ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 1996, № 2, с. 125–128

УДК 561

СУБКРУСТАЦИИ РАСТЕНИЙ

© 1996 г. В. А. Красилов, Н. М. Макулбеков

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 22.02.95 г.

Так называемые отпечатки растений во многих случаях представляют собой субкрустации – минеральные пленки, отложившиеся в процессе фоссилизации под кутикулой (экзоспорием в случае спор) и сохраняющие рельеф ее внутренней стороны. Возможности изучения субкрустаций показаны на примере листьев из палеоцена Мугоджар и мегаспор верхнего мела Монголии.

Самой распространенной формой ископаемых растительных остатков считается отпечаток. В геологической литературе постоянно упоминаются отпечатки листьев и их местонахождения. Именно с отпечатком связывается популярное представление об ископаемом растении. Специалисты же различают, наряду с отпечатками, мумифицированные органы, ткани и клеточные оболочки растений – углистые пленки, фитолеймы (в англоязычной литературе compressions), кутикулы, оболочки спор и пыльцевых зерен, а также их минерализованные остатки, или окаменелости. Последние в той или иной степени сохраняют структуру тканей и клеточных оболочек, тогда как отпечаток, по традиционным представлениям, отражает лишь макроскопические черты поверхности листа или иного органа. В силу этого наиболее массовый материал – отпечатки – оказывается вне среды детальных морфологических исследований. В отечественной литературе около 80% палеоботанических описаний выполнены по отпечаткам на основании признаков, наблюдаемых невооруженным глазом или при 8–16 кратных увеличениях бинокулярного стереоскопического микроскопа. Некоторые исследователи, даже имея дело с фитолеймами и окаменелостями, не считают нужным использовать более трудоемкие микроскопические методы, поскольку единичные детальные работы, во-первых, не могут изменить общей картины и, во-вторых, несопоставимы со стандартной палеоботанической продукцией, опирающейся на массовый материал, широко используемый в палеофлористике и фитостратиграфии.

Однако, что представляют собой в действительности так называемые отпечатки и каковы потенциальные возможности их изучения? Считается, что отпечаток – это механический оттиск объекта на отвердевшем осадке, сохраняющийся и после того, как сам объект полностью или частично разрушается в процессе диагенеза. В то же время не все специалисты согласны с такой трактовкой. Так, А.Н. Криштофович (1945), посвятивший формам сохранения растительных остатков специальную работу, отмечает, что механический оттиск на поверхности слоя в действительности встречается крайне редко. При механическом оттиске по обе стороны раскола, проходящего через полость, оставленную листом или другим плоским объектом, должен быть виден негативный рельеф верхней и нижней поверхностей этого объекта. В действительности на отпечатке и противотпечатке (диптихе, по Криштофовичу) мы чаще всего видим негативный и позитивный рельеф одной и той же поверхности. К тому же отпечаток, как правило, отличается от вмещающей породы по консистенции и цвету. Нередко видны детали, которые мельче зерна породы (например, на отпечатках листьев с рельефным жилкованием из крупнозернистых песчаников Камышинского местонахождения в Поволжье) и, следовательно, не должны были сохраниться на механическом оттиске.

Эти факты давно привлекали внимание палеоботаников и, в частности, сочетание негативного и позитивного рельефов на диптихе получило название половинчатого отпечатка или полурельефа (demirelief, halbseitige Abgrusse). Его происхождение связывали с заполнением механического оттиска осадком, образующим слепок негативной матрицы, или же образованием инкрустирующей минеральной пленки на поверхности растения еще при жизни (Hirmer, 1927). Криштофович (1945), развивая последнюю точку зрения, предположил, что инкрустация происходит при разложении растительных остатков на дне водоема. Выделяющиеся из них газы способствуют коагуляции гелей в придонном слое воды или иловом растворе. В результате растительный объект или только одна его поверхность покрываются глинисто-железистой, известковой или кремнистой пленкой, адсорбирующей красящие вещества и остающейся на породе в виде полурельефа (на диптихе мы видим две стороны пленки или пленку и ее

Рис. 1. "Отпечаток" (субкрустация) листа *Ushia kamyschinensis* (Goepp.) Kolak. (×3.5) на глауконитовом песчанике, видны детали жилкования, колл. 337, экз. № 91; Мугоджары, р. Тыкбутак, палеоцен.

гиск). Криштофович не исключил также возжности минерализации поверхностного слоя еток растительной ткани, также сохраняющейся полурельефе. Эти исследования долгое время не ели продолжения, а термины диптих, полурель-, инкрустат так и не смогли вытеснить привычх, хотя и неточных обозначений отпечаток и отивотпечаток.

Электронная микроскопия открывает новые зможности изучения природы отпечатков. По шим наблюдениям, сохранение тонких деталей рфологии и клеточной структуры на отпечатх отнюдь не исключительное, а, напротив, шико распространенное явление. Они обнаруже- на ископаемых листьях и репродуктивных ганах хвойных и цветковых растений из местонахождений различного возраста, от девонских до миоценовых. Мы ограничимся немногими наиболее показательными примерами. Местонахождение палеоценовых растений на горе Уши близ города Камышина в Поволжье было открыто еще в середине прошлого века (Murchison, 1845). В его изучение внесли вклад многие палеоботаники (Макулбеков, 1977). Особенный интерес привлекали отпечатки листьев буковых, получившие известность как "камышинские дубы" и затем выделенные А.А. Колаковским (1965) в особый род Ushia. Их систематическое положение до последнего времени оставалось неясным. Многократные описания уший основывались исключительно на макроскопических признаках листовой морфологии, поскольку весь материал состоял из классических отпечатков без углистых пленок. Флора камышинского типа обнаружена во многих месторождениях в Западном Примугоджарье (Тыкбутак, Караколь). Отпечатки листьев Ushia содержатся в глауконитовых песчаниках, относящихся к позднему палеоцену (Макулбеков, 1977).

Флороносный слой в этих местонахождениях представляет собой крепкий массивный песчаник зеленовато-серого цвета с листовой кровлей из беспорядочно налегающих друг на друга листьев и веток. Более полно сохранившиеся листья находятся внутри слоя, на неровных поверхностях скола. Они резко отличаются от вмещающей породы по консистенции и цвету, который варьирует от светло-серого, желто-серого и светло-коричневого до темно-коричневого и бурого. Отчетливо выражено жилкование четырех порядков, с жилками последнего порядка образующими ортогональную сеть, ширина ячейки которой около 0.5 мм (рис. 1). Жилки имеют вид более или менее широких бороздок с примазками углистого вещества, частично сохранившего структуру проводящей ткани. Между жилками растительные ткани не сохранились. Поверхность отпечатка неравномерно окрашена окислами железа.

В сканирующем электронном микроскопе отпечаток листа представляет собой аморфную пленку, ложащуюся на зернистую поверхность песчаника, состоящего из преимущественно эллипсоидальных хорошо окатанных, реже угловатых зерен кварца и глауконита длиной 100–150 ммк в железисто-кварцево-глинистом цементе, содержащем мелкие включения пирита. Пленка по консистенции не отличается от цемента, но отчетливо отделена от породы и имеет более ровную поверхность, мелкобугристый рельеф которой отражает очертания проступающих сквозь нее минеральных зерен. Толщины пленки около 5 ммк (табл. XII, фиг. 1).

На отдельных участках пленки видны очертания эпидермальных клеток, волосков и устьиц.

Мелким жилкам соответствуют два–три ряда продолговатых клеток. Очертания интеркостальных клеток менее отчетливы. Они большей частью неправильно-четырехугольные, с выпуклой внешней стенкой, антиклинальные стенки прямые. Волоски различные – мелкие, с коническим одноклеточным основанием и крупные, с многоклеточным основанием. Устьица расположены беспорядочно в ячейках между жилками, изредка в пределах костальных зон. Частота устьиц варьирует в пределах 640–720 на кв. мм. На участках с частыми устьицами большая часть их имеет смежные побочные клетки (табл. XII, фиг. 2–4, табл. XIII, фиг. 1, см. вклейку).

Хотя устьица сохранились несколько хуже, чем на препаратах кутикулы, их структура может быть изучена достаточно подробно. Они анамоцитные, с шестью-семью побочными клетками, которые, нависая над замыкающими, образуют широкоовальную или почти округлую устьичную ямку длиной 16–20 мкм. Край устьичной ямки утолщен и в ряде случаев орнаментирован отчетливо выступающими папиллами. Замыкающие клетки не имеют Т-образных полярных утолщений, апертура заполнена кремнеземом.

Кроме обычных устьиц, встречаются так называемые гигантские устьица длиной 45–50 мкм. В отличие от обычных, они не погружены и находятся на уровне околоустьичных клеток, которые окружают устьичную щель двойным кольцом. Стоит отметить, что гигантские устьица распределены независимо от обычных и нередко даже наложены на них. По-видимому, эти два типа устьиц находятся под контролем различных морфогенетических факторов.

Трихомные образования трех типов: 1) мелкие конические волоски без специализированных окружающих клеток; 2) мелкие волоски с куполовидной утолщенной базальной клеткой, окруженной радиально расположенными клетками; 3) крупные головчатые, вероятно, железистые опадающие волоски с центральным каналом и основанием из нескольких концентрических кругов мелких утолщенных клеток. Волоски первого типа наиболее многочисленны, распределены по всей поверхности листа. Второй тип обнаружен в непосредственной близости от устьиц, а третий на свободных от устьиц участках.

Таким образом, на отпечатке видны основные эпидермальные структуры, рельефно выраженные на внутренней, прилегающей к эпидермису стороне кутикулы, внедрение которой в антиклинальные стенки клеток и образует рельеф. Теперь можно с уверенностью утверждать, что минеральная пленка не покрывает кутикулу (в этом случае мы видели бы слепок маловыразительной наружной поверхности), а проникает под нее. В процессе фоссилизации устойчивая кутикула отслаивается от разлагающейся ткани и в образовавшуюся щель проникает иловый раствор, из которого осаждается глинисто-кремнистая пленка, успевающая затвердеть до разрушения кутикулы. В отличие от инкрустации, покрытия поверхности, эту форму сохранности мы предлагаем назвать с у б к р у с т а ц и е й.

В случае Ushia эпидермальные признаки, сохранившиеся на субкрустации листа, не только подтверждают принадлежность семейству буковых, но и, наряду с морфологией листового края и жилкованием, свидетельствуют о близости южному буку Nothofagus, у видов которого встречаются как гигантские устьица и все три типа трихом, так и папиллы на побочных клетках обычных устьиц (Hill, Read, 1991). Эти данные имеют определенное значение для выяснения пока еще загадочной истории буковых, ведущего семейства древесных двудольных, его разделения на северную и южную группы.

В лаборатории палеоботаники Палеонтологического института получены аналогичные результаты для исследованных с помощью сканирующего электронного микроскопа субкрустаций листьев ископаемых Liquidambar, хвойных Gobistrobus и других растений. Здесь мы приведем еще один только пример, расширяющий область изучения субкрустаций. В нэмэгэтинской свите (маастрихт) одноименной впадины Заалтайской Гоби, местонахождение Цаган-Хушу, среди обильного растительного детрита встречены отпечатки крупных спорангиев с мегаспорами, сохранившимися в виде слепков (табл. XIII, фиг. 2–4). Мегаспоры тетраэдальные, диаметром около 1 мм, двусторонне выпуклые, с трехлучевым тетрадным рубцом. На некоторых из них сохранилось разбитое мелкими трещинами углистое вещество.

В сканирующем электронном микроскопе извлеченные из мегаспорангия слепки мегаспор с углистым веществом на поверхности не обнаруживают элементов скульптуры, тогда как на минеральной пленке, покрывающей слепки без углистого вещества, видны элементы двух типов: а) верхний слой с сетчатой скульптурой из крупных полигональных ячеек около 15 мкм в поперечнике и б) подстилающий слой бугорчато-ямчатого строения с округлыми элементами диаметром около 10 мкм. Слой (а) сохранился фрагментарно, тогда как слой (б) покрывает всю поверхность слепка, включая лучи тетрадного рубца. Различимы также основания шипов, развитых преимущественно в области курватуры на границе проксимальной и дистальной сторон мегаспоры.

В данном случае мы также имеем дело с субкрустацией – минеральной пленкой, отложившейся между экзоспорием с сетчатой структурой и мезоспорием с бугорчато-ямчатой структурой и сохранившей реплики той и другой. Таким образом,

субкрустации не ограничиваются листьями, а включают разнообразные палеоботанические объекты, значительно расширяя возможности микроскопических исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Колаковский А.А. Ushia – новый род из Камышинской палеоценовой флоры // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 127–132.

Криштофович А.Н. Форма сохранения растительных остатков и ее значение для решения проблем углеобразования. Изв. АН СССР, сер. геол. 1945. № 2. С. 136–150.

Макулбеков Н.М. Палеогеновые флоры Западного Казахстана и Нижнего Поволжья. Алма-Ата: Наука, 1977. 233 с.

Hill R.S., & Read J. A revised infrageneric classification of Nothofagus (Fagaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 105. P. 37–72.

Hirmer M. Handbuch der Palaeobotanik. Bd. 1. Munchen, 1927.

Murchison R. The Geology of Russia in Europe, and the Ural Mountains. 2. London, 1845. 510 p.

Plant Subcrustations

V. A. Krassilov, N. M. Makulbekov

The so called impressions are mostly subcrustations, i.e., mineral films deposited under leaf cuticle (or exosporium in the case of sporomorphs) in the course of fossilization and reflecting their interior relief. The perspectives of subcrustation analysis with SEM are examplified by angiosperm leaves from the Palaeocene of the Lower Volga area and megaspores from the Upper Cretaceous of Mongolia.

Key words: fossilization, methods, cuticle, megaspore.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–4. Субкрустации листьев *Ushia kamyschinensis* (Goepp.) Kolak., СЭМ: 1 – субкрустация в виде пленки, налегающей на глауконитовые зерна, (×200); 2 – устьице, видны папиллы на краю устьичной ямки, (×2000); 3 – два обычных и гигантское (внизу) устьица, (×1000); 4 – гигантское устьице перекрывающее обычное, (×2000), колл. № 337, экз. № 91; Мугоджары, р. Тыкбутак, палеоцен.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1. Субкрустация листа *Ushia kamyschinensis* (Goepp.) Kolak., СЭМ, колл. № 337, экз. № 91; Топография нижнего эпидермиса с костальными зонами, ограничивающими устьичную ячейку, (×400); Мугоджары, р. Тыкбутак; палеоцен.

Фиг. 2–4. Субкрустация мегаспор, СЭМ: 2 – линейный мегаспорангий с мегаспорами, (×7), 3 – субкрустация мегаспоры, (×60), 4 – поверхность субкрустации, видны фрагменты внешней сетчатой скульптуры (стрелки) и внутренняя скульптура (×700); Нэмэгэтинская впадина Заалтайской Гоби, Монголия; верхний мел, нэмэгэтинская свита, колл. № 4135, эк. № 2-147.

Сдано в набор 08.01.96 г. Подписано к печати 12.03.96 г. Формат бумаги 60 × 88 1/8
Офсетная печать Усл. печ. л. 16.0 + 6 вкл. Усл. кр.-отт. 11.4 тыс. Уч.-изд. л. 16.7 Бум. л. 8.0
Тираж 643 экз. Зак. 4000

Отпечатано в Московской типографии № 2 РАН, 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6
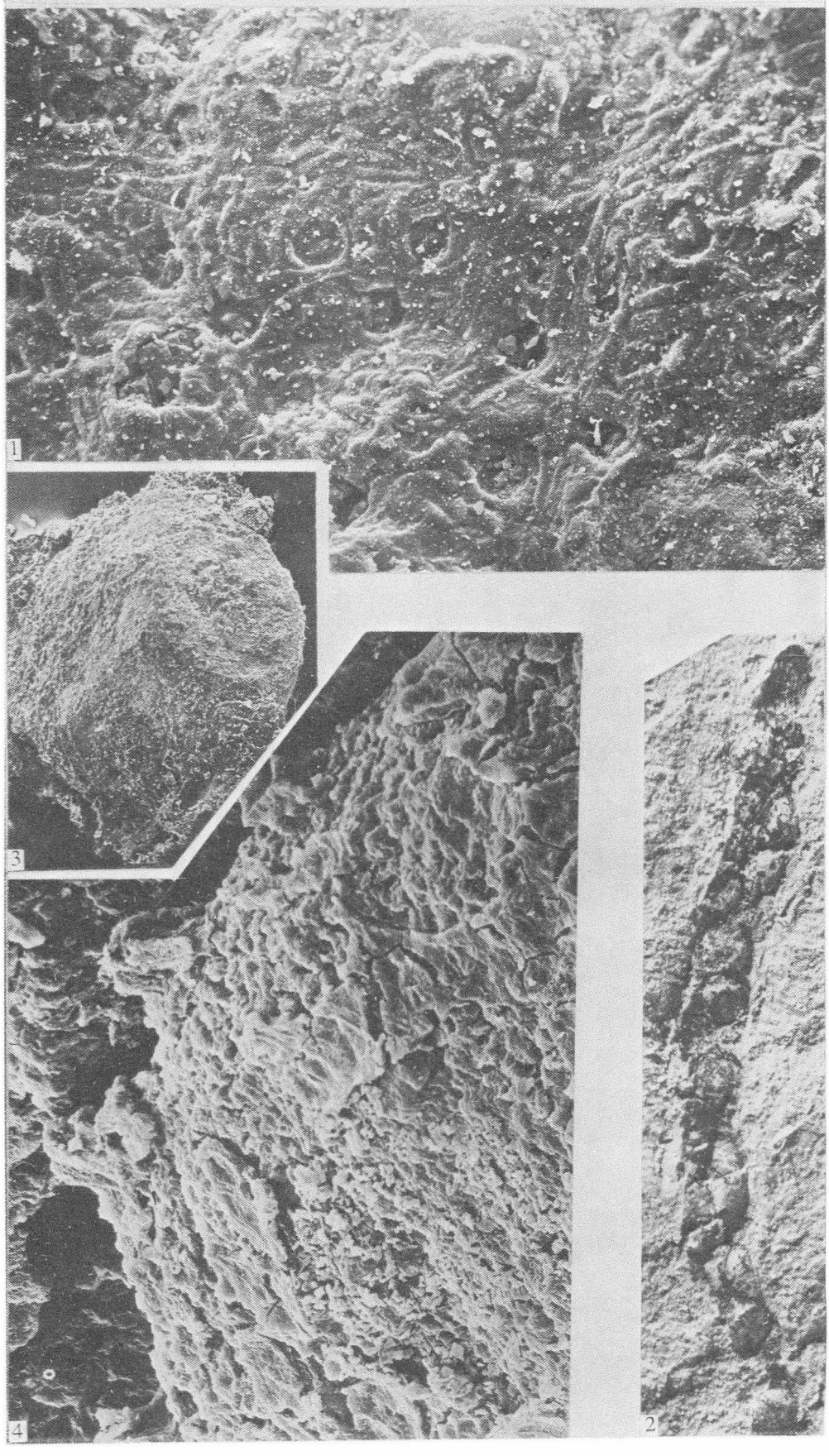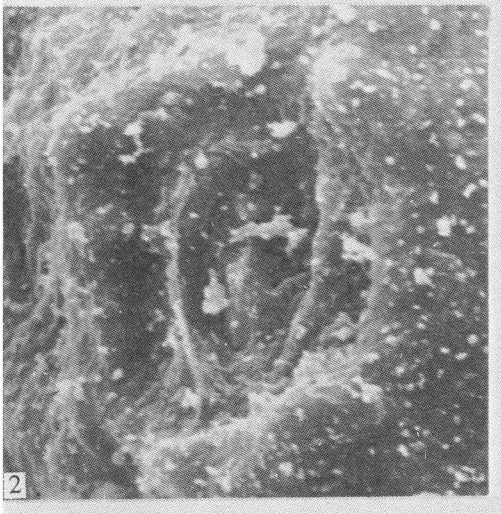
Таблица XIII