

В. А. КРАСИЛОВ

**НОВАЯ ГРУППА
МЕЗОЗОЙСКИХ ГОЛОСЕМЕННЫХ — CZEKANOWSKIALES**

(Представлено академиком В. В. Меннером 20 IX 1967)

Czekanowskiales — недавно открытый и пока далеко не всеми систематиками признанный порядок голосеменных. В 1951 г. Т. Гаррис (⁴) предложил новую интерпретацию репродуктивных органов *Leptostrobus*, согласно которой они представляют собой мегастробилиы, состоящие из оси, несущей двустворчатые капсулы с анатропными семезачатками. Такие мегастробилиы резко отличаются от всех до сих пор известных органов голосеменных. Вегетативными органами *Leptostrobus* Гаррис считает листья Czekanowskia, обычно относимые к гинкговым. Такого же мнения придерживаются В. А. Вахрамеев и М. П. Долуденко (¹). Д. Пант предложил выделить эти растения в новый порядок Czekanowskiales (⁵), однако большинство палеоботаников пока еще не отказались от традиционных представлений о систематическом положении Czekanowskia и близких к ней родов.

На материале из мезозойских отложений Буреинского бассейна нам удалось получить дополнительные сведения о мегастробилах и вегетативных органах чекановских, а также изучить их предполагаемые микростробилии.

Установлено три вида *Leptostrobus*. Методом химической препарировки (растворение породы в плавиковой кислоте) удалось продемонстрировать двустворчатое строение капсул всех трех видов, подтвердив тем самым правильность интерпретации Т. Гарриса. Четыре обращенных семезачатка расположены вдоль края створки. Установлено наличие тонкой кутикулы на внутренней стороне створок. На кутикуле отчетливо выступают очертания четырехугольных клеток, более вытянутых — под жилками и относительно коротких — между ними. Устьиц нет. *Leptostrobus* из верхнеюрских отложений талынжанской свиты, относящийся к морфологической группе *L. ex gr. laxiflorus* Heer (виды, установленные О. Геером по отпечаткам стробилов, мы рассматриваем как сборные), имеет выпуклые створки с ровным краем и плоской краевой каймой, на внутренней стороне которой обнаружены многочисленные бугорки, гребни и впадины, покрытые папиллами. Внутренняя кутикула в этом месте резко утолщена. От краевой каймы вовнутрь отходит узкая пластинка с папиллезной поверхностью, прикрывающая семена. *L. ex gr. crassipes* Heer, также происходящий из верхнеюрских отложений, имеет уплощенные более или менее тесно сидящие капсулы. Створки капсул с мелкогородчатым краем, краевая кайма не имеет столь специализированного строения, как у первого вида, внутренняя кутикула створок более толстая, эпидермис раписа с волосками. Третий вид из отложений чемчукинской свиты (верхний неоком) также относится к морфологической группе *L. ex gr. crassipes*, но отличается от позднеюрского вида строением эпидермиса.

Род *Staphidiophora* Harris впервые обнаружен в отложениях чемчукинской свиты. Т. Гаррис считает этот установленный им род синонимом *Leptostrobus*, мы же предлагаем сохранить название *Staphidiophora* за мегастробилами с очень мелкими, двурядно расположенными капсулами. Капсулы нового вида *Staphidiophora* двустворчатые, обе створки одинакового

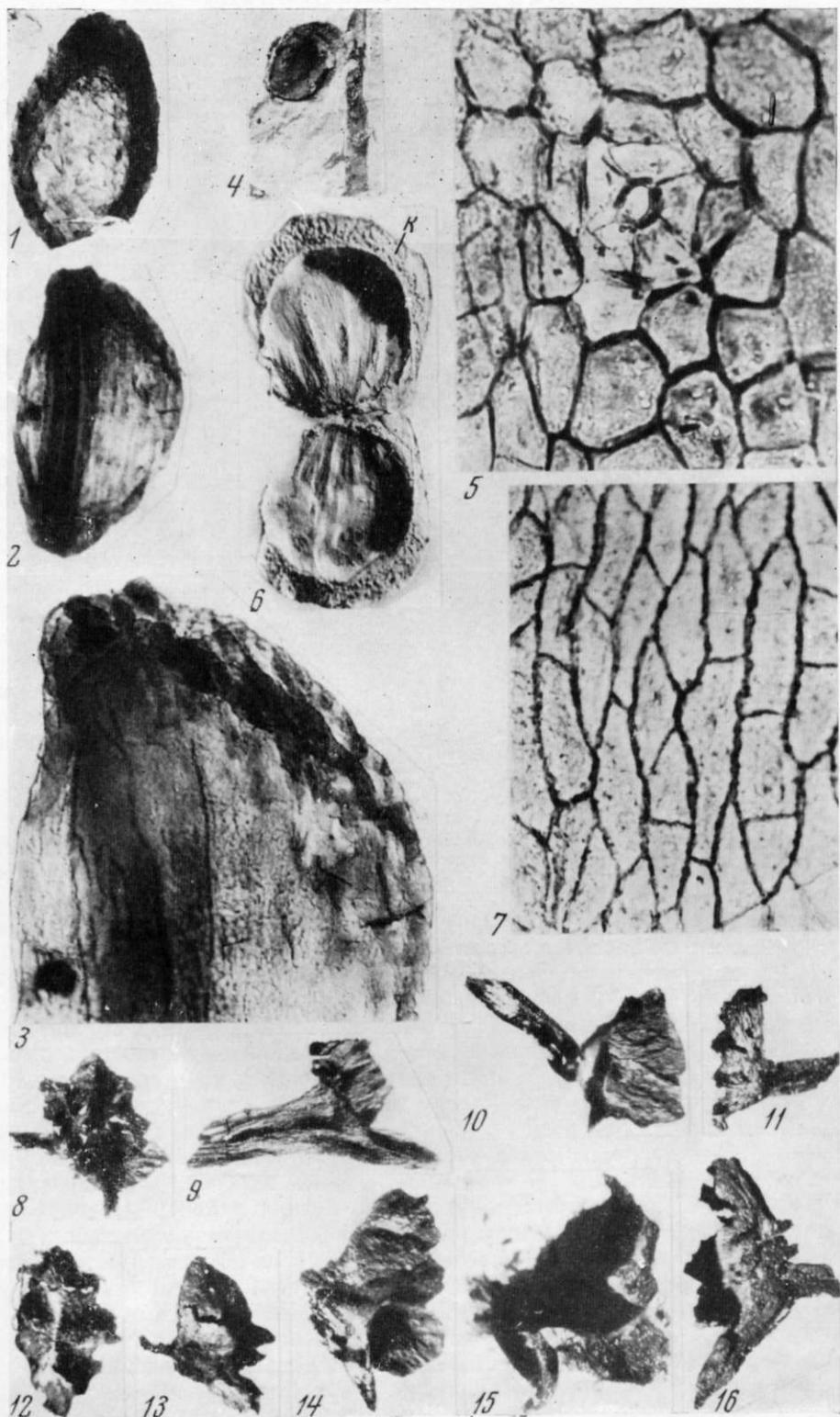


Рис. 4. 1—5 — *Staphidiophora* sp. n., р. Б. Иорек, чемчукинская свита (1, 2 — мегаспоровые мембранны, $70\times$; 3 — верхняя часть мегаспоровой мембранны с выступами, $175\times$; 4 — мегастробил, $3\times$; 5 — устьице, $474\times$); 6 — *Leptostrobus* ex gr. *laxiflorus* Heer, р. Бурея, талынжанская свита: створки раскрыты, видна краевая кайма с бугорками (κ), $3,5\times$; 7 — *Leptostrobus* ex gr. *crassipes* Heer, р. Бурея, талынжанская свита: внутренняя кутикула створки, $175\times$; 8—16 — *Ixostrobus* ex gr. *heeri* Prun., там же — верхушки микроспорофиллов, $8\times$.

строения, выпуклые, с ровным краем, краевая кайма не специализирована, внешняя кутикула толстая с многочисленными устьицами, внутренняя кутикула не обнаружена (скорее всего отсутствует). Семена сохранились *in situ*. Их наиболее сильно кутинизированная и устойчивая при мацерации часть — мегаспоровая мембрана своеобразного строения. Она имеет продольный шов, вдоль которого может распадаться на две половинки. В апикальной части заметны выступы, вероятно шейки архегониев.

Устанавливая связь описанных мегастробилов с остатками листьев, мы руководствовались повторяющимся совместным захоронением, сходством в строении эпидермиса, сходством в строении редуцированных чешуевидных листьев, имеющихся как в основании оси мегастробилов, так и на вегетативных побегах. По этим признакам установлено следующее:

1. Листьями *Leptostrobus ex gr. laxiflorus* является *Czekanowskia ex gr. rigida* Heer.

2. Листья обоих видов *L. ex gr. crassipes* принадлежат формальному роду *Phoenicopsis* Heer. К роду *Phoenicopsis* относят разнообразные морфологически и по эпидермальным признакам остатки листьев из отложений различного возраста (от среднего триаса до позднего мела). Сборный характер этого рода у нас не вызывает сомнений. Представляется целесообразным, следуя разработанной Флорином классификации, сохранить название *Phoenicopsis* за остатками, изученными лишь морфологически или с недостаточно детально выясненным строением эпидермиса. Для классификации же более полно изученного материала можно использовать орган-роды с более узким объемом, такие как выделенные Флорином *Stephenophyllum*, *Windwardia*, *Culgoweria*. Они различаются главным образом по строению эпидермиса и некоторым другим анатомическим особенностям. Листья, ассоциирующие с *Leptostrobus ex gr. crassipes*, в талынжанской свите относятся к роду *Stephenophyllum* (преимущественно гипостомные в дистальной части и амфистомные анизолатеральные или амфистомные изолатеральные в базальной), а листья из чемчукинской свиты — скорее всего к *Windwardia*.

3. Стробилы *Staphidiophora* постоянно встречаются с листьями *Hartzia Harris*.

Таким образом, устанавливается принадлежность порядку Czekanowskiales родов по листьям *Czekanowskia*, *Hartzia* и группы *Phoenicopsis*. Для них (в отличие от листьев гinkговых) характерны следующие признаки: а) сильно редуцированные укороченные побеги, опадающие вместе с пучками листьев; б) вхождение одного проводящего пучка в основание листа; в) отсутствие секреторных органов между жилками; г) устьичные аппараты с сильно утолщенными побочными клетками, не образующими правильного кольца (тип устьиц, названный нами петалоцитным). Отметим, что такие устьица изредка встречаются и у гinkговых, но для чекановских они гораздо более характерны.

Род *Arctobaiera* Florin обладает всеми этими признаками и весьма близок *Stephenophyllum* (как морфологически, так и по анатомическим особенностям), отличаясь лишь тем, что верхушки некоторых листьев расчленены на две лопасти. Этот род, вероятно, также относится к Czekanowskiales.

Гаррис отметил, что новую группу Czekanowskiales пока невозможно отграничить от гinkговых, поскольку род *Sphenobaiera*, по всем признакам сходный с гinkговыми, имеет, по данным Флорина, один проводящий пучок в основании листа. Анализ буреинского материала привел нас к выводу, что листья *Sphenobaiera* имели два проводящих пучка в основании, как и у других гinkговых. Выводы Флорина основаны на излучении одного вида — *Sphenobaiera horniana*, который отличается от других видов *Sphenobaiera* по эпидермальным признакам, а также отсутствием секреторных органов. Мы полагаем, что этот вид в действительности принадлежит роду *Arctobaiera* (Флорин допускал такую возможность).

Еще Геер и Рацеборский связывали с листьями *Czekanowskia* микростробилы типа *Ixostrobus*. Принада также поддержал эту точку зрения. На нашем материале связь листьев чекановских с этими микростробилами находит новое подтверждение в многократно повторяющемся совместном захоронении и сходстве пыльцевых зерен, обнаруженных в спорангиях и на кутикуле листьев. Химически отпрепарированные фитолеймы микроспорофиллов *Ixostrobus* (рис. 1) состоят из длинной ножки, верхушка которой изогнута кверху и несет крупный синангий, состоящий из четырех сросшихся спорангииев. Синангий раскрывается продольной трещиной и в раскрытом состоянии имеет чащеобразную форму. На внутренней стороне чаши отчетливо видны четыре отделения, соответствующие четырем спорангиям. Отметим, что наша интерпретация строения микроспорофиллов несколько отличается от предложенной ранее Гаррисом⁽³⁾, основанной на значительно менее полном материале (рис. 1 см. вкл. к стр. 919).

Гаррис, видимо, склонялся к мысли, что чекановские близки птеридоспермам, а капсула *Leptostrobus* подобна купуле *Caytonia*. Однако разделяющая створки капсулы поверхность (краевая кайма) имеет специализированное строение: она покрыта бугорками, гребневидными складками, имеет толстую папиллезную кутикулу. Внутренняя сторона створки покрыта тонкой кутикулой, резко отличающейся от кутикулы краевой каймы. Обе створки капсулы построены одинаково, несут равное число семезачатков. Они представляют собой в значительной мере автономные (или еще не утратившие автономии) органы, поверхность срастания которых имеет специализированный характер. Капсула *Leptostrobus*, таким образом, не гомологична купуле птеридоспермов. Скорее ее можно уподобить гинцею цветка: капсула представляет собой замкнутое вместилище семезачатков, своеобразную «заязь», образованную двумя сросшимися «плодолистиками» — створками. Напрашивается аналогия между папиллезной краевой каймой капсулы и рыльцем, также представляющим собой специализированную поверхность сросшихся органов. Створка капсулы, имеющая множество субпараллельных, иногда анастомозирующих жилок, напоминает редуцированный стерильный лист типа *Phoenicopsis*. Сходство со стерильным листом проявляется и в строении эпидермиса створки. Ее, вероятно, можно интерпретировать как первоначально стерильный орган, аналогичный кроющей чешуе хвойных, сросшийся с фертильной структурой, иначе говоря — как мегастробил.

Эволюция репродуктивных органов *Czekanowskiales* на первых стадиях была, вероятно, аналогична эволюции тех же органов хвойных и привела к образованию редуцированных мегастробилов, состоящих из полностью сросшихся кроющей и семенной чешуй. Но в то время как у хвойных развитие в основном завершилось на этой стадии, мегастробилы чекановских подверглись дальнейшим преобразованиям, которые аналогичны процессу образования ценокарпного гинцея покрытосеменных и до некоторой степени, может быть, мегастробила *Gnetum*. Этот процесс заключался в срастании мегастробиллов с образованием замкнутого вместилища семезачатков — капсулы *Leptostrobus*, оболочки семезачатка *Gnetum*, состоящей из сросшихся чешуй, и синкарпного плода.

Листья *Czekanowskiales* образуют морфологический ряд от узких, линейных, дихотомирующих к относительно широким, лентовидным, цельным. *Czekanowskia* — *Hartzia* — *Arctobiaera* — *Phoenicopsis*. Пока трудно судить, насколько этот ряд отражает филогенетические взаимоотношения. Микростробилы *Ixostrobus* отличаются от аналогичных органов гинкговых и других стахиоспермид эписпорангиями микроспорофиллами (т. е. с расположением спорангииев на верхней стороне спорофилла). Спороносный орган представляет собой синангий, состоящий из четырех отделений. Ветвление проводящего пучка в верхушке микроспорофилла показывает, что синангий образовался из четырех отростков дихотомически ветвящейся фертильной структуры. Таким же путем, вероятно, возникли микроспорофиллы цветковых с четырехгнездным пыльником.

Таким образом, чекановскиеевые уже в раннем мезозое достигли высокого эволюционного уровня, характеризующегося «ангiospermным» способом защиты семезачатков.

В геологическом и географическом распространении чекановскихевых намечаются следующие закономерности: они были распространены в Северном полушарии (находки в Южном полушарии не вполне достоверны), причем в Сибирской палеофлористической области с позднего триаса по ранний мел включительно играли роль доминирующей группы и сохранялись еще в сеномане — туроне, тогда как в Индо-Европейской области, где они имели значительно меньшее значение, они вымерли в поздней юре. Из Северной Америки достоверно известна только *Czekanowskia*. Значение этой группы для стратиграфии пока невелико, однако можно надеяться, что по мере ее изучения оно увеличится. Так, в Буреинском бассейне устанавливается приуроченность листьев и репродуктивных органов чекановскихевых к определенным стратиграфическим подразделениям: *Czekanowskia* и *Leptostrobus ex gr. laxiflorus* — к талынжанской свите, *Stephanopollum* — к талынжанской и ургальской свитам, *Staphidiophora* и *Hartzia* — к чемчукинской свите.

Дальневосточный геологический институт
Дальневосточного филиала
Сибирского отделения Академии наук СССР

Поступило
20 IX 1967

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. А. Вахрамеев, М. П. Долуденко, Тр. Геол. инст. АН СССР, в. 54 (1961).
² R. Florin, Palaeontographica, Abt. B, 81 (1936). ³ T. M. Harris, Medd. om Grønland, 112, № 1 (1935). ⁴ T. M. Harris, Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 225 (1951). ⁵ D. D. Pant, Palaeobotanist, 6, № 2 (1959).