

Orestovia-подобные растения из девона России: морфология и таксономическое положение

А.В. Гоманьков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2
gotankov@mail.ru

Рассматриваются средне-позднедевонские растения, характеризующиеся очень простой макроморфологией и толстой «кутикулой» (оболочкой, устойчивой к мацерации). В пределах рассматриваемой группы выделяется три рода: *Himanthaliopsis*, *Orestovia* и *Schuguria*, причем *Schuguria* распространена на Восточно-Европейской платформе, а *Himanthaliopsis* и *Orestovia* – в Кузбассе. Описываются виды *Himanthaliopsis sniatkovii* и *Schuguria ornata*, для которых предлагаются исправленные диагнозы. Показано, что структуры, которые в прошлом часто описывались как устьица, в действительности являются секреторными клетками, выделявшими слизь. У *H. sniatkovii* описан репродуктивный орган, скорее всего, представляющий собой многогнездный спорангий. По совокупности полученных сведений рассматриваемая группа сближается с бурыми водорослями.

В девонских отложениях по всему земному шару встречаются растения, характеризующиеся очень простой макроморфологией (голые, простые, изредка дихотомирующие оси) и очень толстой «кутикулой» (т.е. оболочкой, устойчивой к стандартной процедуре мацерации; хотя ее химическая идентичность и, следовательно, гомология с кутикулой высших растений вызывает сомнения [Стадников и др., 1936]). Иногда такие растения объединяются в порядок *incertae sedis Spongiphytales*, который получил свое название по роду *Spongiphyton* Kräusel, описанному из среднедевонских отложений Бразилии [Kräusel, 1954]. Сам этот род, возможно, относится к лишайникам [Stein et al., 1993; Taylor et al., 2004]. Однако для других похожих растений высказывались предположения о принадлежности их к водорослям или к высшим растениям, и тем самым ставилось под сомнение не только их таксономическое положение в смысле принадлежности к таксонам высших рангов, но также и родство с родом *Spongiphyton*. Таким образом, и объем, и содержание понятия «порядок *Spongiphytales*» остаются весьма расплывчатыми.

С территории России растения, относящиеся к рассматриваемой группе, описывались под родо-

выми названиями *Himanthaliopsis Zalessky*, *Orestovia Zalessky ex Ergolskaya*, *Schuguria Tschirkova-Zalesskaya*, *Aculeophyton Kräusel et Venkatachala*, *Orestovites* T. Istchenko et A. Istchenko, *Voronejphyton* T. Istchenko et A. Istchenko, *Rhytidophyton* T. Istchenko et A. Istchenko. Наиболее известным из них является род *Orestovia*, поэтому вся эта группа часто называется *Orestovia*-подобными растениями и иногда [Krassilov, Polevova, 2012] даже выделяется в особое семейство *Orestoviaceae*, хотя, насколько мне известно, такое название семейства никогда не было действительно обнародовано.

Настоящая статья посвящена описанию микроморфологии и следующих из нее выводов о таксономическом положении родов *Himanthaliopsis* и *Schuguria*. В сжатом виде основные полученные мною результаты были представлены в статье, опубликованной в журнале «Доклады Академии наук» [Гоманьков, 2018], хотя и не вполне корректно с номенклатурной точки зрения (остатки, принадлежавшие виду *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky, описывались как *Orestovia devonica* Ergolskaya). Здесь эти результаты излагаются и обсуждаются более подробно.

История проблемы

Начало исследованию группы *Orestovia*-подобных растений было положено М.Д. Залесским [1915], который на основании изучения

кусков угля, собранных геологами А.А. Снятковым и В.С. Панкратовым на бечевнике р. Томь, около устья р. Спусковая (Кемеровская обл.,

примерно в 38 км юго-восточнее г. Кемерово), описал род *Himanthaliospis* с единственным видом *H. sniatkovii*. Уголь, описанный Залесским, почти целиком был сложен из однотипных спрессованных фитолейм, которые и послужили материалом для установления нового рода и вида. Материнские растения Залесский считал бурыми водорослями, близкими к роду *Himanthalia* Lyngbye, на что указывало и данное им родовое название.

В 1929 году экспедицией под руководством геолога В.А. Орестова угольный пласт, из которого, скорее всего, происходили образцы, описанные Залесским, был найден в коренном залегании – в серии обнажений среднедевонских пород, представленных по берегам р. Барзас на севере Кузбасса (примерно в 35 км на северо-восток от г. Кемерово). По местонахождению эти угли (табл. I, фиг. 1) получили название барзасских.

В своих работах [Залесский, Чиркова, 1931; Залесский, 1931] М.Д. Залесский наряду с *H. sniatkovii* упоминает (без описания) другие таксоны бурых водорослей, якобы описанные им из барзасских углей, – *Orestovia antiqua* Zalessky и *Petzia devonica* Zalessky. Однако действительное обнародование родовое название *Orestovia* получило лишь в работе З.В. Ергольской [1934]. В составе рода Ергольская выделяла два вида – *O. devonica* Ergolskaya и *O. petzii* Ergolskaya, различавшиеся деталями микро- и макроморфологии.

Фитолеймы *O. devonica* были почти в два раза уже, чем фиолеймы *O. petzii*, и отличались также наличием большого количества микроскопических папиллообразных выростов на «кутикуле», обеспечивавших шагреневый характер ее поверхности.

Из описаний и рисунков З.В. Ергольской [1934, 1936] можно понять, что *O. petzii* фактически ничем не отличается от *H. sniatkovii*, тогда как *O. devonica* действительно представляет собой новый таксон, отличный от *H. sniatkovii*, может быть, даже не на видовом, а на родовом уровне. Ергольская описала на «кутикуле» изученных растений (обоих видов, хотя соответствующие иллюстрации приводятся только для *O. devonica*) микроскопические билатерально симметричные структуры, которые она интерпретировала как замыкающие клетки устьиц, и, в отличие от Залесского, рассматривала сами растения как высшие, близкие к тем, которые ныне включаются в отдел Propteridophyta.

В дальнейшем на основании материалов из окрестностей Красноярска и с восточного склона Северного Урала А.А. Ларищев [1937, 1947] описал еще два вида рода *Orestovia* – *O. bazhenovi* Laristchev и *O. uralica* Laristchev. Судя по шагреневому характеру поверхности фитолейм, оба этих вида действительно должны относиться к роду *Orestovia*, а не к роду *Himanthaliospis*.

Е.Ф. Чиркова-Залесская [1957] по дисперсным фитолеймам, происходившим из средневерхнедевонских отложений, которые были вскрыты многочисленными скважинами, пробуренными в Западном Приуралье и в Поволжье (от Перми до Волгограда), описала новый род *Schuguria* с единственным видом *S. ornata* Tschirkova-Zalesskaya.

Фитолеймы рода *Schuguria* так же, как и фитолеймы *Himanthaliospis*, обладали очень толстой «кутикулой», но в отличие от кузнецкого рода эта «кутикула» демонстрировала отчетливую клеточную структуру и была прорвана многочисленными отверстиями неправильноромбической формы с рваными краями (табл. IV, фиг. 6). Чиркова-Залесская интерпретировала эти отверстия как места расположения устьиц, а сами растения – как высшие, близкие к проптеридофитам. Сравнения своего материала с родами *Himanthaliospis* и *Orestovia* она, впрочем, не проводила.

В 1966 году Р. Крейзель и Б.С. Венкатачала описали *Orestovia*-подобные фитолеймы из типового местонахождения в Кузбассе, а также из нижнедевонского местонахождения Поши в южном Китае [Kräusel, Venkatachala, 1966]. Фитолеймы из Кузбасса они отнесли к новому роду и виду *Aculeophyton sibiricum* Kräusel et Venkatachala, несмотря на то, что эти фитолеймы были полностью идентичны виду *Orestovia devonica* Ergolskaya. Под названием же *O. devonica* Крейзель и Венкатачала описали фитолеймы из Китая, хотя они гораздо больше походили на *Schuguria ornata* или, в крайнем случае, на *Himanthaliospis sniatkovii*.

Новый этап в изучении рассматриваемых растений связан с работами Т.А. и А.А. Ищенко, которые были выполнены в 1970-х годах на материале из среднедевонских отложений, вскрытых скважинами и карьерами на территории Воронежской антеклизы. Результаты своих исследований Ищенко обобщили в монографии [Ищенко Т., Ищенко А., 1981]. При изучении *Orestovia*-подобных растений ими широко применялся сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) –

техника, ставшая в дальнейшем основной и обязательной при исследованиях обсуждаемой группы растений. Все эти растения они рассматривали в составе 4 родов (*Orestovia*, *Orestovites*, *Voronejiphyton* и *Rhytidophyton*), отличия между которыми оставались, однако, не вполне четкими.

Под *Orestovia* Ищенко считали старшим синонимом рода *Schuguria* и выделяли в пределах этого рода 7 видов, в том числе *O. devonica* Ергольская, *O. petzii* Ергольская и *O. ornata* (Tschirkova-Zalesskaya) T. Istschenko et A. Istschenko.

Самым многочисленным в изученном материале и исследованным с максимальной детальностью оказался вид, получивший название *O. voronejiensis* T. Istschenko et A. Istschenko. Авторы отмечали, что «кутикула» *O. voronejiensis* состоит из двух слоев (очень важное наблюдение). Кроме того, они рассмотрели морфологию тех структур, которые находились в местах прорывов, наблюдавшихся Е.Ф. Чирковой-Залесской. Каждая такая структура представляла собой округлое отверстие во внутреннем слое «кутикулы», которое снаружи было затянуто мембраной, образовывавшей ее внешний слой. В центре отверстия с внутренней стороны внешней мембранны было как бы «подвешено» округлое утолщение, которое Ищенко называли «капсулой». Эти структуры они считали органами размножения рассматриваемых растений, а сами растения – водорослями.

В том же году, что и монография Ищенко, была опубликована статья В.А. Красилова [Krassilov, 1981], где автор излагал результаты своих исследований с помощью СЭМ фитолейм *O. devonica* из барзасского угля. Подобно фитолеймам, которые описывались З.В. Ергольской как *O. devonica*, а Р. Крейзелем и Б.С. Венкатачалой – как *A. sibiricum*, «кутикулы», изученные Красиловым, имели шагреневую поверхность благодаря большому количеству крупных папиллобразных выростов. На внутренней поверхности «кутикулы», как правило, не было видно отчетливого отпечатка клеточной структуры, однако на ней наблюдались овальные образования, разделенные на две половинки продольным гребнем, которые по форме очень напоминали замыкающие клетки устьиц. Изучение поперечного среза такой структуры показало, что центральный гребень соединяется с наружной поверхностью «кутикулы» сквозным отверстием. По-видимому, именно эти структуры Ергольская трактовала как замыкающие клетки устьиц, и

Красилов интерпретировал их так же. Кроме того, внутри фитолейм он обнаружил проводящие элементы в виде трубок, стенки которых были усложнены кольцеобразными утолщениями. На основании всех этих наблюдений Красилов связывал род *Orestovia* с высшими растениями, хотя и предполагал, что он мог относиться к какой-то предковой группе, занимавшей промежуточное положение между высшими растениями и водорослями.

12 лет спустя после выхода работы Красилова Н.С. Снигиревская [1993] решила распространить полученные им результаты на восточноевропейских представителей группы и опубликовала статью с характерным названием: «О принадлежности *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антиклиналь) к высшим растениям». «Капсулы» Ищенко (на них иногда тоже наблюдается нечто вроде продольного ребра, придающего им билатерально-симметричную форму) она гомологизировала с «замыкающими клетками» Красилова, а всю структуру в целом, соответственно, рассматривала как устьичный аппарат.

Однако при такой интерпретации трудно объяснимой оставалась двуслойность «кутикулы», а также структура мембранны, окружающей «капсулы». Если «капсулы» Ищенко действительно представляют собой замыкающие клетки устьиц, то вокруг них должны располагаться побочные клетки, тогда как мембрана, окружавшая «капсулы» у *<O. voronejiensis>*, была абсолютно гладкой и не несла никаких следов радиальных клеточных стенок. Снигиревская интерпретировала эту мембрану как кутикулу единственной кольцеобразной побочной клетки и, таким образом, считала, что представители вида *O. voronejiensis* обладали перицитными устьицами. Но такие представления находятся в противоречии с тем, что мы вообще знаем об эволюции устьичных аппаратов: согласно С.В. Мейену [1987] перицитные устьица появляются лишь в мелу на высших стадиях эволюции растений, и их присутствие у крайне примитивных среднедевонских растений кажется совершенно невероятным.

Основные выводы Красилова по кузнецким представителям рассматриваемой группы были подтверждены более детальными исследованиями П.Г. Гензель и Н.Г. Джонсон [Gensel, Johnson, 1994], которые изучали фитолеймы из барзасских углей, обозначавшиеся ими как *Orestovia* sp. cf. *O. petzii* и принадлежавшие, скорее всего,

к виду *H. sniatkovii*. В отличие от *O. devonica* эти фитолеймы имели, в основном, гладкую наружную поверхность, осложненную лишь сравнительно редкими бугорками двух разных типов. Бугорки первого типа («spines») имели заостренные верхушки и, возможно, являлись гомологами папиллообразных выростов *O. devonica*, но отличались от них существенно более редким расположением и меньшими размерами. Бугорки же второго типа несли на вершине вдавленность или даже отверстие и соответствовали устьицеподобным структурам, видимым с внутренней стороны кутикулы (табл. I, фиг. 3, 4). Эти устьицеподобные структуры были вполне аналогичны «устыцам», описанным В.А. Красиловым, и так же соединялись с наружной поверхностью «кутикулы» посредством канала, открывавшегося на вершине бугорка. Внутри бугорка вокруг канала радиально располагалось несколько клеток, которые можно интерпретировать как побочные клетки погруженного устьица.

В том же номере журнала «Palaeontographica», что и процитированная выше статья Гензель и Джонсон, была опубликована статья Н.С. Снигиревской и Ю.С. Надлера, посвященная реконструкции внешнего облика растений, формировавших барзасские угли [Snigirevskaya, Nadler, 1994]. Авторы сравнивали макроморфологию фитолейм, определявшихся ими как *Orestovia sniatkovii* (Zalewsky) Snigirevskaya, с современным марсилиевым папоротником *Pilularia* L. и, соответственно, различали среди этих фитолейм «ризомы», «листья» (спирально закрученные на концах в ювенильном и прямые во взрослом состоянии), а также «корни». Эти интерпретации, однако, не были подкреплены наблюдениями над анатомией соответствующих «органов» и в силу этого остаются крайне гипотетичными, поскольку аналогичную макроморфологическую изменчивость можно наблюдать и на талломах водорослей.

В 2004 году автор настоящей работы вместе с А.В. Космаковой и М.В. Леоновым предложил новую морфологическую интерпретацию для *Orestovia*-подобных растений, которые происходили из среднедевонских отложений, вскрытых Михайловским карьером Курской магнитной аномалии [Гоманьков и др., 2004]. Мы относили эти растения к роду *Orestovia* и в составе их «кутикулы» поверх внешней мембраны, описанной Ищенко, обнаружили еще одну, «третью» мембрану, которая так же, как и внутренняя, сохранила следы клеточной структуры. Среди клеток

этой внешней мембранны было обнаружено непогруженное устьице, сходное по своей морфологии с устьицами, которые известны у плауновидных. Кроме того, впервые для восточноевропейских представителей рассматриваемой группы было продемонстрировано присутствие проводящих элементов с кольцеобразными утолщениями стенок, подобных тем, которые были описаны В.А. Красиловым [Krassilov, 1981] для фитолейм из Кузбасса.

На основании этих данных мы предположили, что действительно имеем дело с высшими растениями, но мембрана, которая обычно интерпретировалась как их кутикула, располагалась не на поверхности, а внутри растения. Соответственно, ткань, отпечатавшаяся на этой мембране, не является эпидермой, а «устицеподобные» структуры, присутствующие в ней, нельзя считать устьицами, хотя они и выполняли функцию газообмена через мембрану.

Данная интерпретация целиком основывалась на предположении о том, что внешняя «третья» мембрана принадлежала тому же растению, что и две внутренние. Однако она могла принадлежать и другому растению, а к поверхности *Orestovia*-подобной фитолеймы прилипнуть случайно. Такая возможность делает предложенную нами интерпретацию весьма сомнительной.

Еще одна морфолого-таксономическая интерпретация *Orestovia*-подобных растений из Михайловского карьера была выдвинута А.В. Броушкиным и Н.В. Горденко [2012, 2016]. Изученные ими растения эти авторы определяли как *Schuguria ornata*. Они были согласны с Н.С. Снигиревской в том, что устицеподобные структуры у исследуемых растений действительно соответствуют устьицам, однако детали этих структур интерпретировали иначе: всю структуру целиком (внешнюю мембрану + «капсулу» Ищенко) они интерпретировали как кутикулу замыкающих клеток, а собственно «капсулу» – как усложнение кутикулы, окружающее устьичную пору.

Такой интерпретации, однако, противоречит отсутствие каких бы то ни было признаков билатеральной симметрии вне срединного гребня на «капсуле». Как уже отмечалось, внешняя мембрана вокруг «капсулы» выглядит совершенно гладкой без всяких следов границы между двумя замыкающими клетками.

Одновременно с публикацией первой статьи Броушкина и Горденко В.А. Красилов в совместной статье с С.В. Полевовой [Krassilov, Polevova, 2012] изложил иную морфолого-

таксономическую интерпретацию остатков *Schuguria ornata*, которые происходили из среднедевонских отложений, вскрытых Павловским карьером (Воронежская обл.). Красилов обратил внимание на скопления изометричных клеток, более мелких, чем другие клетки покровной ткани, формирующие «кутикулу». Он полагал, что лизис клеток в центре такого скопления приводил к образованию концептакула с гаметангиями, открывавшегося наружу через центральную «шейковую» клетку, которую другие авторы (Снигиревская, Броушкин и Горденко) принимали за устьице.

Все растение *S. ornata* Красилов называл «талломным», отказываясь видеть в нем гомологии органов и тканей, известных у высших растений. Однако, не желая, по-видимому, отказываться от своей прежней интерпретации *Orestovia* как высшего растения, он предлагал рассматривать роды *Schuguria* и *Orestovia* как разные фазы жизненного цикла одного и того же растения (соответственно гаметофит и спорофит).

Тем не менее, при изучении хорошо сохранившихся «устицеподобных» структур у *Schu-*

guria, становится очевидным, что «шейковые клетки» Красилова – это плохо сохранившиеся «капсулы» Ищенко, которые, в свою очередь, гомологичны «замыкающим клеткам», описанным у кузнецких представителей группы Ергольской, Красиловым, Гензель и Джонс. Кроме того, в свете интерпретации *Schuguria*, предложенной Красиловым, остается непонятным, почему спорофиты и гаметофиты одного и того же растения произрастали на расстоянии более 3 000 км друг от друга.

Таким образом, на настоящий момент кажется разумным различать среди рассматриваемых растений три рода: *Himanthaliopsis*, *Orestovia* и *Schuguria*. Все они распространены в девонских отложениях, но первые два – в азиатской части России, а третий – в европейской (и, возможно, в Китае). Для выяснения же вопроса о том, к каким высшим таксонам относятся указанные роды, мне представлялось необходимым отыскать и детально изучить возможно большее число «устицеподобных структур» на «кутикуле», сохранившихся полностью в ненарушенном виде, как у кузнецких, так и у восточноевропейских представителей рассматриваемой группы.

Материал и методы

Для достижения сформулированной выше цели мною изучались массовые скопления фитолейм, происходящие из барзасских углей (коллекция М.Д. Залесского, а также сборы А.Р. Ананьева, 1975 г.), из Михайловского карьера КМА (сборы Е.Ю. Охапкиной, 1995 г., и А.Е. Брусенцева, 2013 г.) и из Павловского карьера в Воронежской области (сборы автора, И.А. Игнатьева и Ю.В. Мосейчик, 2010 г.). Все изученные фитолеймы из Кузбасса оказались принадлежащими к роду *Himanthaliopsis*, а из Михайловского и Павловского карьеров – к роду *Schuguria*. Остатки, которые можно было бы отнести к роду *Orestovia*, в изученном материале отсутствовали.

Фитолеймы отделялись скальпелем и иголкой от общей массы, изучались и фотографировались с помощью бинокуляра Stemi-2000-CS (Carl Zeiss) с увеличением до 50 раз, а затем подвергались мацерации в смеси Шульце на протяжении 3–6 часов. После окисления в смеси Шульце фитолеймы промывались десятипроцентным рас-

твором аммиака, а затем – дистиллированной водой, что приводило к растворению продуктов окисления углистого вещества и освобождению внешней оболочки фитолеймы («кутикулы»). Фрагменты «кутикулы» далее монтировались с помощью двустороннего скотча на столики для изучения в СЭМ либо заделывались в препараты на основе глицерин-желатины для изучения в световом микроскопе (СМ) и конфокальном лазерном микроскопе (КЛМ). Для микроскопического изучения и фотографирования «кутикул» использовались следующие микроскопы:

СЭМ – JEOL JSM-35C и CamScan MV-2300 с микрозондовой энергодисперсионной приставкой INCA-200;

СМ – Amplival (Carl Zeiss) и Scope.A1 (Carl Zeiss);

КЛМ – LSM-780 (Carl Zeiss).

Оригиналы к настоящей статье хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института Российской Академии наук им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург).

Систематическая часть

Род *Himanthaliopsis Zalessky 1915, emend. nov.*

Himanthaliopsis: Залесский, 1915, с. 10–12.
Orestovia (pars): Ергольская, 1934, с. 33; 1936, с. 11–24.

Типовой вид (единственный в составе рода при его первом описании) – *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky, средний девон Кузбасса.

Исправленный диагноз. Слоевища цилиндрические, изредка дихотомирующие, покрыты толстой оболочкой («кутикулой»), имеющей губчатую структуру благодаря многочисленным порам. Отпечатки меристодермы на внутренней стороне «кутикулы» выражены плохо или полностью отсутствуют. Внешняя поверхность «кутикулы» гладкая, морщинистая или несет мелкие бугорки, соответствующие секреторным клеткам. Секреторные клетки погруженные, с усложненной апертурой, беспорядочно распределены по поверхности слоевища. Органы размножения представлены многогнездными спорангиями (или гаметангиями) дисковидной формы, расположеными на поверхности талломов.

Emended diagnosis. Thalli cylindrical, rarely dichotomizing, covered by the thick coat («cuticle») with the spongy structure formed by numerous holes. Imprints of meristoderm on the inner surface of «cuticle» feebly marked or absent. The outer surface of «cuticle» smooth, wrinkled, or with small protuberances corresponding to gland cells. Gland cells sunken, with sophisticated aperture, evenly distributed on the surface of thallom. Generative organs are discal plurilocular sporangia (or gametangia) located on the surface of thallus.

Сравнение. От близкого рода *Spongiphyton* *Himanthaliopsis* отличается радиальной симметрией слоевища. На «кутикуле» *Spongiphyton* присутствуют окружные отверстия, подобные тем, которые иногда образуются на месте секреторных клеток у *Himanthaliopsis*, однако, в отличие от них, эти отверстия всегда располагаются только на одной стороне фитолеймы, из чего можно заключить, что слоевища *Spongiphyton* обладали билатеральной, а не радиальной симметрией.

По организации секреторных клеток описываемый род очень близок к роду *Orestovia*, отличаясь от него плохой выраженностью радиальных клеточных стенок на внутренней стороне «кутикулы», а также, вероятно, гораздо большей ее

толщиной, благодаря чему структура меристодермы у *Himanthaliopsis* фактически не просматривается в проходящем свете при изучении «кутикулы» в СМ.

Но главное отличие *Himanthaliopsis* от рода *Orestovia* заключается в отсутствии или большой редкости у него крупных папиллообразных выростов на внешней поверхности «кутикулы», благодаря чему эта поверхность выглядит гладкой или морщинистой, но не шагреневой, как у представителей рода *Orestovia*. Сравнение с близким родом *Schuguria* дано ниже при его описании.

Замечания. Применение правильных латинских названий для обозначения *Orestovia*-подобных растений осложнено тем обстоятельством, что многие ранние описания этих растений [Залесский, 1915; Ергольская, 1934, 1936; Ларищев, 1937, 1947] входили в состав описания углей и, соответственно, введение новых родовых и видовых названий не сопровождалось формализмом, принятым в ботанических работах (названия таксонов не выделялись в виде заголовков, не указывались номенклатурные типы, не приводились четко сформулированные диагнозы и т.д.). Остается не вполне понятным, можно ли такие описания рассматривать как действительное обнародование названий соответствующих таксонов.

Если отвечать на этот вопрос отрицательно, то первым действительным обнародованием родового названия *Orestovia* следует считать работу Р. Крейзеля и Б.С. Венкатачалы [Kräuse, Venkatachala, 1966], где был формально описан вид *O. devonica* и выбран его неотип. Однако весь материал, отнесенный Крейзелем и Венкатачалой к данному виду (в том числе и неотип), происходил из южнокитайского местонахождения Поши, не имел ничего общего с фитолеймами, описанными под названием *Orestovia* З.В. Ергольской, и должен, по моему мнению, относиться к роду *Schuguria*, действительно обнародованному Е.Ф. Чирковой-Залесской в 1957 году.

Таким образом, поскольку вид *O. devonica* был признан типовым для рода *Orestovia* [Ищенко Т., Ищенко А., 1981], то этот род становится младшим синонимом рода *Schuguria*. Синонимия родов *Orestovia* и *Schuguria* отстаивалась Т.А. и А.А. Ищенко [там же], но если мы встанем на рассматриваемую точку зрения, то, в отличие от данных авторов, вынуждены будем признать, что

этот объединенный род должен называться *Schuguria*, а не *Orestovia*.

Если же признавать работу Ергольской [1934] за действительное обнародование рода *Orestovia*, то у нас нет никаких оснований не признавать за такое же действительное обнародование рода *Himanthaliopsis* работу М.Д. Залесского [1915], и тогда род *Orestovia* становится младшим синонимом рода *Himanthaliopsis*.

Н.С. Снигиревская и Л.А. Богданова [1992] предлагали консервировать родовое название *Orestovia* против названия *Himanthaliopsis*, но, насколько мне известно, соответствующее предложение никогда не представлялось Генеральному номенклатурному комитету Международной ассоциации по таксономии растений, и кажется совершенно невероятным, чтобы такая консервация когда-либо была осуществлена.

Единственный способ сохранить название *Orestovia*, широко вошедшее в палеоботаническую литературу, мне видится в том, чтобы считать виды, описанные Ергольской [1934, 1936] как *O. devonica* и *O. petzii*, принадлежащими к разным родам. Тогда вид *O. petzii* может считаться младшим синонимом вида *Himanthaliopsis sniatkovii*, а вид *O. devonica* сохраняет свою самостоятельность вместе с родом *Orestovia*, для которого он является типовым. Данная номенклатурная концепция принята в настоящей работе.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Средний девон Кузбасса.

Himanthaliopsis sniatkovii Zalessky 1915, emend. nov.

Табл. I, фиг. 1–4; табл. II; табл. III, фиг. 1–3; рис. 1

Himanthaliopsis sniatkovi: Залесский, 1915, с. 10–12, рис. 1, табл. I, фиг. 4–6, табл. II, фиг. 1, 2, 4, табл. V, фиг. 5, 6, ба, 7, 10, табл. XII, фиг. 5–8.

Orestovia petzii: Ергольская, 1934, с. 33–36, рис. 1, 2; 1936, с. 11–14, рис. 1, а–е, табл. I, фиг. 1.

Orestovia sp. cf. *O. petzii*: Gensel, Johnson, 1994, р. 3–5, text-fig. 1, pls 1–6.

Лектотип (здесь установленный) – экземпляр, изображенный М.Д. Залесским [1915] на табл. II, фиг. 2; фитолейма таллома; правый берег р. Томь, около устья р. Спусковая; средний девон (?).

Lectotype (here designated) – the specimen shown by M.D. Zalessky [Залесский, 1915] in pl. II, fig. 2; compression of a thallus; the right bank of Tom River near the mouth of Spooškovaya River; the Middle Devonian (?).

Исправленный диагноз. Такой же, как для рода

Emended diagnosis. The same as for the genus.

Описание. Материал представлен большой частью линейными лентовидными фитолеймами шириной 0,5–3 см (табл. I, фиг. 1, 2), иногда слегка дуговидно изогнутыми, изредка немного сужающимися к одному из концов. Максимальная наблюдавшаяся длина фитолейм составляет 13 см, толщина – 1–2 мм. Разные стороны одной фитолеймы выглядят всегда совершенно одинаково, края фитолеймы не обнаруживают никаких морфологических особенностей. На основании этого можно предположить, что при жизни талломы имели цилиндрическую форму и становились лентовидными в результате сплющивания при захоронении. Очень редко наблюдается равное или неравное дихотомическое ветвление талломов. Поверхность фитолейм гладкая или покрыта беспорядочно расположенным бугорками диаметром около 0,2 мм, вероятно, соответствующими секреторным клеткам (табл. I, фиг. 2, 3).

«Кутикула» (внешняя оболочка фитолеймы, устойчивая к мацерации) фактически не пробивается проходящим светом и может изучаться только с помощью СЭМ. Она достигает в толщину 60–75 мкм и пронизана многочисленными сферическими порами диаметром около 1 мкм, благодаря чему имеет губчатую структуру (табл. II, фиг. 1). Ее внешняя поверхность гладкая (если не считать пор). Внутренняя поверхность тоже гладкая или иногда несет неотчетливые отпечатки клеток меристодермы (табл. II, фиг. 2). Насколько можно судить по этим отпечаткам, клетки меристодермы были вытянуты вдоль продольной оси таллома, собраны в довольно правильные ряды, ориентированные также продольно, и имели размеры примерно 250×80 мкм.

Кроме того, на внутренней поверхности «кутикулы» наблюдаются беспорядочно разбросанные овальные или округлые ямки диаметром 150–200 мкм, которые на внешней поверхности выражены, очевидно, как бугорки и которые соответствуют расположению секреторных клеток. Как показали П.Г. Гензель и Н.Г. Джонсон [Gensel, Johnson, 1994, pl. 5, figs 25, 28, 29, pl. 6, fig. 33], внутри каждого такого бугорка-ямки располагалось кольцо из нескольких (на табл. 5, фиг. 25 процитированной работы отчетливо видно 6) клеток, в центре которого находился канал («channel»), открывавшийся одним концом на поверхность «кутикулы», а другим – в апертуру секреторной клетки. Наружное отверстие канала

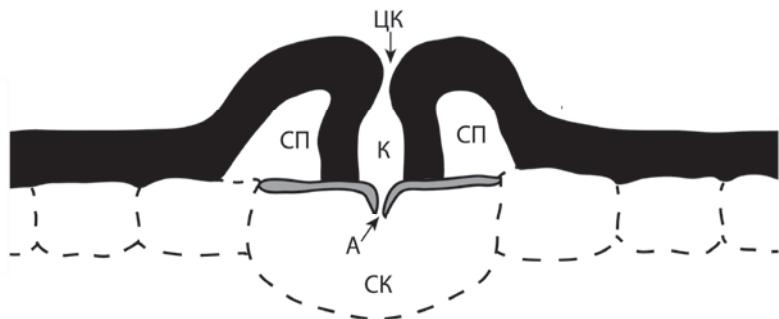


Рис. 1. Сечение через апертуру секреторной клетки у *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky («кутикула» показана заливкой, клеточные стенки – пунктиром). А – апертура секреторной клетки, К – камера, СК – секреторная клетка, СП – сопровождающие клетки, ЦК – центральный канал

было существенно меньше, чем апертура секреторной клетки, так что канал сильно расширялся вниз, образуя непосредственно над апертурой своего рода камеру (рис. 1). Возможно, иногда наружное отверстие канала вообще отсутствовало (табл. I, фиг. 3) и камера над апертурой секреторной клетки не открывалась наружу.

Таким образом, секреторная клетка была погруженной: она располагалась под кольцом сопровождающих клеток, которые окружали канал, то есть примерно на одном уровне с остальными клетками меристодермы. Обычно секреторная клетка представлена тонкой «кутикулой» (гораздо более тонкой, чем «кутикула» других клеток меристодермы), покрывающей ее верхнюю стенку и заходившей в щелевидную апертуру в виде тонкого гребня. Благодаря этому гребню «кутикула» секреторной клетки приобретала билатеральную симметрию и часто принималась за кутикулу замыкающих клеток погруженного устьица [Krassilov, 1981; Gensel, Johnson, 1994]. Иногда «кутикула» секреторной клетки сохраняется лишь в пределах внутреннего отверстия канала (табл. II, фиг. 5, 6), но иногда – по всей верхней поверхности секреторной клетки, закрывая почти всю ямку, соответствующую сопровождающим клеткам (табл. II, фиг. 3, 4). На 1 см² поверхности таллома приходится от 80 до 110 секреторных клеток.

В некоторых ямках вместо остатков секреторной клетки и сопровождающих клеток наблюдаются скопления кристаллов (табл. II, фиг. 7). Анализ их химического состава с помощью микрозонда показал, что это кристаллы кварца. Разрастаясь, друзы кварца создают на наружной поверхности «кутикулы» крупные вздутия на месте бугорков (табл. II, фиг. 8; табл. III, фиг. 1). При сильном разрастании они могут прорывать «кутикулу» и тогда бывают видны на поверхности фитолеймы (табл. II, фиг. 9). Остается не вполне понятным, выделялись ли эти кристаллы самой секреторной клеткой или же они являются вто-

ричным замещением ее содержимого, но их связь с активностью данной клетки кажется вполне вероятной.

На одном фрагменте слоевища был обнаружен многогнездный репродуктивный орган (табл. III, фиг. 1–3). Он представляет собой округлое дисковидное образование диаметром около 400 мкм, погруженное в пологое чашеобразное углубление на поверхности фитолеймы и разделенное на большое количество многоугольных «ячеек» (клеток), имеющих поперечник около 30 мкм.

Несмотря на то, что фитолейма прошла через стандартную процедуру мацерации, помимо клеточных стенок сохранилось также и содержимое клеток. Это, возможно, указывает на то, что в данном случае мы имеем дело с многогнездным спорангием, а не гаметангием (хотя по своей форме он схож с гаметангиями бурых водорослей порядка Dictyosargales [Bold, Wynne, 1978]), так как наличие оболочки, устойчивой к мацерации, кажется более вероятным для спор, чем для гамет.

Замечания. У описанного вида ультраструктура внутренней поверхности «кутикулы», включая организацию секреторных клеток, обнаруживает чрезвычайное сходство с аналогичной структурой, описанной В.А. Красиловым [Krassilov, 1981] для вида *O. devonica*. З.В. Ергольская [1934, 1936], описывая виды *O. petzii* (я считаю этот вид младшим синонимом *H. sniatkovii*) и *O. devonica*, высказывала предположение, что они представляют собой разные части одного и того же растения. Однако по номенклатурным соображениям, изложенным выше (в разделе «Замечания» при описании рода *Himanthaliopsis*), представляется целесообразным рассматривать виды, описанные Ергольской, как самостоятельные и даже относящиеся к разным родам – *Himanthaliopsis* и *Orestovia*. При этом, хотя «кутикулы», описанные Красиловым, не обнаруживают отчетливой клеточной структуры на своей

внутренней поверхности (признак, характерный скорее для *Himanthaliopsis*, чем для *Orestovia*), они несут на внешней поверхности многочисленные и крупные папиллообразные выросты и должны на основании этого признака относиться к виду *O. devonica*, как и полагал Красилов. Тем не менее, благодаря отмеченному чрезвычайно сильному ультраструктурному сходству между «кутикулами» *H. sniatkovii* и *O. devonica*, кажется возможным переносить выводы, касающиеся морфолого-таксономической интерпретации *H. sniatkovii*, также и на *O. devonica*.

Материал. Несколько десятков фрагментированных фитолейм из местонахождения Дедушкино (р. Дедушкина в пределах пос. Барзас Кемеровской обл.); барзасская свита, средний девон, эйфельский ярус (отложения, синхронные кальцеоловому горизонту Урала [Snigirevskaya, Nadler, 1994]). Точное число фрагментов установить невозможно, так как они образуют массовое скопление.

Подрод *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya 1957, emend. nov.

Schuguria: Чиркова-Залесская, 1957, с. 92.

Orestovia (pars): Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 20–21.

Orestovites: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 30–31.

?*Voronejiphyton*: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 32–33.

Rhytidophyton: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 35–37.

Типовой вид (единственный в составе рода при его первом описании) – *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya, средний – верхний девон Восточно-Европейской платформы.

Исправленный диагноз. Слоевища цилиндрические, изредка дихотомирующие, покрыты толстой оболочкой («кутикулой»), несущей на внутренней стороне отчетливые отпечатки клеток меристодермы. Внешняя поверхность «кутикулы» гладкая или морщинистая, иногда несет крупные округлые вздутия. Секреторные клетки беспорядочно распределены по поверхности слоевища, непогруженные, с усложненной апертурой.

Emended diagnosis. Thalli cylindrical, rarely dichotomizing, covered by the thick coat («cuticle») with distinct imprints of cells of meristoderm on its inner surface. The outer surface of «cuticle» smooth or wrinkled, sometimes with big hemispherical swellings. Gland cells unsunken, with sophisticated aperture, evenly distributed on the surface of thallus.

Сравнение. Так же, как род *Himanthaliopsis*, *Schuguria* отличается от близкого рода *Spongiphyton* радиальной симметрией слоевища, а от рода *Orestovia* – отсутствием папиллобразных выростов на внешней поверхности «кутикулы». От рода *Himanthaliopsis* *Schuguria* отличается хорошей выраженностью отпечатков клеток меристодермы на внутренней поверхности «кутикулы» и непогруженностью секреторных клеток.

Замечания. При первом описании рода *Voronejiphyton* [Ищенко Т., Ищенко А., 1981] в его составе указывалось два вида: *V. crassitunicatum* T. Istchenko et A. Istchenko (типовой вид) и *V. sp.* При этом клеточное строение растений, отнесенных к *V. crassitunicatum*, оставалось неизвестным. У фитолейм, описанных как *V. sp.*, клеточное строение сходно с тем, которое известно у представителей рода *Schuguria*, но авторы относят эти фитолеймы к роду *Voronejiphyton* «с некоторыми сомнениями» [там же, с. 35]. Поэтому и в синонимику рода *Schuguria* род *Voronejiphyton* включен со знаком вопроса.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Средний – верхний девон Европейской части России (Приуралье, южное Поволжье, Воронежская антеклиза); возможно, нижний девон южного Китая.

Schuguria ornata Tschirkova-Zalesskaya 1957, emend. nov.

Табл. I, фиг. 5; табл. III, фиг. 4–8; табл. IV, фиг. 1–4, 6–8; табл. V, фиг. 1–4; рис. 2

Schuguria ornata: Чиркова-Залесская, 1957, с. 92–93, табл. XVIII–XXIII; Krassilov, Polevova, 2012, p. 361–362, pls 1–3, pl. 6, figs 5, 6.

Orestovia devonica: Kräusel, Venkatachala, 1966, S. 217, Taf. 24–27, Taf. 28, Fig. 25; Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 25–27, табл. XIV–XVI.

Orestovia voronejiensis: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 21–25, табл. I–III; Снигиревская, 1993, с. 133–136, рис. 1–3, 4а, б.

Orestovia (*Schuguria*) *ornata*: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 27–29, табл. XVII–XXII.

Orestovites fissuratus: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 31–32, табл. XXV–XXVI.

Voronejiphyton sp.: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 35, табл. XXIX.

Rhytidophyton sulcatum: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 37–39, табл. XXX–XXXI.

Rhytidophyton caneliculatum: Ищенко Т., Ищенко А., 1981, с. 39–40, табл. XXXII, XXXIII, табл. XXXIV, фиг. 1а, 1б.

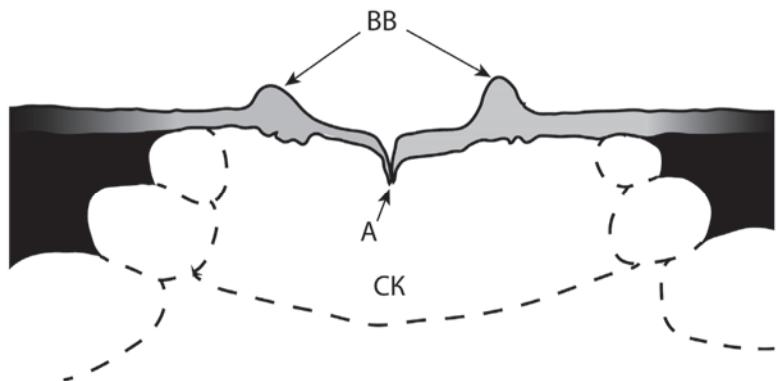


Рис. 2. Сечение через апертуру секреторной клетки у *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya («кутикула» показана заливкой, клеточные стенки – пунктиром). А – апертура секреторной клетки, ВВ – внешний валик, СК – секреторная клетка

Лектотип (выбран Т.А. и А.А. Ищенко [1981]) – экземпляр, изображенный Е.Ф. Чирковой-Залесской [1957] на табл. XXII, фиг. 115; «кутикула» таллома; Самарская обл., пос. Яблоновый Овраг, скв. 9, гл. 1466–1469 м; средний девон, чусовская свита.

Lectotype (designated by T.A and A.A. Istchenko [Ищенко Т., Ищенко А., 1981]) – specimen shown by Tschirkova-Zalesskaya [Чиркова-Залесская, 1957] in pl. XXII, fig. 115; «cuticle» of a thallus; Samara Region, Yablonovy Ovrag Village, borehole 9, depth 1466–1469 m; the Middle Devonian, the Chusovskaya Formation.

Исправленный диагноз. Внешняя оболочка таллома («кутикула») несет на внутренней стороне отчетливые отпечатки клеток меристодермы. Секреторные клетки непогруженные, с усложненной апертурой. Расстояние между соседними секреторными клетками, как правило, превышает 700 мкм.

Emended diagnosis. The outer cover of thallus («cuticle») bears distinct imprints of meristodermal cells. Gland cells unsunken with sophisticated aperture. Distance between neighboring gland cells usually exceeds 700 µm.

Описание. Материал представлен многочисленными лентовидными линейными фитолеймами шириной 1,5–2 см и толщиной около 1 мм (табл. I, фиг. 5). Максимальная наблюдавшаяся длина таллома составляет 8 см. Ни верхушка, ни основание таллома ни в одном случае не наблюдались. Поскольку обе стороны фитолеймы выглядят совершенно одинаково, можно предположить, что при жизни талломы имели цилиндрическую радиально симметричную форму. На поверхности фитолеймы наблюдаются многочисленные беспорядочно разбросанные отверстия диаметром 250–300 мкм, соответствующие, по-видимому, секреторным клеткам. Как правило, они имеют неправильно-ромбические очертания и рваные края, приподнятые над поверхностью

фитолеймы, благодаря чему вся структура приобретает форму кратера.

Снаружи фитолейма покрыта оболочкой, устойчивой к мацерации («кутикулой»). Вблизи секреторных клеток «кутикула» двухслойна, но на удалении от них слои постепенно сливаются друг с другом и не всегда различимы на поперечных сколах. Наружный слой «кутикулы» гладкий с поверхности и чешуйчатый на сколе, имеет толщину около 10 мкм (табл. III, фиг. 4). Внутренний слой кутикулы выглядит монолитным на сколе и имеет толщину 15–20 мкм. С внутренней стороны он несет ребра высотой до 30 мкм, соответствующие радиальным стенкам меристодермальных клеток, благодаря чему клеточную структуру меристодермы можно наблюдать при изучении «кутикулы» как в световом (табл. IV, фиг. 6), так и в сканирующем электронном микроскопе (табл. III, фиг. 7).

Клетки меристодермы, как правило, многоугольные, вытянуты вдоль таллома и собраны в довольно правильные ряды, так же ориентированные вдоль таллома. Длина клеток составляет 110–250 мкм, ширина – 30–90 мкм. Около секреторных клеток неспециализированные клетки меристодермы становятся мелкими, изометричными и располагаются в виде нескольких (до пяти) более или менее отчетливых колец. Радиальные стенки клеток (точнее, ребра, заходящие в промежутки между клетками) ровные, прямые или слегка изогнутые; их толщина составляет около 10 мкм.

Секреторные клетки имеют правильную округлую или овальную форму. Их диаметр составляет 120–180 мкм. В тех редких случаях, когда на месте секреторной клетки нет прорыва «кутикулы» («кутикула» секреторной клетки сохранилась ненарушенной), во внутреннем слое «кутикулы» наблюдается отверстие, через которое виден ее наружный слой, так что «кутикула» секреторных клеток в отличие от прочих клеток

меристодермы сложена только внешним слоем (табл. III, фиг. 5, 6; табл. IV, фиг. 1–4; рис. 2).

В центре «кутикулы» секреторной клетки наблюдается усложнение («капсула» Ищенко), соответствующее апертуре. Оно имеет вид кольца диаметром около 80 мкм, которое образовано тонкими концентрическими складками. «Кутикула» внутри этого кольца разделена на две половинки вертикальным линейным гребнем, который, видимо, заходил в щель на внешней стенке секреторной клетки. Вне кольца концентрических складок «кутикула» секреторной клетки совершенно гладкая и ровная.

Наружная поверхность «кутикулы» местами имеет шагреневый облик благодаря многочисленным мелким ямкам и трещинкам. В местах расположения секреторных клеток при отсутствии прорывов на ней наблюдаются бубликообразные валики толщиной около 15 мкм, по своим размерам и положению соответствующие кольцам из концентрических складок на внутренней поверхности «кутикулы» (табл. III, фиг. 8; табл. V, фиг. 1–4). Внутри каждого валика «кутикула» может быть цельной или же на ней может быть заметна линейная щель. На 1 см² поверхности таллома приходится примерно 50–75 секреторных клеток.

В некоторых местах наблюдаются скопления мелких и изометричных клеток, подобных тем, которые окружают секреторные клетки, но вне всякой пространственной связи с ними (табл. IV, фиг. 7, 8). Возможно, что такие скопления развивались на местах секреторных клеток после того, как они выбрасывали слизь через разрыв внешней стенки и затем отмирали.

Замечания. К виду *S. ornata* я отношу почти все фитолеймы, которые Т.А. и А.А. Ищенко [1981] описывают в составе семейства *Spongophytaceae* и относят к 10 разным видам четырех родов (*Orestovia*, *Orestovites*, *Voronejiphyton* и *Rhytidophyton*). Признаки, которые указанные авторы используют для разделения видов и родов (толщина талломов, наличие/отсутствие крупных округлых вздутий на поверхности фитолеймы,

форма и расположение меристодермальных клеток) представляются мне недостаточно существенными, для того чтобы различать по ним виды и, тем более, роды фитолейм с простой морфологией и толстой «кутикулой». Иногда вариабельность по этим признакам можно наблюдать даже в пределах одной фитолеймы, не говоря уже о более или менее обширных коллекциях из одного местонахождения (монотопных выборках по С.В. Мейену [2009]). Исключение составляют три вида, описанные Ищенко под названиями *Orestovia* sp., *Voronejiphyton crassitunicatum* и *Rhytidophyton* sp. Как показали А.В. Броушкин и Н.В. Горденко [Broushkin, Gordenko, 2009], фитолеймы, описанные Ищенко как *Orestovia* sp., в действительности принадлежали высшим растениям (скорее всего папоротникам). Эти фитолеймы были описаны как новый вид и род *Istchenkophyton filiciforme* Broushkin et Gordenko.

У вида *Voronejiphyton crassitunicatum* не описано клеточное строение, поэтому его соотношение с видом *S. ornata*, диагноз которого основывается главным образом на признаках меристодермы, остается неизвестным. Что касается фитолейм, описанных Ищенко под названием *Rhytidophyton* sp., то они существенно отличаются от *S. ornata* гораздо более плотным расположением секреторных клеток. Вероятно, они заслуживают выделения в самостоятельный вид рода *Schuguria*, но в моем материале такие фитолеймы отсутствуют, поэтому соответствующий вид в настоящей работе не описывается.

Материал. Несколько десятков фрагментированных фитолейм из Михайловского (Курская обл., в 5 км к юго-востоку от г. Железногорск) и Павловского (Воронежская обл., в 10 км к юго-востоку от г. Павловск) карьеров; старооскольский надгоризонт, средний девон, живетский ярус [Броушкин, Горденко, 2016] (для Павловского карьера возможна более точная привязка к ардатовскому горизонту [Раскатова, 2004]). Точное число фрагментов установить невозможно, так как они часто образуют массовые скопления.

Обсуждение

Секреторные клетки

Как известует из приведенного выше исторического обзора, структуры *Orestovia*-подобных растений, интерпретируемые мной как секреторные клетки, многими предшествующими исследо-

дователями [Ергольская, 1934, 1936; Krassilov, 1981; Снигиревская, 1993; Gensel, Johnson, 1994; Броушкин, Горденко, 2012, 2016] рассматривались как устьица. Одним из наиболее впечатляющих подтверждений такой интерпретации для кузнецких представителей группы кажется

фотография В.А. Красилова [Krassilov, 1981, р. 242, fig. 8C] с изображением поперечного среза «кутикулы», проходящего через секреторную клетку, на котором отчетливо видно, что она соединена с поверхностью «кутикулы» посредством канала, открывающегося наружу, как это обычно бывает у погруженных устьиц. Еще большую достоверность такой интерпретации придает фотография из работы П.Г. Гензель и Н.Г. Джонсон [Gensel, Johnson, 1994, pl. 5, fig. 25], демонстрирующая кольцо из 6 сопровождающих клеток, которые окружают канал и внешне напоминают побочные клетки погруженного устьица.

Однако если говорить о европейских представителях рассматриваемой группы (*S. ornata*), то интерпретация аналогичных структур как устьичных аппаратов вызывает множество трудно разрешимых вопросов. Поскольку мембрана, окружающая центральное усложнение («капсулу» Ищенко) в «устыцеподобной» структуре у *S. ornata*, абсолютно гладкая и не несет никаких следов клеточных стенок, ее нельзя считать производной нескольких клеток, будь то пара замыкающих или кольцо побочных клеток устьица. В силу этого, а также очень правильного округлого контура всей структуры в целом ее приходится рассматривать как остаток одной-единственной клетки.

А.В. Броушкин и Н.Г. Горденко [2012, с. 169, рис. 2а] в качестве обоснования «устычной» интерпретации рассматриваемых структур приводят фотографию поперечного среза немацерированной фитолеймы *S. ornata*, проходящего через такую структуру. Однако сравнение этой фотографии с моими, полученными с помощью СЭМ и КЛМ (табл. III, фиг. 6, 8; табл. IV, фиг. 2, 4; табл. V, фиг. 1–4), позволяет понять, что структуры, представленные на всех фотографиях, вполне однотипны. Разница заключается лишь в том, что на фотографии Броушкина и Горденко эта структура «провалилась» вглубь фитолеймы. То, что указанные авторы называют «сильно кутинизированными околоапертурными гребнями», на самом деле есть сечение наружного валика, который благодаря «провалу» клетки занял горизонтальное положение. Соответственно, «устычная пора» («УП») и «передний дворик» («ПД») – это пространство внутри валика, «внешние части апертурных стенок» – это центральное усложнение («капсула»), а «внутренние части апертурных стенок» («ВЧ») – срединный вертикальный гребень на «капсуле».

Скорее всего, рассматриваемые структуры у *S. ornata* соответствуют секреторным клеткам, выделявшим слизь благодаря разрыву своей внешней стенки. Сходные секреторные клетки, расположенные в меристодерме, известны у современных бурых водорослей семейства Alariaceae [Bold, Wynne, 1978]. В пользу того, что талломы *S. ornata* снаружи были покрыты слизью, свидетельствует большое количество растительного дебриса (разнообразных спор, обрывков посторонних фитолейм и т.п.), прилипшего к ним. Не исключено, что после разрыва внешней стенки секреторные клетки осуществляли также функцию газообмена через толстую «кутикулу», то есть фактически выполняли роль устьиц, не будучи морфологическими гомологами этих органов высших растений [Гоманьков и др., 2004].

Возможно, однако, что эти клетки в действительности были одногнездными органами размножения – спорангиями или гаметангиями, подобными тем, которые имеются у некоторых бурых водорослей из порядка Dictyosiphonales [Bold, Wynne, 1978]. Но то, что рассматриваемые структуры были многоклеточными органами размножения типа концептакул, развивавшимися на месте скопления мелких изометрических клеток (как это предполагал В.А. Красилов [Krassilov, Polevova, 2012]), кажется совершенно невероятным. Скорее всего, онтогенез данных структур был прочитан Красиловым «в обратную сторону»: не секреторные клетки развивались на месте скопления мелких клеток в результате их лизиса, а мелкие клетки развивались на месте секреторных после того, как они выбрасывали слизь через разрыв своей внешней стенки, а затем отмирали.

Морфологическое сходство структур, интерпретируемых мною как секреторные клетки, у *S. ornata* с «устыцеподобными» структурами у *H. sniatkovii* и *O. devonica* заставляет рассматривать в качестве секреторных клеток также и эти структуры, выявленные у кузнецких видов. Билатеральная симметрия обсуждаемых органов у *H. sniatkovii* бывает выражена лучше, чем у *S. ornata*, обуславливая их значительное сходство с парой замыкающих клеток (табл. II, фиг. 4). Однако в действительности «кутикула», которую можно принять за кутикулу апертурных стенок двух замыкающих клеток, скорее всего, представляет собой выстилку линейной апертурной щели, глубоко заходившей внутрь единственной секреторной клетки. Подтверждением того, что *H. sniatkovii* и *O. devonica* были водорослями и,

следовательно, не имели настоящих устьиц, служит обнаружение у *H. sniatkovii* описанного выше многогнездного репродуктивного органа.

Споры

На внешней поверхности «кутикулы» *S. ornata* часто наблюдаются прилипшие к ней споры (табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 4–13). Это могут быть окружные и совершенно гладкие трехлучевые споры типа *Calamospora* Schopf, Wilson et Bentall (табл. V, фиг. 5), но по большей части споры, ассоциирующие с фитолеймами *S. ornata*, могут быть определены как *Archaeozonotriletes* sp. Они имеют окружные или округло-треугольные очертания и на экваторе, по-видимому, снабжены цингулумом. Их проксимальная поверхность гладкая или шагреневая и несет трехлучевую щель разверзания, лучи которой приподняты над поверхностью споры и доходят до цингулума. Дистальная поверхность споры несет скульптуру в виде конических бугорков, вершины которых дополнительно отянуты наподобие тонких иголок. Размеры скульптурных элементов могут быть очень разными у разных спор. В простейшем случае маленькие бугорки расположены близко друг к другу, иголки на их вершинах почти незаметны, и кажется, что дистальная поверхность споры имеет шагреневый характер (табл. V, фиг. 9). Но встречаются споры и с более крупными скульптурными элементами, которые могут располагаться как сравнительно далеко друг от друга (табл. V, фиг. 13), так и почти вплотную друг к другу (табл. V, фиг. 12). В предельном случае вся дистальная поверхность споры сплошь покрыта огромными коническими выростами с отянутыми концами (табл. V, фиг. 10). Кроме того, споры сильно варьируют по размерам: их диаметр колеблется от 16 до 50 мкм. В одном случае прилипшим к поверхности «кутикулы» оказался целый спорангий, причем в нем явно присутствуют споры двух разных размерных категорий (табл. V, фиг. 14), указывая на принадлежность его к гетероспоровым растениям, скорее всего, к прогимноспорам или баринофитовым (в обеих группах известны споры типа *Aneurospora* Streel или *Cymbosporites* Allen, морфологически близкие к *Archaeozonotriletes* Naumova [Balme, 1995]; для баринофитовых, кроме того, характерно развитие микро- и мегаспор в одном спорангии).

В ассоциации с «кутикулами» *Himanthaliopsis* и *Orestovia* споры встречаются существенно реже. В.А. Красилов [Krassilov, 1981] вместе с «кутикулами» *O. devonica* описывал шиповатые споры, сходные с теми, которые ассоциируют с *S. ornata*, причем отмечал для них столь жеенную изменчивость в отношении размеров скульптурных элементов.

Морфологическое разнообразие спор, ассоциирующих с «кутикулами» *Orestovia*-подобных растений, соответствует видовому или даже родовому уровню различий, традиционно принятому в систематике дисперсных миоспор. Это заставляет предположить, что данные споры производились другими растениями, чем те, которым принадлежали описываемые фитолеймы, и лишь прилипали к ослабленным талломам, возможно, даже после их отмирания. Остатки высших растений, которые могли производить эти споры, встречаются как в Воронежской области вместе с *S. ornata*, так и в Кузбассе вместе с *H. sniatkovii*. Так из Павловского карьера был описан род *Istchenkophyton* Broushkin et Gordenko, вероятно относящийся к папоротникам [Broushkin, Gordenko, 2009], а из барзасских углей – плауновидное *Barsassia* Snigirevskaya [Снигиревская, Богданова, 1992].

Так же случайно прилипшим к поверхности таллома *S. ornata* является, вероятно, спорангий, изображенный на табл. V, фиг. 14. Его органическая связь с соответствующей фитолеймой не выявлена, а гетероспория свидетельствует о высоком эволюционном уровне развития, который плохо согласуется с крайне примитивной морфологией фитолейм рода *Schuguria*.

Проводящие элементы

В качестве аргумента в пользу принадлежности *Orestovia*-подобных растений к высшим растениям указывалось на наличие у них проводящих элементов с кольцевыми утолщениями стенок [Ергольская, 1934, 1936; Krassilov, 1981; Гоманьков и др., 2004]. Однако, как показал В.А. Красилов [Krassilov, Polevova, 2012], имитировать кольцевые утолщения могут приподнятые края маленьких пор в стенках проводящих клеток, когда такие окаймления соседних пор сливаются друг с другом. Поэтому наличие кольцевых утолщений на стенках проводящих элементов не представляется достаточным основанием для того, чтобы рассматривать материнские растения как высшие.

Заключение

В группу *Orestovia*-подобных растений объединяются средне-верхнедевонские растения, обладающие простой макроморфологией и толстой «кутикулой» (оболочкой, устойчивой к стандартной процедуре мацерации). Они распространены на Восточно-Европейской платформе (род *Schuguria*) и в Кузбассе (роды *Orestovia* и *Himanthaliospis*). Вопрос о том, являются ли данные растения водорослями или же они относятся к числу высших растений, до настоящего времени окончательно не решен. При его обсуждении одним из решающих аргументов является морфологическая интерпретация своеобразных «устыциеподобных» структур, наблюдавшихся в поверхностном клеточном слое рассматриваемых растений. Проведенные

ультраструктурные исследования этих образований показывают, что они, скорее всего, представляют собой секреторные клетки, выделявшие слизь. Подобные клетки известны у бурых водорослей семейства Alariaceae (пор. Laminariales). Кроме того, на одном остатке, принадлежащем к роду *Himanthaliospis*, был обнаружен репродуктивный орган (спорангий или гаметангий), морфологически сходный с многогнездными гаметангиями бурых водорослей из порядка Dictyosarcopales. Все эти данные позволяют сближать *Orestovia*-подобные растения из девона России с бурыми водорослями, хотя более точное определение их таксономического положения внутри указанного отдела представляется пока невозможным.

Благодарности

Многочисленные фитолеймы *S. ornata* из Михайловского карьера КМА были предоставлены мне для изучения Е.Ю. Охапкиной (Геологический факультет МГУ, Москва) и А.Е. Брусенцевым (ВНИИ Овощеводства РАН, Московская обл.). Ю.В. Мосейчик и И.А. Игнатьев (Геологический институт РАН, Москва) помогали мне в сборе материала в Павловском карьере. Благодаря Н.В. Горьковой и А.Т. Савичеву (Геологический институт РАН, Москва) я получил возможность изучить фитолеймы *H. sniatkovi* с использованием сканирующего электронного микроскопа CamScan MV-2300 и микрозондовой энергодис-

персионной приставки INCA-200. Л.А. Карцева, Н.В. Носова и С.С. Попова (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург) оказали мне большую помощь в работе с оборудованием Центра коллективного пользования БИН РАН – сканирующим электронным микроскопом JEOL JSM-35C и конфокальным лазерным микроскопом LSM-780 (Carl Zeiss). Всем перечисленным лицам я приношу свою искреннюю признательность.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0126-2019-0003 БИН РАН и вопреки отсутствию финансовой поддержки со стороны РФФИ (проект-заявка № 18-04-01264).

Литература

Броушкин А.В., Горденко Н.В. Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду // Ранняя колонизация суши. – М.: ПИН РАН, 2012. – С. 157–176.

Броушкин А.В., Горденко Н.В. Девонская флора Среднего – Нижнего Поволжья // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2016. – Т. X. – № 1. – С. 14–33.

Гоманьков А.В. Морфолого-таксономическая интерпретация *Orestovia* и *Schuguria*, загадочных растений из девона России // Докл. АН. – 2018. – Т. 482. – № 1. – С. 108–110.

Гоманьков А.В., Космакова А.В., Леонов М.Л. Новые данные о морфологии девонских растений рода *Orestovia* // Топорковские чтения (Междунар. науч. горно-геол. конф.). Вып. VI. – Рудный, 2004. – С. 229–240.

Ергольская З.В. Новые данные о происхождении барзасских углей // Химия твердого топлива. – 1934. – Т. 5. – Вып. 1. – С. 32–39.

Ергольская З.В. Петрографическое изучение барзасских углей // Тр. ЦНИГРИ. – 1936. – Вып. 70. – С. 3–54.

Залесский М.Д. Естественная история одного угля. – Пгд, 1915. – 75 с. (Тр. Геол. ком. Нов. сер. Вып. 139).

Залесский М.Д. О генезисе барзасских сапромунистов // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естест. наук. – 1931. – Т. 7. – № 3. – С. 401–402.

Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. О составе материнского вещества углей Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естест. наук. – 1931. – Т. 7. – № 2. – С. 269–275.

Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. – Киев: Наук. думка, 1981. – 111 с.

Парищев А.А. О природе девонских липтобиолитов из окрестностей Красноярска // Химия твердого топлива. – 1937. – Т. 8. – Вып. 9. – С. 753–757.

- Ларищев А.А.* Угли типа барзасских на восточном склоне Северного Урала // Уч. зап. ТГУ. – 1947. – № 7. – С. 126–131.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
- Мейен С.В.* Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]). – М.: ГЕОС, 2009. – 108 с.
- Раскатова М.Г.* Миоспоровая зональность средневерхнедевонских отложений юго-восточной части Воронежской антеклизы (Павловский карьер) // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Сер. геол. – 2004. – № 2. – С. 89–98.
- Снигиревская Н.С.* О принадлежности *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклиза) к высшим растениям // Палеонтол. журн. – 1993. – № 4. – С. 133–138.
- Снигиревская Н.С., Богданова Л.А.* Находка устьиц и ксилемы у растений рода *Barsassia* (Asteroxylaceae) из среднего девона Кузнецкого бассейна и некоторые аспекты стоматографического исследования древних растений // Бот. журн. – 1992. – Т. 76. – № 1. – С. 58–66.
- Стадников Г.Л., Пуцилло В.Г., Бакушинская Л.Н.* Барзасские угли // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук. Сер. хим. – 1936. – № 2. – С. 387–396.
- Чиркова-Залесская Е.Ф.* Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 140 с.
- Balme B.E.* Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1995. – Vol. 87. – P. 81–323.
- Bold H.C., Wynne M.J.* Introduction to the algae: Structure and reproduction. – Englewood Cliffs: Prentice-Hall, Inc., 1978. – 706 p.
- Broushkin A.V., Gordenko N.V. Istchenkophyton filiforme* gen. et sp. nov., a new small vascular plant with thick cuticle from the Devonian of Voronezh Region (European Russia) // Paleontol. J. – 2009. – Vol. 43. – No. 10. – P. 1202–1216.
- Gensel P.G., Johnson N.G.* The cuticular structure and stomatal organization of *Orestovia* sp. cf. *O. petzii* from the Kuznetsk Basin, Western Siberia // Palaeontographica. Abt. B. – 1994. – Bd. 233. – Lfg. 1–6. – S. 1–10.
- Krassilov V.* *Orestovia* and the origin of vascular plants // Lethaia. – 1981. – Vol. 14. – P. 235–250.
- Krassilov V., Polevova S.* Devonian thalloid plants (Orestoviaceae) and associated spore tetrads // The Palaeobotanist. – 2012. – Vol. 61. – P. 359–372.
- Kräusel R.* *Spongiphyton* nov. gen. (Thallophyta) und *Haplostigma* Seward (Pteridophyta) in Unter Devon von Paraná // Paleontologia do Paraná. Vol. Comemorativo do 1 Centenario do Estado do Paraná. – Curitiba: Publicado pela Comissão de Comemorações de Centenário do Paraná, 1954. – P. 195–210.
- Kräusel R., Venkatachala B.S.* Devonische Spongiphytaceen aus Ost- und West-Asien // Senckenbergiana Lethaea. – 1966. – Vol. 47. – No. 3. – P. 215–251.
- Snigirevskaya N.S., Nadler Yu.S.* Habit and relationships of *Orestovia* (Middle Devonian) // Palaeontographica. Abt. B. – 1994. – Bd. 233. – Lfg. 1–6. – S. 11–18.
- Stein W.E., Harmon G.D., Hueber F.M.* *Spongiphyton* from the Lower Devonian of North America reinterpreted as a lichen // Am. J. Bot. – 1993. – Vol. 80. – No. 6. – Supplement. Abstracts. – P. 93.
- Taylor W.A., Free C., Boyce C., Helgemo R., Ochoads J.* SEM analysis of *Spongiphyton* interpreted as a fossil lichen // Int. J. Plant Sci. – 2004. – Vol. 165. – P. 875–881.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Фиг. 1. Барзасский уголь – массовое скопление фитолейм *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky; обр. № 4734/65; Кемеровская обл., р. Барзас; средний девон; длина линейки 5 мм.

Фиг. 2. Изолированная фитолейма *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky; экз. № 4734/65-5; там же; длина линейки 5 мм.

Фиг. 3, 4. Фрагмент «кутикулы» *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky; экз. № 4734/65-2; там же; длина линейки 0,2 мм: 3 – внешняя поверхность «кутикулы», бугорки, соответствующие секреторным клеткам; 4 – внутренняя поверхность «кутикулы», на дне ямки, соответствующей бугорку на внешней поверхности, видна «кутикула» секреторной клетки (показана стрелкой).

Фиг. 5. Изолированная фитолейма *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya; экз. № 1856/3-2; Курская обл., Михайловский карьер КМА; средний девон; длина линейки 5 мм.

Таблица II

Фиг. 1–9. «Кутикула» *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky; СЭМ; Кемеровская обл., р. Барзас, средний девон: 1 – скол «кутикулы» (внешняя сторона наверху справа); экз. № 4734/67-2; длина линейки 10 мкм; 2 – внутренняя сторона, видны ямки с секреторными клетками; экз. № 4734/64-1; длина линейки 200 мкм; 3 – ямка с «кутикулой» секреторной клетки; экз. № 4734/64-1; длина линейки 50 мкм; 4 – «кутикула» секреторной клетки, глубоко заходившая в щелевидную апертуру; экз. № 4734/64-1; длина линейки 50 мкм; 5 – ямка на внутренней поверхности с внутренним (лодочковидным) отверстием канала, закрытым «кутикулой» секреторной клетки; экз. № 4734/67-2; длина линейки 50 мкм; 6 – «кутикула» той же секреторной клетки, что и на фиг. 5; экз. № 4734/67-2; длина линейки 20 мкм; 7 – друзья кварца в ямке на месте секреторной клетки; экз. № 4734/65-6; длина линейки 100 мкм; 8 – скол «кутикулы» (внешняя сторона сверху), снизу видна друзья кварца, развившаяся по ямке на

месте секреторной клетки; экз. № 4734/65-1; длина линейки 100 мкм; 9 – внешняя поверхность с другой кварца, прорвавшей «кутикулу»; экз. № 4734/64-2; длина линейки 100 мкм.

Таблица III

Фиг. 1–3. «Кутикула» *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky с внешней стороны с многогнездным репродуктивным органом (спорангием?); СЭМ; экз. № 4734/65-1, Кемеровская обл., р. Барзас, средний девон: 1 – репродуктивный орган показан стрелкой; длина линейки 1 мм; 2 – длина линейки 200 мкм; 3 – длина линейки 100 мкм.

Фиг. 4. Скол «кутикулы» *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya (внешняя сторона наверху справа); СЭМ; экз. № 1856/3-2; Курская обл., Михайловский карьер КМА; средний девон; длина линейки 10 мкм.

Фиг. 5, 6. Секреторная клетка *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya с внутренней стороны; СЭМ; тот же экземпляр: 5 – длина линейки 100 мкм; 6 – длина линейки 50 мкм.

Фиг. 7. Внутренняя поверхность «кутикулы» *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya; СЭМ; экз. № 1854/6-21; Воронежская обл., Павловский карьер; средний девон; длина линейки 500 мкм.

Фиг. 8. Секреторная клетка *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya с внешней стороны; СЭМ; экз. № 1856/3-1; Курская обл., Михайловский карьер КМА; средний девон; длина линейки 20 мкм.

Таблица IV

Фиг. 1, 2. *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya, секреторная клетка со спорой, снаружи прилипшей к «кутикуле»; преп. № 1856/3-1, т. 2; Курская обл., Михайловский карьер КМА; средний девон: 1 – СМ; длина линейки 50 мкм; 2 – КЛМ; внутренняя сторона «кутикулы»; длина линейки 20 мкм.

Фиг. 3, 4. Секреторная клетка *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya; преп. № 1856/3-1, т. 1; там же:

3 – СМ; длина линейки 50 мкм; 4 – КЛМ; внутренняя сторона «кутикулы»; длина линейки 20 мкм.

Фиг. 5. *Archaeozonotriletes* sp., две споры, прилипшие к «кутикуле» *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya; СМ; преп. № 4734/66-5А, т. 1; там же; длина линейки 20 мкм.

Фиг. 6. «Кутикула» *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya; СМ; преп. № 4734/66-3, т. 1; там же; длина линейки 200 мкм.

Фиг. 7, 8. *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya, скопления мелких изометрических клеток, не связанные с секреторными клетками; СМ; преп. № 1856/3-1; там же; длина линейки 100 мкм: 7 – т. 3; 8 – т. 4.

Таблица V

Фиг. 1–3. *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya, внешняя поверхность «кутикулы» в районе секреторной клетки; СЭМ; Курская обл., Михайловский карьер КМА; средний девон; длина линейки 50 мкм: 1 – экз. № 1856/3-3; 2, 3 – экз. № 1856/3-1.

Фиг. 4. *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya, внешняя поверхность секреторной клетки с прилипшей к ней спорой; СЭМ; там же; экз. № 1856/3-2; длина линейки 50 мкм.

Фиг. 5–14. Споры, прилипшие к «кутикуле» *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya; СЭМ; там же: 5 – *Calamospora* sp. с проксимальной стороны; экз. № 1856/3-1; длина линейки 10 мкм; 6 – *Archaeozonotriletes* sp. с проксимальной стороны; экз. № 1856/3-1; длина линейки 10 мкм; 7–9 – *Archaeozonotriletes* sp. с проксимальной стороны; экз. № 1856/3-2; длина линейки 10 мкм; 10 – *Archaeozonotriletes* (?) sp., скульптура на дистальной стороне; экз. № 1856/3-1; длина линейки 20 мкм; 11 – *Archaeozonotriletes* (?) sp. с дистальной стороны; экз. № 1856/3-1; длина линейки 20 мкм; 12 – *Archaeozonotriletes* (?) sp. с дистальной стороны; экз. № 1856/3-2; длина линейки 10 мкм; 13 – *Archaeozonotriletes* (?) sp. с дистальной стороны; экз. № 1856/3-1; длина линейки 10 мкм; 14 – спорангий; экз. № 1856/3-1; длина линейки 50 мкм.

Orestovia-like plants from the Devonian of Russia: morphology and taxonomic position

A.V. Gomankov

Komarov Botanical Institute of RAS, Professora Popova st. 2, 197376 St.-Petersburg, Russia

The Middle – Late Devonian plants distinguished by very simple gross morphology and thick «cuticle» (coat resistant to maceration) are considered. Three genera, i.e. *Himanthaliopsis*, *Orestovia* and *Schuguria*, are discerned within the group under consideration (*Schuguria* occurs at the East-European Platform, whereas *Himanthaliopsis* and *Orestovia* are known from the Kuznetsk Basin). *Himanthaliopsis sniatkovii* and *Schuguria ornata* are described with emended diagnoses. The structures formerly often interpreted as stomata are most likely to be gland cells producing mucilage. A reproductive organ similar to a multilocular sporangium has been found in attachment to a compression of *H. sniatkovii*. The obtained data suggest the closeness of the plants studied to brown algae.

