ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1977 № 1

УДК 561.35 : 551.807

В. А. КРАСИЛОВ

KLUKIA И ПАЛЕОШИРОТЫ

Новый вид Klukia описан из верхнеюрских — нижнемеловых отложений р. Тырмы. Наряду с другими термофильными растениями он позволяет отнести тырминскую тафофлору к экотону субтропической и умеренной зон. Их граница пересекает Тихий океан вдоль 50° с. ш. Отдельные изофлоры также параллельны современным широтам и секут меловые палеошироты, что заставляет усомниться в достоверности палеомагнитных реконструкций. Устойчивость признаков спор схизейных, изученных при помощи световой и электронной микроскопии, определяет их значение для систематики этой группы.

Мезозойский род Klukia имеет большое значение для филогении папоротников (как один из наиболее древних представителей семейства Schizaeaceae), а также для палеоэкологии и палеофитогеографии (как маркерный род в одной из фитогеографических классификаций). Тырминское местонахождение Klukia — самое северное в современных географических координатах и единственное на территории Сибири и Дальнего Востока. Klukia помогает определить место тыминской тафофлоры в фитогеографической классификации и заставляет пересмотреть вопрос о мезозойских палеоширотах. Тырминский вид — наиболее молодой из достоверных представителей Klukia. Его сопоставление с более древними европейскими видами представляет определенный интерес для эволюционной морфологии. Хорошая сохранность позволила составить довольно полную характеристику тырминской Klukia и детально изучить ее споры при помощи световой и электронной микроскопии.

Тафофлора р. Тырмы — экотон субтропической и умеренной зон. На правом берегу р. Тырмы между устьями ее притоков Мырган и Тыган, а также непосредственно ниже устья последнего обнажены угленосные отложения с прослоями туффитов, содержащие мегафоссилии растений хорошей сохранности. Существуют некоторые разногласия относительно возраста тырминской толщи, на которых я не буду останавливаться, так как они не имеют значения для обсуждаемых в настоящей статье вопросов. Основные определения возраста укладываются в стратиграфический интервал от титона до валанжина.

Тырминскую флору изучали И. В. Новопокровский (1912), Ч. Сьюорд (1912), А. Н. Криштофович (1914) и В. А. Вахрамеев (1959). В работе В. А. Вахрамеева и М. П. Долуденко (1961), посвященной флоре Буреинского бассейна, приведены характеристика тырминской угленосной толщи и определения растений, собранных Ю. Б. Устиновским. Составленный Вахрамеевым флористический список насчитывает 41 вид, в том числе 27 видов общих с буреинской флорой. Среди последних значится Klukia exilis (Phill.) Racib. Собранная мною из нескольких флористических горизонтов коллекция содержит такие новые для тырминской флоры группы растений, как печеночники (Krassilov, 1974) и плауновидные, ряд новых видов папоротников, цикадофитов и хвойных (Красилов, 1973). Сопоставление с расположенными в 140 *км* севернее местонахождениями Буреинского бассейна выявляет своеобразие тырминской флоры, которое сводит-

ся главным образом к тому, что обычные сибирские доминанты, гинкговые и чекановскиевые, сочетаются здесь с растениями, не свойственными сибирской флоре. К таким относятся:

1. Печеночники с признаками рода Riccardia (Krassilov, 1974).

2. Klukia. Указания на находки этого папоротника в Буреинском бассейне не подтвердились.

3. Cyahtea. Наряду с Klukia этот род древовидных папоротников доминирует среди споровых растений Тырмы. Он известен из мезозойских отложений Приморья («Polypodites» polysorus Pryn.: Красилов, 1967) и Китая. В буреинских захоронениях встречены единичные остатки циатеи. В более северных районах Сибири папоротники этого типа не найдены.

4. Anemia asiatica Vachr. Этот вид встречен еще только во флоре озера Ханка (Вахрамеев, 1959).

5. Araucaria. Я обнаружил листья и шишечные чешуи араукарии в продуктах мацерации тырминских туффитов. Тырма, по-видимому, наиболее северное местонахождение араукарий в юре и начале мела.

Следует отметить также, что по разнообразию мегаспор плауновидных тырминская флора почти не уступает известной юрской флоре Йоркшира и значительно превосходит буреинскую.

Таким образом, есть основания видеть в тырминской флоре, расположенной на 50° с. ш., экотон между субтропической и умеренной зонами, которые приблизительно соответствуют Сибирской и Индо-Европейской областям известной фитогеографической классификации В. А. Вахрамеева.

Юрские и раннемеловые палеоширoты. Экотонные признаки тырминской тафофлоры хорошо согласуются с ее положением относительно границ Сибирской и Индо-Европейской областей (Вахрамеев и др., 1970). Палеофлористические карты В. А. Вахрамеева составлены в современных географических координатах. В последние годы для такого рода построений часто используют карты в проекции Меркатора, на которых показаны палеоширoты последовательных геологических периодов (по палеомагнитным данным), а положение континентов соответствует мобилистским реконструкциям (Smith et al., 1973). Для юры и мела предположены две карты — одна для раннего лейаса (170±15 млн. лет назад) и другая для сеномана (100±10 млн. лет назад). Первая служила основой для лейасовой и среднеюрской фитогеографических схем П. Барнарда (Barnard, 1973), а вторая — для его меловой схемы (отдельной схемы для поздней юры этот автор не приводит). В отличие от Вахрамеева Барнард опирается на немногие маркирующие таксоны. Я применил аналогичный подход (Krassilov, 1972), но выбор маркирующих таксонов в моей схеме продиктован в первую очередь их экологическим статусом и, кроме того, использованы таксоны со взаимоисключающим распространением (Phoenicopsis и Cycadeoidea), что обеспечивает двусторонний контроль границы. На среднеюрской схеме Барнарда показано распространение двух родов — Klukia и Sagenopteris, а на меловой — Weichselia. Они не выходят за пределы Европейско-Центральноазиатской области. Предполагается, что в позднеюрскую эпоху положение границы областей было промежуточным между среднеюрским и меловым. Выбор Klukia безусловно удачен, так как этот род в целом чужд сибирским флорам. Однако тырминское местонахождение на 50° с. ш. (около 60° с. ш. по юрской и 35° с. ш. по меловой сетке координат) находится севернее намеченной Барнардом границы.

Рубежи на схемах Вахрамеева и Барнарда почти совпадают, но первый автор, пользуясь современными координатами, показал смещение южной границы Сибирской области между средней и поздней юрой от 30 к 50° с. ш., тогда как у второго положение этой границы по отношению к палеоширoтам не изменилось, сместились лишь сами палеоширoты. В первом случае наиболее вероятной причиной смещения кажется изменение климата, во втором — миграция полюса.

Палеомагнитные данные могут указывать на действительное или кажущееся (обусловленное дрифтом континентов) смещение магнитного полюса. Разделить эти компоненты довольно сложно. А. Смит и его соавторы (Smith et al., 1973) сначала реконструировали положение континентов по оптимальному совпадению контуров, а затем вводили дополнительный полюс вращения, совмещая средний палеомагнитный полюс реконструкции с ее географическим полюсом. Поскольку относительная миграция полюса не доказана, оправданием этой процедуры может служить лишь хорошее соответствие палеобиогеографическим построениям. Отмечу, что экстраполяция реконструкции на другую эпоху (лейасовой на среднюю

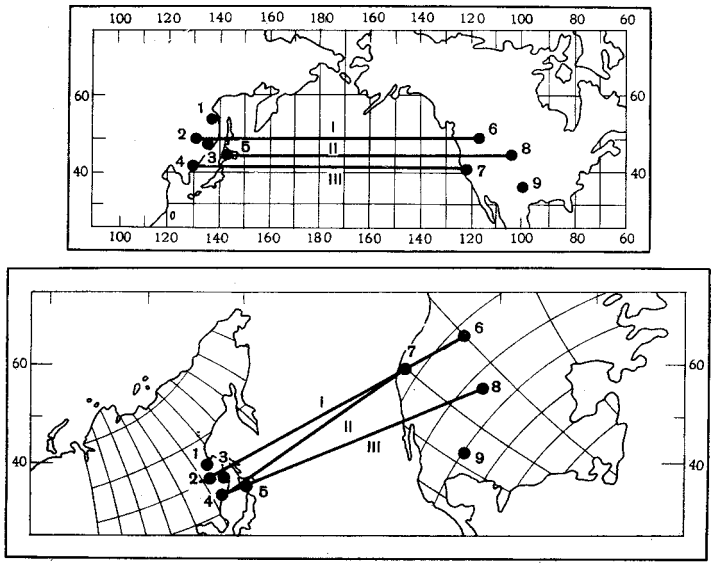


Рис. 1. Положение изофлор относительно современных широт (вверху) и меловых палеоширот (внизу): *1* — Тыль, *2* — Тырма, *3* — Бикин, *4* — Владивосток, *5* — Хоккайдо, *6* — Кутенай, *7* — Шаста, *8* — Блэк Хиллс, *9* — Вудбайн

юру, сеноманской на ранний мел) предполагает постоянную скорость дрифта. При эпизодическом дрифте сдвиг палеоширот, если он вообще имел место, мог произойти в позднем лейасе (тогда среднеюрские палеошироты соответствуют сеноманским) или в альбе (в этом случае палеошироты неокома ближе к лейасовым). Единственная раннемеловая опорная точка Барнарда на востоке Азии — флора Южного Приморья с Weichselia — расположена значительно южнее границы Вахрамеева.

Два местонахождения имеют критическое значение для определения границы субтропической и умеренной зон на западном побережье Тихого океана — это флора р. Тыль в Приохотье (54° с. ш.; Лебедев, 1974) и флора верховьев р. Бикин (около 47° с. ш.). Первая относится к Сибирской области, хотя и содержит некоторые южные элементы, вторая примыкает к более богатым флорам Южного Приморья. Граница проходит между ними, приблизительно вдоль параллели 50° с. ш., как это и показано на схеме Вахрамеева.

На американском побережье пограничное положение занимает южнокандадская флора Кутенай (также 50° с. ш.), раннемеловой возраст которой недавно подтвержден палинологическими исследованиями. Флора Южного Приморья близка к северокалифорнийской (район г. Шаста). В той и другой доминируют близкие виды хвойных — Elatides asiatica (Красилов, 1967) и Cunninghamiostrobus hueberi (Miller, 1975).

Таким образом, граница умеренной и субтропической зон пересекает Тихий океан приблизительно вдоль современной параллели 50° с. ш. От-

дельные изофлоры — линии, соединяющие близкие по систематическому составу и палеоэкологическим признакам тафофлоры, также следуют почти параллельно современным широтам: от северной Японии к Южной Дакоте, 43—44° с. ш. (Krassilov, 1972) и от Владивостока к г. Шаста, 43—41° с. ш. Если же нанести те же линии на сетку меловых координат (рис. 1), то окажется, что они, пересекая Тихий океан, сдвигаются приблизительно на 30° к северу (палеошироты Владивостока — 30°, Шаста — 65°, Кутенай — 75° с. ш.). Климатическая асимметрия побережий Тихого океана наблюдается в настоящее время и, вероятно, имела место в прошлом, но сдвиг изофлор на 30° представляется маловероятным. Трудно согласиться с тем, что палеомагнитные данные дают вполне объективную информацию о палеоширотах и могут служить основой для биогеографических построений. По-видимому, палеомагнитные реконструкции правильнее рассматривать как один из источников информации, которая должна быть сопоставлена со сведениями, полученными из других источников.

К систематике Schizaeaceae. Расцвет схизейных папоротников приходится на раннемеловую эпоху, но палеоботанические данные почти не были учтены в систематике этой группы, включающей четыре обособленных современных рода. В одной из классификаций (Reed, 1947) все ископаемые роды выделены в семейство Klukiaceae, тогда как каждый из современных родов возведен в ранг семейства. Между тем различия между ископаемыми родами — того же порядка, что и между современными. Строение спор вне всякого сомнения имеет большое значение для систематики и филогении схизейных. Хотя тырминская Klukia по меньшей мере на 20 млн. лет моложе йоркширской, их споры практически идентичны. Это указывает на очень большую консервативность признаков спор. По спорам современный род Lygodium с преимущественно бугорчатой или сетчатой скульптурой стоит особняком от Anemia, Mohria и Schizaea с ребристыми спорами. Такое же разделение намечается и среди ископаемых родов: группа Ruffordia — Pelletieria — Schizaeopsis с ребристыми спорами тяготеет к Anemia — Mohria (Hughes and Moody-Stuart, 1966), а Klukia — Stachypteris к Lygodium. Таким образом, мы имеем дело с давней дивергенцией группы, восходящей к началу юрского периода.

Род Klukia[1] Raciborski, 1890

Klukia tyganensis Krassilov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1—6

Название вида от р. Тыган.

Голотип — Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, № 550-117; правый берег р. Тырмы ниже устья ее притока р. Тыган; тырминская угленосная толща.

[1] Номенклатурный комитет по ископаемым растениям оставил открытым вопрос о включении Klukia Raciborski в список консервируемых названий (предложение Дж. Пацлта, внесенное перед XII Международным ботаническим конгрессом). Предполагается, что решение по этому вопросу будет принято на следующем конгрессе в 1981 г. Klukia — хрестоматийный пример ископаемого схизейного папоротника, цитируемый всеми руководствами по палеоботанике уже около 80 лет. К тому же этот род имеет существенное значение для палеофитогеографии. По-видимому, консервацию Klukia Raciborski следует признать целесообразной.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1—6. Klukia tyganensis sp. nov.: 1 — экз. № 550-112 (×3), участок спороносного пера; 2 — экз. № 550-150 (×16), основание перышка со спорангиями, видно верхушечное кольцо утолщенных клеток; 3—6 — споры из спорангиев голотипа № 550-117; 3, 4 — ×1500, проксимальная и дистальная сторона; 5, 6 — ×600.

Фотографии фиг. 3, 4 сделаны в сканирующем электронном микроскопе, фиг. 5, 6 — в обычном световом микроскопе. Все экземпляры происходят с р. Тырмы; верхняя юра — нижний мел, тырминская угленосная толща.

Описание. Листья изоморфные, длиной до 30 *см* (рис. 2), дважды-перистые. Рахис толщиной около 0,8 *мм*, с глубокой продольной бороздой, которая соединяется с бороздами стержней перьев. Перья с узко окаймленным стержнем, линейно-ланцетные, очередные, широко расставленные или

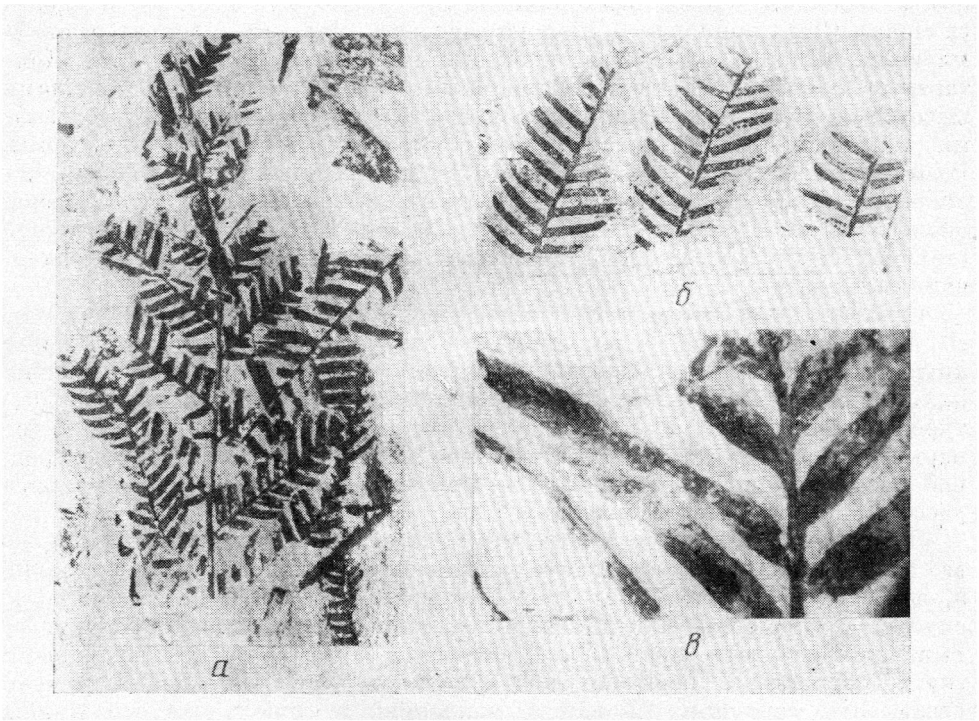


Рис. 2. Klukia tyganensis sp. nov.: *а* — голотип № 550-117 (×1), фертильный лист; *б* — экз. № 550-101 (×1), фертильные перышки; *в* — экз. № 550-146 (×3), стерильные перышки, р. Тырма; верхняя юра — нижний мел, тырминская угленосная толща

соприкасающиеся краями, сидящие под углом 45°, катадромные. Базальное акроскопическое перышко параллельно рахису, остальные кососидящие, очередные, широко расставленные, расстояние между соседними перышками составляет $^1/_2$—2 их ширины. Перышки линейные, линейно-ланцетные или (дистальные) треугольные, низбегающие, длиной до 15 *мм* (в средней части листа 10 *мм*), шириной 1,5—2 *мм*. Перышки у основания слегка суженные и сверху перетянутые или, напротив, слегка расширенные, край от середины мелкозубчатый, подвернутый. Боковые жилки косые, один раз узко вильчато ветвящиеся или простые.

Фертильные перышки не отличаются от стерильных. Спорангии расположены двумя рядами по 11—12 в каждом, тесносидящие, покрывают все перышко, оставляя свободным небольшой участок возле верхушки. Спо-

---

Объяснение к таблице XII

К статье А. Г. Аблаева и М. А. Ахметьева

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1, 5. Nyssa komarovii sp. nov.: 1 — экз. № 638/42, 5 — экз. № 638/45.
Фиг. 2, 3. Sassafras litoreum sp. nov.: 2 — экз. № 700/131а, 3 — экз. № 700/100а.
Фиг. 4. Mallotus populifolia Hu et Chaney; экз. № 638/2.
Фиг. 6. Grewia sichotensis sp. nov.; экз. № 638/18.
Все изображенные экземпляры происходят из Болотнинского месторождения кирпично-черепичных глин; Приморье; нижний — средний миоцен.

рангии овальные длиной 0,7—0,8 *мм*, кольцо диаметром 0,3 *мм*, из 15 клеток, содержат около 240 спор. Споры тетраэдральные, средний диаметр 60 *мк*. Экваториальный контур округло-треугольный. Дистальная сторона сильновыпуклая, проксимальная умеренно выпукая, с выступающим рубцом и плоскими контактными площадками. Длина лучей около $^3/_4$ радиуса споры. Щель приподнята, широко раскрыта, с гладким пленчатым окаймлением. Ширина луча возле проксимального полюса около 14 *мк*. Контактные площадки покрыты одиночными или слившимися папиллами высотой до 3 *мк*. Дистальная сторона имеет сетчатую скульптуру с ячейками неправильно-эллиптической или закругленно-многоугольной формы. Размеры ячеек варьируют в пределах 3—6 *мк*. Стенки ячеек толстые, пологие, выступающие в виде бугорков на стыке трех ячеек. Высота стенок около 3—5 *мк*. Местами две ячейки разделены очень тонкой, зачаточной стенкой. Ретикулум заходит на проксимальную сторону, нависая над окончаниями лучей.

Сравнение. Этот вид отличается от среднеюрской Klukia exilis (Harris, 1961; Делле, 1967) более длинными зубчатыми перышками и более крупными спорангиями. Споры английских экземпляров имеют средний диаметр 60 *мк*, грузинских — 60—65 *мк*. Существенных отличий в скульптуре не обнаружено. У K. tyganensis отсутствует удлиненное базальное перышко анадромного ряда, свойственное K. westii Jacob et Shukla из средней юры Афганистана. У K. sixteliae Lutchnikov оно превращается в перо, рассеченное на мелкие перышки.

Замечания. Не исключено, что листья были триждыперистыми, но все тырминские отпечатки имеют дваждыперистое строение. Рахис тонкий и, по-видимому, гибкий, без следов опушения. Отдельные перья легко спутать с Gleichenia или Phlebopteris, если характер спороношения не выяснен. Зубчатость края далеко не всегда заметна, так как край подогнут. Спороносные перышки почти целиком фертильны или же имеют стерильную верхушку. Спорангии наклонены в сторону средней жилки, так что спорангиальные кольца, хорошо заметные на отпечатках, находятся с внутренней стороны. Число спор (240) подсчитано только для одного спорангия. Споры легко распознать по характерной сетчатой скульптуре с крупными бугорками на углах ячеек.

Материал. 25 стерильных и фертильных листьев собраны на правом берегу р. Тырмы ниже устья ее притока р. Тыган. Споры извлечены из спорангиев 8 экз.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В. А. 1959. Нижнемеловые растения с оз. Ханка (Приморье). Ботан. ж., т. 44, № 7, стр. 997—1000.

Вахрамеев В. А. и Долуденко М. П. 1961. Верхнеюрская и раннемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 54, стр. 1—118.

Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д. и Мейен С. В. 1970. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 208, стр. 1—426.

Делле Г. В. 1967. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна. Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 8, вып. 6, стр. 51—132.

Лебедев Е. Л. 1974. Альбская флора и стратиграфия нижнего мела западного Приохотья. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 254, стр. 1—115.

Новопокровский И. В. 1912. Материалы к познанию юрской флоры долины р. Тырмы Амурской области. Геол. исслед. и развед. работы по линии Сиб. ж. д., вып. 32, стр. 1—35.

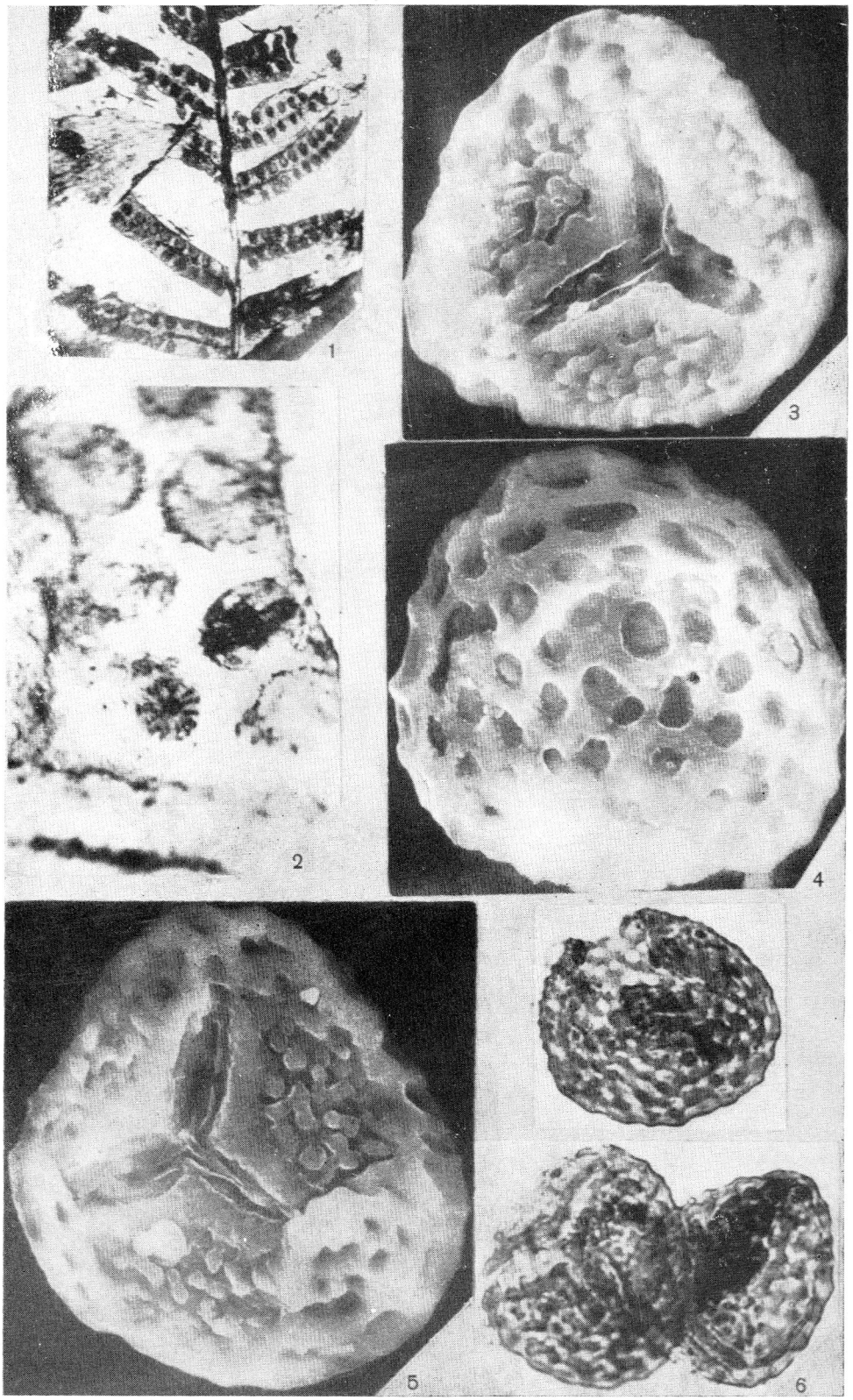
Красилов В. А. 1967. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. «Наука», стр. 1—248.

Красилов В. А. 1973. Материалы по стратиграфии и палеофлористике угленосной толщи Буреинского бассейна. В сб.: Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, стр. 28—51.

Криштофович А. Н. 1914. Юрские растения с р. Тырмы Амурской области. Тр. Геол. муз. АН, т. 8, вып. 2, стр. 79—124.

Сьюорд А. Ч. 1912. Юрские растения из Амурского края. Тр. Геол. ком-та, нов. сер., вып. 81, стр. 1–16.
Barnard P. 1973. Mesozoic floras. In: N. F. Hughes (ed.). Organisms and continents through time. Spec. Papers in Palaentol., № 12, p. 175–187.
Harris T. M. 1961. The Yorkshire Jurassic Flora, Pt 1. Brit. Mus. (Natur. History), p. 1–212.
Hughes N. F. and Moody-Stuart J. 1966. Descriptions of Schizaeaceous spores taken from early Cretaceous macrofossils. Palaeontology, vol. 9, pt 2, p. 274–289.
Krassilov V. A. 1972. Phytogeographical classification of Mesozoic floras and their bearing on continental drift. Nature, vol. 237, № 5349, p. 49–50.
Krassilov V. A. 1974. Mesozoic bryophytes from the Bureja basin, Far East of the USSR. Palaeontographica, Bd 143, Abt. B, Lfg. 5, 6, S. 95–105.
Miller Ch. N., Jr. 1975. Petrified cones and needle-bearing twigs of a new Taxodiaceous conifer from the Early Cretaceous of California. Amer. J. Bot., vol. 62, № 7, p. 706–713.
Reed C. F. 1947. The phylogeny and ontogeny of the Pteropsida. 1. Schizaeales. Bol. Soc. Broteriana, 2 ser., vol. 21, p. 71–187.
Smith A. G., Briden J. C. and Drewry G. F. Phanerozoic world maps. In: N. F. Hughes (ed.). Organisms and continents through time. Spec. Papers in Paleontol., № 12, p. 1–42.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
12 IV 1976

К. статье В. А. Красилова