

# СИНГЕНЕЗ И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ В МАНГРОВЫХ СООБЩЕСТВАХ ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ПУСТЫНИ НЕГЕВ (ИЗРАИЛЬ)

В.А. Красилов<sup>1,2</sup>, З. Леви<sup>3</sup>, Э. Нево<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт эволюции Университета Хайфы, Хайфа, Израиль

<sup>3</sup>Геологическая служба Израиля, Иерусалим, Израиль

Взаимоотношения между сингенезом (эволюцией сообществ) и макроэволюцией рассматриваются на примере первых мангровых сообществ, образованных цветковыми растениями. В датированных по аммонитам среднетуронских отложениях пустыни Негев открыты ископаемые мангры современного типа, обладающие характерными адаптивными признаками корневой системы, развития репродуктивных структур и прорастания (криптовивипария). Такие высокоспециализированные сообщества возникли уже на ранней стадии эволюционной истории цветковых растений, что свидетельствует об исключительно высоких темпах экологической дифференциации. Морфологическая дифференциация развивалась параллельно экологической: в ранних мангровых сообществах формировались новые группы покрытосеменных, позднее получившие широкое распространение на южных континентах. Геохронологическая корреляция мангров и черносланцевых событий в туроне Средиземноморья указывает на существенный вклад ранних экосистем этого типа в круговорот углерода и климатические изменения. Впервые обнаружены высокоорганизованные формы галлов и высокое разнообразие галлообразователей, в том числе микроскопических клещей. Поведенческие признаки, считающиеся высокоспециализированными, возникли уже на ранних стадиях коэволюции насекомых и покрытосеменных растений в связи с формированием новых биотических сообществ.

## ВВЕДЕНИЕ

В классической теории эволюции сингенез, или эволюция сообществ, обычно рассматривается как следствие эволюции видов, которые в ходе исторического развития образуют новые сочетания. В качестве первого шага к видообразованию рассматриваются генные мутации. В альтернативной модели (Красилов, 1977, 1997; Krassilov, 2003) импульсы развития направлены от высших уровней к низшим, от глобальных изменений среды к перестройке экосистем, макроэволюции, видообразованию, эволюции генома. Основные закономерности развития повторяются от уровня к уровню: онтогенез повторяет филогенез, а сингенез отражает ту же динамику биомассы, мортмассы и биологического разнообразия, что и экологическая эволюция биосфера в целом (Красилов, 1992, 1997; Krassilov, 1992).

Сложные взаимосвязи между биотическим сообществом как системой адаптивных типов и экологических ниш и организмами, заполняющими эти ниши, по праву занимают ключевое положение в новом эволюционном синтезе. Факторическое

исследование этих взаимосвязей возможно в тех случаях, когда палеонтологическая летопись представляет нам материал по сопряженной эволюции биотических сообществ и организмов, их слагающих.

В настоящей работе взаимоотношения между сингенезом и макроэволюцией рассматриваются на примере первых мангровых сообществ, образованных цветковыми растениями. Известно, что ранние цветковые растения появились в начале мелового периода, а основные ветви их филогенетического древа закладывались в середине мелового периода. Эти морфологические процессы сравнительно хорошо документированы. Значительно хуже изучена протекавшая в то же время и, по-видимому, не менее высокими темпами, дифференциация сообществ покрытосеменных растений. Полученные нами данные позволяют утверждать, что даже такие высокоспециализированные типы сообществ как мангры, возникли уже на ранних стадиях эволюции группы. Исследование первых мангровых сообществ показывает, что с ними связаны важнейшие события в плане эволюционных взаимодействий и морфологической эволюции.

## ПЕРВЫЕ МАНГРОВЫЕ СООБЩЕСТВА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

### Адаптивные признаки мангров

Мангры, занимающие в настоящее время около 73% береговой линии тропических морей и проникающие за пределы тропической зоны вплоть до 30° с. ш. и 38° ю. ш., представляют собой своеобразный тип древесных растительных сообществ, приспособленных к специфическим условиям обитания в приливно-отливной зоне. Мангровые растения обладают адаптациями (например, живорождением), которые не встречаются или чрезвычайно редки в сообществах других типов. По биологической продуктивности и разнообразию мангровые экосистемы (нередко именуемые в современной литературе испаноязычным термином “мангалы”) занимают выдающееся место в структуре наземной и околоводной растительности (Hogarth, 1999). Они оказывают решающее воздействие на сток органического вещества с континентов в морские бассейны. С мангровами связано наиболее интенсивное торфонакопление в тропиках (Clough, 1998; Westlake et al., 1998; Wolanski et al., 1998). Как показывают специальные исследования, мангры служат источником метана, поступающего в атмосферу (Dickens et al., 1995; Lu et al., 1999).

Происхождение мангров представляет собой интригующую проблему современной флористики и фитогеографии. Многие исследователи современных мангров связывают их происхождение с Тетис или, более конкретно, с северным побережьем Гондваны (Duke, 1955; Mepham, 1983; Diop et al., 2002; Lacerda et al., 2002). Современные мангры образованы только цветковыми растениями, принадлежащими пятнадцати различным семействам, которые считаются высокоспециализированными и продвинутыми в эволюционном отношении (Chapman, 1976; Tomlinson, 1994; Hogarth, 1999). Так называемый мангровый папоротник *Acrostichum aureum* в действительности не может считаться типичным элементом мангалов, поскольку он обычно произрастает позади мангровой зоны и встречается за пределами распространения сообществ этого типа (Tomlinson, 1994).

Тем не менее, ряд исследователей считает, что в геологическом прошлом, до появления покрытосеменных, мангры могли состоять из папоротников и голосеменных (Harris, 1965; Retallack, Dilcher, 1981;

Raymond, Phillips, 1983). В частности, широко распространенный по побережью Тетис древовидный папоротник *Weichselia*, судя по седиментационным признакам захоронений (Nevo, 1968; Lejal-Nicol, Dominik, 1990), мог быть мангровым. Поскольку в меловых отложениях Северной Африки и Ближнего Востока остатки динозавров находят вместе с *Weichselia*, то в литературе можно встретить указания на мангровые местообитания этих животных (Smith et al., 2001). Действительно, животный мир современных мангалов отличается высоким разнообразием и высокой плотностью популяций, как беспозвоночных, так и позвоночных животных, образующих многоярусные трофические пирамиды. И хотя мангровая природа *Weichselia*, как и обитание динозавров в манграх, в настоящее время не могут считаться доказанными, они, несомненно, представляют интерес для дальнейших исследований (Retallack, Dilcher, 1981).

Пока же необходимо отметить, что специальные морфологические приспособления для обитания в приливно-отливной зоне – высокоспециализированный характер корневой системы, наличие тканевых буферов и железок, снижающих концентрацию соли в жизненно важных органах, живорождение – известны только у цветковых растений, обитающих в мангалах (Gill, Tomlinson, 1975, 1977). Именно эти приспособления, в первую очередь, отличают мангалы от других экосистем. Поэтому проблема ископаемых мангалов в принципе сводится к обнаружению соответствующих морфологических приспособлений. Поскольку они возникали параллельно в различных семействах покрытосеменных, то не исключено, что древние мангры в таксономическом отношении существенно отличались от современных. Речь идет об определенном адаптивном типе растительности, а не таксономическом составе сообществ.

Этот подход несколько отличается от общепринятой практики датировать появление мангров по находкам пыльцы или макромерных остатков ныне живущих родов мангровых растений (в частности, характерных плодов мангровой пальмы). Подобные остатки известны начиная с позднего палеоцена – раннего эоцена (Dolianiti, 1955; Graham, 1955, 1977; Chandler, 1957; Muller, 1970; Wilkinson, 1981; Jaramillo, 1998; Collinson, 2000; Bonde, Kumaran, 2001). Эти датировки считались временем

появления мангров современного типа. Нами, однако, впервые обнаружены ископаемые мангрь в отложениях середины мелового периода, т. е., по крайней мере, на 45 млн. лет более древние.

### Ископаемые мангрь пустыни Негев

Остатки мангровой растительности обнаружены нами в южной части рифтовой зоны Мертвого моря (рифт Арава) в отложениях формации Ора, выходящих на поверхность на склоне плато Герофит (рис.1). Формация Ора сложена, в основном, морскими фациями, отлагавшимися на северной окраине Афро-Аравийской платформы, входившей в то время в состав Гондванской биогеографической области. Береговая линия проходила по Синайскому полуострову и протягивалась к возвышенности Рамон в северной части пустыни Негев. Отложения с остатками наземных растений и насекомых залегают в средней части формации. Как подстилающие, так и перекрывающие их отложения содержат среднетуронскую фауну аммонитов, что позволяет определить возраст флороносных слоев как среднетуронский, около 90 млн. лет (Eckstein, 1963; Freund, Raab, 1969; Bartov et al., 1972; Lewy, 1985, 1989; Lewy, Avni, 1988). Предварительные сведения о местонахождении и описания отдельных видов содержатся в работах (Lorch, J., 1965; Dobruskina, 1997; Krassilov, Dobruskina, 1998).

Наши исследования показали, что песчано-глинистые пестроцветные отложения флороносной пачки представляют собой фации приливно-отливной зоны, сопоставимые с таковыми современных и голоценовых отложений (Klein, 1971; Ginsburg, 1975; Reineck, 1976; Reineck, Wunderlich, 1968). Для них характерна слоистость типа волновой раби нескольких размерных категорий, от микро- до мегаряби с амплитудой волн соответственно от нескольких миллиметров до 1,5 м. В нижней части пачки преобладают фации песчаных баров, перерезаемые рукавами дельты, в которых содержится растительный материал, принесенный из пресноводных береговых болот - в основном остатки плавающих растений. Вверх по разрезу эти отложения сменяются глинистыми фациями, в которых преобладают отложения приливных луж с автохтонными растительными остатками (рис. 2).

Наиболее распространенный тип захоронений – это корневые маты, наслоения

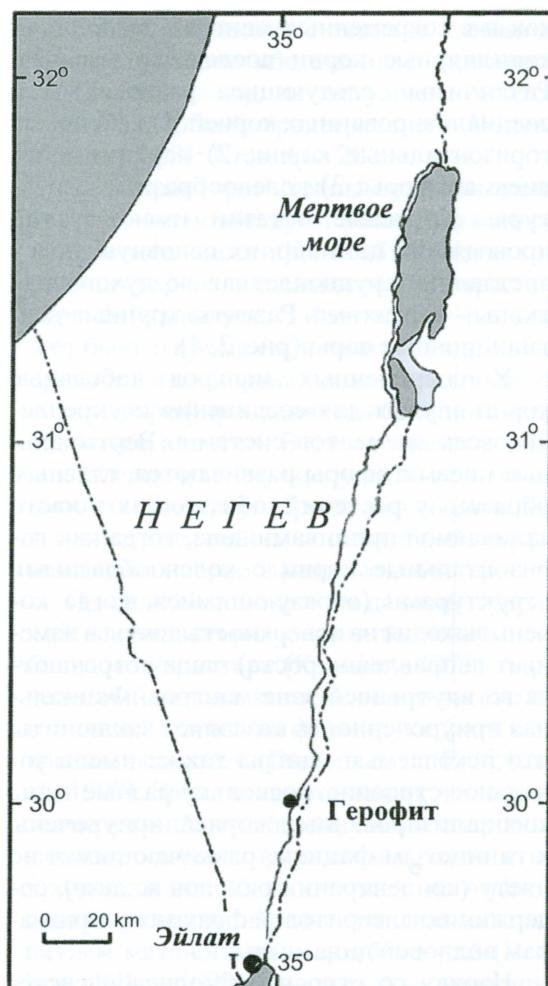


Рис. 1. Карта местонахождения Герофит.

корневых остатков, аналогичные мангровым торфяникам, тоже состоящим в основном из корней (быстрое разложение и минерализация растительных остатков в данном случае препятствовали сохранению органического вещества).

Остатки корневой системы вервящиеся, без корневых волосков, функцию которых,

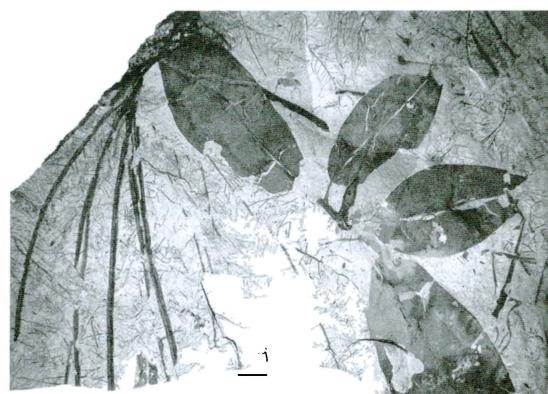


Рис. 2. Герофит, укоренившаяся ветвь и лист мангрового растения. Масштабная линейка 2 см.

как и в современных манграх, выполняли капиллярные корни последнего порядка. Различимы следующие разновидности специализированных корней: 1) кабельные горизонтальные корни; 2) вертикальные пневматофоры; 3) коленообразные структуры. Корневые остатки имеют узкий проводящий цилиндр, их основную массу составляет крупноклетная воздухоносная ткань – аренхима. Развиты крупные вентиляционные поры (рис. 3, 4).

У современных мангров кабельные корни служат для соединения и укрепления всех элементов системы. Вертикальные пневматофоры развиваются, главным образом, у растений, обитающих в часто заливаемой приливами зоне, тогда как горизонтальные корни с коленообразными структурами (образующимися, когда корень выходит на поверхность почвы и изменяет направление роста) чаще встречаются во внутренней зоне мангров. Фациальная приуроченность позволяет заключить, что ископаемые мангрь также имели зональное строение, поскольку разные типы специализированных корней приурочены к глинистым фациям, различающимся по цвету (концентрации окислов железа), содержанию алевритовой фракции и признакам волновой динамики.

Наряду со строением корневой системы для мангров характерно отсутствие покоящейся фазы в развитии семени и прорастание на материнском растении до опадения плода – вивипария или крипто-вивипария (Juncosa, 1982, 1984). В наших материалах содержатся обильные остатки цветков, плодов и семян на разной стадии прорастания, позволяющие проследить развитие проростка, по крайней мере, у двух видов. Обнаружено прорастание семян внутри плода (крипто-вивипария), при этом зародышевый стебель – гипокотиль выходит из плода до опадения цветочных органов (рис. 5). Отделившийся проросток состоит, в основном, из гипокотиля, тогда как первичный корень слабо развит или отсутствует. Эти особенности характерны для проростков современных мангров.

Листовые остатки представлены несколькими типами сложных листьев, редко встречающихся у современных мангров. Однако конфигурация радиально расходящихся пальчатых листочек аналогична таковой у биогратных листьев современных мангров (Thomlinson, 1994), связанной с дефицитом света в мангровых зарослях. Развитие крупных солевых желёзок

(рис. 4) подтверждает принадлежность листовых остатков мангровой растительности.

Таким образом, по характерным признакам корневой системы, репродуктивных органов, и частично, листьев, а также по сопутствующим седиментационным признакам устанавливается принадлежность среднемелового растительного сообщества из автохтонных захоронений приливно-отливной зоны южного побережья Тетис в районе пустыни Негев к мангровому типу. Эти меловые мангрь найдены недалеко от мест произрастания современных (обедненных в силу высокой солености воды) сообществ этого типа на Синае (Waisel, 1987).

### Морфологическая эволюция

Ископаемая флора Герофита является одним из самых ранних растительных сообществ, целиком состоящих из цветковых растений. Если вспомнить, что еще в аптских флорах этого региона покрытосеменные были чрезвычайно редки, что в альбе и сеномане еще заметную роль играли *Weichselia* и чешуелистные голосеменные, а покрытосеменные были представлены *Sapindopsis* и другими архаичными морфотипами (Lejal-Nicol, Dominik, 1990; Krassilov, Bacchia, 2000), то становится очевидным, что мы имеем дело с исключительно высокими темпами эволюции группы в туроне. Этим же веком датируется дифференциация сообществ покрытосеменных, среди которых уже тогда появляются такие высокоспециализированные типы как мангрь.

В таксономическом отношении меловые мангрь довольно разнообразны, однако их цветочные органы построены по одному плану, отличаясь друг от друга, главным образом, преимущественным развитием тех или иных структур. У большинства видов цветки были собраны в крупные сложного строения цимозные или производные от них головчатые соцветия. Головки в сложных соцветиях развивались несинхронно, в акропetalной последовательности. Чаще всего встречались цветки с нижней завязью и гипантием. Последний образован в одних случаях преимущественно чашелистиками, в других – лепестками, в третьих – теми и другими. Несросшиеся элементы околоцветника морфологически в различной степени выражены, представлены в разных вариантах цветков свободными или частично приросшими щетинками, голыми или опущенными вер-

хушечными зубчиками, причем у одного из видов свободные части лепестков были сцеплены переплетающимися волосками, как в цветочных почках современной *Bruguiera* (Рис. 6). Столь же разнообразно развитие брактеолей и тычинок, в разной степени сросшихся с верхним гипантием и выступающих, иногда остающихся при плоде в виде крючковидно согнутых тычиночных нитей, служащих зацепками.

Все это разнообразие, по существу, представляет собой вариации на одну тему. Комбинаторика признаков, в которой реализованы практически все возможные варианты, указывает на недавнюю адаптивную радиацию, запечатленную *in statu nascendi* и еще не подвергнутоя выбраковке со стороны стабилизирующего отбора.

Большая часть репродуктивных структур среднетуронских растений обладает смешанными признаками современных семейств Myrtaceae, Combretaceae и Rizophoraceae. Они, таким образом, могут рассматриваться как общие предки основных мангровых семейств современной флоры, основные компоненты которой относятся к этим семействам. Установлено семь новых родов этой группы, что резко контрастирует с исключительной редкостью подобных остатков в отложениях Лавразии, к тому же имеющих более молодой геологический возраст. На этом основании можно предварительно говорить о существовании в среднемеловое время на южном побережье Тетис центра дифференциации миртоидных семейств, связанного с возникновением нового адаптивного типа мангровой растительности. Ранние миртоиды, расселяясь из этого центра вглубь суши, вероятно, положили начало флористическому разнообразию Гондванской области.

### **Мангры как фактор климатических и углеродных событий**

Особо следует отметить, что возникновение типичных мангров совпало с широким распространением в Средиземноморье туронских черносланцевых фаций и сопутствующими изотопными аномалиями (Arthur et al., 1988; Luciana, Gobianchi, 1998; Nederbragt, Fiorentino, 1999; Keller et al., 2001; Prokoph et al., 2001; Wilson, Norris, 2001). Черносланцевые фации отлагаются в условиях придонной аноксии, возникающей в результате устойчивой стратификации водной толщи. Основные факторы, способствующие развитию придонной аноксии, это (1) увеличение глубины тер-

моклины, связанное с теплым климатом, (2) поступление обогащенных органикой опресненных вод из эстуариев, подтопленных морской трансгрессией (Wignall, Newton, 2001; Krassilov, 2003).

Те же факторы – теплый климат, трансгрессии – способствуют развитию мангровой растительности. Этим объясняется корреляция черносланцевых событий и распространения мангров. Однако между ними может быть и прямая причинная связь. Вынос органики из мангровых экосистем способствовал эвтрофированию прибрежных вод и развитию аноксии. В то же время торфонакопление в манграх служило стоком для легкого изотопа углерода, что выражалось в сдвиге изотопных соотношений, сопровождавших черносланцевые события.

По палеоботаническим данным туронский век характеризуется потеплением глобального характера (Krassilov, 1975), определенный вклад в которое могло внести поступление метана из формирующихся мангровых экосистем (Dickens et al., 1995; Lu et al., 1999). Заметим в этой связи, что потепление в конце палеоцена, также сопровождавшееся хорошо выраженной, хотя и непродолжительной, аномалией изотопного состава углерода, нередко связывается с развитием метаногенных архебактерий (Beegling, Jolley, 1998), совпало со следующим этапом распространения мангров современного типа (Wilkinson, 1981; Jaramillo, 1998; Collinson, 2000; Bonde, Kumaran, 2001).

Эти представления носят пока гипотетический характер и основаны, главным образом, на наших данных о развитии ранней мангровой растительности покрытосеменных в туронском веке, характеризующемся повышенной частотой черносланцевых событий, а также на том, что сейчас известно о круговороте углерода в современных мангалах (Clough, 1998; Westlake et al., 1998; Wolanski et al., 1998).

### **ВСПЫШКА ЦЕЦИДОГЕНЕЗА В РАННИХ МАНГРОВЫХ СООБЩЕСТВАХ**

Биотическое сообщество формируется как сложная коэволюционная система, в которой возникают новые формы взаимодействия между организмами различных трофических уровней. Можно предположить, что возникновение мангровых сообществ покрытосеменных открыло новую страницу во взаимоотношениях растений и фитофагов. Данные по туронскому местонахож-

дению Герофит подтверждают это предположение.

Следы фитофагии на остатках ископаемых из этого местонахождения исключительно обильны и разнообразны. Из нескольких сотен исследованных нами отпечатков листьев едва ли найдется хотя бы один, не затронутый мино- или галлообразованием, что свидетельствует о высокоразвитой паразитарной системе, включающей разнообразные формы использования растительного материала.

Образования, похожие на галлы, известны, начиная с каменноугольного периода (Van Amerom, 1973; Boucot, 1990; Labandeira et al., 1994; Scott et al., 1994). Отдельные находки такого рода описаны на материале по мезозойским голосеменным (Ash, 1997). Однако лишь с появлением цветковых растений галлообразование получило широкое распространение и приобрело значение важнейшего эволюционного и экологического фактора. До сих пор галлы, которые можно было сопоставить с современными и связать с определенными галлообразующими организмами, были известны лишь из неогеновых отложений. В связи с этим существовало мнение, что способность к галлообразованию постепенно развивалась в течение кайнозоя (Ananthakrishnan, 1984).

Всеноайденные нами в туронском местонахождении растительные остатки принадлежат покрытосеменным растениям, что позволяет считать ископаемую флору Герофита одним из наиболее ранних растительных сообществ с полным господством этой появившейся в середине мела и быстро прогрессировавшей группы растений. Можно предположить, что сообщества ранних покрытосеменных не имели достаточно эффективных механизмов защиты, а специфические реакции на воздействие минеров и галлообразователей еще только вырабатывались. Тем не менее, полученные нами данные свидетельствуют о продвинутых механизмах галлообразования, по сложности не уступающих современным. Обнаружены хорошо сохранившиеся остатки меловых галлов и галлообразующих организмов, радикально меняющие сложившиеся представления об историческом развитии этой сложной формы эволюционных отношений между растениями и животными.

### Акароцеидии, или клещевые галлы

Одна из наиболее широко распространенных форм галлов на листьях туронских покрытосеменных представляет собой

скопление мелких, около 0,1 мм в диаметре, бугорков, по 20-25 в группе. Такие скопления, имеющие почти правильную округлую форму, расположены на боковых жилках примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. По внешнему облику очень трудно определить их природу, однако исследование с помощью сканирующего электронного микроскопа показало, что внутри бугорков содержатся остатки микроскопических клещей (рис. 7).

Различимы экзувии нескольких стадий развития, нередко сохранившиеся в одном цеидии. Ранние стадии имеют червеобразную форму. Более поздняя стадия (у многих цеидогенных клещей разные стадии существуют в галле, где самки проходят весь цикл развития; к тому же нимфы и взрослые особи морфологически мало отличаются друг от друга и распознать их в ископаемом состоянии едва ли возможно) имеет относительно массивный округлый дорсальный щит, слабо развитый ротовой аппарат и четыре пары ног, из которых передние намного длиннее задних.

В настоящее время только две группы клещей являются галлообразователями. Они относятся к семействам Tarsonemidae и Eriophyidae, причем основную роль играет последнее семейство (Jeppson et al., 1975; Meyer, 1987), однако ископаемые микроскопические клещи по строению конечностей имеют мало общего с эриофидами и несомненно ближе к тарсонемидам. По-видимому, именно тарсонемиды были первыми цеидогенными клещами, позднее эта роль перешла к высоко специализированным неотеническим эриофидам.

Следует отметить, что клещи относятся к наиболее древней группе организмов, вступивших в коэволюционные взаимоотношения с растениями. Однако древние клещи по большей части детритофаги. Остатки меловых клещей, паразитирующих на насекомых, описаны из янтарей (Maglowski, 1995). Ископаемые акароцеидии найдены впервые. Не исключено, что они оставались нераспознанными из-за очень мелких размеров и маловыразительной морфологии.

Нахodka акароцеидий в сочетании с описанными ниже галлами насекомых представляет значительный интерес как свидетельство коэволюционной системы, в которой микроскопические клещи, паразитирующие как на растениях, так и на насекомых, могли играть роль переносчика генетического материала (Houck, 1994).

## Инсектоцеции, или галлы насекомых

Подробное описание обнаруженных нами галлов насекомых представляет собой задачу дальнейших исследований. Здесь же отметим лишь наиболее широко распространенную в туронском местонахождении Герофит форму конических листовых галлов, развивавшихся как по краю, так и на нижней стороне листьев (рис. 8), проявляясь в виде дисковидного утолщения с выходным отверстием на верхней стороне листовой пластинки. Такой формы галлы образуют представители различных семейств Diptera (Mani, 1964; Buhr, 1965; Meyer, 1987). Действительно, среди остатков галлов нами найдены ископаемые личинки, несомненно, принадлежащие этому отряду насекомых и имеющие, по крайней мере, поверхностное сходство с личинками галлиц. На отпечатке обычно видна лишь задняя часть тела личинки, голова же и передние сегменты скрыты обрастающим личинку галлом – форма роста, также типичная для галлиц.

Наконец, найдены галлы, отделившиеся от листа и сохранившиеся рядом с ним на поверхности штуфа породы. Характер отделительной поверхности свидетельствует о том, что такая форма захоронения не была случайной, а явилась результатом действия специального механизма вскрытия галла, свойственного некоторым галлицам и считающегося в поведенческом отношении продвинутым (Gagné, 1977, 1994). В ряде случаев из выходного отверстия отделившегося галла выступают короткие антенны и передние щетинки экзузии куколки, остающейся внутри галла после того как взрослое насекомое вылетело из него.

Таким образом, наши находки не только подтверждают сам факт цецидогенеза, но и дают некоторое представление о характере развития и поведении галлообразователей, что имеет определенное значение для исследования коэволюционных взаимоотношений между насекомыми и растениями.

На отпечатках листьев также часто встречаются мины – галереи, проложенные личинками насекомых под эпидермисом. Исследование мин – самостоятельная задача и в настоящей статье она не рассматривается. Мы хотим лишь отметить, что мины и галлы представляют собой альтернативные способы использования растений личинками паразитарных насекомых, как правило, взаимоисключающие. Известны лишь единичные случаи образования или использования галлов минирующими личинками, которые считаются свидетельством высокой специализации (Hering, 1951).

Тем не менее, в нашем материале имеются свидетельства функционального взаимодействия минеров и галлообразователей. На рис. 8 показана мина, пересекающая жилку в районе прикрепленного к ней галла. Расширяясь по мере роста личинки (благодаря чему можно распознать направление ее движения), мина делает петлю и возвращается к галлу, в котором личинка, по-видимому, продолжала свое развитие в качестве вторичного обитателя. Подобные находки показывают, что поведение, считающееся высокоспециализированным, возникло уже на ранних стадиях коэволюции насекомых и покрытосеменных растений, и что мы имеем дело с развитой паразитарной системой.

## Цецидогенез как фактор морфогенеза

Галлообразование (цецидогенез) – это особая форма паразитизма, предполагающая специфическую реакцию растения на воздействие паразита. Механизм галлообразования еще до конца не выяснен. Известно лишь, что галлообразующие организмы обладают способностью изменять генетическую программу растения желательным для них образом. Некоторые экспериментальные данные указывают на то, что в галлообразовании участвуют бактериальные плазмиды, способные переносить генетический материал. Так или иначе, в связи с этим галлообразование представляет определенный интерес не только для изучения коэволюционных взаимоотношений между животными и растительными организмами, но и как одна из возможных моделей карциногенеза (Wittlake, 1981).

Пока мы можем лишь догадываться о том, какую роль в эволюции растений играли процессы галлообразования. Органоидные галлы нередко напоминают нормально функционирующие органы. Например, листовые галлы могут быть по форме похожи на плоды или семена тех же растений. Это явление можно объяснить тем, что галлообразователь индуцирует морфогенетические изменения, имитирующие нормальное развитие других (в данном случае репродуктивных) органов растения.

Однако в этой системе, вероятно, существовали и обратные связи. Известно,

что растения, в течение длительного времени подвергавшиеся воздействию галлообразователей, способны генерировать галлоподобные структуры и без индукции со стороны насекомых (Monod, Schmit, 1968). В данном случае трансформирующий генетический элемент, по-видимому, становится нормально реплицируемым компонентом генома. Следовательно, не исключена возможность того, что структуры, формировавшиеся как галлы, могли в ходе эволюции превратиться в нормально функционирующие органы растений.

Не началось ли развитие плодолистиков со скрученного листа, пораженного галлообразователем? Мы хотели бы в этой связи обратить внимание на сходство между краевыми галлами на листьях среднетуровских растений и впервые появляющимися на том же хронологическом уровне крупными краевыми зубцами, оканчивающими сосочковидной желёзкой (рис. 9).

### **Галлы и оборот органического вещества**

Поскольку галлообразование возможно лишь на живых растениях, то остатки галлов и частота их встречаемости могут служить свидетельством использования живой фитомассы (в отличие от повреждений, которые могут быть причинены как фитофагами, так и детритофагами).

Для выяснения относительной роли фитофагии и детритофагии в обороте органического вещества необходима оценка их относительного значения в наиболее продуктивных экосистемах прошлого. К таким экосистемам в первую очередь относятся мангровые сообщества, обитающие на границе суши и моря, и оказывающие большое влияние на транспорт органического вещества от наземных экосистем к морским, а также на процессы осадконакопления и захоронения мортмассы.

Принято думать, что в силу высокой концентрации солей в растительных тканях мангровых растений фитофагия здесь не играет большой роли, и что переработка первичной продукции в таких сообществах происходит путем детритофагии. Из этого следует, что в периоды глобального потепления и широкого распространения мангровой растительности относительное значение фитофагии и детритофагии сдвигалось в сторону последней.

Материалы по паралическим палеозойским экосистемам действительно свидетельствуют о ведущей роли детритофагии

(Labandeira et al., 1994). Уже тогда широко распространенной группой детритофагов были клещи.

Однако исследование ранних мангровых сообществ покрытосеменных вносит корректизы в эти представления. Высокая частота встречаемости мин и галлов, разнообразие галлообразователей, в числе которых впервые обнаружены микроскопические клещи, высокоспециализированные формы цецидогенеза – все это свидетельствует о высокоразвитой паразитарной системе, предполагающей преобладание фитофагии в обороте органического вещества.

Хотя мы пока не располагаем количественными оценками, можно предположить, основываясь на мангровых сообществах середины мелового периода, что с появлением покрытосеменных в формах использования фитомассы произошел определенный сдвиг в сторону фитофагии.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В датированных по аммонитам среднетуровских отложениях пустыни Негев открыты ископаемые мангры современного типа, состоящие из цветковых растений и обладающие характерными адаптивными признаками корневой системы, развития репродуктивных структур и прорастания (криптовивипария). Эти высокоспециализированные сообщества возникли уже на ранней стадии эволюционной истории цветковых растений, что свидетельствует об исключительно высоких темпах экологической дифференциации.

Морфологическая дифференциация развивалась параллельно экологической, и вновь образующиеся сообщества мангровой растительности становились центрами эволюционного развития цветковых растений на северной окраине Гондваны.

Геохронологическая корреляция появления мангров и черносланцевых событий в туроне Средиземноморья указывает на существенный вклад ранних экосистем этого типа в круговорот углерода и климатические изменения, что согласуется с экологическими данными о выносе органики и поступлении метана из современных мангалов.

Впервые обнаружены высокоорганизованные формы галлов и разнообразие галлообразователей, в том числе микроскопических клещей, в середине мелового периода. Наши находки не только подтверждают

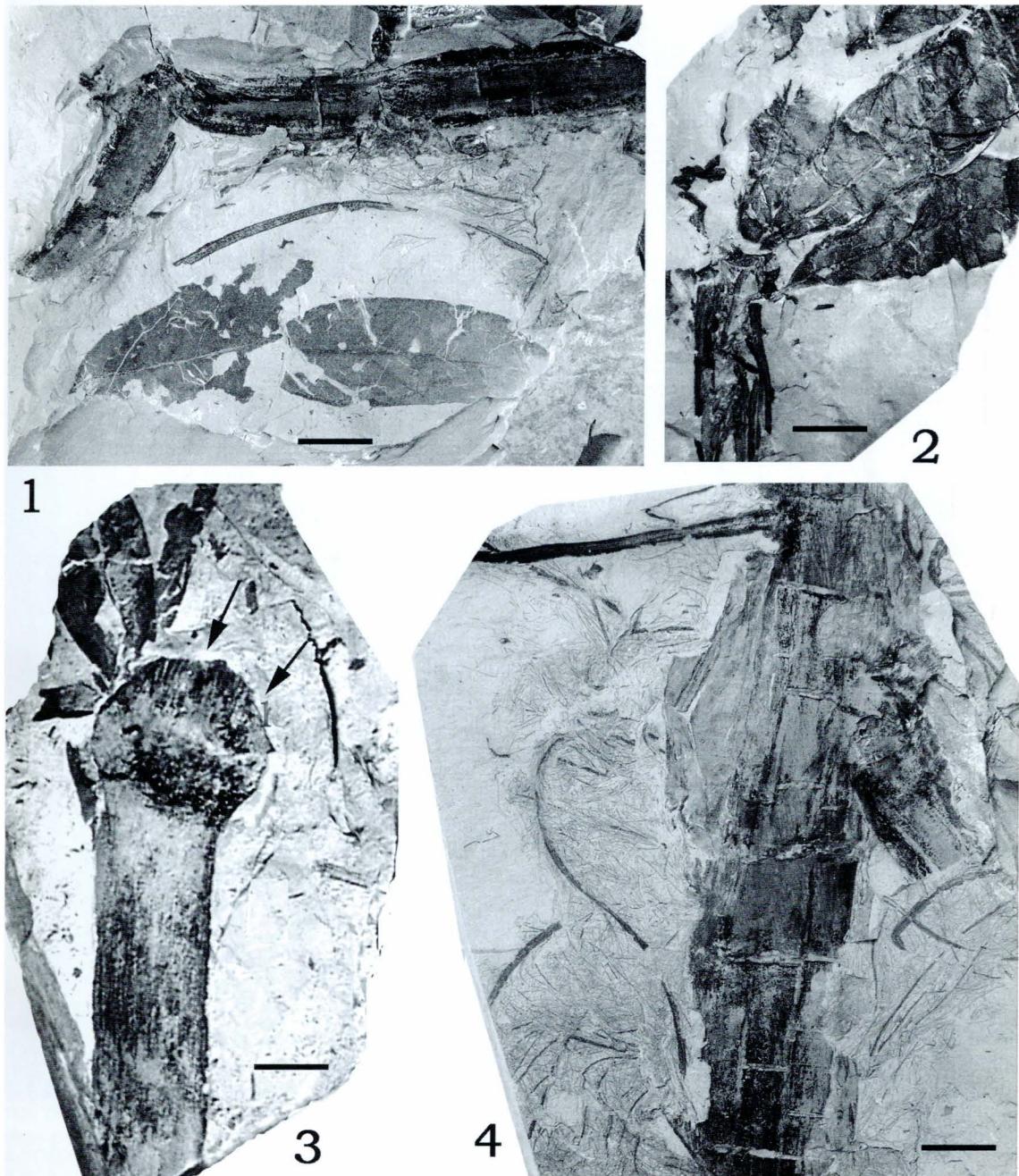


Рис. 3. Герофит, морфология корней, характерная для мангров: (1) корневое колено на месте изменения направления роста; (2) укоренившаяся ветвь с листьями; (3) пневматофор с дыхательными порами (стрелки); (4) горизонтальный кабельный корень. Масштабная линейка 13 мм (1), 19 мм (2), 18 мм (3), 15 мм (4).

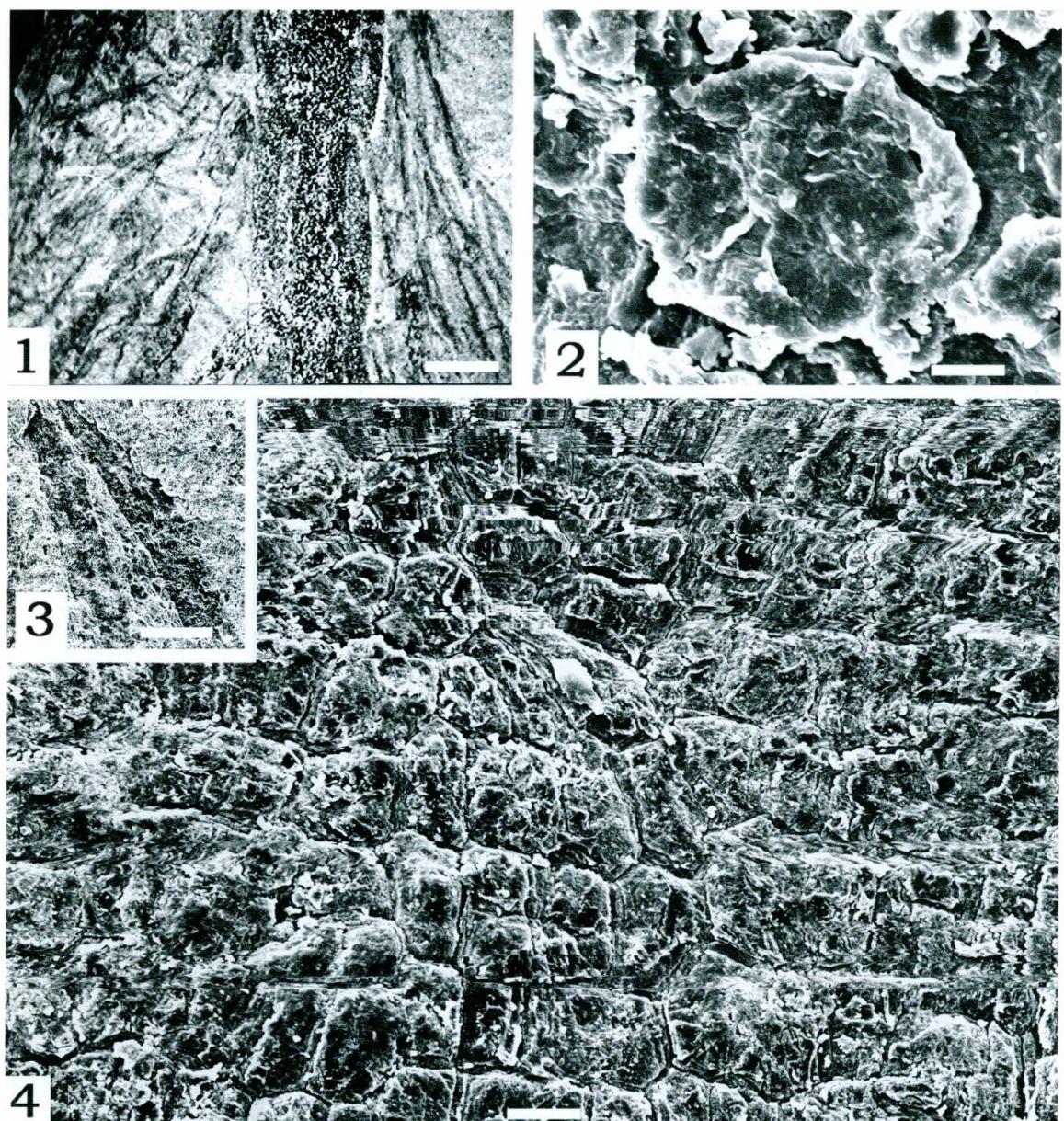


Рис. 4. Герофит, признаки корней и листьев, характерные для мангров: (1) ветвящийся корень с капиллярными ответвлениями; (2) капиллярные корни, СЭМ; (3) солевая желёзка на листе, СЭМ; (4) аэренхима корня, СЭМ. Масштабная линейка 1 мм (1), 200 мкм (2), 10 мкм (3), 80 мкм (4).

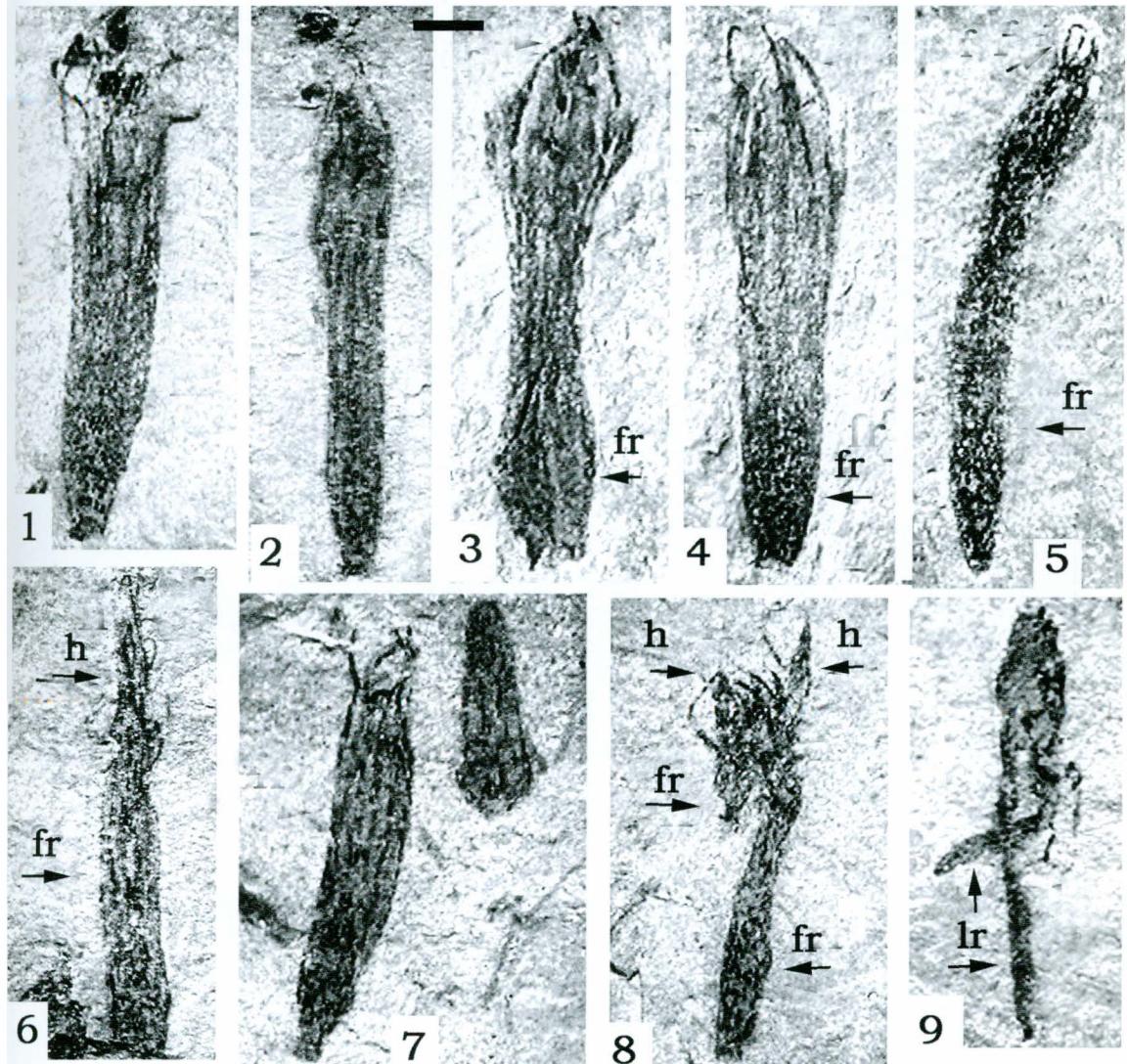


Рис. 5. Герофит, развитие плода и проростка (вивипария) у мангрового растения из предковой группы современных семейств Combretaceae, Rhizophoraceae и Myrtaceae: (1 – 7) последовательные стадии от цветка с выступающими тычинками (пыльники опадают, оставляя крючковидно загнувшиеся тычиночные нити) к плоду (fr), который удлиняется и приобретает веретеновидную форму по мере развития проростка; (8) два сцепленных плода с выступающими гипокотилями (h) проростка; (9) отделившийся гипокотиль с двумя латеральными корнями (lr). Масштабная линейка 0.8мм.

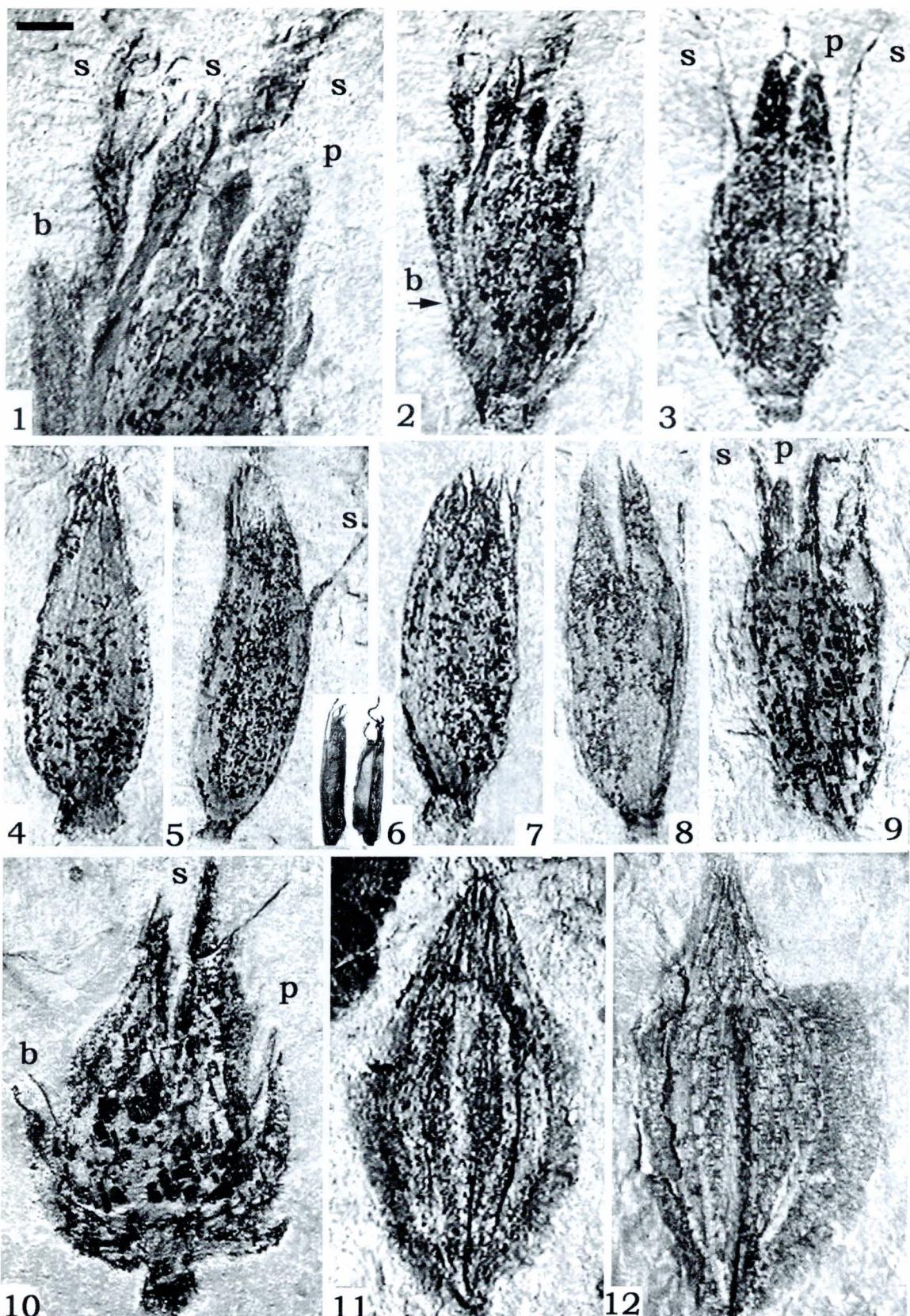


Рис. 6. Герофит, цветки и плоды мангровых растений из предковой группы современных семейств Combretaceae, Rhizophoraceae и Myrtaceae: (1, 2) цветки с гетероморфными пластинчатыми лопастями лепестков и чашелистиков, выступающими над гипантием; (3) цветок с волосовидными свободными лопастями чашелистиков и пластинчатыми лепестками; (4, 5, 7) цветки с приросшей брактеолю и сцепленными в почке волосками лепестков; (6) такие же верхушечные волоски на лепестках современной *Bruiguiera*; (9, 10) цветки с каудатными чашелистиками и лопастной брактеолю в основании; (11-12) крылатые плоды той же группы растений (b – брактеоль, p – лепесток, s – чашелистик). Масштабная линейка 0.6 мм (1), 0.8 мм (2–8), 1.1 мм (9–11).

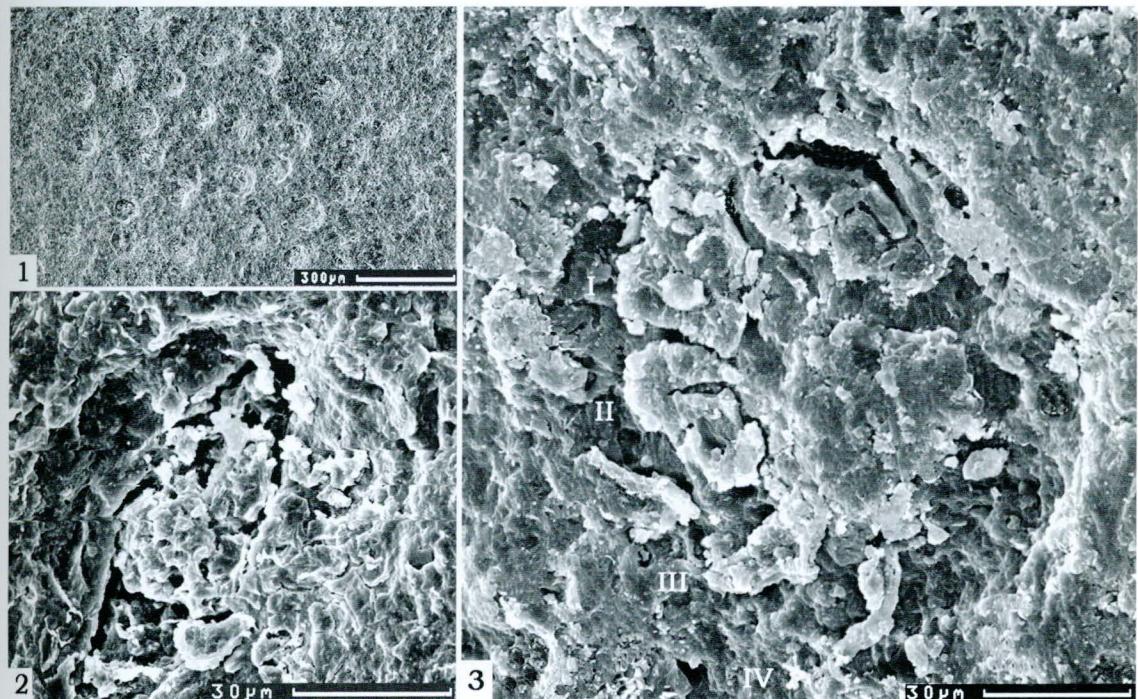


Рис. 7. Герофит, клещевые галлы, СЭМ: (1) группа из 12 галлов; (2) пучки питательных волокон внутри галла; (3) экзувий внутри галла, обозначены четыре пары конечностей.

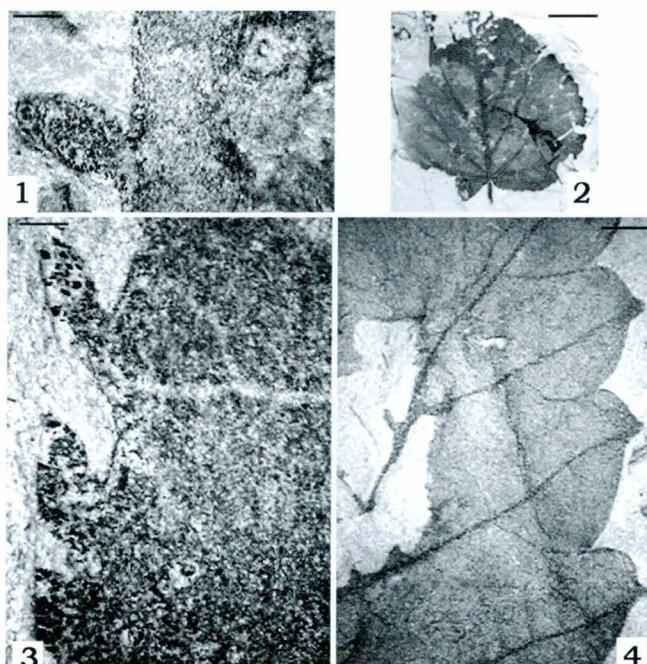


Рис. 9. Герофит, сходство краевых галлов (1, 3) и регулярной краевой зубчатости листьев (2, 4), впервые появляющихся на данном стратиграфическом уровне. Масштабная линейка 1.8 мм (1, 3, 4), 20 мм (2).

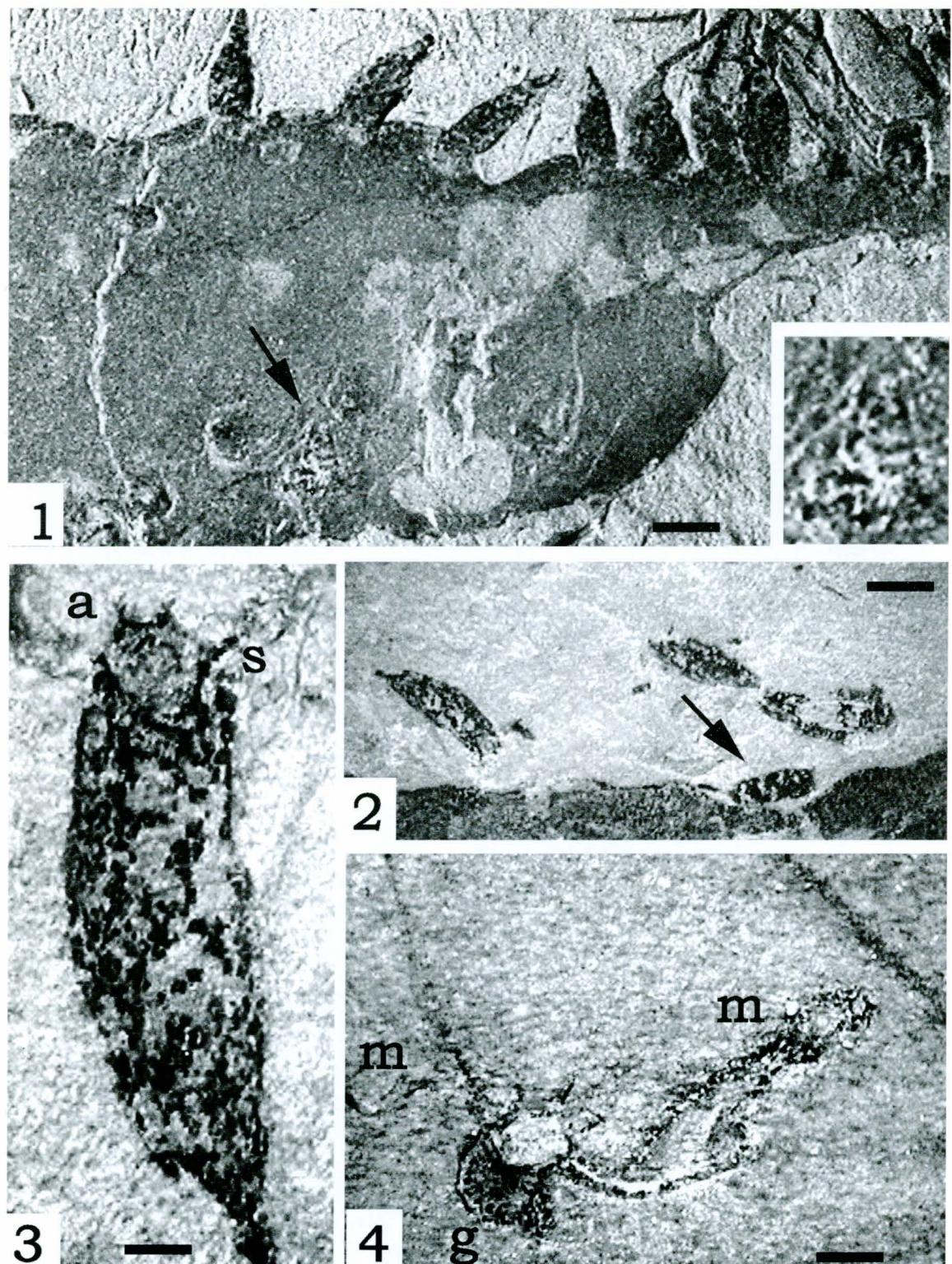


Рис. 8. Герофит, листовые галлы и мины насекомых: (1) галлы на краю и нижней поверхности листовой пластинки; стрелкой отмечена вгрызывающаяся в лист личинка, показанная с увеличением на врезке; (2) галлы, отделившееся от края листа; стрелкой отмечена личинка, обрастающая краевым галлом; (3) отделившийся галл, видны выступающие из выходного отверстия антennы (a) и передние щетинки (s) экзувия куколки; (4) редкий случай ассоциации мины и галла: мина (m), делающая петлю и возвращающаяся в галл (g). Масштабная линейка 2.2 мм (1), 1 мм (2), 0.8 мм (3), 0.6 мм (4).

сам факт цецидогенеза, но и дают некоторое представление о характере развития и поведении галлообразователей. Они также свидетельствуют о повышении роли фитофагии (относительно детритофагии) в связи с появлением покрытосеменных. По косвенным данным, галлообразование могло быть фактором морфологической эволюции этой группы растений.

Наши выводы не согласуются с традиционным представлением о постепенном развитии современных форм галлообразования в течение кайнозоя. Поведение, счи-

тающееся высокоспециализированным, возникло уже на ранних стадиях коэволюции насекомых и покрытосеменных растений. Впервые найденные на хроностратиграфическом уровне около 90 миллионов лет следы сложной паразитарной системы свидетельствуют о взрывном характере коэволюционных процессов в связи с формированием новых биотических сообществ.

Работа выполнена при поддержке ФЦП “Коэволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого”.

## ЛИТЕРАТУРА

- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 254 с.
- Красилов В.А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: Ин-т охраны природы и заповедного дела, 1992. 173 с.
- Красилов В.А. Метаэкология. Закономерности эволюции природных и духовных систем. Москва: ПИН РАН, 1997. 207 с.
- Ananthakrishnan T.N. Adaptive strategies in cecidogenous insects // The Biology of Gall Insects. Baltimore: Arnold, 1984. C. 1-10.
- Arthur M.A., Dean W.E., Pratt L.M. Geochemical and climatic effects of increased marine organic carbon burial at the Cenomanian/Turonian boundary // Nature, 1988. V. 335. P. 714-717.
- Ash S.R. Evidence of arthropod – plant interactions in the Upper Triassic of the southwestern United States // Lethaia 1997. V. 29. P. 237-248.
- Bartov J., Eyal Y., Garfunkel Z. Steinitz G. Late Cretaceous and Tertiary stratigraphy and paleogeography of southern Israel // Isr. J. Earth Sci., 1972. V. 21. P. 69-97.
- Beerling D.J., Jolley, D.W. Fossil plants record an atmospheric  $^{12}\text{CO}_2$  and temperature spike across the Palaeocene-Eocene transition in NW Europe // J. Geol. Soc. London, 1998. V. 155. P. 591-594.
- Berry E.W. A fossil flower from the Eocene // Proc. U.S. Natl. Mus., 1913. V. 45. P. 261-263.
- Boucot A.J. Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution. Amsterdam: Elsevier, 1990. 725 p.
- Bonde S.D., Kumaran K.P.N. The oldest macrofossil record of the mangrove fern *Acrostichum* L. from the Late Cretaceous of Deccan Intratrappean beds of India // Internet Publication doi:10.1006/cres.2001.0307. P. 149-152.
- Buhr H. Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidiens) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas, II. Jena: Fischer, 1965. 572 p.
- Chandler M.E.J. Note on the occurrence of mangroves in the London Clay: Proc. Geol. Ass. 1957. V. 62. P. 271-272.
- Chapman V.J. Mangrove Vegetation. Vaduz: Cramer, 1976. 447 p.
- Clough B. Mangrove forest productivity and biomass accumulation in Hinchinbrook Channel, Australia // Mangroves and Salt Marshes, 1998. V. 2. P. 191-198.
- Collinson M.E. 2000. Fruit and seed floras from the Palaeocene/Eocene transition and subsequent Eocene in southern England: comparison and palaeoenvironmental implications // Early Paleogene Warm Climates and Biosphere Dynamics, GFF, 2000. V. 122. P. 36-37.
- Dickens, R.G. O’Neil J.R., Rea D.K., Owen R.M. Dissociation of oceanic methane hydrate as a cause of the carbon isotope excursion at the end of the Paleocene: Paleoceanography, 1995. V. 10. P. 965-971.
- Diop E.S., Gordon C., Semesi A.K. et al., Mangroves of Africa // Mangrove Ecosystems: Function and Management: Berlin: Springer-Verlag, 2002. P. 63-121.
- Dobruskina I.A. Turonian plants from the southern Negev, Israel // Cretaceous Research, 1997. V. 18. P. 87-107.
- Dolianiti E. Frutos de Nypa no Paleoceno de Pernambuco, Brasil // Boletim da Divisão Geologia DNPM de Brasil, 1955. V. 158. P. 1-36.
- Duke N.C. Genetic diversity, distributional barriers and rafting continents – more thoughts on the evolution of mangroves // Hydrobiologia, 1995. V. 295. P. 167-181.
- Eckstein Y. Geology of the Gerofit region // Geol. Surv. Israel Report, 1963. Ser. Hydro/6. P. 1-41 p. (in Hebrew).
- Freund R., Raab M. Lower Turonian ammonites from Israel // Spec. Pap. Palaeontol., 1969. V. 4. P. 1-83.

- Gagné R.J. Cecidomyiidae (Diptera) from Canadian amber // Proc. Entomol. Soc. Wash., 1977. V. 75. P. 57-62.
- Gagné R.J. The Gall Midges of the Neotropical Region. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1994, 352 p.
- Gill A.M., Tomlinson P.B. Aerial roots: an array of forms and functions // The Development and Function of Roots. London: Acad. Press, 1975. P. 237-259.
- Gill A.M., Tomlinson P.B. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle L.*) // Biotropica, 1977. V. 9. P. 145-155.
- Ginsburg R.N. (ed.). Tidal Deposits. A Casebook of Recent Examples and Fossil Counterparts. Berlin: Springer, 1975, 428 p.
- Graham A. Diversification of Gulf/Caribbean mangrove communities through Cenozoic time // Biotropica, 1955. V. 27. P. 20-27.
- Graham A. New records of Pelliciera (Theaceae/ Pelliceriaceae) in the Tertiary of Caribbean // Biotropica, 1977. V. 9. P. 48-52.
- Harris T.M. Dispersed cuticles // The Palaeobotanist, 1965, V. 14. P. 102-105.
- Hering E.M. Biology of the leaf Miners. The Hague: Junk, 1964. 420 p.
- Houck M.A. Mites. Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns. New York: Chapman and Hall, 1994. P. 252-281.
- Jaramillo C. Evolución del ecosistema manglar durante el Cuaternario en la Ensenada de Utria y el Golfo de Tribugá// Fundación Natura, Santa Fe de Bogotá DC, Inf Tecnico, 1998. V. 1. P. 1-16.
- Jeppson L.R., Keifer H.H., Baker E.W. Mites injurious to economic plants. Berkley: University of California Press, 1975. 614 pp.
- Juncosa A.M. Developmental morphology of the embryo and seedling of *Rhizophora mangle L.* (Rhizophoraceae) // Am. J. Bot., 1982. V. 69. P. 1599-1611.
- Juncosa A.M. Embryogenesis and seedling developmental morphology in *Bruguiera exaristata* Ding Hou (Rhizophoraceae) // Am. J. Bot., 1984. V. 71. P. 180-191.
- Keller G., Han Q., Adatte T Burns S.J. Palaeoenvironment of the Cenomanian-Turonian transition of Eastbourn, England // Cretaceous Research, 2001. V. 22. P. 391-422.
- Klein G. deV. A sedimentary model for determining paleotidal range // Geol. Soc. Amer. Bull., 1971. V. 82. P. 2585-2592.
- Krassilov V.A. Climatic changes in Eastern Asia as indicated by fossil floras. II. Late Cretaceous and Danian // Palaeogeography., Palaeoclimatology., Palaeoecology, 1975. V. 17. P. 157-172.
- Krassilov V.A. Ecosystem theory of evolution // Revista di Biologia – Biology Forum, 1992. V. 85(2). P.243-245.
- Krassilov V.A. Terrestrial Paleoecology and Global Change. Sophia: Pensoft, 2003, 464 p.
- Krassilov V.A., Bacchia F. Cenomanian florule of Nammoura, Lebanon // Cretaceous Research, 2000. V. 21. P. 785-799.
- Krassilov V.A., Dobruskina I.A. Gramminoid plant from the Cretaceous of Middle East // Palaeontol. J. (Moscow), 1998. № 4. P. 106-110.
- Labandeira C.C. et al. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 1994. V. 91. P. 12278-12282.
- Lacerda L.D., Conde J.E., Kjerfve B. et al. 2002. American mangroves // Mangrove Ecosystems: Function and Management: Berlin: Springer-Verlag, 2002. P. 63-121.
- Lejal-Nicol A., Dominik, W. Sur la paleoflore a Weichseliaceae et angiosperms du Cenomanien de la region de Bahariya (Egypte du Sud-Ouest) // Berliner geowiss. Abhandl. (A), 1990. V. 1202. P. 957-992.
- Lewy Z. Paleoenvironmental significance of Cretaceous bivalve borings from Israel // J. Paleontol., 1985. V. 59. P. 643-648.
- Lewy Z. Subdivision of the Turonian Stage in Israel // Israeli J. Earth Sci., 1989. V. 38. P. 45-46.
- Lewy Z., Avni, Y. Omission surfaces in the Judea Group, Makhtesh Ramon region, southern Israel, and their paleogeographic significance // Israeli J. Earth Sci., 1988. V. 37. P. 105-113.
- Lorch J. Fossil plants of Israel // Mada, 1965. № 1. P. 36-43 (in Hebrew).
- Lu C.Y., Wong Y.S. Tam N.F.Y., et al., Methane flux and production from sediments of a mangrove wetland on Hainan Island, China // Mangroves and Salt Marshes, 1999. V. 3. P. 41-49.
- Luciana, V., Gobianchi, M. The Bonarelli level and other black shales in the Cenomanian-Turonian of the northeastern Dolomites (Italy): calcareous nannofossil and foraminiferal data // Cretaceous Research, 1999. V. 20. P.135-167.
- Magowski W.J. Fossil heterostigmatid mites in amber – 85 million year-old arthropod – mite relationships // The Acari. Warszawa: Dabor, 1995. P. 54 – 58.
- Mani M.S. Ecology of Plant Galls. The Hague: Junk, 1964. 434 pp.
- Mepham R.H. Mangrove floras of the southern continents. Part 1. The geographical origin of the Indo Pacific mangrove genera and the development and present status of the Australian mangroves: South African J. Bot., 1983. V. 2. P. 1-8.
- Meyer J. Plant Galls and Gall Inducers Berlin: Borntraeger, 1987. 291 p.

- Monod T., Schmitt C. Contribution à l'étude des pseudo-galles formicaires chez quelques Acacias africains // Bull. Inst. Franç. Afrique Noir, 1968. V. 30. P.953-1012.
- Muller J. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms // Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc., 1970. V. 45. P. 417-450.
- Nederbragt A.J., Fiorentino A. Stratigraphy and palaeoceanography of the Cenomanian - Turonian boundary event in Qued Mellegue, North-western Tunisia // Cretaceous Research, 1999. V. 20. P. 47-62.
- Nevo E. Pipid frogs from the Early Cretaceous of Israel and pipid evolution // Bull. Mus. Compar. Zool., 1968. V. 13. P. 255-318.
- Prokoph A., Villeneuve M., Agterberg F.P., Rachold, V. Geochronology and calibration of global Milankovitch cyclicity at the Cenomanian - Turonian boundary // Geology, 2001. V. 29. P. 523-526.
- Raymond A., Phillips T.L. Evidence for an Upper Carboniferous mangrove community // Biology and Ecology of Mangroves. Tasks for Vegetation Science: The Hague: W. Junk, 1983. P. 19-30.
- Reineck H.-E. Layered sediments of tidal flats, beaches, and shelf bottoms of the North Sea // Holocene Tidal Sedimentation: Benchmark Papers in Geology, 1976. V. 30. P. 64-79.
- Reineck H.-E., Wunderlich F. Classification and origin of flaser and lenticular bedding // Sedimentology, 1968. V. 11. P. 99-104.
- Retallack G., Dilcher D.L. A coastal hypothesis of dispersal and rise to dominance of flowering plants // Paleobotany, Paleoecology and Evolution: New York: Praeger, 1981. P. 27-77.
- Scott A.C., Stephenson J., Collinson M.E. in Williams M.A.J. Plant Galls. Oxford: Clarendon, 1994. P. 447-470.
- Smith, J.B., Lamanna, M.C., Lacovara, K.J. et al. A giant sauropod dinosaur from Upper Cretaceous mangrove deposits of Egypt // Science, 2001. V. 292. P. 1704-1706.
- Tomlinson P.B. The Botany of Mangroves, 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 419 p.
- Van Amerom H.W.J. Gibt es Cecidien im Karbon bei Calamiten und Asterophylliten? // C. r. 7th Congr. Stratigr. Géol. Carbonifère, 1973, V. 2. P.63-76.
- Waisel Y. The Mangroves. In Gvirtzman G. et al. (eds.). Sinai. Tel-Aviv: Erez, 1987. P. 515-518.
- Westlake D.F., Květ J., Szczepański A. The Production Ecology of Wetlands: Cambridge: Cambridge University Press, 1998, 568 p.
- Wignall P.B., Newton R. Black shales on the basin margin: a model based on examples from the Upper Jurassic of the Boulonnais, Northern France // Sedimentary Geology, 2001. V. 144. P. 335-356.
- Wilkinson H.P. The anatomy of the hypocotyls of Ceriops Arnott (Rhizophoraceae), recent and fossil // Bot. J. Linnean Soc., 1981. V. 82. P. 139-164.
- Wilson P.A., Norris R. Warm tropical ocean surface and global anoxia during the mid-Cretaceous period // Nature, 2001. V. 412. P. 425-429.
- Wittlake E.B. Fossil plant galls. In Kaiser H.E. (ed.) Neoplasms – Comparative Pathology of Growth in Animals, Plants, and Man Baltimore: Williams & Wilkins, 1981. P. 729-231.
- Wolanski E., Spagnol S., Ayukai T. Field and model studies of the fate of particulate carbon in mangrove-fringed Hinchinbrook Channel, Australia // Mangroves and Salt Marshes, 1998. V. 2. P. 205-221.

## Syngensis and macroevolution in mangrove communities from the cretaceous of Negev (Israel)

V.A. Krassilov, Z. Lewy and E. Nevo

Relationships between syngensis (community evolution) and macroevolution are exemplified by the earliest mangrove communities of angiosperms. Fossil mangroves showing characteristic root structures and developmental features of propagules (cryptovivipary) are found in the mid-Turonian of Negev. The age assignment is based on ammonite records. Such highly specialized types of biotic communities appeared rather early in the history of flowering plants testifying to exceptionally high rates of ecological differentiation. This was accompanied by the likewise accelerated morphological evolution: new groups of early angiosperms appeared and spread over the southern continents. Stratigraphic correlation of early mangroves with black shale events in the Turonian of Mediterranean realm indicates a considerable contribution of such ecosystems to carbon cycle and climatic change. There were highly evolved forms of organoid galls and a diversity of gall-forming organisms, including microscopic mites. The behavioral adaptations, commonly considered as highly specialized, have appeared already at the early stages of angiosperm – arthropod co-evolution in relation to the newly formed biotic communities.