

## Принципы морфологических исследований в палеоботанике<sup>1</sup>

С.В. Мейен

Принципы морфологических исследований в палеоботанике специально не разрабатывались. При всем различии современного и ископаемого материала палеоботаника просто заимствовала морфологические принципы из ботаники, а с ними и разногласия по фундаментальным морфологическим проблемам. В то же время палеоботанические данные сами немало повлияли на ботаническую морфологию и сыграли решающую роль в становлении, например теломной теории, концепции кондупликатного плодolistика, различных кодексов примитивности и т.д. Роль палеоботаники заключалась и в том, что она служила пробным камнем для морфологических концепций, претендующих на универсальность, причем некоторые концепции такого испытания не выдержали.

Многие исследователи обращали внимание на то, что морфология дополняет систематику в построении естественной системы организмов (И.В. Гёте, Ч. Дарвин, А.Нэф, Н.Н. Страхов, Е.С. Смирнов, А.А. Любищев и др.). Как показано в [Мейен, 1977], здесь правильнее было бы говорить не о морфологии, а о более общей дисциплине – *мерономии*, охватывающей (применительно к организмам) также физиологию и экологию, т.е. всю совокупность таксономических признаков. Таксономия и мерономия вместе составляют *типологию* – учение о разнообразии объектов (в нашем случае – организмов). Принципы таксономии и мерономии почти полностью совпадают [Мейен, 1977], что впервые отметил Н.Н. Страхов [1865], а недавно – Е.С. Смирнов [1959], писавший, правда, не о мерономии, а только о морфологии.

Неоднократно предпринимались попытки редуцировать морфологию до физиологии и экологии,

взятых к тому же в историческом аспекте. Эти попытки оказались несостоятельными [Troll, 1937; Arber, 1950; Канаев, 1966; Любищев, 1962; Meyen, 1973], причем главным препятствием стали мультифункциональность частей (меронов) и множественность исполнителей каждой функции (*функциональный параллелизм*). Другим препятствием было то, что редукция морфологии к физиологии и экологии подразумевает в конечном счете полный отказ от каких-либо морфологических понятий и терминов, таких как индивид, орган, древесина, трахеида, перегородка, органелла. Уже этих семантических и семиотических соображений достаточно для сохранения морфологии как самостоятельного раздела биологической мерономии.

К сожалению, упомянутые редуционистские попытки в известной мере подорвали интерес к собственно морфологическим проблемам, поставив под сомнение само существование фундаментальных морфологических закономерностей. В результате морфология приобрела статус сугубо эмпирической дисциплины, задача которой – показать имеющееся разнообразие форм и структур, подобрав к каждому элементу этого разнообразия отдельный термин. Дух современной ботанической морфологии прекрасно выражен в серии атласов по описательной морфологии растений [Фёдоров и др., 1956, 1962; Фёдоров, Артюшенко, 1975]. В них даются различные формы листьев, стеблей, корней и цветков, причем каждая форма снабжена названием. Никаких закономерностей, связывающих различные формы друг с другом, не указывается, и ботаник вынужден просто запоминать каждую форму порознь. Аналогичное положение наблюдается и в палеоботанике, с тем

<sup>1</sup> Печатается по авторской машинописи, хранящейся в научном архиве С.В. Мейена. Ранее не публиковалось. На титульном листе сверху в левом углу надпись карандашом, сделанная рукой С.В. Мейена: «стар. вар. III-IV». На левом поле карандашная заметка, принадлежащая, судя по почерку, В.В. Меннеру: «Мейен и Суханов должны написать совместную главу “Принципы, направления и проблемы морфологических исследований в палеонтологии”». Текст, по всей вероятности, С.В. Мейен предлагал для книги «Современная палеонтология», вышедшей после его кончины под редакцией В.В. Меннера и В.П. Макридина [Современная палеонтология..., 1988]. (Ред.)

лишь отличием, что палеоботаник вынужден помнить не только отдельные формы, но и степени их сохранности. Показательно, что в сводных работах по морфологии иногда перечисляются функции, соответствующие тому или иному морфологическому элементу. Но уже то, что функциональные сведения даются в дополнение к морфологическим, указывает на то, что функциональными понятиями не удалось заменить понятия морфологические. «Физиологизация» и «экологизация» морфологии не только не привели к свертке морфологической информации и не облегчили ее использование, но вызвали путаницу понятий, что особенно хорошо видно на примере понятия «жизненная форма» [Серебрякова, 1972] или цветок [Arber, 1950; Первухина, 1970].

В ботанической морфологии (как, впрочем, и в зоологической) пока не выработаны принципы, позволяющие свертывать информацию о морфологическом разнообразии растений. В ней резко преобладает следующая процедура учета разнообразия. Сравниваются и классифицируются (гомологизируются) различные структурные элементы. Если существует переход от одного типа элементов к другому, то этот морфологический континуум разбивается на несколько дискретных стадий. Каждый элемент (стадия) выступает в качестве самостоятельного понятия и получает отдельное имя (термин). Закономерность в этом разнообразии заключается лишь в том, что одни и те же морфологические понятия применяются к растениям, принадлежащим разным таксонам. Закономерностями перехода от одного типа элементов к другому современная ботаническая морфология интересуется односторонне. В таком переходе ищут не столько структурную инвариантность, сколько функциональный (физиологический или экологический) смысл и историческую последовательность.

Правда, можно указать и на исключения. К ним относятся, например, формулы филлотаксиса, математическая закономерность которых открыта еще в XIX веке, и ряды расчленения листовой пластинки [Heidenhain, 1932; Кренке, 1933–1935; Meyen, 1973]. Установлено, что многообразии филлотаксиса укладывается в несложную формулу, состоящую из рядов Фибоначчи. Поэтому достаточно знать эту формулу и можно дедуктивно вывести все реальное многообразие филлотаксиса. Что касается расчленения листовой пластинки, то оно следует трем основным обратимым модусам (дихотомия, пальмация, планация), свободно сочетающимся друг с другом. С учетом дисимметрии расчленения оказывается, что все разнообразие листьев до второго

порядка расчленения укладывается в 81 основной тип [Meyen, 1973]. Та и другая закономерности проверены как на современных, так и на ископаемых растениях [Meyen, 1971, 1973; Harris, 1976].

Ясно, что знание правил преобразования одних форм в другие позволяет резко упростить сбор морфологической информации, ее хранение, передачу и освоение. С другой стороны, установление таких правил для всех морфологических категорий, превратит морфологию в богатую дедукциями науку, сравнимую по силе обобщений с кристаллографией.

Этот идеал морфология растений (и вообще организмов) выдвигали еще во времена И.В. Гёте, впервые сформулировавшего концепцию морфологического типа в ботанике. Далее в этом направлении развивалась та часть морфологии, которая была не вполне удачно названа Э.Радлем [Radl, 1905–1909] «идеалистической». Сторонники этого направления стремились выделить некоторые основные морфологические типы как растений в целом (гётевское *Urpflanze*), так и его главных частей. Конкретные формы растений мыслились вариациями этих типов. Морфологический тип при этом понимался двояко: 1) как некое геометрическое среднее от конкретных природных форм и 2) как упорядоченное, закономерное множество природных форм. Ясно, что с интересующей нас точки зрения более интересен второй подход к морфологическому типу (его отстаивал еще Г.-Г. Бронн, а в более позднее время А.Нэф, В.Троль, А.Арбер и отчасти Н.П. Кренке). Но в литературе по «идеалистической морфологии» больше распространен первый подход, эвристический смысл которого значительно меньше. Он, по существу, не давал возможности желаемых дедукций, поскольку из геометрического среднего нельзя дедуктивно получить первичные, подвергшиеся усреднению формы. Оба направления развивались в морфологии современных растений. Второе из направлений недавно начало проникать в палеоботанику [Meyen, 1973]. Для его развития особенно важное значение имеет привлечение гомологических рядов в наследственной изменчивости [Вавилов, 1967].

Работами самого Н.И. Вавилова и многих других исследователей до и после него было показано, что повторность в изменчивости свойственна всем группам организмов и охватывает все категории морфологических (и иных) признаков. К сожалению, в явлении параллельной изменчивости больше внимания было обращено на то, что в разных таксонах повторяются одни и те же признаки. А то, что эти признаки в разных

таксонах следуют одинаковым правилам преобразования, почти нацело выпало из поля зрения исследователей. Фигурально выражаясь, за повторностью признаков в вертикальных столбцах вавилонских таблиц не была замечена правильная упорядоченность в горизонтальных рядах тех же таблиц. Например, у ржи и пшеницы отмечены одни и те же формы колоса, но не отмечено, что эти формы связаны определенным правилом преобразования, одинаковым в родах *Criticum* и *Secale* (а также и в других родах злаков). Такое одинаково упорядоченное множество признаков было названо *повторным полиморфическим множеством* (англ. repeating polymorphic set или RPS [Meuен, 1973]). Вместо этого громоздкого выражения ниже употребляется более короткий термин «рефрен» [Мейен, 1977].

Если использовать мерономическую терминологию, то рефреном можно назвать инвариантное для разных таксонов преобразование мерона определенного типа. Очевидно, что рефрен соответствует второму из упомянутых выше пониманий морфологического типа. С помощью рефренов можно подойти к проблеме свертки морфологической информации, сведя морфологическое разнообразие к некоторому множеству основных морфологических категорий (классов меронов) и их изменению по определенным правилам. Эти правила преобразования Н.П. Кренке [1933–1935] не вполне удачно назвал закономерностями механики развития.

Поясним эту процедуру на примерах ископаемых и современных растений. Поскольку для палеоботаники наибольшее значение имеют листья и миоспоры, возьмем в качестве примера именно эти части (мероны). Если оставить в стороне эпидермальные и другие микроморфологические признаки, то наибольшее значение в палеоботанической систематике листьев придается форме листа, включая характер расчленения, и жилкованию. Обычно палеоботаники относят простые (цельные), простоперистые и дваждыперистые листья к разным родам. После вовлечения в систематику эпидермальных признаков выяснилось, что листья со сходным эпидермальным строением могут иметь разную эпиморфологию, и наоборот. В частности, листья с однотипной эпидермой могут образовывать переход от простого листа к перистому (*Glossopteris ampla* Pant – *Pteronilssonina gopalii* Pant et Mehra [Pant, 1958; Pant, Mehra, 1963]), от простоперистого листа к дваждыперистому (*Pachypteris lanceolata* Ad.Brongniart [Долуденко, 1969]), от листа с открытым жилкованием к листу с сетчатым жилкованием (*Rhabdotaenia harkinii* Pant – *Glossopteris colpodetes* Pant [Pant, Mehra, 1963]).

Такие группы родов, объединенные общими микроструктурными признаками Т.М. Гаррис [Harris, 1932] назвал *сериями* и выделил серию *Stenis*. Позднее число подобных серий, установленных по листьям, увеличилось [Meuен, 1971].

Сходные серии иногда строились и для миоспор, среди которых можно видеть переходы между формами с разными очертаниями мешков, мешковыми и безмешковыми, одно- и двумешковыми формами [Visscher, 1966; Абрамова, Марченко, 1964; Мейен, 1973; Lele, 1973(1975); и др.]. Некоторые из описанных в литературе серий трактовались как внутривидовая изменчивость, если материал происходил из одного слоя или (для миоспор) из одного спорангия.

То, что такие серии могут отражать изменчивость внутри рода, вида или даже одной особи, для ботаника не удивительно. Среди современных папоротников и покрытосеменных можно найти сколько угодно примеров, когда листья в пределах одного вида или даже у одного растения (гетеробластический ряд листьев) меняются от простых до сильно расчлененных, причем характер расчленения подчиняется несложным и немногочисленным правилам. То же можно сказать и о пыльце. Хотя в диагнозе рода *Pinus* указано, что пыльца его двумешковая, но при изучении всей пыльцы из микроспорангия всегда можно найти небольшое число форм с одним, тремя, четырьмя и даже пятью мешками. Изредка встречаются и безмешковые зерна. С другой стороны, у некоторых подокарповых в норме имеются три мешка, но опять же при просмотре большого количества пыльцы можно найти одно- и двумешковые зерна.

Можно привести аналогичные примеры по любым другим частям растений и всюду видеть, что их изменчивость следует небольшому числу траекторий в признаковом пространстве. Важно отметить, что сходные траектории изменчивости наблюдаются и у негомологичных меронов. Например, давно отмечен параллелизм цветков, соцветий и синцитиев [Troll, 1937; Arber, 1950; Leppik, 1969; Леппик, 1969]. Одинаковые ряды расчленения наблюдаются у листьев, филлодиев и ценоцитов (водорослей). Изменение контуров мешков у двумешковой пыльцы сосновых в точности повторяет изменчивость крылаток у плодов березовых. Сходные направления изменчивости отмечены у гинцея покрытосеменных и купул птеридоспермов, в скульптуре тектатной и интектатной пыльцы покрытосеменных.

Те же рефрены охватывают онтогенетические стадии, а поскольку виды рода, роды семейства и т.д. как-то связаны филогенетически, можно сделать вывод, что рефрены включают и филогене-

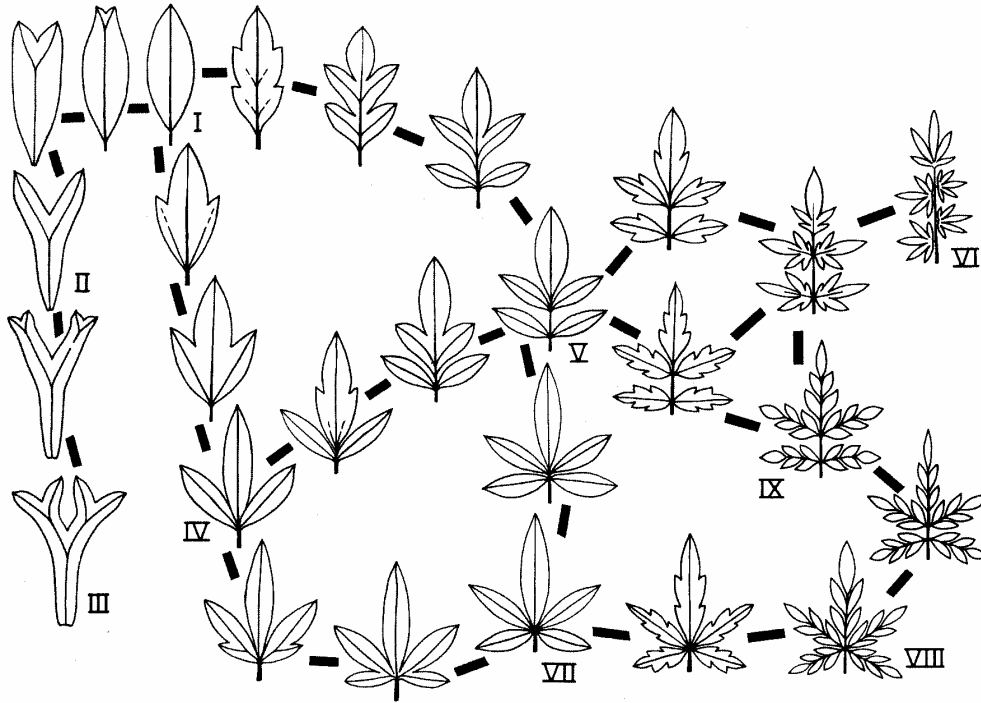


Рисунок. Рефрены расчленения листа

тические преобразования. Намечается пятерной параллелизм между меронами одного индивида (в случае метамерии меронов, т.е. между гомодинамными меронами), разных экземпляров одного вида (клона, популяции), разных таксонов, между онтогенетическими и семофилогенетическими стадиями одного мерона.

Рефрены могут состоять из нескольких ветвящихся и снова сливающихся траекторий. Это видно на примере наиболее полно разработанного рефрена расчленения листьев и листоподобных меронов (см. рисунок). Ясно, что, если рефрен охватывает только расчленение листовой пластинки, он уже не будет относиться к общему контуру листа (для расчлененных листьев этот контур получают соединением дистальных точек лопастей или долей), контуру лопастей (долей), структуре края, жилкованию и микроморфологическим признакам. Эти мероны должны быть охвачены самостоятельными рефренами, материала для выведения которых в литературе накоплено очень много. Реальность решения этой задачи, как уже говорилось, обеспечивается тем, что на всех этих признаках уже описаны «гомологические ряды» Н.И. Вавилова, которые надо только реорганизовать в рефрены.

Понятие рефрена не является чем-то совершенно новым. Примерно такой же смысл вкладывал в свои «законы развития» Г.-Г. Бронн [Канаев, 1966]. К рефрену очень близко предложенное А.Арбер [Arber, 1950] понятие, которое она

называет по-разному: «параллельное становление» (parallel becoming), «идентичность в параллели» (identity-in-parallel), и «параллелизм в действии формальной причины». Правда, А.Арбер имела в виду лишь морфологические признаки, причем любых объектов, обнаруживающих параллелизм в изменчивости. Важно следующее высказывание А.Арбер [Arber, 1950, p. 151]: с точки зрения гегелевской триады «можно сказать, что, если взять единство типа (имеется в виду морфологический тип в первом смысле – С.М.) как тезис, а множественность индивидуальных форм, которые, будучи различающимися, все согласуются (conform) с типом, как антитезис, то этот статический тезис и статический антитезис будут синтезированы в третьем термине триады – параллельном становлении, которое по своему динамическому характеру возникает из них обоих и относится к ним».

То же в более общей форме можно сказать и о рефрене, означающем сходство в многообразии и многообразии в сходстве, а лучше сказать – сохранение в изменении. Конкретные формы меняются, а траектория сохраняется. Здесь уместно вспомнить, что единство сохранения и изменения есть то, что сейчас понимают под симметрией в ее наиболее глубоком смысле [Овчинников, 1966; Урманцев, 1974]. К сожалению, математическая теория симметрии недостаточно развита, чтобы уже сейчас изложить все рефрены на математическом языке (одно из немногих исключе-

ний – ряды филлотаксиса; см. выше). Поэтому пока невозможно аналитически выводить члены рефренов из их обобщенных математических формулировок. Приходится довольствоваться изображением членов рефрена, искусственно разбивая те из рефренов, члены которых связаны непрерывным преобразованием, на дискретные состояния (модальности) мерона. Именно так пришлось представить на рисунке (см. выше) рефрены расчленения листа.

Поскольку рефрены строятся для отдельных меронов или для перехода между меронами, перед исследователем стоит задача выделения самих меронов и их классификации (*гомологизации*). В палеоботанике во многих случаях эта задача решается просто – принимается некоторое каноническое расчленение тела растения, выработавшееся в ботанике еще в XIX веке. Палеоботаник обычно выделяет, например, такие морфологические мероны, как лист, стебель, корень, семя (семезачаток). Однако многие критерии, служащие для выделения этих меронов у современных растений, палеоботанику недоступны. Кроме того, он попадает в трудное положение в тех случаях, когда имеет дело с первым становлением этих классов меронов в семофилогении. Разберем эти трудности подробнее, а затем посмотрим, как они влияют на решение морфологических проблем в ботанике вообще.

подавляющее большинство растительных макрофоссилий представлено отпечатками с фитолеймами или без них. На таких остатках обычно можно наблюдать эпиморфологические, реже кутикулярные признаки, и лишь в исключительных случаях внутреннюю микроструктуру. С другой стороны, палеоботаник имеет дело с минерализованными остатками, большей частью захороненными в угольных почках или вулканогенных породах. Обычно эпиморфология этих остатков не видна непосредственно на образце, а ее приходится восстанавливать путем сопоставления множества срезов. Правда, в последние годы, благодаря применению специальной техники, появилась возможность изучать анатомию пиритизированных и минерализованных остатков, распростертых на плоскости напластования и открытых для наблюдения с поверхности. Эта техника, широко применяемая на девонском материале [Leclercq, Banks, 1962; Carluccio et al., 1966; Banks, 1970; и др.], изредка используется и для более молодых остатков [Jennings, 1972; Schweitzer, 1963]. Все же масштаб таких исследований еще невелик. Поэтому в большинстве случаев палеоботаник не имеет возможности скомплексировать необходимые эпиморфологические и анатомические признаки. Зная характер

расчленения вайи папоротника или птеридосперма, он не знает анатомию рахиса. Наоборот, в литературе описано множество фрагментов осей папоротников и птеридоспермов, но до сих пор неизвестно, какова была общая конструкция вайи и какими были пластинки перышек.

Из-за фрагментарности материала палеоботаник обычно лишен возможности судить о прижизненном сочетании частей, а потому ему порой неизвестен характер изменения однородных частей в пределах индивида. Известны случаи, когда по отдельным образцам минерализованных стеблей были описаны многочисленные виды, а затем оказывалось, что это всего лишь разные части стебля одного вида. Так было и со стеблями *Lepidodendron* [Eggert, 1961; Lemoigne, 1961], *Medullosa* [Stewart, Delevoryas, 1956], *Psaronius* [Morgan, 1959]. Иногда предлагалась систематика изолированных листьев по эпиморфологическим признакам (очертание, густота жилкования и т.д.), а потом находили листья нескольких видов на одной ветке [Мейен, 1966]. Очень трудно учесть в систематике дисперсных миоспор их изменчивость внутри одного спорангия [Potonié R., 1962; Harris, 1973; Maheshwari, Meyen, 1975; Pant, Bhatnagar, 1971–1973].

Из-за дисперсности частей палеоботаник часто не может воспользоваться критерием положения [Remane, 1956; Voigt, 1973] – одним из важнейших критериев гомологичности меронов. Другой тип трудностей связан с тем, что палеоботаник обычно не знает онтогенетическое развитие частей и растений в целом. Поэтому он не может без оговорок использовать морфологические понятия, основанные на онтогенетических критериях. Например, основные типы устьиц (гаплогейльные и синдетогейльные или, по современной терминологии, мезогенные и перигенные) и такие их особенности, как моно-, ди- или полицикличность, трудно или невозможно установить, не проследив онтогенез устьиц (правда, у современных растений изучают не развитие отдельных устьиц, а сравнивают устьица разных стадий развития на молодых органах, что, в принципе, возможно и на ископаемом материале).

Онтогенетическими являются и такие важнейшие морфологические понятия, как первичная и вторичная ксилемы. Если количество ксилемы невелико, то иногда трудно решить, есть ли в ней вторичные трахеиды. Обычно палеоботаник при этом руководствуется упорядоченностью трахеид в радиальные ряды, что можно интерпретировать как результат последовательного радиального отделения трахеид от клеток камбия. Радиальные ряды, однако, иногда образуют-

ся и у метаксилемы [Эсау, 1969; Ghouse et al., 1972], симулируя дериваты камбия. У некоторых ископаемых растений древесина осей такова, что одни исследователи считают ее целиком первичной, а другие предполагают наличие вторичных трахеид (у *Rhacophyton* [Andrews, Phillips, 1968; Leclercq, Bonamo, 1971]).

Отсутствие данных об онтогенезе делает во многих случаях условным отделение на практике семян и семезачатков, лепто- и эвспорангиатных спорангиев, лигульных и безлигульных стерильных побегов лепидофитов, спор и пыльцы (а также предпыльцы) и многих других морфологических категорий. В то же время благодаря тому, что у растений в ходе онтогенеза часто происходит не замещение тканей, а наслаивание более поздних тканей на более ранние, палеоботаник может восстановить первичную структуру (см., например, [Beck, 1970]). Но нередко она скрадывается вторичными тканями, а потому восстанавливается с большим трудом.

\* \* \*

Каковы же пути преодоления всех перечисленных трудностей? Иногда удается справиться с ними путем совершенствования палеоботанической техники и привлечения массового материала. Внутривидовая изменчивость и прижизненное сочетание частей могут быть косвенно выведены из изучения большого материала, собранного в одном слое. Это обстоятельство отметил еще Т.М. Гаррис [Harris, 1932] при изучении рэтлейасовой флоры Гренландии. Он применил способ изучения изменчивости, позже названный [Мейен, 1966] *методом монотонных рядов*. Он же предложил остроумный способ вычисления средней длины листьев, если известны лишь фрагменты (суммарная длина фрагментов делится на число верхушек листьев). Им было сформулировано правило, согласно которому, если в гипавтохтонном захоронении встречены фруктификации, в нем имеются и вегетативные части того же растения. Имеются и другие способы реконструкции прижизненного сочетания частей и общего облика растения [Красилов, 1972]. Закономерности внутривидовой изменчивости миспор выявляются путем изучения содержимого спорангиев.

Однако основным методом восполнения не сохранившихся признаков является *метод типологической экстраполяции* [Мейен, 1978a]. Этот метод используется не только палеоботаникой, а свойствен всей познавательной и практической деятельности человека (как, впрочем, и животных). Обычно мы не можем изучить все объекты, принадлежащие данному таксону, и исчерпы-

вающе изучить все части (мероны) какого-либо конкретного объекта. Вместо этого изучаются выборочные представители таксона и полученные сведения экстраполируются на весь таксон (*таксономическая экстраполяция*), изучаются представители каждого класса меронов и эти данные экстраполируются на все мероны данного класса (*мерономическая экстраполяция*). Например, утверждение «все сосны – эукариотические многоклеточные организмы» основано на изучении некоторого ограниченного числа сосен, а затем экстраполировано на род *Pinus* (таксономическая экстраполяция). Утверждение «трахеиды этого экземпляра сосны имеют окаймленные поры» (мерономическая экстраполяция) делается таким же способом: изучаются не все трахеиды целого дерева, а лишь те, которые оказались в препарате.

Таксономические и мерономические экстраполяции обычно сочетаются, образуя типологические экстраполяции. Изучаются мероны некоторого класса не у одного, а у нескольких объектов и данные об этих меронах экстраполируются не только в пределах изученного объекта, но и в пределах того таксона, к которому этот объект принадлежит. Правда, принципиально допустимы и применяются мерономические экстраполяции, которые нельзя экстраполировать на другие объекты того же таксона. В палеоботанике с такими случаями приходится сталкиваться тогда, когда мы решаем вопрос, являются ли данные фрагменты частями одного экземпляра.

С помощью типологических экстраполяций воссоздается общий облик растения и недостающие детали на сохранившихся частях. Типологическими экстраполяциями палеоботаник пользуется каждый раз, считая некий отпечаток листом, хотя на породе сохранились только внешний контур и оттиски жилок. При этом экстраполируются («домысливаются») такие признаки листа, как наличие проводящих элементов в жилках, мезофилл, покровная ткань и т.д., изученные на других листьях того же таксона. В качестве такого таксона необязательно берется тот же вид или род. Иногда приходится обращаться к таксону, степень близости с которым неизвестна. Например, до сих пор неясно, к какому порядку голосеменных относится пермский род *Zamiopsis*, установленный по листьям. Из микроморфологических признаков этих листьев известно только строение кутикулы [Мейен, 1969]. Однако мы считаем имеющиеся отпечатки *Zamiopsis* именно листьями, основываясь на том, что кутикула передает строение эпидермы голосеменного типа.

Если в случае с *Zamiopsis* рассмотренная экстраполяция кажется допустимой, то в других

случаях отнесение листоподобных остатков к листьям чревато просчетами. Например, неясно, следует ли считать остатки, объединяемые в роды *Psygmonpyllum*, *Iniopteris* и *Syniopteris*, листьями или филлодиями. У подавляющего большинства палеозойских остатков, описанных как семена, отсутствуют зародыши. Поэтому эти остатки иногда описывают как семезачатки. Пока известна лишь одна находка палеозойских семян с зародышем – в нижней перми Техаса [Miller, Brown, 1973]. Эти семена платиспермического типа обнаружены в шишке хвойного. В мезозое чаще встречаются настоящие семена с сохранившимся зародышем (у беннеттитов и хвойных). Далее последовали любопытные экстраполяции. Для мезозойских семеподобных остатков (если только нет подозрения, что это плоды покрытосеменных) чаще всего употребляется термин «семя», а для палеозойских удерживают оба термина – «семя» (обычно не заботясь, были ли у этих остатков зародыши) или «семезачаток» (при этом тоже не всегда есть данные об отсутствии зародыша). Здесь экстраполяции делались не столько по таксономической системе, сколько по возрасту остатков.

На первый взгляд такие экстраполяции, основанные на возрасте, недопустимы, так как в качестве основы для экстраполяции берется совершенно неестественный таксон (голосеменные палеозоя или голосеменные мезозоя). В данном случае это так, но иногда «возрастные» экстраполяции представляются вполне законными. В качестве примеров можно взять морфологические интерпретации *Aldanophyton sibiricum* Kryshch. [Криштофович, 1953] из кембрия Сибири и *Protopityospermum monopterium* Sav. [Сикстель, Худайбердыев, 1968] из нижнего карбона Средней Азии. Хотя у остатков *Aldanophyton* не сохранилась микроструктура, они были отнесены к плауновидным. Соответственно были экстраполированы признаки плауновидных: отростки на осях были названы филлоидами. Однако то, что эти остатки происходят из морских кембрийских отложений, делает сомнительной такую экстраполяцию. Вызывает сомнение и интерпретация *Protopityospermum* как семени с односторонней крылаткой. Появление таких семян в нижнем карбоне необычно. Не исключено, что в действительности это фрагмент спорофилла плауновидного, тем более что в том же местонахождении указаны остатки *Lepidodendron* и других лепидофитов. <...>

Иногда палеоботаник считает типологические экстраполяции рискованными из-за недостаточной полноты сохранности материала. Поэтому он не может воспользоваться морфологическим по-

нятием, подразумевающим знание важных, но неизвестных на данном материале признаков. В этом случае приходится пользоваться нейтральными терминами. Например, вместо терминов «корневище», «стебель» или «ветвь» употребляется термин «осевой орган». Если неизвестна общая система ветвления, отсчет порядка ветвления ведется от осей последнего порядка, а не от главной оси. Соответственно вводятся термины ось (перо) последнего или предпоследнего порядка. Нередко микроспоры бывают очень крупными (у *Dolerotherca* до 600 мкм), а мегаспоры – мелкими. Кроме того, для отделения спор от предпыльцы (англ. praepollen) и пыльцы надо знать характер прорастания и строение гаметофита (что обычно неизвестно). Поэтому в палеопалинологии широко используется термин «миоспоры», относящийся к остаткам, которые могут быть изоспорами, микроспорами, мелкими мегаспорами, предпыльцой и пыльцой.

\* \* \*

Трудности использования ботанических морфологических понятий в палеоботанике связаны не только со спецификой ископаемого материала, но и с недостатками самих этих понятий. В 1606 году Адриан Шпигель написал: «Но что такое лист? Долго и часто я искал ответа на этот вопрос, но не нашел чего-либо, чем я мог бы удовлетворить вас и себя» (цит. по [Arber, 1950, с. 72]). Приходится признаться, что за истекшие столетия ботаники так и не сошлись в ответе на этот вопрос Шпигеля, как и на вопросы о том, «какова природа» семезачатка, цветка, корня, семенной чешуи хвойных и т.д. Основной вопрос, поставленный еще И.В. Гёте [Канаев, 1966, 1970], так сформулирован К.Эсау [1969, с. 13]: «Отличаются ли органы растения по существу или являются видоизменениями одного основного структурного элемента?» Цитата из книги К.Эсау взята здесь не из-за особых достоинств (со времен И.В. Гёте было предложено немало прекрасных формулировок), а как показатель того, что сам вопрос не получил разрешения до наших дней. Когда обсуждается «природа» цветка, морфологи обсуждают не то, как проходят в нем проводящие пучки и как расположены чашелистики, лепестки и другие части цветка, а о том, как следует гомологизировать части цветка между собой и с другими частями растения, и следует ли вообще проводить такие гомологии. Если же отказываться от некоторых гомологий, то какие доказательства должны быть предъявлены, чтобы считать данную часть цветка органом *sui generis*.

При обсуждении этих проблем в последарвиновские времена стали широко привлекаться,

особенно в XX веке, палеоботанические данные. Например, когда был описан *Asteroxylon mackiei* Kidst. et Lang, получила подтверждение гипотеза Ф.О. Боуэра ([Bower, 1884] цит. по [Мейер, 1958]) о принципиально различном происхождении листьев плауновидных и папоротниковидных. Соответственно стали говорить не о листьях, а о филлоидах плауновидных. Гипотеза Ф.О. Боуэра находит поддержку у палеоботаников и сейчас, но такой подход к классификации меронов вызывает немалые трудности при последовательном следовании ему. Благодаря исследованиям девонских тримерофитов, папоротников («прапапоротников») и прогимноспермов можно составить некоторое представление о том, как произошли листовые пластинки у некоторых папоротниковидных и голосеменных. Однако такие данные совершенно отсутствуют для членистостебельных, происхождение которых стало полностью неясным после того, как так называемые протоартикуляты оказались представителями Cladoxylales [Leclercq, Schweitzer, 1965; Schweitzer, 1972; Bonamo, Banks, 1966]. Предпринятая недавно попытка выведения членистостебельных от тримерофитов через Hueniales к Ibikales [Skog, Banks, 1973] не слишком убедительна. Поэтому непонятно, следует ли, описывая членистостебельных, употреблять термины «листья» или «филлоиды».

\* \* \*

Если основывать классификацию на семофилогенетических данных, то неясно, как поступать, когда сходные мероны возникают независимо в разных группах. «Признаки имеют свою родословную, в общем не совпадающую с родословной их носителей...» [Соболев, 1924, с. 42]. Действительно, при всей шаткости филогенетических гипотез можно считать хорошо обоснованной независимость эволюции плауновидных от остальных птеридофитов, взявших начало от разных групп нижедевонских «псилофитов» [Banks, 1968; проптеридофитов – Мейен, 1978б]. Если это представление верно, можно говорить о независимом происхождении гетероспоровости. Возможно, последняя вырабатывалась у высших растений параллельно в нескольких группах (изредка она встречается даже у мхов). Можно ли тогда употреблять для всех гетероспоровых форм термины «микро-» и «мегаспоры»? Заметим, что именно на основании филогенетических соображений М.С. Яковлев [1974] приходит к выводу, что применительно к покрытосеменным неуместен термин «гаметофит». И как быть, когда происхождение меронов, например, устьиц, спор, проводящих элементов, трихом, вообще неизвестно?

\* \* \*

Делались попытки решить проблему классификации меронов у растений путем обращения к онтогенезу, деталям строения, функциональным признакам. Иногда эти попытки были успешными (как в случае онтогенетической классификации тканей на первичные и вторичные). Но иногда онтогенетические наблюдения приводили к парадоксам. Многие мероны, вполне сравнимые по морфологическим признакам и положению, обнаружили существенно разный онтогенетический статус. Оказалось, что, принимая традиционное деление листа покрытосеменных на пластинку, черешок, влагалище и прилистники, придется отказаться от онтогенетического критерия при разграничении этих частей, поскольку у разных растений они образуются за счет различных зон листовых зачатков. Если у одних растений за счет верхней части зачатка (нем. Oberblatt) образуется черешок и пластинка, то у других – лишь унифациальный кончик листа. Эта данные получены еще в 1920 – 1930-х годах В.Троллем и с тех пор были неоднократно подтверждены. Можно напомнить и весьма интересные недавние работы Р.Саттлера [Sattler, 1966, 1974], который показал, что с точки зрения онтогенеза гинецея нельзя говорить о присутствии плодолостика, обычно считающегося основным отличительным мероном покрытосеменных, у крапивоцветных, мириковых, баланофоровых и других семейств покрытосеменных.

Перестроить всю понятийную базу морфологии растений на основании онтогенетических данных очень трудно, если не невозможно, поскольку изучить онтогенез всех частей у всех растений – труд непосильный, а экстраполировать данные об онтогенезе данного типа мерона, выделенного по онтогенетическим признакам, нельзя. У растений в гораздо большей степени, чем у животных, развиты явления субституции и меторизиса [Светлов, 1959], т.е. смещения зон, произошедших от того или иного зачатка, в разных частях. Кроме того, сами границы этих зон в дефинитивных стадиях провести часто невозможно. Но особенно важно то, что в зависимости от условий один и тот же зачаток может дать совершенно разные мероны. Например, для арктических растений характерно образование луковичек вместо цветков при неблагоприятных погодных условиях. Радикальное изменение судьбы зачатка может быть вызвано температурой, повреждением его самого или соседнего зачатка, болезнью или вовсе не известными причинами. Эти сложности во многом связаны с тем, что у растений меристематические ткани обладают множеством потенциалов, и реализация одной



из них не так сильно связана с положением зачатка в целом организме, как у животных. Поэтому у растений роль оси может выполнить семядоля (у *Streptocarpus*), на мужских спорофиллах могут появиться семезачатки (у гермафродитных шишек хвойных), а на стерильных листьях – фруктификации (иногда наблюдается у *Ginkgo*).

\* \* \*

Обращение к тонким структурным деталям тоже не всегда помогает классификации меронов. Д.Петтитт [Pettitt, 1966] установил, что по субмикроскопической структуре есть сильное отличие между мегаспоровой оболочкой споровых и той оболочкой голосеменных, которая обычно описывается как мегаспоровая мембрана и, возможно, имеет тапетальное происхождение. Однако структура мегаспоровой оболочки довольно разнообразна у разных споровых, к тому же сама мегаспоровость появилась у нескольких групп независимо. Что же тогда называть мегаспорой, и какой тип оболочки связывать с этим понятием? Предлагались различные анатомические критерии для различения листа и стебля, но потом оказалось [Troll, 1937], что у многих растений эти признаки постепенно трансгрессируют вдоль оси листа, если сравнивать последовательные листья одного побега.

Наконец, предлагалось для более четкой классификации меронов шире привлекать функциональные свойства. Так, по мнению К.Эсау [1969], цветок следует определять не по морфологическим, а по функциональным признакам. Фактически гидатоды некоторых растений отличаются от устьиц только тем, что у них не работает механизм открывания и закрывания щели [Эсау, 1969]. Развитие полового поколения семенных растений сейчас модно описывать как паразитирование гаметофита на спорофите (правда, если так широко трактовать паразитизм, смысл этого понятия полностью утратится, так как гиниталии на теле животного и паразит, сидящий на них, будут относиться к одному классу меронов). Функциональный подход к морфологическим понятиям в некоторых случаях может быть полезным, но функциональные критерии могут быть лишь дополнительными, поскольку функциональный смысл некоторых меронов, четко выделяющихся по всему комплексу признаков, часто совершенно неизвестен, а предлагаемые интерпретации диаметрально противоположны. Возможно, некоторые из таких меронов вовсе не имеют функционального смысла (например, замыкающие клетки у устьиц, лишенных отверстия и расположенных на внутренних оболочках семезачатка). Кроме того, некоторые ме-

роны явно исполняют несколько функций (большие массивы древесины, помимо проводящей, исполняют еще и механическую функцию).

\* \* \*

Со времен И.В. Гёте в морфологии растений параллельно существуют две различные тенденции: 1) стремление четко разграничить мероны по классам (по гомологичности), 2) стремление вывести все разнообразие меронов из одного исходного мерона; сначала эта искомая связь меронов рассматривалась как идеальная, как нечто сравнимое с топологическим преобразованием в математике; позднее исходный мерон получил смысл предковой структуры, а его преобразование – статус семофилогении. Обе тенденции имеют глубокие философские и исторические корни [Radl, 1905–1909; Кренке, 1933–1935; Troll, 1937; Thompson, 1942; Meyer-Abich, 1963; Канаев, 1963, 1966; Бляхер, 1976], о которых здесь не место говорить, хотя помнить о них необходимо.

Историческая морфология растения попыталась согласовать обе точки зрения, но столкнулась с теми же трудностями, что и филогенетическая систематика, т.е. с неполнотой геологической летописи, с транзитивным полиморфизмом и т.д. Поэтому, когда Х.Томас [Thomas, 1932] в своем известном докладе заявил, что только генетические отношения объективны, а старая морфология субъективна, он не учел главного – генетические отношения, хотя и объективны, но нам непосредственно не даны, а реконструируются, исходя из разных предположений, выбор которых весьма субъективен. Поэтому неслучайно Д.Г. Скотт (цит. по [Thomas, 1932, discussion]), возражая Х.Томасу, заметил: «Мы ничего не можем выводить из филогении, потому что филогения неизвестна, это продукт фантастических спекуляций, как назвал ее И.П. Лотси. Выводить морфологию из филогении – это ставить телегу впереди лошади».

Изложение исторического материала требует некоторого минимума собственно морфологических понятий, уже не являющихся историческими. Для того чтобы говорить об историческом изменении какого-то класса объектов, надо ввести понятие о таких объектах, которые, хотя и менялись по каким-то свойствам, сохраняли таксономическую определенность, самостоятельность и в этом смысле были неизменными, неисторическими. Например, если нас интересует преобразование семенной чешуи хвойных от палеозоя доныне, а не ее происхождение, то понятие семенной чешуи как отдельного мерона в семофилогенетической линии Р.Флорина от *Pseudovoltzia* до *Pinus* будет внеисторическим.

Историческими будут лишь понятия, отвечающие стадиям и направлениям семофилогенетического преобразования. Понятно, что выделение неисторических понятий оказалось не под силу историческому подходу. Поэтому в рамках исторической морфологии удержались обе тенденции: первая осталась в качестве неразрешимой (в рамках этой морфологической доктрины) задачи введения необходимого минимума структурных понятий, а вторая – как проблема семофилогении. Семофилогенетическое выведение всего разнообразия меронов некоторого класса от мерона определенного типа, т.е. монофилия органов столь же недостижима, как и строгая монофилия таксонов. <...>

На полифилию органов (точнее, независимое происхождение меронов определенного класса, признаваемого морфологами) указывали многие палеоботанические факты. В.Циммерман [Zimmermann, 1930] давно пришел к выводу о возможности «полифилии признака», но, как ни странно, не увидел, что само понятие полифилии признака подрывает исторический подход в установлении понятия об этом признаке. Если признак появился в истории два раза, нельзя гарантировать, что он не мог появиться и большее число раз. Стало быть, для выделения этого признака (лучше говорить о классе меронов) служат неисторические критерии. Из этого, разумеется, не следует, что исторические данные вовсе не имеют отношение к проблеме классификации меронов (в том числе к выделению морфологических категорий). Палеоботанический материал чрезвычайно ценен хотя бы в том отношении, что он показывает становление классов меронов во времени и исторические связи между ними. Именно благодаря ископаемому материалу стало возможным говорить о транзитивном полиморфизме <...>, в равной мере важном и для таксономии, и для морфологии.

При дальнейшем обсуждении принципов морфологии растений (современных и ископаемых) надо, по-видимому, учитывать следующие положения:

1. Выделение морфологических категорий означает расчленение объектов данного таксона на одинаковые классы меронов (т.е. на гомологичные части). Как и индивиды растений, мероны могут быть разной степени дискретности, которая может меняться в ходе онто- и филогенеза.

2. Поскольку гомологизация равносильна классификации частей, при рассмотрении проблем гомологизации полезно учесть опыт систематизации природных объектов, особенно организмов. Этот опыт показывает, что в силу большей или меньшей изменчивости любых таксоно-

мических признаков применение формальных правил классификации (выдержанность основания деления, непересекаемость классов и т.д.) приводит к неразрешимым таксономическим противоречиям [Мейен, Шрейдер, 1976; Мейен, 1977]. Эти правила неприменимы без существенных видоизменений, если таксоны имеют статистическую природу и к тому же с элементом комбинативности из-за рефренов, а именуемым такими являются биологические таксоны [Meuyen, 1973]. По-видимому, такую же природу имеют и классы меронов. Поэтому приходится прибегать к методам конгрегационной систематики. Последняя подразумевает выделение типологических единиц (таксонов или меронов) не «сверху», т.е. путем последовательного деления типологических единиц высокого ранга на единицы все более низкого ранга, а «снизу», т.е. выделения вначале единиц низшего ранга с постепенным их объединением в более крупные единицы (при иерархической форме системы) или конгрегации (см. подробнее: [Любищев, 1923, 1971, 1972; Смирнов, 1923, 1959]). Неоднократно описывавшийся в литературе по истории таксономии отказ от «искусственной» классификации растений К.Линнея в пользу «естественной» классификации А.Жюсье и его последователей как раз и означал переход от классификации «сверху» к конгрегационной систематике. Е.С. Смирнов [1959] ясно показал, что конгрегационный метод применим, и действительно используется и при гомологизации частей, т.е. при классификации меронов.

3. Сказанное в предыдущем параграфе позволяет яснее представить суть проблемы гомологии в ботанике (и вообще в биологии). Часто вопрос ставится так: гомологичен ли плодolistик фертильному листу? Сравним этот вопрос со следующими таксономическими вопросами: относятся ли глоссоптериды и птеридоспермы к одному таксону? Принадлежат ли роды *Pinus* и *Rhynia* одному таксону? В случае таксономических вопросов ответы будут таковы. Отнесение глоссоптерид к птеридоспермам зависит от того, в каком объеме будет приниматься класс птеридоспермов. В одних системах глоссоптериды выделяются как отдельный от птеридоспермов таксон, в других включаются в класс птеридоспермов на правах отдельного порядка, в третьих глоссоптериды разбиваются на две группы, одна из которых включается в птеридоспермы, а другая принимается самостоятельной. Итак, все зависит от принимаемой системы таксонов.

В случае *Pinus* и *Rhynia* характер ответа будет иным. Эти роды принадлежат одному таксону, но очень высокого ранга – подцарству Embryo-

phyta в системе А.Кронквиста с соавторами [Cronquist et al., 1966] или отделу Tracheophyta в системе Х.П. Бэнкса [Banks, 1968].

По аналогии с этими таксономическими примерами обратимся к ответу на мерономический вопрос о гомологичности плодолистика и фертильного листа. Вопрос поставлен в традиционной форме, но именно поэтому на него не существует ответа типа «да» или «нет». Все зависит от того, какая принимается система морфологических категорий, т.е. что понимается под листом и под плодолистиком, каковы критерии выделения этих меронов и в какие архетипы они входят. Если речь идет о листе покрытосеменного, очевидно, нельзя считать его и плодолистик одним классом меронов, обозначаемым общим термином «лист». Если речь идет о листе птеридосперма, несущем семезачатки, тогда сами критерии листа, возможно, будут совершенно иными, чем в случае листа покрытосеменных. Кстати палеоботаники в случае фертильных частей птеридоспермов избегают самого понятия «лист» и употребляют более широкое и менее четкое понятие «вайя».

Таким образом, для ответа на этот вопрос надо: (1) дать классификацию листьев, указав критерии выделения классов листьев; (2) дать классификацию фертильных частей; (3) показать соотношение классов листьев и фертильных частей, причем вполне возможно, что критерии будут распределяться комбинативно; (4) выписать иерархическую, комбинативную или комбинативно-иерархическую систему всех этих понятий; (5) указать место в ней плодолистика при заданных критериях самого этого понятия.

Четыре первых шага этой процедуры разные ботаники осуществляют по-разному, поэтому вопрос о гомологичности плодолистика и листа имеет недвусмысленный ответ только <в том случае – *Ред.*> если задан он в таких формах: 1) какое место занимает плодолистик по отношению к листу в данной системе морфологических категорий? 2) к какому общему классу меронов принадлежат плодолистик и лист в этой системе? 3) какой должна быть эта система, чтобы плодолистик и лист относились к одному (или разным) классам меронов? Эти вопросы те же, что и сформулированные в таксономических примерах с глоссоптеридами и птеридоспермами, *Pinus* и *Rhynia*.

Итак, вопрос «гомологичны ли органы А и В», сформулирован неверно и равносильен вопросу: принадлежат ли объекты А и В одному таксону? Каждая часть реального организма полностью гомологична (т.е. полностью удовлетворяет всем мыслимым критериям гомологии) лишь сама себе. С другой стороны, поскольку любые

части любых объектов хоть в чем-то сходны (хотя бы в том, что они охватываются понятием «часть»), нельзя говорить об абсолютном отсутствии гомологичности между сколь угодно различными частями. А потому предлагавшиеся в литературе понятия «полная» и «частичная» гомология (см. обзоры [Канаев, 1966; Бляхер, 1976; Voigt, 1973]) не имеют смысла. Любая гомология конкретно взятых частей, принадлежащих природным (а не идеальным!) объектам, будет частичной, ибо по каким-то свойствам, пусть мельчайшим, между этими частями будет некоторое различие. Абсолютно идентичные части, как и абсолютно идентичные целые объекты, существуют лишь в идеализациях! При всем этом введение понятия частичной гомологии сыграло положительную роль, поскольку оно привлекло внимание морфологов к относительности сходства и изменчивости частей реальных организмов.

4. Выше говорилось, что рефрены могут связывать разные утвердившиеся морфологические категории (цветки с соцветиями, мегаспоры с микроспорами и др.). Преобразования мерона в пределах рефрена могут быть дискретными, если модальности мерона отличаются числом элементов (например, в рефренах околоцветника, члены которых отличаются числом лепестков или чашелистиков). Но часто преобразование модальностей постепенное (как в случае расчленения листа или неясно выраженной гетероспоровости, известной у некоторых ископаемых членисто-стебельных и прогимноспермов). В последнем случае четкие морфологические категории, соответствующие разным модальностям мерона, невозможно выделить, а если их все же выделяют из соображений удобства в описании, то границы их принимаются по соглашению (как, например, разграничение лопастного и расчлененного на доли листа). Для указания листа определенной модальности в рефрене можно воспользоваться предложенной Р.Саттлером [Sattler, 1966 (1967)] процедурой введения коэффициента близости данного органа к крайнему члену ряда (Р.Саттлер предлагал эти коэффициенты для указания степени гомологичности).

5. Для описания рефрена с постепенным преобразованием приходится условно выделять одну из модальностей мерона в качестве исходной и указывать правило преобразования этой модальности в прочие. Типы преобразований нуждаются в самостоятельной терминологии, которой в ботанической литературе уделяется гораздо меньше внимания, чем терминологии, обозначающей отдельные модальности. Это можно хорошо видеть по уже упомянутым атласам описа-

тельной морфологии высших растений. В них нет специальных терминов, обозначающих переход от простого листа к перистому, от перистого к пальчатому, переходам от нижней завязи к верхней, от апокарпного гинецея к синкарпному и т.д., хотя эти переходы (и соответствующие рефрены) характерны для многих таксонов.

Из-за преимущественного понимания морфологического типа как геометрического среднего (см. выше) система понятий, отвечающих типам преобразования, не была разработана в «идеалистической» морфологии растений и появилась лишь в исторической морфологии растений, в том числе в работах А.Потонье [Potonié H., 1912], О.Линье и особенно В.Циммермана [Zimmermann, 1930, 1959]. Естественно, что эти преобразования получили здесь историческую интерпретацию. Плاناція, перевершинивание, изгиб, срастание и другие модусы, лежащие в основании теломной и сходных по духу концепций, вводились лишь в историческом смысле, хотя понятия эти охватывают и преобразования в рамках транзитивного полиморфизма. В результате возникает смешение структурных и исторических понятий. Типологическое выведение выдается за историческую последовательность [Канаев, 1966; Meyer-Abich, 1963; Sattler, 1966 (1967)].

Все вышеизложенное имеет в равной мере отношение как к ботанике, так и к палеоботанике. Разница между морфологией современных и ископаемых растений, как уже говорилось, лишь та, что на ископаемом материале иногда трудно или невозможно воспользоваться признаками, легко наблюдаемыми у современных растений, а потому приходится шире привлекать типологические экстраполяции. С другой стороны, ботаник, если он не располагает нужным палеоботаническим материалом, больше рискует в своих исторических (семофилогенетических) реконструкциях. Если бы не были открыты проптеридофиты (в том числе зостерофилловые, риниевые и тримерофитовые), прогимноспермы, кладоксилеевые и ценоптеридные прапапоротники, кордаиты и другие вымершие таксоны с их специфическими чертами, неизвестно, куда бы завело ботаников стремление к филогенетическим и семофилогенетическим спекуляциям, основанным лишь на знании современных растений. Поэтому, когда Х.П. Бэнкс [Banks, 1970] пишет, что геологическая летопись подтверждает многие выводы, сделанные сравнительной морфологией современных растений, он не учитывает, что те из выводов, которые были подтверждены, делались с оглядкой на палеоботанические данные.

## Литература

- Абрамова С.А., Марченко О.Ф. К вопросу о классификации форм-рода *Vittatina* Lub. и форм с ребристым телом и воздушными мешками // Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. – М.: Наука, 1964. – С. 49–52.
- Бляхер Л.Я. Проблемы морфологии животных: Исторические очерки. – М.: Наука, 1976. – 358 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Н.И. Вавилов. Избр. произведения. В 2 тт. Т. 1. – Л.: Наука, 1967. – С. 7–61.
- Долуденко М.П. О соотношении родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. – М.: Наука, 1969. – С. 14–34.
- Канаев И.И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. – М., Л.: Изд. АН СССР, 1963. – 298 с.
- Канаев И.И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. – М.: Наука, 1966. – 210 с.
- Канаев И.И. Гёте как естествоиспытатель. – Л.: Наука, 1970. – 466 с.
- Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – 208 с.
- Кренке Н.П. Соматические показатели и факторы формообразования // Н.П. Кренке (ред.). Феногенетическая изменчивость. Т. 1. – М.: Биол. ин-т им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. – С. 11–415.
- Криштофович А.Н. Находка плаунообразного растения в кембрии Восточной Сибири // Докл. АН СССР. – 1953. – Т. 91. – №6. – С. 1377–1379.
- Лептик Е.Е. Гомологические и аналогические ряды в эволюции типов цветков // Генетика. – 1969. – Т. 5. – №5. – С. 12–23.
- Любичев А.А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ при Пермск. ун-те. – 1923. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 99–110.
- Любичев А.А. Понятие сравнительной анатомии // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. – М.: Биомедгиз, 1962. – С. 189–214.
- Любичев А.А. О критериях реальности в таксономии // Информационные вопросы семиотики, лингвистики и автоматического перевода. Вып. I. – М.: ВИНТИ, 1971. – С. 67–82.
- Любичев А.А. К логике систематики // Проблемы эволюции. Т. 2. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 45–68.
- Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение и стратиграфическое значение). – М.: Наука, 1966. – 184 с.
- Мейен С.В. О роде *Zamiopteris* Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. – М.: Наука, 1969. – С. 85–104.
- Мейен С.В. О соотношении мешковых миоспор верхнего палеозоя Ангариды и индийской части Гондваны // Палеонтол. журн. – 1973. – №3. – С. 108–118.

- Мейен С.В.* Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 25–33.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – 1978а. – Т. 39. – №4. – С. 495–508.
- Мейен С.В.* Морфология проптеридофитов («псилофитов») // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978б. – Т. 83. – Вып. 2. – С. 96–107.
- Мейен С.В., Шрейдер Ю.А.* Методологические аспекты теории классификации // Вопр. философ. – 1976. – №12. – С. 67–79.
- Мейер К.И.* Морфогения высших растений. – М.: Изд. МГУ, 1958. – 254 с.
- Овчинников Н.Ф.* Принципы сохранения. – М.: Наука, 1966. – 331 с.
- Первухина Н.В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. – Л.: Наука, 1970. – 168 с.
- Светлов П.Г.* Субституция при образовании зародышевых листков // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. – 1959. – Т. 27. – С. 34–78.
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. – М.: ВИНТИ, 1972. – С. 84–169.
- Сикстель Т.А., Худайбердыев Р.* О флорах прошлого Средней Азии // Палеоботаника Узбекистана. Т. 1. – Ташкент: Изд-во ФАН Уз ССР, 1968. – С. 3–87.
- Смирнов Е.С.* О строении систематических категорий // Русск. зоол. журн. – 1923. – Т. 3. – №3/4. – С. 358–391.
- Смирнов Е.С.* Гомология и таксономия // Тр. Ин-та морфологии животных. – 1959. – Т. 27. – С. 68–78.
- Соболев Д.Н.* Начала исторической биогеотики. – Симферополь: Госиздат Украины, 1924. – 203 с.
- Современная палеонтология. Методы. Направления. Проблемы. Практическое приложение: Справочное руководство. В 2 тт. / Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. – М.: Недра, 1988. – Т. 1. – 544 с. – Т. 2. – 384 с.
- Страхов Н.Н.* О методе естественных наук и значении их в общем образовании. – СПб., 1865. – XII+185 с.
- Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. – Л.: Наука, 1975. – 350 с.
- Фёдоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 303 с.
- Фёдоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 352 с.
- Урманцев Ю.А.* Симметрия природы и природа симметрии (Философские и естественно-научные аспекты). – М.: Мысль, 1974. – 229 с.
- Эсау К.* Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
- Яковлев М.С.* Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно (к проблеме происхождения Angiospermae) // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59. – №12. – С. 1721–1727.
- Andrews H.M., Phillips T.L.* Rhacophyton from the Upper Devonian of West Virginia // Bot. J. Linn. Soc. – 1968. – Vol. 61. – P. 37–64.
- Arber A.* The natural philosophy of plant form. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1950. – XIV+247 pp.
- Banks H.P.* The early history of land plants // E.T. Dracke (ed.). Evolution and environment. – New Heaven; L.: Yale Univ. Press, 1968. – P. 73–107.
- Banks H.P.* Evolution and plants of the past. – Belmont, California: Wadsworth Publ. Co. Inc., 1970. – 170 pp.
- Beck C.B.* The appearance of gymnospermous structure // Biol. Revs Cambridge Phil. Soc. – 1970. – Vol. 45. – P. 379–400.
- Bonamo P.M., Banks H.P.* Calamophyton in the Middle Devonian of New York State // Amer. J. Bot. – 1966. – Vol. 53. – №8. – P. 778–791.
- Carluccio L.M., Hueber P.M., Banks H.P.* Archaeopteris macilenta, anatomy and morphology of its frond // Amer. J. Bot. – 1966. – Vol. 53. – №7. – P. 719–730.
- Cronquist A., Takhtajan A., Zimmermann W.* On the higher taxa of Embryophyta // Taxon. – 1966. – Vol. 15. – P. 129–134.
- Eggert D.A.* The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea // Palaeontographica. Abt. B. – 1961. – Bd 108. – S. 43–92.
- Ghouse A.K.M., Khan M.J.H., Yunus M.* The development of primary vascular elements in the needle leaves of Pinus roxburghii // Bull. Torrey Bot. Club. – 1972. – Vol. 99. – № 4. – P. 190–195.
- Harris T.M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 3. Caytoniales and Bennettiales // Medd. om Grönl. – 1932. – Bd 85 (5). – S. 1–133.
- Harris T.M.* Pollen from fossil cones // Botanique. – 1973. – Т. 4. – №1. – P. 1–8.
- Harris T.M.* Two neglected aspects of fossil conifers // Amer. J. Bot. – 1976. – Vol. 63. – №6. – P. 902–910.
- Heidenhain W.* Die Spaltungsgesetze der Blätter: Eine Untersuchung über Teilung und Synthese der Anlagen, Organization und Formbildung sowie über die Theorie der korrelativen Systeme. Beitrag XVI zur synthetischen Morphologie. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1932. – 424 S.
- Jennings J.R.* A polyvinyl chloride peel technique for iron sulphide petrifications // J. Paleontol. – 1972. – Vol. 46. – №1. – P. 70–71.
- Leclercq S., Banks H.P.* Pseudosporochnus nodosus sp. nov., a Middle Devonian plant with Cladoxylalean affinities // Palaeontographica. Abt. B. – 1962. Bd. 110. – Lief. 1–4. – S. 1–34.
- Leclercq S., Bonamo P.M.* A study of the fructification of *Milleria (Protopteridium) thomsonii* Lang from the Middle Devonian of Belgium // Palaeontographica. Abt. B. – 1971. – Bd 136. – Lief. 5–6. – S. 83–114.
- Leclercq S., Schweitzer H.-J.* Calamophyton is not a sphenopsid // Acad. Roy. Belgique Bull., clas. sci. Ser. 5<sup>e</sup>. – 1965. – Т. 51. – №11. – P. 1395–1403.
- Lele K.M.* Studies in the Talchir flora of India. 10. Early and late Talchir microfloras from the West Bocaro coal field, Bihar // Palaeobotanist. – 1973 (1975). – Vol. 22. – №3. – P. 219–235.
- Lemoigne Y.* Études analytiques et comparées des structures internes des Sigillaires // Ann. sci. natur. Bot. et biol. végét. – 1961. – Vol. 1. – №3. – P. 469–638.
- Leppik E.E.* Directional Trend of floral Evolution // Acta Biotheor. – 1969. – Vol. 18. – №1–4. – P. 87–102.
- Maheshwari H.K., Meyen S.V.* Cladostrobus and the systematics of cordaitalean leaves // Lethaia. – 1975. – №8. – P. 103–123.
- Meyen S.V.* Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants // Geophytology. – 1971. – №1. – P. 34–47.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. – 1973. – Vol. 39. – №3. – P. 205–260.
- Meyer-Abich A.* Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1963. – 322 S.

- Miller C.N., Brown J.T.* Paleozoic seeds with embryos // Science. – 1973. – Vol. 179. – №4069. – P. 184–185.
- Morgan J.* The morphology and anatomy of American species of the genus *Psaronius* // Ill. Biol. Monogr. – 1959. – №27. – P. 1–108.
- Pant D.D.* The structure of some leaves and fructifications of the *Glossopteris* flora Tanganyika // Bull. Brit. Mus. (nat. hist.). – 1958. – Vol. 3. – P. 125–175.
- Pant D.D., Bhatnagar S.* Intraspecific variation in *Striatites* spores // Paleobotanist. – 1971–1973. – Vol. 20. – P. 318–324.
- Pant D.D., Mehra B.* On a cycadophyte leaf, *Pteronilssonina gopalii* gen. et sp. nov., from the Lower Gondwanas of India // Palaeontographica. Abt. B. – 1963. – Bd 112. – S. 126–134.
- Pettitt J.M.* A new interpretation of the structure of the megaspore membrane in some gymnospermous ovules // J. Linn. Soc. (Bot.). – 1966. – Vol. 59. – P. 253–263.
- Potonié H.* Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1912. – VII + 259 S.
- Potonié R.* Synopsis der Spores in situ // Beih. zum Geol. Jahrb. – 1962. – H. 52. – S. 1–204.
- Radl E.* Geschichte der biologischen Theorien. – Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1905–1909. – Bd 1. – 320 S. – Bd 2. – 614 S.
- Remane A.* Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichende Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig: Geest and Portig K.G., 1956. – 364 S.
- Sattler R.* Towards a more adequate approach to comparative morphology // Phytomorphology. – 1966 (1967). – Vol. 16. – №4. – P. 417–429.
- Sattler R.* A new approach to gynoecial morphology // Phytomorphology. – 1974. – Vol. 24. – №1–2. – P. 22–34.
- Schweitzer H.-J.* Der weibliche Zapfen von *Pseudowolzia liebeana* und seine Bedeutung für Phylogenie der Koniferen // Palaeontographica. Abt. B. – 1963. – Bd 113. – Lief. 1–4. – S. 1–129.
- Schweitzer H.-J.* Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 3. Filicinae – *Hyenia elegans* Krausel & Weyland // Palaeontographica. Abt. B. – 1972. – Bd 137. – S. 154–175.
- Skog J.E., Banks H.P.* *Ibyka amphikoma* gen. et sp. n., a new protoarticulate precursor from the late Middle Devonian of New York State // Amer. J. Bot. – 1973. – Vol. 60. – P. 366–380.
- Stewart W.N., Delevoryas T.* The Medullosan pteridosperms // Bot. Rev. – 1956. – Vol. 22. – №1. – P. 45–80.
- Thomas H.H.* The old morphology and the new // Proc. Linn. Soc. London. – 145-th Session. – 1932. – P. 17–32. (Discussion. – P. 39–46).
- Thompson D'Arcy W.* On Growth and Form. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1942. – 1116 pp.
- Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd I. Vegetationsorgane. – Berlin: Verlag von Gebrüder Bornträger. – Teil I, 1937, XII + 955 S.; Teil II, 1939, V+946 S.
- Visscher H.* Palaeobotany of the Mesophytic. III. Plant microfossils from the Upper Bunter of Hengelo, the Netherlands // Acta Bot. Neerlandica. – 1966. – Vol. 15. – P. 316–375.
- Voigt W.* Homologie und Typus in der Biologie. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1973. – 132 S.
- Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1930. – 454 S.
- Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. – XXIV+777 S.