Вестник
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
№ 1 — 1972

УДК 561.38 : 581.824.1 : 582.38

В. Р. ФИЛИН

О ТРАХЕАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТАХ ИСКОПАЕМЫХ ПЛАУНОВИДНЫХ

Среди плауновидных сосуды известны лишь у некоторых видов *Selaginella* (Harvey-Gibson, 1894; Duerden, 1934), элементы же ксилемы остальных форм как современных, так и ископаемых, в большинстве работ нашего столетия характеризуются как трахеиды [1], Эти трахеиды в метаксилеме или во вторичной ксилеме (если она есть) представителей Lepidodendrales, Sigillariales и некоторых других порядков достигают 3—7 *мм* в длину и 15—150 *мк* в диаметре и относятся к категории лестничных трахеид. Немногие авторы (например, Bailey, 1953; Beck, 1959; Борсук, 1963) полагают, что радиальные и тангентальные стенки трахеид несут лестничные окаймленные поры, большинство же не расшифровывают своего понимания этого термина, и, пожалуй, только Хенес (Henes, 1959) четко пишет о том, что лестничные трахеиды ископаемых лепидофитов несут неокаймленные поры, представляя собой слепую ветвь развития трахеид типа *Asteroxylon mackiei.*

Во многих (но не во всех!) образцах разных видов древовидных, да и не только древовидных ископаемых Lycopodiophyta, в порах трахеид отмечены тонкие (реже толстые) нити, проходящие обычно вдоль оси элемента (рис. 1), но нередко анастомизирующие и даже образующие своеобразную сеточку. Совокупность этих нитей давно известна среди палеоботаников под названием штриховатость (полосчатость) Уильямсона (англ. Williamson's striation), поскольку принималось, что именно он первый обратил внимание на эти структуры (Williamson, 1869). Но, как установил Делеворнас (Delevoryas,

[1] В работах прошлого века и в некоторых работах нынешнего зачастую вовсе не проводился принцип строгого различения двух основных элементов ксилемы — сосудов и трахеид. В нашем веке лишь Гуинн-Воган (Gwynne-Vaughan, 1908), специально разбирая вопрос о природе трахеальных элементов папоротникообразных, пришел к выводу, что для плаунов, так же как и для многих папоротников, характерны сосуды. Но, как показали позднейшие исследования (см. обзор у Duerden, 1940), заключения Гуинн-Вогана по большей части оказались неверны, и к 1940 г. наличие истинных сосудов среди папоротникообразных признавалось только у некоторых видов *Selaginella,* у *Pteridium aquilinum* и *Dryopteris filix-mas.* Позже были открыты сосуды у *Equisetum* (Bierhorst, 1968) и *Marsilea* (White, 1961).

1957), впервые нити были отмечены Уитамом (Witham, 1833). Баргхурн и Скотт (Barghoorn, Scott, 1958) предложили для этих нитей термин fimbrils. Этот термин берет начало от латинского слова fimbria, что, по мнению авторов, означает нить (англ. thread) или волокно (англ.. fiber). Но fimbria на деле означает бахрому (англ. fringle), а английским thread и fiber соответствуют латинские filum и fibra. Термин fimbrils следует признать неудачным и с описательной точки зрения, так как ничего похожего на бахрому в обычном понимании этого слова в порах лестничных трахеид не видно. Лучше, по-моему, придерживаться старого термина — штриховатоеть Уильямсона или говорить просто о нитях.

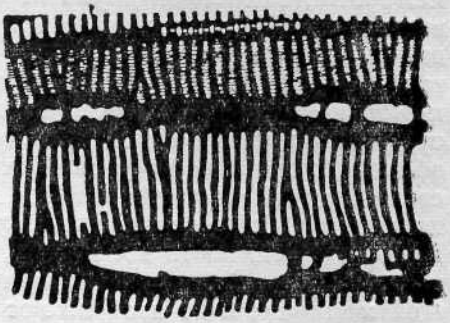

Рис. 1. Трахеиды *Sigillaria saullii* (только в одной из них изображены продольные нити) (по Henes, 1959)

В 1900 г. Сьюорд и Хилл (Seward, Hill, 1900) показали, что в каждой паре пор имеются две системы нитей — по одной в каждой из смежных трахеид (рис. 2, 3). Не вдаваясь подробно в историю изучения этих структур, отмечу лишь, что на природу их существует несколько точек зрения. Одни полагают, что нити сложены первичной оболочкой (Seward, Hill, 1900; Seward, 1910; Barghoorn, Scott, 1958), вторые склонны рассматривать их как третичные утолщения (Gal-

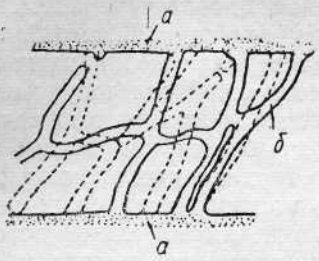

Рис. 2. Схема участка пары пор *Lipidodendron vasculare* (продольные нити подстилающей трахеиды показаны пунктиром) (по Wesley, Kuyper, 1951).

Обозначения к рис. 2—4: *а* — перекладины лестничного утолщения, *б* — продольные нити, соединяющие перекладины, *в* — пространство между нитями одной пары пор, *г* — предполагаемый остаток поровой мембраны в виде тончайших нитей

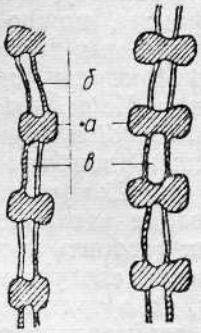

Рис. 3. Схематический продольный разрез через стенки трахеид *Sigillaria saullii* (по Henes, 1959)

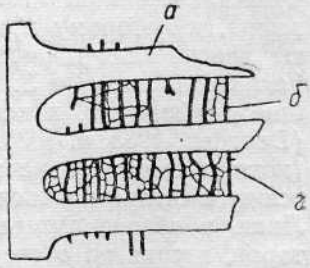

Рис. 4. Участок стенки трахеиды *Sigillaria saullii* (по Henes, 1969),

der, 1933), большинство же считают нити частью вторичной оболочки (Arnold, 1940; Pannell, 1942; Wesley, Kuyper, 1951; Fry, 1954; Снигирев-

ская, 1964; Henes, 1959) [2]. В 1968 г. я высказал мысль о том, что нити представляют 'собой отложения камеди, подобные тем, что встречаются в проводящих элементах голо- и покрытосеменных (Филин, 1968).

То, что нити сложены не первичной оболочкой, прежде всего ясно видно из данных, приводимых в работе Дьюэрдэна (Duerden, 1933). На микрофотографиях поперечного среза ксилемы *Lepidodendron vasculare* видно, что нити располагаются по обе стороны замыкающей мембраны, сложенной двумя первичными оболочками и межклеточным веществом. Интересно отметить, что замыкающую мембрану Дьюэрдэн обнаружил лишь в молодых, расположенных близ камбия [3] элементах *L. vasculare,* а в более зрелых элементах *Stigmaria ficoides* такой мембраны не увидел. Отсюда он заключает, что «первичная стенка и срединная пластинка исчезают между двойной серией нитей в поровых областях... Хотя поровой мембраны, происходящей из части первичной стенки, у этих растений нет, все же области пор заняты двойной сетью из тонких, близко расположенных нитей» (Duerden, 1933, pp. 192—193). Интересно, что почти все авторы, придерживающиеся иной, чем Сьюорд и Баргхурн, точки зрения на природу нитей, не упоминают о замыкающей мембране и не изображают ее на микрофотографиях и рисунках. А Хенес в своей монографии о строении оболочки у ископаемых растений прямо пишет о том, что еще нигде никому не удавалось доказать наличие замыкающей мембраны в поровой зоне дифференцированных проводящих клеток многочисленных описанных плауновидных (Henes, 1959). Более того, отсутствие такой мембраны подтверждают авторы, изучавшие проводящие элементы этих ископаемых с помощью электронного трансмиссионного (Wesley, Kuyper, 1951; Fry, 1954) и сканирующего (Taylor, 1968; Taylor, Millay, 1969) микроскопов.

Исходя из всех этих фактов, можно было бы по поводу природы трахеальных элементов ископаемых Lycopodiophyta сделать такой же вывод, к которому пришел Дьюэрдэн, сравнивая проводящие элементы ископаемых папоротников *Metaclepsidropsis duplex* и *Stauropteris burntislandica:* «...у S. *burntislandica* поры представляют собой настоящие перфорации, и ксилемные элементы поэтому являются сосудами» (Duerden, 1933, p. 193). Но сам Дьюэрдэн уклоняется от такого вывода (хотя и пишет об исчезновении замыкающей мембраны; см. выше) и всюду в статье предпочитает говорить просто о трахеальных элементах. Лишь в обзоре литературы он следует терминологии цитируемых авторов, говоря то о сосудах, то о трахеидах. По-видимому, такой осторожный подход к определению водопроводящих элементов ископаемых плауновидных и в настоящее время следует признать разумным. Вопрос о природе этих элементов (сосуды или трахеиды?) пока надо оставить открытым, но я склоняюсь больше к тому, что эти элементы — трахеиды, и вот почему.

Во-первых, в своей работе Хенес пишет о сети из тончайших нитей, которая видна иногда между двойной серией вертикальных нитей, соединяющих перекладины лестничного утолщения (рис. 4). Эта сеть, по его мнению, может быть остатком мембраны, лежащей в промежутке между продольными нитями соседних трахеид; но вопрос

[2] Правда, Хенес, причисляя себя к сторонникам этой точки зрения, проявляет осторожность и пишет о том, что темный цвет лестничных утолщений обычно не позволяет различать вторичную и третичную оболочки, хотя последняя, возможно, и существовала.

[3] Лучше говорить о границе древесины, поскольку достоверных указаний на наличие камбия у древовидных плауновидных пока нет. Расположение же элементов ксилемы правильными радиальными рядами еще не указывает с определенностью на наличие истинной камбиальной деятельности (ср., например, *Schizopodium).*

этот, как он полагает, требует дальнейшего изучения (Henes, 1959). Во-вторых, о тонкой просвечивающей пластинке, отделяющей сеточки оседних трахеид, пишет Бек (Beck, 1959); правда, этот слой он трактует как остаток межклеточного вещества. В-третьих, на электронной микрографии в работе Весли и Кьюпера (Wesley, Kuyper, 1951) виден кусочек вещества, которое, по мнению авторов (судя по подписи), представляет собой остаток «постороннего материала, застрявшего между вертикальными нитями». Отсюда кажется справедливым замечание авторов о том, что первичная стенка (но опять-таки лишь в лоровой зоне! — *В. Ф.)* исчезла перед тем, как ствол растения окаменел. Далее, как ни убедительно на первый взгляд звучит вывод Дьюэрдэна (Duerden, 1933) о том, что поровая мембрана исчезает при созревании проводящих элементов, не следует упускать из виду, что молодые элементы изучались им на одном объекте, а зрелые — на другом. И, наконец, у Tracheophyta членики сосудов всегда короче трахеид, от которых они, фигурально выражаясь, произошли в процессе эволюции. Бэйли даже подчеркивает «универсальность этого явления» (Bailey, 1944). Обычно также у членика сосуда конечная стенка довольно короткая и располагается по отношению к боковым под большим углом[4]. Неперфорированную конечную стенку подобного типа у трахеид Уайт называет областью перекрытия и считает, что появление такой стенки должно предшествовать появлению перфораций (White, 1963). У ископаемых же Lycopodiophyta трахеальные элементы очень длинные, конечные стенки также очень длинные и сильно скошены.

Приведенные выше доводы и заставляют меня предполагать, что трахеальные элементы ископаемых Lycopodiophyta представляют собой трахеиды, и лишь деградация клеточной оболочки при фоссилизации приводит к видимому отсутствию поровой мембраны. Но пока последняя не обнаружена, нужно со всей серьезностью относиться к следующему замечанию Бэйли: «То, что сосуды могут развиваться у таких низко стоящих растений *(Selaginella, Pteridium — В. Ф.)* и в то же время отсутствуют у высоких представителей Lepidodendrales и у древовидных папоротников, по общему признанию, парадоксально» (Bailey, 1953, p. 5).

ЛИТЕРАТУРА

Борсук М. О. 1963. Раздел «Анатомия Lepidodendron» в главе: «Порядок Lepidodendrales. Лепидодендровые». В кн.: «Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники». М., Изд-во АН СССР, стр. 445.

Снигиревская Н. С. 1964. Анатомическое изучение растительных остатков из угольных почек Донбасса. Семейство Lepidodendraceae. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», сер. 8 (Палеоботаника), вып. 5, стр. 1—38.

Филин В. Р. 1968. Об украшенных порах хвойных. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 73, № 6, 65—81.

Arnold C. A. 1940. *Lepidodendron johnsonii,* sp. nov., from the Lower Pennsylvanian of central Colorado. «Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan», 6, No. 2, 21—52.

Bailey I. W. 1044. The development of vessels in angiosipernns and its significance in morphological research. «Amer. J. Bot.», 31, No. 7, 421—428.

Bailey I. W. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. «Amer. J. Bot.», 40, No. 1, 4—8.

[4] Но у *Pteridium aquilinum* наряду с короткими конечными стенками с шестью перекладинами изредка попадаются сильно скошенные длинные перфорационные пластинки, насчитывающие до 160 перекладин (Bliss, 1939).

Barghoorn E. S., Scott R. A. 1958. Degradation of the plant cell wall and its relation to certain tracheary features of the Lepidodendrales. «Amer. J. Bot.», 45, No. 3, 222—227.
Beck C. B. 1959. *Levicaulis arranensis* gen. et sp. nov., a lycopsid axis from the Lower Carboniferous of Scotland. «Trans. Roy. Soc. Edinburgh», 63, pt. 3, 445—458.
Bierhoirst D. W. 1958. Vessels in *Equisetum*. «Amer. J. Bot.», 45, No. 7, 534—537.
Bliss M. C 1939. The tracheal elements in the ferns. «Amer. J. Bot», 26, No. 8, 620—624.
Calder M. G. 1938. Notes on the Kidston collection of fossil plant slides. No. 1. The anatomy of the axis of *Lepidodendron brownii* Unger sp., with special reference to the relationship between the stem and *Lepidostrobus brownii* Unger sp. «Trans. Roy. Soc. Edinburgh», 57, pt. 2, 547—666.
Delevoryas Th. 1957. Anatomy of *Sigillaria approximata*. «Amer. J. Bot.», 44, No. 8, 654—660.
Duerden H. 1933. On the xylem elements of certain fossil Pteridophyta. «Ann. bot.», 47, 187—1195.
Duerden H. 1934. On the occurence of vessels in *Selaginella*. «Ann. bot.», 48, 459—465.
Duerden H. 1940. On the xylem elements of certain ferns. «Ann. bot.», N. S., 4, 523—331.
Fry W. L. 1954. A study of the carboniferous lycopod, *Paurodendron,* gen. nov. «Amer. J. Bot.», 41, No. 5, 415—428.
Gwynne-Vaughan D. T. 1908. On the real nature of the tracheae in the ferns. «Ann. bot.», 22, 517—523.
Harvey-Gibson R. J. 1в94. Contributions toward a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella* Spr. Part 1. The stem. «Ann. bot.», 8, 133—206.
Henes E. 19159. Fossile Wandstrukturen. Hamdbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 3, Teäl 5. Berlin.
Pannell E. 1942. Contributions to our knowledge of American carboniferous floras. IV. A new species of *Lepidodendron*. «Ann. Mo. Bot. Gard.», 29, No. 4, 245—274.
Seward A. C. 1910. Fossil plants, vol. 2. Cambridge.
Seward A. C, Hill A. W. 1900. On the structure and affinities of a lepidodendroid stem from the Calciferous Sandstone of Dalmeny, Scotland. «Trans. Roy. Soc. Edinburgh», 39, pt. 4, 907.
Taylor T. N. 1968. Application of the scanning electron microscope in paleobotany. «Trans. Amer. Microscop. Soc», 87, No. 4, 510—615.
Taylor T. N., Mi Hay M. A. 1969. Application of the scanning electron microscope in paleobotany. In: «Scanning electron microscopy (1969)». Proc. Second Annual Scanning Electron Microscope Symposium. I. T. Research Institute. Chicago.
Wesley A., Kuyper B. 1951. Electron microscopic observations on the xylem elements of a fossil plant. «Nature» (Engl.), 168, No. 4266, 137—140.
White R. A. 1961. Vessels in roots of *Marsilea*. «Science», 133, No. 3468, 1073-1074.
White R. A. ,1963. Tracheary elements of the ferns. XI. Morphology of tracheary elements; conclusions. «Amer. J. Bot.», 50, No. 6, 514—922.
Williamson W. C. 1869. On the structure and affinities of some exogenous stems from the Coal-measures. «Monthly Microscop. J.», 2, 66—72.
Witham H. T. M. 1833. The internal structure of fossil vegetables found in the Carboniferous and oolitic deposits of Great Britain. Edinburgh, (цит. по: Delevoryas, 1957).

Поступила в редакцию
18.8 1970 г.

Кафедра
высших растений

V. R. Filin

ABOUT THE TRACHEARY ELEMENTS OF THE FOSSIL LYCOPODIOPHYTA

The threads in the tracheary elements of the fossil Lycopodiophyta are non residues of the primary wall or the part of the secondary wall but are deposits of the gummi analogous ones that are present in a conductory elements of the gymnosperms and the angiosperms. The pit-closing membranes in the mature tracheary elements of the fossil Lycopodiophyta are not yet found; nevertheless the length of elements and the inclination of their end walls are not permit to consider the tracheary elements as vessels. They are tracheids which lost the pit-closing membranes at fossilization.