомнения, что псилофиты должны занять место во внимании будущей педагогической и пропагандистской литературы рядом с археоптериксом—первоптицей, питекантропом—обезьяночеловеком и т. п., наиболее замечательными документами палеонтологии.

Но особенно дорого то, что новое доказательство «движения» и «связи» наукой приобретено именно в том пункте, который со времени Дарвина считался наиболее уязвимым.

Поистине замечательно, что как в отношении свойств организации, так и по времени своей жизни на земле, псилофиты поразительно отвечают теоретическим требованиям со стороны именно дарвинистского эволюционизма.

Когда был открыт археоптерикс, Дарвин,—уже в новом издании «Происхождения видов», куда он смог внести и эту находку,—писал, с сознанием яркого оправдания своих взглядов и на неполноту палеонтологических данных, и на объективную реальность эволюции, которую он взял на себя доказать: «Hardly any recent discovery shows more forcibly than this, how little we as yet know of the former inhabitants of the world!» «Едва ли какое-нибудь другое открытие с такою

ясностью могло показать, как мало мы еще знаем о древних обитателях земли» ¹⁾! и на какие заблуждения осуждены те, кто спешит критиковать дарвинистский эволюционизм, исходя *ex silentio* — из отрицательных данных или «умолчания» палеонтологии. Напр., в данном случае, фактическое завоевание изменило положение дела в диаметрально противоположную сторону, по сравнению с спекуляциями *ex silentio*. Вместо недоумений по поводу «неподвижности» сухопутного растительного мира с начала его существования, приходится скорее удивляться явственной смене, движению вперед за «короткое» время, между серединой девона (с его псилофитовой флорой) и концом того же периода (с разнообразием и обособленностью папоротникообразных растений).

Но, по этому поводу, мы вправе обратиться к достаточно испробованной, — и вновь на открытии псилофитов блестяще подтвердившейся, — мудрости Д а р в и н а: «Вероятно, что мир в очень ранний период претерпевал более быстрые и более резкие изменения своих физических условий, чем те, которые совершаются ныне; а эти изменения должны были вызвать в соответствующей степени и изменения в органическом населении, тогда существовавшем» ²⁾.

¹⁾ Origin of species. 6 ed. (39 thous.), p. 284.

²⁾ Обращаем внимание на это характерное место «Происхождения видов» (в изд. Поповой, 1898 г., т. I,

Перейдем теперь к тем указаниям, а потом и к намекам, которые даются организацией и образом жизни псилофитов по вопросам более узкого, специально ботанического характера, которые для самой ботаники, однако, имеют огромное значение.

«Свойства псилофитов,—скажем мы словами Скотта,—не говорят в пользу происхождения наземной флоры от высоко организованных водорослей». Типичные псилофиты стоят много ниже, и в смысле внешнего расчленения, и некоторых анатомических особенностей (отсутствие ситовидных трубок, которые имеются, напр., у бурых водорослей), чем более развитые водоросли. Здесь мы находим только новое подтверждение старого, дарвиновского закона: что новые формы происходят от менее специализированных типов; что высокая специализация есть признак конечных звеньев родословных рядов.

Наиболее близкими к древнейшей наземной флоре кажутся красные водоросли. Гипотеза родства высших растений с этой группой многим и раньше казалась наиболее приемлемой (знаменитые французские ботаники Ван-Тигем, Боннье и др.). Им бросалось в глаза, что,

стр. 222), показывающее, что Дарвин вряд ли был таким слепым последователем Ляйеля в «униформитаризме» и защитником неизменной медленности темпа в эволюции, каким его часто выставляют разные авторы, вплоть до Скотта (Extinct plants, p. 227).

кроме высших растений, именно наиболее простых из них, в лице мохообразных, орган, сходный с таким характернейшим образованием, каков «спорогон», имеется только у красных водорослей. У них же имеем наиболее сложно устроенный женский половой аппарат (прокарпий), приближающийся к общеизвестному, высоко характерному для высших растений, органу так наз. «архегонию», по которому большинство этой группы уже давно было названо «архегониальными» растениями (Archegoniatae, по проф. Горожанкину). Наконец, у множества багрянок (так наз. гапло-диплобионтический тип, по Сведелиусу¹⁾) имеется «смена поколений» как бы в исходном виде для высших растений, — род обобщающего явления для смены и типа мхов, и типа папоротникообразных зараз²⁾.

¹⁾ Svedelius, Das Problem d. Generation-Wechs. bei d. Florid. («Naturw. Wöchenschr». Neue Folge. XV. 1916); Wettstein, Handb. d. system. Botan. 3. A. 1924. I, S. 138.

²⁾ У гапло-диплобионтов из багрянок за гаплоидным гаметофитом (половым поколением с уменьшенным числом хромозом) следует спорофит (с удвоенным числом хромозом, бесполое поколение), расчлененный на две части: 1) клубочек гонимобластов (resp. цистокарп, находящийся в соединении с произведшим его гаметофитом, и 2) происходящие из спор этого «фрагмента» спорофита, из «карпоспор», самостоятельные растения с «тетраспорангиями» (здесь при образовании спор и происходит уменьшение числа хромозом).

Вообще, здесь имеются различные, как бы пробные модели, «смены поколений», что позволяет ожидать дальнейшего развития этого явления. Замечание касательно значения различий в окраске,—красной у водорослей и, предположительно, зеленой у псилофитов, было сделано выше. Но для желающих теоретически представить себе предков высших растений необходимо иметь в виду, что пигмент багрянок состоит из смеси зеленого хлорофилла и красного фикоэритрина (нередко еще—синего фикоциана). От смеси этих пигментов, хроматофоры (т.-е. органоиды клеток, носители пигмента) «принимают различные оттенки, начиная от розового до черно-стального или оливково-зеленого цвета». У пресноводных форм, напр., у встречающегося в нашей флоре *Batrachospermum*, окраска «сливково-зеленого цвета при жизни водоросли и чисто-зеленого после того, как

Если представить себе выпадение (редукцию) первой «части» спорофита, получим «смену поколений» папоротникообразных (только у них гаметофит угасает); если, наоборот, заглохнет вторая «часть» спорофита, получится нечто очень близкое к «смене» у мохообразных. У некоторых багрянок (*Nemalionales* отчасти) ничего соответствующего второй «части» спорофита фактически нет (но здесь редукция числа хромосом происходит тотчас после оплодотворения, а не при образовании спор. Впрочем, у многих багрянок смена поколений еще недостаточно изучена и возможно открытие еще больших приближений).

водоросль отмирает»¹⁾). По Шталю, красный пигмент является необходимым дополнением хлорофилла для реализации фотосинтеза на больших глубинах моря, задерживая и зеленые лучи, чье значение в таких условиях повышается по причине сильного поглощения водою желтых и красных лучей. Напротив, в «суб-аэральных», воздушных условиях фотосинтеза вполне доступны лучи последних категорий, утилизируемые зеленым пигментом. Таким образом, допустимо предполагать, что переход из больших глубин в более или менее сухопутные условия мог сопровождаться как бы позеленением, почему возможно, что, несмотря на близкое родство с багрянками, предки сухопутной флоры были зелеными растениями²⁾).

Местожителство древнейшей сухопутной флоры говорит за ее происхождение от водорослей мелких, континентальных бассейнов, вероятно, — путем постепенного приспособления,

¹⁾ Арнольди. Введение в изучение низших организмов. 1925. Стр. 249 и сл.

²⁾ Для этой гипотетической группы водорослей, — предшественников псилофитов, — нами было предложено название «Chloroflorideae» (Chloros — зеленый, Florideae — название «красных» водорослей, от слова flos — цветок, — по яркости и красоте их слоевища). Ее остатком, может быть, является зеленая водоросль *Coleochaete*, отчасти подобная флоридеям.

через «земноводные» условия, к субаэральному (в воздушной среде) существованию.

По вопросу о «смене поколений», открытие псилофитов дает вполне определенный ответ в том смысле, что спорофит унаследован сухопутной флорой от ее водорослевых предков и, вопреки недавнему убеждению большинства (со знаменитым ботаником Боуэром, которому принадлежит обширное исследование на эту тему), вовсе не является наземным новообразованием. Тот факт, что «половые поколения» у псилофитов до сих пор не найдены, наводит на мысль, что они были или незначительны, или—нежны и кволы, почему и не сохранились (или не найдены) при условиях, в которых спорофиты тех же растений не только сохранились, но позволяют изучить себя до мелких гистологических деталей. Это обстоятельство тоже говорит против вышеупомянутого ученья, по которому на сушу из воды мигрировали (выселились) организмы, у которых за гаметофитом следовал гаметофит, как главнейшая, если не совсем единственная, жизненная единица.

И в этом случае, новое палеоботаническое открытие дает перевес тому воззрению на генезис «смены поколений» у сухопутной флоры, которое в последнее время вообще было наименее спекулятивно, опираясь, как уже было сказано, на новейшие исследования по водорослям,

где обнаружены разные варианты «смены», с уже готовыми и сильно развитыми спорофитами, возникшими в воде, вне всякой зависимости от «субаэральной трансмиграции» (выхода на сушу).

Если сопоставить теперь спорофита псилофитов с соответствующими «поколениями» двух главнейших типов смены у высших — со «спорофитом» мхов и папоротникообразных, то окажется, как легко видеть, следующее.

«Спорофит» псилофитов обобщает в себе своеобразия обеих групп. Спорофит мхов мельче и проще, чем спорофит псилофитов и, об руку с этим, лишен самостоятельности. Спорофит мхов как бы равняется спорофиту псилофитов по вычете из него «стеблей» и «листьев» (где они имеются), т.-е. равняется их «спорангию».

Отсюда следует, что спорофит псилофитов, не взирая на огромное сходство своей спорангийной части со «спорогоном» мхов, все же более близок к бесполому поколению папоротникообразных, — рослому, сильно расчлененному и способному к самостоятельной и длительной жизни. О гаметофите псилофитов хотя мы и ничего не знаем, но именно из этого можем заключить, что он был ближе к типу папоротникообразных, чем мхов.

Итак, из двух типов «смены» у высших растений, — с преобладанием спорофита над гаметофитом или наоборот, — псилофиты говорят повидимому, о древности первого.

По второму крупнейшему вопросу растительной морфологии, по вопросу о происхождении «элементарных» органов, — псилофиты разvertyвают такую картину.

Исходным органом высших растений является некий нейтральный орган (см. хорнею и ринию), сравнимый со стеблем лишь потому, что имеет цилиндрическую форму (радиальную симметрию по отношению к главной оси) и отрицательно геотропический рост (т.-е. в направлении, противоположном действию силы тяжести). По морфологической сущности, это — слоевище; ветви «стебля» могут быть оценены, как «колосомы».

Следующий этап развития, — появление на поверхности таких «стеблей», более или менее чешуевидных выростов — «листьев», сравнимых с листьями плаунового типа, с «Лусо-листьями», о которых говорилось выше (ср. астероксилон, может быть, псилофитон).

В дальнейшем, такие «стебли» или «ветви» с «Лусо-листьями» (уже более имеющие право называться «стеблями» и «ветвями», так как несут на себе боковые листовидные придатки) уплощаются, т.-е. приобретают уже спинно-брюшную (дорзивентральную симметрию), становясь «плосковетками». Получается «вайя», — крупный лист или «Filicoblatt».

Таким образом, если угодно, то листья произошли из стебля, хотя слово «лист» оказывается обнимающим два, совершенно различных

по происхождению образования, да и сам первоначальный стебель не совсем заслуживает,— а, может быть, и совсем не заслуживает этого названия.

С точки зрения этой гипотезы, которую подсказывают псилофиты, становятся понятными многие загадочные факты, и примиряются противоречия между несколькими толкованиями одних и тех же вещей. Напр., неравноценность Лусо-листа и Filico-листа в их отношении к спорангиям (см. выше), к проводящему цилиндру стебля¹⁾ и пр., равно как странности некоторых древнейших, после самих псилофитов, сухопутных растений. Мы имеем в виду так наз. первопапоротники (Primofilices), вайи которых не имели выдержанной дорзивентральности, так как сегменты (отрезки) их могли быть расположены в разных плоскостях, по отношению к оси—черешку (rachis) всей пластинки.

Принимая такую гипотезу генезиса листа, а вместе—эволюционной связи Лусо- и Filico-

¹⁾ Д же ф фри (см. его Anatomy of woody plants. 1922. P. p. 244—252) делит папоротникообразных на Lycopsida (плауновидные) и Pteropsida (папоротниковидные), на том—анатомическом основании,—что у первых проводящий цилиндр стебля имеет перерывы (заполненные «основной тканью») соответственно ветвям и не имеет соответственно листьям; а у вторых «зияния» (лакуны) связаны не только с ветвями, но и с листьями; т.-е., с анатомической стороны, лист Filico-типа сравним с ветвью Лусо-типа. (См. рис. 8 и 9).

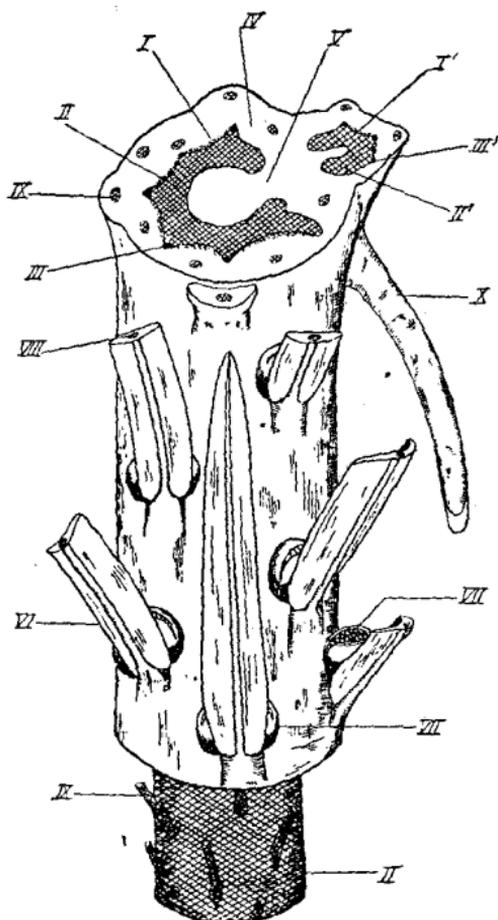


Рис. 8. Признаки плаунового типа (*Lycopsidea*).

I—луб стебля, I'—луб ветви, II—древесина стебля, II'—древесина ветви, III—протоксилема стебля, III'—протоксилема ветви, IV—кора, V—соединения сердцевины и коры в веточной лакуне, VI—лист, VII—спorangий, VIII—проводящий цилиндр листа, IX—он же, выделенный из коры, X—придаточный корень. (Листовых лакун нет!).

(Схема по Д ж е ф ф р и, дополнено знаками).

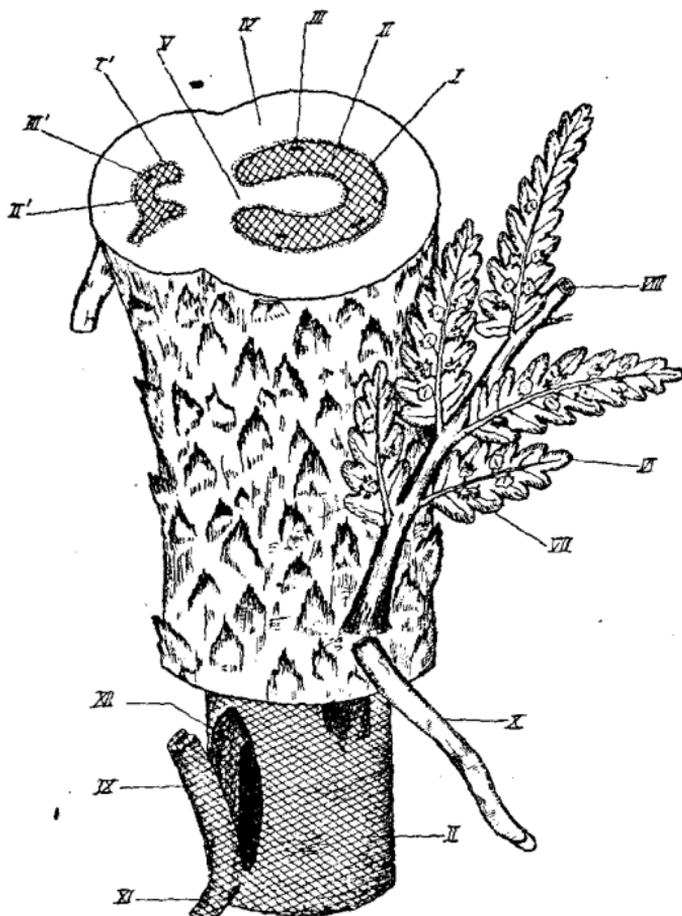


Рис. 9. Признаки папоротникового типа (*Pteropsida*).

I—луб стебля, I'—луб ветви, II—древесина стебля, II'—древесина ветви, III—протоксилома стебля, III'—протоксилома ветви, IV—кора, V—соединение коры и сердцевины в веточной лакуне, VI—лист, VII—спорангий, VIII—проводящий цилиндр черешка, IX—он же, без коры, X—придаточный корень, XI—его проводящий цилиндр, без коры, XII—листовая лакуна, по удалении основной ткани.

(Схема по Джеффри, несколько изменено и дополнено знаками).

листьев (эта гипотеза в последнее время выдвигается известным венским систематиком Веттштейном), мы не должны слишком увлекаться, отрицая возможность происхождения стебля после листьев,—в результате сращения листовых оснований. Во многих случаях, серьезные основания говорят за то, что это может произойти, как следующий этап после эволюции «посковеток». Напр., при изучении анатомии мараттиевых папоротников (глубоко древняя группа, изобиловавшая в каменноугольный период и едва дотянувшая—в тропиках—до современности), трудно не прийти к выводу¹⁾, что стебель есть сумма листовых оснований (точнее—оснований плосковеток),—что стебель у Filicota типа может быть и «листового происхождения»²⁾.

Выходит, что каждая из гипотез, претендовавших на единственное значение, односторонняя, и что их противоречие должно разрешиться их синтезом, с разделением полномочий по отдельным конкретным случаям.

Из сказанного видно, что свойства псилофитов, повидимому, говорят за моно-

1) См., напр.: Blomquist, Vascular anatomy of *Angiopteris evecta* («Botan. Gazette». LXXIII. 1922. № 3. P. p. 180—189).

2) Ср.: Neumayer, Geschichte d. Blüete («Abh. zool.-bot. Ges. Wien». XIV. 1. 1924). S. 7; этот автор приходит к подобному же выводу.

Филетическое (однокоренное) происхождение группы высших растений. Во всяком случае, факт, что они связывают мохообразных с папоротникообразными, очевиден. В этом смысле высказываются и сами главные исследователи псилофитов—Кидстон и Ланг.

«Издавна наиболее бросающимся в глаза перерывом в ряду растений был перерыв между мхами и папоротникообразными. И как раз в этом перерыве и находят себе естественное место вновь открытые ископаемые, образуя промежуточные, синтетические звенья и приводя к единству всю серию сухопутных, спорангийных растений» (Боуэр).

«Относительно листовенных мхов, мыслимо,— писали мы в 1921 г. ¹⁾ (не подозревая об открытии псилофитов, в виду недоступности заграничной литературы),— что они представляют ветвь от основания ствола плауновых, с которыми они могли разойтись в палеозое». Соответствующее — тогда гипотетическое — объединяющее звено мы назвали «Х-тип». Снабженные чешуевидными придатками псилофиты, в особенности, имеют данные заполнить место этого Х. Недаром, при всей их близости ко мхам, в отношении спороношения, их (как выше указано)

¹⁾ Введение в филоген. систематику высших растений. 1922. Стр. 53 и табл. IV.

называет пред-плауновыми, Pro-Lycopodiinae, такой знаток филогении (родословия) растений, как Линнее, а некоторые ископаемые остатки относили то к плауновым, то к псилофитам.

«X-тип» нашей генеалогической таблицы в нисходящем родословии мы связывали с «Chloroflorideae» (об этой гипотетической группе см. выше), что, кстати, гармонирует с фактическим отношением организации псилофитов и багрянок.

Вообще в настоящее время,—после открытия псилофитов,—меньше, чем когда-нибудь, имеется оснований предполагать, чтобы мохообразные были пращурами папоротникообразных. Очевидно, оба типа связаны общностью происхождения.

Кроме плауновых растений, от псилофитов более или менее явственные линии родства, хотя, может быть, и не всегда столь определенные, как к плауновым, ведут еще к псилотам (очень определенно), к первопапоротникам, к семенным папоротникам, т.-е. к целому ряду других, древних и первобытных вообще, но все же более молодых и высоко организованных групп высших растений; за исключением псилофитов, чья геологическая история не выяснена, остальные и морфологически, и хронологически могут рассматриваться как потомки псилофитов (но этим, конечно, вовсе не сказано, чтобы они были потомками именно тех представителей, которые описаны выше).

Особняком,—без связи при посредстве переходов к псилофитам,—стоит группа *Articulata* или *Arthropsidea*, т.-е. членистые, куда относятся хвощевые и клинолистники. К образованию членистых стеблей и к связанному с этим типом мутовчатому листорасположению и ветвлению, у псилофитов никакой склонности не замечается.

Но необходимо иметь в виду, что есть достаточно серьезные основания считать, что псилоты,—во мнении ряда авторитетов, ближайшие родичи псилофитов¹⁾), —с другой стороны, теснейшим образом примыкают к клинолистникам²⁾). Клинолистники же несомненно родственны с хвощевыми в широком смысле; так, между ними известны очень показательные переходные формы, в самых главных признаках (напр., род *Cheirostrobis*, у которого анатомическое строение клинолистников, а другой важнейший признак—форма споролистиков—хвощевого типа).

Как все пути ведут в Рим, так все группы папоротникообразных растений, при их прослеживании вглубь истории, сближаются, в большей или меньшей мере, около псилофитов. От этой группы, таким образом, отходит целый пучок

¹⁾ См. Scott, *Studies in fossil botany*. II. 3 ed. 1923. P. p. 396—397.

²⁾ Дискуссия вопроса приведена у Seward, *Fossil plants*. II. 1910. P. p. 12 sq.; Pelourde, *Palaeont. végétale*. I. 1914. P. p. 89 sq.; Scott, *Studies in fossil botany*. II. 3 ed. 1923. l. c.

родословных, восходящих линий, все более расходящихся, если идти от палеозойской эры к современности.—Иллюстрация к словам Д а р в и н а: «Чем древнее какая-нибудь форма, тем чаще она занимает положение в некоторой степени промежуточное между группами, ныне отдельно стоящими, потому что, чем древнее форма, тем она теснее связана, а, следовательно, и более сходна с общим предком групп, с тех пор далеко разошедшихся»¹⁾).

Крупнейший современный палеоботаник проф. Д. Г. Скотт свою последнюю книгу «Вымершие растения и проблемы эволюции» (*Extinct plants and problems of evolution*. 1924),—книгу, которая представляет самый свежий, полный²⁾ и объективный обзор новейших достижений науки в данной области и, между прочим, уделяет, конечно, всемерное внимание открытию псилофитов,—заканчивает такими словами:

«... Фактический материал, вкратце развернутый перед вами, не поощряя преувели-

¹⁾ Происх. видов, гл. XI (напр., в изд. Поповой, 1898 г., стр. 243).

²⁾ Впрочем, в этой книге не могли быть приняты во внимание новейшие работы (Томаса и Хоскинса) о древнейших покрытосеменных растениях, так что, по некоторым вопросам, и она успела уже несколько устареть.

ченной редакции дарвинизма с ее «всемогуществом естественного отбора», в общем, однако, находится в согласии со старым, чистым дарвиновским представлением об эволюции, правильной и постепенной, без внезапных и необъяснимых скачков, — об эволюции в духе униформитаристских принципов, установленных Ляйелем».

И мы, в результате нашего маленького очерка «первенцев сухопутной флоры», не можем не согласиться с этим заключением в той его части, которую мы позволили себе подчеркнуть разбивкой. Но, как мы видели, явный сдвиг в эволюции наземного растительного мира, имевший место в палеозойскую эру, в виде перехода от «псилофитовой флоры» к следующей флоре разнообразных и высоко организованных папоротникообразных и голосеменных растений, плохо вяжется с униформитаризмом и его признанием медленного и неизменяющегося темпа событий. И Дарвин вовсе не был таким слепым последователем Ляйеля, чтобы классический «чистый» и «старый» дарвинизм было необходимо связывать непременно с униформитарной доктриной. В подтверждение, мы уже привели выше не оставляющие сомнения слова самого Дарвина и, при желании, могли бы не ограничиться этой одной цитатой.

Итак, если нам полностью и нельзя согласиться с выводом Скотта, то, по справедливости,

вости, и мы должны присоединиться к нему в той, главной, части, которая заключает, так сказать, «выражение доверия» Дарвину со стороны современной палеоботаники: признать, что и новейшие достижения этой науки вполне благоприятны для дарвиновского представления о «форме» эволюции.

Воронеж. 1925. XII. — 1926. V.



СОДЕРЖАНИЕ

- I. Некоторые вводные соображения 7
 - II. Недавнее положение вопроса о первенцах наземной флоры 19
 - III. Псилофиты, вновь открытые древнейшие представители сухопутного растительного мира 36
 - IV. Систематическое положение псилофитов . . . 54
 - V. Общие выводы, которые должны или по крайней мере можно сделать из того, что известно о псилофитах 61
-

Продолжением настоящего очерка служит второй очерк проф. Б. М. Козо-Полянского:

II

ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

08

05 К-111

ИЗДАТЕЛЬСТВО

Акц. О-ва „СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“

г. Вологда, ул. Урицкого, 2

Для телеграмм: „СЕВЕРОПЕЧАТНИК“

НОВЫЕ КНИГИ:

Н. В. Ильинский. Методика краеведческих исследований.
Ц. 1 р. 40 к.

Л. И. Моляков. Кормодобывание. Ц. 2 р. 20 к.

Окаменевшие мозги (?) людей ледникового периода.
Сборник статей. Ц. 75 к.

«Диалектика в природе». Сборник по марксистской ме-
тодологии естествознания. № 2. Ц. 3 р. 50 к.

СКЛАДЫ ИЗДАНИЙ:

ВОЛОГДА: Контора Издательства «Северный Печатник»,
ул. Урицкого, 2. Тел. 3-63.

МОСКВА: Контора Акц. О-ва «Северный Печатник»,
Рождественка, 19/10. Тел. 5-55-73.

Продажа всех изданий Акц. О-ва «Северный Печатник»
в Москве, Ленинграде, Харькове, Ростове на Дону и
Свердловске в магазинах издательства «Работник Про-
свещения».