

НОВЫЙ ПОРЯДОК ГОЛОСЕМЕННЫХ ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ (ЕВРОПЕЙСКАЯ РОССИЯ) И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ГИНКГОВЫХ

Н.В. Горденко

A NEW GYMNOSPERM ORDER FROM THE MIDDLE JURASSIC DEPOSITS OF KURSK REGION (EUROPEAN RUSSIA) AND THE PROBLEM OF GINKGOALES ORIGIN

N.V. Gordenko

Сложные семенные капсулы (образовавшиеся путём срастания восьми радиально расположенных капсул), принадлежащие новому монотипному порядку, найдены в верхнебатских отложениях местонахождения Михайловский рудник (г. Железногорск, Курская область).

По морфологии новый порядок проявляет значительное филогенетически обусловленное сходство с пельтаспермовыми и умкомазиевыми, но является эволюционно более продвинутым. Основание сложной капсулы, имеющей шаровидные либо эллипсоидальные очертания, поддерживается воротничком, внешне неотличимым от воротничка *Ginkgo* L. Однако проводящая система ножки сложной капсулы у нового порядка состояла из восьми радиально расположенных коллатеральных пучков; каждый пучок соответствовал одной из восьми сросшихся капсул, каждая из которых содержала по одному семени. У гинкго в ножке имеется два проводящих пучка, образующих на уровне воротничка аномальное кольцо метаксилемы (Shaw, 1908). Капсулы и семена по отношению к воротничку обращённые, в результате чего воротничок прикрывает входы в микропилярные каналы семян. Семена мелкие, билатерально симметричные, слабо изогнутые, с сильно кутинизированным интегументом, сросшимся с нуцеллусом более чем на две трети. Верхушка микропиле семени прирастает к небольшому (не более 50 мкм) отверстию в апикальной части капсулы, обращённой к воротничку. Зрелая сложная капсула растрескивалась по линиям срастания образующих её капсул, семена при этом выбрасывались; раскрывшаяся сложная капсула отделялась от оси.

Наличие воротничка и общий облик сложных капсул нового растения придаёт им значительное внешнее сходство с семенными органами гинкго. Раскрывшиеся капсулы нового растения легко принять за стробилы беннеттитовых (*Weltrichia*, *Williamsonia* и др.). Из-за этого двоякого сходства новая группа долгое время оставалась нераспознанной.

Новый порядок вполне может быть причислен к «мезозойским семенным папоротникам» (в понимании Taylor et al., 2006; Taylor, Taylor, 2009 и др.). До этого, в юрском периоде, из растений, помещаемых в семенные папоротники, были известны только кейтониевые и умкомазиевые. По мнению С.В. Мейена (Me yen, 1984), кейтониевые, пельтаспермовые, гинкговые и чекановские объединены тесными родственными связями (умкомазиевых Мейен рассматривал как семейство, входящее в порядок Peltaspermales). Умкомазиевых часто рассматривают как самостоятельный порядок (Anderson, Anderson, 2003; Taylor et al., 2006). Мы присоединяемся к этой точке зрения. Все перечисленные порядки Мейен включал в класс Ginkgoopsida, установленный для растений с билатерально симметричными семенами, лишёнными второго интегумента (Me yen, 1984). Большинство зарубежных авторов в настоящее время причисляют Umkomasiales и Caytoniales к семенным папоротникам, а чекановских и гинкговых считают отдельно стоящими группами, причём гинкговых часто сближают с хвойными и кордаитовыми (Doyle, 2006; Hilton, Bateman, 2006; Taylor et al., 2006; Zhou, 2009 и др.). Мы придерживаемся точки зрения Мейена и помещаем новый порядок в класс Ginkgoopsida.

Радиальное расположение сросшихся капсул нового растения придаёт ему сходство с *Umkomasia uniramia* Axsmith, E.L. Taylor, T.N. Taylor et Cúneo из верхнего триаса Антарктиды (Axsmith et al., 2000) и указывает на тесные связи нового порядка с умкомазиевыми, для которых также характерны вскрывающиеся капсулы. К сожалению, о деталях внутреннего строения капсул *U. uniramia* ничего не известно по причине её плохой сохранности. Семена разбрасывали представители ещё одного порядка — Leptostrobales. К сожалению, о внутреннем строении двустворчатых капсул лептостробоных сведений недостаточно, а об их семенах достоверно вообще ничего не известно. Сильно кутинизированные мегаспоровые мембраны, выделенные из капсул лептостробоных (Красилов, 1972), возможно, являются смоляными тельцами.

Из всех отличительных черт нового порядка наибольший интерес представляет наличие воротничка в связи с тем, что воротничок считают уникальной особенностью некоторых представителей семейства Ginkgoaceae. Сходство между новым порядком и гинкговыми не ограничивается наличием воротничка. Внешний вид семенных органов и их группировка также сильно напоминают таковую у некоторых Ginkgoaceae. Наружная кутикула сложной капсулы покрыта устьицами, как и интегумент семян гинкго, а в толще коры капсулы развиты слизевые ходы, как и в наружной мясистой части интегумента гинкго. Природу такого сходства можно объяснить простым параллелизмом, но не исключено, что в данном случае мы всё же имеем дело с гомологией структур.

Поскольку воротничок у нового растения не может быть редуцированным семеносным диском (капсулой, спорофиллом), то он может быть или простым разрастанием ножки, или дериватом листовых придатков в основании стробила (наподобие пары небольших листочков, которые имеются у *Umkomasia uniramia*). Значит, воротничок может образоваться независимо от фертильной структуры, которую он поддерживает. Следовательно, мы не можем согласиться с гипотезой С.В. Наугольных (Naugolnykh, 2007) о появлении воротничка гинкговых в результате релаксации признаков «предкаркениевых» предков, имеющих листовидные семенные органы (*Hamshawvia* Anderson et Anderson, *Stiphorus* S. Meyen, *Biarmopteris* Zalessky и *Cheirocladus* Naugolnykh). Все перечисленные роды, на наш взгляд, не могут быть помещены непосредственно в порядок Ginkgoales. Утверждение о том, что воротничок гинкго не является купулой, подтверждается его морфогенезом (Douglas et al., 2007).

Если сходство гинкговых с новым порядком является гомологическим и отражает родство в пределах гинкгоопсидной линии, то возникает вопрос о том, куда же делась капсула у гинкговых? Если принять во внимание существенное сходство в строении мясистой капсулы нового порядка и внешней части интегумента гинкговых, то можно предположить, что именно она и является капсулой умкомазиёвого предка. В этом случае семенные органы гинкго являют собой не пример примитивного строения, а вершину эволюции гинкгоопсид.

Новое растение благодаря своим специализированным семенным органам, надёжно защищающим семена, пополняет обширную группу проангиоспермов (в понимании В.А. Красилова, 1989). Ранее из представителей гинкгоопсидной линии Мейена Красилов поместил в проангиоспермы лептостробовых и кейтониёвых. Если предположение о гинкговых верно, то они тоже должны быть включены в эту группу.

На кутикуле сложных капсул нового порядка встречены многочисленные крупные и мелкие повреждения, залечивавшиеся при жизни растения. Это свидетельствует о том, что оно подвергалось активным атакам вредителей.

Насекомые, находившие листья и семезачатки гинкгоопсид вполне пригодным пищевым ресурсом, должны были сыграть немаловажную роль в возникновении разнообразных капсул в этой эволюционной линии. Находятся свидетельства того, что уже в перми насекомые активно питались как вегетативными, так и репродуктивными частями пельтаспермовых (Krassilov, Rasnitsyn, 1999 и др.). В это же время среди пельтаспермовых начинают появляться формы с семенами, защищёнными капсулой (ангаронельтидиевые), а в триасе это явление приобретает уже массовый характер. Но если в триасе среди гинкгоопсид ещё оставались

растения с незащищёнными семенами, то в юрском периоде существование продолжили только продвинутые потомки триасовых гинкгоопсид, обладавшие капсулами.

Список литературы

- Красилов В.А. 1972. Мезозойская флора реки Бурен. М.: Наука.
- Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука.
- Anderson J.M., Anderson H.M. 2003. Heyday of the Gymnosperms: systematic and biodiversity of the Late Triassic Moltano Formation. *Strelitzia* 15. Pretoria: Natl. Botan. Inst.
- Axsmith B.J., Taylor E.L., Taylor T.N., Cúneo N.R. 2000. New perspectives on the Mesozoic seed fern order *Corytospermales* based on attached organs from the Triassic of Antarctica // *Amer. J. Bot.* Vol. 87. P. 757–768.
- Douglas A.W., Stevenson D.W., Little D.P. 2007. Ovule development in *Ginkgo biloba* L., with emphasis on the collar and nucellus // *Int. J. Plant Sci.* Vol. 168. No. 9. P. 1207–1236.
- Doyle J.A. 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms // *J. Torrey Bot. Soc.* Vol. 133. P. 169–209.
- Hilton J., Bateman R.M. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny // *J. Torrey Bot. Soc.* Vol. 133. P. 119–168.
- Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1999. Plant remains from the guts of fossil insects: evolutionary and paleoecological inferences // *Proc. First. Palaeoentomol. Conf., Moscow 1998.* Bratislava: AMBA projects Internat. P. 65–72.
- Meyen S.V. 1984. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // *Bot. Rev.* Vol. 50. P. 1–111.
- Naugolnykh S.V. 2007. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales // *Palaeontol. J.* Vol. 41. No. 8. P. 815–859.
- Shaw F.J.F. 1908. A contribution to the anatomy of *Ginkgo biloba* // *New Phytol. Ser.* 7. Vol. 4. No. 5. P. 85–92.
- Taylor E.L., Taylor T.N., Kerp H., Hermsen E.J. 2006. Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries // *Journ. Torrey Botan. Soc.* Vol. 133. No. 1. P. 62–82.
- Taylor T.N., Taylor E.L. 2009. Seed ferns from the Late Paleozoic and Mesozoic: any angiosperm ancestors lurking there? // *Amer. J. Bot.* Vol. 96. No. 1. P. 237–251.
- Zhou Z.-Y. 2009. An overview of fossil Ginkgoales // *Palaeoworld.* Vol. 18. P. 1–22.

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет
Ботанический сад

МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
СЕКЦИЯ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ РАЕН

**ХII МОСКОВСКОЕ СОВЕЩАНИЕ
ПО ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ,
посвящённое
250-летию со дня рождения
Георга-Франца Гофмана**

Материалы
(Москва, 2–7 февраля 2010 г.)

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2010