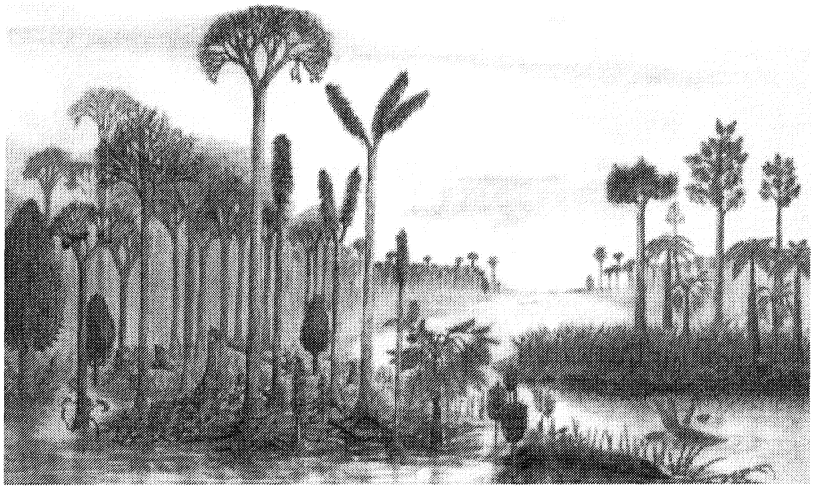
В.А. Красилов, Е.В. Бугдаева,
В.С. Маркевич, Н.П. Маслова

Проангиоспермы и происхождение цветковых растений

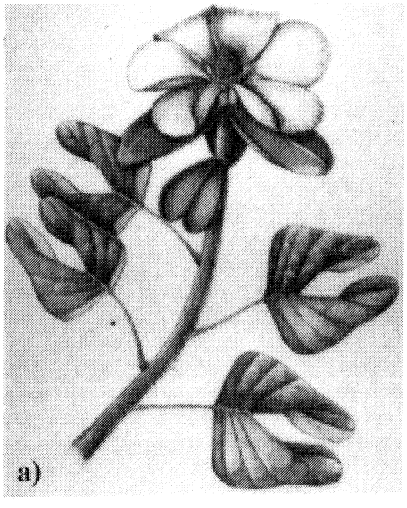


Реконструкция верхнекарбонового заболоченного леса с первыми семенными растениями

Цветковые – наиболее многочисленная и разнообразная группа высших растений, доминирующая в большинстве наземных экосистем. Именно к цветковым относятся основные культивируемые растения, от которых, в конечном счете, зависит наше существование. Поэтому разработка системы, отражающей историческое развитие цветковых и позволяющей предсказать свойства многих тысяч малоизученных и вновь открываемых видов, имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Еще Ч.Дарвин говорил о “проклятой тайне” происхождения цветковых, имея в виду их кажущееся внезапным появление в геологической летописи и невозможность распознать предковые формы. Хотелось бы лучше понять события, изменившие облик планеты, но существующая теория эволюции не дает ключа к их расшифровке.

Нами были получены факты, позволяющие приблизиться к разгадке “проклятой тайны”. Собранные материалы, относящиеся к древнейшим цветковым Дальнего Востока, Забайкалья, Монголии, Ближнего Востока и Австралии, были изучены с помощью современных методов электронной микроскопии и разработанных нами методов, в частности электронно-микроскопического изучения субкрустаций – минеральных реплик, сохранивших клеточное строение растительных тканей, а также извлечения растительных остатков из желудков ископаемых насекомых. Для каждого образца изучены данные о геологическом возрасте, условиях захоронения и сопутствующих остатках животных и растений.



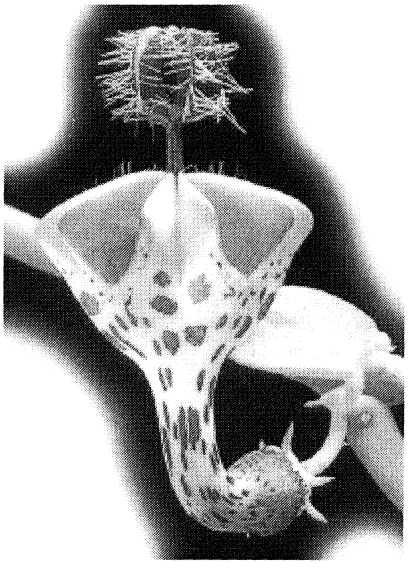
Полученные результаты позволили сформулировать ряд эволюционных гипотез, относящихся к факторам и механизмам становления цветковых растений.

Древнейшие покрытосеменные появляются в средних широтах Северного и Южного полушарий 120–115 млн лет назад. В древнейших слоях, относящихся к этому периоду, найдены пыльцевые зерна с дырчатым покровом и другими признаками репродуктивной самонесовместимости, характерными для покрытосеменных. Немного позднее к ним присоединяются крупномерные остатки: листья, цветки, плоды, причем первые листья, как правило, очень мелкие, с "дезорганизованным" сетчатым жилкованием, цветки невзрачные, собранные в соцветия, плоды также мелкие, нередко снабженные хохолками или зацепками для распространения животными.

Местонахождения древнейших покрытосеменных встречаются главным образом в переходной полосе между тропической и умеренной зонами, которая в меловом периоде находилась приблизительно вдоль параллелей 50° с.ш. и 40° ю.ш. При этом сходные события происходили одновременно в нескольких регионах, т.е. существовало несколько крупных центров параллельного развития цветковых растений. Среди них стоит особо выделить байкальско-гобийский центр. О его существовании можно было догадываться по известным ранее единичным находкам пыльцевых зерен и листьев в нижнемеловых отложениях верховьев реки Витим в Забайкалье. Нам удалось значительно пополнить подобные находки в Забайкалье и обнаружить новые местонахождения древнейших покрытосеменных в Западной Монголии. Здесь впервые появляются травянистые формы, а также, судя по остаткам плодов, растения с признаками семейства ореховых – одного из наиболее древних среди современных покрытосеменных. Подобные плоды недавно обнаружены также в нижнемеловых отложениях Махтеш-Рамона в Южном Израиле. Там они встречаются в вулканических отложениях, что позволяет достаточно точно определить их возраст. Таким образом, можно считать доказанным существование и ближневосточного центра происхождения древнейших цветковых растений, причем, несмотря на географическую удаленность, эволюционные события в обоих центрах развивались одновременно.

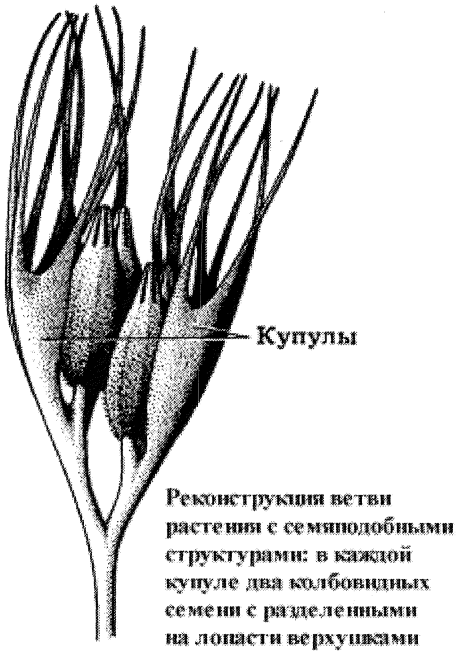
Еще более удивителен параллелизм ранней истории цветковых растений на Азиатском и Австралийском континентах. На юге последнего (в штате Виктория) был крупный независимый центр происхождения цветковых растений – Кунварра. Наиболее примечательными оказались находки плодов с признаками цератофилловых – обособленного по морфологическим и биохимическим признакам современного семейства водных цветковых. При этом в одновозрастных отложениях Забайкалья были найдены остатки цветковых, очень близкие морфологически австралийским.

Примечательная особенность всех этих местонахождений состоит в том, что они приурочены к отложениям древних рифтовых долин (рифт – зона растяжения земной коры, где между двумя расходящимися плитами появляется трещина, из которой изливается магма), расположенных как на территории Забайкалья и Монголии, так и в пустыне Негев и на юге Австралии (бассейн Джиппсленд). По-видимому, древнейшие покрытосеменные возникли в рифтовых долинах, по которым и происходило их первоначальное расселение. Экологические условия в древних рифтах, вероятно, характеризовались исключительно высоким биологическим разнообразием и продуктивностью наземных и водных экосистем. Можно предположить, что вулканизм, неоднородность геологического субстрата, геохимических и микроклиматических условий создавали тенденцию к ускорению развития, которая отчетливо

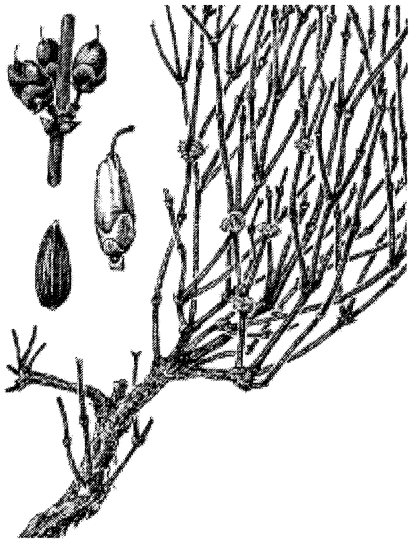


выражена у примитивных покрытосеменных, и способствовали эволюционным новообразованиям.

Еще одним важным эволюционным фактором становления цветковых растений было взаимодействие с животными, которые способствовали распространению плодов и участвовали в опылении цветковых растений. Уже упоминавшиеся зацепки на древнейших плодах свидетельствуют о распространении их млекопитающими, птицами, а в случае водных форм, возможно, и личинками стрекоз и водных жуков. Нам удалось обнаружить хорошо сохранившуюся пыльцу в желудках ископаемых насекомых различного геологического возраста. Юрские кузнечиковые и близкие к ним формы – крупные насекомые, достигавшие 15 см в размахе крыльев, – питались преимущественно пыльцой Classopollis, у которой впервые развиваются сложные проростковые структуры, характерные для цветковых. Это лишь первые конкретные доказательства взаимодействия растений и насекомых в геологическом прошлом. Дальнейшее накопление подобных данных может пролить свет на роль сопряженной эволюции в становлении крупных групп растительного и животного мира.



Реконструкция ветви растения с семяподобными структурами: в каждой купуле два колбовидных семени с разделенными на лопасти верхушками

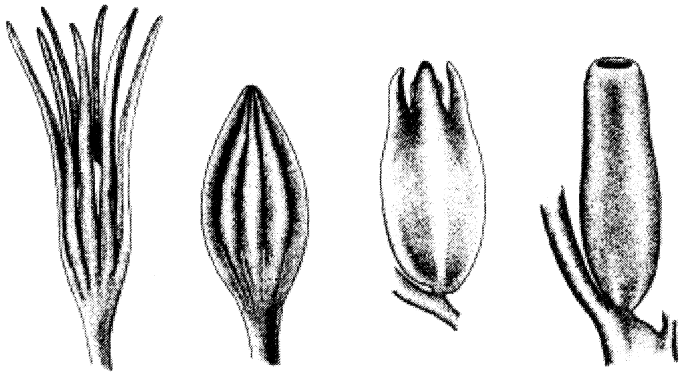


Эфедра хвощевая – современная форма предполагаемого предка цветковых растений

Во всех изученных нами центрах происхождения древнейшим покрытосеменным сопутствуют растения, которые формально не относятся к этой группе, но обладают важнейшими характерными для нее признаками – листьями с многопорядковым сетчатым жилкованием, пыльцевыми зернами с разнообразными проростковыми щелями и порами, цветкоподобными и плодообразными структурами, семенами, заключенными в купулы, которые аналогичны, а в ряде случаев, может быть, и гомологичны завязи. Мы назвали такие растения проангиоспермами. Признаки, свойственные покрытосеменным – настоящим ангиоспермам, – у них еще не получили полного развития и к тому же проявляются разрозненно, не образуя устойчивых сочетаний.

К проангиоспермам относятся недавно открытые вымершие формы гнетовых. Сходство гнетовых с покрытосеменными (проявляющееся не только в морфологических признаках, но и в развитии зародышевого мешка и оплодотворении, предваряющем двойное оплодотворение покрытосеменных), разумеется, не ускользнуло от внимания

морфологов и в свое время даже послужило основой для “эфедровой” теории происхождения цветковых. Однако высокая специализация современных форм гнетовых, представленных тремя морфологически далеко разошедшимися родами, и отсутствие каких-либо сведений о геологическом прошлом этой группы растений не позволяли считать их возможными предками покрытосеменных. Для серьезного исследования эволюционной роли гнетовых просто не было достаточных данных.



Семяподобные структуры нескольких палеозойских растений

Изучение ископаемых гнетовых началось с открытия нового рода – *Eoantha* – в нижнемеловых отложениях Забайкалья, где он встречается вместе с древнейшими покрытосеменными. За этой находкой последовали новые, свидетельствующие о заметной роли гнетовых в мезозойской растительности и их значительном морфологическом разнообразии. Недавно нами изучен еще один новый род гнетовых, обнаруженный в уже упоминавшемся австралийском нижнемеловом местонахождении Кунварра, который близок современной эфедре. В тех же растительных сообществах заметную роль играли и другие проангиоспермы. Так, в Байсинском местонахождении Забайкалья кроме эоанты встречены своеобразные околоводные растения Baisia, произошедшие от мезозойских бенниттитов. Их органы размножения – купулы с пучками длинных волосков – напоминали семянки пушицы и других осоковых. В местонахождении Махтеш-Рамон (Израиль) первым покрытосеменным сопутствуют кейтониевые – еще одна широко распространенная группа проангиоспермов.

Разнообразные проангиоспермы входили в состав одних и тех же растительных сообществ и подвергались давлению одних и тех же факторов среды. Некоторые из них оказались в эволюционном плане более перспективными, чем другие. Однако нельзя утверждать, что лишь какая-то одна линия проангиоспермов дала начало всем покрытосеменным. Мы можем констатировать лишь то, что признаки различных групп покрытосеменных появляются не в одной, а в нескольких линиях проангиоспермов. Так, у изученных нами чекановскиевых семена развивались в двустворчатых купулах с краевыми рыльцевыми гребнями, характерными для наиболее примитивных магнолиецветных. В то же время кейтониевые демонстрируют возможность параллельного возникновения иного типа завязи с многочисленными базальными семяпочками. Уже упоминавшаяся байсия имела купулы с единственной прямой семяпочкой, развивавшейся на верхушке цветоложа, как у злаков и близких к ним однодольных.

Одним из существенных достижений двух последних лет было детальное морфологическое изучение *Eoantha* и родственных ей гнетофитов, листья которых по внешней морфологии и анатомическим признакам соответствуют листьям злаков. Принимая во внимание также существенное сходство репродуктивных структур, можно

теперь с известной долей уверенности говорить о филогенетической близости гнетовых и злаков – самой важной для человека группой цветковых растений.

Учитывая большое морфологическое разнообразие проангиоспермов и то, что вегетативные и продуктивные структуры, которые могли быть прототипами соответствующих структур разных групп цветковых растений, появились в разных эволюционных линиях, нельзя утверждать, например, что злаки произошли от магнолиевых или другой стволовой группы двудольных. Палеонтологическая летопись свидетельствует о независимом происхождении основных эволюционных линий покрытосеменных от разных проангиоспермов, которые, в свою очередь, происходят от птеридоспермов, беннеттитов и других древних голосеменных. В генетическом плане цветковые, таким образом, унаследовали значительную часть развивавшегося в течение многих миллионов лет генофонда семенных растений. В этом основа их исключительно высокого биологического разнообразия и больших эволюционных потенций.

Словарь терминов

Беннеттиты – вымершая группа семенных растений с однополыми или двуполыми шишками, характеризующимися циклическим расположением частей и напоминающими цветок.
Гнетовые – группа семенных растений, представленная в современной флоре тремя родами, для которых характерны сосуды в древесине и свободноядерное развитие зародышевого мешка. По этим признакам гнетовые близки к покрытосеменным.
Кейтониевые – вымершие мезозойские растения с сетчатым жилкованием листьев и семенами, развивающимися в сферических купулах.
Купула – открытое или сомкнутое вместилище семян (семяпочек).
Чекановскиевые – вымершие древесные растения с игольчатыми или лентовидными листьями и семяпочками в двустворчатых купулах.

качественные мониторы samsung; Плэйбэк рекомендует фотоаппарат canon, видеокамера dcr скидки!; бутсами; Удобные автомобильные кондиционеры от компании Глобал Конди.; www.planetakadrov.com - горячие вакансии в Москве