УДК 56.01:561.43(571.63)

В. А. Красилов и С. А. Шорохова

НОВЫЕ ТРИАСОВЫЕ РАСТЕНИЯ ИЗ БАССЕЙНА Р. ИМАНА (ПРИМОРЬЕ) И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОГЕНИИ МЕЗОЗОЙСКИХ ПТЕРИДОФИЛЛОВ

Кроме хорошо известной монгугайской флоры, основные местонахождения которой расположены в бассейнах рр. Амбы, Монгугая, Лянчихе и др. в Приморье есть еще богатые захоронения позднетриасовых растений, находящиеся значительно севернее, в бассейне р. Имана. Эти захоронения открыты уже довольно давно (Б.М.Штемпель сделал первую находку в 1928г., затем Л.Д.Кипарисова в 1950г. собрала небольшую коллекцию, которую изучал А.Н.Криштофович), но до сих пор в печати о них не появилось почти никаких сведений, кроме кратких упоминаний в стратиграфических работах. В 1963-1967 гг. С.А.Шорохова подробно описала разрез верхнетриасовых отложений возле с. Малиново на правом берегу р. Тудо-Ваку и собрала обширную коллекцию ископаемых растений. Они содержатся в угленосной континентальной толще, которая заключена между двумя морскими толщами с монотисовой фауной. Нижняя морская толща с Monotis scutiformis (Tell.) относится к верхней части карнийского или к низам норийского яруса, а верхняя толща с Monotis ochotica (Keys.) имеет норийский возраст. С.А.Шорохова определила из угленосной толщи около пятидесяти видов. При сопоставлении с монгугайской флорой южного Приморья обнаружились существенные отличия . Во-первых, во флоре Тудо-Ваку довольно много хвойных с побегами типа Elatocladus (некоторые из них показаны на табл. XУП). Эти хвойные пока недостаточно изучены и мы не приводим их описания, но уже сейчас ясно,что они представляют новый элемент в позднетриасовой флоре Приморья, т.к. в монгугайских захоронениях есть только

Podozamites и сопутствующие ему стробилы (Cycadocarpidium, Swedenborgia). Во-вторых, в захоронениях Тудо-Ваку встречены очень своеобразные птеридосперны, представленные новыми для науки родами. Два из них описаны ниже. В монгугайской флоре эта группа растений также не встречена. Вместе с тем в обеих флорах есть общие виды цикадофитов и папоротников. В норийской флоре Японских островов (Нарива и Минэ), как и во флоре Тудо-Ваку, много хвойных, причем среди них есть растения с побегами типа Elatocladus . Совсем недавно К.Хуциока описал из местонахождения Нарива новый вид Sagenopteris (Huzioka, 1970). Не исключено, что это же растение имеется в коллекции Шороховой, но мы относим его к новому роду по причинам, о которых будет сказано ниже. Таким образом, флора Тудо-Ваку, пожалуй, ближе к норийской флоре Японии, чем к флоре Монгугая, имеющей приблизительно тот же возраст. Отличия от монгугайской флоры , возможно, обусловлены действием экологических факторов. Такое объяснение тем более вероятно, что на территории Приморья в палеозое и мезозое неоднократно возникали растительные группировки двух типов (например, меловые флоры Сучанского и Суйфунского бассейнов). Такого рода дифференциация растительности могла быть связана с существованием горных хребтов, вытянутых вдоль побережья и различным количеством осадков на противоположных склонах. Отметим, что монгугайская растительность была, по-видимому, более ксерофитной; здесь преобладали мелколистные растения. Впрочем, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Переходим к описанию двух новых родов из коллекции С.А.Шороховой. Препараты кутикулы изготовлены В.А.Красиловым. Оба автора принимали равное участие в работе по описанию новых таксонов, но только Красилов ответственен за филогенетические выводы. Типовые экземпляры хранятся в Дальневосточном геологическом институте (ДВГИ), г. Владивосток.

Род Imania Krassilov et Schorochova, gen. n.

Название рода от р. Иман.

Типовой вид - Imania heterophylla, sp. n.; Приморье, бассейн р. Имана, верхний триас, норийский ярус.

Диагноз. Листья сложные, ветвление сегментов симподиальное в нескольких вариантах (от монохазиального до дихазиального), длина междоузлий колеблется в широких пределах, что выражается в значительной изменчивости формы листа при сохранении общего плана ветвления. Основные типы листьев следующие: перистый с одной парой боковых перьев (обычно одно из них в свою очередь неравно-дихотомически ветвится) и двумя верхушечными перьями; пальчато-перистый из трех перьев - верхушечного и двух боковых; двупальчатый; пальчатый из 5-7 (редко 4) перьев. Листья последнего типа как правило мельче других. Перья линейно-ланцетные, с ровным, волнистым, реже лопастным краем. Акроскопический край у основания косо срезан, основание средней жилки с этой стороны оголено. Средние размеры перьев 60x12мм, но встречаются как более мелкие, так и значительно более крупные - до 35мм шириной. Средняя жилка прослеживается до верхушки сегмента, боковые жилки выходят под острым углом, анастомозируют. Клетки нижнего эпидермиса полигональные, устьица немногочисленные, с толстой кутикулярной каймой вокруг устьичной ямки.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания и сравнение. Листья Imania весьма своеобразны. Свойственный им тип симподиального ветвления и необычная форма асимметричных, перетянутых у основания сегментов встречаются у папоротников, птеридоспермов и покрытосеменных, но во всех этих группах очень редки. Imania напоминает листья схизейного папоротника Lygodium, некоторых птеридоспермов и вымерших покрытосеменных (например, Proteophyllum araliopsis Viniklar). Немногие кутикулярные признаки, которые удалось вы-

яснить, позволяют ограничить сравнение только птеридоспермами, с которыми к тому же наблюдается более близкое сходство и по морфологическим признакам. Благодаря крайнему полиморфизму листьев, Imania сопоставима с несколькими группами птеридоспермов. Общий план строения перисто-пальчатых листьев, форма сегментов и жилкование такие же, как у Scoresbya Harris и Sujfunophyllum Krassilov. Раннемезозойский род Scoresbya отличается более равномерным ветвлением и радиальным расположением сегментов, придающим листу в целом воронкообразную форму. Отметим, что Гаррис сравнивал Scoresbya с Sagenopteris и сближал с птеридоспермами, тогда как Крейзель и Шаршмидт считают ее папоротником (Kräusel, Schaarschmidt, 1968). Точка зрения Гарриса кажется нам более обоснованной. Листья мелового Sujfunophyllum гораздо мельче, с еще более асимметричными и, как правило, лопастными перьями. Пальчатые листья с двумя перьями свойственны исключительно Imania; других мезозойских родов с такими листьями мы не знаем. Отдельные перья напоминают листья Glossopteridaceae . Изредка встречающиеся крупные перья до 35мм шириной практически неотличимы по форме и жилкованию от листьев Glossopteris , с которыми они сходны также и по эпидермальным признакам. Листья глоссоптерид располагались спирально, декуссатно или пучками на верхушке побега. Э.Пламстед считает Linguifolium, Phyllopteris и Sagenopteris мезозойскими дериватами глоссоптерид (Plumstead, 1961), но сложные листья у глоссоптерид пока не известны. Пальчатые листья Imania с многими листочками сходны с Sagenopteris Presl, Pseudosagenopteris Grandori и Chankanella Krassilov, но последний род отличается открытым жилкованием. В отличие от Sagenopteris и Pseudosagenopteris, краевые сегменты листа Imania могут быть слиты у основания. Кроме того, краевые перья здесь обычно намного короче центральных.

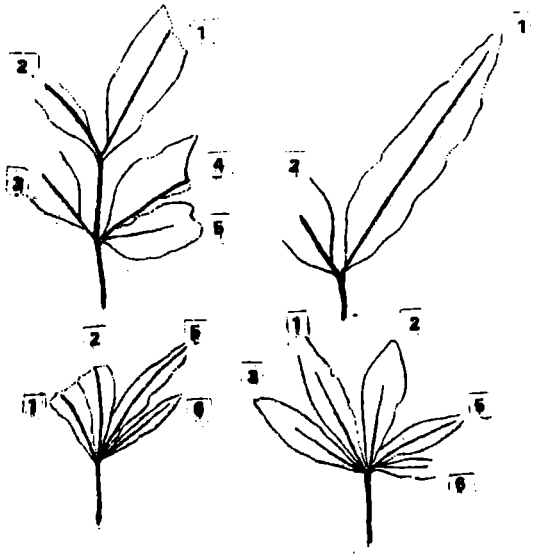


Рис. I. Ветвление сегментов листа Imania, gen.n.; одинаковыми цифрами обозначены гомологичные сегменты.

Imania heterophylla Krassilov et Schorochova, sp.n.

Табл. XIII, фиг. I-3,7; табл. XIУ, фиг. I-8 ;

табл. XУ, фиг. I-IO

Название вида heterophylla лат. - разнолистная.

Г о л о т и п - ДВГИ, № 22-267; Приморье, бассейн р. Имана; верхний триас, норийский ярус.

Д и а г н о з. Как для рода.

О п и с а н и е. Голотип (табл. XIУ, фиг. 6) - почти полностью сохранившийся перистый лист длиной более 50мм. Рахис толщиной I,5мм, несет одну пару расположенных почти супротивно (на расстоянии 3мм друг от друга) латеральных перьев, выходящих под углом 45°. В месте выхода латеральных перьев рахис несколько отклоняется от первоначального направления и в I2мм выше завершается парой верхушечных перьев, расходящихся под углом 45°. На первый взгляд ветвление верхушки листа кажется дихотомическим, но в действительности одно из перьев (левое на фотографии) имеет очень толстую оредную жилку, почти не уступающую по толщине рахису, тогда как средняя жилка второго пера в два раза тоньше. Перья линейно-ланцетные, цельные, акроскопический край у основания коое срезан, так что основание средней жилки с этой стороны оголено. Противоположный край низбегает по рахису. В средней части пера края параллельны. Одно из латеральных перьев (правое на фотографии) возле основания ветвится таким же образом, как и верхушка листа, т.е. неравно-дихотомически: нижний сегмент имеет тонкую среднюю жилку, а верхний - толстую, к тому же он несколько длиннее. Верхушки у обоих сегментов двулопастные. Второе латеральное перо не ветвится. Его верхушка оборвана, основание асимметричное, с перетянутым акроскопическим краем. В целом ветвление симподиальное и близко к монохазию, т.е. такой системе, при которой после каждого из последовательных ветвлений образование главной оси происходит за счет более сильного развития одной из ветвей. В

данном случае, после первого ветвления в месте выхода нижнего бокового пера удлинение листа продолжается за счет более сильной левой ветви, которая через 3мм снова ветвится, образуя второе боковое перо. Главная ось наращивается за счет более сильной правой ветви. Через I2мм она также ветвится, причем это последнее ветвление кажется почти изотомическим. Система осложняется сильным развитием боковых ветвей, одно из которых в свою очередь ветвится. В этом обнаруживается тенденция к образованию дихазия. Еще один экземпляр, близкий по строению к голотипу, но менее полно сохранившийся, показан на табл. ХШ, фиг. 3. Рахис здесь относительно тонкий и почти прямой, левое боковое перо ветвится, верхушка оборвана.

Остальные формы листа у этого вида можно считать модификациями вышеописанного исходного типа. На табл. ХШ, фиг. I и табл. XIУ, фиг. 4 показаны пальчато-перистые листья, состоящий из трех сегментов: верхушечного и двух боковых. Способ ветвления здесь дихазиальный (верхушка перевершинивается двумя боковыми ветвями). Боковые перья супротивны (точнее, расстояние между ними менее Iмм), выходят под углом 45^{0}, линейно-ланцетные, асимметричные, средняя жилка проходит ближе к акроскопическому краю, который у основания косо срезан. В 5мм выше места отхождения боковых перьев рахис завершается верхушечным пером, которое у основания постепенно сужено и лишь слегка асимметрично.

Следующая форма показана на табл. ХШ, фиг. 2, табл. XIУ, фиг. I,5,8 и табл. ХУ, фиг. 2,3. Это двупальчатые листья с длинным черешком. Ветвление на первый взгляд кажется изотомическим, но при внимательном рассмотрении нетрудно убедиться, что перья неравноценны: средняя жилка одного из них образует с черешком более открытый угол. Разница может быть всего в несколько градусов, но иногда одно из перьев выглядит как продолжение черешка, а другое явно сдвинуто в сторону. Имеются небольшие различия в толщине средних жилок и ширине перьев: одно из них (на табл.

XIУ, фиг. I - левое) на I,5-2мм шире другого. Кроме того, акроскопический край у основания одного из перьев срезан более резко, чем у другого. К сожалению, не удалось установить различий в длине перьев, т.к. ни в одном случае оба не сохранились на полную длину. Не трудно убедиться, что эти двупальчатые листья имеют такое же строение, как верхушка голотипа (табл. XIУ, фиг. 6). Иначе говоря, двупальчатый лист образовался в результате торможения роста уже после первого ветвления. Одно из перьев (более слабое) соответствует первичной верхушке, которая сдвинута в сторону более быстро растущей ветвью.

Перья двупальчатых листьев имеют линейно-ланцетные очертания, постепенно сужены к заостренной верхушке и более резко к основанию, которое всегда асимметрично: акроскопический край более или менее резко перетянут и основание средней жилки с этой стороны оголено. Края ровные или волнистые, причем в некоторых случаях волнистость переходит в неясно выраженную лопастность (табл. XIУ, фиг. 5). В коллекции имеются отдельные перья с довольно отчетливыми лопастями, а также перья с раздвоенной верхушкой (табл.XIУ, фиг. 2). Средние размеры перьев 60 х I2мм, но встречаются значительно более крупные - до 35мм шириной при длине превышающей IOOмм (табл. XУ, фиг. I). Полная длина черешка неизвестна, во всяком случае она составляла более 40мм.

Наконец, еще один морфологический вариант представлен пальчатыми листьями с 4-7 перьями, показанными на табл. XУ, фиг. 4-IO. Эти листья имеют относительно мелкие размеры - длина перьев не превышает 25мм, некоторые имеют длину всего IO-I2мм при ширине 2,5мм. Они настолько резко отличаются от голотипа, что невозможно было бы отнести их к тому же виду, если бы не связующее звено, представленное двупальчатыми листьями, которые иногда имеют такие же мелкие размеры. Дихазиальный тип ветвления здесь сохраняется. Обычно имеется 5-7 перьев. Одно из них, расположенное в центре, является прямым продолжением черешка или несколько сдвинуто в сторону. Это первичная верхушка листа. Две

боковые ветви дихазия ветвятся симподиально, образуя 2 или 3 пера. Ветвления быстро следуют одно за другим и в результате все перья кажутся выходящими из верхушки черешка, однако у листа, показанного на табл. ХУ, фиг. 9-10 одно из внешних перьев (справа) ответвляется на некотором расстоянии от черешка. Кроме того, внешние перья могут быть значительно короче других (табл. ХУ, фиг. 4). Труднее интерпретировать строение листьев с четырьмя листочками. Они очень редки и представлены в нашей коллекции всего одним экземпляром, показанным на табл. ХУ, фиг. 5. Здесь первичная верхушка листа соответствует внешнему перу, расположенному слева (обозначено цифрой I на рисунке I). Она сдвинута в сторону боковой ветвью, которая образует три остальные пера (деприний).

Жилкование у всех листьев однотипно. Толстая средняя жилка прослеживается почти до верхушки, где теряется в разветвлениях боковых. Ширина средней жилки у самого крупного пера составляет 2мм. На ней заметны продольные бороздки, вероятно, отвечающие тяжам склеренхимной обкладки. Боковые жилки толстые, выходят под очень острым углом и, направляясь к краю, несколько отгибаются книзу. Расстояние между ними в среднем 0,5мм, но есть единичные экземпляры с гораздо более редкими жилками (табл. ХIУ, фиг. 4). Боковые жилки дихотомируют на различном расстоянии от основания и соединяются довольно редкими анастомозами. Характер анастомозирования в общем устойчив и соответствует типам гамма, лямбда и зета "глоссоптероидного синдрома" Мелвилла (Melville, 1969).

Фитолейма не сохранилась. На репликах очень слабо заметны (на фотографии ретушированы) очертания полигональных клеток размерами около 30 мк в поперечнике. Антиклинальные стенки клеток с прерывистыми утолщениями. Отчетливо выступают кольцеобразные структуры с утолщенной стенкой, расположенные равномерно, на расстоянии около 100мк друг от друга. Диаметр этих колец 27-30мк. Очевидно, они отвеча-

I Кроме того, очень близкое растение описано из верхнего триаса Аризоны как Ctenis neuropteroides Daugherty (Carnegie Inst. Wash. Publ., 526, 1941, p. 80).

ют устьицам, точнее, резко выступающей кутикулярной кайме вокруг устьичной ямки. Между ними видны такие же, но гораздо менее крупные, беспорядочно расположенные кольца, вероятно, отвечающие папиллам или основаниям волосков.

З а м е ч а н и я . К.Хуциока описал из верхнего триаса местонахождения Нарива в Японии новый вид Sagenopteris nariwaensis Huzioka, со сложными пальчатыми листьями из шести листочков (Huzioka, 1970). Т.к. число листочков у Sagenopteris как правило строго фиксированно и равно четырем, то этот вид правильнее было бы отнести к роду Pseudosagenopteris Grandori. В то же время, некоторые особенности японского растения позволяют предположить, что оно может принадлежать роду Imania. Средние листочки здесь длиннее других, а боковые иногда сильно укорочены. В некоторых случаях заметна характерная перетянутость акроскопического края (см. табл. 24, фиг. 2 в работе Хуциока). На экземпляре, показанном на табл. 24, фиг. 6 и 6а хорошо видно, что боковой листочек не отходит от верхушки черешка, а образуется в результате ветвления стержня бокового пера на расстоянии I,5мм от основания. Однако, перисто-пальчатые листья у японского вида не обнаружены и вопрос о его взаимоотношениях с родом Imania пока остается открытым.

М а т е р и а л. Около 50 отпечатков листьев из угленосной толщи норийского возраста на правом берегу р. Тудо-Ваку возле с. Малиново.

Предполагаемый микроспорофилл Imania

На табл. XII, фиг. 4-6 показан вильчато ветвящийся микроспорофилл. Ветви расходятся под углом около 45°, одна из них слабо дугообразно изогнута. Длина ветвей около 20мм, толщина стержней I,2мм. Каждая ветвь несет один ряд тесно сидящих спорангиев. Пластинка микроспорофилла редуцирована, спорангии располагались на голых осях, по-видимому, перпендикулярно плоскости ветвления. Спорангии удлиненно-конические, с заостренной верхушкой, толщина у ос-

нования 1мм, длина в средней части ветви до 3мм, по направлению к верхушке становятся все более короткими. На поверхности отпечатка спорангия видна продольная борозда с утолщенными краями, соответствующая линии разрыва стенки. Основание спорангия утолщено и отделено от остальной части тонкой поперечной бороздкой. Попытки извлечь споры оказались безуспешными.

Этот спорофилл найден вместе с многочисленными остатками Imania и напоминает двупальчатый лист последней по характеру ветвления. Он построен в общем по тому же плану что и микроспорофиллы лагиноптерид (Crossotheca), но расположение спорангиев в один ряд на голой оси отличает его от микроспорофиллов других птеридоспермов.

Род Tudovakia Schorochova et Krassilov, gen.n.

Название рода - от р. Тудо-Ваку.

Типовой вид - Tudovakia papillosa Schorochova et Krassilov, sp. n.; Приморье, бассейн р. Имана, верхний триас, норийский ярус.

Диагноз. Листья пальчато-сложные, перья линейно-ланцетные, веерообразно расходятся от верхушки длинного черешка. Перышки "пахиптероидные" (как у рода Pachypteris Brongniart): языковидные, у основания слегка перетянутые и низбегающие, с толстой пластинкой и слабо заметными (погруженными) жилками.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Строение листа напоминает Matonia, Phlebopteris и другие папоротники из семейств Matoniaceae и Camptopteridae, однако, характер перышек и данные о строении кутикулы, полученные для типового вида, показывают, что Tudovakia относится к птеридоспермам из группы Pachypteris. В эту группу входят роды Thinnfeldia, Dicroidium, Hoegia, Cycadopteris, Dichopteris и некоторые другие. Их сближают с семейством Corystospermaceae. Все они имеют однотипные перышки с толстой пластинкой, как у Tudovakia, но строение листа в целом иное:

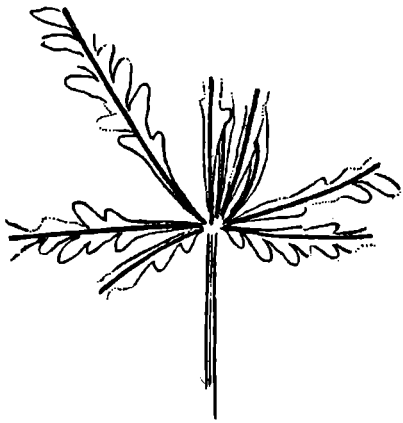


Рис. 2. **Tudovakia papillosa gen. et sp. n.**, голотип № 22-380; Приморье, р. Тудо-Ваку; норийский ярус.

дважды-перистое, простоперистое, у некоторых с вильчато ветвящимся рахисом. Пальчатые листья с перышками такого типа встречены впервые.

Tudovakia papillosa Schorochova et Krassilov, sp. n.

Табл. XVI, фиг. I-7

Название вида papillosa лат. - с папиллами.

Голотип - ДВГИ, № 22-380; Приморье, бассейн р. Имана; верхний триас, норийский ярус.

Диагноз. Лист пальчатый, шириной около 100мм, число перьев около восьми. У основания пластинка пера очень узкая цельная, выше расчленена на языковидные перышки размерами около 6-8 х 3-4мм. Встречаются более широкие двулопастные перышки. Верхняя кутикула папиллозная.

Описание. На экземпляре, принятом за голотип (табл. XVI, фиг. I; рис. 2) сохранилась центральная часть пальчато-сложного листа шириной в 5мм, что вероятно составляет немногим более половины полной ширины пластинки. Сохранившаяся часть черешка имеет длину 35мм. Толщина черешка 2мм, его поверхность (как и поверхность стержней перьев) покрыта точечными углублениями и едва заметными продольными бороздками. По-видимому, все стержни были опушены. Пластинка состоит из восьми перьев. Основания всех перьев в месте соединения с черешком повреждены, очевидно, вследствие того, что перья первоначально располагались не в вертикальной плоскости, а под углом к черешку. Два центральных пера сближены и проходят вдоль средней линии пластинки. Они несколько обособлены от двух латеральных групп, в каждой из которых по три пера. Строение этого листа можно рассматривать как продукт дихазиального ветвления, причем одно из центральных перьев является прямым продолжением черешка, а две боковые ветви дихазия в свою очередь симподиально ветвятся через очень короткие интервалы. Ни одно из перьев не сохранилось полностью, во всяком случае длина их превышала 60мм. На центральных перьях нижние перышки находятся в

15мм выше основания, проксимальная часть стержня имеет узкое несегментированное окаймление, постепенно сходящее на нет к основанию. Этот проксимальный несегментированный участок у краевых перьев значительно короче, перышки появляются лишь немного выше основания. Имеется еще один экземпляр, где сохранилось шесть перьев, расходящихся от верхушки черешка. Расположение перьев в общем такое же, как на голотипе, основания перьев голые, выше они окаймлены постепенно расширяющейся кверху цельной пластинкой. Нижние перышки появляются на расстоянии 12-13мм от основания. Они значительно короче других и располагаются очередно, тогда как последующие перышки располагаются попарно-сближенно или супротивно, под острым углом к стержню. Края пера на значительном расстоянии параллельны. К верхушке они постепенно суживаются и завершается продолговатым верхушечным перышком с короткой лопастью у основания (табл. XVI, фиг. 3) . Боковые перышки языковидные, прямые или чаще слегка отогнуты книзу; акроскопический край при этом слабо дугообразно изогнут, базископический низбегает, окаймляя стержень; верхушка закруглена или слегка приострена. Почти на каждом пере имеется одно-два, реже несколько двулопастных перышек, образовавшихся в результате слияния двух соседних сегментов. Они могут иметь две верхушки одинаковой длины (табл. XVI, фиг. 3) или же одна из лопастей значительно короче другой (табл. XVI, фиг. 6). На отпечатках перышек видна лишь средняя жилка, выраженная в виде полого валика (или ложбинки), проходящего несколько асимметрично, ближе к акроскопическому краю. Местами заметны очень слабо выраженные боковые жилки, отходящие от средней под острым углом. Длина перышек до 10мм, чаще 6-8мм, ширина 3-4мм; ширина "двойных" перышек до 6мм.

Остатки этого растения обычно покрыты довольно толстой светло-желтой железистой инкрустацией, на которой в проходящем свете видны очертания полигонов с извилистыми стенками. У нас нет уверенности в том, что они отвечают очертаниям клеток. Судя по толщине инкрустации, пластинка

перышка была очень толстой. Об этом свидетельствует и погруженность жилок.

На полученных нами репликах отражено строение одной поверхности перышка, предположительно верхней. Вся поверхность равномерно покрыта папиллами. Устьиц нет. Клетки полигональные, расположены беспорядочно. Антиклинальные стенки, очевидно, прямые, но их очертания неотчетливы. Заметно, что внешняя стенка была выпуклой. Кутикулярные папиллы, видимо, располагались не в центре клетки, а над антиклинальной стенкой или в месте сочленения нескольких клеток.

З а м е ч а н и я. Среди птеридоспермов с пахиптероидными перышками Pachypteris pinnata особенно близок к Tudovakia по форме, размерам перышек и папиллозной кутикуле (Townrow, Jones, 1969). Предполагается, что листья P.pinnata были простоперистыми, хотя известны лишь небольшие фрагменты. Лопастные перышки имеет Johnstonia Walkom (см. Jones, Jersey,1947), но листья у нее вильчатые.

М а т е р и а л. Около 20 отпечатков листьев из угленосной толщи норийского возраста на правом берегу р.Тудо-Ваку возле с. Малиново.

Некоторые вопросы морфологии мезозойских птеридофиллов

Как указывает В.Циммерман (Zimmermann, Schneider, 1967; Zimmermann, 1969), мезозойские птеридофиллы имеют две особенности, позволяющие рассматривать их как связующее звено между палеозойскими и кайнозойскими птеридофиллами: это, во-первых, переходная катадромно-анадромная структура перистых листьев и, во-вторых, появление пальчатых листьев "типа Dipteridaceae". Отметим, что мезозойские папоротники с пальчатыми листьями, вероятно, не связаны филогенетически с современным родом Dipteris (см. Красилов, 1969). Некоторые из них близки к Matoniaceae, а другие сочетают признаки Matoniaceae, Gleicheniaceae и Polypodiaceae. Вполне очевидно, что переход от перистого строения к пальчатому состоялся независимо и почти однов-

ременно в нескольких филумах настоящих папоротников. Расцвет папоротников с пальчатым листом приходится на конец триаса - начало юры, хотя в семействе Schizaeaceae листья с пальчатыми боковыми перьями типа Lygodium появились в позднем мелу. Если говорить о птеридофиллах, принадлежащих скорее птеридоспермам, чем папоротникам, то тенденция к образованию пальчатой структуры у них наметилась еще в палеозое. Мезозойские Scoresbya и Imania демонстрируют переход от перистого листа к пальчатому, причем последний род особенно интересен, т.к. имеет листья обоих типов, связанные рядом промежуточных форм. Выше мы описали его листья в терминах системы ветвления, интерпретируя полиморфизм листовой пластинки как результат трансформации монохазия в дихазий, плейохазий и депраний (см. рис. I). Такой прием оправдан тем, что листья многих птеридоспермов сохраняют признаки относительно слабо метаморфизованной системы ветвящихся побегов.

Листья Tudovakia по общему плану строения относятся к "типу Dipteridaceae ". До сих пор такие листья были известны только у папоротников. Их появление у триасовых птеридоспермов следует рассматривать как проявление гомологической изменчивости. Недавно С.В.Мейен (устное сообщение) предпринял попытку построения системы гомологических рядов для нескольких групп палеозойских растений. " Тип Dipteridaceae" до сих пор был недостающим звеном в ряду изменчивости листьев птеридоспермов и его обнаружение можно было предвидеть на основе закона Н.И. Вавилова.

Пальчатый лист Tudovakia мы интерпретируем как дихазиальную систему ветвления. Приблизительно такую же трактовку Гирмер и Гёргаммер предложили для листьев Matonia и близких к ней ископаемых папоротников (Hirmer, Hörhammer, 1936), однако большинство исследователей (и в том числе один из авторов настоящей статьи : см. Вахрамеев, Красилов, 1961) считали первое ветвление рахиса дихотомическим. Л.Циммерман характеризует листья Dipteridaceae как один раз вильчато ветвящиеся. Каждая ветвь несет ряд

сегментов и эта часть листа имеет катадромно-пальчатое строение, как у листьев Helleborus (Ranunculaceae). Дихотомию главной оси он рассматривает как признак примитивной организации. При такой трактовке трудно представить себе переход от "типа Polypodium" к "типу Dipteridaceae". Нам кажется более вероятным, что в основе структуры листа как Tudovakia, так и "диптероидных" папоротников лежит дихазиальная система ветвления.

Циммерман указывает, что катадромный лист построен по принципу зеркального отражения: сегмент, отходящий, скажем, вправо, ветвится таким образом, что базальный сегмент высшего порядка также направлен вправо. Изменение симметрии при переходе к анадромии (у пера, отходящего вправо, базальное перышко направлено влево) он связывает с изменением поляризации оси. По-видимому, базальный сегмент анадромного листа отвечает верхушке первичной оси, иначе говоря, система ветвления здесь является разновидностью монохазия. Мы полагаем, что обе особенности мезозойских птеридофиллов - переход к анадромии и к диптероидной организации связаны с подавлением верхушечного роста и трансформацией моноподиального ветвления в симподиальное (в различных вариантах). Поскольку эта трансформация происходит более или менее одновременно в различных филумах, можно предположить, что она обусловлена действием определенных экологических факторов. Известно, что климат влияет на характер ветвления: моноподиальное ветвление чаще встречается у тропических растений, тогда как умеренный или аридный климат способствует возникновению симподиального ветвления (см. Тахтаджян, 1964). Таким образом, можно предположить, что особенности мезозойских птеридофиллов отражают климатические условия начала мезозойской эры.

Мезозойские птеридофиллы и примитивный тип листьев покрытосеменных

В настоящее время нет единого мнения относительно исходной жизненной формы покрытосеменных. Исследователи, стоящие на позициях полифилетического происхождения, допускают первичное разнообразие жизненных форм (Meeuse, 1967). Другие считают, что была одна исходная форма. По мнению Н.П. Цвелева (1969), первые цветковые были травами, П.П.Гамбарян (1970) считает их гидрофитами, но большинство, признает первичность фанерофитов (см. Тахтаджян, 1973). При этом, пожалуй, наиболее популярна теория Корнера, реконструирующего предка цветковых в виде низкого толстоствольного (пахикаулического) дерева с пучком огромных перистых листьев. В последнее время Корнер попытался даже сформулировать "закон", согласно которому в основании филогенетического древа всех цветковых в целом и каждой группы в отдельности должен находится пахикаулический "стартер" (Corner, 1967). Я.И. Проханов (1965) призывал"твердо помнить" вывод Корнера о вторичности таких признаков, как тонкостебельность, мелколистность и т.п. Между тем давно известно, что пахикаулические деревья обычно стоят не в начале, а в конце филогенетических рядов (Parkin, 1953).Популярности теории пахикаулического предка в значительной мере способствовала известная реконструкция Cycadeoidea с коротким толстым стволом. Сейчас, однако, никто не сомневается, что первичной для беннеттитовых была лептокаулическая форма с вильчато ветвящимся стеблем (Delevoryas, 1968). Теории Корнера противоречит мелколистность древнейших раннемеловых цветковых. Они большей часть имели пальчатые или простые листья; перистые листья встречались значительно реже. Некоторые данные свидетельствуют о том, что уже в то время форма листа легко изменялась под влиянием условий. Например, в альбских отложениях Сучанского бассейна в Приморье встречено четыре вида с лопастными листьями и один со сложноперистыми, а в одновов-

раетных отложениях Суйфунского бассейна с более сухим климатом - три вида с цельными листьями. Этот пример показывает, насколько трудно делать какие-либо выводы относительно анцестрального типа на основе сравнительно-морфологического анализа листьев современных цветковых, если даже в раннем мелу форма листовой пластинки в значительной мере определялась экологическими факторами. Примитивные по флоральным и ксилотомическим признакам цветковые нередко имеют простые листья с цельной пластинкой, но такие листья вообще характерны для вечнозеленых деревьев дождевых тропических и субтропических лесов, где большей частью и обитают примитивные цветковые. В некоторых группах достоверно прослеживается семафилетический ряд от простых листьев к сложным (Acer, Rubus, Vitaceae: Имс, 1964; Parkin, 1953), а в других группах - от сложных к простым путем редукции или слияния листочков (Proteaceae, Bauhinia и др.).

Более надежные выводы, вероятно, можно получить путем сравнения раннемезозойских птеридофиллов с листьями древнейших меловых цветковых. Среди последних можно выделить две группы: в одну из них входят листья сходные, по крайней мере внешне, с листьями платана, тополя, магнолии, фикуса, тетрацентрона, сассафраса, аралии и т.д. Другую группу составляют листья, не имеющие аналогов в современной флоре или лишь отдаленно напоминающие листья некоторых протейных и аралиевых. Сюда относятся Debeya Miquel, Dewalquea Saporta et Marion, Proteophyllum Velenovsky, Fontainea Newberry, Manihotites Berry и некоторые другие. Они имеют пальчатые или лопастные листья, построенные по одному плану, в основе которого лежит симподиальная система ветвления (она обнаруживается в ветвлении сегментов или главных жилок). Сегменты (или лопасти) как правило асимметричные, с перетянутым у основания акроскопическим краем. Эта довольно обширная группа древних цветковых пришла в упадок в конце мела. Т.Гаррис обратил внимание на сходство листьев раннемезозойской

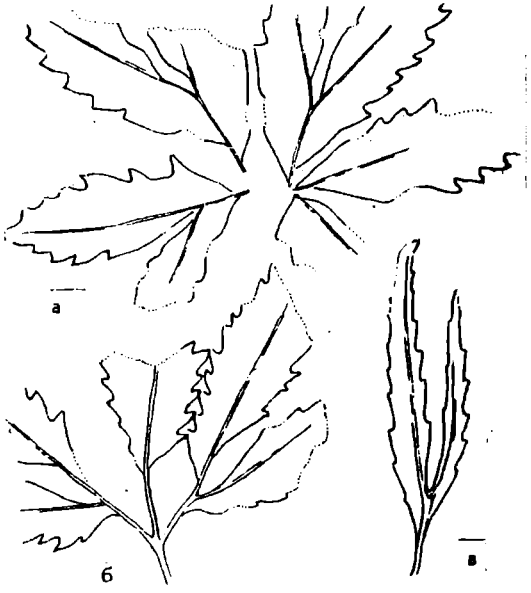


Рис. 3. Характер ветвления сегментов листа у Scoresbya из нижней юры Гренландии (а - по Harris, 1932) и Proteophyllum из верхнего мела Чехословакии (б,в - по Viniklar, 1931).

Furcula с листьями мелового рода Fontainea. Он не без оснований считает, что если бы Furcula была найдена не в рэт-лейасовых, а в меловых или третичных отложениях, ее без колебаний отнесли бы к покрытосеменным (Harris, 1932). Еще более близкое сходство с Fontainea и другими покрытосеменными той же группы имеют описанная Гаррисом Scoresbya (рис.3) и наш новый род Imania. Из сеномана Чехословакии описаны листья Protophyllum araliopsis Viniklar, 1931, практически неотличимые от Scoresbya. Эти листья встречены вместе с многочисленными остатками покрытосеменных и причислены к последним. Однако, при определении систематического положения Bujfunophyllum- листьев того же морфологического типа, ни геологический возраст, ни общий состав ассоциации не могли помочь, т.к. этот род встречен в нижнемеловых отложениях вместе с папоротниками, разнообразными голосеменными и еще очень редкими покрытосеменными (Красилов, 1967).

Таким образом, в раннем мезозое появляются своеобразные пальчатые или перисто-пальчатые листья с симподиально ветвящимися асимметричными сегментами типа Scoresbya - Imania. В позднем триасе - начале юры они встречены в Восточной Гренландии, Центральной Европе, Средней Азии и на Дальнем Востоке, главным образом в пределах экотона между умеренной и субтропической зонами. Этот тип листьев прослеживается вплоть до позднего мела, где распространен еще более широко. Позднемеловые растения со Scoresbya -подобными листьями классифицируются как покрытосеменные.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В.А., Красилов В.А. 1961. Домерская флора Северного Кавказа. Палеонтол. ж., 3: 103-108.

Гамбарян П.П. 1970. Снова о числовой таксономии. Ж. общей биологии, 31, 4: 410-414.

Иньо А. 1964. Морфология цветковых растений. "Мир", М.: I - 497.

Красилов В.А. 1967. Раннемеловая флора Южного Приморья и

ее значение для стратиграфии. "Наука", М.: I-248.

Красилов В.А. 1969. Критический обзор систематики ископаемых папоротников СССР со спорами in situ. В сб. Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока, I, Владивосток: II7-I28.

Проханов Я.И. 1965. Эволюция листа деревянистых двудольных растений. Труды Моск. об-ва испыт. природы, 13: 7I-II0.

Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. "Наука", М.-Л.: I-236.

Тахтаджян А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. "Наука", Л.: I-I45.

Цвелев Н.П. 1969. Некоторые вопросы эволюции злаков (Poaceae). Бот. ж., 54: 36I-370.

Corner E.J.H. 1967. Ficus in the Solomon Islands and its bearing on the post-Jurassic history of Melanesia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 253B: 23-159.

Delevoryas T. 1968. Some aspects of cycadeoid evolution. J. Linean Soc. (Bot.), 61: 137-146.

Harris T.M. 1932. The fossil flora of Scoresby sound, East Greenland. Pt. 2. Medd. om Grønland, 85: 1-112.

Hirmer M., Hörhammer L. 1936. Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung des fossilen und rezenten Matoniaceen. Palaeontographica, 81B: 1-70.

Huzioka K. 1970. A new species of Sagenopteris from Nariwa, Southwest Honshu, Japan. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan., 77: 229-234.

Jones O.A., Jersey N.J. de. 1947. The flora of the Ipswich coal measures - morphology and floral succession. Univ. Queensland Papers, 3: 1-86.

Kräusel R., Schaarschmidt F. 1968. Scoresbya Harris (Dipteridaceae?) aus dem unteren Jura von Sassendorf. Palaeontographica, 123B: 124-131.

Meeuse A.D. 1967. Again: the growth habit of the early angiosperms. Acta Bot. Neerl., 16: 33-41.

Melville R. 1969. Leaf venation patterns and the origin of

the Angiosperms. Nature, 224: 121-125.
Parkin J. 1953. The Durian theory - a criticism. Phytomorphology, 3: 80-88.
Plumstead E. 1961. Ancient plants and drifting continents. S. Afr. J. Sci., 57: 173-181.
Townrow J.A., Jones J. 1969. On Pachypteris pinnata (Walkom) from Tasmania. Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania, 103: 63-67.
Viniklar L. 1931. K výskytu Proteacei v českém útvaru křídovém. Preslia, 10: 167-172.
Zimmermann W. 1969. About Mesozoic pteridophylls. Amer. J. Bot., 56: 814-819.
Zimmermann W., Schneider A.M. 1967. Mesozoische Pteridophyll. Phytomorphology, 17: 336-345.

V.A.Krassilov and S.A.Schorochova

NEW TRIASSIC PLANTS FROM THE IMAN BASIN (PRIMORYE) WITH SOME COMMENTS OF THE MESOZOIC PTERIDOPHYLL MORPHOGENY

In addition to the well known Mongugaj flora of the Southern Primorye, several localities of the Late Triassic (Noric) plants were discovered recently in the Iman basin (Northern Primorye). They are similar to the Nariwa plant-beds of Japan and differ from the Mongugaj flora in the higher rate of conifers (Plate XVII) and pteridosperms, (the difference being of the ecological nature). Two new genera of the pteridosperms are described. The genus Imania gen.n. has extremely variable leaves: pinnate, palmatipinnate, palmate of two segments or palmate of several (usually 5-7) segments. Accordingly, the branching of the leaf axes varies from the pleiochasium to dichasium or depranium (Text-fig. 2). The large leaflets of Imania are comparable with Glossopteris.The leaf morphology as a whole is nearly intermediate between Scoresbya Harris and Sagenopteris Presl. The forked sporophyll (Plate XIII,

figs. 3-5) is found together with the Imania leaves. Its sporangia are borne in a row on each of the branches. The second genus Tudovakia gen. n. resembles the Matoniaceous or the Dipteridaceous ferns in the general aspect of palmate leaves. However, the pinnules are Pachypteris-like, very thick, with immersed veins and papillate cuticle (Plate XVI). It is suggested, that the digitate leaves arrived simultaneously among the ferns as well as the Corystospermaceous pteridosperms due to suppression of apical growth. The change from monopodial to sympodial branching supposed to be induced by the deterioraton of climate. The early Mesozoic Scoresbya - like leaves are similar to those of tne Cretaceous genera Fontainea, Proteophyllum, Manihotides, etc. which probably represent the primitive leaf type of the angiosperms.

Объяснения к таблицам XIII-XVII статьи В.А.Красилова и С.А.Шороховой

Таблица XIII

Фиг. I-3,7. Imania heterophylla sp.n.: I - экз. № 22-277, часть перисто-пальчатого листа (х 2); 7 - экз. № 22-272, нижний эпидермис, реплика (х 146); Приморье, р. Тудо-Ваку, норийский ярус.

Фиг. 4-6. Предполагаемый микроспорофилл Imania: 4,5 - экз. № 22-278 (х I и 3), 6 - часть того же экземпляра (х 7). Там же.

Таблица XIV

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. I-8. Imania heterophylla sp.n.: I - экз. № 22-268, 5 - экз. № 22-304, 8 - экз. № 22-273, двупальчатые листья; 2 - экз. № 22-265, 3 - экз. № 22-271, отдельные перья; 4 - экз. № 22 - 376, пальчатый лист с тремя сегментами; 6 - голотип, экз. № 22-267, перистый лист; 7 - экз. № 22-305, перисто-пальчатый лист; Приморье, р. Тудо-Ваку, норийский ярус.

Таблица XV

Фиг. I-10. Imania heterophylla sp.n.: 1-экз. № 22-302, участок крупного пера (х I); 2 - экз. № 22-269, 3 - экз. № 22-270, двупальчатые листья (х I); 4 - экз. № 22-327, пальчатый лист с семью листочками (х I); 5 - экз. № 22-332, пальчатый лист с четырьмя листочками (х I); 6 - экз. № 22-333, пальчатый лист с пятью листочками (х I); 7,8 - экз. № 22-329, пальчатый лист с шестью листочками, из которых два средних перекрывают друг друга, 7 (х I), 8 (х 2); 9, 10 - экз. № 22-331, пальчатый лист с пятью листочками, 9 (х I), 10 (х 2); Приморье, р. Тудо-Ваку, норийский ярус.

Таблица ХУI

Фиг. I-7. Tudovakia papillosa sp. n.: I - голотип. экз. № 22-380, почти целый лист (х I); 2 - экз. № 22-326, участок пера (х 2); 3 - экз. № 22-384, верхушки двух перьев (х I); 4 - экз. № 22-350, перышки типичной формы (х 3); 5,6 - экз. № 22-351, цельные и двулопастные перышки (х I и 3);7 - экз. № 22-380, верхний эпидермис с папиллами, реплика (х I46); Приморье, р. Тудо-Вакуу, норийский ярус.

Таблица ХУП

Фиг. I,3,4. Мегастробил хвойного и отдельная чешуя, экз. № 22-I5 (х I,3 и 7); Приморье, р. Тудо-Вакуу, норийский ярус.

Фиг. 2,5-7. Побеги типа Klatocladus, экз. № 22-I6 (х 3), № 20-I24 (х I) и № 20-I25 (х I и 3); там же.

Таблица XIII

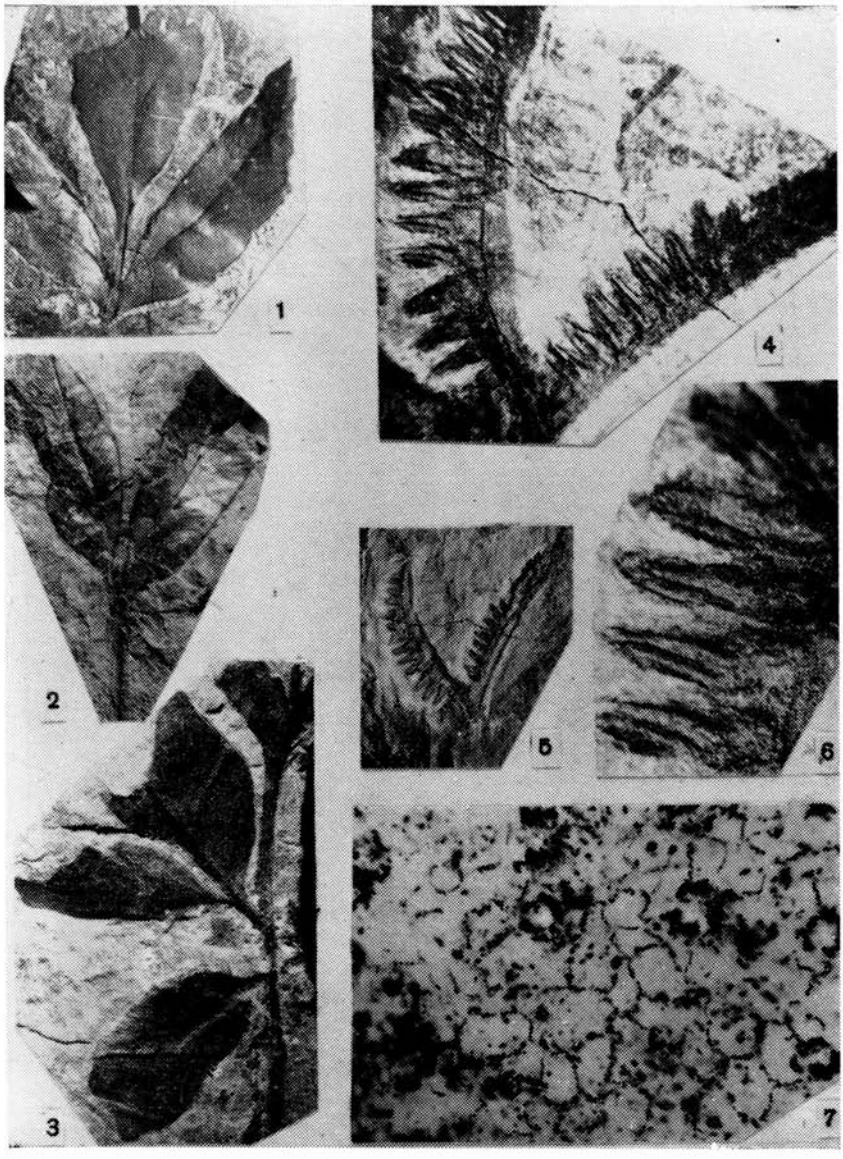


Таблица XIV

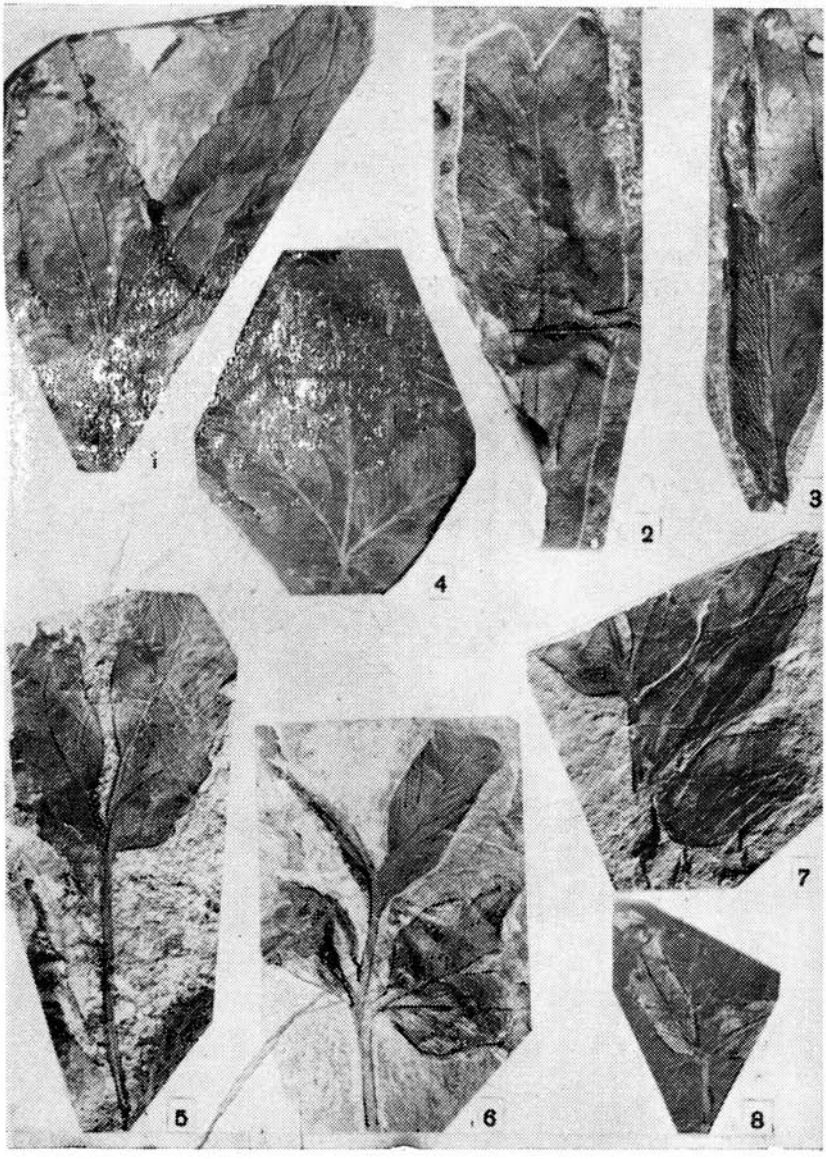


Таблица XV

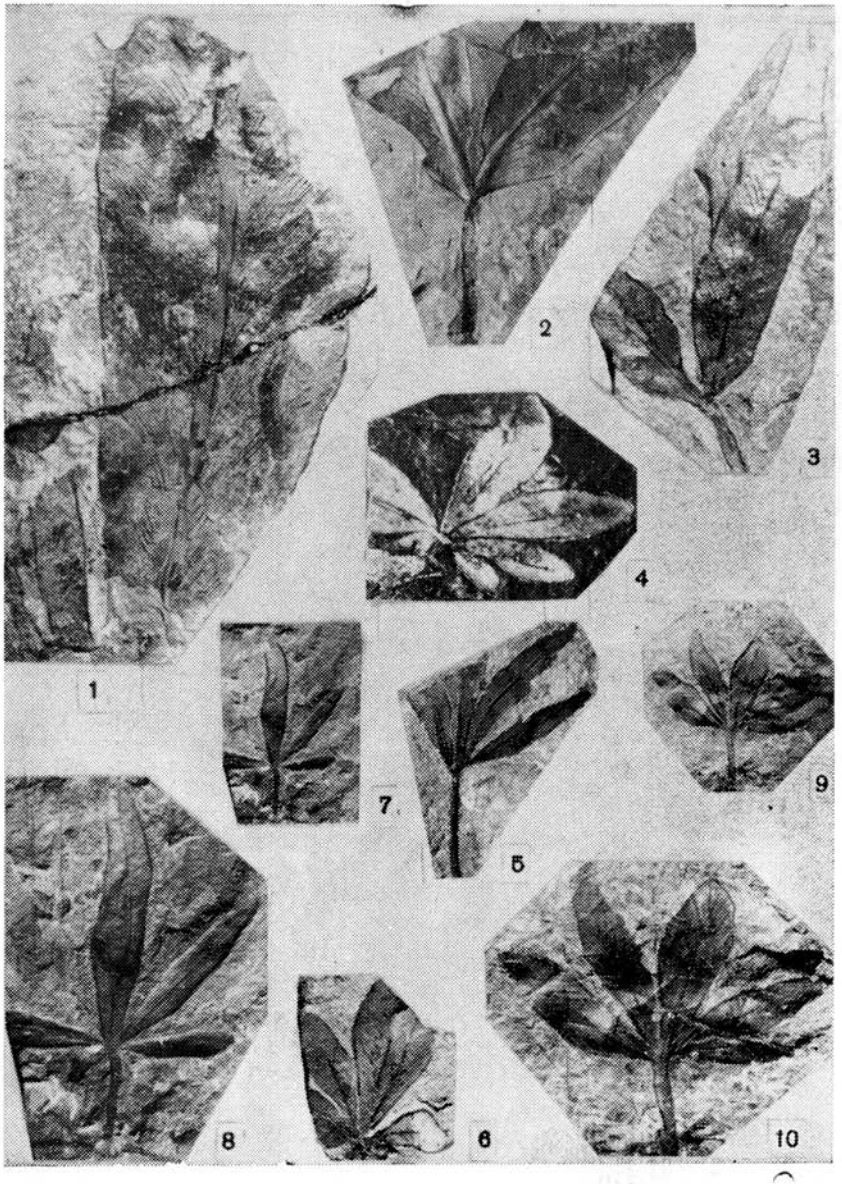


Таблица XVI

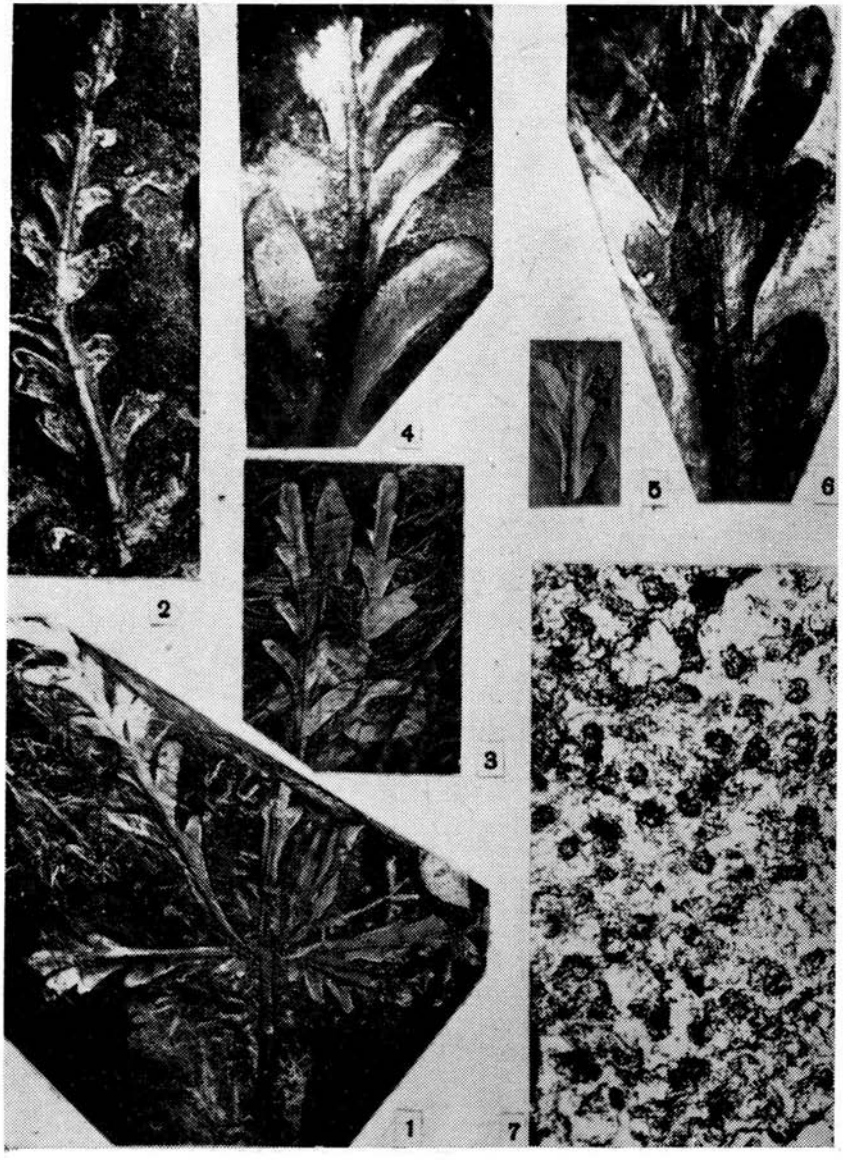
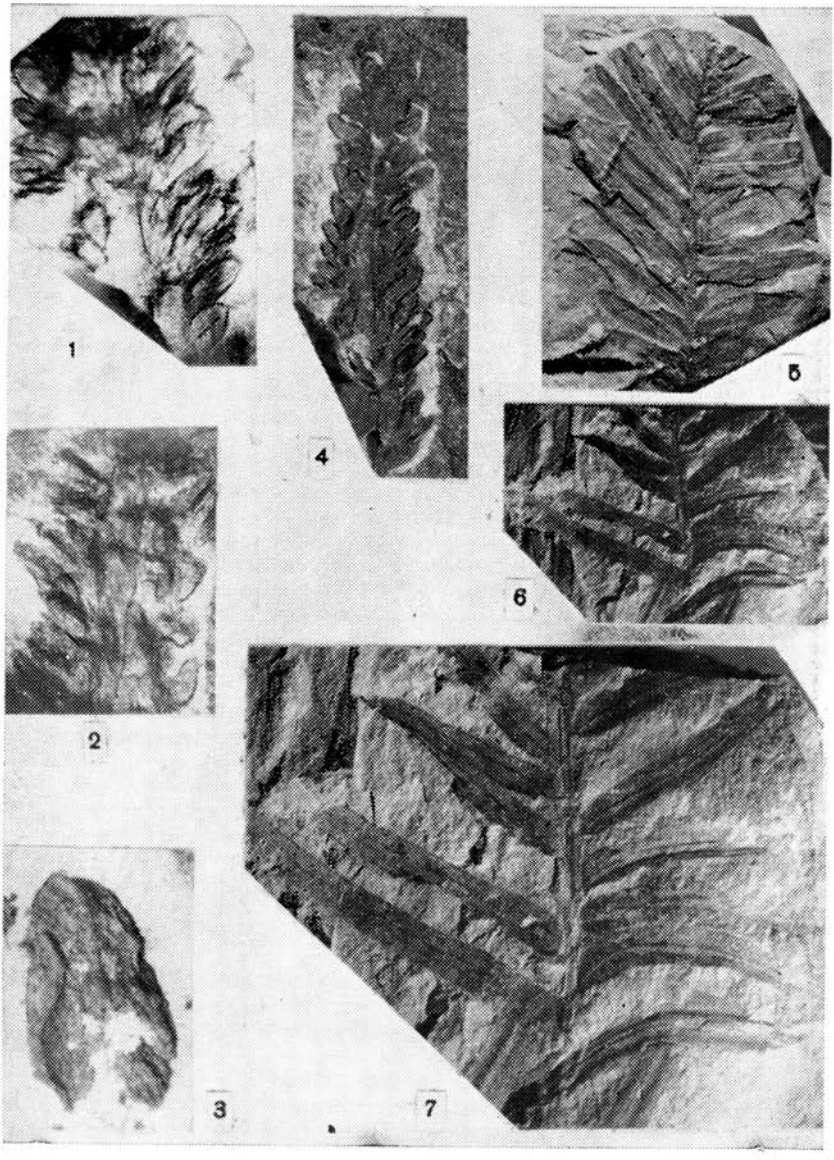


Таблица XVII



СОДЕРЖАНИЕ

А. Д. Захаров. Раннетриасовые Olenekites и Keyserlingites р. Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах)..... 5

М. Н. Грамм. Остракоды семейства Healdiidae из триасовых отложений Южного Приморья 41

В. А. Красилов и С. А. Шорохова. Новые триасовые растения из бассейна р. Имана (Приморье) и некоторые вопросы морфогенеза мезозойских птеридофиллов 98

CONTENTS

Y u. D. Z a k h a r o v. Lower Triassic Olenekites and Keyserlingites of the Olenek river (some results of study of Ceratitoids in thin sections) 5

M. N. G r a m m. Ostracodes of the family Healdiidae from Triassic deposits of Southern Primorye...41

V. A. K r a s s i l o v and S. A. S h o r o - c h o v a. New Triassic plants from the Iman basin (Primorye) with some comments on the Mesozoic Pteridophyll morphology 98