УДК 581.824.1:582.374.22

О ТРАХЕАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТАХ ХВОЩА

В. Р. Филин

Некогда процветавший на Земле, насчитывавший в палеозое, вероятно, сотни видов отдел хвощевидных, или членистостебельных, в настоящее время представлен одним лишь семейством хвощовые (Equisetaceae), около 20 видов которого большинство птеридологов относят к одному роду хвощ *(Equisetum),* выделяя в его пределах два подрода — *Equisetum* и *Hippochaete* (Pichi Sermolli, 1971).

Остатки хвощовых часто встречают в ископаемом состоянии. Обычно их относят к роду *Equisetites,* типовой вид которого — *E. münsteri* Sternberg — был описан из триасовых отложений Западной Европы. Как полагает крупнейший знаток юрской флоры T. M. Harris (1961), отделить по морфологическим признакам *Equisetites* от хвоща нельзя, это — таксоны конгенеричные, поэтому, согласно правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры, *Equisetites* Sternberg, 1833 следует считать синонимом *Equisetum* L., 1753. Некоторые исследователи, например Г. В. Делле (1964, 1967) и R. E. Gould (1968), согласны с T. M. Harris, но большинство палеоботаников придерживаются традиционной точки зрения. Например, в сводке «Мезозойские высшие споровые растения СССР» (1980) специально оговорено, что в род *Equisetites* включены все остатки, отнесенные к роду Equisetum. Не исключено, что некоторые отнесенные первоначально к *Equisetites* плохо сохранившиеся остатки принадлежат растениям другого, отличного от хвоща рода, но вряд ли целесообразно остатки, обладающие несомненными признаками хвоща (например, *Equisetum filum* Harris, *E. laterale* Phillips), включать в род, название которого следует отвергнуть. Наиболее древние остатки, отнесенные к *Equisetites,* описаны из отложений верхнего палеозоя (Traite de paleobotanique, 1964; Banks a. oth., 1967). Даже если палеозойские остатки и не принадлежат хвощу, наличие триасовых видов хвоща позволяет считать, что род хвощ как особая ветвь эволюции членистостебельных возник, вероятно, уже в конце палеозоя.

О весьма длительном пути эволюции рода свидетельствует и совокупность таких цитогенетических особенностей современных хвощей, как равное у всех видов и очень высокое хромосомное число ($2n = 216$), разная длина соматических хромосом у подродов, неспособность представителей разных подродов скрещиваться между собой и, как правило, отсутствие конъюгации или незначительная конъюгация хромосом в мейозе гибридов, возникших при скрещивании близких видов одного подрода (Manton, 1950; Bir, 1960; Page, 1973) [1].

Высокий уровень плоидности хвощей[2], с одной стороны, мог, вероятно, быть причиной сохранения у них, как, например, у Psilotum (Barber, 1957), ряда древних признаков, а с другой — открывает перед современными хвощами определенные эволюционные возможности, являясь основой потенциальной изменчивости (Klekowski, Baker, 1966).

[1] Гибриды между отдаленными видами одного подрода редки или вовсе неизвестны (Page, 1973).

[2] Вероятно, что хвощи являются икосатетраплоидами с $x = 9$ (Chiarugi, 1960), хотя действительно ли 9 — основное число, не доказано.

Видимо, хвощи уже давно приобрели такие морфофизиологические особенности, которые позволили этим древним представителям высших споровых не только дожить до настоящего времени, но и успешно конкурировать с «победителями в борьбе за существование» — цветковыми при захвате и удержании обнаженных субстратов или участков с нарушенным растительным покровом в местах со сравнительно неглубоким залеганием постоянно влажных горизонтов почвы или в местах с избыточным увлажнением. Не последнюю роль в этой высокой конкурентоспособности хвощей играет их водопроводящая система, обнаруживающая черты редукции и высокой специализации одновременно.

Хотя трахеальные элементы хвощей изучали многие исследователи (см. ссылки в работах: Чистякова, 1955; Bierhorst, 1958 a, b), тем не менее ряд особенностей строения этих элементов недостаточно выявлен. Особенно поражает несовпадение имеющихся в литературе сведений о строении сосудов хвоща. W. Hofmeister (1862), описывая строение каринальной ксилемы стебля хвоща, отмечал абсорбцию конечных стенок трахеальных элементов, приводящую к образованию кольчатых и спиральных сосудов, проходящих через все междоузлие. Однако исследования D. W. Bierhorst (1958 a, b) не подтвердили наличия у хвоща сосудов такого типа. Согласно его наблюдениям, каринальная ксилема стебля хвощей сложена трахеидами. Одновременно он обратил внимание на то, что в стеблях восьми изученных им видов в местах контактов метаксилемы узла с каринальными каналами располагаются своеобразные комплексы из двух или трех более или менее изодиаметрических клеток с сетчатыми (до пористых) стенками. Правда, такие клетки задолго до D. W. Bierhorst уже были отмечены у *E. maximum;* их считали одной из модификаций обычных трахеид узла, способствующей лучшей передаче воды от каринального канала одного междоузлия к каринальному каналу соседнего, вышерасположенного междоузлия (Sykes, 1906; Barratt, 1920). Но лишь D. W. Bierhorst смог обнаружить в этих элементах простые перфорации, которые, как он полагал, возникают не в результате растворения поровой мембраны, а в результате разрыва тиллоподобных выростов, вдающихся как в полость элементов метаксилемы узла, так и в каринальный канал; разрыв выростов происходит на ранних этапах дифференциации метаксилемы узла.

Наличие перфораций дало основание этому исследователю описать комплексы из двух или трех клеток в качестве своеобразных, не встречающихся более нигде в растительном мире сосудов. Кроме таких сосудов он обнаружил в боковых группах ксилемы пучков междоузлий в корневищах пяти видов более обычный для высших растений тип сосудов, правда очень коротких — до трех клеток длиной. Членики этих сосудов морфологически идентичны трахеидам междоузлия, они образуются при случайном разрушении поровых мембран на концах трахеид, в результате чего возникает сетчатая перфорационная пластинка, местами сохранившая поровые мембраны.

Годом позже сосуды у хвоща были описаны О. Н. Чистяковой (1959), но, согласно ее наблюдениям, вся метаксилема узла состоит из сосудов. По высоте узла насчитывается 4—5 члеников разнообразной формы, боковые стенки члеников обладают поровостью переходного от лестничного к щелевидному типа. Более или менее округлые перфорации располагаются по одной либо по три или по четыре в ряд на конечных или на боковых стенках члеников; величина отдельных перфораций достигает трети длины членика. Судя по рисунку в ста-

тье О. Н. Чистяковой, перфорации есть и в месте контакта кольчатых трахеид междоузлия с члениками сосудов метаксилемы узла. Своеобразных сосудов, описанных D. W. Bierhorst, О. Н. Чистякова у изученных ею трех видов хвоща не отмечает (правда, отсутствует и ссылка на статью этого автора).

И наконец, совершенно иной, отличный от тех, что описали D. W. Bierhorst и О. Н. Чистякова, тип сосудов был указан для корней хвоща (Филин, 1978).

Известную противоречивость имеющихся в литературе сведений о приуроченности сосудов и недостаточное знание особенностей их строения можно отчасти объяснить сильным окремнением эпидермиса и субэпидермальных слоев зрелых побегов большинства хвощей, окремнением, препятствующим обычной технике изготовления микротомных срезов. Облегчающая же изготовление срезов десилификация с помощью плавиковой кислоты ухудшает окраску одревесневших тканей. Поэтому заманчивым представлялось исследовать окремневшие в очень слабой степени спороносные побеги, а также использовать для изучения элементов ксилемы сканирующий электронный микроскоп, применение которого уже помогло лучше понять тонкое устройство устьичного аппарата и уточнить родственные связи между видами хвоща (Page, 1972a, 1974; Dayanandan, Kaufman, 1973; Филин, 1978).

В настоящем сообщении частично изложены результаты электронно-микроскопических наблюдений над трахеальными элементами хвощей.

Материал и методика

Собранный мной в Московской обл. и зафиксированный в 96°-ном этаноле или в CRAF материал (спороносные и вегетативные надземные побеги и корневища *E. arvense* L., *E. fluviatile* L.. *E. hyemale* L., *E. palustre* L.) хранился до начала исследования в 75°-ном этаноле. Обрезанные до нужных размеров кусочки сделанных от руки с помощью лезвия безопасной бритвы еще влажных срезов помещались на столик сканирующего электронного микроскопа. На поверхность столика предварительно наносилась капля клея, который я получаю при ополаскивании клейкой канцелярской прозрачной ленты в ксилоле (клей должен быть достаточно густым, а ксилолу перед наложением срезов надо дать возможность испариться). Во избежание скручивания при подсыхании срезы следует прижать к столику грузиком (например, другим столиком). Частичная мацерация произведена при кипячении кусочков корня или побега в концентрированной азотной кислоте в течение 1—3 мин, после чего материал хорошо промывался в воде, и группы или одиночные трахеальные элементы, вычлененные с помощью препаровальных игл, переносились кисточкой на покрытый клеем столик электронного микроскопа. Срезы и отмацерированные элементы напыляли золотом и изучали с помощью JSM-35 фирмы «Jeol» в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского университета.

Изложение и обсуждение результатов наблюдений

При просмотре препаратов узла вегетативных и спороносных побегов на границе метаксилемы узла и каринального канала видны короткие трахеальные элементы с многочисленными крупными округлыми, эллиптическими или неправильных очертаний окаймленными порами с узким окаймлением; лишь у некоторых элементов часть оболочки мелкосетчатая, или щелевидно-пористая (рис. 1). Замыкающая мембрана у многих пор частично перфорирована или полностью отсутствует, а в некоторых случаях лишь слегка разорвана; разрыв, возможно, произошел при подсыхании мембраны в вакууме в процессе приготовления препарата к просмотру. Остатков тиллоподобных выростов, о которых упоминал D. W. Bierhorst, не видно. Перфорации

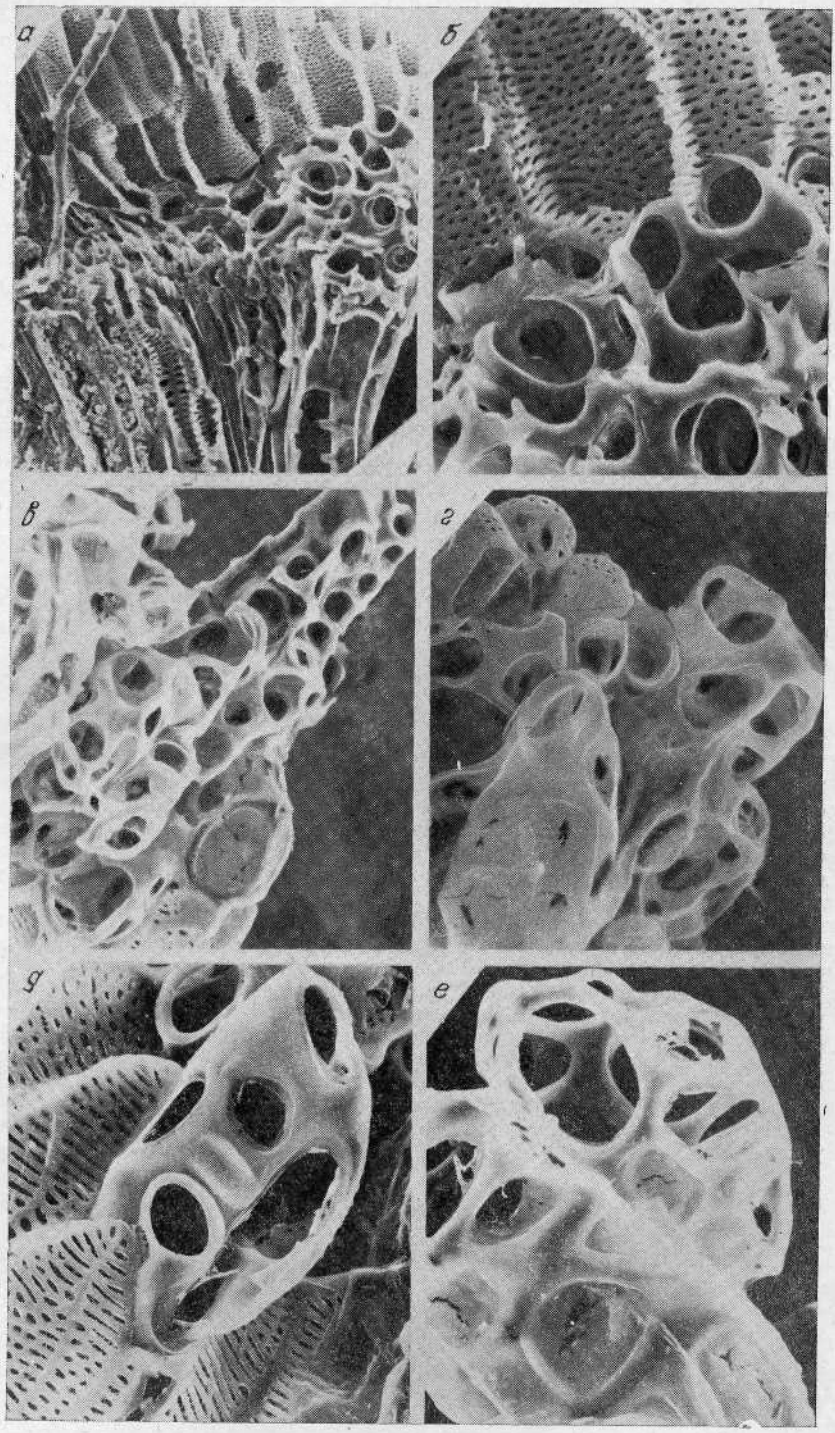

Рис. 1. Перфорированные трахеиды на границе метаксилемы узла и междоузлия побега у хвоща зимующего:
а, б — срезы узла; *в—е* — мацерированный материал; увеличение: *а*—165; *б* — 420; *в* — 280; *г* —390; *д* — 565; *е* —565

встречаются не только в стенках, разграничивающих один элемент от другого, но и в стенках тех участков коротких элементов, которые вдаются в полость каринального канала, а также в стенках, которыми контактируют между собой короткие трахеальные элементы и типичные, более длинные элементы метаксилемы узла. Если учесть, что сосудом в анатомии растений принято называть водопроводящий элемент, состоящий из цепочки клеток, оболочки которых в месте контакта одной клетки с другой перфорированы (де Бари, 1877; Schneider, 1905; Multilingual glossary..., 1964; и др.), то вряд ли следует соглашаться с D. W. Bierhorst в том, что короткие трахеальные элементы на границе каринального канала и метаксилемы узла представляют собой членики сосудов; правильнее их называть перфорированными трахеидами.

Трахеиды метаксилемы узла, расположенные близ каринальных каналов, несколько отличаются от остальных трахеид узла другим характером утолщения оболочки в том участке трахеиды, который располагается ближе к каринальному каналу. Оболочка здесь нередко крупносетчатая, а поровая мембрана между балками сетки часто отсутствует (рис. 2, *в;* 3, *а, в)*; реже перфорации есть и в других участках, клетки. Трахеиды с перфорациями между балками сетчатого утолщения я наблюдал на препаратах узла вегетативных и спороносных побегов и корневищ разных видов хвоща, и, очевидно, именно такие трахеиды были встречены О. Н. Чистяковой (1959) в мацерированном материале и описаны ею в качестве члеников сосудов. Но поскольку эти клетки не образуют цепочек, которые можно было бы действительно определять как сосуды, их лучше называть перфорированными трахеидами.

Частичное или полное растворение поровых мембран отмечено также у пористых трахеид, расположенных в середине узла и не контактирующих ни с каринальным каналом, ни с перфорированными короткими трахеидами близ этого канала (рис. 2, *д, е; 3,б).* Особенно много перфораций встречено на препаратах метаксилемы узла горизонтального корневища хвоща болотного (рис. *2, а, б, г),* у которого метаксилема в некоторых случаях представляет собой как бы губчатую ткань из трахеид, по-видимому сильно не препятствующую водотоку. Нередко поровые мембраны отсутствуют и в тех концах трахеид метаксилемы междоузлия, которые примыкают к узлу (Филин, 1978, рис. 82).

Изложенные выше факты позволяют предполагать, что растворение поровых мембран в трахеидах побега — явление обычное для хвоща, но в разных трахеидах число, приуроченность и характер перфораций различны. Поэтому не исключено, что W. Hofrneister действительно наблюдал результаты абсорбции конечных стенок трахеальных элементов протоксилемы междоузлия, но наличие перфораций в этих клетках, равно как и отмеченное D. W. Bierhorst отсутствие поровых мембран в трахеидах метаксилемы междоузлий корневищ, не дает еще оснований считать эти элементы члениками сосудов особым образом организованных многоклеточных структур.

Наличие трахеид с полностью перфорированными мембранами в молодых спороносных побегах хвоща полевого и хвоща лесного, а трахеид с частично перфорированными мембранами в старых участках корневищ хвоща зимующего лишний раз доказывает, что разрушение поровых мембран происходит на последних этапах дифференциации трахеиды, а не в процессе функционирования ее как водопроводящего элемента. В последнем случае обрывки поровых мембран

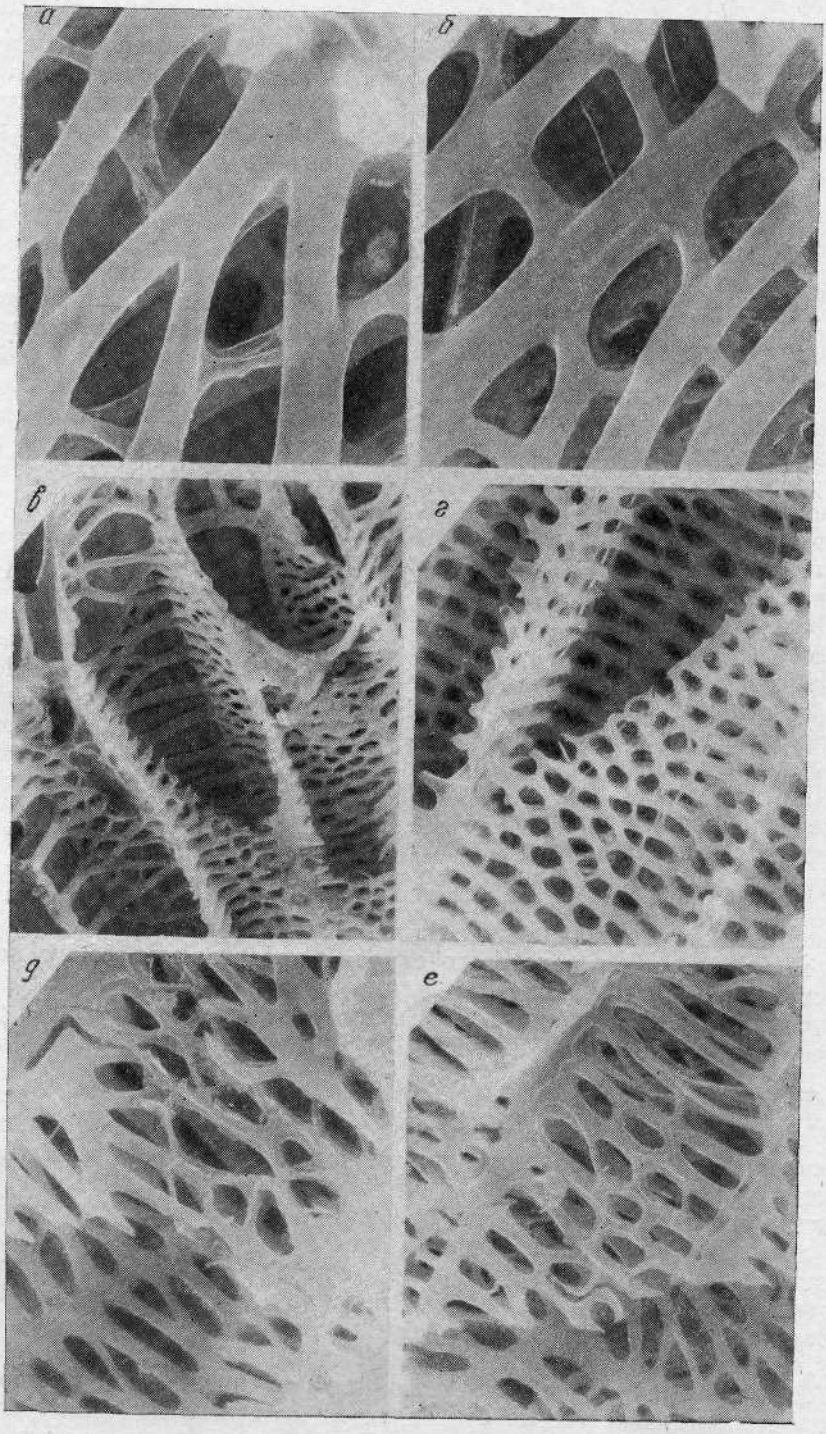

Рис. 2. Перфорированные трахеиды метаксилемы на срезах узла спороносного побега хвоща полевого *(д, е)* и горизонтального корневища хвоща болотного (*а—г)*; увеличение: *а* — 1600; *б* — 1560; *в* — 1110; *г* — 4900; *д* — 2950; *е* — 4050

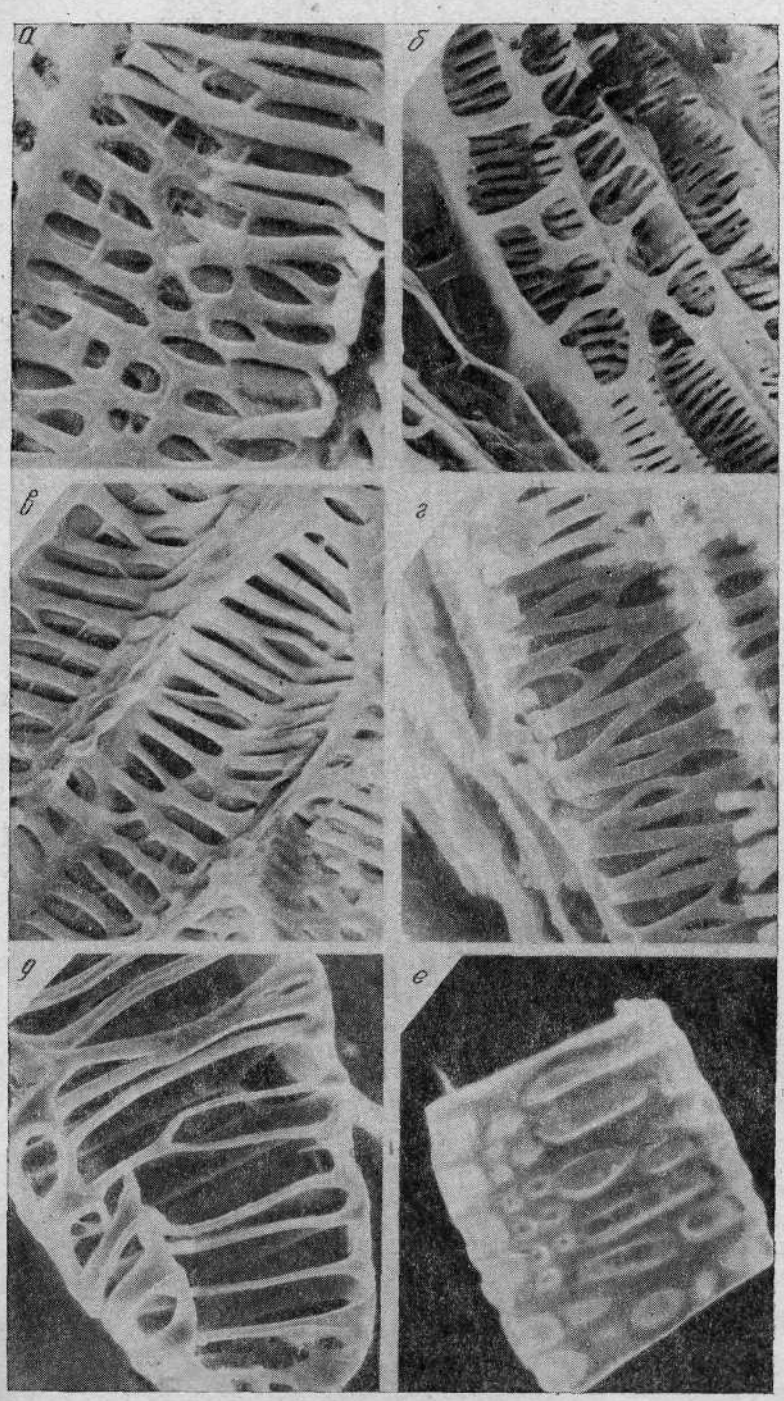

Рис. 3. Членики центральных сосудов геотропичных корней хвоща зимующего *(д, е)*, хвоща полевого (г) и перфорированные трахеиды на срезах узла спороносного побега хвоща лесного *(в)* и вегетативного побега хвоща полевого (а, *б)* *(д—е* — мацерированный материал):
а— 1930; *б* — 860; *в*— 1335; *г* — ,350; *д* — 320; *е*— 160

закупоривали бы поры, а следы их были бы видны с помощью электронного микроскопа.

Образование перфораций в трахеидах узла и в примыкающих к узлу трахеидах междоузлия, безусловно, способствует восходящему току воды беспрепятственно проходить по каринальным каналам. И, по-видимому, возникновение в процессе эволюции перфорированных трахеид в области узла оказалось более выгодным, чем формирование настоящих сосудов, пересекающих узел по всей его высоте. В последнем случае восходящий ток воды встречал бы значительное препятствие в месте контакта каринального канала с конечными члениками сосуда, снабженными окаймленными порами, а при закупорке одного из каринальных каналов возникал бы дефицит воды в одном или в двух ребрах вышерасположенного междоузлия[3], так как фильтрация воды через поры боковых стенок сосудов происходит медленно. При наличии же перфорированных не только на своих концах, но и на боковых стенках трахеид вода в области узла движется, вероятно, примерно с равной, хотя и небольшой скоростью не только в апикально-базальном, но. и в латеральных направлениях, так что выключение одного из каринальных каналов не приведет к значительному уменьшению подачи воды в вышележащие. Наблюдая за растениями хвоща топяного, хвоща лесного и хвоща зимующего, молодые побеги которых были в начале лета частично перерезаны в средней части одного из междоузлий (в разрез был вставлен кусочек фольги или пергамента), я обнаружил, что спустя некоторое время отмирает, только полоса тканей, расположенная над разрезом в пределах поврежденного междоузлия, а все вышележащие над поврежденным метамеры побега остались здоровыми.

По-видимому, можно считать, что эволюция трахеальной системы в побеге хвоща шла таким образом, что одно частное приспособление — кардинальный канал, заменивший функционально трахеиды первичной ксилемы (ср. эволюцию у животных, идущую по принципу субституции органов или тканей; Северцов, 1939), повлекло за собой другое частное приспособление — перфорированные трахеиды, исключив возникновение более совершенных водопроводящих элементов — сосудоэ. По-иному пошла эволюция трахеальной системы в корнях хвоща.

Напомню, что у хвощей есть два типа корней: отходящие мутовкой от каждого узла корневища тонкие, сравнительно короткие, не обладающие заметным геотропизмом и возникающие по одному в некоторых узлах горизонтального корневища мощные, толщиной до 1—1,5 мм геотропичные, которые у наземных растений проникают в постоянно увлажненные горизонты почвы и могут достигать нескольких десятков сантиметров в длину (Duval-Jouve, 1864; Филин, 1978). Геотропичные корни из-за размеров наиболее удобны для изучения трахеальных элементов с помощью сканирующего электронного микроскопа.

В центре полиархного пучка корня располагается широкопросветный сосуд, сложенный сравнительно короткими члениками с простыми перфорациями на конечных смежных стенках. У хвоща зимующего длина членика центрального сосуда превышает его диаметр в 1,5—

---

[3] Чередование всех пучков соседних междоузлий характерно для той части побега хвоща, которая возникает на стадии менетогенеза. В частях побега, сформированных на стадии эпидогенеза, а еще чаще на стадии апоксогенеза, некоторые пучки находятся в юкстапозиции (Golub, Wetmore, 1948a, b; Bierhorst, 1959; Eggert, 1962; Kato, 1964; Page, 1972b).

2,5 раза, а перфорация занимает всю конечную стенку, располагающуюся под прямым углом к продольной оси членика (рис, 3, *д).* В радиальных группах ксилемы пучка сосуды сложены более узкопросветными и более длинными (как абсолютно, так и относительно своего диаметра) члениками также с простыми перфорациями; угол наклона конечной стенки членика по отношению к продольной оси сосуда возрастает по мере увеличения длины членика. При весьма продвинутой, в эволюционном смысле, общей морфологии членики центрального сосуда обладают довольно примитивным типом вторичного утолщения оболочки. У хвоща зимующего стенки этих члеников можно назвать сетчатыми или сетчато-пористыми[4] (рис. 3*д*; см. также Филин, 1978, рис. 85), у хвоща полевого и хвоща топяного — сетчатыми или сетчато-спиральными (рис. 3, г), у хвоща болотного -- спиральными. Впрочем, возможно, что различия в характере вторичного утолщения боковых стенок' центральных сосудов у разных видов хвоща не очень значительны, так как 'мной просмотрено небольшое число геотропичных корней, получение которых сопряжено со значительными трудностями. Предстоит еще выяснить, связан ли (и в какой мере) характер вторичного утолщения оболочки члеников с экологией вида, с его принадлежностью к тому или иному подроду и можно ли его использовать для оценки степени эволюционной подвинутости таксона.

У хвоща зимующего в мацерированных корнях изредка встреченычленикицентральногососудасчастичноперфорированнымиПоповымимембрана ровные края) позволяет думать, что имело место растворение мембран на последних этапах дифференциации члеников, а не разрыв или растворение мембран в процессе приготовления препарата. В немацерированных разрезанных вдоль корнях хвоща полевого обнаружены членики центрального сосуда, у которых замыкающая мембрана между балками вторичного утолщения отсутствует на значительном протяжении (рис. 3, *г*); как часто встречаются такие членики и во всех ли корнях — не выяснено. Наличие таких перфорированных мембран сближает членики сосуда корня с перфорированными трахеидами побега.

С целью более быстрого нахождения конечных члеников центрального сосуда и определения общей длины этих сосудов были проведены опыты по насасыванию раствора туши через куски корня хвоща зимующего длиной в 10—20 см (погружаемый в раствор туши конец очищался от мощной воздухоносной первичной коры). Раствор туши легко и свободно проходит через ксилему (главным образом через центральный сосуд), ,так же свободно ксилема и продувается. Эти опыты и просмотр слегка мацерированных после опыта трахеальных элементов под световым микроскопом лишний раз доказывают наличие истинных сосудов в корнях хвоща (Cheadle, 1942; White, 1961).

В мацерированном материале были найдены конечные членики тонких сосудов из радиальных групп ксилемы; эти членики имеют только одну простую перфорацию. Во всех опытах раствор туши, входя в центральный сосуд на одном конце куска корня, свободно высасывался из центрального же сосуда другого конца этого куска. Можно предположить, что изученные отрезки корня содержат участок лишь одного центрального сосуда. Но, очищая после слабой мацерации

---

[4] Этот термин, отсутствующий в весьма подробной, предложенной D. W. Bierhorst (1960) классификации типов трахеальных элементов, на мой взгляд, лучше отражает характер вторичного утолщения стенки.

центральный сосуд от прилегающих к нему элементов и расчленяя его с помощью препаровальных игл с целью измерения длины составляющих его клеток, в одном из кусков корня я обнаружил два своеобразных, расположенных рядом членика, граница между которыми проходила не под прямым углом к продольной оси сосуда, как обычно, а наискось. Осторожно отделив один членик от другого, я увидел, что смежные стенки их представляют собой перфорационные пластинки, которые на первый взгляд можно принять за лестничные (рис. 3, *е)*. Но фактически узкие балки вторичного утолщения на смежной стенке продолжают широкие полосы вторичного утолщения боковых стенок членика. Судя по тому, что частицы туши в большом количестве осели в обоих члениках, разрушение замыкающей мембраны между балками вторичного утолщения смежной стенки и частичное разрушение мембраны между некоторыми полосами вторичного утолщения боковых стенок не являются результатом искусственной мацерации корня в азотной кислоте, поэтому сильно скошенную смежную стенку двух члеников можно считать сетчатой перфорационной пластинкой. Причем эта пластинка по своей морфологии, очевидно, более примитивна, чем возникающая, вероятно совершенно иным путем, сетчатая перфорационная пластинка некоторых покрытосеменных (Вихров, 1959).

Учитывая, что смежные стенки члеников центрального сосуда хвоща зимующего обычно располагаются под прямым или почти прямым углом к продольной оси сосуда и пронизаны одной большой перфорацией, сетчатую перфорационную пластинку можно считать местом контакта двух сосудов. Но процесс перфорирования замыкающих мембран, видимо, настолько характерен для хвощей, что затронул не только трахеиды и боковые стенки некоторых члеников, но и конечные стенки члеников центральных сосудов, в результате чего возникла структура, которую можно назвать гипертрахеей. Одновременное сочетание двух типов перфорационных пластинок в конечных члениках элементарных сосудов, одна из которых является наиболее примитивной, а другая — наиболее продвинутой среди известных типов перфорационных пластинок, позволяет предполагать, что переход от трахей к гипертрахеям у хвоща произошел очень давно, возможно на первых этапах эволюции рода. Предстоит еще выяснить, в какой мере образование гипертрахей связано с нарастанием геотропичного корня в длину, как они контактируют с трахеальной системой корневища и насколько широко встречаются у хвощей. Пока можно лишь предполагать, что расположенный близ кончика корня апикальный конец трахеи, очевидно как и у сосудов других растений (Ltittge, Higinbotham, 1979), состоит из живых клеток.

Рассматривая имеющийся морфогенетический ряд: трахеида (замкнутая трубка из одной клетки) — трахея (замкнутая трубка из перфорированных на концах нескольких клеток) — гипертрахея (трубка из перфорированных на концах трахей), — можно считать, что хвощи прошли как бы еще один виток спирали по пути эволюции своих водопроводящих элементов, опередив в этом отношении другие сосудистые растения[5]. Но в то же время формирование гипертрахей — пример узкой специализации. Способствуя возникновению беспрепятственного водотока, видимо по всей длине корня, перфорации

---

[5] Как полагает Г. Б. Кедров (устное сообщение), в свете изложенных мной данных следует по-иному подойти к оценке способа контактирования члеников сосудов у некоторых покрытосеменных, которые, возможно, также имеют гипертрахеи.

в конечных стенках элементарных сосудов делают водопроводящую систему крайне уязвимой для эмболии, если в этой системе гидростатическое давление отрицательное. Но, по-видимому, гидростатическое давление в ксилеме корня хвощей положительное. Об этом свидетельствуют примитивный тип межсосудистой поровости (при весьма продвинутой общей морфологии члеников сосуда) в корне, способность хвощей к гуттации и некоторые особенности функционирования их устьичного аппарата.

Совершенная трахеальная система позволяет сравнительно немногочисленным геотропичным корням снабжать водой большое число побегов. Наличие таких корней у видов разной экологической приуроченности — дополнительное свидетельство в пользу предположения, согласно которому основные морфоанатомические особенности хвощей сложились на заре эволюции рода, а предки хвоща были растениями-пионерами, населявшими субстраты с пересыхающими поверхностными, но постоянно увлажненными глубинными горизонтами, т. е. субстраты типа прируслового аллювия.

ABOUT THE TRACHEARY ELEMENTS OF THE *EQUISETUM*

V. R. Filin

Summary

The xylem of Equisetum was studied with the aid of a scanning electron microscope. The results of this study permit to regard the cells, referred by D. W. Bierhorst (1958a) and O. N. Chistyakova (1959) to vessel members, as perforate tracheids. After-effects of the dissolution of closing membranes were noted also in the shoots and the roots. True vessels which members have simple perforations, are inherent only in the roots of Equisetum. The find of two members with reticulate perforation plates strongly skewed relative to the longitudinal axis of the vessel, leads to assume that in the process of evolution a special type of a water-conducting element, a hypertrachea, has developed from the consecutively disposed central vessels of the root.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бари А. де. 1877. Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений. Спб. Вихров В. Е. 1959. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М. Делле Г. В. 1964. О критическом пересмотре некоторых видов юрских хвощей.— Бот. журн., т. 49, № 5. Делле Г. В. 1967. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье).— Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8, вып. 6. Л. Мезозойские высшие споровые растения СССР. 1980. М. Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—-Л. Филин В. Р. 1978Отдел хвощевидные (Equisetophyta). В кн.: Жизнь растений, т. 4. М. Чистякова О. Н. 1955. История развития проводящей системы хвощей.— Учен. зап. МГПИ, т. 29. Чистякова О. Н. 1959. О строении элементов ксилемы в узлах некоторых видов хвощей.— Биол. науки, № 3. Barber H. N. 1957. Polyploidy in the Psilotales.— Proc. Linn. Soc. New So. Wales, vol. 82, part 2. Banks H. P., Chaloner W. G., Lacey W. S. 1967. Pteridophyta — 1,—In: Fossil Rec. Symp. Doc. London. Barratt K. 1920. A contribution to our knowledge of the vascular system of the genus *Equisetum*.— Ann. Bot., vol. 34, N 134. Bierhorst D. W. 1958a. The tracheary elements of Equisetum with observations on the ontogeny of the internodal xylem.— Bull. Torrey bot. club., vol. 85, N 6. Bierhorst D. W. 1958b. Vessels in *Equisetum* — Amer. J. Bot., vol. 45, N 7. Bierhorst D. W. 1959. Symmetry in *Equisetum*.— Amer. J. Bot., vol. 46, N 3. Bierhorst D. W. 1960. Observations on the tracheary elements.— Phytomorphology, vol. 10, N 3. Bir S. S.

1960. Chromosome number of some *Equisetum* species from the Netherlands.— Acta bot. neerlandica, vol. 9. Cheadle V. I. 1942. The occurence and types of vessels in the various organs of the plant in the Monocotyledoneae.— Amer. J. Bot., vol. 29, N 6. Chiarugi A. 1960. Tavole cromosomiche delle Pteridophyta. Caryologia, vol. 13, N 1. Dayanandan P., Kaufman P. B. 1973. .Stomata in *Equisetum.*— Can. J. Bot., vol. 51, N 9. Duval-Jouve J. 1864. Histoire naturelle des *Equisetum* de France. Paris. Eggert D. A. 1962. The ontogeny of carboniferous arborescent Sphenopsida.— Palaeontographica, Bd 110B, L. 5—6. Golub S. J., Wetmore R. H. 1948a. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I. The shoot apex.— Amer. J. Bot., vol. 35, N 10. Golub S. J., Wetmore R. H. 1948b. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II. The mature shoot—Amer. J. Bot., vol. 35, N 10. Gould R. E. 1968. Morphology of *Equisetum laterale* Phillips, 1829, and *E. bryanii* sp. nov. from the Mesozoic. of South Eastern Queensland.— Austr. J. Bot., vol. 16, N 1. Harris T. M. 1961. The Yorkshire Jurassic flora. 1. Thallophyta — Pteridophyta. London. Hofmeister W. 1862. On the germination, development and fructification of the higher cryptogams and on the fructification of the coniferae. London. Kato N. 1964. The changes of the number of vascular bundles at each internode of *Equisetum arvense.*— J. Japan. Bot., vol. 39, N 9. Klekowski E. J., Baker H. G. 1966. Evolutionary significance of polyploidy in the Pteridophyta.— Science, vol. 153, N 3733. Luttge U., Higinbotham N. 1979. Transport in plants. N. Y., Heidelberg, Berlin. Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. 1964.— Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, Bd 40, H. 1. Page C. N. 1972a: An assessment of interspecific relationships in *Equisetum* subgenus *Equisetum.*— New Phytol., vol. 71, N 2. Page C N. 1972b. An interpretation of the morphology and evolution of the cone and shoot of *Equisetum.*— Bot. J. Linn. Soc, vol. 65, N 4. Page C N. 1973. Two hybrids in *Equisetum* new to the British flora.— Watsonia, vol. 9. N 3. Page C. N. 1974. *Equisetum* subgenus *Equisetum* in the Sino-Himalayan region — a preliminary taxonomic and evolutionary appraisal.— Fern Gaz., vol. 11, N 1. Pichi Sermolli R. E. G. 1971. Names and types of the genera of fern-allies, Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoetaceae, Equisetaceae, Psilotaceae, Tmesipteridaceae.— Webbia, vol. 26, N 1. Schneider C. K. 1905. Illustriertes Handworterbuch der Botanik. Leipzig. Sykes M. G. 1906. Tracheides in the nodal region of *Equisetum maximum.* New Phytol., vol. 5, N 1—2. Traite de paleobotanique, t. 3. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. Dir. E. Boureau. 1964. Paris. White R. A. 1961. Vessels in roots of Marsilea.—Science, vol. 133, N 3458.

Поступила в редакцию
10.10.80