

УДК 561.42.47

НОВЫЙ ВИД РОДА METASEQUOIA MIKI (TAXODIACEAE, CONIFERALES) ИЗ ПАЛЕОЦЕНА ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

© 2000 г. Н. П. Маслова

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 20.03.98 г.

Принята к печати 20.03.98 г.

Морфологически изменчивые побеги из верхнепалеоценовых отложений р. Снатол, Западная Камчатка, с учетом признаков анатомического строения листьев отнесены к новому виду *Metasequoia snatolana* sp. nov. Совмещая признаки строения вегетативных органов нескольких родов таксодиевых и безусловно архаичного для рода *Metasequoia* эпидермального строения, новый вид, очевидно, принадлежал высокополиморфной группе вымерших видов.

ВВЕДЕНИЕ

Представители семейства *Taxodiaceae* Neger играли существенную роль в формировании растительного покрова Северного полушария в поздне меловое–раннекайнозойское время. Ныне реликтовое семейство, насчитывающее 9 современных родов и 15 видов (Свешникова, 1963; Красилов, 1971), в геологическом прошлом составляло заметно более многочисленную и разнообразную группу. Достаточно упомянуть вымершие роды *Athrotaxis* Fontaine, *Athrotaxis* Unger, *Elatides* Heer, *Parasequoia* Krassilov, *Parataxodium* Arnold et Lowther, *Sphenolepis* Schenk и др. По сочетанию отдельных признаков они напоминают те или иные ныне живущие роды таксодиевых. Современные роды в составе семейства появились, вероятно, в конце раннего–начале позднего мела (Красилов, 1976). К этому времени относятся первые достоверные находки *Sequoia* Endlicher, *Metasequoia* Miki, *Sequoiadendron* Buchholz., *Taxodium* Richard. По мере накопления данных по морфологии листьев и стробилов, строению древесины этой группы родов стали очевидными трудности в установлении родовой принадлежности тех или иных ископаемых находок. Признаки, считающиеся основными при диагностике одного рода, в разной степени способны проявляться и у близких родов таксодиевых. Очевидной стала необходимость привлечения при родовой диагностике хвойных наряду с морфологическими признаками строения вегетативных и репродуктивных органов, также и данных эпидермального анализа. Устойчивые комбинации эпидермальных признаков дают возможность точного родового, а часто и видового определения хвойных.

Современные роды семейства *Taxodiaceae* характеризуются достаточно консервативными эпидермальными признаками, поэтому четко дифференцируются по ним (Свешникова, 1963).

Ископаемые представители семейства демонстрируют более широкую изменчивость эпидермальных признаков внутри родов по сравнению с современными. Отчасти это обусловлено тем, что нынешние *Taxodiaceae* малочисленны в видовом отношении (роды *Sequoia* и *Metasequoia* монотипны). С другой стороны, более широкая варибельность эпидермальных и морфологических признаков у вымерших таксодиевых может являться результатом межвидовой и межродовой гибридизации. Предположение о возможности гибридизации между древними таксодиевыми, произраставшими совместно и не разделенными цитологическим барьером, выдвигалось В.А. Красиловым (1976; 1979).

Данные по истории рода *Metasequoia* многочисленны, однако до сих пор отсутствует четкое представление о его видовом спектре в геологическом прошлом, а также о его взаимоотношениях с другими близкими родами *Taxodiaceae*. Первоначально род *Metasequoia* выделялся на ископаемом материале как промежуточный между близкими *Taxodium* и *Sequoia*. С открытием ныне живущей метасеквойи и по мере изучения ее морфологии и анатомии многие прежние определения ископаемых таксодиевых пересматривались, уточнялись объемы родов. Относительно самостоятельности таких близких родов, как *Metasequoia*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Parataxodium*, существуют различные мнения. Так, по морфологическим признакам *Metasequoia*, *Sequoia* и *Sequoiadendron* были объединены в один род *Sequoia* (Schwarz, Weide, 1962). Красилов (1971) высказал предположение, что современные *Metasequoia*, *Sequoia*, *Taxodium* и *Glyptostrobus* Endlicher являются результатом дифференциации мелового *Parataxodium* и его гибридизации с другими близкими таксодиевыми, а широко распространенный верхнемеловой *Cephalotaxis* Fontaine на основании

сходной морфологии и строения эпидермы, вероятно, справедливо рассматривать в рамках рода *Parataxodium*. И.Н. Свешникова (19756) считает несостоятельным выделение рода *Parataxodium*, так как его морфологические признаки укладываются в пределы изменчивости описанного ранее рода *Metasequoia*, а эпидермальное строение *Parataxodium* изучено не было.

Ревизия семейства *Taxodiaceae* не является задачей настоящей статьи. Мы лишь акцентируем внимание на трудностях родовой диагностики и межвидовой дифференцировки таксоидиевых, так как снатолевские находки демонстрируют своеобразный спектр морфологических признаков, в той или иной степени характерных для родов *Metasequoia*, *Sequoia* и *Taxodium*, и без учета микроструктурных особенностей вполне могли бы быть описаны в объеме разных родов *Taxodiaceae*. По совокупности признаков мы считаем целесообразным рассматривать эти находки в рамках рода *Metasequoia*. Учитывая особенности морфологии и строения эпидермы, снатолевские отпечатки отнесены к новому виду *M. snatolana* sp. nov.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Ископаемый материал, описанный в настоящей статье, был собран в 1977 г. Л.И. Фотьяновой. Местонахождение растений в точке 2/77 по р. Снатоле, Западная Камчатка, представляет собой изолированный выход отложений напанской свиты в 1.8 км к северо-востоку от ручья Татьяна. Флороносный слой представлен серыми крупнозернистыми песчаниками с обильным растительным детритом со стволами деревьев и конкрециями, яркими светло-коричневыми с поверхности выветривания и серыми на свежем сколе крепкими кремнистыми мелкозернистыми песчаниками с остатками растений хорошей сохранности.

В этой точке, как и во всем опорном разрезе напанской свиты, вскрытом по р. Снатоле к северу от устья руч. Татьяна, наибольшим числом отпечатков представлены *Trochodendroides speciosa* (Ward) Berry, "*Acer*" *arcticum* Heer, *Aesculus magnifica* (Newb.) Pjinskaja, *Platanus* sp. Самобытность флоре придает присутствие в ней теплолюбивых элементов, таких как *Magnolia basicordata* Fotyanova et Lavrenko, *Nyssa budantsevii* Fotyanova, *Parrotiopsis shimanskiana* N. Maslova, *Sassafras* sp., *Rhus* sp. Появление теплолюбивых элементов свидетельствует о начале потепления климата. В то же время в напанской свите р. Снатоле отсутствует известная на северо-западе Камчатки "партропическая" флора, датируемая терминальным палеоценом-ранним эоценом (Серова и др., 1989). Таким образом, наши находки, вероятно, относятся к позднему палеоцену, возможно, захватывая самое начало потепления на рубеже палеоцена и эоцена.

Эпидермальное строение листьев изучалось с помощью метода, предложенного В.А. Красиловым и Н.М. Макулбековым (1996). Этот метод является перспективным при изучении микроструктур растительных объектов в тех случаях, когда оно затруднено или невозможно с помощью традиционных препаратов кутикулы.

Автор выражает благодарность Л.И. Фотьяновой за любезное предоставление материала для этой статьи и В.А. Красилову за помощь в интерпретации результатов микроструктурных исследований.

Коллекция № 4256 хранится в Палеонтологическом институте РАН, Москва.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО TAXODIACEAE NEGER

Род *Metasequoia* Miki, 1941

Metasequoia snatolana N. Maslova, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1-4

Название вида по р. Снатоле.

Голотип - № 4256/1; Западная Камчатка, р. Снатоле; верхний палеоцен, напанская свита.

Diagnosis. Leaves decussate, seldom spiral, 25-30 mm long, 3-3.5 mm broad, linear-lanceolate, with parallel margins, acute, base rounded-truncate, petiole short, twisted, leaving oblique scars on the shoot axis. Stomata monocyclic, irregularly spaced in indistinct files, occasionally contiguous, sharing subsidiary or, seldom, guard cells.

О п и с а н и е (рис. 1, а, б, г; рис. 2, а-г). Материал представлен многочисленными фрагментами густолиственных побегов последнего порядка. Побеги неполной длиной 8-12 см, прямые или слегка изогнутые, с ясно выраженными косыми линиями избегания черешков листьев. На плоскости отпечатка листорасположение выглядит супротивным, при этом наложение листьев друг на друга, расположение их под разным углом к побегу, сильно выраженная скрученность черешков указывают на декуссатное расположение в центральной части побегов. Изредка на конце побега листья располагаются спирально.

На побегах как правило 25-28, редко до 35 листьев. Они располагаются на оси густо, в разной степени соприкасаясь краями. Наиболее крупные листья находятся в срединной части побега, к верхушке и основанию длина листьев постепенно уменьшается. На многочисленных фрагментах побегов удалось наблюдать различную длину листьев одной пары. Листья на вершине побега располагаются V-образно (рис. 1, а).

Короткий (около 0.5 см) черешок хорошо различим лишь у одиночных листьев на побеге с частично опавшей хвоей. Большой частью черешок

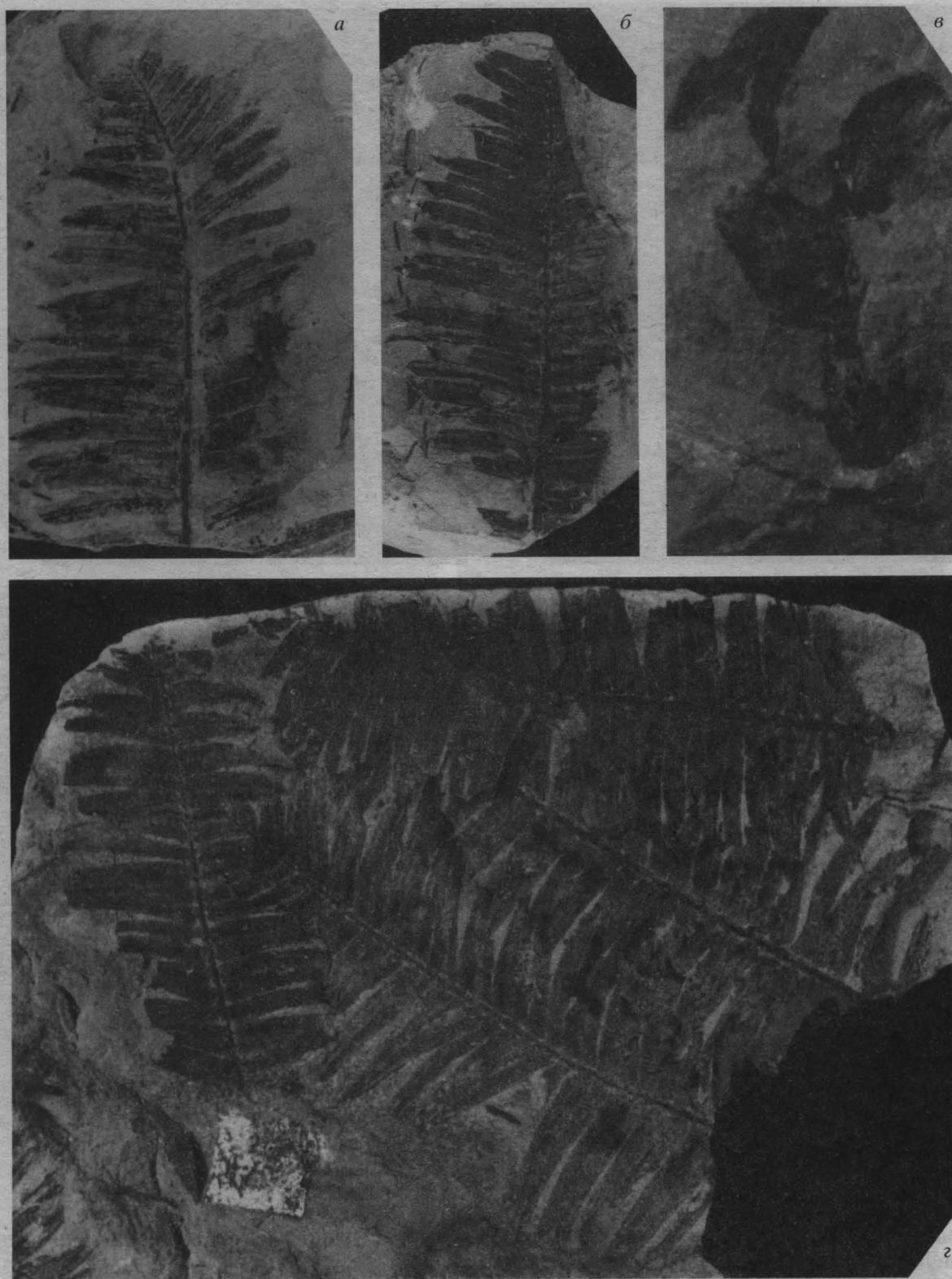


Рис. 1. Морфология побегов *Metasequoia snatolana* sp. nov. и микростробиллов, найденных в том же захоронении: *a, б, г* – побеги (×1); *a* – голотип, экз. ПИН № 4256/1; *б* – экз. ПИН № 4256/6; *г* – экз. ПИН № 4256/8; *д* – микростробиллы, экз. ПИН № 4256/3 (×10).

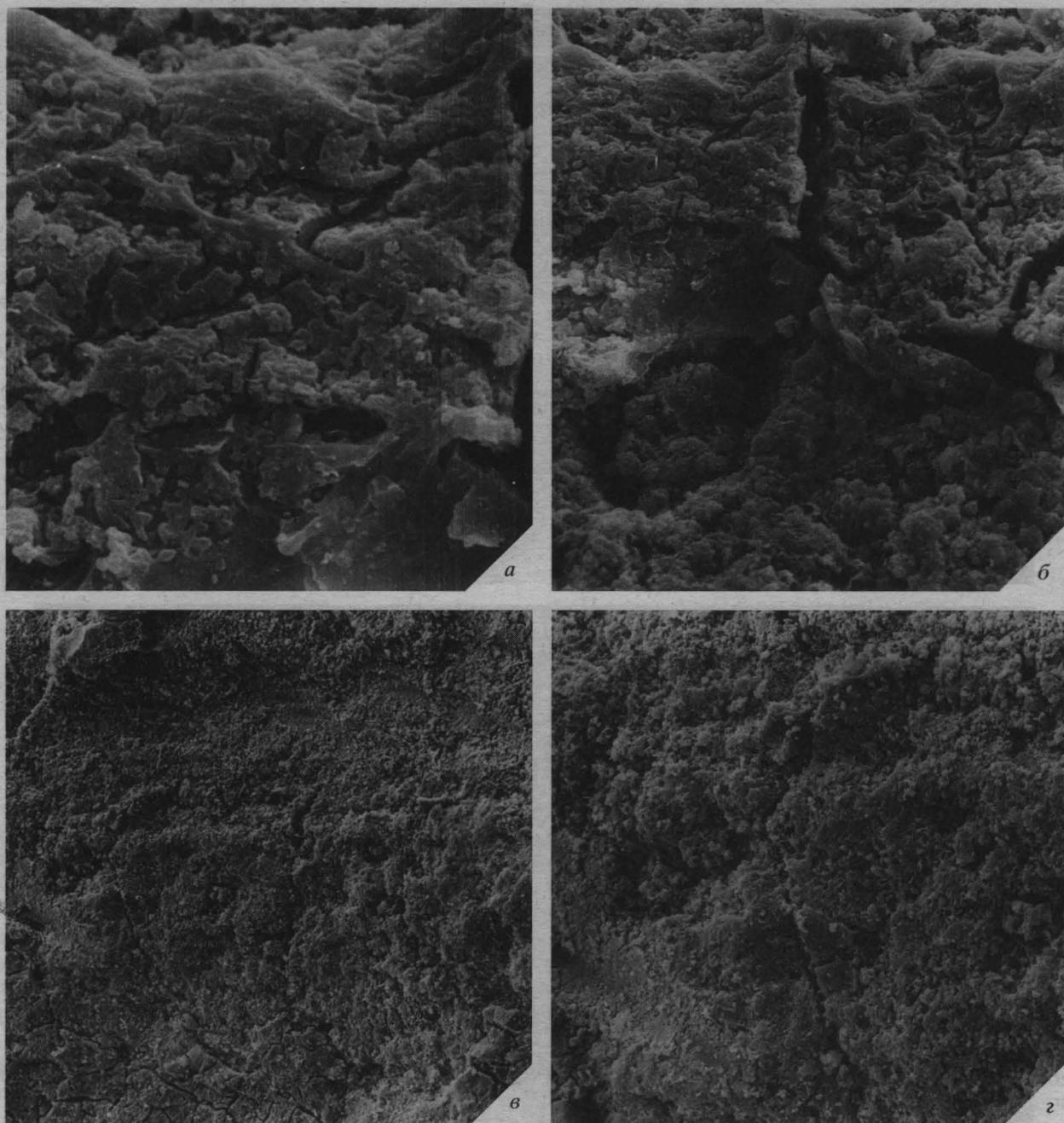
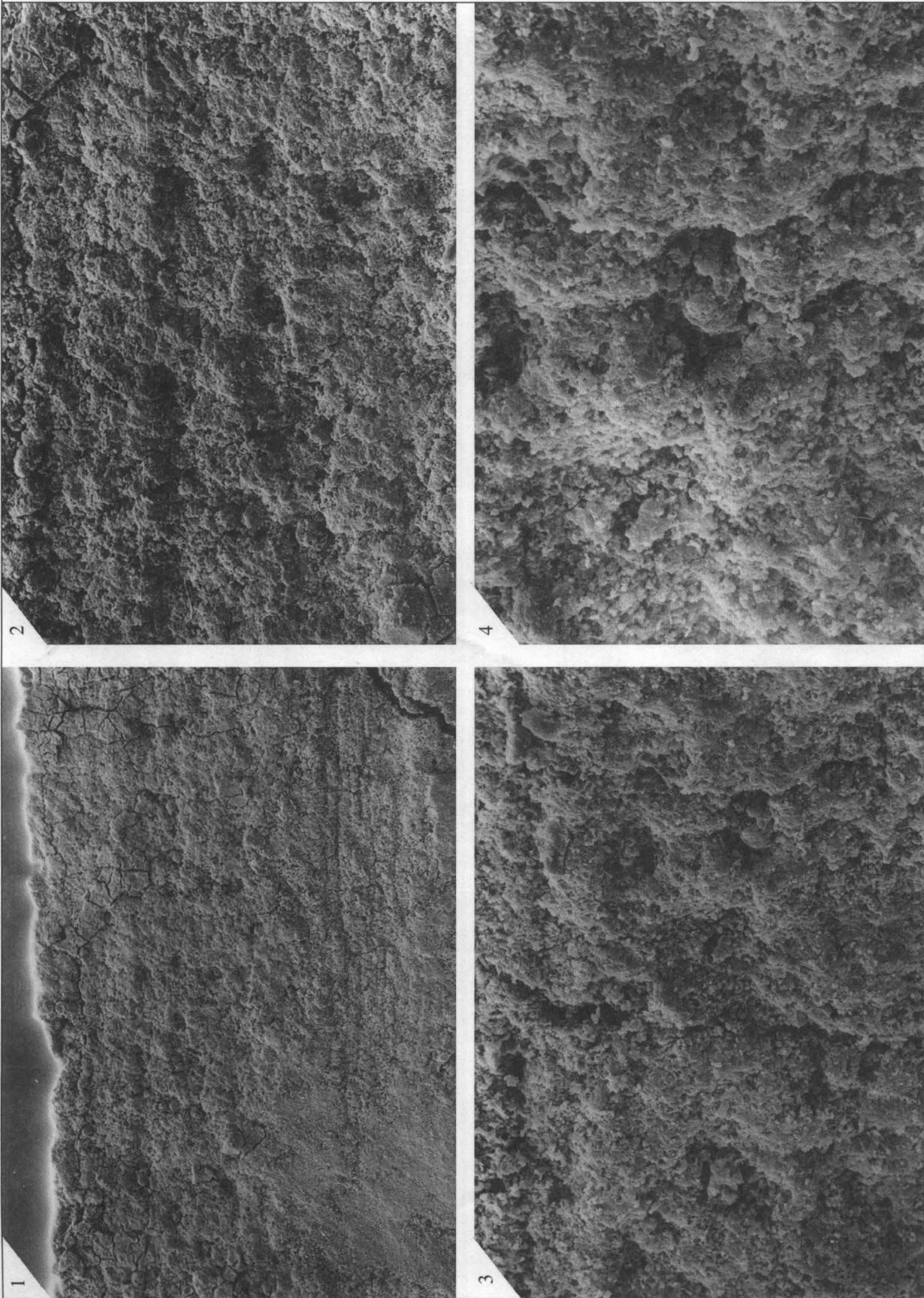


Рис. 2. Микроструктура листа *Metasequoia snatolana* sp. nov., экз. ПИН № 4256/9: *а, б* – поверхность листа с участками сохранившейся кутикулы и субкрупстации эпидермиса с устьищем, СЭМ: *а* – $\times 1400$, *б* – $\times 1100$, *в* – топография эпидермиса, СЭМ ($\times 140$); *г* – сближенные устьица, СЭМ ($\times 330$).

перекрывается основаниями соседних листовых пластинок, что создает впечатление сидячих листьев. В средней части побега листья отходят под углом около $80-90^\circ$, в верхней части более мелкие листья располагаются под углом $50-60^\circ$. Листовая пластинка линейно-ланцетная, на большем своем протяжении параллельнокраяная, переходящая в суженную, заостренную, иногда шиповидную верхушку. Основание листа внезапно ок-

ругло-усеченное. Длина листовая пластинки в центре побега $25-30$ мм, ширина – $3-3.5$ мм на верхушке побега – $7-10$ мм и $1.5-2$ мм соответственно. Центральная жилка отчетливая, на всем протяжении практически одинаковой толщины. На листьях с сохранившейся кутикулой в световом микроскопе хорошо заметна частая поперечная исчерченность пластинки листа.



Фрагменты нижней поверхности листа, изученные в сканирующем электронном микроскопе, включают участки сильно растрескавшейся кутикулы и субкустации. Кутикула толстая, на отдельных ее участках возможно проследить очертания проступающих эпидермальных клеток четырехугольной формы и погруженные устьица (рис. 2, а, б). Устьичные аппараты располагаются в двух полосах шириной около 360 мкм по обе стороны от центральной жилки, краевые зоны листа не имеют устьиц. Устьица образуют нечеткие ряды, число которых не менее пяти, распределение устьиц в рядах неравномерное (табл. XIII, 1). Устьичные аппараты моноциклические. Замыкающие клетки не сохранились, устьичная ямка чаще овальной формы, иногда округлая, длиной около 30 мкм, шириной 20–22 мкм, заполнена породой. Кольцо устьичной ямки отчетливо выражено. Побочных клеток 5–6, их размеры 20 × 30 мкм (табл. XIII, 4). Устьица соседних рядов могут быть сближены и могут иметь общие побочные клетки, редко встречаются устьица с соприкасающимися или общими замыкающими клетками (рис. 2, г). Устьица преимущественно продольные, реже косые или поперечные.

Совместно с многочисленными вегетативными побегами найдена часть побега с мужскими шишками (рис. 1, в). На небольшом участке оси сохранились два микростробила, сидящие в пазухах кроющих листьев. Микростробилы овальной формы, длиной 3 мм, шириной 1.5 мм. К сожалению, сохранность материала не позволила провести микроструктурные исследования.

Сравнение. *Metasequoia snatolana* sp. nov. имеет ряд черт, сближающих ее с некоторыми меловыми представителями рода. Наибольшее сходство наблюдается с *M. paradoxa* Sveshn. из верхнемеловых отложений Вилноиской синеклизы (Свешникова, 1967). Однако наш вид отличается более крупными листьями, отходящими под большим углом – 80–90° в центральной части побега (35–40° у *M. paradoxa*), преимущественно декусатным расположением листьев и косыми линиями низбегающих черешков на ось (у *M. paradoxa* листорасположение в основном спиральное и линии низбегающих параллельные). Эпидермальное строение *M. snatolana* sp. nov. характеризуется наличием наряду с продольно ориентированными поперечных и косых устьиц, расположенных неравномерно в нечетких рядах, в то время как у *M. paradoxa* устьица образуют правильные четкие ряды, а поперечное и косое расположение устьиц встречается в единичных случаях.

M. neosibirica (Sveshn. et Budants.) Sveshn., описанная из турона о-ва Новая Сибирь (Свешникова, 1975а), имеет устьичные аппараты, ориентированные продольно, косо и иногда поперечно. Наличие сближенных устьиц с общими побочными клетками также сближает этот вид с *M. snato-*

lana sp. nov., однако имеются отличия в строении побегов и листьев.

Наблюдается также сходство нашего вида с некоторыми третичными метасеквойями. *M. nathorstii* Sveshn. из палеоцен-эоценовых отложений о-ва Элсмир (Свешникова, 1975а) демонстрирует сходные вариации в листорасположении, у палеогенового *M. kryshstofovichii* Sveshn. (бассейн р. Зеи; Свешникова, 1975а) отмечается наличие сближенных устьичных аппаратов в ряду или в соседних рядах. У этого вида, кроме преимущественно продольно ориентированных, имеются и косые устьица.

З а м е ч а н и я. В связи с появляющимися новыми палеоботаническими данными становится очевидной необходимость существенного дополнения родовых диагнозов некоторых таксонидеальных. Существующие морфологические критерии не дают возможности четкой диагностики таких родов, как *Metasequoia*, *Sequoia*, *Taxodium* и др. Так, считается, что метасеквойя характеризуется супротивным расположением листьев и чешуй. По этому признаку в основном происходит отнесение ископаемых находок к родам *Metasequoia* или *Sequoia*. Однако известны находки в одном захоронении шишек со спиральным (что характерно для *Sequoia*) и супротивным (*Metasequoia*) расположением чешуй (Горбунов, 1957). Несмотря на то, что эти шишки не были представлены в органической связи, Горбунов допускал возможность принадлежности их одному растению. Подобная картина наблюдается и при первоописании *Metasequoia* из плиоцена Японии (Miki, 1941). Здесь из одного местонахождения получены шишки со спиральными и супротивными чешуями, которые Мики отнес соответственно к *Sequoia* и *Metasequoia*. По остальным признакам (форма, размер, характер поверхности и края чешуй) шишки не отличались друг от друга. П.И. Дорофеев (1963) указывал на недостоверность родового разграничения *Sequoia* и *Metasequoia* на основании только расположения листьев и чешуй. Верхнемеловая *M. paradoxa* (Свешникова, 1967) имеет побеги с супротивным и спиральным листорасположением. Нарушение супротивности в листовом расположении отмечено и у *M. disticha* (Heer) Miki из Реттиховского буроугольного месторождения (Кундышев, 1983). Нестрого декусатное расположение микростробиллов описано у современной метасеквойи (Sterling, 1949).

Однако отнесение некоторых меловых хвойных с исключительно спиральным листорасположением к роду *Metasequoia* представляется неоправданным. Более правдоподобным кажется их определение в рамках рода *Parataxodium*, который рядом исследователей рассматривается как предковый для *Metasequoia* (Красилов, 1971; Basinger, 1984).

Единственный современный вид *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng характеризуется незначительной вариабельностью морфологических признаков, в то время как ископаемые находки

проявляют широкий полиморфизм в строении вегетативных и репродуктивных побегов. Становится очевидным существование в поздне меловое-раннекайнозойское время нескольких видов метасеквойи, морфологически не всегда четко обособленных друг от друга, проявляющих фенотипическое сходство с близкими представителями таксодиевых. При этом наблюдается следующая закономерность: чем древнее вид, тем дальше отстоит он от современной *M. glyptostroboides* по морфологическим и эпидермальным признакам.

В случаях, когда морфологические критерии не позволяют уверенно разграничить отдельные роды и виды, микроструктурные исследования значительно расширяют возможности палеоботанических исследований. Эпидермальное строение листьев современной метасеквойи хорошо изучено (Свешникова, 1963). *M. glyptostroboides* четко обособляется от других близких родов таксодиевых по признакам организации эпидермы. Эти признаки достаточно стабильны и мало варьируют внутри вида. Многочисленные данные, касающиеся микроструктур листа у ископаемых видов *Metasequoia*, демонстрируют различные комбинации эпидермальных признаков. Наряду с типичными для этого рода встречаются и признаки, в той или иной мере характерные для других таксодиевых. Эволюционные изменения в строении эпидермы *Metasequoia* прослежены Свешниковой (1975б). Изменчивость эпидермальных признаков во времени на примере *Metasequoia* предложено использовать наряду с другими палеоботаническими методами в качестве стратиграфического критерия (Кундышев, 1983).

Материал. Более 50 отпечатков побегов различной степени сохранности из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов М.Г. Остатки рода *Metasequoia* в третичных отложениях Западной Сибири // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 313-326.

Дорофеев П.И. Третичные флоры Западной Сибири. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 346 с.

Красилов В.А. Эволюция и систематика хвойных (критический обзор) // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С. 7-20.

Красилов В.А. Цагайская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 182 с.

Красилов В.А., Макулбеков Н.М. Субкрустации растений // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 125-128.

Кундышев А.С. Изменчивость эпидермальных признаков *M. disticha* как стратиграфический критерий // Палеоботаника и фитостратиграфия востока СССР. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 51-55.

Свешникова И.Н. Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев. Л.: Наука, 1963. С. 205-229. (Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. 4).

Свешникова И.Н. Поздне меловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Виллюйской синеклизы. Л.: Наука, 1967. С. 177-203. (Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. 6).

Свешникова И.Н. Материалы к изучению раннетретичной флоры острова Элмир (Канадский арктический архипелаг) // Ботан. журн. 1975а. Т. 60. № 3. С. 367-373.

Свешникова И.Н. К палеоботанической истории рода *Metasequoia Miki* // Ботан. журн. 1975б. Т. 60. № 4. С. 465-475.

Серова М.Я., Фотьянова Л.И., Фрадкина А.Ф. Морские и континентальные даний-палеоценовые отложения северо-западной Камчатки // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. С. 186-199.

Basinger J.F. Seed cones of *Metasequoia milleri* from the Middle Eocene of Southern British Columbia // *Canad. J. Bot.* 1984. V. 62. № 2. P. 281-289.

Miki S. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period. 1. The clay or lignite bed flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in Central Hondo // *Jap. J. Bot.* 1941. V. 11. P. 237-303.

Schwarz O., Weide H. Systematische Revision der Gattung *Sequoia* Endl. // Feddes repert spec. nov. regni veget. 1962. B. 6. № 3. S. 159-192.

Sterling C. Some features in the morphology of *Metasequoia* // *Amer. J. Bot.* 1949. V. 36. № 6. P. 461-471.

Объяснение к таблице XIII

Микроструктура субкрустации эпидермиса *Metasequoia snatolana* sp. nov., экз. ПИН № 4256/9.

Фиг. 1-3. Топография эпидермиса, СЭМ: 1 - $\times 90$; 2 - $\times 230$; 3 - $\times 370$.

Фиг. 4. Сближенные устьица с общими побочными клетками, СЭМ ($\times 670$).

New Species of *Metasequoia Miki* (Taxodiaceae, Coniferales) from the Late Paleocene of Western Kamchatka

N. P. Maslova

Morphologically variable shoots from the Late Paleocene deposits of the Snatol River, Western Kamchatka are assigned to a new species *Metasequoia snatolana* N. Maslova sp. nov. The generic assignment is based on epidermal characters, while the shoot morphology combines characters of different taxodiacean genera. The Kamchatkan species probably represents a polymorphic group ancestral to Recent *Metasequoia*.