ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1980 № 3

УДК 561 : 582.632(571.63)

Т. М. АЛЕКСЕЕНКО и В. А. КРАСИЛОВ

СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМИСА И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ДУБОВ С ЛОПАСТНЫМИ ЛИСТЬЯМИ ИЗ МИОЦЕНА ПРИМОРЬЯ

Сообщаются первые результаты эпидермального исследования миоценовых дубов с лопастными листьями из Приморья, обсуждается их значение для проблемы флористических связей между Азией и Америкой. Выделены два эпидермальных типа — с неспециализированными и специализированными околоустьичными клетками.

Кутикулярно-эпидермальные исследования получили широкое распространение в палеоботанике палеозоя и мезозоя, но до сих пор мало применялись при изучении кайнозойских флор СССР, что не могло не сказаться на точности определений кайнозойских растений и основанных на этих определениях стратиграфических и палеогеографических построений. В кайнозойских флорах, как известно, основную роль играют листья двудольных. Их систематика до последнего времени опиралась на такие признаки, как очертание листовых пластинок, форма края, жилкование первого и второго порядков, т. е. на «грубую» морфологию. Дальнейшая разработка и классификация листовых морфотипов должна, очевидно, идти по двум направлениям: 1) исследование жилкования высоких порядков, и в частности жилкования краевых зубчиков (Wolfe et al., 1975) и 2) изучение эпидермиса. Разумеется, не всегда удается получить материал, пригодный для подобных исследований. В Приморье известны богатые флоры эоцена, олигоцена и миоцена. Из них лишь среднемиоценовая флора Реттиховского буроугольного месторождения имеет сохранность, благоприятную для детальных морфологических и эпидермальных исследований (Климова, 1975; Красилов и Алексеенко, 1977).

В настоящей статье сообщаются первые результаты эпидермального исследования миоценовых покрытосеменных Приморья и обсуждается их значение для проблемы флористических связей между Восточной Азией и Северной Америкой.

Заметным элементом среднемиоценовой флоры Реттиховки являются лопастные листья, относимые на основании «грубой» морфологии к роду Guercus L. (рис. 1). Интерес к этому листовому морфотипу объясняется тем, что: а) выяснение систематических связей и эволюции дубов важно для понимания истории флоры как Восточной Азии, так и других стран; б) дубы с морфологически сходными листьями сейчас встречаются в Северной Америке, и, таким образом их ископаемые находки в Азии могут пролить свет на флористические связи между этими континентами; в) лопастные листья дубов приурочены главным образом к среднемиоценовым отложениям и имеют стратиграфическое значение.

Лопастные листья дубов из Реттиховки параллельно изучали несколько палеоботаников. Р. С. Климова определила их как Quercus pseudolyrata Lesq., А. Г. Аблаев и П. Г. Горовой (Ablaev and Gorovoi, 1974) описали листья того же растения как новый вид Q. sichotensis. Почти одновременно японские палеоботаники Т. Танаи и А. Йокояма (Tanai and Yokoyama, 1975) изучили морфологически очень близкие экземпляры из миоцена за-

падного Хонсю и также описали их как новый вид Q. kobatakei Tanai et Yokoyama. Получив возможность сопоставить свои материалы с Q. sichotensis Ablaev et Gorovoi, они обнаружили лишь такие незначительные отличия, как более крупные зубчики на верхних лопастях. В нашей работе (Красилов и Алексеенко, 1977) было принято название Q. kobatakei Tanai et Yokoyama и выделена экозона Castanea miomollissima Hu et Chaney — Betula palibinii Akhmetjev — Quercus kobatakei Tanai et Yokoyama. В настоящее время мы считаем более правильным оставить вопрос о видовом названии открытым вплоть до получения информации о тонкой морфоло-

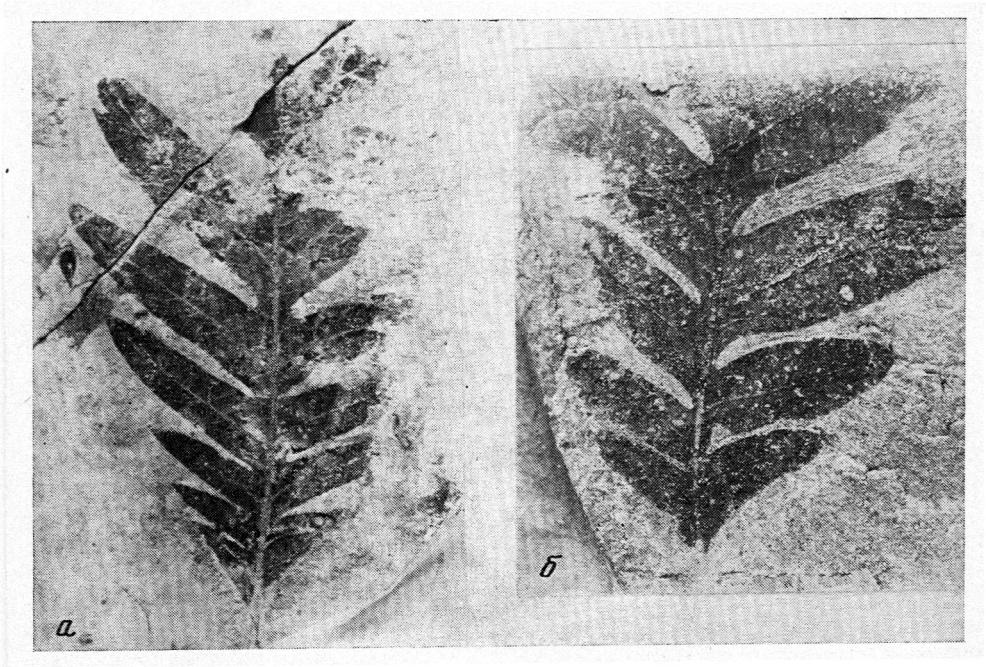

Рис. 1. Quercus sp.; экз. № 621-229, 621-12, лопастные листья дуба (× 1); Реттиховка; миоцен

гии и эпидермальном строении сходных по общему типу листьев из японских и американских местонахождений.

Аблаев, Васильев и Горовой (Ablaev, Vassiliev and Gorovoi, 1974), так же как Танаи и Йокояма, относят лопастные листья из приморских и японских местонахождений к группе белых дубов, распространение которой сейчас ограничивается Северной Америкой. Они приходят к выводу о более широком распространении белых дубов в прошлом и рассматривают их как свидетельства миграций растений между Азией и Северной Америкой в миоцене. Аблаев и его соавторы отмечают сходство описанных ими листьев с лопастными листьями дубов из европейских местонахождений и относят его за счет конвергенции. Они не объясняют, почему морфологическое сходство с листьями североамериканских дубов не может быть проявлением конвергенции.

Известно, что листовые признаки многих видов дубов чрезвычайно изменчивы и легко конвергируют. Поэтому определения и широкие палеогеографические построения, основанные на одних лишь «грубых» морфологических признаках, нельзя рассматривать как вполне надежные. Систематика современных дубов построена главным образом на признаках репродуктивных органов, а не листьев. Возможности тонкого морфологического и эпидермального анализа листьев для классификации дубов пока

не выяснены. Наши исследования дают основание надеяться, что эпидермальный анализ листьев в будущем завоюет права гражданства в этой области систематики.

МЕТОДИКА

Морфология 18 экз. лопастных листьев изучена под бинокуляром МБС-1. Сохранились лишь небольшие обрывки сильно минерализованной фитолеймы, которые были подвергнуты обработке концентрированной плавиковой кислотой (одни сутки), смесью Шульце и затем слабой щелочью. Препараты кутикулы изучали в проходящем свете на микроскопе «Amplival», однако очертания эпидермальных клеток очень плохо видны даже в фазовоконтрастном освещении. Для сканирующей электронной микроскопии кусочки кутикулы приклеивали внутренней стороной вверх к лаковой пленке и опыляли золотом по обычной методике. Оказалось, что лишь на электронных микрографиях достаточно отчетливо видно строение устьичных аппаратов. Препараты кутикулы современных видов дуба, изученных для сравнения, были получены обработкой листьев в нагретой концентрированной азотной кислоте в течение нескольких минут и затем в слабой щелочи. Они исследовались в световом и сканирующем электронном микроскопах.

МОРФОЛОГИЯ ЛИСТЬЕВ И СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМИСА

Листья короткочерешковые, черешок длиной около 1 *см*. Листовая пластинка овальная или продолговато-овальная, длиной 7,5—12,5 *см*, шириной 4,5—6,5 см. Основание клиновидное, равнобокое, реже неравнобокое. Листья перисто рассечены глубокими вырезами, доходящими почти до главной жилки, на три — шесть лопастей. Лопасти в средней части листа ланцетовидные, нижние — удлиненно-треугольные, значительно короче верхних. Базископический край низбегающий, акроскопический слабо перетянут у основания. Крупные лопасти верхней трети листа имеют один-два широкорасставленных, направленных вперед дистальных зубчика на базископическом крае. Верхняя лопасть относительно короткая, широкообратнояйцевидная с тремя неравновеликими зубцами широкотреугольной формы длиной 0,3—0,5—0,7 *см*, шириной 0,4—0,5—0,8 *см*. Длина лопастей по одну сторону листа от основания к верхушке: 0,8—1,4—1,7—2,9—3,6—4,0 *см*. Синусы щелевидные, узкотреугольные, заостренные или асимметрично закругленные.

Главная жилка толстая, постепенно утончающаяся кверху, выступающая на абаксиальной стороне листа, слегка изогнутая; вторичные жилки средней толщины, очередные, реже супротивные, параллельны друг другу, входят в лопасть посередине или ближе к базископическому краю, прямые, заканчиваются в верхушке лопасти, слегка изгибаясь вверх. Угол отхождения вторичных жилок 30—50°, расстояние между ними по одну сторону листа от основания к верхушке: 0,3—0,4—0,6—1,0—1,3 *см*. Между каждой парой вторичных жилок заметны одна-две промежуточные жилки, оканчивающиеся в синусах или вблизи основания базископического края, жилки отходят от вторичных под углом 35—45°. Жилкование лопасти перистое, катадромное, боковых жилок пять — восемь. Они отчетливые, чередующиеся, возле края камптодромно изогнутые и теряющиеся в сети четвертичных жилок. Боковые жилки акроскопического ряда почти параллельны главной жилке, базископического — ориентированы перпендикулярно ей. Четвертичное жилкование ортогонально-сетчатое по классификации Л. Хикки (Hickey, 1973). Зубчики и верхушки лопастей, по-видимому, уртикоидного типа — без желёзки, краевые петли сходятся к срединной жилке (по классификации Дж. Вулфа и соавторов: Wolfe et al., 1975).

Листья гипостомные. Верхняя кутикула тонкая. Костальные зоны, отвечающие четвертичным жилкам, выражены слабо. Костальные клетки

вытянутые, прямоугольные или неправильной формы, длина 43,4—31,0 *мкм*, ширина 9,3—15,5 *мкм*, расположены рядами в три-четыре клетки шириной. Клетки интеркостальных зон полигональные, длина 12,4—31,0 *мкм*, ширина 9,3—24,8 *мкм*, антиклинальные стенки слегка извилистые, отчетливые. Волоски пучковатые, обычно с четырьмя длинными ветвями, редкие. Околотрихомные клетки специализированы: мельче покровных, почти округлые, слегка утолщены.

Нижняя кутикула тоньше верхней. Зоны нечетко ограничены. Клетки костальных зон вытянутые, прямоугольные, полигональные, длина 24,8—

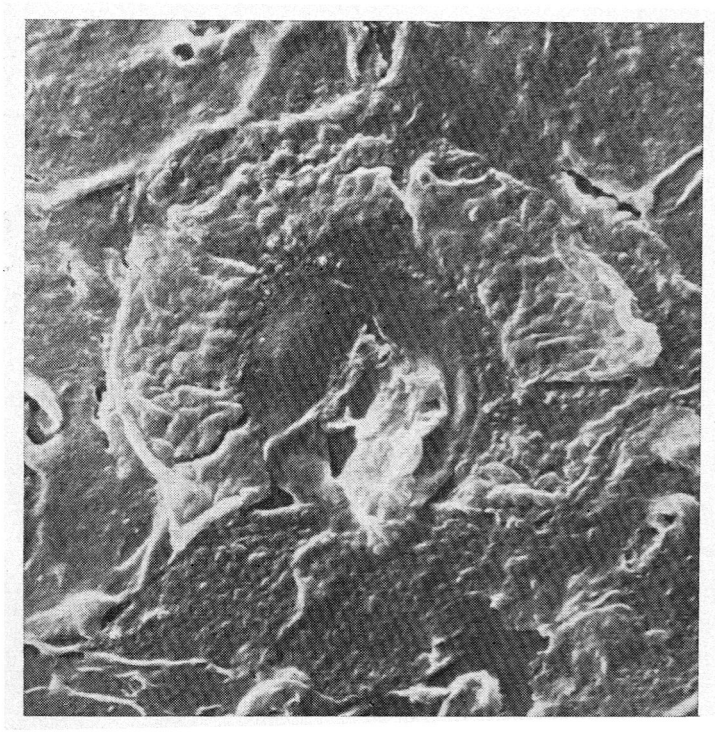

Рис. 2. Quercus sp.; экз. № 621-230, внутренняя поверхность кутикулы (СЭМ, ×3000); побочные клетки устьичного аппарата образуют околоустьичный валик с радиальной штриховкой; Реттиховка; миоцен

43,4 *мкм*, ширина 9,3—12,4 *мкм*; антиклинальные стенки мелкоизвилистые. Интеркостальные клетки полигональные, длина 12,4—31,0 *мкм*, ширина 9,3—24,8 *мкм*; антиклинальные стенки четкие, мелкоизвилистые, периклинальные — с неопределенной формы утолщениями. Волоски такие же, как на верхней кутикуле.

Устьица (рис. 2, 3) частые, расположены беспорядочно, моноциклические, коммуноцитные или разделены одной покровной клеткой. Побочные клетки мелкие, расположены радиально, сильно утолщены. Утолщения их периклинальных стенок сливаются, образуя сплошной околоустьичный валик шириной 6,2 *мкм*. Околоустьичный валик исчерчен частой радиальной штриховкой. Устьичная щель эллиптическая, длиной около 25 *мкм*, длина апертуры 8,5 *мкм*.

СОПОСТАВЛЕНИЕ С ИСКОПАЕМЫМИ И СОВРЕМЕННЫМИ ВИДАМИ ПО ЭПИДЕРМАЛЬНЫМ ПРИЗНАКАМ

Среди ископаемых видов известно строение кутикулы европейского Quercus lusatica Jähnichen. У этого вида побочные клетки устьичных аппаратов также образуют хорошо выраженный утолщенный валик с радиаль-

ной штриховкой. Устьица более крупные, чем у приморского вида, длина устьичной щели 46—60 *мкм* (Jähnichen, 1966). Морфологически листья Q. lusatica имеют мало общего с дальневосточным видом: листовая пластинка у них цельная, с ровным краем и эукамптодромным жилкованием.

Для сравнения было изучено в световом и электронном микроскопах строение эпидермиса следующих современных видов из различных подродов и секций рода Quercus L.:

Подрод Protobalanus Trel. Секция Ilex Oerst. Q. ilex L.

Подрод Erythrobalanus Spach. Секция Agrifoliae. Q. wislizeni A. DC (рис. 4, *а*).

Подрод Lepidobalanus Endl. Секция Cerris (Spach) Oerst. Q. cerris L. Секция Cerridopsis Maleev. Подсекция Macrantherae Stefanoff. Q. mac-

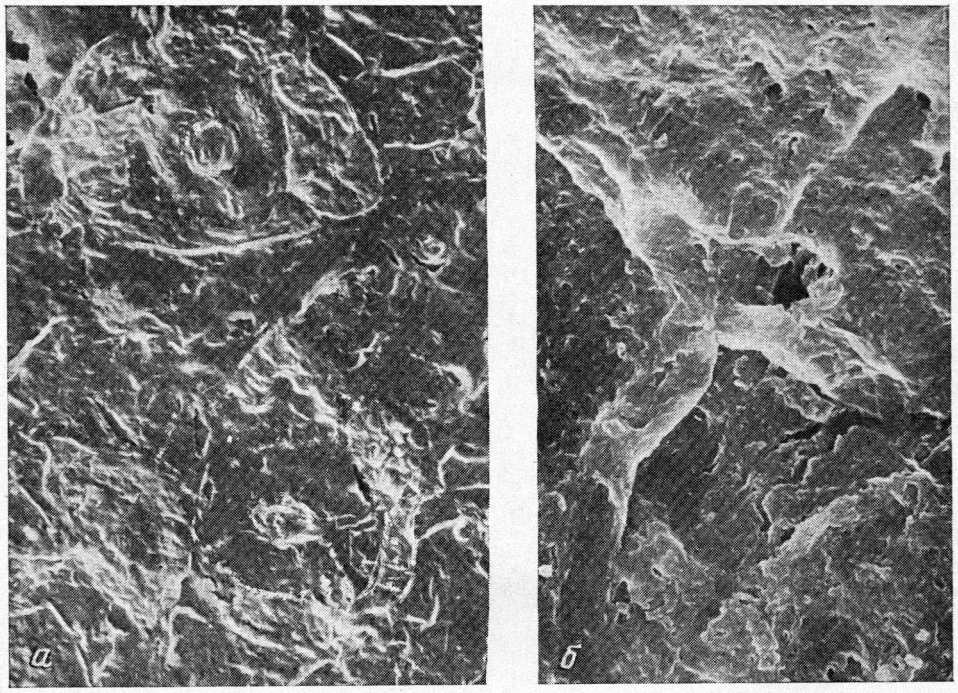

Рис. 3. Quercus sp.; экз. № 621-230: *а* — внутренняя поверхность кутикулы с двумя устьицами (СЭМ, × 1800), *б* — наружная поверхность кутикулы, волосок с четырьмя ветвями (СЭМ, × 6000); Реттиховка; миоцен

ranthera Fisch. et Mey. Подсекция Confertae Stefanoff. Q. frainetto Ten. Q. pyrenaica Willd. Секция Eulepidobalanus Oerst. Подсекция Robur Rchb. Ряд Eurobur Maleev. O. robur L. Ряд Haas Maleev. Q. erucifolia Stev. Ряд Eusessiles Maleev. Q. petraea Liebl. Подсекция Prinus Loud. Ряд Albae (Loud.) Trel. Q. alba L. (рис. 4, *б*). Q. macrocarpa Michx.

Все эти виды имеют ряд общих черт в строении эпидермиса: устьица в интеркостальных ячейках, частые, расположены беспорядочно, устьичные аппараты моноциклические, нередко коммуноцитные. Размеры устьичной щели варьируют в широких пределах, в среднем около 30 *мкм* длиной. Побочных клеток пять — семь. Волоски большей частью пучковатые, с двуклеточными ветвями. Основной признак, по которому можно разграничить виды,— степень специализации побочных клеток. По этому признаку можно выделить два эпидермальных типа: 1) побочные клетки не специализированы, практически не отличаются от клеток, не принадлежащих устьичному аппарату; 2) побочные клетки в различной степени утолще-

ны, расположены радиально или сливаются в сплошной околоустьичный валик, в котором отдельные клетки неразличимы. Околоустьичный валик нередко имеет характерную радиальную штриховку. Мы в первую очередь сопоставляли ископаемый вид с морфологически близкими видами, такими как Q. alba L., Q. macrocarpa Michx. и Q. pyrenaica Willd. Эти виды, принадлежащие различным секциям, очень сходны по таким признакам, как очертания и характер рассеченности листовой пластинки, жилкование и

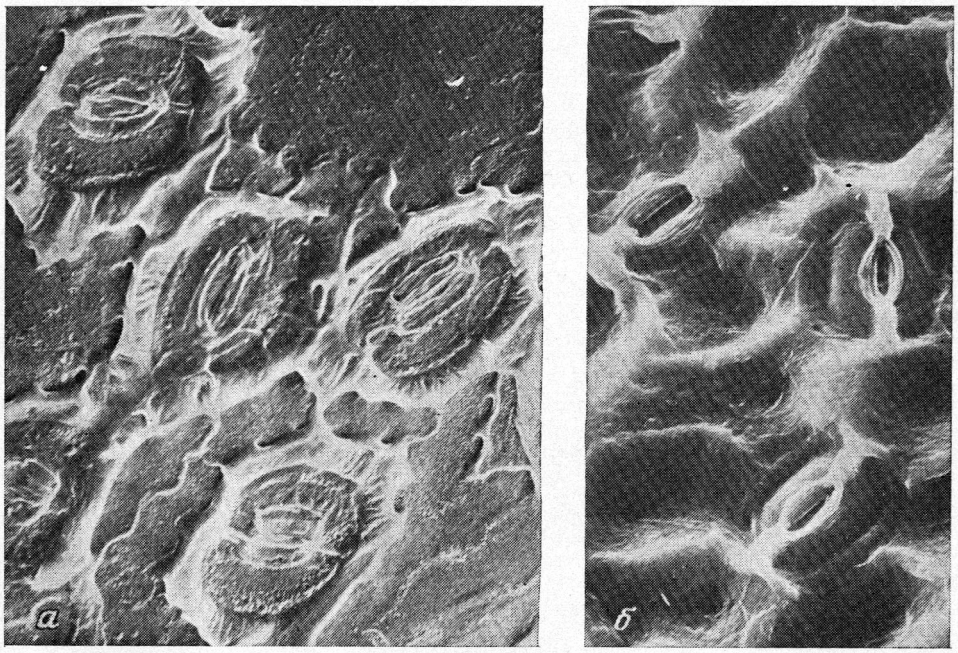

Рис. 4. Два типа устьичных аппаратов у современных дубов: *а* — с околоустьичным валиком, Quercus wislizeni A.DC (СЭМ, × 1200), *б* — с неспециализированными побочными клетками, Q. alba L. (СЭМ, × 2000); Северная Америка

строение краевых зубчиков (во всех случаях уртикоидное). По строению эпидермиса все они относятся к первому типу: побочные клетки не специализированы. Большое сходство в строении эпидермиса было неожиданно обнаружено с видами, имеющими морфологически совершенно отличные цельные и зубчатые листья — Q. wislizeni A. DC и Q. ilex L. Эти виды принадлежат второму эпидермальному типу. У них хорошо развиты утолщенные околоустьичные валики с поперечной штриховкой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами сравнительно-эпидермальное исследование не подтверждает принадлежности дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья, ранее описанных под видовыми названиями Q. pseudolyrata Lesq., Q. sichotensis Ablaev et Gorovoi и Q. kobatakei Tanai et Yokoyama, к группе современных белых дубов, с видами которой они сходны по морфологическим признакам. По-видимому, значение морфологических признаков листовой пластинки невелико вследствие сильно выраженной конвергенции. Миоценовый вид, изученный нами, по строению эпидермы близок к некоторым видам с цельнокрайними листьями, относящимися к секциям Ilex, Agrifolia и Pellos, обитающим на юге Северной Америки и в Средиземноморье.

Совпадение эпидермальных признаков у ископаемых дубов с лопастными листьями из Приморья и европейских дубов с цельными листьями позволяет предположить, что выделенный нами эпидермальный тип со специализированными побочными клетками в миоцене был широко распространен среди дубов с различной морфологией листовой пластинки.

Мы выдвигаем гипотезу, что миоценовые дубы еще относительно слабо дивергировали, а современные секции, возможно, еще не оформились, хотя по разнообразию листовой морфологии они почти не уступали современным. Дубы с цельными и лопастными листьями, имеющими один и тот же тип строения эпидермиса, были широко распространены в средних широтах Евразии и, возможно, Северной Америки. Реликты этой древней группы, сохранившие свойственный ей эпидермальный тип, в наши дни обитают на юге Северной Америки и в Средиземноморье.

Мы признательны М. А. Ахметьеву за обсуждение выводов и полезные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Климова Р. С. 1975. В кн. Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток, стр. 84—92.

Красилов В. А. и Алексеенко Т. М. 1977. В кн.: Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, стр. 7—17.

Ablaev A. G. and Gorovoi P. G. 1974. Lethaia, vol. 7, p. 163—169.

Ablaev A. G., Vassiliev I. V. and Gorovoi P. G. 1974. Palaeobotanist, vol. 23, № 1, p. 49—54.

Hickey L. G. 1973. Amer. J. Bot., vol. 60, p. 17—33.

Jähnichen H. 1966. Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Bd 8, № 6/7, S. 447—512.

Tanai T. and Yokoyama A. 1975. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., ser., vol. 17, № 1, p. 129—141.

Wolfe J. A., Doyle J. A. and Page V. M. 1975. Ann. Missouri Bot. Gard., vol. 62, p. 801—824.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
21 II 1979