

УДК 56.074.1

В. А. КРАСИЛОВ

О РЕКОНСТРУКЦИИ ВЫМЕРШИХ РАСТЕНИЙ

Рассматриваются методы реконструкции вымерших растений и возникающие при этом номенклатурные вопросы. Классификация ископаемых жизненных форм должна быть эколого-физиономической. Разобраны примеры реконструкции вымерших растений, принадлежащих разным группам. Несоответствие между размерами и механической прочностью осей у палеозойских растений связывается с изменением силы тяжести. Эволюция жизненных форм в кайнозое (в отличие от палеозоя и мезозоя) проходит под знаком редукции, что связано с прогрессирующим ухудшением климата.

Основная задача палеоэкологии растений — ответить на вопрос, почему один палеофлористический комплекс сменился другим или, иначе говоря, установить причину палеофлористической сукцессии. Палеоэкология здесь непосредственно связана с биостратиграфией и палеогеографией. Решению этой задачи должна предшествовать реконструкция древних фитоценозов, а этой последней — реконструкция ископаемых растений и в том числе их жизненных форм. Наиболее известные реконструкции многократно воспроизводились в учебных пособиях и различных сводках, из которых наиболее обстоятельная принадлежит К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1956). Однако работ, посвященных методике реконструкции и классификации жизненных форм ископаемых растений, пока нет. Цель настоящей статьи — в какой-то мере восполнить этот пробел.

Наряду с филогенетической классификацией растений существует, как известно, «горизонтальная» классификация жизненных форм. В отличие от первой эта классификация имеет специальное назначение и используется при экологическом и географическом изучении растительного покрова. В палеоботанике имеет место частичное смешение обоих классификационных принципов или, лучше сказать, частичная подмена филогенетической системы системой жизненных форм, поскольку формальные таксоны — это в ряде случаев группы аналогичных органов, принадлежащих близким жизненным формам. Переплетение различных классификационных приемов особенно заметно в работах П. Грегуша (Greguss, 1961), филогенетические построения которого, основанные на таких признаках, как характер ветвления и строение проводящей системы, а также на общем габитуальном сходстве, неоднократно подвергались критике (Шоо, 1968). По существу, Грегушем описаны соотношения различных жизненных форм, и в этом смысле его наблюдения представляют несомненную ценность. Таким образом, изучение жизненных форм ископаемых растений имеет непосредственное отношение к разработке общей палеоботанической классификации.

Существующие сейчас системы жизненных форм делятся на две группы: 1) экологические, среди которых наиболее популярна система К. Раункиера (Raunkiaer, 1910), основанная на высоте расположения почек возобновления, а также системы И. К. Пачоского, Г. М. Зозулина (1961) и др.; 2) физиономические или эколого-физиономические, начало которым

положил еще Гумбольдт. В отличие от первых их иногда называют системами форм роста. Сюда относятся системы О. Друде (Drude, 1913), И. Шмитхюзена (1966) и др. К этой группе примыкает также классификация жизненных форм покрытосеменных И. Г. Серебрякова (1955), основанная на длительности жизненного цикла скелетных осей.

Для ископаемых жизненных форм, вероятно, больше подходит физиономическая система, поскольку она более тесно связана с физиономической классификацией растительности и фитогеографией (Шмитхузен, 1966).

В большинстве случаев мы находим в ископаемом состоянии разрозненные органы растений, и реконструкция должна предшествовать реставрации растения. При установлении связей между органами принимаются в расчет следующие соображения:

1. Совместное захоронение. Автор не раз сталкивался со скептическим отношением к реставрациям, основанным на совместном захоронении, однако именно этому методу мы обязаны такими общеизвестными достоверными реставрациями, как *Caytonia* + *Sagenopteris* + *Caytonanthus*; *Nilsonia* + *Beania* + *Androstrobis* и др. Т. Гаррис считает, что если репродуктивные органы подверглись захоронению, то листья того же растения непременно обнаружатся среди листового материала из того же местонахождения (Harris, 1951). Этот вывод, основанный на большом практическом опыте, все же не является бесспорным. Более достоверные выводы можно сделать из повторяющегося совместного захоронения органов различных морфологических категорий. Если предположить, что они принадлежат разным растениям, связанным ценотически и произрастающим совместно, то трудно объяснить, почему одно из них во всех случаях представлено, скажем, только листьями, а другое — только плодами. Реставрации, основанные на совместном захоронении, легче получить для растений умеренной зоны, где видовое разнообразие не столь велико, как в тропических флорах, и где распространены в основном моно- и олигодоминантные ассоциации. Таким ассоциациям нередко соответствуют захоронения, содержащие обильные остатки одного или немногих растений. М. Блэк отмечает, что только автохтонное (субавтохтонное) совместное захоронение можно учитывать при реставрации (Black, 1929), однако в ряде случаев ценные указания можно получить и при аллохтонном совместном захоронении (например, листья и семена *Baiera* в аллохтонных комплексах, описанных Блэком).

2. Сходство отдельных структурных элементов. Издавна при реставрации используется сходство эпидермальных структур, хотя известно, что в строении эпидермиса различных органов одного растения могут быть существенные отличия. У покрытосеменных нередко различные типы устьиц встречаются на листьях и частях цветка (Shah, 1967). Устанавливая связь между органами мезозойских гинкговых, автор учитывал сходство низовых чешуевидных листьев в основании вегетативных и репродуктивных органов, а также сходство в строении секреторных каналов.

3. Находки одинаковой пыльцы на различных органах (т. е. *in situ* в спорангиях, в пыльцевой камере семян или случайно прилипшей к кутикуле вегетативных органов). Подобные находки помогли связать *Caytonanthus* с *Caytonia*, установить систематическое положение пыльцы *Eucosmiidites* (Hughes, 1961) и др. Мы обнаружили сходную пыльцу на листьях *Sphenobaiera* и в пыльцевой камере семян *Karkenia*.

В то же время нельзя не учитывать частого попадания чужой пыльцы в микропиле и тем более на вегетативные органы. Так что этот метод реставрации не имеет столь абсолютного значения, какое приписывает ему В. Клаус (Klaus, 1966).

4. Поражение различных органов грибами одного вида. Например, мы обнаружили плодовые тела одного и того же аскомицета на листьях *Sphenobaiera* и семенах *Karckenia*. Подобные наблюдения имеют лишь вспомогательное значение для реставрации, поскольку приуроченность гриба только к одному растению-хозяину не может быть доказана.

5. Сходство с соответствующими органами растения, выбранного в качестве модели при реконструкции. Так, семена *Allicospermum* и листья *Ginkgoites* порознь сходны с соответствующими органами *Ginkgo*, что при наличии совместного захоронения и других доказательств увеличивает вероятность их принадлежности одному растению.

Здесь уместно поставить вопрос о названии реставрированного растения. Гаррис пишет относительно *Caytoniales*, что этот «изолированный класс пока представлен одним изолированным родом, и этот род еще не имеет названия хотя не для формальных целей его именуют „растение *Caytonia*“» («The *Caytonia* plant»: Harris, 1964, стр. 2). Как же именовать это растение для «формальных целей»? Едва ли необходимо новое название, можно воспользоваться названием одного из реставрируемых органов, но для точности ввести специальное обозначение «*restitutio*» (сокращенно *rest.*) и указать автора и дату реставрации. Например: *Nilssonnia Brongniart 1825* — род по листьям; *Nilssonnia Brongniart 1825 rest. Harris 1941* — реставрированное растение (*Nilssonnia* + *Veania* + *Androstrobis*).

Обычно форму растения не удается реставрировать полностью из-за нехватки тех или иных органов и приходится реконструировать ее, исходя из косвенных соображений. Производя реконструкцию, палеоботаник исходит (сознательно или интуитивно) из представления об определенной известной ему форме современного растения, которая, таким образом, становится моделью реконструкции. Правильный выбор модели очень важен, но, к сожалению, неясно, чем руководствоваться при таком выборе. Возможны следующие варианты:

1. Модель — ныне живущий представитель того же таксона (например, *Ginkgo* для ископаемых гинкговых). Опасность такого выбора связана с присущим многим таксонам разнообразием жизненных форм.

2. Модель — растение из другого таксона, обнаруживающее сходство в строении некоторых органов (например, *Kleinia periiifolia* как модель для *Pleuromeia*: Mägdefrau, 1956).

3. Модель избирается дедуктивно, исходя из общих представлений о морфологической эволюции данной группы. Так, первые покрытосеменные, по мнению исследователей, представляли собой невысокие вечнозеленые деревья с голым стволом и слабо разветвленной кроной, сходные с *Cycas*. Здесь модель (*Cycas*) избрана исключительно на основании определенной филогенетической концепции.

Моделью иногда служит другая реконструкция. Так, популярная реконструкция *Zosterophyllum* стала моделью при реконструкции *Taeniocosta*, *Taeniophyton* и др.

Жизненная форма реконструируется на основании морфологических и анатомических особенностей имеющих органы. При этом на первый план выступает вопрос о связи между строением органов и размерами растения. Наиболее ясно выраженной корреляции между размерами и строением проводящих тканей посвящена капитальная работа Ф. Боуэра (Bower, 1930), который приходит к следующему выводу более общего значения: при увеличении размеров отношение поверхности к объему уменьшается, что ведет к физиологической неэффективности. Сохранение эффективного соотношения достигается путем увеличения поверхности за счет усложнения формы.

В ряде работ рассматривается связь морфологии листа с размерами.

Я. И. Проханов (1965) полагает, что увеличение размеров и обострение борьбы за свет ведет к возникновению цельных листовых пластинок на длинных черешках. Напротив, уменьшение роста и соответственно водного дефицита ведет к разрежению сети жилок и появлению лопастности, преобладанию базипетального роста и образованию сидячих листьев.

Специальные измерения показывают, что с увеличением размеров отношение поверхности листьев к поверхности коры уменьшается. Это компенсируется сокращением размеров и увеличением числа листьев (т. е. усложнением в соответствии с принципом Боуэра). У хвойных отношение поверхности листьев к поверхности коры выше, чем у лиственных деревьев (Fahh, 1964; Whittaker and Woodwell, 1968).

Согласно Э. Синноту и И. Бейли, уменьшение размеров растения вызывает переход от орнитохории к другим способам распространения и соответствующее преобразование плодов с сочным перикарпом. Впрочем, эта закономерность не имеет всеобщего значения (Pijl, 1966). Вероятно, строение всех органов так или иначе связано с размерами растения, и каждый из них содержит определенную информацию о форме роста.

Вспомогательное значение при реконструкции жизненной формы (формы роста) имеют:

1. Тафономические наблюдения и, в частности, анализ частоты встречаемости остатков. Р. Чени установил, что при прочих равных условиях листья кустарников попадают в захоронение значительно реже, чем листья деревьев (Chaney, 1959). При наличии сезонной ритмичности массовые скопления листьев в определенных прослойках свидетельствуют о листопаде, распределение остатков репродуктивных органов позволяет высказать некоторые соображения относительно сроков цветения и плодоношения. Анализ фациальной приуроченности остатков в ряде случаев дает указания на условия обитания и тем самым подсказывает соответствующую этим условиям жизненную форму. Например, частое захоронение в слоях с солоноватоводной фауной подсказывает форму мангрового дерева. Остатки животных или следы их жизнедеятельности помогают реконструировать способ распространения: находка стробилов *Archaeopodocarpus* (синоним *Ullmannia*) в желудке ринхоцефала (Weigelt, 1930) или следы зубов на плодах из лондонских глин (Chandler, 1964) свидетельствуют о зоохории.

2. Сведения об ареале реконструируемого растения, его климатической приуроченности. Известно, что в распределении жизненных форм по климатическим зонам имеются определенные закономерности: тропические леса отличаются от умеренных более высоким отношением числа деревьев к числу кустарников, обилием лиан и эпифитов.

3. Сведения о формах роста, присущих данному таксону. Некоторые таксоны характеризуются небольшим разнообразием форм роста. Так, для голосеменных — стахиоспермид наиболее характерна форма вечнозеленого (реже тропофитного) кронеобразующего дерева.

Кратко рассмотрим наиболее интересные, с точки зрения методики, реконструкции ископаемых растений и попытаемся определить их место в системе жизненных форм. Общеизвестная реконструкция девонской *Rhynia* позволила бы включить ее вместе с *Psilotum* в группу безлистных хамефитов, если бы не гипотеза Г. Меркера, согласно которой «корневище» *Rhynia* является ее гаметофитом (Merker, 1959). Если эта гипотеза подтвердится, то *Rhynia* и близкие к ней псилофиты правильнее будет выделить в особую группу, сочетающую признаки корневищных геофитов и талломных геофитов.

Реконструкция *Zosterophyllum*, предложенная Р. Крайзелем и Г. Вейландом (Kräusel und Weyland, 1935), основана на представлении об этом

растения как о гидрофите с субэаральными спороносными органами. Такой же облик приписывается *Taeniostrada*, недавно открытому *Taenio. phyton* (Weyland und Berendt, 1968) и другим древнейшим растениям. Однако в последнее время появились сомнения в правильности реконструкции Крейзеля и Вейланда (Walton, 1964). Мы полагаем, что модель реконструкции (*Zostera*) здесь выбрана неудачно (высокоспециализированная форма, представляющая в целом необычную для высших растений адаптацию). Развитие сосудистых растений несомненно связано с наземным образом жизни, и мало вероятно, чтобы проводящая система из трахеид впервые появилась у гидрофитов. Ни один из современных споровых гидрофитов (*Isoetes*, *Salvinia*) не имеет поднятых над водой спороносных органов. Очевидно, такое их расположение неэффективно. Скорее *Zosterophyllum*, *Taeniostrada* и близкие к ним растения с H-образным ветвлением имели облик стелющихся (?) полукустарников.

Archaeopteris очень напоминает сосну на несколько тенденциозной реконструкции К. Бека (Beck, 1962), призванной подчеркнуть его сходство с голосеменными. Во всяком случае, система дихотомически ветвящихся теломов вместо листьев отличает девонских *Progymnospermopsida* (не исключено, что эта группа представлена также в позднем палеозое родами *Dicorphyllum* и *Trichoritys*) от всех других фанерофитов.

Древесные лепидофиты карбона — вечнозеленые кронуобразующие деревья с ксероморфными листьями отличаются от современных представителей этой группы дихотомическим ветвлением кроны. Будучи гигрофильными деревьями, они в то же время имели высокое отношение толщины коры к толщине стели, что характерно для ксерофитов. Эпидермис стеблей *Bothrodendron* и некоторых других родов снабжен устьицами, как у фотосинтезирующих органов. Необычно частая (по сравнению со всеми другими древесными растениями) встречаемость остатков коры заставляет предположить еще одно отличие: быть может, здесь происходило периодическое опадение внешних слоев коры, как у некоторых современных коропадных *Chenopodiaceae* с хлорофиллоносной корой (Fahn, 1964). Тогда обилие декортифицированных стволов в палеозойских захоронениях объясняется не посмертной, а прижизненной декортификацией. Пластичность лепидофитов, по-видимому, недооценивается, и их остатки обычно интерпретируются под влиянием популярной реконструкции *Lepidodendron*. Р. Бэкстер показал, что *Lepidodendron serratum* Felix — скорее всего лиана, а не дерево, как думали раньше (Baxter, 1965). Более 200 изученных им экземпляров имеют диаметр менее 10 см, некоторые из них построены асимметрично: стель расположена эксцентрично, а все листовые следы — на противоположной стороне побега, как у многих лиан.

Интересную задачу представляет реконструкция *Glossopteris*. Не исключено, что это одно из первых в истории растений кронуобразующих тропофитных деревьев. Описывая массовые скопления листьев *Glossopteris*, Е. Пламстед обнаружила, что в них смешаны листья разного возраста и нет остатков веточек, которые указывали бы на сильные ветры как причину листопада. Пламстед заключила, что скопления — следствие сезонного опадения листьев (Plumstead, 1958). Она реконструирует *Glossopteris* как дерево с длинными и укороченными побегами, несущими пучки листьев и репродуктивные органы. Иные реконструкции предложены Сьюордом, Томасом, Долианити, Суранге, Магешвари и другими (см. Maheshwari, 1965). Связывая *Glossopteris* со стеблями *Vertebraria*, многие исследователи считают его кустарником с листьями, расположенными мутовчато или пучком на верхушке стебля. Климатическим условиям палеозойской Гондваны, вероятно, отвечает тип летнезеленой раститель-

ности. Однако листья глоссоптерид своей цельной пластинкой с ровным краем больше напоминают листья вечнозеленых двудольных. Почти все они бесчерешковые, тогда как у современных деревьев листья обычно черешковые. Для истолкования этих особенностей необходимо более обстоятельное изучение экологической приуроченности различных морфологических типов листьев. Экологической интерпретации требует также предполагаемый переход от более древнего типа *Gangamopteris* к более молодому *Glossopteris* с вероятной рекапитуляцией первого типа у поздних глоссоптерид.

Для палеозойских хвойных *Lebachia* и *Ernestiodendron* Р. Флорин реконструирует форму дерева типа *Araucaria excelsa* (высота до 60 м), основываясь на сходстве в мутовчатом расположении боковых ветвей, правильном двурядном расположении веточек последнего порядка, распростертых в одной плоскости (Florin 1951). К. З. Сальменова (1967) для хвойных той же группы (*Walchia*) дает иную реконструкцию — «низкорослые полукустарники или кустарники». Не обсуждая выводов Флорина, она обосновывает свою реконструкцию тем, что у этих хвойных мелкие шиловидные листья с тонким сосудистым пучком. Однако размеры листьев не связаны прямой функциональной зависимостью с ростом: крупнейшее хвойное дерево *Sequoiadendron* как раз имеет мелкие шиловидные листья.

Предполагается, что мезозойские жизненные формы были в общем близки современным, однако можно лишь удивляться тому, как мало мы знаем о форме таких тривиальных мезозойских растений, как *Podozamites* или *Nilssonia*. Женские стробилы *Nilssonia* имели тонкую ось и, вероятно, были висячими, что более характерно для высоких деревьев, чем кустарников (Thomas and Harris, 1960). И. А. Добрускина и автор описали пучки листьев *Nilssonia*, которые (как и в случае с *Glossopteris*) можно интерпретировать двояко: пучки на верхушках стеблей или пучки на брахибластах. Если правильно последнее, то жизненная форма *Nilssonia* существенно отличалась от таковой современных цикадовых.

Дж. Таунроу попытался реконструировать форму *Lepidopteris*, исходя исключительно из эпидермальных особенностей (Townrow, 1966). По его мнению, переменное количество устьиц на верхнем эпидермисе листьев указывает на кустарниковый габитус, хотя толстая кутикула чаще развивается на листьях деревьев, чем кустарников. Имеются указания на эпистомность мелких (нижних?) листьев, что характерно для водных растений (Harris, 1959).

Вероятно, *Lepidopteris* был близок по условиям обитания и форме к более позднему *Pachypteris*. Гаррис считает *Pachypteris* мангровым растением, так как в дельтовых юрских отложениях Йоркшира этот род полностью отсутствует в одних местонахождениях и доминирует в других, постоянно ассоциируя с остатками солоноватоводных *Tasmanites* и гистрихосфер (Harris, 1964). Стебли и листья *Pachypteris* имеют суккулентное строение (Harris, 1964), листья с мощной кутикулой, как и у современных мангровых деревьев. А. Уэсли также считает мангровыми растениями близкие к *Pachypteris* птеридоспермы, доминирующие в юрских известняках Венето (Wesley, 1965).

Жизненные формы вымерших гинкговых обычно а priori отождествляют с жизненной формой *Ginkgo biloba*. Однако некоторые особенности их листьев и побегов требуют истолкования.

У ископаемых гинкговых листья трех типов: 1) тип *Ginkgo* (*Ginkgoites*) — с веерообразной, полукруглой, почковидной или обратнотреугольной, цельной, лопастной или в различной степени рассеченной, обычно гипостомной пластинкой и четко обособленным длинным черешком; 2) тип

Sphenobaiera — с клиновидной, лопастной, реже цельной (*Glossophyllum*, *Eretmophyllum*), гипостомной или амфистомной пластинкой и нечетко обособленным черешком; 3) тип *Pseudotorellia* — с узкой цельной гипостомной пластинкой, без черешка.

Листья первого типа или вполне идентичны листьям *G. biloba* или отличаются от них большей рассеченностью и опушенностью. Те же отличия наблюдаются между нормально развитыми листьями *G. biloba* и листьями проростков. Обычно это интерпретируется как рекапитуляция, но, с нашей точки зрения, более вероятно приспособительное значение ксероморфных особенностей ювенильных листьев. Такие же особенности листьев мезозойских *Ginkgoites* могут быть связаны с меньшей плотностью полога и соответственно большим количеством проходящего света в мезозойском лесу. Отметим, что папиллозность эпидермиса и защищенность устьиц у *Ginkgo biloba* варьирует в зависимости от климата. Максимальное сопротивление ветру жесткой почти цельной пластинки и рычажное действие черешка обеспечивают быстрое опадение листьев *Ginkgo* в октябре. Листья *Sphenobaiera* в этом отношении выглядят совсем иначе: крупная пластинка с длинными линейными лопастями не обладает необходимой жесткостью, черешок не обособлен. Отсюда можно сделать вывод, что *Sphenobaiera* едва ли была листопадным растением. Подтверждением этому являются довольно частые находки длинных побегов и брахиластов *Sphenobaiera* с прикрепленными к ним листьями (Florin, 1936; Kräusel, 1943; Lundblad, 1959), тогда как для *Ginkgoites* такая форма сохранности не известна. Произрастая совместно с *Ginkgoites*, *Sphenobaiera*, очевидно, занимала иную экологическую нишу. В летнезеленых лесах вечнозеленые растения с крупными листьями чаще встречаются в нижних ярусах. Возможно, что *Sphenobaiera* была менее высоким деревом, чем *Ginkgo*, или даже кустарником. Подтверждение этому мы находим в строении самих листьев (черешок, переменное количество устьиц на верхнем эпидермисе), в тафономических особенностях и распространении *Sphenobaiera*. В Бурейнском бассейне ее листья никогда не образуют таких крупных скоплений, как *Ginkgoites* или *Pseudotorellia*, но встречаются по всему разрезу, тогда как *Ginkgoites* приурочен в основном к верхней, а *Pseudotorellia* — к нижней части угленосной толщи. Меньшая зависимость от внешних условий проявляется также в более широком, чем у других гинкговых, географическом распространении *Sphenobaiera* в мезозое как северного, так и южного полушарий. *Sphenobaiera* появляется в перми как член ксерофитных фитоценозов с *Pseudovoltzia* и другими хвойными (Daber, 1960). Отличаясь от доминантов этих фитоценозов более мезофитными листьями, она, очевидно, входила в состав нижних ярусов и располагалась под пологом более высоких хвойных.

Таким образом, есть основания полагать, что наиболее древняя форма роста у гинкговых — невысокое вечнозеленое дерево или кустарник. Форма высокоствольного дерева возникла у них, вероятно, лишь в конце триаса; здесь впервые появляются цельные листья типа *Ginkgo*. Трансформация листьев сопровождалась преобразованием репродуктивных органов: семена *Ginkgo* в два-три раза крупнее семян ископаемых стробилов *Karlenia* и обеспечивают более мощные всходы (мясистость оболочки семян *Ginkgo* не связана с зоохорией и при жизни не имеет адаптивного значения, выполняя свою трофическую функцию уже после опадения семян).

Отличия жизненных форм вымерших растений от современных объясняются: 1) их формированием на основе иной морфофизиологической организации, 2) особыми условиями среды, 3) совместным действием первого и второго факторов. В ходе геологической истории различные таксоны выступали в качестве основного заполняющего пространство

(амплифицирующего, по терминологии Р. Потонье) элемента, при этом они конвергентно вырабатывали сходные жизненные формы. Однако эволюционный уровень таксона в значительной мере определяет своеобразие жизненных форм (особенно ощутимо это проявляется у девонских псилофитов). С другой стороны, определяющие жизненную форму факторы внешней среды — климат, рельеф, геологический субстрат, газовый состав атмосферы, сила тяжести — подвержены в одних случаях определенно установленным, в других — предполагаемым изменениям. Из них изменения силы тяжести, постулируемые на основании гипотезы Дирака о переменном характере «гравитационной постоянной» (Jordal, 1966), должны иметь особенно большое значение, так как размеры растения (верхний предел) в значительной мере определяются механической прочностью скелетных осей и способностью проводящей системы поднять воду на необходимую высоту, — и то и другое является функцией силы тяжести. В этой связи привлекают внимание некоторые особенности палеозойских деревьев. А. Сьюорд и многие другие исследователи указывали на несоответствие между крупными размерами и незначительной механической прочностью стволов древовидных лепидофитов. Боуэр отмечает, что их анатомическое строение «по существу мало отличается от такового мелких плауновидных наших дней и должно быть неэффективно как механическая конструкция» (Bower, 1930, стр. 45). Жизненная форма сфенофиллов всегда была предметом дискуссии — их считали водными растениями или лианами. «Их тонкие стебли в несколько метров длины не могли вертикально держаться» (Крейзель, 1968, стр. 50). Тем не менее они держались вертикально — это доказывается находками *Sphenophyllum in situ* (Bandel, 1967). Корневая система кордаитов кажется слишком слабой для таких крупных деревьев (Mägdefrau, 1956). Современные крупные гигроморфные деревья со слабой корневой системой удерживаются в почве с помощью ходульных или дисковидных корней. Одно из возможных объяснений всех этих «несоответствий» заключается в ином значении силы тяжести в палеозое.

Еще непознанную область представляет эволюция жизненных форм. Посвященные этому вопросу исследования охватывают лишь последние этапы истории растений. Большинство авторов принимает для покрытосеменных концепцию нисходящей эволюции жизненных форм — от деревьев к травам и лишь в отдельных группах — вторичное происхождение древовидных форм от травянистых (Тахтаджян, 1964). Нисходящая линия намечается и в некоторых группах хвойных. Преобладание редуционных процессов, обычно сопровождающих ксероморфогенез и криоморфогенез (хотя они в разных формах проявляются и в гумидных тропиках), является, очевидно, не общим правилом, а скорее особенностью эволюции жизненных форм в кайнозое, проходящей под знаком ухудшения климатических условий. У мезозойских гинкговых, как было показано выше, намечается восходящая линия — от кустарников или невысоких деревьев к высоким деревьям. В палеозое восходящие линии отчетливо выражены в развитии жизненных форм членистостебельных и плауновидных. У последних в конце палеозоя — раннем мезозое устанавливается нисходящий ряд *Sigillaria* — *Pleuromeia* — *Nathorstiana* (*Stylites*) — *Isoetes*, вероятно, связанный не с ксерофильной, как принято думать, а с гидрофильной эволюцией (автор надеется показать в специально посвященной этому вопросу работе, что некоторые *Pleuromeia* и близкие к ней мезозойские формы были мангровыми растениями, от которых произошли *Isoetes* — обитатели олиготрофных озер). Пока неясно значение редуционных процессов в развитии псилофитов. Иногда происхождение этой группы в целом связывают с редуционным развитием. Согласно другой

гипотезе, в результате редукции спорофита Rhyniales возникли мохообразные. Однако недавние находки мохообразных в девоне (Hueber, 1961) лучше согласуются с гипотезой независимо происхождения псилофитов и бриофитов от общего предка, условно именуемого «Antho — rhyniaceae» (Mehra and Handoo, 1953). Вероятно, наряду с неоднократным повторением сходных жизненных форм в различных филогенетических линиях имеется и некая общая направленность в их развитии, но достоверно установить ее пока невозможно. Решение этого вопроса связано с реконструкцией первичной жизненной формы высших растений на основании палеоботанических данных (мохообразные, псилофиты, Palaeophyllales).

В заключение выразим уверенность в том, что усилия, затраченные на реконструкцию вымерших растений и их жизненных форм, с избытком окупятся повышением точности и конкретности наших палеофитогеографических и палеоклиматических построений.

ЛИТЕРАТУРА

- Зозулин Г. М. 1961. Система жизненных форм высших растений. Ботан. ж., т. 46, № 1, стр. 3—20.
- Крейзель Р. 1968. Значение углей для реконструкции палеоклиматов. В кн.: Проблемы палеоклиматологии. «Мир», стр. 48—51.
- Проханов Я. И. 1965. Эволюция листа деревянистых двудольных растений. В сб.: Проблемы филогении растений. «Наука», стр. 71—110.
- Сальменова К. З. 1967. Джунгарский палеофлористический район. Изв. АН КазССР, сер. геол., № 6, стр. 60—61.
- Серебряков И. Г. 1955. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., т. 60, № 3, стр. 71—91.
- Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. «Наука», стр. 1—236.
- Шмитхюзен И. 1966. Общая география растительности. «Прогресс», стр. 1—310.
- Шоо Р. 1968. Основные черты эволюции эмбриофитов. Ботан. ж., т. 53, № 3, стр. 289—300.
- Bandel K. 1967. Isopod and limulid marks and trails in Tonganoxie sandstone (Upper Pennsylvanian of Kansas). Univ. Kansas Paleontol. Contribs., Pap. 19, p. 1—10.
- Baxter R. W. 1965. The growth habit of *Lepidodendron serratum* Felix. Palaeobotanist, vol. 14, № 1—3, p. 1—4.
- Beck C. B. 1962. Reconstructions of *Archaeopteris*, and further considerations of its phylogenetic position. Amer. J. Bot., vol. 49, № 4, p. 373—382.
- Black M. 1929. Drifted plant-beds of the Upper Estuarine series of Yorkshire. Quart. J. Geol. Soc., vol. 85, № 340, p. 389—437.
- Bower F. O. 1930. Size and form in plants with special reference to the primary conducting tracts. London, p. 43—45.
- Chandler M. E. J. 1964. The Lower Tertiary floras of southern England. IV. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observation. Brit. Mus. (Nat. Hist.) London, vol. 13, p. 1—151.
- Chaney R. W. 1959. Miocene floras of Columbia Plateau. Carnegie Inst. Wash. Publ. 617, p. 1—229.
- Daber R. 1960. Paläobotanische Bemerkungen zur Kupferschiefer-Paläogeographie. Geologie. Jahrg. 9, H.8, S. 930—934.
- Drude O. 1913. Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig, S. 1—308.
- Fahn A. 1964. Some adaptations of desert plants. Phytomorphology, vol. 14, № 1, p. 93—105.
- Florin R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land, nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. Palaeontographica, Bd. 81, Abt. B, S. 1—173.
- Florin R. 1951. Evolution in Cordaites and Conifers. Acta Horti Bergiani, vol. 15, № 11, p. 285—388.
- Greguss P. 1961. Ramification of *Sigillaria* and *Lepidodendron* and the telome theory. Phytomorphology, vol. 11, № 3, p. 243—248.
- Harris T. M. 1951. The fructification of *Czekanowskia*. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 225, № 625, p. 483—508.
- Harris T. M. 1959. Plant ecology of ancient periods. Nature, vol. 183, № 4672, p. 1370—1371.

- Harris T. M. 1964. The Yorkshire Jurassic flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, p. 1—185.
- Hueber F. M. 1961. Hepaticites devonicus, a new fossil liverwort from the Devonian of New York. Ann. Missouri Bot. Garden, vol. 48, № 2, p. 125—128.
- Hughes N. F. 1961. Further interpretations of Eucommiidites Erdtman 1948. Paleontology, vol. 4, pt. 2, p. 292—299.
- Jordan P. 1966. Die Expansion der Erde. Folgerungen aus der Diracschen Cravitationshypothese. Wissenschaft, Bd. 124, S. 1—182.
- Klaus W. 1966. Zwei Pflanzenreste der alpinen Trias mit ihren Sporen (Lueckisporites und Decussatisporites). Verhandl. Geol. Bundesanst., № 1—2, S. 172—177.
- Kräusel R. 1943. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder-Österreich und von Neue Welt bei Basel. Palaeontographica, Bd. 87, Abt. B, S. 59—93.
- Kräusel R. und Weyland H. 1935. Pflanzenfunde im rheinischen Unterdevon. Palaeontographica, Bd. 80, Abt. B, S. 171—190.
- Lundblad B. 1959. Studies in the Rhaeto-Liassic floras of Sweden. Ginkgophyta from the Mining district of NW Scania. Kungl. Svenska Vetensk. Handl., Bd. 6, № 2, p. 1—38.
- Mägdefrau K. 1956. Paläobiologie der Pflanzen. Jena, S. 1—443.
- Maheshwari H. K. 1965. Studies in the Glossopteris flora of India. 31. Some remarks on the genus Glossopteris Sternb. Palaeobotanist, vol. 14, № 1—3, p. 36—45.
- Mehra P. N. and Handoo O. N. 1953. Morphology of Anthoceras erectus and A. himalayensis and the phylogeny of the Anthocerotales. Bot. Gaz., vol. 114, № 4, p. 371—382.
- Merker H. 1959. Analyse der Rhynien-Basis und Nachweis des Gametophyten. Botan. Notiser, vol. 112, fasc. 4, p. 441—452.
- Pijl L. van der. 1966. Ecological aspects of fruit evolution. A functional study of dispersal organs. III. Proc. Koninkl. Nederl. akad. wet., vol. C69, № 5, p. 625—640.
- Plumstead E. 1958. The habit of growth of Glossopteridae. Trans. Geol. S. Africa, vol. 61, p. 81—94.
- Raunkiaer C. 1940. Statistic der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. Beich. Bot. Zbl., Bd. 27, S. 171—206.
- Shah G. L. 1967. Stomatal development in Convolvulus arvensis. Linn. Proc. Indian. Sci., vol. 66, sect. B, № 6, p. 237—242.
- Thomas H. H. and Harris T. M. 1960. Cycadean cones of Yorkshire Jurassic. Senckenberg. Iethaea, Bd. 41, № 1/6, p. 136—161.
- Townrow J. 1966. On the Lepidopteris madagascarensis Carpentier (Peltaspermaea). J. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, vol. 98, p. 203—214.
- Walton J. 1964. On the morphology of Zosterophyllum and some other Devonian plants. Phytomorphology, vol. 14, № 1, p. 155—160.
- Weigelt J. 1930. Über die vermutliche Nahrung von Protosaurus und über einen körperlich erhaltenen Fruchstand von Archaeopodocarpus germanicus. Leopoldina, Bd., 6, S. 269—280.
- Wesley A. 1965. The fossil flora of the Grey Limestones of Veneto, Northern Italy, and its relationships to the other European floras of similar age. Palaeobotanist, vol. 14, № 1—3, p. 124—130.
- Weyland H. und Berendt W. 1968. Neue Pflanzen aus den Brandenburg-Schichten des Mitteldevons von Wuppertal-Elberfeld. Palaeontographica, Bd. 122, Abt. B., S. 171—182.
- Whittaker R. H. and Woodwell G. M. 1968. Surface area relations of woody plants and forest communities. Amer. J. Bot., vol. 54, № 8, p. 934—939.

Дальневосточный геологический институт
ДВ филиала им. В. Л. Комарова
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Владивосток

Статья поступила в редакцию
13 IX 1968