

В. А. КРАСИЛОВ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРОЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ДРЕВНИХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

(Представлено академиком В. В. Меннером 18 XI 1970)

Теория происхождения и эволюции цветковых растений долгое время базировалась на морфологии современных покрытосеменных или их сопоставлении с различными группами ископаемых растений от псилофитов до кейтониювых — на основе обобщенных характеристик. Возможности такого подхода к проблеме в значительной мере исчерпаны, и дальнейшее развитие теории, по-видимому, предполагает более конкретное и детальное сопоставление древнейших меловых цветковых с их наиболее вероятными предками — раннемезозойскими голосеменными. Правда, многие исследователи полагают, что первые покрытосеменные появились на возвышенностях задолго до мела, но их остатки не попадали в захоронения. В этой связи необходимо напомнить, что изменения климата вызывают вертикальные миграции растений — с возвышенностей в низины и наоборот. В течение юры такие миграции происходили неоднократно, и если бы покрытосеменные уже существовали на возвышенностях, они неминуемо оказались бы в низинах во время похолоданий.

Таким образом, едва ли можно допустить, что начало геологической летописи цветковых значительно удалено во времени от момента их появления. Во всяком случае, у нас больше шансов найти примитивные типы среди меловых, чем среди современных цветковых.

С этой точки зрения большой интерес представляют репродуктивные органы, часто встречающиеся в захоронениях так называемой троходендронидной флоры Азии и Северной Америки. Это всем известные *Nordenskioldia* и *Trochodendroscarpus*. Они распространены чрезвычайно широко и, по-видимому, принадлежали наиболее преуспевающим меловым цветковым. Наши находки в цагайских отложениях Амурской обл. проливают новый свет на морфологию этих органов.

Nordenskioldia до сих пор была известна по остаткам отдельных дискообразных, радиально-ребристых структур, напоминающих синкарпный плод. Оказалось, что эти органы были собраны в колосовидные соцветия длиной до 30 см (рис. 1). Цветки сидячие, располагались одиночно или мутовками по 2—3 цветка в каждой, распускались в базипетальной последовательности (некоторые экземпляры имеют распустившиеся цветки в дистальной и почки в проксимальной части). Коническое цветоложе переходит в тонкую ось, слегка превышающую по длине плодолисточки. Околоцветник моноциклический, чашелистиковый, слегка зигморфный, иногда почти квадратный, состоит из 6—9 более или менее сросшихся сегментов. На поверхности сегментов заметны плоские радиальные ребра. Завязь верхняя, из 9—17 плодолистиков, расположенных мутовкой или по низкой спирали. В проксимальной части плодолисточки, видимо, срастались боковыми поверхностями, в дистальной части свободны. Часто встречаются отпечатки и слепки основания гинецея в виде диска диаметром около 12 мм, с центральным углублением (цветоложе) и 8—17 радиально расходящимися от него лучами (септами). В продольно расщепленных гинецеях видны яйцевидные, латерально уплощенные плодолисточки с коротким

слегка загнутым столбиком и сферическим рыльцем, приуроченным к верхушке столбика. На дорсальной стороне плодolistика виден тонкий шов — «средняя жилка» и углубление, располагающееся обычно немного ниже середины. Углубление, вероятно, отвечает нектарнику. Цветки однополые, никаких следов андроеца не обнаружено. По строению гинецея они напоминают цветки троходендрона, где также имеются плодolistики с дорсальными нектарниками, но в остальном сходства нет, так как у троходендрона цветки двуполые, без околоцветника, и соцветие имеет совсем иное строение. Околоцветник у норденшельдии узкий, невзрачный, видимо кожистый и напоминает «воротничок» гнетума, образованный сросшимися брактееми. При мутовчатом расположении цветков соцветия норденшельдии приобретает общее сходство с членистым сингонием гнетума. Среди раннемезозойских голосеменных репродуктивные структуры *Peltaspermum* удивительно похожи на цветок норденшельдии.



Рис. 2. Сопоставление репродуктивных органов *Gnetum* (1) *Peltaspermum* (2, по (5)) и *Nordenskiöldia* (3)

На известной реконструкции Т. Гарриса (5) семезачатки пельтаспермума обращены к оси столбика, но на нашей зарисовке (рис. 2) они ориентированы так же, как аналогичные структуры гнетума и норденшельдии. «Кунулярный диск» пельтаспермума соответствует воротничку гнетума и околоцветнику норденшельдии. Необходимо решить, имеем ли мы дело с поверхностным конвергентным сходством или же с истинной гомологией. Фолликулярная теория плодolistика как будто исключает последнее решение. Однако сейчас появляется все больше оснований для пересмотра этой теории, построенной без учета палеоботанических данных. Более углубленное изучение репродуктивных органов древних голосеменных показывает возможность гомологизации «кондуликатного» плодolistика с двустворчатыми купулами птеридоспермов, чекановскиевых и гнетовых (4, 6). Такая интерпретация плодolistика позволяет считать пельтаспермум прототипом цветка норденшельдии.

Род *Trochodendrocarpus* был описан А. Н. Криштофовичем по фрагментарным остаткам единичных плодов (2). Выяснилось, что соцветия (соплодия) этого растения — очень крупные метелки. Их боковые ветви — кисти, несущие до 14 спирально прикрепляющихся при помощи короткой ножки плодов. Кисть завершается терминальным плодом. Чаще всего плоды располагаются попарно. При раскрывании они распадаются на створки. Многочисленные семена черепитчато налегают друг на друга и образуют два ряда вдоль вентрального края. Семена мелкие, анатропные, с подковообразно изогнутым крылом, охватывающим с боков продолговатое ядро. Рубчик и микропиле — на небольших выступах свободного конца ядра. Р. Браун (4) относил соплодия такого типа к *Cercidiphyllum*, но сходство с этим родом весьма поверхностное. Попарное расположение плодов и характер раскрывания скорее свидетельствуют о родстве с *Namamelidaceae*. До сих пор метельчатые соцветия в этом семействе не были известны, и предполагалось, что исходным типом здесь было колосовидное соцветие (3). В этом видели различие между *Namamelidaceae*, с одной стороны, и *Altingiaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae* — с другой. Открытие *Trochodendrocarpus* показывает, что все перечисленные выше семейства имели общий исходный тип метельчатого соцветия.

Сведения о тычиночных цветках древнейших покрытосеменных пока весьма скудны. В цагайских отложениях автор обнаружил очень мелкие головчатые соцветия, располагавшиеся одиночно или группами на ножке, которая плохо сохранилась. Тычинки — с очень короткой нитью и длинным пыльником. Связник массивный с щитовидно расширенным дисталь-



Рис. 1. 1—6 — *Nordenskiöldia borealis* Heer, р. Буря, цагайская свита: 1 — соцветие (1×), 2 — завязь в продольном сечении, видны плодолистки (3×), 3 — завязь снаружи, видны дорсальные нектарники (3×), 4 — часть соцветия (1×), 5 — отдельный цветок (3×), 6 — завязь (3×); 7—9 — тычиночные цветки в головчатом соцветии (7×) и пыльцевые зерна (1000×); 10—14 — *Trochodendrocarpus arcticus* (Heer) Krysh. из тех же отложений: 10 — метельчатое соцветие ($\frac{2}{3}$ ×), 11 — раскрытый плод с двумя рядами семян (3×), 12 — два плода сбоку (1×), 13 — расщепленный плод (3×), 14 — семя (7×)



Рис. 1

ным придатком. Пыльцевые зерна типа *Tricolporollenites* мелкие (18 μ), трехлопастные в полярном положении, эллиптические в экваториальном. Борозды длинные, почти достигают полюсов. Эктэксина столбчато-сетчатая. Здесь мы, вероятно, имеем примитивный тип тычинки, сохранившийся с некоторыми изменениями у магнолиевых, лотоса, платана и др.

Примечательно, что в меловых отложениях пока не найдены двуполые цветки. Опыление у древних покрытосеменных типа *Nordenskioldia* было, вероятно, промежуточным между энтомофилией и анемофилией. Средством привлечения опылителей служили крупные нектарники. Формирование двуполых цветков с развитым околоцветником, возможно, было связано со специализацией в сторону энтомофилии и переходом от химического к визуальному привлечению опылителей.

Дальневосточный геологический институт
Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова
Сибирского отделения Академии наук СССР
Владивосток

Поступило
18 XI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. А. Красилов, Журн. общ. биол., 31, № 6 (1970). ² А. Н. Криштофович, Т. Н. Байковская, В кн.: А. Н. Криштофовича, Изобр. тр., 3, 1966. ³ L. E. Boothroyd, Am. J. Bot., 17, (1930). ⁴ R. W. Brown, U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 375 (1962). ⁵ T. M. Harris, Medd. om Grønland, 85 (1932). ⁶ A. G. Long, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 66 (1966).