ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 1998, № 4, с. 106–110

УДК 561:56.07

ГЕОЛ 24

ГРАМИНОИДНОЕ РАСТЕНИЕ ИЗ МЕЛА БЛИЖНЕГО ВОСТОКА

© 1998 г. В. А. Красилов, И. А. Добрускина

Палеонтологический институт РАН
Еврейский университет, Иерусалим

Поступила в редакцию 13.05.97 г.

Реф.

Установлен новый род и вид Gerofitia lorchii gen. et sp. nov. по ископаемому соплодию из туронских отложений южного Израиля. Это наиболее древняя находка макроостатков граминоидных однодольных, указывающая на их относительно раннее появление в эволюционной истории покрытосеменных. Обсуждаются вопросы гомологии колосковых и цветковых органов злаков и осоковых.

Граминоидная группа травянистых однодольных включает, наряду со злаками, габитуально сходные семейства Cyperaceae и Restionaceae, а также ископаемые формы, чья систематическая принадлежность внутри группы не всегда ясна и которые могут оказаться промежуточными между известными нам семействами или представителями вымерших семейств. Злаковые и осоковые, экологически и экономически наиболее важные семейства однодольных покрытосеменных, остаются в эволюционном отношении наименее изученными, а в вопросах интерпретации их репродуктивных органов по сей день сохраняется значительный разнобой мнений, находящий отражение в систематике. Достаточно напомнить, что А. Кронквист (Cronquist, 1981) относит их к одному порядку Cyperales, а А.Л. Тахтаджян (1966) – к разным надпорядкам и даже подклассам (при том, что разработанные этими авторами макротаксономические системы цветковых растений в других аспектах почти полностью совпадают).

Можно предположить, что сходство жизненных форм граминоидов, многие из которых играют доминирующую роль в травянистых сообществах, по преимуществу конвергентное. Их репродуктивные органы считаются высокоспециализированными и представляют собой более или менее сложные собрания колосков с крайне редуцированными цветками, защищенными чешуями, гомологизация которых как внутри семейств, так и, в особенности, между семействами сталкивается с большими трудностями. Некоторые морфологи считают цветки граминоидных однодольных (или части их) цветковидными соцветиями. Однако теоретические построения в этой области опираются лишь на сравнительную морфологию современных представителей группы. Скудные палеонтологические данные пока не находят применения в реконструкции исходных структур и не позволяют прояснить филогенетические взаимоотношения граминоидов между собой и другими однодольными.

Появление основных семейств граминоидов обычно относят к эоцену, хотя в настоящее время известны и более древние находки. Так, из раннего палеоцена Амурской области описаны семянки Carex tsagajanica Krassilov, морфологически сходные с таковыми миоценовых и современных осок (Красилов, 1976). Приблизительно на этом же уровне или несколько ранее, в конце маастрихта, появляются достоверные находки пыльцевых зерен Restionaceae (Hochuli, 1979; Muller, 1984). Из верхнемеловых – сантон-кампанских – отложений Казахстана известны соцветия Taldysaja, относящиеся к вымершей группе граминоидных однодольных (Krassilov et al., 1983). Новая находка в раннетуронских отложениях Ближнего Востока отодвигает их появление, по крайней мере, на двадцать миллионов лет назад. Уже сам факт столь раннего обособления группы, которую принято считать эволюционно продвинутой, входит в противоречие с господствующими филогенетическими представлениями. Одновременно эта находка дает некоторый материал для гомологизации пазушных комплексов злаков и осоковых.

Единственный экземпляр деформированного соплодия и множество отдельных чешуй и плодов, сохранившихся на том же штуфе породы, происходят из местонахождения Маале–Герофит, расположенного на левом склоне пади Герофит (Грофит) вблизи ее слияния с долиной Арава в 62 км к северу от г. Эйлат по шоссе Эйлат – Мертвое море (местные координаты 1572/9337). Местонахождение открыто профессором Лорхом (Lorch, 1965, 1967), который в популярном очерке об ископаемой флоре Израиля особо отметил находку кистевидного соцветия неизвестного растения, возраст которого более 90 млн. лет. Здесь же найдены листья платаноидов, дриофиллов и водных двудольных. Остатки растений содержатся в

светло-серых мергелистых аргиллитах верхней части свиты (формации) Ора-Шейл, сложенной красноцветными и пестроцветными сланцами (тонкослоистыми алевропелитами), перемежающимися с известняками и доломитами (Bartov et al., 1972). Их геологический возраст контролируется находками раннетуронских аммонитов в нижней части разреза и позднетуронского Radiolites praesauvagesi в перекрывающей свите Герофит. Эти отложения широко распространены в области Арава и прилежащих районах пустыни Негев, на фланге рифтовой зоны, в которой известны проявления раннемелового (аптского) наземного вулканизма. В туроне эпирифтовый бассейн заполнялся отложениями карбонатного шельфа и терригенной кластикой, сносимой с возвышенных участков Арабской плиты.

Остатки соплодия сохранились в виде отпечатка с пылевидным углистым веществом. При изучении материала в ПИН РАН части боковых ветвей, погруженные в породу, были отпрепарированы тонкими иглами под стереоскопическим микроскопом, что позволило получить более полное представление о структуре соплодия и морфологии его элементов. Электронная микроскопия удаленных в процессе препаровки мелких фрагментов противоотпечатка выявила детали жилкования цветочных чешуй. Материал хранится в Институте биологических наук, Иерусалим, коллекция "Т".

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 95–04–11863. И.А.Добрускина признательна профессору И.Лорху за предоставленную возможность изучить материал из раннетуронского местонахождения, д–ру З.Леви и д–ру И.Бартову за консультации по стратиграфии меловых отложений.

Род Gerofitia Krassilov et Dobruskina, gen. nov.

Название рода от местонахождения Маале–Герофит.

Типовой вид – Gerofitia lorchii sp. nov.

Diagnosis. Infructescence loosely paniculate corymbiform, with two branch nodes, the distal branches ascending above the apex. Branches (paracladia) racemose, apically fasciculate, with crowded terminal units; these spicate bearing five to seven imbricate bracts (glumes) of which the distal axillates two scales enveloping fruit and shed with it. Scales of the axillar complex owned, longer than glumes, dimorphic, the abaxial thick carinate, the adaxial slightly shorter, membranous, with parallel veins connected by cross-veines, their owns converging over the fruit forming pincers-shaped beaks.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. По структуре соцветия новый род отличается от всех известных ископаемых форм, включая позднемеловую Taldysaja (Krassilov et al., 1983), имеющую пучковатое соцветие радиального строения с шиповидными колосковыми чешуями. Щитковидные соцветия встречаются у современных Cyperaceae, тогда как строение пазушных комплексов допускает сопоставление как с осоковыми, так и со злаками, но лишь на уровне семейств, а не отдельных родов.

Gerofitia lorchii Krassilov et Dobruskina, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–9 (см. вклейку)

Название вида в честь палеоботаника И.Лорха.

Голотип – Институт биологических наук, Иерусалим, экз. № Т–244; Южный Израиль, Арава, местонахождение Маале-Герофит; нижний турон, формация Ора-Шейл.

Диагноз. Как для рода.

Описание (рис. 1, 2). Сохранился участок сложного соплодия в окружении отдельных плодов и чешуй, очевидно, принадлежащих тому же растению и осыпавшихся при захоронении. Соплодие метельчатое, с короткой главной осью и двумя мутовками боковых ветвей, из которых нижние развиты более мощно, чем верхние, которые поднимаются выше апекса, образуя вогнутый щиток (см. классификацию соцветий в Федоров, Артюшенко, 1979). Боковые ветки имеют структуру сложных односторонне ветвящихся кистей. Ветви третьего порядка колосовидные, с короткими брактеями (колосковыми чешуями), пазушный комплекс которых состоит из двух неравной длины остистых чешуй (абаксиальная крупнее адаксиальной), облекающих плод (некоторые пазушные комплексы, по-видимому, еще содержат цветочные органы, см. ниже).

На продолжении главной оси находится масса разрозненных колосков, по-видимому, принадлежащих верхушечной кисти. Боковые ветки отходят в двух узлах, намеченных поперечными желобками и разделенных междоузлием длиной 9 мм. Дистальные ветви длиной около 20 мм расходятся под открытым углом и направлены вверх, перевешивая главную ось. Проксимальные ветви слегка отогнуты книзу. Ни одна из них не сохранилась полностью. Но они явно мощнее и по длине, по-видимому, значительно превышали последние. Ветвление третьего порядка дихоподиальное, с мощно развитыми базальными ветвями нижнего ряда, отходящими под открытым углом на расстоянии около 7 мм от главной оси. Прижатая поперек главной оси относительно хорошо сохранившаяся базальная ветвь длиной 30 мм в свою очередь неравнодихотомически ветвится в быстрой последовательности, образуя пучки, состоящие из пяти – шести тесно сидящих колосков (табл. VI, фиг. 1). Аналогично угол выхода и интервалы ветвления сокращаются в направлении

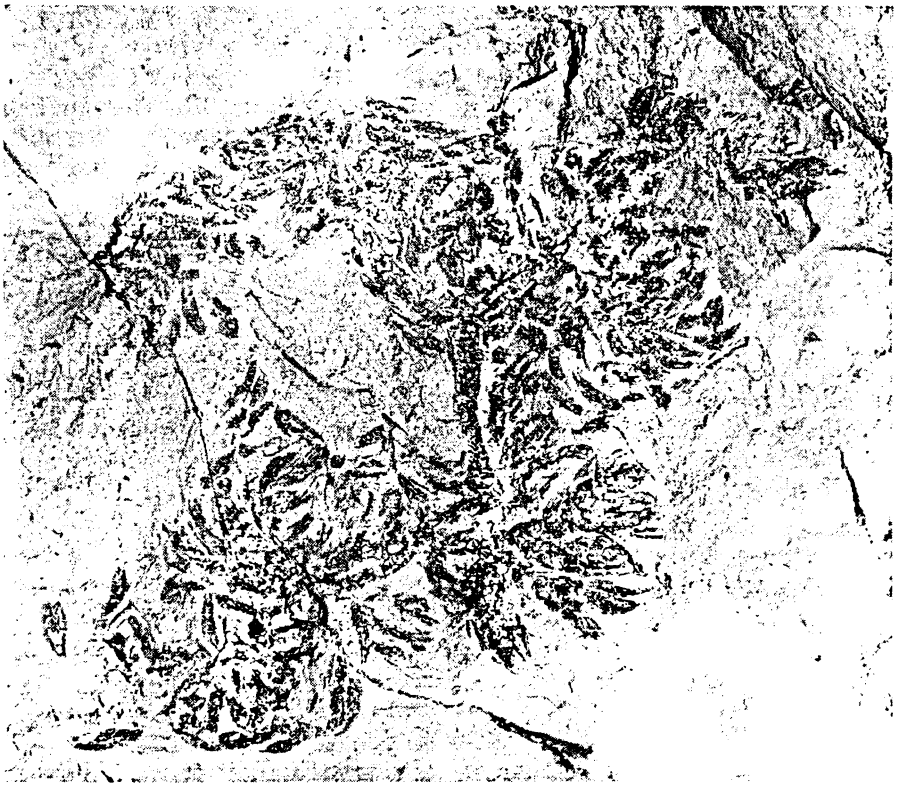

Рис. 1. Соплодие и отдельные плоды Gerofitia lorchii sp. nov., голотип № Т–244 (×5).

верхушки боковых ветвей, завершающихся плотными пучками колосков.

В основании боковых ветвей сохранились только низбегающие по оси основания брактей, возможно, каудатных. Тонкие линейные филломы, выступающие из массы колосков (табл. VI, фиг. 4), могут быть концами брактей или профиллами, но характер их прикрепления к оси установить невозможно.

Колосовидные ветви последнего порядка длиной около 7–9 мм несут 5–7 коротко-треугольных черепитчатых колосковых чешуй, две или три из которых пустые, остальные содержат пазушные комплексы из двух более длинных остистых чешуй, вложенных одна в другую. Нижняя (абаксиальная) чешуя крупнее верхней (адаксиальной) и облекает последнюю. Их верхушечные ости пинцетовидно смыкаются, реже разомкнуты, с выступающим между ними носиком плода (табл. VI, фиг. 2, 3, 5). В отдельных случаях на продольном сколе видны сохранившиеся внутри пазушного комплекса мелкие чешуйчатые придатки (табл. VI, фиг. 5).

Морфологические детали лучше видны на опавших чешуях. Нижняя чешуя ланцетовидная, длиной 4 мм, сидячая, килеватая, с верхушечной шиловидно согнутой осью длиной 0,5 мм, ровными краями и продольно-штриховатой ложковидно прогнутой центральной частью. Верхняя чешуя более тонкая, пленчатая, продолговатая, длиной около 3.5 мм, шириной около 1.5 мм, с относительно короткой осью, в основании пережатая, мозолевидно утолщенная, с едва заметной ножкой. Жилкование верхней чешуи отчетливо выражено на отпечатке в виде расходящихся от середины основания и в дальнейшем параллельных, слегка извилистых ребер, между которыми в СЭМ обнаруживается система лестничных перемычек (табл. VI, фиг. 8).

При опавших плодах сросшиеся чешуи образуют подобие мешочка с расщепленным носиком (табл. VI, фиг. 6,7). Судя по характеру смятия, они были скорее эластичными, чем ломкими. Опавшие плоды чаще лежат выпуклой нижней чешуей кверху и лишь немногие обращены к наблюдателю более плоской верхней чешуей с ребристой поверхностью (табл. VI, фиг. 9).

Материал. Голотип.

В предыдущей статье о находке раннемелового (аптского) плода (Krassilov, Dobruskina, 1995) было высказано предположение о ближневосточном центре ранней эволюции цветковых растений, связанном с рифтовой зоной. Первое появление граминоидных однодольных в том же регионе подтверждает его значение как генетического центра исходного разнообразия группы.

Эти материалы имеют отношение не только к хронологии развития важнейших порядков покрытосеменных, но и к морфологической эволюции сложных соцветий, гомологии и структурной интерпретации их функциональных элементов.

Среди соцветий современных покрытосеменных щиток встречается, главным образом, в семействах, занимающих высокое положение на филогенетическом древе, в том числе у осоковых. Уже сам факт появления столь сложной структуры в середине мелового периода представляет определенный интерес для эволюционной морфологии цветковых растений.

Стоит отметить, однако, что сложные соцветия возникли еще на уровне раннемеловых гнетофитов. У них также наблюдалась редукция и миниатюризация элементов соцветия, в некоторых эволюционных линиях приобретавшего граминоидный облик (Krassilov, 1997). Исходя из этого, можно предположить, что граминоидные соцветия формировались не по классической схеме эволюционной морфологии – из одиночных цветков с полным набором цветочных органов, а на основе уже значительно продвинувшихся по пути агрегации и редукции соцветий проангиоспермов. Сложные соцветия независимо появились и в других линиях травянистых покрытосеменных (Caspiocarpus: Вахрамеев, Красилов, 1979) и, по-видимому, более характерны для середины мелового периода, чем одиночные цветки.

Интерпретация основных функциональных единиц этих сложных соцветий – элементов пазушных комплексов – представляет трудноразрешимую задачу не только на ископаемом, но и на рецентном материале. На граминоидном уровне трансформации цветочных органов различия между одноцветковыми колосками и видоизмененными цветками не всегда достоверны и во многом зависят от сложившихся у специалистов по тому или иному семейству традиций и терминологических предпочтений. В частности, псевдантиевая теория гораздо более популярна в применении к цветку осоковых (Schultze-Motel, 1959; Eiten, 1976), чем злаков, хотя реальная ситуация может оказаться обратной. Нет уверенности в том, что колосковые чешуи (glumae) осок и злаков действительно гомологичны. Тем более спорна традиционная интерпретация нижней (lemma) и верхней (palea) цветковых чешуй, лодикул, мешочков осоковых. Ориентация на классический прототип цветка заставляет видеть в структурах пазушных комплексов трансформированные элементы околоцветника – чашечки (верхняя цветковая чешуя) и венчика (лодикулы), хотя для такой интерпретации нет серьезных морфологических оснований.

В циперологии происхождение мешочков и их гомология представляют противоречивую проблему. По широко распространенным представлениям, типичные мешочки (перигинии) происходят от профилла колоска – адаксиальной чешуи, противостоящей глуме. Профилл осоковых весьма изменчив по развитию килей и жилкованию и в ряде случаев образован двумя сросшимися листьями (см. обзор в: Blazer, 1944). Однако дистально расщепленные перигинии в различных группах осоковых негомологичны и могли формироваться на основе диморфных органов, с участием настоящих колосковых чешуй, поддерживаемых похожими на них брактеями, или превдолюмами (Shah, 1962). У Lagenocarpus, Microdracoides, Cephalocarpus интраперигинные колоски утратили морфологическую определенность в результате редукции рахиллы и смещения цветка в верхушечное положение. В подобных случаях колосковые чешуи выглядят как элементы околоцветника, а их место занимают псевдоглюмы.

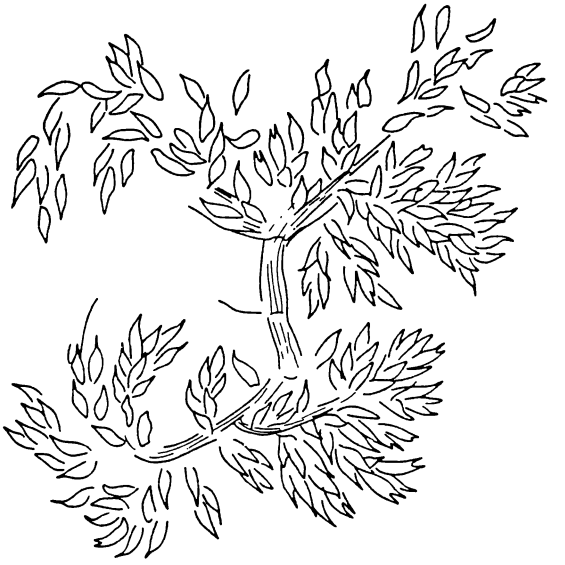

Рис. 2. Gerofitia lorchii sp. nov., голотип № Т–244, стуктура соплодия, прорисовка по рис. 1.

Морфология пазушных комплексов среднемеловой Gerofitia позволяет рассматривать в качестве исходных элементов два противопоставленных чешуевидных органа, из которых более массивный нижний (абаксиальный) топологически и морфологически соответствует типичной лемме злаков и глюме осоковых, а относительно тонкий верхний (адаксиальный) может быть сопоставлен с палеей, отличаясь от наиболее распространенной среди злаков двукилевой безостой формы последней листоподобной пластинкой и жилкованием. Параллельное жилкование с поперечными комиссуральными тяжами характерно для граминоидного типа листьев, свидетельствуя в пользу интерпретации верхней чешуи Gerofitia как профилла. Ее участие в образовании мешочковидной оболочки плода дает дополнительное основание

для сопоставления с профиллом осоковых и гомологизации последнего с верхней цветковой чешуей (палеей) злаков. Признаки двойного органа в структуре палеи аналогичны таковым двойного профилла осоковых. Морфологическая изменчивость палеи и ее нередко мешочковидная форма подтверждают такую гомологизацию.

Из этих сопоставлений следует, что традиционные представления о цветке злаков нуждаются в ревизии. В частности, так называемые цветковые чешуи и пленки, по-видимому, не связаны с околоцветником (в данном случае отсутствующим), а имеют колосковое происхождение аналогично редуцированному цветковидному колоску лагенокарповых. Хотя наши данные явно недостаточны для окончательных выводов, расположение внутренних чешуевидных придатков пазушного комплекса, по-видимому, соответствующих лодикулам, согласуется с интерпретацией цветка злаков как крайне редуцированного одноцветкового колоска.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеев В.А., Красилов В.А. Репродуктивные органы цветковых из альба Казахстана // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С. 121–128.

Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 91 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.–Л.: Наука, 1966. 611 с.

Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.

Bartov J., Eyal Y., Garfunker Z., Steinitz G. Late Cretaceous and Tertiary stratigraphy and paleogeography of Southern Israel // Israel J. Earth Sci. 1972. V. 21. P. 69–71.

Blazer H.W. Studies in the morphology of the Cyperaceae // Amer. J. Bot. 1944. V. 31. P. 53–64.

Cronquist A. An integrated system of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p.

Eiten L.T. Inflorescense units in the Cyperaceae // Ann. Missouri Bot. Gard. 1976. V. 63. P. 81–112.

Hochuli P.A. Ursprung und Verbreitung der Restionaccen // Vierteiljahrschr. naturf. Ges. Zürich. 1979. Bd. 124. S. 109–131.

Krassilov V.A., Angiosperm origins. Sofia: Pensoft, 1997. 270 p.

Krassilov V.A., Dobruskina I.A. Angiosperm fruit from the Lower Cretaceous of Israel and origins in rift valleys // Paleontol. Zh. 1995. V. 29. № 2A. P. 110–115.

Krassilov V.A., Shilin P.V., Vakhrameev V.A. Cretaceous flowers from Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1983. V. 40. P. 91–113.

Lorch J. Fossil plants of Israel // Mada (Science). 1965. № 1. P. 36–43 (in Hebrew).

Lorch J. Pictures of fossil plants // Mada (Science). 1967. № 6 (cover).

Müller J. Significance of fossil pollen for angiosperm history // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. V. 71. P. 419–443.

Schultze-Motel W. Entwicklungsgeschichtlice und verleichend-morphologishe Untersuchungen im Blutenbereich der Cyperaceae // Bot. Jb. 1959. V. 78. P. 129–170.

Shah C.K. Floral morphology of the Cyperaceae // Natur. Canad. 1962. V. 89. P. 330–339.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–9. Gerofitia lorchii Krassilov et Dobruskina, sp. nov., голотип № T–244: 1 –часть базальной ветви с пучками колосков (×6); 2 – короткие колосковые чешуи с пазушными комплексами из двух диморфных чешуй, ости которых пинцетовидно сходятся над верхушкой плода (×16); 3 – опавший плод в мешочковидной оболочке, образованной верхней (слева) и нижней чешуями (×16); 4 – пучок колосков с выступающими линейными окончаниями брактей или профиллов боковой ветви соцветия (×16); 5 – продольный скол пазушного комплекса (слева), внутри которого видны мелкие чешуевидные придатки (×16); 6 – опавший плод, обращенный к наблюдателю верхней пленчатой чешуей (×16); 7 – расщепленный носик мешочковидной структуры того же плода (×30); 8 – комиссуральные тяжи между жилками верхней чешуи, СЭМ (×140); 9 – опавший плод с хорошо сохранившейся верхней чешуей (в центре), видно параллельное жилкование (×16).

A Gramminoid Plant from the Cretaceous of the Middle east

V. A. Krassilov and I. A. Dobruskina

A new genus and species *Gerofitia* gen. et sp. nov. is erected on the basis of a fossil infructescence from the lower Turonian of Israel. This is the earliest macrofossil of graminoid monocotyledons evidencing their early appearance in the evolutionary history of angiosperms. Problems in the homology of spikelets and florets of grasses and sedges are discussed

Key words: angiosperms, Cretaceous, evolution, graminoids, Middle East, monocotyledons.

1
2
3
4
5
6
7
8
9