

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/286603558>

A new order of heterosporous plants from the Late Cretaceous of the Kem' River, Western Siberia

Article in *Paleontological Journal* · January 2000

CITATIONS

5

READS

20

2 authors, including:



[L. B. Golovneva](#)

Russian Academy of Sciences

108 PUBLICATIONS 933 CITATIONS

SEE PROFILE

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



Paleobotany [View project](#)

УДК 561.31:551.763

НОВЫЙ ПОРЯДОК ГЕТЕРОСПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА РЕКИ КЕМЬ, ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ

© 2000 г. В. А. Красилов, Л. Б. Головнева

Палеонтологический институт РАН, Москва

Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила в редакцию 07.04.98 г.

Принята к печати 25.09.98 г.

Остатки гетероспорового растения из верхнемеловых отложений Чулымо-Енисейского бассейна, Западная Сибирь характеризуются развитием одиночных спорангиев на перышках спорофилла. Спорангии амфиспоровые, продуцирующие большое количество мегаспор. Все четыре мегаспоры тетрады функциональные. В щелевых выростах мегаспор находились микроспоры. Эти признаки позволяют выделить новый порядок птеридофитов, представляющий особое направление в эволюции гетероспории.

Остатки гетероспорового растения, недавно обнаруженные в коллекции поздне меловой флоры из бассейна р. Кемь, представляют исключительный интерес в силу уникальной сохранности и своеобразия спороносных структур, позволяющего рассматривать их как представителей нового порядка птеридофитов.

Гетероспоровые птеридофиты появляются во второй половине девонского периода. Их расцвет приходится на каменноугольный период, после чего их разнообразие постепенно сокращается за счет массового вымирания древесных плауновидных в перми и производных от них плевромеевых в триасе. В позднем мезозое известно лишь четыре рода гетероспоровых плауновидных, три из них представлены водными или полуводными формами (Krassilov, 1982; Krassilov, Makulbekov, 1996). В течение мелового периода к ним присоединяются водные гетероспоровые папоротники. По макроостаткам они известны начиная с альба, причем уже древнейшие формы относятся к современным родам. Новая находка не только расширяет спектр таксономического разнообразия гетероспоровых растений, но и свидетельствует о существовании в меловом периоде своеобразных вымерших гетероспоровых форм, не имеющих близких аналогов в современной флоре, но, возможно, уходящих филогенетическими корнями в средний палеозой.

Работа поддержана РФФИ, проект № 98-04-49010.

МАТЕРИАЛ

Остатки нового гетероспорового растения обнаружены в коллекции Ботанического института РАН (БИН № 1198), собранной в 1995 г. из отло-

жений кемской свиты Чулымо-Енисейского бассейна Западной Сибири. Местонахождение расположено на правом берегу р. Кемь в 15 км выше дер. Подгорной. Кемская свита здесь представлена слабосцементированными белыми и светло-серыми каолинизированными песчаниками и глинами. Они перекрываются третичными отложениями вараковской свиты, состоящей из ожелезненных песчаников и конгломератов. Возраст кемской свиты предположительно сеноманский (Нагорский, 1939; Лебедев, 1958).

ПОРЯДОК HEROLEANDRALES KRASSILOV ET GOLOVNEVA, ORDO NOV.

Название порядка от семейства Heroleandraceae.

Diagnosis. Plants free-sporing heterosporous. Sporangia epilaminar on sporophyll segments. Megaspores numerous, several hundreds per sporangium. Four megaspores of tetrad equally developed. Microspores occurring in megasporangia, comprised in the laesural appendages of megaspores.

Состав. Монотипный порядок.

Замечания. Отличается от гетероспоровых археоптеридиевых, баринофитовых и плауновидных морфологией спорофиллов с перистым жилкованием спороносных перышек, от известных порядков гетероспоровых папоротников - одиночными спорангиями, большим числом мегаспор в спорангии и одинаковым их развитием в тетраде (у всех известных представителей порядков *Salviniales* и *Marsileales* мегаспорангии содержат по одной функционирующей мегаспоре), а также амфиспоровыми спорангиями, продуцирующими морфологически различные мегаспоры и микроспоры.

Таким образом, новая группа представляется морфологически достаточно обособленной для выделения таксона, соответствующего по рангу Varinophytales с амфиспоровыми спорангиями и порядкам Salviniiales и Marsileales гетероспоровых папоротников.

СЕМЕЙСТВО HEROLEANDRACEAE KRASSILOV
ET GOLOVNEVA, FAM. NOV.

Название семейства - от типового рода.

Типовой род - *Heroleandra* gen. nov.; верхний мел Чулымо-Енисейского бассейна, Западная Сибирь.

Диагноз. Как для порядка.

Состав. Монотипное семейство.

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

Название рода - от имен легендарных влюбленных Геро и Леандра, погибших в водах Геллеспонта.

Типовой вид - *Heroleandra profusa* Krassilov et Golovneva, sp. nov.; р. Кемь, Чулымо-Енисейский бассейн, Западная Сибирь; верхний мел, кемская свита.

Diagnosis. Sporophyll pinnate with a pair or a few pairs of lateral pinnules. Sporangia solitary, adaxial on sporophyll pinnules, producing a large number of trilete megasporae, all unreduced in the tetrad, with leaf-sural appendages bearing monoletic microspores.

Видовой состав. Типовой вид.

Heroleandra profusa Krassilov et Golovneva, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1-6 (см. вклейку)

Название вида *profusa* лат. - истекающая.

Голотип - БИН, № 1198-8-1; р. Кемь, Чулымо-Енисейский бассейн, Западная Сибирь; верхний мел, кемская свита (табл. XII, фиг. 1-6; рис. 1, г).

Диагноз. Как для рода.

Описание (рис. 1, 2). Сохранилось несколько перистых спороносных органов, представленных фрагментами стержней, несущих очередно или супротивно прикрепляющиеся короткочерешковые перышки. Стержни, наибольшая сохранившаяся длина которых 20 мм, ширина 0.6-0.8 мм, прямые, продольножелобчатые, со струйчатой поверхностью, слегка расширяющиеся в месте прикрепления перышек. Перышки эллиптические, длиной 8-15 мм, шириной 6-9 мм (средние размеры 11x7 мм), прикрепляются с помощью короткого низбегающего черешка длиной до 2 мм, направлены косо вверх под углом около 45°. Пластинка перышек, судя по характеру отпечатков, толстая, кожистая, плоская или сложенная вдоль средней жилки, с приподнятой краевой каймой, симметрично суженная к осно-

ванию и закругленной верхушке. Жилкование перистое. Средняя жилка доходит до верхушки листовой пластинки и ответвляет до семи пар боковых жилок, которые отходят супротивно, реже очередно, под острым углом и достигают внутренней границы краевой каймы, где завершаются небольшим утолщением (возможно, железкой). Боковые жилки наиболее толстые и отчетливые в средней части пластинки, тогда как в основании и вблизи верхушки они едва различимы. Отдельные боковые жилки вильчато ветвятся. На отпечатках, передающих тонкую скульптуру листовой поверхности, различимы неправильной формы ячейки, образованные жилками второго порядка, отходящими как от боковых жилок, так и от средней жилки между ними (рис. 1, д). В одном случае заметна продольная морщинистость пластинки, вероятно, связанная с высыханием листа.

Листовая пластинка сохранилась в виде железистой инкрустации, окрашенной в желто-коричневые тона с отпечатками мегаспор, которые при небольшом увеличении выглядят как точечные углубления. На пластинках всегда сохраняется некоторое количество спор, а в случае хорошо сохранившихся спорофиллов вся пластинка, за исключением приподнятой краевой каймы, покрыта сплошной массой спор, заполняющей один спорангий (рис. 1, г).

Изучение спорангиев с помощью СЭМ показало, что число мегаспор в них достигало нескольких сотен. Они собраны в тетрады, часть из которых хорошо сохранилась. Однако наряду с ними имеется большое число распавшихся или полураспавшихся тетрад. Высыпавшиеся споры в основном одиночные и лишь изредка сохраняют тетрадную конфигурацию. Никаких следов стерильной разделительной ткани или иных перегородок в спорангиях не обнаружено, хотя тетрады имеют тенденцию располагаться рядами, ориентированными вдоль жилок, причем между рядами иногда наблюдаются узкие щелевидные пустоты.

Мегаспоры тетраэдральные, пролатно-сферические, проксимально вздутые, дистально широко закругленные или вогнутые, со слабовыпуклыми контактными гранями (табл. XII, фиг. 2; рис. 2, а-в). Экваториальный контур округло-треугольный с угловыми выростами тетрадного рубца. В боковом положении мегаспоры треугольные, с сильно вытянутым полярным окончанием и лучами рубца, простирающимися до 3/4 длины. Тетрадный рубец с крупными пленчатыми трубковидно свернутыми выростами, на проксимальном полюсе почти равными по длине полярной оси тела споры, а вдоль лучей более короткими, около 1/4-1/3 экваториального диаметра. Полярные выросты образуют массивную коническую структуру (гулу), на верхушке заметно утолщенную, у зрелых мегаспор раскрывающуюся тремя лопа-

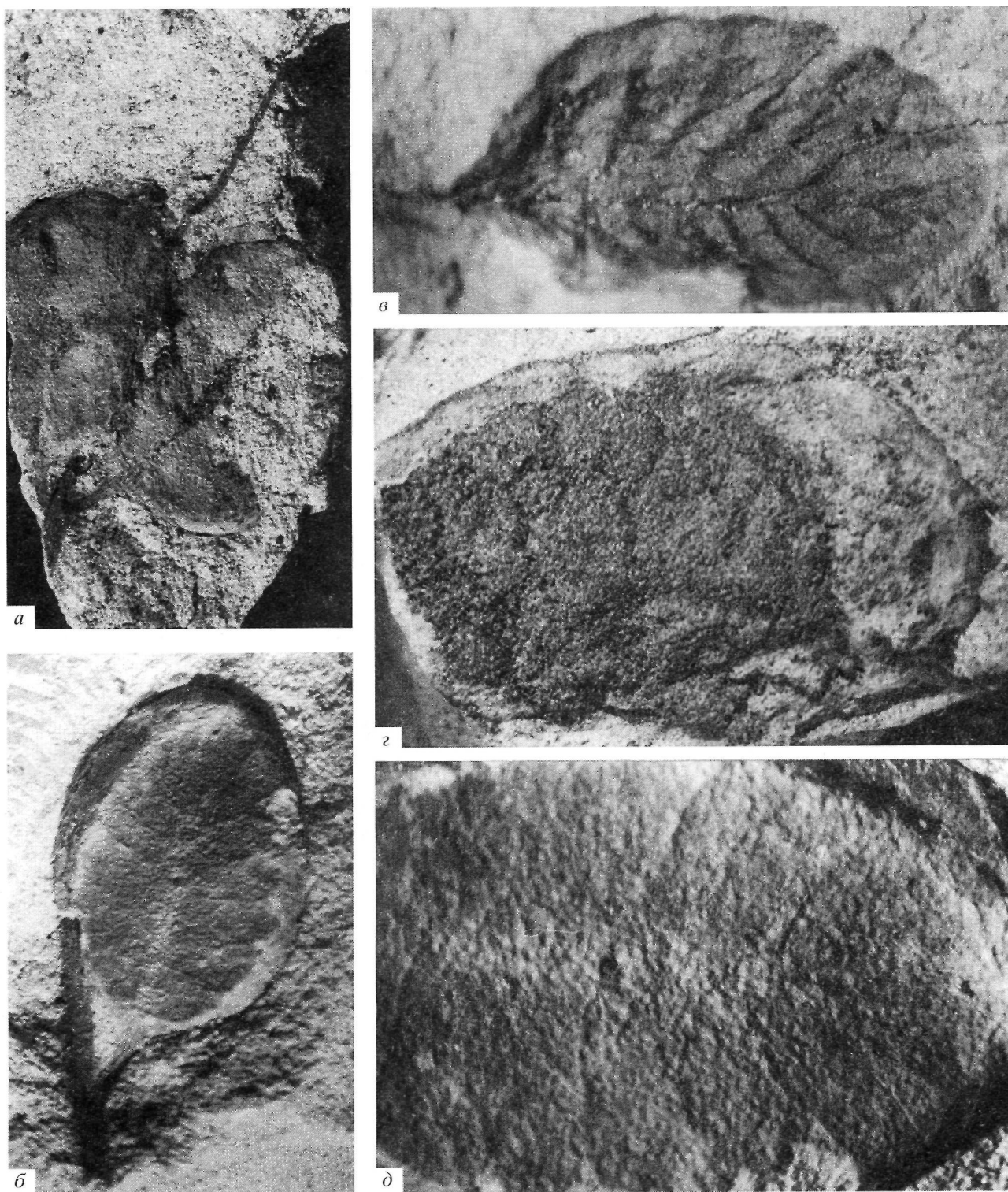


Рис. 1. *Heroleandra profusa* sp. nov.: *a* - БИН № 1198-8-2, спорофилл с одной парой супротивных спороносных перышек (x4, 5), *б* - БИН № 1198-8-3, короткочерешковое перышко спорофилла, прикрепленное к оси (x9), *в* - БИН № 1198-8-4, перышко спорофилла с широкой краевой каймой и складками вдоль боковых жилок (x12), *г* - БИН № 1198-8-1, голотип, спорангии на верхней поверхности спороносного перышка (x20), *д* - БИН № 1198-8-3, деталь жилкования спороносного перышка, видны ячейки жилок высшего порядка (x15).

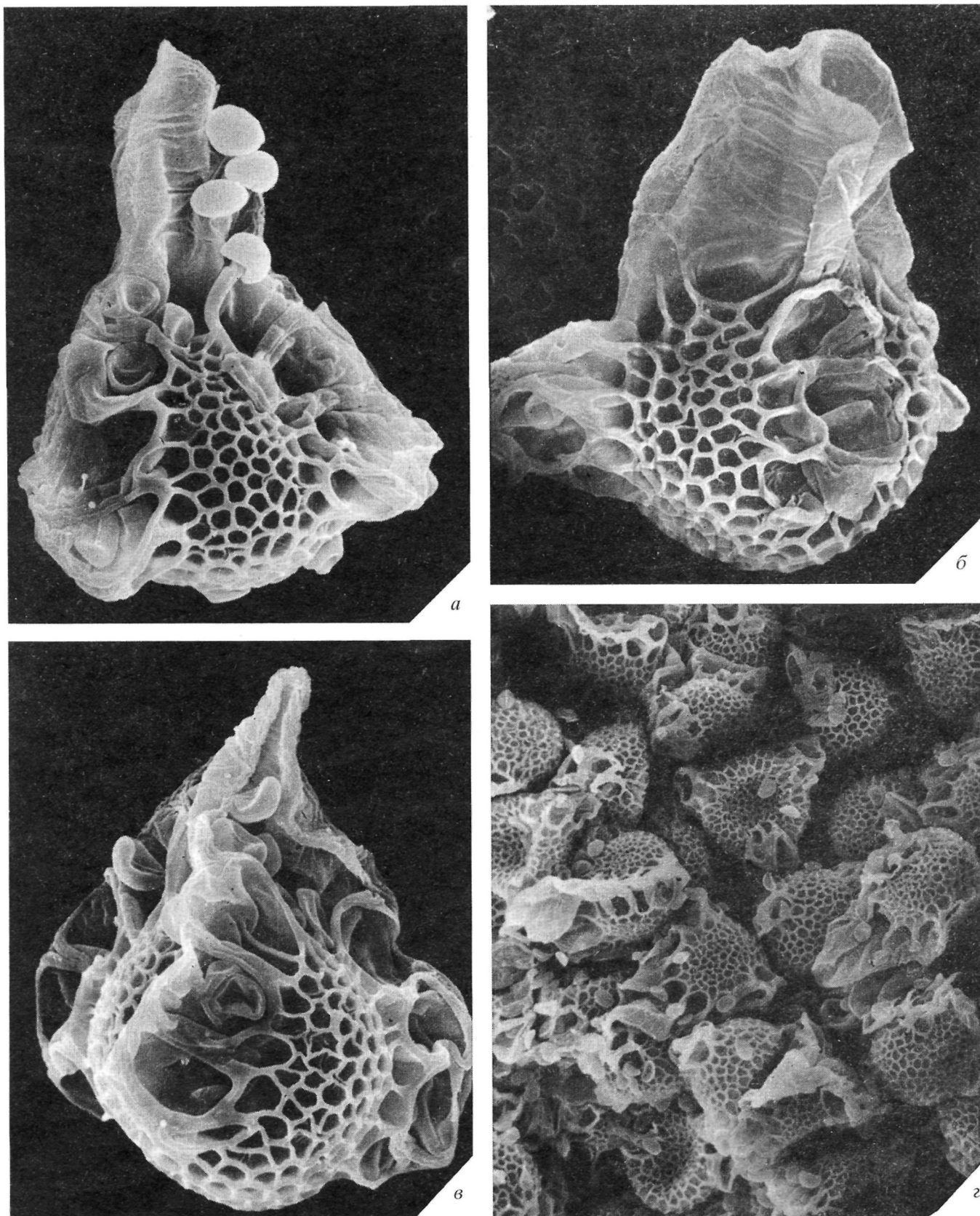


Рис. 2. *Heroleandra profusa* sp. nov., БИН № 1198-8-1, голотип: а-в - изменчивость щелевых выростов мегаспор, в ряде случаев содержащих микроспоры, СЭМ (x700), г - мегаспоры внутри спорангия, СЭМ (x150).

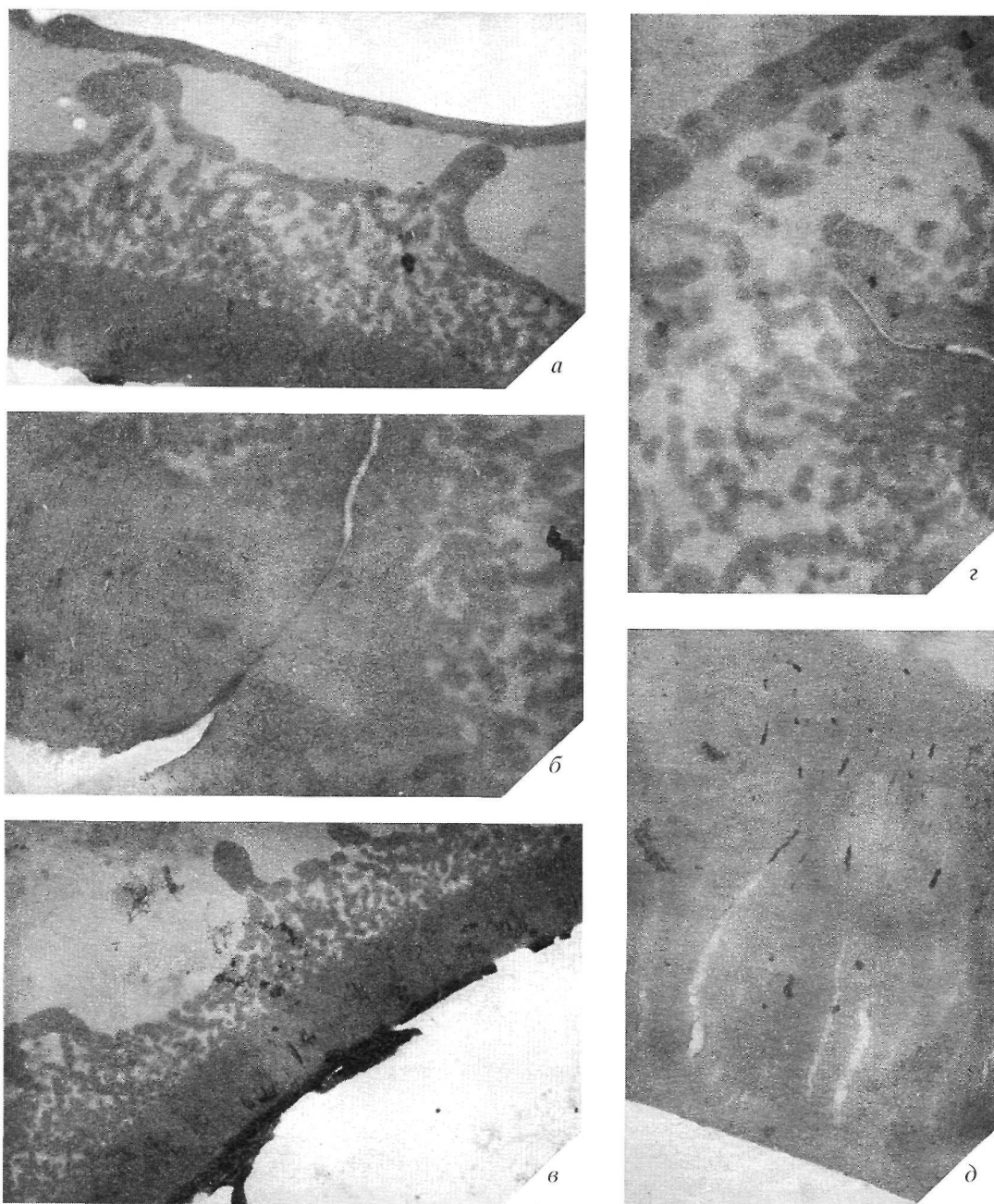


Рис. 3. *Heroleandra profusa* Krassilov et Golovneva, sp. nov. БИН № 1198-8-1, ультратонкие срезы спородермы: а, в - различимы три основных слоя: наружный гомогенный, средний губчатый и внутренний волокнистый, ТЭМ (X8000 и 6000); б, д - строение волокнистого слоя: различима узкая гомогенная зона в его основании и зона менее четко выраженных волокон в верхней части, ТЭМ (x 15 000 и 40000); с - строение гомогенного наружного слоя, пронизанного тонкими поровыми каналами, и находящегося под ним губчатого слоя, ТЭМ (x15000). Срезы предоставлены С.А. Афониним.

тями. Выросты вдоль каждого из лучей образуют двойной ряд "карманов" - полых, короткоцилиндрических выступов, открывающихся неправильной формы округло-шестиугольным или угловато-эллиптическим отверстием. В каждом ряду 3-4 таких кармана.

Длина полярной оси тела споры без выростов тетрадного рубца около 70 мкм, экваториальный

диаметр 75-80 мкм, высота полярной конусовидной структуры 40-65 мкм, лучевых "карманов" 25-30 мкм, диаметр входного отверстия 20-35 мкм.

Тело мегаспоры на дистальной стороне и контактных гранях равномерно покрыто сетчатой скульптурой с неправильно-многоугольными ячейками, в средней части грани 5-6 мкм в поперечнике, увеличивающимся в направлении лучей тет-

радного рубца, причем периферические ячейки, граничащие с щелевыми выростами, заметно растянуты. Перегородки ячеек ровные, с небольшими угловыми выступами. Пленчатые щелевые выросты, образующие проксимальный конус и лучевые "карманы", легко сминающиеся, морщинистые, мелкодырчатые с микроскопическими порами. В тетраде мегаспоры расположены таким образом, что их проксимальные выросты заворачиваются на дистальную сторону смежной мегаспоры.

Микроспоры заполняют полости конусовидного выроста и лучевых "карманов" (табл. XII, фиг. 4, 5). Их часто можно видеть выступающими из выходного отверстия лучевого "кармана" (табл. XII, фиг. 6) или прилипшими к лопалям раскрывшейся конусовидной структуры. Расположение скоплений микроспор в ряде случаев позволяет предположить сохранившуюся тетрадную конфигурацию. Отдельные микроспоры эллипсоидные, нередко бобовидные, проксимально слегка вогнутые, с плавно закругленными окончаниями, с однолучевой щелью, не достигающей экватора (табл. XII, фиг. 3). При сплющивании экзина сминается в складки и нередко распадается на две половинки по экватору. Средние размеры микроспор около 15-21 x 13-16 мкм. Щель слабо, в отдельных случаях сильно изогнутая, на концах или на одном конце слегка расщепленная или перекрытая вздутием экзины, иногда раскрытая. Поверхность микроспоры морщинистая, скульптура микросетчатая с неправильной формы ячейками. Складки экзины нередко имитируют трехлучевую щель, однако среди просмотренных нами сотен микроспор экземпляров с отчетливо выраженной трехлучевой щелью не обнаружено.

Вместе со спорносными органами найдены отпечатки перышек с перистым дихотомическим анастомозирующим жилкованием, возможно, принадлежащих тому же растению.

Замечания. Спорносные перышки по форме и характеру жилкования сопоставимы с плавающими листьями современных водных папоротников, а также с перышками вымершего мелового рода *Weichselia*. У тех и других, однако, спорносные в виде сорусов, которые у водных папоротников развиваются на погруженных лопастях листьев или внутри спорокарпиев на черешке листа. Спорокарпии марсилеевых, вероятно, листового происхождения. По форме и расположению они напоминают спорносные перышки нового рода, но последние не преобразованы в сомкнутые структуры и несут единственный спорангий вместо расположенных рядами мега- и микроспорангиев, как у марсилеевых. У салвиниевых амфиспорангиатные сорусы относительно редки, чаще развиваются несколько (в случае предельной ре-

дукции только одна пара) микро- и макросорусов с большим числом спорангиев на длинных ножках. Ни в одном случае не наблюдалось развития мега- и микроспор в одном спорангии.

Гулатные мегаспоры до сих пор были известны главным образом у палеозойских лепидодендроновых, в мегаспорангиях которых нередко развивалась лишь одна тетрада с одной функциональной и тремя абортированными мегаспорами. Очень крупные мегаспоры лепидодендроновых с клювовидным апикальным выростом - гулой, относят к роду *Lagenicula*. Известны как гладкие, так и скульптурированные крупными выростами мегаспоры этого типа. Гула в данном случае, по видимому, служила для закоревания и никак не была связана с микроспорами (Zerndt, 1934).

Более близкое сходство удается обнаружить между мегаспорами нового рода и дисперсными мегаспорами, для которых в настоящее время принята формальная классификация. Так, детального сравнения заслуживают дисперсные мегаспоры формального рода *Arcellites*. Этот род был установлен Е. Майнером для дисперсных мегаспор из меловых отложений Гренландии (Miner, 1935). Н. Хьюз (Hughes, 1955) отметил их сходство с палеозойскими мегаспорными *Lagenicula*, принадлежащими плауновидным, а также с загадочным девонским родом *Kryshfovichia*, известным по работе П.А.Никитина (1934).

Своеобразие этих мегаспор заключается в наличии у них проксимального выроста, состоящего из 3-6 лопастей, которые составляли сомкнутую структуру с центральным каналом или полостью, а у рассеянных мегаспор нередко расходились. По данным Хьюза, эта апикальная структура была образована внешним слоем трехслойной стенки мегаспоры и располагалась непосредственно над трехлучевым рубцом, который вдавался в ее центральную полость и был различим лишь на срезах. Назначение проксимальной структуры он не рассматривает, указывая лишь на ее сходство с "androcamerой" девонской *Kryshfovichia*. Он поддерживается также от предположений о филогенетических связях между этими родами, столь удаленными друг от друга во времени, отмечая лишь возможность отнесения мелового рода к плауновидным или какой-то еще неизвестной группе водных гетероспоровых растений. В работе Хьюза не содержится упоминаний о микроспорах.

В 60-е годы рассеянные мегаспоры того же типа были обнаружены в 33 ниже- и верхнемеловых местонахождениях Европы, Северной Америки и Австралии (Ellis, Tschudy, 1964). Все находки происходят из пресноводных или солоноватоводных отложений. В отношении морфологии *Arcellites* Эллис и Чуди подтверждают наблюдения Хьюза о развитии трехлучевого рубца под проксимальным выростом, а также образование лопас-

тей ("листочков", или акроламелл) выроста из внешнего слоя экзины, тогда как внутренний слой непрерывен в основании выроста. В отношении систематического положения *Arcellites* эти авторы склоняются в пользу водных папоротников, близких марсилеевым. В подтверждение этого они отмечают находки микроспор *Perotrilites* между лопастями проксимального выроста, который у плавающих мегаспор, по их мнению, был обращен книзу и раскрывался, выделяя слизь для улавливания микроспор.

Ли Вень-бенем и Д. Баттенем (Li, Batten, 1986) выделены четыре группы видов *Arcellites*: некульптированные, ругулятные, скульптированные отдельными выростами и ретикулятные с выростами на стыке ячеек. Последние две группы содержат большую часть известных видов. Наиболее интересные данные получены в отношении микроспор *Srybelosporites*, постоянно сопутствующих мегаспорам *Arcellites* из мела северного Китая и зачастую прикрепленных к ним. Принадлежность тех и других одному растению подтверждается сходством ультраструктурных признаков экзины.

Хотя *Arcellites* существенно отличается от мегаспор нового рода короткими лучами тетрадного рубца, выросты которого образуют лишь апикальный конус, можно предположить, что в данном случае мы также имеем амфиспоровые образования. Они, таким образом, продуцировались не одним только родом, а группой растений, достигших в течение мелового периода значительного разнообразия.

Д. Баттен и соавторы (Batten et al., 1996) полагают, что мегаспоры *Arcellites* продуцировались представителями вымершего семейства порядка марсилеевых. К аналогичному выводу ранее пришли С. Читалей и С. Парадкар (Chitale, Paradkar, 1973) в отношении палеоценового рода *Rhodeites*.

У близкого рода по мегаспорам *Balmeisporites* из меловых отложений южного полушария (Baldoni, Batten, 1991; Dettmann, 1995) пленчатые выросты тетрадного рубца глубоко инвагинированы и напоминают щелевые "карманы" сибирской формы. Эти образования у *Balmeisporites* не связаны с микроспорами.

У *Rhodeites* из нижнепалеоценовых межтрапповых слоев Индии перышковидные спорокарпы содержат амфиспорангиатные сорусы. Мегаспорангии немногочисленные, сохранились как тонкие пленки, облегающие единственную функционирующую мегаспору. Микроспорангии гораздо более многочисленные, различимы как дискретные массы микроспор в тех случаях, когда их стенки не сохранились (Chitale, Paradkar, 1972, 1973). Как мегаспоры, так и микроспоры трилетные, причем первые имеют апикальный щелевой вырост и напоминают *Arcellites*. Этот водный па-

поротник ранее сближали с современным бразильским родом *Regnellidium*, однако отличия от последнего достаточно велики для отнесения не только к особому роду, но и к вымершему семейству. В то же время по строению спороносных органов *Rhodeites* ближе к порядку марсилеевых, чем новый меловой род. По относительному развитию мегаспор и микроспор индийская форма ближе к основному направлению эволюции гетероспоровых растений.

Материал. Голотип и котиры БИН № 1198-8-2-1198-8-5, препараты 1198а-1198в, из того же местонахождения, что и голотип.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

Строение спороносных органов необычно тем, что очень крупный спорангий занимал всю адаксиальную поверхность перышка и был, по видимому, защищен лишь с боков приподнятыми краями последнего. Наибольшую трудность для морфологической интерпретации представляет сочетание спор двух размерных категорий, причем микроспоры развивались в полостях, образованных щелевыми выростами мегаспоры и выпали при их раскрывании. Развитие мегаспор и микроспор в одном спорангии у современных растений неизвестно и чрезвычайно редко встречается в ископаемом состоянии. В сущности, гетероспоровые спорангии характерны лишь для баринофитовых, небольшой группы примитивных гетероспоровых растений, описанной из девонских и нижнекаменноугольных отложений. Наиболее полно изученный среди них род *Varinophyton* имел крупные спорангии, расположенные двумя рядами на боковых ответвлениях фертильных побегов. В спорангиях небольшое число (до 30) крупных некульптированных мегаспор диаметром до 900 мкм, погруженных в массу (несколько тысяч) микроспор, те и другие трилетные.

Баринофитовых выделяют в особый порядок или даже класс *Varinophytopsida* (Meyen, 1987). При этом С.В. Мейен считал их производными от девонских зостерофиллов как группу, родственную плауновидным. Однако Д. Брауэр (Brauer, 1980), описавший структурно сохранившиеся остатки *Varinophyton* из девона Северной Америки, обнаружил у них трахеиды с окаймленными порами, как у прогимноспермов. Среди последних порядок археоптеридиевых представлен как изоспоровыми, так и гетероспоровыми формами. В отдельных случаях наблюдалось развитие мегаспор в одном спорангии, как у рода *Chaleugia* и единичных *Archaeopteris* (Медяник, 1982).

Эти данные дают основание полагать, что в обширной группе растений с анатомическими признаками прогимноспермов различными путями проходило становление гетероспоровости: у

части из них сохранилась изоспория, у других произошла дифференциация микро- и мегаспорангиев, которые первоначально морфологически не отличались друг от друга, и, наконец, в одной обособленной линии возникли амфиспоровые спорангии.

Наши материалы не оставляют сомнений в том, что мегаспоры и микроспоры развивались в одном спорангии. При этом число мегаспор очень велико - в сотни раз превышает таковое у баринофитовых, не говоря уже о гетероспоровых папоротниках, где наблюдается тенденция к их сокращению до одной функционирующей мегаспоры на спорангий. В последнем случае три другие мегаспоры тетрады полностью абортированы или превращены в поплавки. Функционирующая мегаспора целиком заполняет спорангий и рассеивается вместе с облегающей ее стенкой последнего. В нашем случае подобный вариант редукции исключен, поскольку сохранились тетрады с четырьмя одинаково развитыми мегаспорами. Можно предположить, что не менее половины материнских клеток спор дифференцировались как мегаспороциты и давали начало тетрадам мегаспор, тогда как оставшиеся спорогенные клетки, деление которых, возможно, происходило позднее, продуцировали билатеральные микроспоры.

Остается объяснить кажущуюся на первый взгляд неправдоподобной, но подтвержденную нашими наблюдениями на хорошо сохранившемся материале ассоциацию мегаспор и микроспор в единой структуре. Если не считать девонскую *Kryshstofovichia*, которая нуждается в более детальном изучении, подобные структуры до сих пор не были известны. Мы предлагаем для их обозначения новый термин амфиспорион. Основу описанных выше амфиспорионов составляет мегаспора с крупными щелевыми выростами, образующими полый апикальный конус и боковые "карманы" вдоль лучей тетрадного рубца. По нашим данным, микроспоры развивались в полостях структур, образованных щелевыми выростами, и высыпались при их раскрытии. На нашем материале невозможно проследить, каким образом происходило развитие микроспор, но наиболее правдоподобное предположение заключается в том, что в процессе роста мегаспоры щелевые выросты проникали в массу еще не дифференцированных микроспороцитов, захватывая их, причем мейотическое деление происходило уже внутри щелевых структур. В функциональном плане образование амфиспориона гарантировало совместное прорастание женского и мужских гаметофитов.

Таким образом, сейчас уже можно говорить о значительном разнообразии путей формирования и эволюции гетероспории. Наряду со свойственной большинству гетероспоровых растений,

включая плауновидных и водных папоротников, дифференциацией спорангиев, продуцирующих микро- и мегаспоры с последующей редукцией числа последних, существовало совершенно иное направление - дифференциация мега- и микроспороцитов в пределах одного спорангия.

Учитывая большой возрастной разрыв между девонскими и меловыми представителями этого последнего направления, можно предположить, что в эволюционной истории оно возникало по меньшей мере дважды. При этом в девонской линии баринофитовых происходила редукция числа мегаспор, сопровождавшаяся увеличением их размеров. Возникновение у них амфиспорионов (*Kryshstofovichia*) еще нуждается в подтверждении. В меловой линии не происходило редукции числа мегаспор и обычно сопутствующего ей недоразвития компонентов тетрады, но зато сформировались амфиспорионы со сложным строением щелевых выростов мегаспоры, содержащих микроспоры.

Если подтвердится принадлежность дисперсных мегаспор типа *Valmeisporites* и *Arcellites* новому порядку, то возрастной диапазон последнего - от берриаса до сенона. Его широкое распространение было приурочено к ранней эволюционной фазе эвтрофирования пресноводных водоемов (основной причиной которого можно считать появление плавающих макрофитов, возможно, проникавших из опресненных лагун) и предшествовало адаптивной радиации водных птеридофитов в середине мелового периода, а вымирание, возможно, было связано с распространением водных папоротников и покрытосеменных. Отметим в то же время, что ареал *Arcellites* указывает на относительную термофильность этой группы, в угасании которой известную роль мог сыграть и климатический фактор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лебедев И. В.* Меловые отложения Чулым-Енисейской впадины // Изв. Томского политех, ин-та. 1958. Т. 90. С. 3-11.
- Медяник СИ.* Спороношение *Archaeopteris* из нижнефранских отложений Южного Тимана // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 121-127.
- Нагорский М.П.* Материалы по геологии и полезным ископаемым приенисейской части Западно-Сибирской низменности // Матер. по геол. Красноярского края. 1939. № 6.
- Никитин П.А.* Ископаемые растения петинского горизонта девона Воронежской области. I. *Kryshstofovichia Africana* nov. gen. et sp. // Изв. АН СССР. VII сер. отд. мат. и ест. наук. 1934. № 7. С. 1079-1092.
- Baldoni A. M., Batten D. J.* Megaspores from the Lower Cretaceous Kachaike Formation, Santa Cruz Province, Argentina // N. Jb. Geol. Palaontol. Abh. 1991. V. 182. № 3. P. 377-393.

- 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.
- Brauer D.F.* *Barinophyton citrulliforme* (*Barinophytales incertae sedis, Barinophytaceae*) from the Upper Devonian of Pennsylvania // *Amer. J. Bot.* 1980. V. 67. P. 1186-1206.
- Chitale S.D., Paradkar S.A.* *Rodeites sahnii* reinvestigated - I // *Bot. J. Linn. Soc.* 1972. V. 65. P. 109-117.
- Chitale S.D., Paradkar S.A.* *Rodeites sahnii* reinvestigated - II // *Palaeobotanist.* 1973. V. 20. P. 293-296.
- Dettmann M.E.* Ultrastructure and biogeography of *Balmeisporites Cookson* and *Dettmann*, 1958 // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1995. V. 89. P. 287-296.
- Ellis C. H., Tschudy R.H.* The Cretaceous megaspore genus *Arcellites* *Miner*//*Micropaleontol.* 1964. V. 10. № 1. P. 73-79.
- Hughes N.F.* Wealden Plant Microfossils//*Geol. Mag.* 1955. V. 92. № 3. P. 201-217.
- Krassilov V.A.* Early Cretaceous flora of Mongolia // *Palaeontogr. B.* 1982. V. 181. P. 1-43.
- Krassilov V.A., Makulbekov N.M.* Isoetalean megasporophylls with megaspores from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1996. V. 94. P. 231-238.
- Li Wen-ben, Batten D.J.* The Early Cretaceous megaspore *Arcellites* and closely associated *Crybelosporites* microspores from northeast Inner Mongolia, P.R. China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1986. V. 46. P. 189-208.
- Meyen S.V.* *Fundamentals of Palaeobotany.* L.; N. Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.
- Miner E.L.* Paleobotanical examinations of Cretaceous and Tertiary coals // *Amer. Midland Nat.* 1935. V. 16. № 4. P. 585-625.
- Zerndt J.* Les Megaspores du Bassin Houiller Polonais, Partie // *Trav. geol., Krakow.* 1934. V. 1. P. 1-55.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1-6. *Heroleandra profusa* sp. nov. голотип БИН № 1198-8-1, строение мегаспор и микроспор, СЭМ: 1 - тетрада мегаспор (x400); 2 - мегаспора, вид сбоку (x700); 3 - микроспора, проксимальная сторона (x3200); 4, 5 - скопления микроспор в шелевых карманах мегаспоры: 4 (x100), 5 (x1800); 6 - две микроспоры в устье шелевого кармана (x1800).

A New Order of Heterosporous Plants from the Late Cretaceous of the Kem' River, Western Siberia

V. A. Krassilov and L. B. Golovneva

Remains of a heterosporous plant from the Late Cretaceous of the Tchulymo-Yenisey Basin, Western Siberia, are peculiar in having solitary sporangia on the laminar sporophyll pinnules. The sporangia produce a large number of megaspores in the symmetrically developed tetrads. Microspores are enveloped in the laesural outgrowths of the megaspores. These characters substantiate a new order of pteridophytes representing a special direction in the evolution of heterospority.

