

Organisation og bestøvningsformer hos blomster fra Øvre Kridt

ELSE MARIE FRIIS

Friis, E. M. Organisation og bestøvningsformer hos blomster fra Øvre Kridt. *Dansk geol. Foren., Årsskrift for 1983*, side 1-8, København, 15. februar 1984.

Organizational level and pollination methods in late Cretaceous angiosperm flowers are described based on the study of well-preserved floral structures from the Upper Cretaceous of Europe and North America. The investigation shows that a considerable floral diversity had been reached by the end of the Cretaceous. The features of the fossil flowers also demonstrate that insect pollinated plants as well as plants adapted for wind pollination were well-differentiated by the late Cretaceous.

Else Marie Friis, Geologisk Institut, Universitetsparken, Aarhus Universitet, 8000 Århus C. 24. oktober 1983.

Blomsterplanterne udgør en af de mest succesrige plantegrupper, som nogensinde har eksisteret. De dominerer næsten alle nutidens vegetationstyper og udviser en fantastisk variation i størrelse, form og struktur fra små stængelløse, fritsvømmende planter til buske, lianer og store træer. De tilhører imidlertid den yngste plantegruppe vi kender, og indtil de dukkede op for godt 110 millioner år siden, var det sporeplanter og nøgenfrøede planter, som dannede vegetationsdækket på jorden (Hughes, 1976).

Forud for blomsterplanternes opdukken var der forløbet ca. 300 millioner år af landplanternes udviklingshistorie. Det er uklart, hvilke faktorer, der har muliggjort gruppens betydelige fremgang. Effektive bestøvnings- og spredningsmekanismer udviklet i samspil med insekter og pattedyr kan muligvis have spillet en væsentlig rolle (Regal, 1977; Mulcahy, 1979).

De modeller, man har opstillet for afstammings- og slægtsskabsforhold indenfor blomsterplanterne, bygger hovedsageligt på sammenlignende studier af nulevende planter, mens de palæontologiske vidnesbyrd sjældent har været inddraget (Stebbins, 1977; Cronquist, 1980). En væsentlig årsag hertil har været manglen på fossile reproduktionsorganer og især manglen på fossile blomster.

De fleste af de hidtil kendte fossile blomster er bevaret som kompressioner eller aftryk (Dilcher, 1979), hvilket har begrænset mulighederne for at rekonstruere blomsternes oprindelige form og or-

ganisation og hermed også mulighederne for at drage fylogenetiske slutninger på grundlag af fossilmaterialet.

Nye fund af velbevarede fossile blomster, frugter og frø fra øvre kretaciske aflejringer i Europa og Nord Amerika har resulteret i en væsentlig forøgelse af kendskabet til Kridttidens blomsterplanter (Friis, 1983, 1984; Friis & Skarby, 1981, 1982; Tiffney, 1977). Fossilerne fra disse områder repræsenterer nogenlunde samme tidsinterval (Santonien/Campanien) og viser i generel opbygning og struktur stor overensstemmelse, og tilsammen giver de et billede af diversitet og organisationsniveau hos Kridttidens blomster. I den følgende gennemgang vil jeg forsøge at illustrere denne diversitet, hovedsageligt ved hjælp af eksempler fra fossilmateriale fra Skåne.

De fossile blomsters bevaringsform

De svenske plantefossiler er indsamlet i en stor kaolingrav ved Åsen i det NØ-lige Skåne. Den planteførende lagserie er ca. 20 m mægtig og består af vekslende lag af ler, sand og silt, muligvis afsat på en flodslette nær Kridthavets kyst. Sedi-menterne kan opdeles i en øvre og nedre serie adskilt af en markant forvittringshorison (fig. 1) og karakteriseret ved tydelige forskelle i fossilindhold.

De fleste planterester fra den øvre serie er tredimensionelt bevaret med sorte, reflekterende overflader og ofte med meget fine detaljer bevaret (fig. 2). Undersøgelser ved hjælp af elektronmi-



Fig. 1. Udsigt over Höganäs AB's kaolingrav ved Åsen, Skåne, med den plantebærende lagserie. Pilene angiver forvittringshorizonten, som markerer grænsen mellem den nedre og øvre serie.

View of Höganäs AB's kaolin quarry at the Åsen locality, Scania, showing the plant bearing sequence. The arrows indicate weathering horizon separating the lower and upper series.

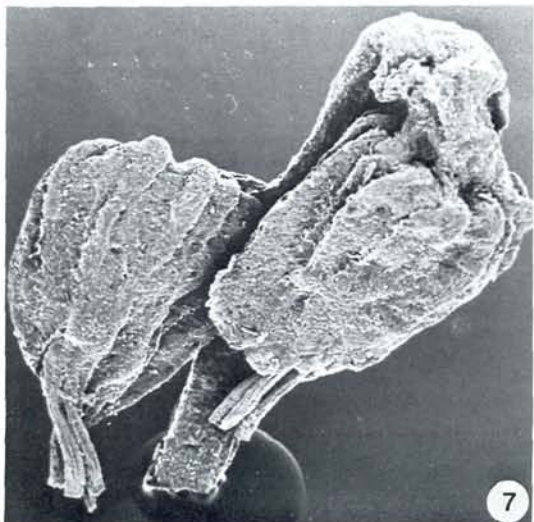
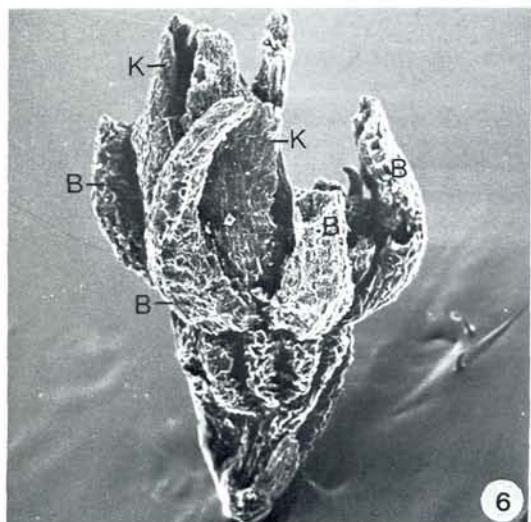
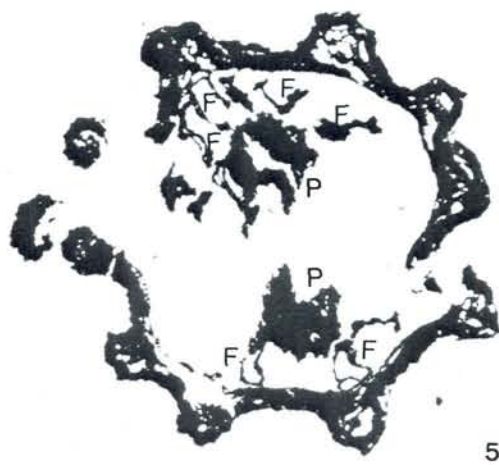
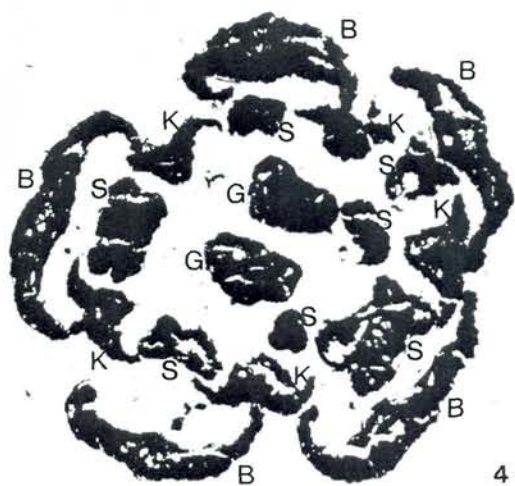
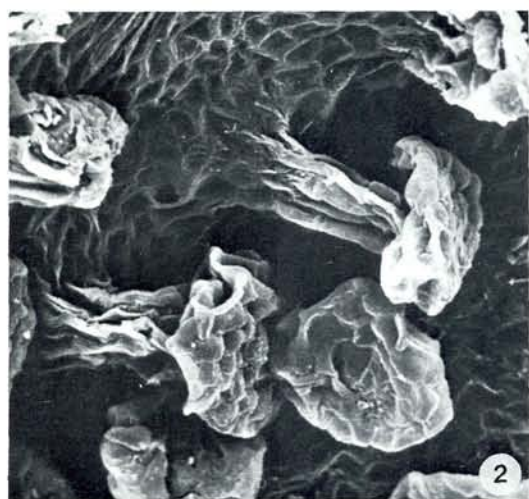
kroskop (SEM og TEM) viser, at der er sket en homogenisering af cellevæggene, således at man ikke kan skelne midtlamel, primær og sekundær væg (fig. 3), hvilket indikerer, at fossilerne har været påvirket af temperaturer over 300°C (Cope & Chaloner, 1980), muligvis under skovbrande. Fossilernes tredimensionelle form muliggør detaljerede studier af blomsternes opbygning, herunder placering af bæger, krone, støvblade, frøanlæg og eventuel honningdiskus (fig. 4-6). På grundlag af seriesnitning og SEM-undersøgelser er det mu-

ligt at fremstille ret detaljerede rekonstruktioner af de fossile blomster.

Plantefossilerne fra den nedre del af serien er ofte fladtrykte, bevarede som lignit. Hos disse former kan placeringen af de forskellige blomsterdele undertiden være vanskelig at erkende, men udragende dele, som f.eks. støvblade og grifler er ofte velbevarede, og blomsterne findes undertiden stadig siddende på de blomsterbærende skud (fig. 7). Desuden kan man opnå betydelig flere informationer om pollekornenes opbygning hos

Fig. 2-7. Bevarelsesformer hos kretaciske plantefossiler fra Skåne. 2. Overflade af kronblad med skjoldformede hår. $\times 525$. 3. Ultratyndt snit, som viser at cellevæggens komponenter (midtlamel, primær og sekundær væg) er homogeniseret, $\times 2500$. 4-5. Snit gennem blomst (samme type som vist i fig. 6). 4. Placering af bæger (B), krone (K), støvblade (S) og grifler (G), $\times 100$. 5. Placering af placentae (P) og frøanlæg (F) i det en-rummede frugtanlæg, $\times 100$. 6. Blomst med oversædgt bløster dannet af bæger (B) og krone (K), $\times 68$. 7. Fladtrykte blomster med undersædgt bløster bevaret tilhæftet det blomsterbærende skud, $\times 20$.

State of preservation in plantfossils from the Upper Cretaceous of Scania. 2. Surface of petal with trichomes, $\times 525$. 3. Ultrathin section showing homogenisation of cell wall, $\times 2500$. 4-5. Section of flower (same species as shown in fig. 6). 4. Arrangement of calyx (B), corolla (K), stamens (S), and styles (G), $\times 100$. 5. Arrangement of placentae (P) and ovules (F) in the one-loculed ovary, $\times 100$. 6. Flower with epigynous perianth formed from calyx (B) and corolla (K), $\times 68$. 7. Compressed, hypogynous flowers attached to the inflorescence axis, $\times 20$.



disse blomsterstrukturer, idet de også kan studeres med gennemfaldende lys, hvorimod de pollen-korn, som har været udsat for høje temperaturer, er uigennemskinnelige og kan kun studeres ved hjælp af scanning elektronmikroskop.

De undersøgte blomster, frugter og frø er alle meget små, generelt under 5 mm lange. Hos nulevende planter findes små frø hos urter og træagtige planter fra åbne vegetationer, og er især almindelige hos planter i pionervegetation. De findes desuden hos epifyter, saprophyter og parasiter (Harper, Lovell & Moore, 1970; Stebbins, 1977). Det er muligt, at dimensionerne hos Kridt-fossilene kan forklares ud fra økologiske forhold, men andre faktorer kan også have haft betydning, bl.a. den kendsgerning, at nogle af de dyr, som i nutiden har betydning for spredning af større frugter og frø, først udvikledes i Nedre Tertiær (Tiffney, 1984).

De fossile blomsters opbygning og struktur

De undersøgte kretaciske blomster er oftest bevareret løstrevet fra de blomsterbærende skud, og informationer om blomsterstandenes organisation er derfor begrænsede. Der er dog fundet forskellige rester af blomsterstande, bl.a. hoveder og aks, som antyder, at en vis diversitet var opnået i Øvre Kridt. Små hoveder, som i opbygning og struktur synes at være beslægtet med nulevende planter fra Platan-familien, er påvist både i det skånske og det nordamerikanske materiale (fig. 13-14). Hovederne er sammensat af enkönnede blomster. De hanlige blomster består hver af ca. fem støvblade, omgivet af et antal bløsterblade, som hos de skånske fossiler er større og mere fremtrædende end hos de amerikanske. Støvbladene har øverst et markant udvidet knapbånd og indeholder mange pollen-korn, hvis aperturer er udviklet som tre længdespalter, colper (fig. 14-15). Udover disse Platan-lignende enkönnede blomster, er alle de øvrige undersøgte fossile blomster tvekønnede. De har alle kransstillede

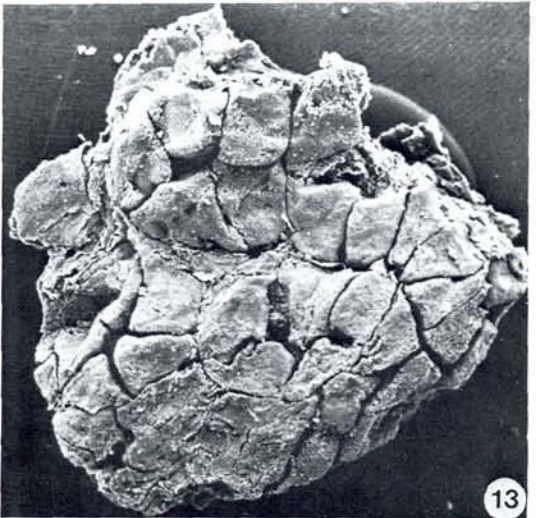
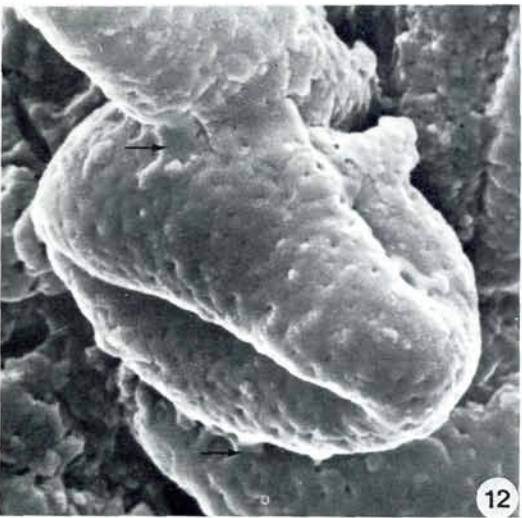
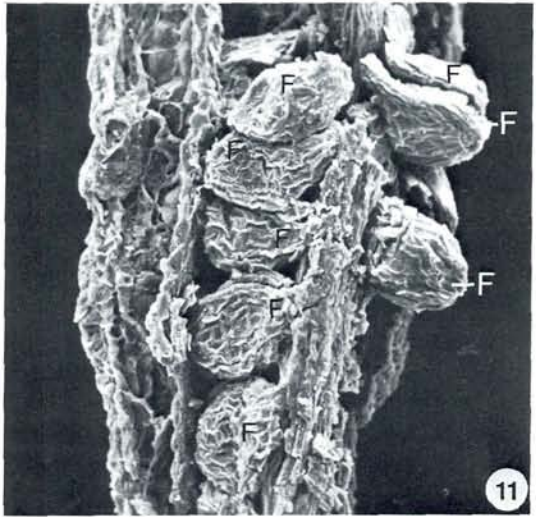
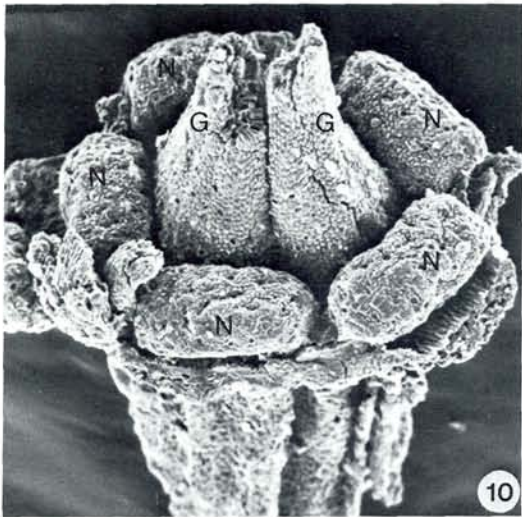
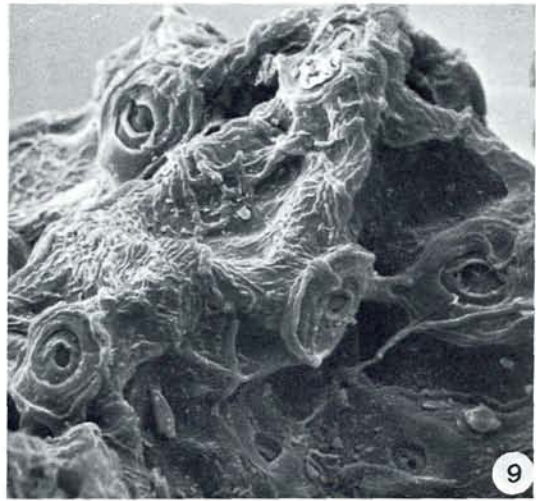
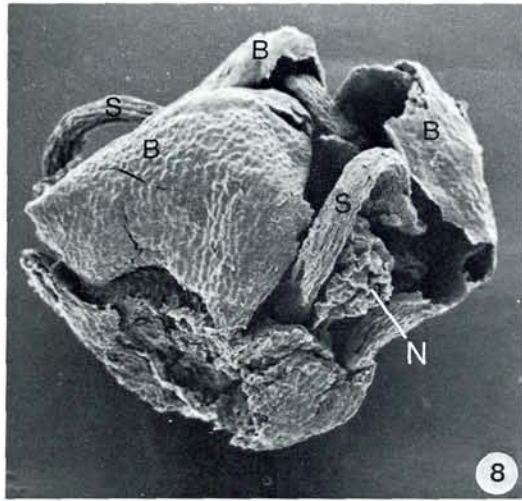
organer og udviser oftest radiær symmetri. Hos en enkelt blomsterstruktur er opbygningen bisymmetrisk.

Bløsteret er hos de fossile blomster undersædigt (fig. 7-8) eller oversædigt (fig. 6, 10, 16). Kun en enkelt omkringsædig type er påvist. Bløsterbladene er oftest frie og placeret i to krans, differentieret i bæger og krone (fig. 4, 6), eller de kan være udifferentieret, placeret i en enkelt krans. Der er en betydelig variation i organisation og struktur hos de blomster, som har både bæger og krone, men de udviser også en del fælles træk. Således er de fleste fem-tallige med fem bægerblade, fem kronblade og fem eller ti støvblade, arrangeret i en eller to krans. I nogle af blomsterne er der fundet pollen-korn, som alle er meget små, omkring 10 μ m lange, med forholdsvis glat overflade og med aperturerne udviklet som tre længdespalter (colper), og undertiden også med tre porer. På nogle af pollen-kornene er der observeret en belægning (fig. 12), som ligner pollen-kitt, beskrevet fra recente pollen (Hesse, 1981). Denne belægning har muligvis, ligesom pollen-kitt, fungeret som klæbemiddel. Frugtanlægget er dannet af to, tre eller sjældnere fem sammenvoksede frugtblade, alle med mange frøanlæg (fig. 5, 11). Hos flere af blomsterstrukturene er der påvist diskussioner og andre organer, som i form og placering i blomsten svarer til nektarier hos nulevende planter (fig. 8-10), og det er nærliggende at antage, at disse blomster har været honningproducerende.

Mange af de karakterer, som er påvist hos de fossile blomster, herunder differentiering af bløsteret i bæger og krone, meget små, tilsyneladende klæbrige pollen, mange frøanlæg i hvert frugtanlæg, samt tilstedeværelse af nektarier, findes almindeligt hos nulevende planter med insektbestøvning (Stebbins, 1977; Proctor & Yeo, 1973), og indicerer, at de fossile blomster har været tilpasset insektbestøvning. Blomsternes radiære symmetri, frie bløsterblade, og åbne struktur

Fig. 8-13. Fossile blomster fra Øvre Kridt-aflejringer i Tyskland (8-9), Skåne (10-12) og North Carolina (13). 8. Undersædig blomst med rester af bæger (B), støvblade (S) og nektarium (N), $\times 60$. 9. Detalje af fig. 8 med overflade af nektariet, $\times 700$. 10. Oversædig blomst med to grifler (G) omgivet af fem-delt nektarium (N), $\times 80$. 11. Fragment af frugt med mange frøanlæg (F), (samme type som vist i fig. 10), $\times 155$. 12. Meget små tricolpate pollen-korn med en belægning på overfladen (klæbemiddel?) markeret med pile, $\times 7500$. 13. Platan-lignende blomsterstand med grupper af hanblomster, $\times 40$.

Fossil flowers from the Upper Cretaceous of Germany (8-9), Scania (10-12), and North Carolina (13). 8. Hypogynous flower with remnants of calyx (B), stamens (S), and nectary (N), $\times 60$. 9. Detail of fig. 8 showing surface of nectary, $\times 700$. 10. Epigynous flower with two styles (G) surrounded by a five-lobed nectary (N), $\times 80$. 11. Fragment of ovary with many ovules (F), (same species as shown in fig. 10), $\times 155$. 12. Minute tricolpate pollen grains with remnants of coating (pollenkitt?) indicated by arrows, $\times 7500$. 13. *Platanus*-like male inflorescence, $\times 40$.



peger på, at bestøvningen er sket ved vilkårlige bestøvere, som f.eks. biller og fluer.

Blomster med asymmetrisk eller zygomorf opbygning, samt typer med dybt kronrør er ikke påvist fossilt. Disse karakterer findes i dag hovedsageligt hos planter tilpasset specialiseret insekt- eller fuglebestøvning (Proctor & Yeo, 1973). Vidnesbyrd fra fossile frugter, frø og pollen indikerer, at disse blomstertyper først udvikledes i løbet af Tertiærtiden samtidig med udviklingen af specialiserede bestøvere, som f.eks. sommerfugle og bier.

En gruppe af de undersøgte fossile blomster er kendetegnet ved kun at have en enkelt krans af blosterblade. Blosteret er hos alle disse blomsterstrukturer oversædigt og dannet af fire, fem eller seks små, ofte ubetydelige blosterblade (fig. 16). Der er fem eller seks støvblade i en enkelt krans. Frugtanlægget er en-rummet, dannet af to eller tre sammenvoksede frugtblade, og indeholder et enkelt centralt placeret frøanlæg (fig. 18). Hos de fleste eksemplarer er støvfanget brækket af, men hos enkelte blomster er der fundet rester, som viser, at støvfangets overflade har været udvidet (fig. 17). Pollenkornene, som er fundet hos disse blomsterstrukturer, er alle noget flade med trekantet omrids og med markante, ofte fremstående aperturer i hjørnerne (fig. 19). De er ca. 15–20 µm i diameter og har forholdsvis glat overflade med små skulpturelementer. Der er ikke fundet spor af belægninger, som kunne antyde, at de har været sammenklæbede. Pollenkornene fra disse blomsterstrukturer tilhører alle den stratigrafisk vigtige Normapolles gruppe, som optræder hyppigt i mange øvre kretaciske og nedre tertiære pollenfloraer i Europa og det østlige Nord Amerika indenfor den såkaldte Normapolles flora-provins (Góczán, Groot, Krutzsch & Pacltova, 1967; Zaklinskaya, 1967; Skarby, 1968; Wolfe, 1973). De forskellige pollen-slægter inkluderet i Normapolles gruppen har tidligere kun været kendt fra disperse pollen, men har nu med undersøgelserne af de kretaciske plantefossiler kunnet henføres til en

række forskellige fossile blomsterstrukturer, og deres botaniske tilhørsforhold har hermed kunnet fastslås med betydelig sikkerhed (Friis, 1983).

Karakterer som simpelt bløster, udvidet støvfang, en-rummet frugtanlæg med et enkelt frøanlæg samt manglen på honningproducerende organer træffes almindeligt hos nulevende planter tilpasset vindbestøvning (Stebbins, 1977), og indicerer, at disse Normapolles-producerende planter blev bestøvet af vinden. Dette understøttes af pollenkornenes form samt størrelsen, som ligger indenfor værdier, der betragtes som optimale for vindbestøvning (Whitehead, 1968).

Konklusion

Undersøgelserne af de øvre kretaciske plantefossiler fra Europa og Nordamerika har vist, at fossile blomsterstrukturer ikke er så sjældne, som man tidligere har antaget, og at selv meget skrøbelige organer som kronblade og støvblade under gunstige forhold kan være bevaret på blomsterne. Ved undersøgelser af de strukturelt bevarede blomster kan de forskellige komponenters indbyrdes placering i blomsterne fastslås og danne grundlag for vurderinger af slægtskabsforhold hos blomsterplanterne.

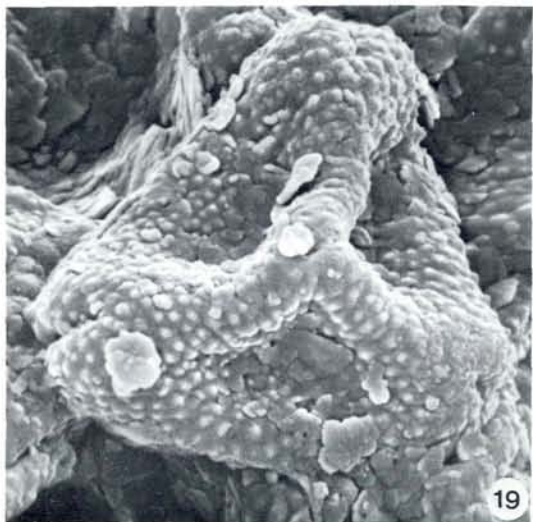
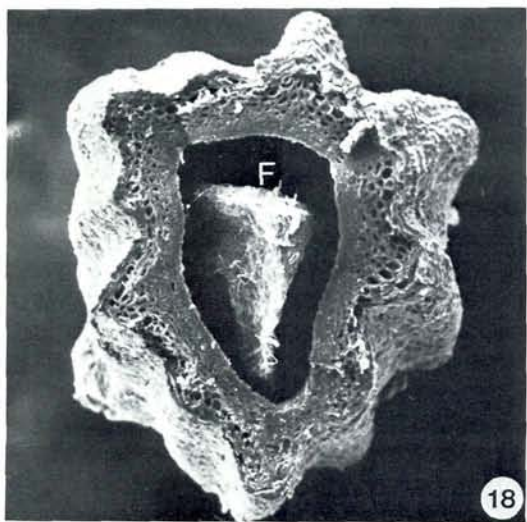
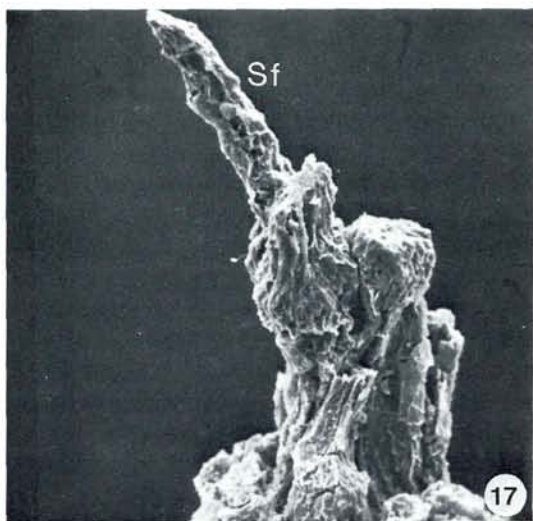
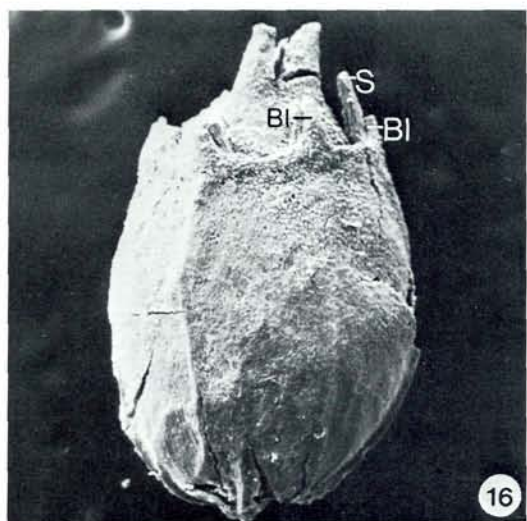
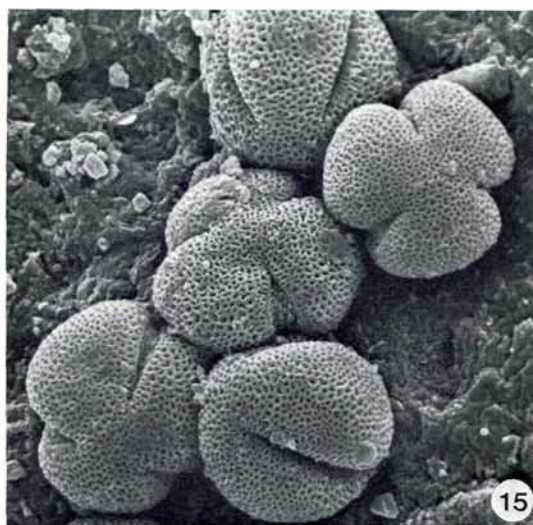
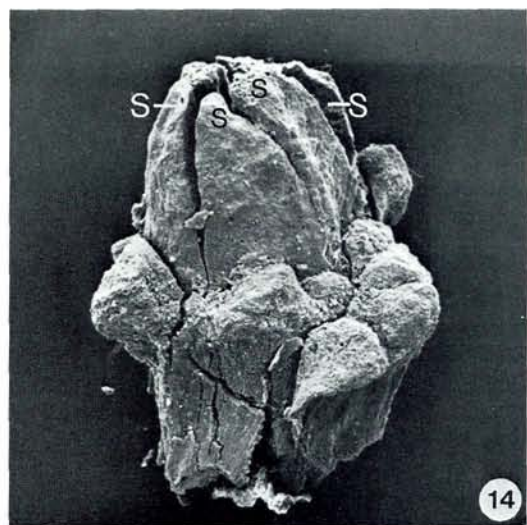
Undersøgelserne viser, at blomsterplanterne havde opnået en betydelig diversitet i slutningen af Kridttiden. Karakterer hos de fossile blomster indicerer endvidere, at både insektbestøvede planter og planter tilpasset vindbestøvning var veludviklet og vidt udbredt i Øvre Kridt.

Tak

Jeg vil gerne takke F. Hueber, Washington, E. Knobloch, Prag, og A. Skarby, Stockholm, for materiale, samt K. Raunsgaard Pedersen og H. Friis, begge Århus, for hjælp under feltarbejde i Skåne og for kritik af manuskriptet. Undersøgelsen er blevet støttet med et stipendium fra Statens naturvidenskabelige Forskningsråd og med et Niels Bohr Stipendium.

Fig. 14–19. Fossile blomster fra Øvre Kridt-aflejringer i Skåne (14–18) og Tyskland (19). 14. Hanblomst fra enkønnet *Platanus*-lignende blomsterstand med fem støvblade (S) omgivet af et antal blosterblade, $\times 38$. 15. Tricolpate pollenkorn fra *Platanus*-lignende blomsterstand, $\times 1700$. 16. Oversædig blomst med lille bløster (B) og rester af støvblade (S), $\times 45$. 17. Griffel med rester af langt, udragende støvfang (Sf), $\times 115$. 18. Snit gennem en-rummet frugt med enkelt frøanlæg (F), $\times 375$. 19. Trekantet pollenkorn af Normapolles typen fra lille oversædig blomst, $\times 5500$.

Fossil flowers from the Upper Cretaceous of Scania (14–18), and Germany (19). 14. Male flower from *Platanus*-like inflorescence with five stamens (S) surrounded by a number of perianth parts, $\times 38$. 15. Tricolpate pollen grains from *Platanus*-like inflorescence, $\times 1700$. 16. Epigynous flower with minute tepals (B) and remnants of stamens (S), $\times 45$. 17. Style with remnants of elongated stigmatic branches (Sf), $\times 115$. 18. Section of one-loculed fruit with a single ovule (F), $\times 375$. 19. Triangular pollen grain of the Normapolles type from small epigynous flower, $\times 5500$.



Litteratur

- Cope, M. J. & Chaloner, W. G., 1980: Fossil charcoal as evidence of past atmospheric composition. *Nature* 283 (5748), 647-649.
- Cronquist, A., 1980: *The evolution and classification of flowering plants*. Nelson, London. 396 p.
- Dilcher, D. L., 1979: Early angiosperm reproduction: An introductory report. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 27, 291-328.
- Friis, E. M., 1983: Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of Juglandalean affinity containing Normapolles pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 39, 161-188.
- Friis, E. M., 1984: Preliminary report of Upper Cretaceous angiosperm reproductive organs from Sweden. *Ann. Mo. Bot. Gard.* (in press).
- Friis, E. M. & Skarby, A., 1981: Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. *Nature* 291 (5815), 485-486.
- Friis, E. M. & Skarby, A., 1982: *Scandianthus* gen. nov., angiosperm flowers of Saxifragalean affinity from the Upper Cretaceous of southern Sweden. *Ann. Bot.* 50, 569-583.
- Góczán, F., Groot, J. J., Krutzsch, W. & Pacltová, B., 1967: Die Gattungen des »Stemma Normapolles Pflug 1953b« (Angiospermae). Neubeschreibungen und Revision europäischer Formen (Oberkreide bis Eozän). *Paläont. Abh. B.* II, 3, 427-633.
- Harper, J. L., Lovell, P. H. & Moore, K. G., 1970: The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1, 327-356.
- Hesse, M., 1981: The fine structure of the exine in relation to the stickiness of angiosperm pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 35, 81-92.
- Hughes, N. F., 1976: *Palaeobiology of angiosperm origins*. Cambridge Univ. Press. 242 p.
- Mulcahy, D. L., 1979: The rise of the angiosperms. A genecological factor. *Science* 206, 20-23.
- Proctor, M. & Yeo, P., 1973: *The pollination of flowers*. Collins, London. 418 p.
- Regal, P. J., 1977: Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196, 622-629.
- Skarby, A., 1968: *Extratripopolllenites* (Pflug) emend. from the Upper Cretaceous of Scania, Sweden. *Stockh. Contr. Geol.* 16, 1-60.
- Stebbins, G. L., 1977: *Flowering plants - Evolution above the species level*. Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge Massachusetts. 397 p.
- Tiffney, B. H., 1977: Dicotyledonous angiosperm flower from the Upper Cretaceous of Martha's Vineyard, Massachusetts. *Nature* 265 (5590), 136-137.
- Tiffney, B. H., 1984: Seed size, dispersal syndromes and the rise of the angiosperms: Evidence and hypothesis. *Ann. Mo. Bot. Gard.* (in press).
- Whitehead, D. R., 1965: Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23, 28-35.
- Wolfe, J. A., 1973: Fossil forms of Amentiferae. *Brittonia* 25, 334-355.
- Zaklinskaya, E. D., 1967: Palynological studies on late Cretaceous-Palaeogene floral history and stratigraphy. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2, 141-146.