ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1979 № 1

УДК 582.5 : 551.763.1

В. А. ВАХРАМЕЕВ и В. А. КРАСИЛОВ

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ ЦВЕТКОВЫХ ИЗ АЛЬБА КАЗАХСТАНА

Новый род Caspiocarpus описан по остаткам побегов с листьями и плодоношениями из среднего альба Западного Казахстана. Впервые удалось выяснить строение плодиков и семезачатков раннемелового цветкового растения. Плодики-листовки, раскрывавшиеся вдоль брюшного и частично вдоль спинного шва. Семезачатки немногочисленные, анатропные, двупокровные. Растение, вероятно, было травянистым. По ряду признаков новый род наиболее близок Ranunculales.

В последние годы значительно возрос интерес к проблеме происхождения и ранней эволюции цветковых растений. Все более важную роль в ее решении играет палеоботаника. Открытие позднемезозойских голосеменных с признаками покрытосемянности (проангиоспермов), ревизия определений листьев меловых цветковых, детальное изучение их морфологии и эпидермального строения, данные палинологии позволили выяснить ряд частных аспектов этой важной общебиологической проблемы. Остается, однако, один весьма существенный пробел: репродуктивные органы ранних цветковых, имеющие критическое значение для их филогении и систематики, остаются практически неизученными. Это объясняется, с одной стороны, редкостью находок репродуктивных органов, а с другой — трудностью применения к ним микроскопических методов исследования. Лишь недавно некоторые плодоношения из верхнего мела США были изучены микроскопически (Dilcher et al., 1976). Понятно поэтому, что любые находки репродуктивных органов в меловых и особенно раннемеловых отложениях заслуживают самого пристального внимания.

Из среднеальбских отложений (кызылшенская свита) Чушкакульской антиклинали, являющейся южным продолжением Мугоджар, В. А. Вахрамеевым (1952) были обнаружены ископаемые остатки растений и среди них отпечатки мелких листьев покрытосеменных, а также бобовидные плодики и метельчатые соплодия. Отсюда были описаны: Cercidiphyllum (?) potomacence (Ward) Berry, C. sp., Nelumbites minimus Vachr., N. tenuinervis (Font.) Berry, Ficus (?) tschuschkakulensis Vachr., Leguminosites karatscheensis Vachr., Dalbergites (?) sp., Celastrophyllum kazachstanense Vachr., C. ovale Vachr., C. sp., Cissites cf. parvifolius Berry (соплодие с листом), Aralia sp., Dicotylophyllum bilobatum Vachr., Carpolithes karatscheensis Vachr.

Уже в то время В. А. Вахрамеевым было подмечено сходство между покрытосеменными среднего альба Чушкакульской антиклинали (Западный Казахстан) и покрытосеменными из серии Потомак атлантического побережья США, исследованными американскими палеоботаниками Фонтеном (Fontaine, 1889) и Берри (Berry, 1911). После работ Берри остатки растений из серии Потомак около полувека не изучались, и только в последнее десятилетие их начал детально изучать Хикки, а споры

и пыльцу из тех же отложений — Дойль (Doyle and Hickey, 1976; Hickey and Doyle, 1977). Внутри серии Потомак ими были выделены три флористические зоны. Зона I объединяет две нижние свиты этой серии — Патуксент и Арундель, соответствующие апту и нижнему альбу. Среднему и верхнему альбу и самым низам сеномана соответствует зона II. Зона III, отвечающая слоям Раритан штата Мэриленд, ныне включаемым в серию Потомак, имеет раннесеноманский возраст.

Наибольшее сходство листья покрытосеменных из кызылшенской свиты обнаруживают с таковыми из подзоны II-B. В них установлено присутствие двух общих видов — Cercidiphyllum potomacense и Nelumbites tenuinervis. Кроме того, в обеих флорах присутствуют представители рода Celastrophyllum и Araliaephyllum («Aralia» в кызылшенской свите).

Важно, что близость между покрытосеменными (точнее, отпечатками их листьев) из зоны II-B свиты Патапско и кызылшенской свиты Западного Казахстана определяется не только единичными общими видами, но и сходным характером их морфологии и особенно типом жилкования. Хикки намечает следующие стадии в развитии жилкования, установленные им при изучении покрытосеменных из различных зон серии Потомак. Для первой из них отмечается слабая дифференциация жилок на жилки различного порядка и их неотчетливая ориентировка. Черешок не отделяется четко от листовой пластинки. У листьев второй зоны вторичные жилки выражены достаточно отчетливо, но в ветвлении и анастомозировании третичных жилок нет четкой закономерности. Наконец, у листьев из подзоны II-C и III зоны жилки четко разделяются на несколько порядков.

При изучении листьев из кызылшенской свиты мы обнаруживаем у них признаки, характерные для первой и второй зон (по Хикки). Так, у листьев Cercidiphyllum potomacense из этой свиты черешок как бы входит внутрь пластинки (Вахрамеев, 1952, табл. 32, фиг. 5, 6) и там разветвляется на несколько жилок второго порядка. Несимметричное жилкование (по отношению к средней жилке) наблюдается у Celastrophyllum kazachstanense Vachr. У одного из листьев этого вида (Вахрамеев, 1952, рис. 56) вследствие сильного развития одной из жилок второго порядка на одной стороне листа появилась небольшая боковая лопасть, придавшая ему резко асимметричный характер. Асимметричную форму имеют и листья Dicotylophyllum bilobatum, у которых также с одной стороны листа развивается крупная боковая лопасть.

У листьев Nelumbites tenuinervis и N. minimus жилки, выходящие от места прикрепления черешка, незакономерно изгибаются в разные стороны, тогда как у третичных и современных Nelumbium они прямые. Вместе с тем в подзоне II-B присутствуют и сложные перисторассеченные листья, отнесенные к роду Sapindopsis, обладающие высокой степенью симметрии. В меловых отложениях Западного Казахстана такой тип листьев появляется выше по разрезу (алтыкудукская свита). Хикки, ознакомившийся в 1975 г. с коллекцией из кызылшенской свиты, подтвердил наибольшее сходство встреченных в ней отпечатков листьев с таковыми из зоны II-B серии Потомак.

Среднеальбский возраст как кызылшенской свиты, так и большей части свиты Патапско (подзоны II-A и II-B) был установлен независимо друг от друга. В США это было сделано на основании корреляции спорово-пыльцевых комплексов свиты Патапско с комплексами, изученными из морских отложений среднего альба. В Западном Казахстане тот же возраст кызылшенской свиты определен путем прослеживания фациального перехода морского среднего альба в континентальные отложения кызылшенской свиты, а также был подтвержден данными спорово-пыльцевого анализа.

Как в Западном Казахстане, так и на атлантическом побережье США выше залегают отложения верхнего альба — сеномана, содержащие

платаноидные листья с хорошо дифференцированным жилкованием, позволяющим уверенно выделять в нем жилки различного порядка.

Описанные выше особенности морфологии и жилкования листьев из среднеальбских отложений столь удаленных друг от друга районов не могут явиться случайными и, вероятно, отражают определенную стадию в становлении покрытосеменных.

Среди других остатков покрытосеменных растений, встреченных в кызылшенской свите, присутствовал побег, несущий метельчатое соплодие с прикрепленным к нему отпечатком листа, определенным В. А. Вахрамеевым (1952) как Cissites cf. parvifolius (Font.) Berry. Недавно В. А. Красилову удалось выяснить детали строения этих органов, которые теперь можно описать как наиболее древнее микроскопически изученное соплодие цветкового растения. Казахстанская находка особенно интересна как редкий случай совместного захоронения листьев и репродуктивных органов. Она дает основание для выделения нового рода, так как название Cissites cf. parvifolius относится только к листьям.

Род Caspiocarpus Krassilov et Vachrameev, gen. nov.

Название рода от Каспийского моря и carpus *греч.* — плод.

Типовой вид — Caspiocarpus paniculiger sp. nov.; нижний мел, средний альб, кызылшенская свита; Западный Казахстан, Чушкакульские горы, возвышенность Кызыл-Шен.

Диагноз. Стебли плоские, желобчатые, несущие листья и верхушечные соплодия. Листья черешковые, пальчатонадрезные, с тонкой пластинкой. Соплодия метельчатые, базальные ветви в виде сложных кистей, остальные ветви — простые короткие кисти, со спирально расположенными плодиками. Плодики-листовки, раскрывающиеся вдоль брюшного и в дистальной части также вдоль спинного шва. Семезачатков до четырех, они расположены двумя рядами, верхние недоразвиты. Семезачатки анатропные, с продольным швом. Интегумент тонкий, двойной. Внешний интегумент длиннее внутреннего. Халаза широкая, микропиле короткое, не выступающее.

Видовой состав. Типовой вид.

Caspiocarpus paniculiger Krassilov et Vachrameev, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1—7

Название вида paniculiger *лат.* — метелконосный.

Голотип — ГИН АН СССР, № 3302/425; возвышенность Кызыл-Шен; средний альб, кызылшенская свита.

Описание. Плодущий побег сохранился в виде фитолеймы, инкрустированной окислами железа, на обеих сторонах раскола светлого алевролита (диптих). Оси побега плоские, с продольным желобком шириной 2 *мм*, ветвятся под углом около 45°. К одной из ветвей (рис. 1, *а*) супротивно прикрепляются черешки двух листьев. Длина черешков около 1 *см*. Листовая пластинка веерoвидная с ширококлиновидным основанием, рассечена на лопасти неправильной формы. Жилкование пальчатое, повидимому, актинодромное. Судя по характеру смятия и толщине инкрустации, листовая пластинка была очень тонкой. Над узлом с листьями ось слегка отклоняется от первоначального направления и в 5 *мм* выше завершается метельчатым соплодием длиной 20 *мм*. Две нижние ветви соплодия представляют собой сложные кисти длиной 10 *мм*, они несколько обособлены от остальной более плотной части соплодия, имеющей продолговатую форму и состоящей из коротких кистей (длина около 4 *мм*), тесно сидящих на тонкой оси под углом 45°. Боковые кисти несут около 10 спирально расположенных, налегающих друг на друга плодиков.

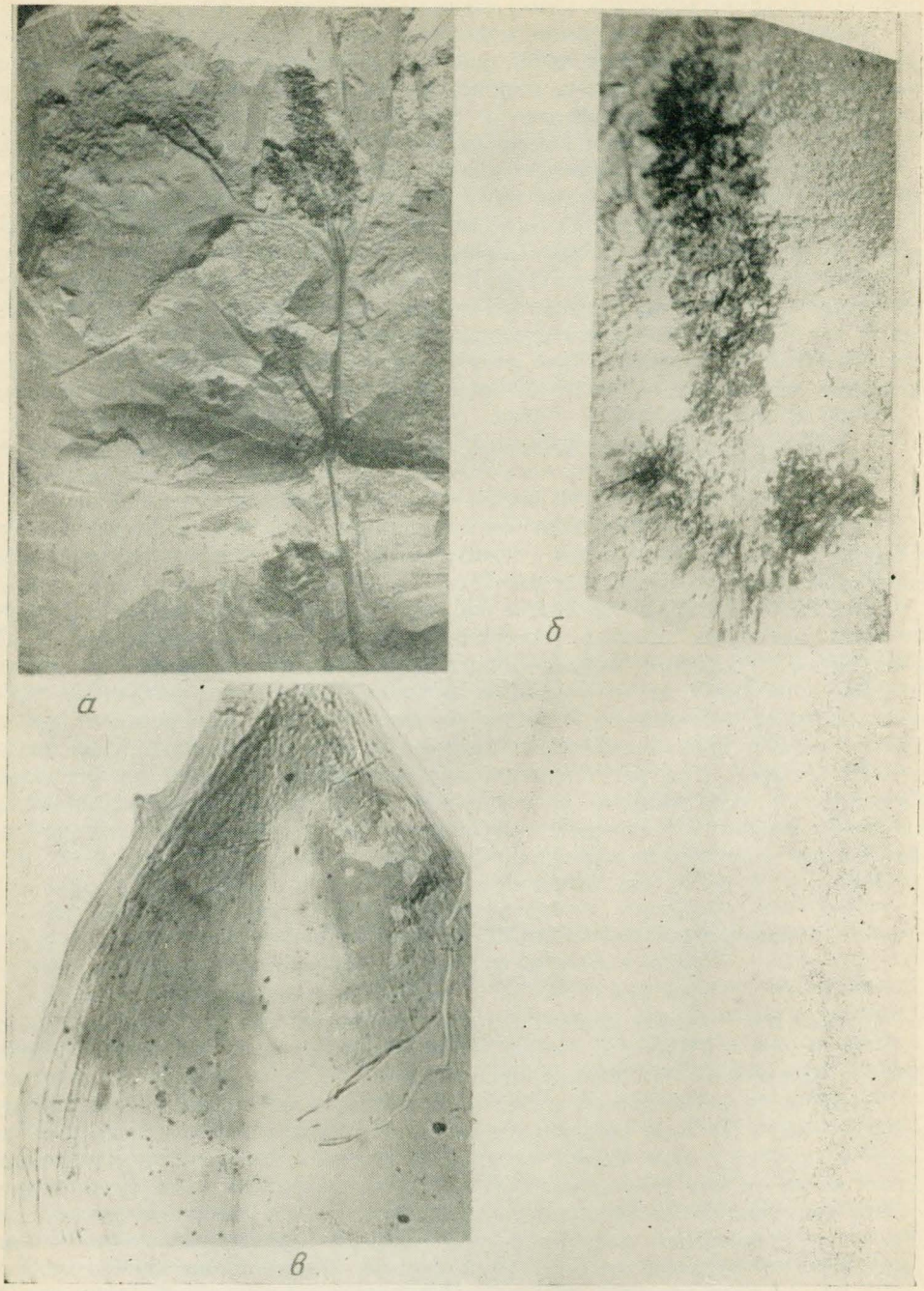


Рис. 1. Caspiocarpus paniculiger sp. nov.; голотип № 3302/425: *а* — ветвящийся побег с листьями и плодоношениями (×1); *б* — терминальное метельчатое соплодие с двумя укороченными базальными ветвями; основание этого соплодия можно видеть на рис. 1, *а* слева от основного стебля (×5); *в* — крупный семезачаток, слева видно выклинивание внутреннего интегумента и волосок на внешнем интегументе (×200); возвышенность Кызыл-Шен; средний альб, кызылшенская свита

Вторая ветвь побега, хорошо различимая на противоотпечатке (рис. 1, *б*), несет терминальное соплодие такого же строения, но менее крупное. Базальные ветви сильно укорочены, почти головчатые, диаметром 4 *мм*. Их кисти расположены по сжатой спирали. Эти базальные ветви отделены интервалом в 2 *мм* от основной части метелки, состоящей из тесно сидящих коротких (2 *мм*) кистей с тремя — пятью плодиками (рис. 1, *б*). Верхушка этого соплодия представляет собой относительно рыхлую кисть с семью плодиками.

Одна часть диптиха (рис. 1, *а*) осталась нетронутой, в то время как другая была частично перенесена на пленку путем растворения породы в плавиковой кислоте. Множество отдельных плодов подверглось мацерации азотной кислотой (не более получаса) и слабой щелочью.

Плодики-листовки прикреплялись с помощью очень короткой ножки, овальные, длиной до 1 *мм*, шириной около 0,5 *мм*, с коротким носиком. Они большей частью раскрыты двумя створками вдоль брюшного шва и в дистальной части (приблизительно на $^1/_5$ длины) также вдоль спинного шва (табл. XIII, фиг. 2—4). Створки, удерживаемые вместе толстым спинным швом, расходятся под углом около 60°, в ряде случаев расправлены в одной плоскости, возможно, в результате сжатия. В районе столбика замечены скопления округлых телец, природа которых не выяснена. Это, возможно, секреторные образования. На табл. XIII, фиг. 5 показан просветленный раскрывшийся плодик со слегка извилистым спинным швом. Клетки эпидермиса крупные, продолговатые, расположены рядами, без устьиц. В районе столбика клетки узкие, тонкостенные. В верхней части одной из створок видно микропиле семени. По-видимому, семена не высыпались сразу после растрескивания листовки, а удерживались на семяножках. В плодиках обнаружено от двух до четырех семезачатков. Они расположены двумя рядами, тесно прижаты друг к другу, заполняя гнездо. Один из трех или два из четырех семезачатков, как правило, недоразвиты, причем недоразвитыми оказываются верхние семезачатки (в отличие, например, от Menispermaceae, где подавляется рост нижних семян).

На табл. XIII, фиг. 6 показаны два семени одного ряда, нижнее крупнее верхнего, которое несколько сжато и сдвинуто в сторону. На табл. XIII, фиг. 7 мы видим третье, более крупное семя из той же листовки, противостоящее двум первым.

Недоразвитые семезачатки округлые, с утолщенным покровом. Нормально развитые семезачатки яйцевидные, длиной до 0,8 *мм*, шириной около 0,5 *мм*, халазальный конец усечен, микропилярный заострен. Халаза широкая, семяножки, очевидно, были толстыми. На некоторых семенах виден продольный шов (raphe), свидетельствующий о том, что семезачатки были анатропными (табл. XIII, фиг. 7; рис. 1, *в*).

Покров семени тонкий (толщина около 37 *мк*), двойной, без промежутка, но с отчетливой границей между внешней и внутренней частями. Внешний интегумент состоит из двух слоев четырехугольных пластинчатых клеток с прямыми радиальными стенками. Внутренний интегумент в нижней части семени по толщине равен внешнему, но образован чаще всего тремя рядами узких веретеновидных клеток. Внутренний интегумент выклинивается, не доходя до микропиле. В одном случае замечено выклинивание внутреннего интегумента в средней части семени (табл. XIII, фиг. 7; рис. 1, *в*). Микропиле короткое, не выступающее, клетки внешнего интегумента в районе микропиле относительно короткие, расположены радиально, не утолщены. Покров с редкими одноклеточными волосками, расположенными преимущественно в микропилярной части семени (табл. XIII, фиг. 7). Здесь иногда заметны также эллиптические рубцы длиной 30 *мк*, напоминающие рудиментарные устьица или основания волосков.

Нуцеллус кутинизирован сильнее, чем интегумент. Нуцеллярный

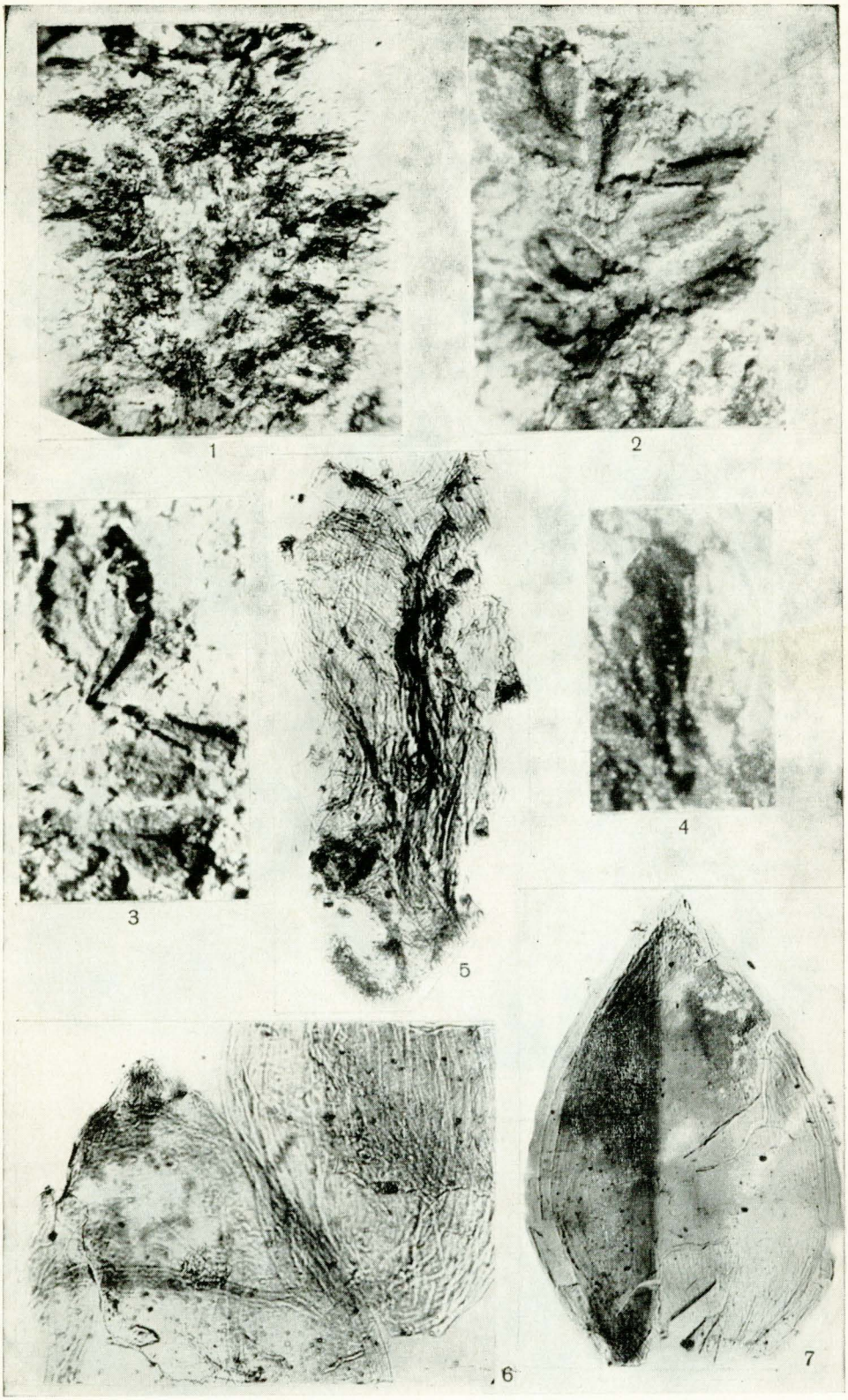
клювик обычно заострен и вдается в микропиле, но в отдельных случаях верхушка нуцеллуса выемчатая (табл. XIII, фиг. 6).

Замечания. Уплощенные желобчатые стебли Caspiocarpus с тонкими листьями и плотными верхушечными соплодиями подсказывают травянистый облик растения. Листья Cissites, как показывает их название, сопоставляли с листьями виноградовых. Однако пальчатонадрезные листья встречаются во многих группах цветковых, и в частности характерны для Ranunculaceae. Морфология соплодий мало что дает для выяснения систематического положения Caspiocarpus. Метельчатые соцветия и соплодия свойственны многим древним цветковым. Аналогичное строение имеют, например, сложные кисти Trochodendrocarpus (правда, они значительно крупнее). Укороченные нижние ветви соплодия напоминают пестичные головки Steinhauera (Красилов, 1976). Однако строение плодиков совершенно иное, чем у этих позднемеловых родов. Мелкие тонкостенные листовки, раскрывающиеся вдоль брюшного шва, характерны для лютиковых (Aconitum, Delphinium, Caltha, Trollius и др.) и примыкающих к ним семейств. У Glaucidium — рода, традиционно относимого к Ranunculaceae, но, очевидно, более близкого Berberidaceae (Буш, 1939; Tamura, 1962), листовки раскрываются вдоль брюшного и спинного швов. Примитивным лютиковым свойственно спиральное расположение плодиков. Отметим, что у магнолиевых спирально расположенные плодики, как правило, раскрываются по спинному шву, и лишь у рода Kmeria наблюдается необычный для этой группы способ раскрывания — вдоль брюшного и на $^1/_2$—$^1/_3$ длины вдоль спинного шва (Canright, 1960).

У Caspiocarpus из нескольких семезачатков в плодике созревали и превращались в семена, по-видимому, два или один. Здесь мы скорее всего имеем дело с промежуточной стадией олигомеризации семезачатков, характерной для лютиковых и магнолиевых. В порядке лютикоцветных намечено несколько параллельных эволюционных линий, ведущих от плодолистиков с многочисленными (до 30) семезачатками к двусемезачатковым и односеменным (ранее этот признак использовали для разграничения семейств или триб). Два семезачатка имеют Xanthorhiza, Callianthemum, Hydrastis, Circaeaster, иногда Ranunculus и некоторые другие роды (Kumazawa, 1938). Аналогичный процесс у магнолиевых ведет к типичному для них двусемезачатковому плодолистику. Очень тонкий покров семезачатков Caspiocarpus можно сопоставить с покровом лютиковых, состоящим обычно из восьми (у Ranunculus — из четырех) слоев клеток. Покров Circaeaster еще тоньше, из двух — трех слоев клеток. У лютиковых, как правило, внутренний интегумент длиннее внешнего, тогда как обратные соотношения характерны для барбарисовых, Hydrastis и Paeonia, а также сближаемых с Berberidaceae или выделяемых в самостоятельные семейства. М. Кумазава (l. c.) считает этот признак неустойчивым. Среди Helleboreae только Aquilegia имеет более длинный внешний интегумент. А. Джоши (Joshi, 1939) описал у Cocculus (Menispermaceae) два интегумента приблизительно такой же толщины, как у Caspiocarpus. Он полагает, что одинарный интегумент в этом

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1—7. Caspiocarpus paniculiger sp. nov.; голотип № 3302/425: 1 — участок соплодия, различимы кисти с налегающими друг на друга плодиками (×10); 2, 3 — раскрывшиеся плодики, снятые с различным освещением (×25); 4 — раскрывшаяся листовка (×40); 5 — просветленный раскрывшийся плодик, виден спинной шов, раздвоенный в верхней части (×150); 6 — два семезачатка, верхний недоразвит, видно строение микропиле (×150); 7 — более крупный семезачаток с отчетливым швом, противостоящий в листовке двум, показанным на фиг. 6, слева видно выклинивание интегумента и волосок на внешнем интегументе (×100); Западный Казахстан, возвышенность Кызыл-Шен, Чушкакульские горы; средний альб, кызылшенская свита.


1
2
3
4
5
6
7

семействе возник в результате слияния двух тонких интегументов в халазальной и выклинивания внутреннего интегумента в микропилярной части семени.

В целом по строению плодиков и семезачатков наш альбский род ближе всего стоит к Ranunculales. Правда, морфология его фруктификаций наводит на мысль о ветроопылении, не характерном для лютикоцветных. Однако ветроопыление изредка встречается в этой группе и в настоящее время (Thalictrum).

Геологическое и географическое распространение. Средний альб, кызылшенская свита; Западный Казахстан.

Материал. Отпечаток и противоотпечаток.

* * *

Новый род Caspiocarpus из среднего альба — самое древнее покрытосеменное растение, у которого удалось выяснить строение соплодий, плодиков и семезачатков. Плоские желобчатые стебли Caspiocarpus несли тонкие пальчатонадрезные черешковые листья и верхушечные метельчатые соплодия, состоящие из кистей со спирально расположенными листовками, раскрывающимися двумя створками вдоль брюшного и частично вдоль спинного шва. В листовках находилось несколько анатропных семезачатков, часть из них недоразвита. Семезачатки двупокровные, с более длинным внешним интегументом. Это растение предположительно было травянистым, ветроопыляемым. Его значение для филогении заключается в следующем. По современным представлениям, наиболее примитивная группа цветковых — это бессосудистые магнолиецветные Winteraceae.

Лютикоцветные обычно считают более прогрессивной группой, ведущей начало от древесных многоплодниковых. Тем не менее имеющиеся палеоботанические данные не подтверждают большой древности древесных Ranales и скорее свидетельствуют о том, что травянистые цветковые с признаками Ranunculales были одной из самых древних и, возможно, исходных групп среди Magnoliidae. Конечно, для решения этой проблемы одной находки недостаточно. Сходство организации соплодий Caspiocarpus и Trochodendrocarpus весьма примечательно. По-видимому, этот тип метельчатых соплодий был распространен среди древнейших представителей как Hamamelidiae, так и Magnoliidae. Те и другие первоначально имели не одиночные цветки, а сложные соцветия, приспособленные к ветроопылению.

Caspiocarpus подтверждает предположение, что строение и характер раскрывания плода — весьма устойчивый признак. Небольшое число семезачатков в листовке наводит на мысль, что как многосемезачатковые, так и одно- или двухсемезачатковые плодолистики производны. Первые возникли в результате полимеризации, вторые — олигомеризации семе-

---

Объяснение к таблице XIV

К статье А. Ф. Хлоновой

Во всех случаях, кроме фиг. 6, увеличение 1100

Фиг. 1—9. Borealipollis bratzevae sp. nov.; 1—4 — голотип, преп. 2531-III, 20×118, разное фокусное положение: 1 — общий вид, 2 — виден интерлокулюм, 3 — виден тетрадный рубец и зона ослабления, 4 — видно окаймление наружного отверстия апертуры; 5, 6 — преп. 2531-IV, 14×110, разное фокусное положение: 5 — общий вид, 6 — общий вид с различимым тетрадным рубцом и тектумом (×500); 7 — преп. 2530-II, 11×108,5, общий вид, выделяются ослабленная зона и арковидные утолщения, протягивающиеся от апертуры к апертуре; Западная Сибирь, р. Тяжин, обнажение Каменная гора; нижний сенон, нижнесымская подсвита; 8, 9 — преп. 1990-I, 15×109, общий вид, разное фокусное положение; Дальний Восток, Зее-Буреинский район, скв. 2-к, интервал 847,1—852 *м* (851 *м*); нижний сенон, верхнезавитинская подсвита.

зачатков. Подтверждается также первичность двупокровных семезачатков. Примитивны, очевидно, не толстые покровы, как у Paeonia, а тонкие, как у Ranunculus. Аномальное выклинивание внутреннего интегумента в средней части отдельных семезачатков Caspiocarpus может указывать один из путей образования однопокровных семезачатков.

Мы надеемся, что эта работа положит начало более планомерному изучению репродуктивных органов цветковых из меловых отложений СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. Систематика высших растений. 3-е изд. М., Гос. уч.-пед. изд-во, 535 с.

Вахрамеев В. А. 1952. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия СССР, т. 1. М., Изд-во АН СССР, стр. 1—340.

Красилов В. А. 1976. Цагаянская флора Амурской области. М., «Наука», стр. 1—92.

Berry E. W. 1911. Lower Cretaceous. Maryland Geol. Surv., p. 1—622.

Canright J. E. 1960. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III. Carpels. Amer. J. Bot., vol. 47, № 2, p. 145—155.

Dilcher D. L., Crepet W. L. et al. 1976. Reproductive and vegetative morphology of a Cretaceous angiosperm. Science, vol. 191, p. 854—856.

Doyle J. A. and Hickey L. J. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomak group and their bearing on Early Angiosperm evolution. In: Origin and Early Evolution of Angiosperms. Columbia Univ. Press, New York, p. 139—206.

Fontaine W. M. 1889. The Potomak or Younger Mesozoic flora. U. S. Geol. Surv., mon. 15, p. 1—377.

Hickey L. J. and Doyle J. A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for Angiosperm evolution. Bot. Rev., vol. 43, № 1, p. 3—104.

Joshi A. C. 1939. Morphology of Tinospora cordifolia, with some observations on the origin of the single integument, nature of synergidae, and affinities of the Menispermaceae. Amer. J. Bot., vol. 26, p. 433—439.

Kumazawa M. 1938. On the ovular structure in the Ranunculaceae and Berberidaceae. Bot. Mag. Tokyo, vol. 52, p. 9—15.

Tamura M. 1963. Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. J. Sci. Rep. Osaka Univ., vol. 11, p. 115—126.

Геологический институт
Академии наук СССР

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
13 VI 1978