ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1964 № 2

УДК 561.394

В. А. КРАСИЛОВ

О РОДЕ NATHORSTIA (ПАПОРОТНИКИ)

К роду Nathorstia Heer относятся ископаемые папоротники, широко распространенные в меловых отложениях. Морфология их листьев и характер спороношения по-разному интерпретируются различными исследователями, и соответственно по-разному решается вопрос об их систематическом положении. Ныне представляется возможным, основываясь главным образом на материале из нижнемеловых отложений Приморья, позволившем изучить строение эпидермиса и строение сорусов, значительно дополнить характеристику рода Nathorstia, выяснить его систематическое положение и видовой состав.

При изучении материала мы применяли метод Эшби (перенос фитолеймы на целлюлозную пленку путем растворения породы в плавиковой кислоте), а также способ обработки в смеси Шульце и щелочи.

Род Nathorstia установлен О. Геером (Heer, 1880). К этому роду Геер отнес два вида ископаемых папоротников из меловых отложений Западной Гренландии — N. angustifolia Heer и N. firma (Heer) Heer. Последний был первоначально описан как Danaeites firmus (Heer, 1868). Род Danaeites Goeppert был установлен Г. Гёппертом для палеозойских папоротников, имеющих мелкие перышки с двумя рядами овальных сорусов. М. Дебей и К. Эттингсгаузен (Debey und Ettingshausen, 1859) описали под названием Danaeites schlotheimii папоротник из мела Бельгии с продолговатыми синангиями, протягивающимися от средней жилки к краю перышка.

Геер первоначально сравнивал имевшиеся у него отпечатки с Danaeites schlotheimii, но позже убедился, что гренландский папоротник значительно отличается от аахенского, и предложил для него новое родовое название — Nathorstia. Род Nathorstia был охарактеризован его автором следующим образом: листья перистые, перья длинные, узкие, кожистые, свободные до основания. Средняя жилка толстая, боковые выходят под прямым углом, простые или дихотомируют. Сорусы круглые или овальные, состоящие у N. angustifolia из шести спорангиев, сидят в два ряда по сторонам средней жилки, близко прилегая к ней. Детали строения сорусов и спорангиев Гееру изучить не удалось. Он предполагал, что они сходны с синангиями современного маратциевого папоротника Christensenia Maxon и что Nathorstia, таким образом, является новым членом семейства Marattiaceae. Геер отметил также близкое сходство Nathorstia с Phlebopteris (Laccopteris) — вымершим папоротником из семейства Matoniaceae.

В 1908 г. А. Натгорст описал из свиты Атане Западной Гренландии третий вид — N. latifolia Nathorst, который отличается от N. angustifolia и N. firma более крупными размерами перышек (Nathorst, 1908). Обрабатывая обуглившиеся сорусы смесью Шульце, Натгорст получил прозрачные препараты, которые могли быть изучены под микроскопом в проходящем свете. Оказалось, что сорус содержит от 18 до 24 спорангиев клиновидной формы, расположенных по кругу. Никаких признаков спорангиальных колец на этих препаратах не было видно. Натгорст пришел к выводу, что сорусы Nathorstia сходны по своему строению с синангиями Christensenia, как и предполагал Геер.

Отмечая общее сходство Nathorstia с Phlebopteris, Натгорст указывает, что спорангии последнего имеют почти полное кольцо утолщенных клеток и в этом состоит его принципиальное отличие от Nathorstia. Натгорст указал также на близкое сходство Nathorstia с папоротником, описанным Е. Байером из сеномана Богемии как Drynaria fascia Bayer. Однако на отпечатках, изображенных в работе Байера (Bayer, 1889), ясно видно сетчатое жилкование, тогда как на гренландских отпечатках видны только отходящие под прямым углом боковые жилки, а более мелкие детали жилкования неразличимы. Натгорст полагал, что Nathorstia latifolia и Drynaria fascia при более детальном изучении могут оказаться представителями одного вида, который тогда должен называться Nathorstia fascia (Bayer). Отметим, что это растение еще до появления работы Байера было известно из нижнемеловых отложений Русской платформы под названием Reussia pectinata Goeppert (Murchison, Verneuil and Keiserling, 1845).

В 1913 г. Т. Галле (Halle, 1913) описал из меловых отложений Южной Америки папоротник, названный им. N. alata. Будучи весьма сходной с N. latifolia, N. alata отличается тем, что перышки у нее соединяются основаниями, окаймляя стержень пера. Галле заметил также, что боковые жилки у N. alata соединяются анастомозами. Спороношение описано как два ряда круглых синангиев по сторонам средней жилки перышка, состоящих из 12—15 отделений (loculi). Радиальные бороздки на отпечатках синангиев описаны как отпечатки общих стенок смежных слившихся спорангиев. Галле, таким образом, подтверждает вывод Натгорста о принадлежности Nathorstia к Marattiaceae.

В 1919 г. А. Уолком (Walkom, 1919) описал из меловых отложений Квинсленда вид N. willcoxii. Выделение вида основано на отпечатке спороносного перышка, сходного с таковыми N. latifolia. Уолком указывал на сходство N. willcoxii с некоторыми представителями семейства Polypodiaceae.

М. Гирмер и Г. Герхаммер (Hirmer und Hörhammer, 1936) в монографии, посвященной семейству Matoniaceae, исключили из этого семейства и отнесли к роду Nathorstia ряд папоротников, описанных ранее под родовыми названиями Phlebopteris, Laccopteris, Microdictyon и другими, в том числе широко распространенный вид Phlebopteris dunkeri (Schenk) Schenk. По их мнению, Nathorstia не имеет ничего общего с Phlebopteris.

В. Д. Принада (1937) описал из меловых отложений Воронежской обл. папоротник, известный под названием Reussia pectinata Goeppert, и отнес его к роду Laccopteris, отмечая при этом близкое сходство этого вида с Nathorstia latifolia. «Родовое название Laccopteris для латненской формы принято мною по той причине, что оно обнимает более разнообразные формы, в то время как род Nathorstia основан на морфологических признаках сорусов и спорангиев, и это родовое название может быть употреблено только в случае ясной структуры последних» (Принада, 1937, стр. 76).

Вместе с тем ряд исследователей, главным образом английских и американских, ставили под сомнение правильность выводов Геера, Натгорста, Галле и других авторов и высказывались в пользу объединения Nathorstia с Phlebopteris (Laccopteris). А. Сьюорд, изучавший меловую флору Гренландии, писал: «Трудно поверить, что листья, идентичные по форме, жилкованию и расположению сорусов, принадлежат к папоротникам, являющимся членами различных семейств... Я допускаю, что строение сорусов, описанных Натгорстом и Галле у Nathorstia, отличается некоторыми особенностями от сорусов, типичных для Laccopteris, но это отличие есть, по моему мнению, результат различной сохранности, а не выражение существенного различия в их положении среди Fillices» (Seward, 1926, стр. 80). Основываясь на этих соображениях, Сьюорд включил Nathorstia angusti-

folia Heer в синонимику Laccopteris rigida (Heer) Seward, а Nathorstia latifolia Nathorst описал как Laccopteris latifolia (Nathorst) Seward.

С мнением Сьюорда согласился Е. Майнер, описавший из меловых отложений штата Канзас (США) папоротник, названный им Laccopteris galleyi Miner (Miner, 1935). Материалом для описания этого вида послужил фрагмент спороносного перышка, весьма сходного с N. latifolia и N. alata. На препаратах хорошо видны спорангии с кольцом утолщенных клеток.

Т. Гаррис в работе по юрской флоре Йоркшира также привел некоторые доводы в пользу объединения Nathorstia и Phlebopteris, но воздержался от окончательного решения этого вопроса (Harris, 1961).

Ниже мы помещаем характеристику рода Nathorstia.

Род Nathorstia Heer, 1880

Типовой вид — Reussia pectinata Goeppert, 1845; нижний мел, сеноман; Подмосковье; Воронежская обл.; Западный Казахстан; Приморье; Чехословакия; Западная Германия.

Диагноз. Листья пальчато-рассеченные на продолговатые перья. Перышки линейные или линейно-ланцетные. Жилкование сетчатое; от толстой средней жилки под прямым углом отходят вторичные боковые жилки, дихотомирующие у края перышек. Тонкие жилки третьего порядка отходят от средней и от боковых жилок, дихотомируют и соединяются между собой, образуя мелкую сетку. Сорусы округлые многочисленные (до нескольких десятков на одном перышке), расположенные в два ряда по сторонам средней жилки в промежутках между вторичными жилками. Число клиновидных спорангиев в сорусе колеблется от 8 до 24.

Описание. В коллекции из нижнемеловых отложений Приморья имеются отпечатки приосновных частей листьев, на которых виден рахис, дихотомически разделенный у верхушки на две ветви, от которых дихоподиально отходят крупные продолговатой формы перья. В целом создается впечатление пальчато рассеченного листа. Пальчато-рассеченные листья Nathorstia описаны также Сьюордом (Seward, 1926) из меловых отложений Гренландии под названием Laccopteris rigida (Heer) Arnold. Обычно же листья Nathorstia трактовались как простоперистые. Это объясняется тем, что ввиду значительной величины листьев они редко сохраняются целиком, гораздо чаще встречаются отпечатки отдельных перьев.

Перья продолговатые с толстым стержнем (табл. IX, фиг. 1). Перышки линейные или линейно-ланцетные, кожистые, прикрепляются к стержню пера под прямым углом, основание несколько расширено, иногда перышки соединяются основаниями, образуя узкую кайму вдоль стержня пера.

Геер, Галле и другие авторы отмечали, что конечные перышки Nathorstia перетянуты у основания. В действительности линейные или линейно-ланцетные перышки Nathorstia прикрепляются несколько расширенным основанием к краям верхней поверхности стержня пера. При захоронении вследствие значительной толщины стержней перьев края перышек у основания часто оказываются оборванными, что и создает впечатление перетянутого основания. Обычно на отпечатках перышек видна толстая средняя жилка, выступающая в виде валика с продольными бороздками. От нее под прямым углом отходят также довольно толстые боковые жилки, которые дихотомируют возле края перышка. Лишь на немногих отпечатках заметна тонкая сетка третичных жилок (рис. 1).

Сорусы до 2 *мм* в диаметре, многочисленные, располагаются в два ряда по сторонам средней жилки на всем ее протяжении вплоть до дистального конца перышка (табл. IX, фиг. 2). Каждый сорус сидит между двумя соседними вторичными боковыми жилками и снабжается множеством третичных жилок, образующих над ним сплетение. Сорусы округлые с углубле-

нием в центре, от которого отходят радиальные бороздки. Заметны также тонкие концентрические бороздки, происхождение которых Натгорст связывал с разрывом стенок спорангия и которые в действительности представляют особой тонкие трещины в углистом веществе соруса.

Спорангии имеют клиновидную форму, располагаются кольцом вокруг рецептакулума, раскрываются при помощи почти полного кольца утолщенных клеток. Число спорангиев в сорусе колеблется у различных видов в пределах 8—24, чаще 12—15. При переносе фитолеймы соруса на целлюлозную пленку и обработке смесью Шульце отчетливо выступают очертания спорангиев, снабженных кольцом утолщенных клеток (табл. IX, фиг. 3). У Nathorstia pectinata клиновидной формы спорангии имеют длину около 800 μ, иногда они серповидно изогнуты. Спорангиальное кольцо имеет ширину около 100 μ. При последующей обработке щелочью стенки спорангиев быстро разрушаются. Если прервать реакцию в самом начале, еще можно наблюдать очертания стенок спорангиев и утолщенных клеток спорангиального кольца. Такой препарат показан на фиг. 4 табл. IX. Но уже через несколько минут стенки спорангиев полностью растворяются и остаются лишь компактные массы спор, сохраняющие форму спорангиев (табл. IX, фиг. 5). Именно такие препараты изображены в работе Натгорста (Nathorst, 1908). Быстрое растворение обработанных смесью Шульце спорангиев в щелочи послужило причиной ошибочной интерпретации строения сорусов Nathorstia. Они были описаны как синангии, состоящие из слившихся, лишенных колец спорангиев. Споры округло-тетраэдрические, диаметр их 23—30 μ. Экзина тонкая, гладкая. Рубец трехлучевой с окаймлением вдоль лучей. Лучи составляют около $^2/_3$ длины радиуса споры (табл. IX, фиг. 6).

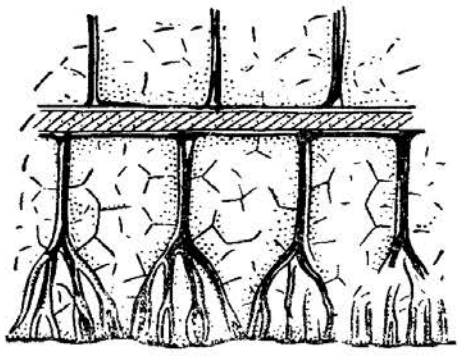

Рис. 1. Nathorstia pectinata (Goeppert) comb. nov.; экз. № 27/55, деталь жилкования (× 4); Приморье, Суйфунский бассейн, район с. Липовцы; нижний мел, угленосная толща

Кутикула листа Nathorstia также разрушается под действием различных химических реактивов. Удалось получить препараты лишь небольших фрагментов кутикулы (табл. IX, фиг. 6). Здесь видны очертания мелких прямостенных клеток эпидермиса, устьица не замечены (табл. IX, фиг. 7).

Видовой состав. Несколько видов, из них два хорошо очерченных. N. dunkeri (Schenk) Hirmer et Hoerhammer [= N. angustifolia Heer и Laccopteris rigida (Heer) Sew.], широко распространенный в нижнем мелу Гренландии, Западной Европы, Подмосковного бассейна, Западного Казахстана и Приморья, редко встречающийся в средней и верхней юре и сеномане (перуцкие слои) Чехословакии. Близким видом является N. firma (Heer) Heer из нижнего мела (свита Коме) Гренландии. N. pectinata (Goeppert) Krassilov comb. nov. (= N. alata Halle, N. urgalica Pryn. и Drynaria fascia Bayer) известна из нижнего мела Русской платформы, Западного Казахстана, Буреинского бассейна, Приморья и Южной Америки, а также из сеномана Чехословакии (перуцкие слои) и Гренландии (свита Атане). Предположительно синонимами N. pectinata могут явиться N. oishii Huzioka из нижнего мела Японии и N. willcoxii Walcom из серии Стикс Ривер Квинсленда (Австралия).

Сравнение. По строению листа, характеру спороношения, строению сорусов и спорангиев Nathorstia обнаруживает большое сходство

с современными и ископаемыми папоротниками семейства Matoniaceae. Отнесение этого папоротника к Marattiaceae явилось следствием ошибочной интерпретации строения сорусов. Среди матониевых папоротников наиболее близким к Nathorstia является Phlebopteris Brongniart, emend. Hirmer et Hoerhammer, имеющий пальчато-рассеченные листья с языковидными или ланцетными конечными сегментами, несущими два ряда лишенных индузиума сорусов. Однако между ними имеются существенные отличия, главным из которых является разный характер жилкования. У Phlebopteris

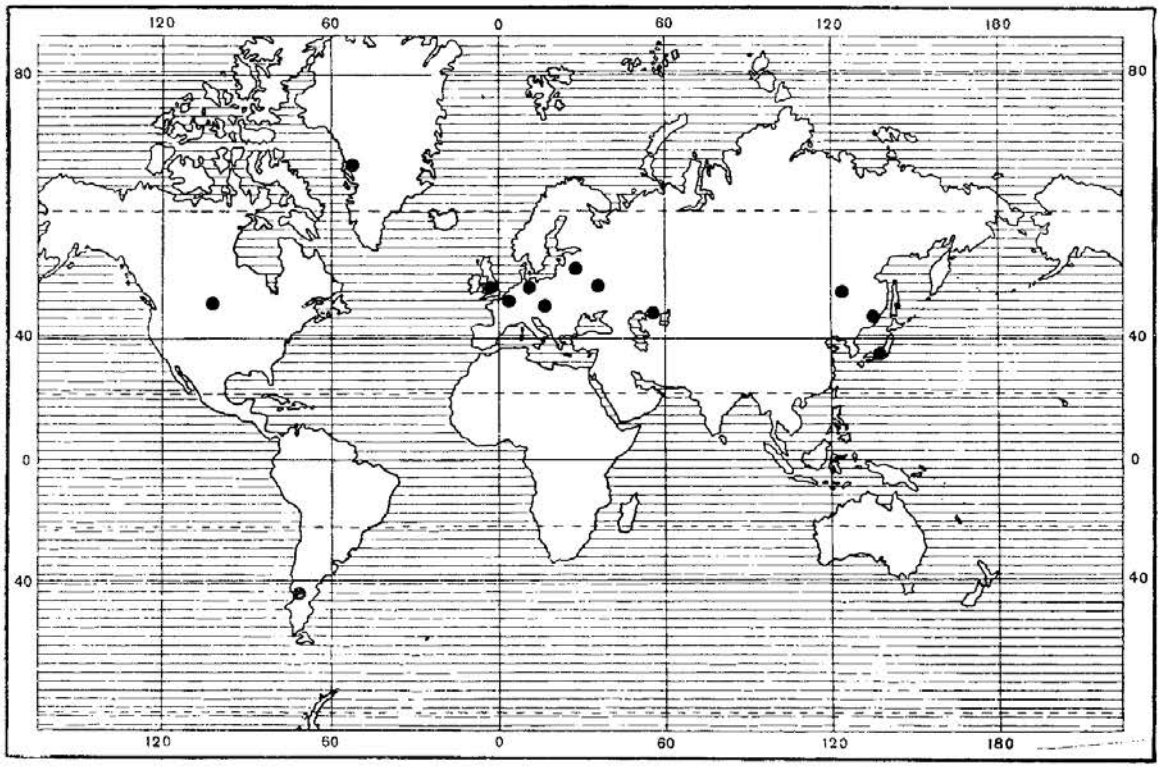

Рис. 2. Местонахождения рода Nathorstia в нижнем мелу и сеномане

боковые жилки соединяются более или менее частыми анастомозами. Обычно они образуют характерные петли вдоль средней жилки. Третичные жилки отсутствуют. Сорус обычно располагается на акроскопической ветви боковой жилки. У Nathorstia жилкование более сложное — между вторичными боковыми жилками имеется сеть жилок третьего порядка. Такой характер жилкования наблюдается у папоротников семейств Dipteridaceae и Polypodiaceae. Сорус располагается между вторичными боковыми жилками и снабжается несколькими жилками третьего порядка. Следует отметить и другие отличия: число сорусов на одном перышке спороносного листа у Nathorstia значительно больше, чем у Phlebopteris (около 100 у Nathorstia), число спорангиев в сорусе также обычно больше (до 24, тогда как у Phlebopteris — не больше 13). Споры у Nathorstia более мелкие, чем у Phlebopteris, с более тонкой экзиной и менее широкой каймой вдоль лучей рубца. Они напоминают споры Coniopteris и, очевидно, часто описываются палинологами под этим названием.

Вместе с тем близкое сходство может указывать на наличие филогенетических связей между Nathorstia и Phlebopteris. Среди раннемезозойских представителей рода Phlebopteris выделяются две группы видов. К одной из них относятся P. braunii(Goeppert) Hirmer et Hoerhammer и близкие к нему виды. Их листья имеют сравнительно короткие языковидные перыш-

ки. Анастомозы между боковыми жилками отсутствуют или наблюдаются очень редко. К другой группе относятся P. polypodioides Brong., P. woodwardii Leckenby и другие, имеющие листья с длинными ланцетными перышками, с частыми анастомозами между боковыми жилками. Можно предположить, что развитие первой группы пошло по пути уменьшения числа сорусов и образования индузиума в результате разрастания верхушки рецептакулума (ряд Phlebopteris — Matonidium — Matonia). Другая группа развивалась в сторону усложнения жилкования, увеличения числа сорусов и спорангиев в сорусе (ряд Phlebopteris — Nathorstia).

Замечания. Род Nathorstia получил максимальное развитие в раннем мелу и сеномане (рис. 2). Он встречается почти исключительно во флорах субтропического облика и обычно ассоциирует с Gleichenia, Weichselia, Onychiopsis и другими теплолюбивыми папоротниками. В Сибирской палеофлористической области Nathorstia встречена лишь в наиболее южной раннемеловой флоре Буреи (Вахрамеев и Долуденко, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В. А. и Долуденко М. И. 1961. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 54, стр. 1—132.

Припада В. Д. 1937. К изучению нижнемеловой флоры Воронежской области. Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, т. 2, стр. 71—89.

Arnold A. C. 1956. Fossil ferns of the Matoniaceae from North America. J. Paleontol. Soc. India, vol. 1, No. 1, p. 118—121.

Bayer E. 1889. Einige neue Pflanzen der Perucer Kreideschichten in Böhmen. Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss., Bd. 26, S. 1—51.

Debey M. H. und Ettingshausen C. 1859. Die urweltlichen Arcobryen des Kreidegebirges von Aachen und Maastricht. Denkschr. Akad. Wiss., Bd. 17, S. 1—68.

Halle T. G. 1913. Some mesozoic plant.-bearing deposites in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., Bd. 51, Nr. 3, S. 1—58.

Harris T. M. 1961. The Yorkshire Jurassic Flora. Pt. 1. London, p. 1—212.

Heer O. 1868. Die fossile Flora der Polarländer. Flora Fossilis Arctica, Bd. 1, S. 1—192.

Heer O. 1880. Nachträge zur fossilen Flora Grönlands. Flora Fossilis Arctica, Bd. 6, T. 1, H. 2, S. 1—17.

Hirmer M. und Hörhammer H. 1936. Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung der fossilen und recenten Matoniaceae. Palaeontographica B, Bd. 81, S. 1—70.

Miner E. L. 1935. A new Laccopteris from the Cretaceous of Kansas. Contribs. Museum Geol. Michigan, vol. 4, p. 287—290.

Murchison R., Verneuil E. and Keiserling A. 1845. The geology of Russia in Europe and the Ural mountains. London, p. 1—504.

Nathorst A. G. 1908. Paläobotanische Mitteilungen. 5. Über Nathorstia Heer. Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., Bd. 43, Nr. 6, S. 14—19.

Seward A. C. 1926. The Cretaceous Plantbearing Rocks of Western Greenland. Philos. Trans. Roy. Soc. London B, vol. 215, p. 57—175.

Walkom A. B. 1919. Mesozoic Floras of Queensland. Pt. 3, 4. The Floras of Burru and Styx River Series. Queens. Geol. Surv. pabl., No. 263, p. 1—75

Дальневосточный
геологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
13 V 1963

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1—7. Nathorstia pectinata (Goeppert) comb. nov.: 1 — экз. № 27/55, часть пера (× 1); 2 — экз. № 27/61, спороносное перышко (× 1,5); 3 — экз. № 27/60, часть соруса, перенесенного на целлюлозную пленку, видны очертания утолщенных клеток спорангиальных колец (× 60); 4 — экз. № 27/120, часть соруса, видны очертания спорангиев и спорангиальных колец (× 75); 5 — экз. № 27/121, часть соруса, видны массы спор, наполняющих спорангии (× 50); 6 — экз. № 27/122, скопление спор (× 540); 7 — экз. № 27/123, кутикула (× 300); Приморье, Суйфунский бассейн, район