

НАХОДКИ НЕМАТОФИТОВ НА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЕ

А.П. Любарова¹, С.М. Снигиревский^{1, 2}, Т.В. Алексеева³, А.О. Алексеев³

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург; lyubarova.anna@gmail.com

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

³Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино

ИСТОРИЯ ВОПРОСА

НЕМАТОФИТЫ

Загадочная группа, сочетающая признаки высших, низших растений и грибов. Неясен ранг этих организмов и правомочность отнесения их к той или иной таксономической группе высокого ранга. Вопрос о природе нематофитов сложен, так как они не «вписываются» в современную логику построения органического мира. Существовали с позднего силура по поздний девон (420–370 млн лет назад) и представляли одни из крупнейших наземных организмов своего времени, достигая 8,8 м в длину и 1,37 м в диаметре.

ПЕРВОЕ ОПИСАНИЕ

Впервые остатки, ныне называемые «прототакситами/нематофитами» были описаны Джоном Уильямом Доусоном в 1859 году под названием *Prototaxites logani* из провинции Gaspé (D,ems) в Канаде. Первоначально Доусон считал открытый им организм фрагментом древесины, назвав его *Prototaxites*, как предка современного рода *Taxus*.

Позднее, под влиянием коллег, он пересмотрел свою точку зрения и предположил водорослевую природу находки, переименовав род в *Nematophyton logani* (1888). Несмотря на противоречивое отношение к правилам ботанической номенклатуры того времени, исследования Доусона внесли существенный вклад в понимание этих проблематичных организмов.

ЗАГАДКА PROTOTAXITES

В свете недавних исследований *Prototaxites* мог представлять собой полностью вымершую линию эволюции многоклеточных наземных эукариот, отличную от всех известных групп организмов (Loron et al., 2025).

ГРИБ?

Самая популярная реконструкция *Prototaxites* представляет его как гигантские плодовые тела грибов, достигающие высоты до 8 метров. Эта гипотеза основана на исследованиях Фрэнсиса Хьюбера (2001), который обнаружил в образцах структуры, напоминающие базидии — органы полового спороношения, характерные для базидиомицетов. Хьюбер также выделил три типа гиф, что подтверждает грибную природу организма.

В 2007 году Кевин Бойс дополнил эту гипотезу геохимическими данными: широкий изотопный диапазон углерода (C¹² и C¹³) указывает на гетеротрофный характер питания, что исключает фотосинтез. Однако размеры *Prototaxites* и необходимость обширной сети мицелия для питания вызывают сомнения у критиков.



Hueber, 2001

ЛИШАЙНИК?

Французский миколог Марк-Андре Селосс (2002) предложил альтернативную теорию, указывая на слабые доказательства грибной природы.

Он отметил отсутствие спор вблизи образцов и несоответствие размеров доступной биомассы раннедевонского периода потребностям гриба.

Селосс предположил, что *Prototaxites* мог быть лишайником — симбиотическим организмом, состоящим из гриба (микобионта) и водоросли/цианобактерии (фитобионта).

В 2014 году Грег Реталлак развил эту идею, предположив принадлежность к группе Glomeromycota. Лишайниковая гипотеза объясняет взаимодействие компонентов для защиты и питания, но остаётся недостаточно подтверждённой.

Retallack, 2014

ВОДОРОСЛЬ?

На заре изучения *Prototaxites* английский учёный Уильям Карратерс (1872) считал его водорослью, дав название *Nematophycus* ("нитчатое растение"). Немецкий палеоботаник Х.-Й. Швайцер (2000) описал находку ветвистого стебля, интерпретируя его как часть ризоидной системы водоросли, похожей на *Laminaria*.

Однако анализ анатомического строения хаотичное распределение гиф, что отличается от упорядоченной структуры водорослей. Отсутствие прикреплённых листообразных структур также опровергает эту гипотезу. Современные исследования исключают водорослевую природу *Prototaxites*.

Schweitzer, 2000

НЕМАТОФИТЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Находки нематофитов в России часто упоминались в литературе, однако их изображение и описание практически не приводилось.

Получилась удивительная картина: в ряде монографий и статей по региональной геологии России упоминаются остатки «*Prototaxites*» или «*Nematophyton*», определения базируются на визуальной характеристике макроостатков без микроскопических исследований. При этом, изображения их также не приводились.

Приводим два характерных примера из наших исследований местонахождений на северо-западе России:

Андомская гора (Онежское озеро).

Девонские отложения Андомской горы известны как местонахождение ископаемых позвоночных и древесин рода *Callixylon*. В монографии Л.С. Петрова (1956) упоминаются «остатки рыб и (редко) растений *Nematophyton* sp.». Однако современные исследования не подтвердили наличие нематофитов в этих разрезах. Ошибочная идентификация связана со схожестью древесин археоптерисовых (*Callixylon*) с остатками нематофитов, характерных для среднего девона Главного Девонского поля (Snigirevskaya, Snigirevsky, 2001).

Главное Девонское Поле (ГДП).

На территории ГДП, включая Лужский район Ленинградской области, многократно упоминаются остатки нематофитов (*Prototaxites*, *Nematophyton*) (Теккер, 1940). Однако наши исследования и материалы коллег показали, что эти находки на самом деле зачастую относятся к археоптерисовым (*Callixylon*), что подтверждается наличием когортной поровости на стенках трахей вторичной ксилемы.

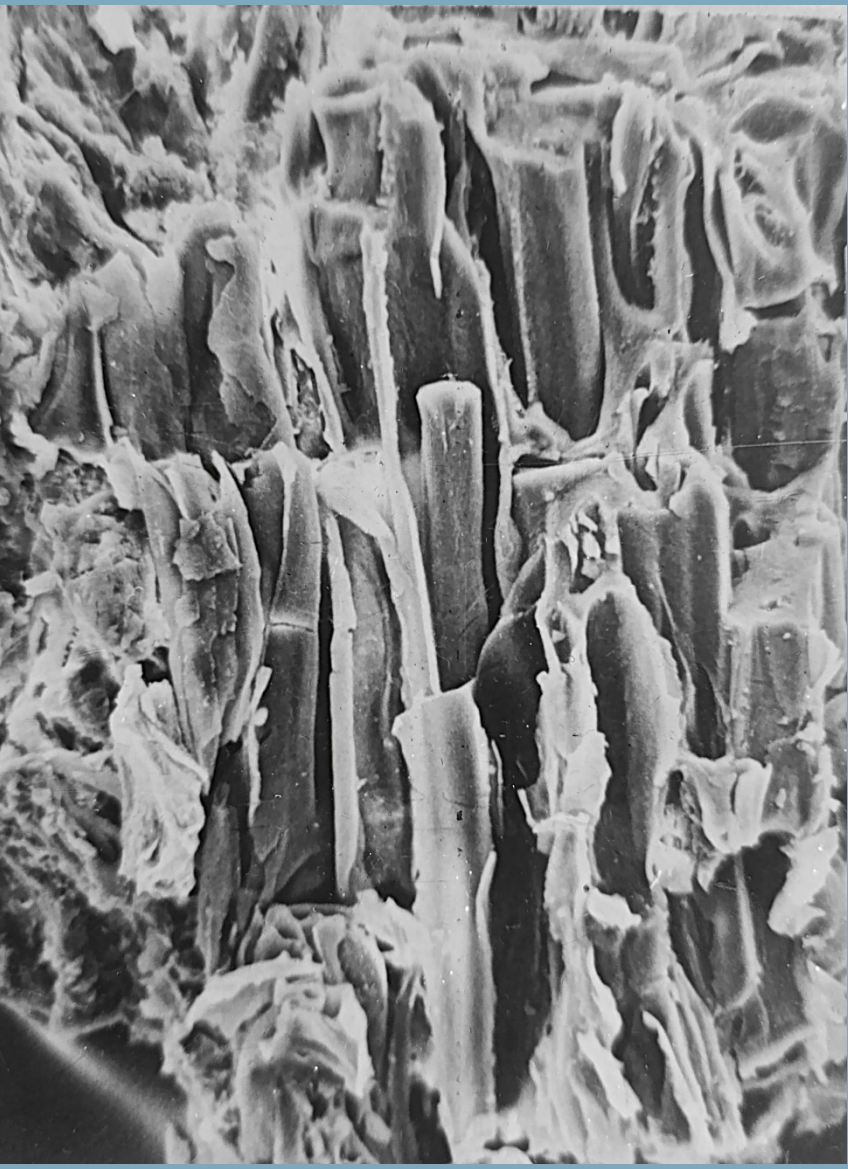
ДОСТОВЕРНЫЕ НАХОДКИ

Главное Девонское Поле (ГДП).

Остатки *Prototaxites* sp. найдены в буртническом и гауйском горизонтах живета, а также в аматском горизонте нижнего франа (Broushkin in Ivanov et al., 2005). Один образец происходит из окрестностей ст. Толмачево (правый берег р. Луги), второй — из окрестностей дер. Новый Изборск Псковской области, где на сечениях видны толстостенные трубчатые элементы, рассеянные в основном матриксе.

Кимберлитовые трубки Архангельской области.

Вторая публикация (Снигиревская, 2012) описывает органический детрит с определением *Nemasketum diversiforme* как ветвящуюся трубчатую ткань со спиральными утолщениями. Некоторые элементы напоминают пряжковидные образования базидиомицетов, а терминальные расширения трубок сходны с базидиями.



Фрагмент *Nemasketum diversiforme* в продольном разломе.

Обр. 3208/1 БИН Трубка В. Гриба. Зимний берег (Снигиревская, 2012).

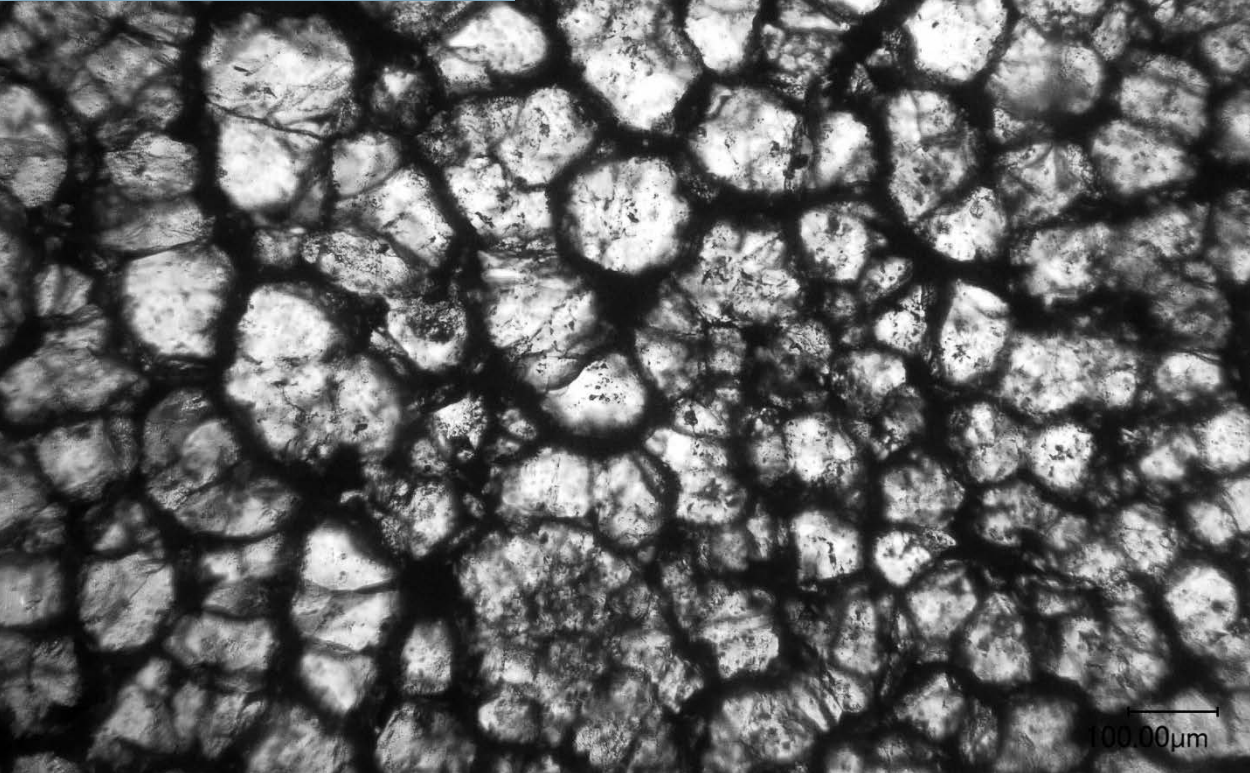
Волокнистые, трубчатые структуры, слагающие организм, параллельно и косо направлены к поверхности объекта.

КОЛЛЕКЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ

Частично изученные коллекции, хранящиеся в палеоботаническом отделе Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) и в Палеонтологическом музее СПбГУ до сих пор остаются неопубликованными.

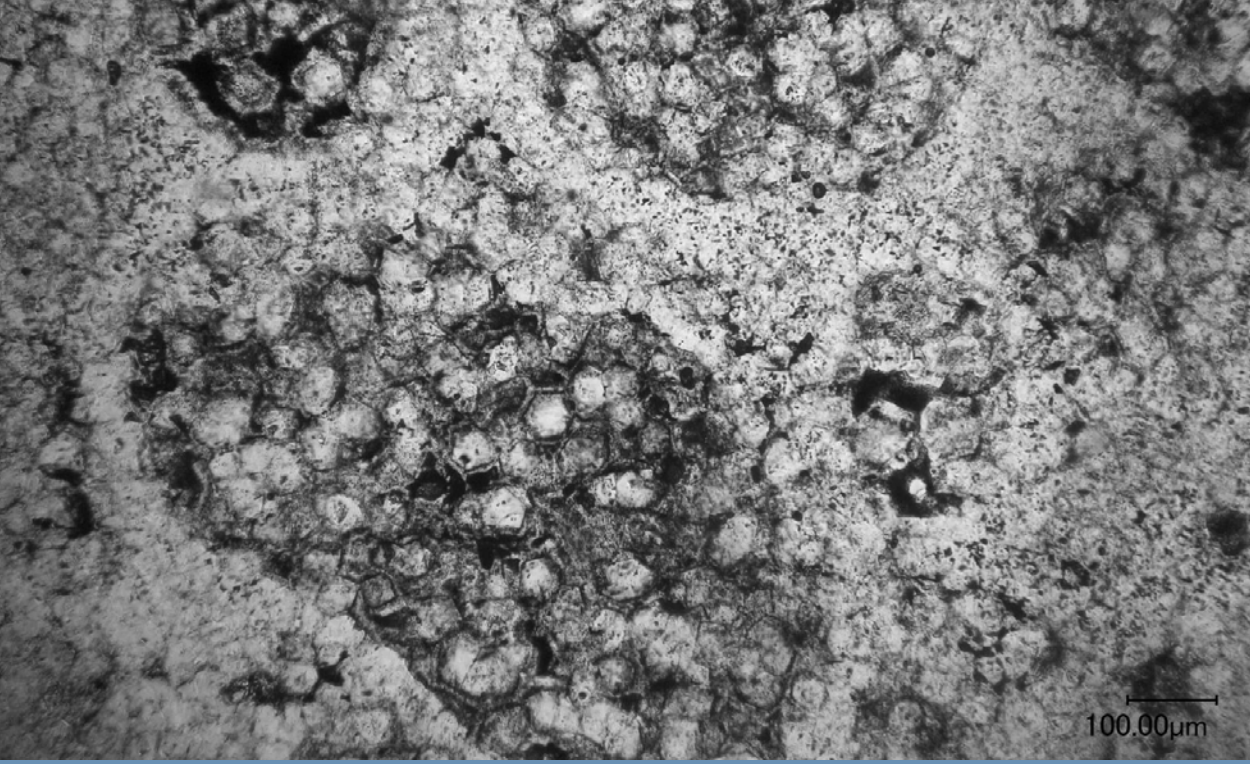
В рамках проведенного анализа была исследована часть материалов, ранее отнесенных предшественниками к нематофитам. На основе анатомических признаков выделено несколько основных морфотипов.

Обр.1497-3-1 БИН



Многоугольные и изодиаметрические клетки, образующие сетчатый рисунок, 50-150 мкм.

ПМ СПбГУ. Колл. Порецкой



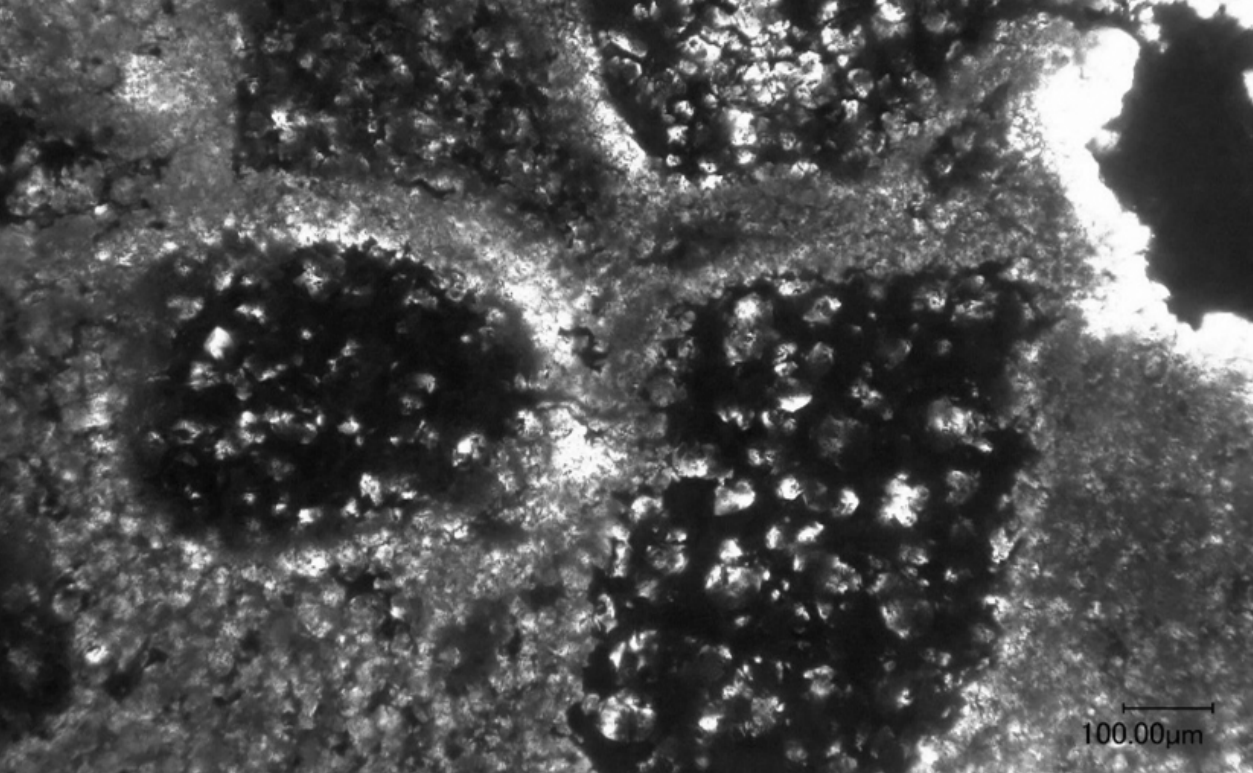
Крупные пятна с перекристаллизованным содержимым, 50-150 мкм.

Обр.1497-4-2 БИН



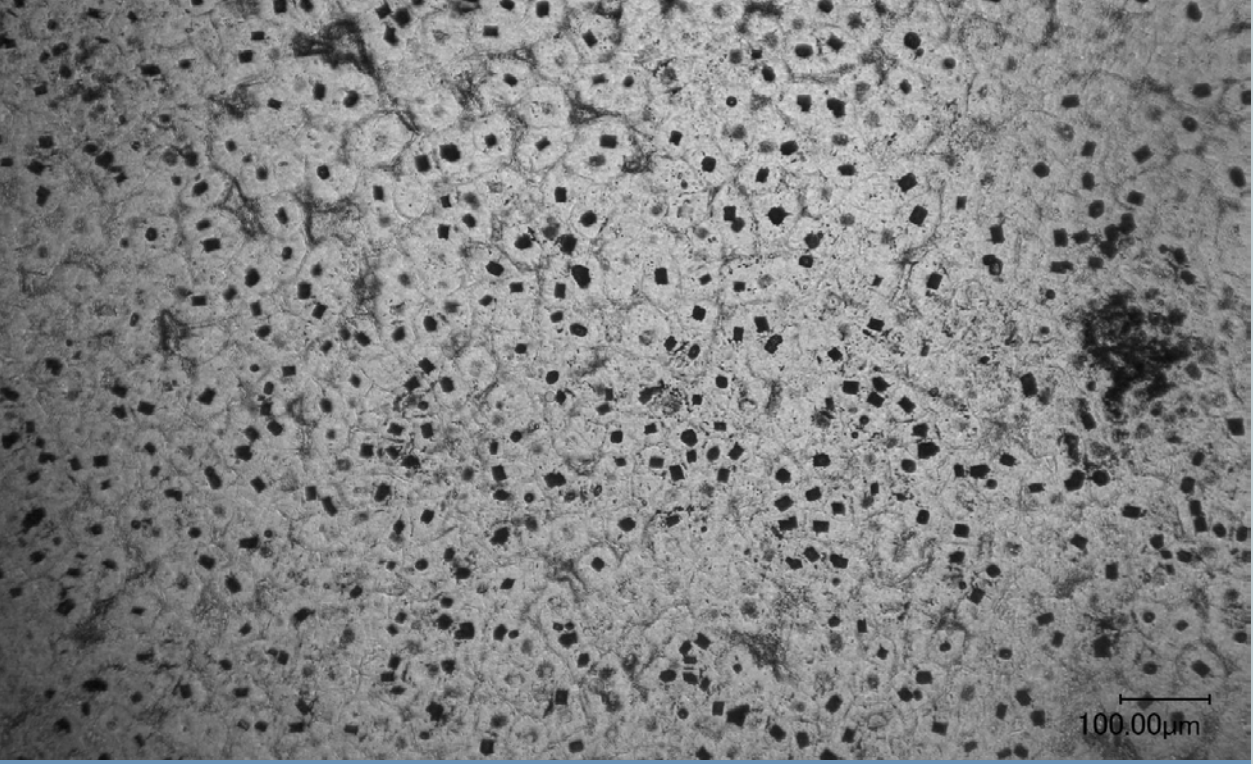
Вытянутые трубкообразные клетки.

Обр.1497-3-1 БИН



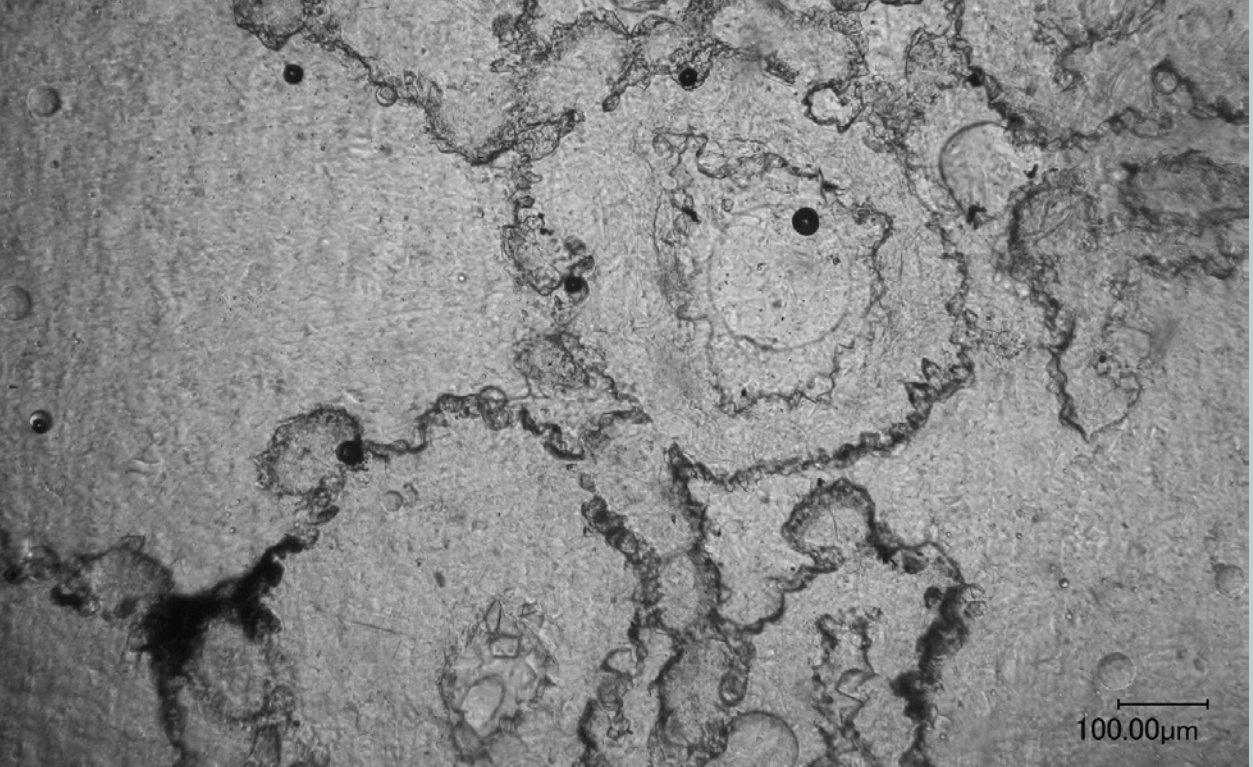
Крупные пятна, заполненные тёмным веществом, 200-600 мкм.

ПМ СПбГУ. Колл. Порецкой



Маленькие тонкостенные клетки с тёмными включениями, 10-50 мкм.

Обр.1497-10-6 БИН



Клетки с тонкой, волнистой клеточной стенкой.

ОСНОВНЫЕ ТАКСОНЫ НЕМАТОФИТОВ

ТАКСОНЫ, РАССМАТРИВАВШИЕСЯ В СВЯЗИ С НЕМАТОФИТАМИ

Prototaxites Dawson, 1859 (не менее 17 видов)
Nematoxylon Dawson, 1863 (не менее двух видов)
Eophyton (?) *explanatum* Hicks, 1869
Nematophycus Carruthers, 1872 (по крайней мере 3 вида)
Celluloxylon Dawson, (1880) 1881 (род монотипный)
Berwynia Hicks, 1882 (род монотипный)
Protosalvinia (Dawson, 1884) Clarke, 1885 (не менее 7 видов)
Nematophyton Dawson, 1888 (не менее 13 видов)
Cryptoxylon Kidston, 1897 (род монотипный)
Lepidotruncus Fritsch, 1908 (род монотипный)
Foerstia White in White et Stadnichenko, 1923 (не менее 3 видов)
Nematophora Grüss, 1924 (род монотипный)
Nematothallus Lang, 1937 (не менее 3 видов)
Germanophyton Høeg, 1942 (род монотипный)
Enigmophyton Høeg, 1942 (не менее 2 видов)
Nematocaulis Corsin, 1945 (род монотипный)
Nematofolium Corsin, 1945 (род монотипный)
Nematoglobus Corsin, 1945 (род монотипный)
Nematopetiolus Corsin, 1945 (род монотипный)
Orvillea Lang, 1945 (не менее 3 видов)
Crocaphyton Andrews et Alt, 1956 (род монотипный)
Nematoplexus Lyon, 1962 (род монотипный)
Mosellophyton Schaarschmidt, 1974 (род монотипный)
Nemasketum Burgess et Edwards, 1988 (род монотипный)

Parka Fleming in Miller, 1857
Pachythea Hooker in Salter, 1861
Nematophyllum Fontaine et White, 1880
Nematolites Keeping, 1882
Nematophyllites Miller, 1892
Thamnocladus White, 1902
Dimorphosphiphon Høeg, 1927
Nematorites Grüss, 1928
Nematothalloopsis Smith et Butterfield, 2013