ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1972 № 1

УДК 561.46

В. А. КРАСИЛОВ

О МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКЕ ГИНКГОВЫХ И ЧЕКАНОВСКИЕВЫХ

Рассматривается объем порядка Czekanowskiales, морфология репродуктивных органов его представителей, отличия листвы чекановскиевых и гинкговых, классификация гинкговых, стратиграфическое значение обеих групп. Намечаются основные задачи дальнейших исследований.

Честь открытия чекановскиевых принадлежит Т. Гаррису, который, однако, не решился выделить самостоятельного порядка, так как считал, что: 1) интерпретация Leptostrobus должна быть подтверждена на сибирском материале, 2) род Sphenobaiera занимает промежуточное положение между гинкговыми и новой группой, 3) мужские стробилы новой группы неизвестны, 4) связь с Leptostrobus достоверно установлена лишь для одного рода по листьям Czekanowskia. Мне удалось подтвердить правильность интерпретации Leptostrobus на сибирском материале, уточнить характеристику Sphenobaiera и вывести этот род из «промежуточного» положения, связать с новой группой мужские стробилы Ixostrobus и целый ряд родов по листьям — Phoenicopsis, Stephenophyllum, Windwardia, Culgoweria, Arctobaiera. Таким образом были сняты основные препятствия для выделения нового порядка. Я принял для него упомянутое в классификации Д. Д. Панта название Czekanowskiales.

Подтвердилось также предположение Гарриса (сугубо предварительное) о том, что стробилы Leptostrobus и Staphidiophora построены по одному плану. В. А. Самылина (1970) ставит под сомнение принадлежность Ixostrobus к чекановскиевым. Отмечу, что В. Д. Принада, располагавший огромными материалами по мезозойским флорам, связывал эти микростробилы с листьями чекановский или сфенобайер, но микростробилы последних описаны Р. Крейзелем и имеют иное строение. Многократно повторяющееся совместное захоронение (при отсутствии других «претендентов») вполне определенно свидетельствует в пользу чекановский. Антерофоры Ixostrobus имеют определенное сходство с тычинками цветковых. Они состоят из нити и чашеобразного пыльника. Последний образован отогнутой книзу стерильной лопастью (связником) и четырьмя более или менее сросшимися фертильными лопастями. Проводящий пучок в основании пыльника ветвится, по одной ветви входит в каждую лопасть. Не совсем ясно, были ли фертильные лопасти соединены в один четырехгнездный синангий, или же они разделены на две теки по две лопасти в каждой. К сожалению, мне не удалось дать полноценного описания пыльцевых зерен Ixostrobus. Это одна из задач дальнейших исследований. Самылина (1970) не упоминает о рыльцевых гребнях, обнаруженных у позднеюрских лептостробусов. Между тем эта особенность представляется мне очень важной. Капсулы чекановскиевых благодаря рыльцу занимают как бы промежуточное положение между двустворчатыми купулами палеозойских птеридоспермов и плодолистиками покрытосеменных, подтверждая предположение А. Лонга о гомологии

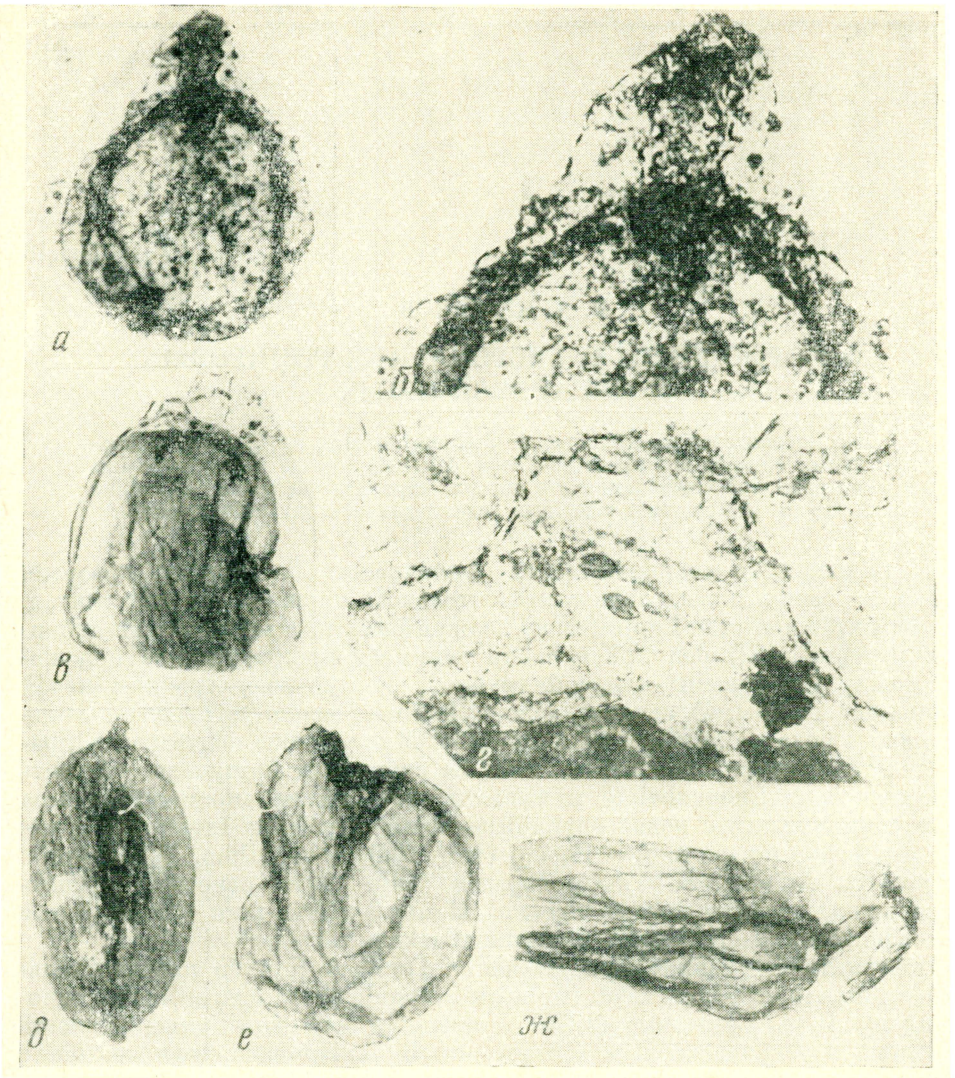

Рис. 1. Строение семян, связываемых с чекановскиевыми и гинкговыми из верхнеюрских отложений Буреинского бассейна: *а* — семезачаток из слоя с капсулами Leptostrobus, экз. № 515-500 (×175); *б* — часть того же экземпляра (×395); *в* — нуцеллус семезачатка Karkenia, в верхней части виден нуцеллярный клювик и часть микропилярного канала, экз. № 516-350 (×16); *г* — тот же экземпляр, нуцеллярный клювик с пыльцевыми зернами (×146); *д* — семя с зародышем, экз. № 516-350а (×7); *е* — нуцеллус с зародышем на ранней стадии развития, экз. № 516-350б (×16); *ж* — семя перед прорастанием, зародыш с семядолями и корешком, экз. № 516-350д (×16)

между купулой и «кондупликатной» карпелью. Таким образом, морфология репродуктивных органов чекановскиевых может пролить новый свет на проблему происхождения цветковых. Изучение этого вопроса — другая важнейшая задача дальнейших исследований! Рыльцевые гребни пока достоверно установлены лишь у позднеюрских лептостробусов. Возможно, что у более древних представителей данного рода их еще не было. Этот вопрос также нуждается в дальнейшем изучении.

Сведения о семенах лептостробуса пока очень скудны, и это, пожалуй, самый существенный пробел в наших сведениях о чекановскиевых. Внутри капсул пока не обнаружено полноценно сохранившихся семян. При объемной мацерации штуфов породы с капсулами лептостробуса я обна-

ружил очень мелкие (250 × 189 *мк*) семена типа Amphorispermum с полностью сформировавшимися микропиле и пыльцевой камерой (рис. 1, *а — б*). Клетки наружной кутикулы интегумента возле пыльцевхода сильно утолщены, но утолщение не распространяется на боковые участки, как это бывает у семян кейтонии. Микропилярный канал относительно длинный (58,5 *мк*). Выстилающие канал клетки снабжены небольшими папиллообразными выростами. Каменистый слой толщиной не более 20 *мк*. Нуцеллус размерами 180 × 144 *мк*, сильно кутинизирован. На верхушке нуцеллуса имеется небольшое углубление со слегка приподнятыми краями, но без оформленного нуцеллярного клювика. Мегаспоровой мембраны не обнаружено. Если мое предположение о принадлежности данных семян чекановскиевым подтвердится, то можно будет пойти дальше и допустить, что и другие семена Amphorispermum относятся к чекановскиевым. В этой связи очень интересно следующее наблюдение Гарриса: внутри семян Amphorispermum никогда не было найдено пыльцевых зерен, т. е. пыльцеулавливающая поверхность (рыльце?), очевидно, располагалась вне семени.

Отличительные признаки чекановскиевых и гинкговых были указаны в работе Гарриса (Harris, 1951) и моей (Красилов, 1968). В статье Самылиной (1970, табл. 1) они перечислены с некоторыми дополнениями: 1) секреторные органы в листьях чекановскиевых «если и есть, то разрушаются при мацерации»; в действительности отличие от гинкговых здесь состоит в том, что у последних секреторные органы располагаются между жилками и видны в просветленных фитолеймах, а у чекановскиевых они имеются в обкладках проводящих пучков и видны на срезах; 2) устьица чекановскиевых «ориентированы вдоль жилок»; в действительности они нередко ориентированы косо по отношению к жилкам; 3) «волоски у чекановскиевых отсутствуют»; в действительности они есть на чешуевидных листьях; 4) укороченные побеги гинкговых «не ограничены в росте»; это утверждение по меньшей мере загадочно, так как эпитет «укороченный» предполагает ограничение роста (длина брахибластов гинкго и псевдоторреллии не превышает 8 *см*). Не всегда удачна и предложенная Самылиной номенклатура эпидермально-кутикулярных структур. Неблагозвучным термином «бородавочка» она обозначает образование, именуемое обычно кутикулярной папиллой (в отличие от эпидермальной папиллы), оцеллой (в известной классификации В. Реми) или просто папиллой (в отличие от мамиллы в бриологических работах). «Бородавочка», по мнению Самылиной, относится к трихомным органам, хотя этим термином принято обозначать эпидермальные выросты, а не скульптуру кутикулы.

В отношении родов Solenites и Czekanowskia Самылина (1970, стр. 115) указывает, что «Харрис счел рациональным сохранить оба родовых названия, подчеркивая, что отличия между ними формальны». Неясно, какие отличия, кроме формальных, могут быть использованы при разграничении родов по листьям. В действительности Гаррис считал Czekanowskia «как бы подродом Solenites» (Harris, 1951, стр. 485). Отличия между ними незначительны, и оставить оба названия, видимо, нерационально. Лучше сохранить Czekanowskia как nomen conservandum. Установленные Р. Флорином роды Windwardia, Culgoweria и Stephenophyllum Самылина считает подродами Phoenicopsis, указывая, что «отличия в строении эпидермы их листьев... не могут считаться родовыми» (там же, стр. 117). Однако наши возможности в отношении таксономического «взвешивания» признаков чекановскиевых пока весьма ограниченны. Флорин в данном случае ориентировался на хвойных и гинкговых. Оснований для пересмотра его классификации родовой группы Phoenicopsis пока недостаточно.

Классификация гинкговых, предложенная Самылиной, во многом совпадает с моей (Krassilov, 1969—1970): выделена группа Sphenobaiera,

которая рассматривается как исходная для других групп; подчеркнута обособленность Pseudotorellia. Но есть и отличия. Вслед за Флорином Самылина относит Trichopitys к гинкговым. Но ведь Флорин относил к гинкговым и Czekanowskia, листья которой напоминают трофофиллы Trichopitys. В то же время В. Циммерман считал побег Trichopitys прообразом мегастробила хвойных. В общем Trichopitys — это всего лишь удобная модель для интерпретации репродуктивных органов голосеменных в духе теломной теории. Его систематическое положение, строго говоря, остается неясным.

Я отношу Glossophyllum и Sphenobaiera к одной группе, так как: 1) у сфенобайер наряду с лопастными встречаются цельные листья, неотличимые от Glossophyllum; 2) эпидермальные признаки у них совпадают; 3) микростробилы, найденные в органической связи с листьями обоих родов (описаны Крейзелем), идентичны. Род Eretmophyllum как по форме листа, так и по эпидермальным признакам ближе к этой группе, чем к настоящим гинкговым. Род Ginkgodium Yok., вероятно, синонимичен Sphenobaiera, что как будто подтверждается новыми японскими материалами Т. Кимуры и С. Секидо. Листья из мезозоя Сибири, отнесенные Самылиной к Ginkgodium, по всем признакам принадлежат роду Eretmophyllum. Листья с одной жилкой в конечной лопасти следует относить к Baierella R. Pot., а не к Sphenobaiera. Самылина отвергает род Ginkgoites на том основании, что не видит «принципиальной разницы» между листьями ныне живущей гинкго и ископаемыми листьями. В ряде случаев принципиальной разницы действительно нет, и тем не менее эти листья, вероятно, принадлежали растениям, которые существенно отличались от гинкго по строению репродуктивных органов. В отличие от Самылиной я считаю связь мегастробилов Karkenia с листьями Ginkgoites вполне вероятной. Достоверность реставрации, осуществляемой на основе совместного захоронения, зависит от тафономических условий. В аллохтонных захоронениях листья и репродуктивные органы обычно разделены, так как они обладают различной транспортабельностью (например, в эоценовых лондонских глинах плоды почти всегда захоронялись отдельно от листьев). С другой стороны, в гипоавтохтонных захоронениях разница в транспортабельности не играет роли и репродуктивные органы обычно встречаются вместе с листьями того же растения. При этом остатки листьев, как правило, гораздо более многочисленны, так что, найдя стробилы, мы можем быть почти уверены, что в нашей коллекции есть и соответствующие им листья. Рыхлые стробилы каркении могли сохраниться целиком лишь в гипоавтохтонных захоронениях (они бы не выдержали значительного переноса). Следовательно, задача сводится к тому, чтобы методом исключения найти среди встреченных вместе с ними листьев те, которые принадлежат тому же растению. В местонахождениях, изученных С. Архангельским, очевидно, только Ginkgoites может претендовать на роль листьев каркении. Такая реставрация подкреплена находками характерных укороченных побегов. В Буреинском бассейне вместе с каркенией встречено несколько родов по листьям, но связь с листьями Sphenobaiera наиболее вероятна.

Строение семезачатка буреинской каркении изучено довольно подробно. Нуцеллус здесь свободен вплоть до основания, где он соединяется с интегументом посредством более или менее массивного халазального выступа. Нуцеллярный клювик напоминает микропиле. Он имеет трубковидную форму, края наружного отверстия утолщены, и здесь нередко наблюдаются скопления пыльцевых зерен. Внутри пыльцевой камеры я никогда не находил больше двух-трех пыльцевых зерен (рис. 1, *г*). Пыльцевые зерна однобороздные, веретеновидные, на концах заострены. Экзина тонкая, гладкая. Длина около 35—45 *мк*. Нуцеллярный клювик каркении, вероятно, соответствует микропилярной трубке гнетовых (которая, как правило, значительно длиннее) и сальпинксу птеридоспермов.

Иначе говоря, он представляет собой структуру интегументального происхождения, возникшую в результате слияния мегаспорангия с внутренним покровом семезачатка. Таким образом, нуцеллус здесь имеет двойственную природу и не гомологичен спорангию. Дальнейшее изучение этого вопроса имеет большое значение для познания эволюции семени. Если излагаемые здесь представления о строении семезачатка каркении верны, то можно предположить, что у гинкговых первоначально было два интегумента и «воротничок» (вопреки мнению Флорина) является рудиментом наружного покрова. Последовательность образования покровов базипетальная: воротничок закладывается после дифференциации интегумента и нуцеллуса (Pankow und Sothmann, 1967).

Как и у гинкго, семена Karkenia с зародышем внешне мало отличаются от семезачатков. Зародыш, вероятно, развивался уже после отделения семезачатка от материнского растения. После удлинения суспензора зародыш располагался в верхней трети семени. Одновременно, удлиняясь кверху, суспензор, вероятно, достигал шейки архегония (рис. 1, *е*). Вполне сформировавшийся зародыш с семядолями и корешком показан на рис. 1, *ж*.

Своеобразие рода Pseudotorellia очевидно, но в основание листа здесь, как и у других гинкговых, входят два пучка (Krassilov, 1969—1970), а не один, как думает Самылина (данные Гарриса и Б. Лундблад в этом отношении ненадежны, так как для выяснения характера васкуляризации нужно иметь не только листья, но и несущие их побеги). Семена, связываемые с этим родом, мало отличаются от семян гинкго. Я не сомневаюсь в том, что чешуи Umaltolepis принадлежат тому же растению, что и листья Pseudotorellia, но предполагаемую связь чешуй с семезачатками доказать не удалось, и вопрос о морфологии стробила псевдотореллии остается открытым (вот еще одна немаловажная задача дальнейших исследований). Поэтому пришлось назвать семейство по Pseudotorellia (род по листьям), хотя в него включены и роды по репродуктивным органам. Вообще же я согласен с С. В. Мейеном в том, что роды по листьям можно группировать в турмы, но не в семейства.

Таким образом, как филогенетические построения, так и совершенствование классификации гинкговых и чекановскиевых связаны в первую очередь с изучением репродуктивных структур. С этой точки зрения едва ли удачны рекомендации Самылиной, которая «сознательно» не говорит о репродуктивных органах гинкговых, так как их находки якобы редки и недостоверны. Этим Самылина подчеркивает преимущественно прикладной характер своих исследований, главная задача которых — дать в руки стратиграфов новые руководящие формы из числа гинкговых и чекановскиевых. Однако семена гинкговых относятся к числу самых многочисленных и часто встречающихся ископаемых. На них можно возлагать такие же (если не большие) надежды в смысле практического применения, как и на листья. Виды по листьям различаются по расчлененности листовой пластинки, количеству устьиц на верхнем эпидермисе, опушенности и др. Между тем установлено, что ювенильные экземпляры гинкго имеют листья более расчлененные и опушенные, чем взрослые. Мужские экземпляры имеют относительно крупные, слабо расчлененные гипостомные листья на брахибластах, тогда как на длинных побегах листья мельче, у́же, сильнее рассечены, с варьирующим количеством устьиц на верхнем эпидермисе. Листья женских экземпляров менее полиморфны и чаще гипостомны (Kanis and Karstens, 1963). При этом у женских экземпляров листья опадают позднее, чем у мужских (Herzfeld, 1927), так что они могут оказаться в различных захоронениях. Степень опушенности и погруженность устьиц сильно варьирует у листьев гинкго, выращиваемых в разных климатических условиях. Таким образом, виды по листьям (с кутикулой или без нее) в высшей степени условны, а эволюционные построения на таком материале едва ли возможны.

Самылина указывает, что виды Phoenicopsis, имеющие эпидермальную характеристику, имеют ограниченное вертикальное распространение. Особенно показателен, по ее мнению, вид P. taschkessiensis, известный только из средне- и нерасчлененных нижне-среднеюрских отложений. Такой возрастной диапазон едва ли можно назвать ограниченным. В настоящее время не известно видов гинкговых и чекановскиевых с действительно узким вертикальным распространением. И все же я не сомневаюсь в их значении для стратиграфии. В талынжанской свите Буреинского бассейна (верхняя юра) доминируют чекановския и псевдоторелля; феникопсис очень редок и встречается только в аллохтонных захоронениях, гинкгоитес практически отсутствует. В вышележащей ургальской свите (конец юры — начало мела) феникопсис появляется в массовом количестве, чекановския и псевдоторелля постепенно приходят в упадок. Выше, в чагдамынской свите (баррем или начало апта), на первый план выдвигается гинкгоитес и сопутствующие ему семена. Увеличение численности сопровождается переходом от аллохтонных захоронений к гипоавтохтонным. Это означает, что палеосукцессия в данном случае связана с вертикальной миграцией растений (с возвышенностей в низины). Такая миграция обычно свидетельствует о похолодании. Сопоставив эти данные с материалами по другим районам, я убедился, что последовательность смены доминирующих видов во многих случаях совпадает. Так, в Ленском бассейне, по данным Н. Д. Василевской, «Ginkgo» с цельной пластинкой появляется в единичных захоронениях булунской свиты. В огонерюряхской свите численность этих листьев резко возрастает. По-видимому, это изменение отражает тот же переломный момент в эволюции климата раннемеловой эпохи, что и смена доминантов на границе ургальской и чагдамынской свит. Мне кажется, что лишь в таком палеоэкологическом аспекте чекановскиевые и гинкговые могут приобрести стратиграфическую ценность. Суммируя сказанное, перечислю наиболее интересные вопросы, связанные с изучением гинкговых и чекановскиевых.

1. Исследование морфологии капсул лептостробуса с точки зрения гомологии и происхождения репродуктивных органов цветковых растений.

2. Уточнение строения пыльника и пыльцевых зерен Ixostrobus, детальное сопоставление его антерофоров с различными типами тычинок.

3. Интенсификация исследований, посвященных семенам гинкговых и чекановскиевых.

4. Изучение экологии гинкговых и чекановскиевых, их роли в палеоэкосистемах, их участия в палеосукцессиях с целью выявления стратиграфически важных закономерностей.

ЛИТЕРАТУРА

Красилов В. А. 1968. Новая группа голосеменных — Czekanowskiales. Докл. АН СССР, т. 178, № 4, стр. 942—945.

Самылина В. А. 1970. Гинкговые и чекановскиевые (некоторые итоги и задачи исследований). Палеонтол. ж., № 3, стр. 114—123.

Harris T. M. 1951. The fructification of Czekanowskia and its allies. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 235, № 628, p. 483—508.

Herzfeld S. 1927. Beiträge zur Kenntnis von Ginkgo. Jahrb. wissensch. Bot., Bd. 66, Hf. 5, S. 814—858.

Kanis A. and Karstens W. K. H. 1963. On the occurrence of amphistomatic leaves in Ginkgo biloba L. Acta Bot. Neerl., vol. 12, № 3, p. 281—286.

Krassilov V. A. (В. А. Красилов). 1969—1970. Approach to the classification of Mesozoic «Ginkgoalean» plants from Siberia. The Palaeobotanist, vol. 18, № 1, p. 12—19.

Pankow H. und Sothmann E. 1967. Histogenetische Untersuchungen an den weiblichen Blüten von Ginkgo biloba L. Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 80, № 4, S. 265—272.

Дальневосточный геологический институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
4 XI 1970