

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/286497324>

New genus of Heterosporous Ferns of the Order Heroleandiales from the Lower Cretaceous of Kazakhstan

Article in *Paleontological Journal* · May 2001

CITATIONS

4

READS

50

2 authors, including:



[L. B. Golovneva](#)

Russian Academy of Sciences

108 PUBLICATIONS 943 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Paleobotany [View project](#)

УДК 564.11.551.761.2(571.56)

НОВЫЙ РОД ГЕТЕРОСПОРОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ ПОРЯДКА HEROLEANDRALES ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

© 2001 г. Л. Б. Головнёва, В. А. Красилов

Ботанический институт РАН

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 25.11.99 г.

Принята к печати 14.01.2000 г.

Изучение спороносных органов позволило установить новый род *Vachramelia* для папоротника, описанного ранее из нижнего мела Казахстана как *Adiantites prigorovskii* Vachr. (Вахрамеев, 1952). Новый род относится к гетероспоровым папоротникам из недавно установленного порядка *Heroleandrales*, для которого характерно образование большого числа мегаспор в одиночной спорангии и одинаковое развитие всех четырех спор тетрады (Красилов, Головнева, 2000). Новая находка дополняет морфологическую характеристику порядка и расширяет его стратиграфический диапазон.

При изучении флоры из меловых отложений Западного Казахстана В.А. Вахрамеевым (1952) был описан вид папоротников *Adiantites prigorovskii* Vachr. Остатки этого вида были найдены в отложениях кызылшенской свиты среднеальбского возраста в южной части Чушкакульской антиклинали на возвышенности Кызыл-Шен. Это местонахождение известно благодаря находкам листьев и репродуктивных органов раннемеловых покрытосеменных (Вахрамеев, Красилов, 1979). По строению стерильных и спороносных перышек *A. prigorovskii* близок к гетероспоровому папоротнику *Heroleandra profusa* Krassilov et Golovn. (Krassilov, Golovneva, 1999; Красилов, Головнева, 2000), описанному из сеноманских отложений кемской свиты Чулымо-Енисейского бассейна (Западная Сибирь).

Спороносные органы *Heroleandra profusa* характеризуются образованием мега- и микроспор в одной крупной спорангии, занимающей всю поверхность спороносного перышка. Спорангий заполнен массой сравнительно мелких мегаспор, расположенных в тетраэдрических тетрадах. Все четыре мегаспоры одинаково развиты. Микроспоры находятся в полостях “кармановидных” трубчатых выростов, которые располагаются в два ряда вдоль тетрадных лучей.

У других гетероспоровых папоротников мега- и микроспоры развиваются в отдельных спорангиях, собранных в сорусы. Их ископаемые остатки известны с альба, причем уже древнейшие формы по большей части относятся к современным или близким родам. При этом представители сальвиниевых и марсилеевых уже с момента своего первого появления четко обособлены (Collinson, 1991, 1992; Rothwell, Stockey, 1994; Archangel-sky et al., 1999), что может указывать на их неза-

висимое происхождение от различных групп наземных папоротников. Роды “*Hydropteris*” Rothwell et Stockey (мы приводим название в кавычках, поскольку оно является более поздним синонимом *Hydropteris Kondinskaja*, см. Кондинская, 1966) и *Rodeites Sahni*, обособляемые на уровне семейств и подпорядков (Chitaley, Paradkar, 1972; Rothwell, Stockey, 1994), имели амфиспорангиатные спорокарпии.

У большинства гетероспоровых папоротников наблюдается тенденция к редукции числа мегаспор до одной функционирующей на спорангий. Остальные мегаспоры тетрады либо полностью редуцируются, либо превращаются в поплавки. У *Heroleandra Krassilov et Golovneva* наблюдается образование очень большого числа (несколько сотен) равновеликих мегаспор, образующих своеобразную ассоциацию с микроспорами, которая, по-видимому, способствовала более успешному распространению этих растений.

В силу уникального строения спороносных структур *Heroleandra Krassilov et Golovn.* рассматривается как представитель отдельного порядка *Heroleandrales* и семейства *Heroleandraceae* (Красилов, Головнева, 2000). До сих пор этот порядок был монотипным. Сходство по макроскопическим признакам спороносных перышек *Adiantites prigorovskii* из альбских отложений Казахстана с таковыми *Heroleandra* послужило причиной для переизучения материала В.А. Вахрамеева, который хранится в Геологическом институте РАН (Москва), коллекция № 3302.

Авторы признательны М.А. Ахметьеву за предоставленную возможность изучить материал, хранящийся в ГИН РАН. Настоящая работа поддержана РФФИ, грантом № 98-04-1049.

МАТЕРИАЛ

Вахрамеевым было дано только макроморфологическое описание папоротника из нижнемелового местонахождения Кызыл-Шен, в котором он отметил циклоптероидную форму перышек, веерное (на рис. 22 в работе Вахрамеев, 1952 оно изображено как вееровидно-сетчатое) жилкование и углестую пленку, покрывающую спороносные перышки. Пленка была интерпретирована как индузий. Были извлечены споры плохой сохранности, строение которых в то время изучить не удалось.

В коллекции имеется около десяти отпечатков фрагментов перьев, несущих до шести пар перышек. Вегетативные перышки супротивные или субсупротивные, преимущественно овально-угловатой формы с радиально-сетчатым жилкованием, прикрепленные к рахису коротким черешком. Спороносные перышки располагаются на тех же перьях, что и вегетативные, обычно в виде одной или двух пар. Их верхняя поверхность покрыта сплошной массой спор, по-видимому, заполняющих один крупный спорангий. С нижней стороны спороносного перышка различима хорошо развитая перисто ветвящаяся средняя жилка.

Масса спор, извлеченная из спорангия *Adiantites prigorovskii*, была изучена нами с помощью сканирующего электронного микроскопа. При этом было обнаружено, что она состоит из многочисленных мегаспор, некоторые из которых находятся в нераспавшихся тетрадах с одинаково развитыми членами. Такое строение спороносных органов и тетрад характерно для порядка *Heroleandrales* и свидетельствуют о том, что папоротник из кызылшенской свиты должен быть отнесен к этой группе. Однако, сами мегаспоры отличаются характером пленчатых выростов от подобных структур *Heroleandra*. Кроме того, у казахстанского папоротника не найдено микроспор. На основании этих отличий для казахстанских находок предлагается новое родовое название *Vachramelia*.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Род *Vachramelia* *Golovneva et Krassilov, gen. nov.*

Название рода в честь В.А. Вахрамеева, автора первоописания, и *melior lat.* – лучший.

Типовой вид – *Vachramelia prigorovskii* (*Vachr.*) *comb. nov.*; Кызыл-Шен, Западный Казахстан; кызылшенская свита, альб.

Diagnosis. Sterile and fertile pinnules coaxial on a thin rachis. Sterile pinnules thin, flabellate, with digitate, repeatedly forking and anastomosing veins. Fertile pinnules thick, with pinnate venation and a raised marginal flange, bearing a solitary sporangium. Megaspores several hundreds per sporangium, in tetrahedral tetrads with equally developed members, reticu-

late, with short tubular appendages on ends of laesurae and a three-lobed appendage at proximal pole.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отнесение типового вида к роду *Adiantites* *Goepfert* было основано на морфологии стерильных перышек и их жилковании. Род *Adiantites* был установлен Г. Геппертом для стерильных листьев палеозойских папоротников или птеридоспермов (*Goepfert, 1836*). Название *Adiantites* применялось также к мезозойским папоротникам, но было заменено Н.Д. Василевской (1963) на *Adiantopteris* *Vassilevskaja*. Вид *Adiantites prigorovskii* также был отнесен к *Adiantopteris*. Однако последний род рассматривается как формальный, включающий остатки стерильных листьев папоротников с вееровидными перышками. В отличие от казахстанского папоротника, у видов *Adiantopteris* жилкование открытое, а не сетчатое. Следовательно, это название в данном случае не может быть применено даже по формальным соображениям. Кроме того, наши данные позволяют выделить на материале из Кызыл-Шена естественный род, основанный на признаках спороношения. Принадлежность спороносных и стерильных сегментов листа одному растению не вызывает сомнений, так как они найдены в органической связи.

По строению спороносных перышек новый род практически не отличается от монотипного рода *Heroleandra* (*Красилов, Головнева, 2000*). Стерильные листья в первоописании этого рода не были охарактеризованы. В дополнительных материалах были обнаружены отдельные перышки с вееровидно-сетчатым жилкованием, вероятно принадлежащие геролеандре. Они также близки по морфологии стерильным перышкам казахстанского растения. Строение спорангиев у них, как было отмечено выше, в основных чертах совпадает. Однако в спорангиях *Vachramelia* хорошо сохранились лишь массы мегаспор. Обнаружены также очень мелкие эллиптические образования, которые могут быть недоразвитыми микроспорами, но их морфология слишком неопределенна. Таким образом, в настоящее время нет достаточных оснований говорить об амфиспорной природе спорангиев *Vachramelia*. Имеются и существенные различия в строении мегаспор, у которых относительно слабо развиты апикальный и концевые выросты трехлучевого рубца, а сами лучи лишь намечены сериями крупных однорядных ячеек, тогда как у *Heroleandra* развиты двойные ряды широких трубчатых выростов.

З а м е ч а н и я. Среди дисперсных мегаспор наиболее близок к мегаспорам *Vachramelia* морфологический род *Balmeisporites* *Cookson et Dettmann*, широко распространенный в сеноманских отложениях Австралии, Северной Америки и Ев-

разии (Cookson, Dettmann, 1958; Кондинская, 1966; Фрадкина, 1967; Dettmann, 1995; Batten et al., 1996). М. Деттман предложила уточненный диагноз *Balmeisporites*, согласно которому этот род включает трилетные споры с двухслойной спородермой, состоящей из экзоспория и эписпория. Лучи трилетнего рубца составляют 2/3 радиуса экзоспория и более. Экзоспорий сферический, окружен эписпорием, который имеет трехлопастную акролламеллу, расположенную над проксимальным рубцом. Скульптура эписпория сетчатая с крупными ячейками в экваториальной области. Рассмотрены отличия от близких родов *Ariadnaesporites Potonié*, *Thecaspora Elsik* и *Ghoshispora Srivastava*, которые заключаются, главным образом, в развитии шипов и деталях сетчатой скульптуры. Отметим, что внутреннее тело мегаспор этого типа едва ли может рассматриваться как экзоспорий, поскольку оно соединено с внешним слоем лишь в области тетрадного рубца. Скорее оно может быть описано как мезоспорий, тогда как наружный скульптурированный слой – эписпорий по Деттман, периспорий по А.Ф. Фрадкиной (1967) – в действительности представляет собой экзоспорий. По ультраструктурным признакам все эти морфотипы мегаспор сходны как между собой, так и с мегаспорами *Heroleandra* (Красилов, Головнева, 2000).

Основным отличием мегаспор *Vachramelia* от *Balmeisporites* служит относительно низкий рельеф сетчатой скульптуры с однорядными ячейками вдоль лучей и на криватуре, слабое развитие апикального выроста. Не исключено, впрочем, что эти различия связаны со степенью зрелости мегаспор.

Фрадкина (1967) отмечает находки однолучевых микроспор в препаратах с *Balmeisporites* из верхнего мела бассейна р. Виллой. В последнее время найдены амфиспорионы *Balmeisporites* с однолучевыми микроспорами в щелевых выростах, которые могут свидетельствовать об их принадлежности растениям с амфиспоровыми спорангиями. Мы не исключаем возможности развития амфиспоровых спорангиев и у *Vachramelia*. Ранее нами было высказано предположение о разновременном созревании мега- и микроспор в спорангиях *Heroleandra* (Красилов, Головнева, 2000). Не исключено, что имеющийся в нашем распоряжении материал по *Vachramelia* относится к той стадии развития, на которой микроспоры еще не оформились.

Vachramelia prigorovskii (Vachr.) Golovneva et Krassilov, comb. nov.

Табл. XII, фиг. 1–6 (см. вклейку)

Adiantites prigorovskii: Вахрамеев, 1952, с. 144, табл. 2, фиг. 2–7, табл. 3, фиг. 5, 6, рис. 22.

Г о л о т и п – обр. № 3302/311, ГИН РАН; Кызыл-Шен, Зап. Казахстан; кызылшенская свита, альб (Вахрамеев, 1952, с. 144, табл. 2, фиг. 4).

О п и с а н и е (рис. 1). Перья линейные, их фрагменты достигают 70–90 мм в длину и 12–18 мм в ширину, с тонким рахисом (0.5 мм) и супротивно или субсупротивно сидящими перышками, прикрепляющимися перпендикулярно или немного косо коротким черешком (1.5–2.0 мм длины). Перышки овально-угловатой или реже округло-почковидной формы с широко закругленной или срезанной верхушкой и слабо сердцевидным, немного асимметричным основанием (табл. XII, фиг. 5). Размеры перышек до 6–8 мм в длину и 6–7 мм в ширину. Край цельный. Жилкование вееровидно-сетчатое. От точки прикрепления черешка радиально расходятся 10–12 жилок, которые дихотомизируют и анастомозируют несколько раз, образуя узкие вытянутые вдоль жилок ячейки.

Спороносные перышки располагаются на тех же перьях, что и стерильные, в количестве 1–2 пар (рис. 1, в). Листья с обоими типами перышек сохранились у экз. 295, 319 и 387 (Вахрамеев, 1952, табл. 2, фиг. 7; табл. 3, фиг. 5). Кроме того, имеется несколько фрагментов перьев только со спороносными перышками, широкоовальными, 8–10 мм длиной, 6–8 мм шириной, с широко закругленными верхушкой и основанием, сидящих на тонких черешках длиной 1–2 мм. Верхняя поверхность покрыта сплошной массой спор, заполняющих единственный спорангий. По периферии перышек проходит гладкая, без спор, краевая кайма около 1 мм шириной с ровным или городчатым краем. Поверхность перышек ровная, с мелкоямчатой от отпечатков мегаспор рельефом (табл. XII, фиг. 6; рис. 1, а).

Жилкование на верхней поверхности или неразлично вовсе или прослеживается только одна средняя жилка. Нижняя поверхность выглядит более или менее вогнутой из-за приподнятой краевой каймы. На ней хорошо различимо перистое жилкование (рис. 1, б). Боковых жилок 6–7. Они отходят от средней очередно или супротивно под углом 60–90° и, по-видимому, соединяются друг с другом у границы краевой каймы. Поверхность листа между выступающими боковыми жилками слегка вогнутая.

Спорангий занимает адаксиальную поверхность перышек, оставляя свободной краевую кайму, целиком заполнен тесно слипшимися мегаспорами, которых насчитывается несколько сотен. Различимы отдельные тетраэдрические тетрады из одинаково развитых мегаспор (табл. XII, фиг. 3). Последние в экваториальном положении округло-треугольные, диаметром 71–78 мкм с усеченно-коническими или коротко-трубчатыми угловыми выростами длиной до 13 мкм, нередко в виде округлых рубцов с толстыми приподняты-

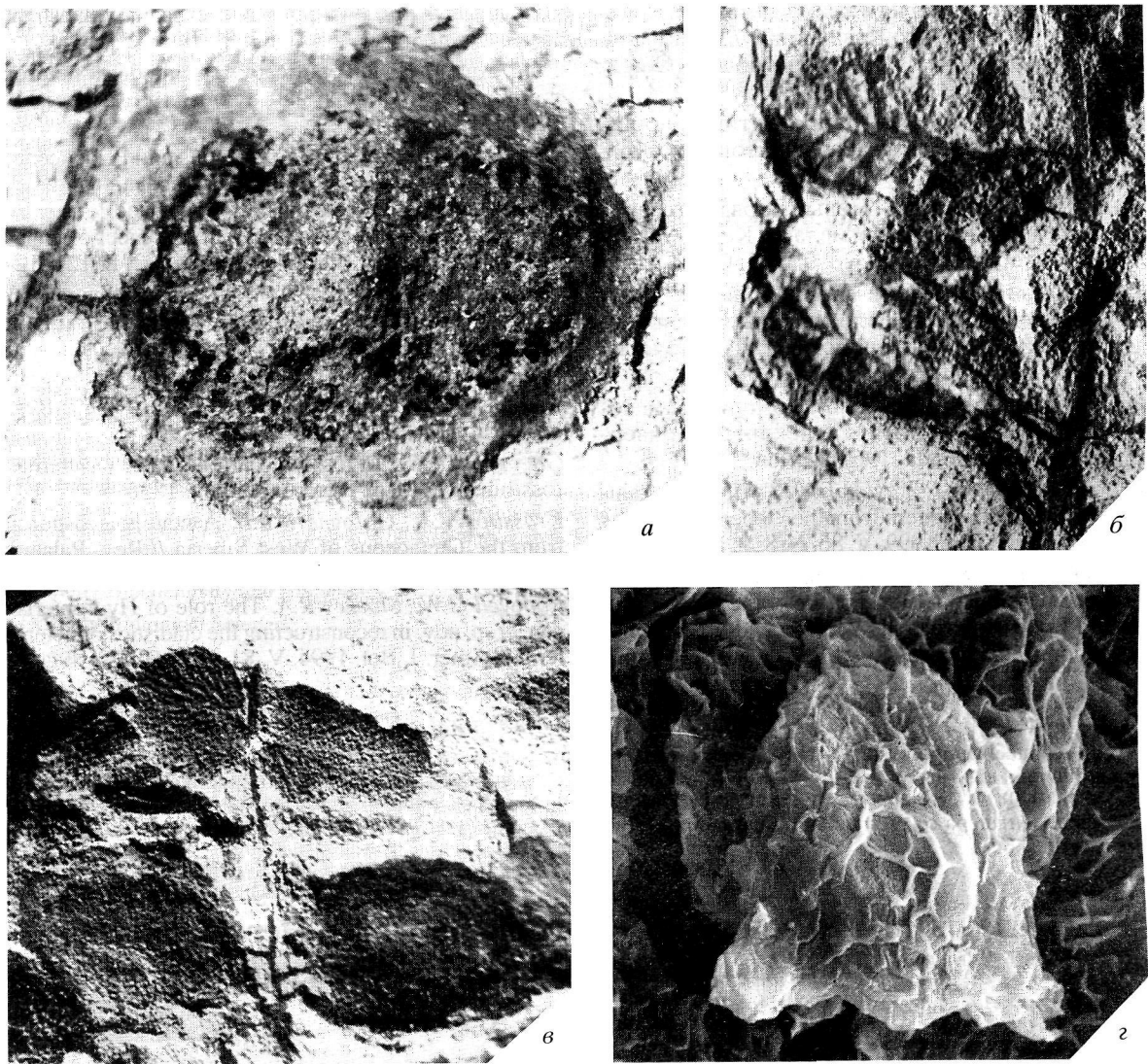


Рис. 1. *Vachramelia prigorovskii* (Vachr.) Golovneva et Krassilov, comb. nov.: а – экз. ГИН РАН № 3302/307, фрагмент пера со спороносным перышком ($\times 9$); б – экз. ГИН РАН № 3302/319, перистое жилкование спороносных перышек с нижней стороны ($\times 3.5$); в – экз. ГИН РАН № 3302/295, фрагмент пера со спороносными и стерильными перышками ($\times 3.5$); г – мегаспора, СЭМ ($\times 780$).

ми краями. В боковом положении мегаспоры округло-эллиптические с более или менее вытянутым апикальным выростом, длина которого в единичных случаях достигает 25 мкм. Чаще, однако, апикальная структура имеет вид трех крупных приподнятых ячеек до 17 мкм в диаметре (табл. XII, фиг. 2; рис. 1, г). Сетчатая скульптура состоит из неправильно-полигональных или четырехугольных ячеек, расположенных на проксимальной стороне рядами, параллельными лучам. На дистальной стороне расположение ячеек неправильно-концентрическое. Вдоль лучей и на неясно выраженной криватуре ячейки относительно крупные, около $13-16 \times 6.5-8$ мкм, однородные. Стенки ячеек неравномерно утолщены и в силу этого кажутся извилистыми, с небольшими

угловыми выступами. Очертания центрального тела различимы с дистальной стороны мегаспоры. Центральное тело сферическое диаметром около 40 мкм.

Материал. Фрагменты перьев из нижнемеловых отложений Кызыл-Шена, Западный Казахстан; ГИН РАН № 3302/295, 303–325, 329, 370, 387.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская Н.Д. Род *Adiantopteris* // Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 586 с.

Вахрамеев В.А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Региональная стратиграфия СССР, т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 342 с.

Вахрамеев В.А., Красилов В.А. Репродуктивные органы цветковых из альба Казахстана // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С. 121–128.

Красилов В.А., Головнёва Л.Б. Новый порядок гетероспоровых растений из верхнего мела р. Кемь, Западная Сибирь // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 84–92.

Кондинская Л.И. Ископаемые споры водяных папоротников в верхнемеловых и палеогеновых отложениях Западно-Сибирской низменности // Палинология Сибири. М.: Наука, 1966. С. 116–122.

Фрадкина А.Ф. Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Западной Якутии (Вилюйская синеклиза и Приверхоянский прогиб). Л.: Недра, 1967. 124 с.

Archangelsky A., Phipps C.J., Taylor T.N., Taylor E.L. Paleozoazolla, a new heterosporous fern from the Upper Cretaceous of Argentina // Amer. J. Bot. 1999. V. 86. № 8. P. 1200–1206.

Batten D.J., Dutta R.J., Knobloch E. Differentiation, affinities and palaeoenvironmental significance of the megaspores Arcellites and Bohemisporites in Wealden and other Cretaceous successions // Cretaceous Res. 1996. V. 17. P. 39–65.

Chitale S.D., Paradkar S.A. Rodeites sahani reinvestigated – I // Bot. J. Linn. Soc. 1972. V. 65. P. 109–117.

Collinson M.E. Diversification of modern heterosporous pteridophytes // Pollen and Spores. 1991. Spec. V. № 44. P. 119–150.

Collinson M.E. The Late Cretaceous and Palaeocene history of salvinian water ferns // Palaeovegetational development in Europe and regions relevant to its palaeofloristic evolution (Pan-European Palaeobotanical Conference, Vienna, 19–23 Sep. 1991). Vienna, Mus. Nat. Hist.: 1992. P. 121–127.

Cookson I.C., Dettmann M.E. Cretaceous “megaspores” and a closely associated microspore from the Australian region // Micropaleontol. 1958. V. 4. № 1. P. 39–49.

Dettmann M.E. Ultrastructure and biogeography of Balmeisporites Cookson and Dettmann, 1958 // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 89. P. 287–296.

Goeppert H.R. Die fossilen Farrenkräuter (Systema filicum fossilium) // Nova Acta Leopoldina. 1836. V. 17. P. 1–486.

Krassilov V.A., Golovneva L.B. A new heterosporous plant from the Cretaceous of West Siberia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1999. V. 105. P. 75–84.

Rothwell G.W., Stockey R.A. The role of *Hydropteris pinnata* gen. et sp. nov. in reconstructing the cladistics of heterosporous ferns // Amer. J. Bot. 1994. V. 81. № 4. P. 479–492.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–6. *Vachramelia prigorovskii* (Vachr.) Golovneva et Krassilov, comb. nov.: 1 – мегаспора, проксимальная сторона со слабо выраженным апикальным выростом, СЭМ (×760); 2 – мегаспора, проксимальная сторона с трехлопастным апикальным выростом, СЭМ (×1200); 3 – тетрада мегаспор, СЭМ (×760); 4 – мегаспоры в спорангии, СЭМ (×240); 5 – голотип ГИН РАН № 3302/311, фрагмент пера со стерильными перышками (×3.5); 6 – экз. ГИН РАН № 3302/307, фрагмент пера со спороносными перышками (×3.5).

New genus of Heterosporous Ferns of the Order *Heroleandrales* from the Lower Cretaceous of Kazakhstan

L. B. Golovneva and V. A. Krassilov

As a result of a study of spore-bearing structures, a new genus *Vachramelia* is established for a fern from the Lower Cretaceous of Kazakhstan previously described as *Adiantites prigorovskii* Vachr. (Vachrameev, 1952). The genus is assigned to the recently discovered order *Heroleandrales* that includes heterosporous plants with solitary sporangia producing numerous megaspores and with four megaspore tetrad members equally developed (Krassilov and Golovneva, 2000). The new find adds to knowledge of the morphology and extends the stratigraphic range of the order.

Сдано в набор 26.01.2001 г.

Подписано к печати 30.03.2001 г.

Формат бумаги 60 × 88¹/₈

Офсетная печать

Усл. печ. л. 14.0 + 6 вкл.

Усл. кр.-отг. 5.1 тыс.

Уч.-изд. л. 15.2

Бум. л. 7.0

Тираж 336 экз.

Зак. 2128

Свидетельство о регистрации № 0110202 от 04.02.93 г. в Министерстве печати и информации Российской Федерации

Учредители: Российская академия наук,

Отделение общей биологии РАН,

Палеонтологический институт РАН

Адрес издателя: 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Отпечатано в ППП “Типография Наука”, 121099, Москва, Шубинский пер., 6

