Необычные плауновидные из местонахождения Яман-Ус (верхняя пермь Южной Монголии)

А.В. Гоманьков

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

По многочисленным отпечаткам с фитолеймами описывается вид *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov, прежде относившийся к листостебельным мхам. Среди разрозненных остатков растений, принадлежавших данному виду, удается идентифицировать листья, стебли, мужские и женские спороношения (фертильные зоны), ризофоры и корни. Самым необычным признаком описываемых растений являются колбовидные пельтатные листья. Однако по совокупности других морфологических признаков эти растения относятся к изоэтовым и сближаются с родами *Takhtajanodoxa* Snigirevskaya и *Suchonodendron* Gomankov.

Местонахождение ископаемых растений Яман-Ус в Южной Гоби известно с 80-х годов прошлого века [Вахрамеев и др., 1986]. Оно представляет собой несколько выходов терригенных пород, разбросанных по сухим руслам в окрестностях колодца Яман-Ус в 25 км восточнее сомона Номгон (Монголия, аймак Умнеговь). В 2003 и 2011 годах палеоэнтомологический отряд Палеонтологического института РАН собрал в Яман-Усе обширную коллекцию растительных остатков, по материалам которой М.С. Игнатов и Д.Е. Щербаков [Ignatov, Shcherbakov, 2011] описали четыре новых вида листостебельных мхов: *Yamanusia crassicostata* Ignatov et Shcherbakov, *Atrichites triassicus* Ignatov et Shcherbakov, *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov и *Tricostium triassicum* Ignatov et Shcherbakov. Для трех первых видов были установлены также новые роды, а вид *T. triassicum* был отнесен к роду, описанному прежде В.А. Красиловым [Krassilov, 1973] из юрских отложений Буреинского бассейна. Привлечение дополнительных материалов из той же коллекции позволило установить, что остатки, описанные М.С. Игнатовым и Д.Е. Щербаковым как *P. grossiserratus*, в действительности принадлежат плауновидным с очень своеобразной морфологией. Описанию этих растений в составе отдела Lycopsida посвящена настоящая статья.

Стратиграфическое положение местонахождения

Местонахождение Яман-Ус (см. рисунок) находится на границе Ангарской и Субангарской палеофлористических областей [Гоманьков, 2002]. Его стратиграфия была описана М.В. Дуранте и У. Лувсанцэдэн [2002]. Эти авторы все флороносные отложения, представленные в данном местонахождении, относят к яманусской свите, в составе которой выделяются две толщи – нижняя угленосная и верхняя песчаниковая. По флоре (главным образом, по присутствию сульцивных кордаитов и рода *Rufloria* S. Meyen) угленосная толща может быть сопоставлена с ленинским горизонтом верхней перми Кузбасса или комплексом RS С.В. Мейена [1990б], а также с уржумским – вишкильским горизонтами Восточно-Европейской платформы [Гоманьков, 2018]. Эта толща также содержит и ряд «молодых» элементов флоры. Именно из нее В.А. Вахрамеев с соавторами [Вахрамеев и др., 1986] описал остатки листьев *Guramsania hosbajari* Vachrameev, E. Lebedev et Sodov, возможно, принадлежавших цикадовым. Из этой же толщи мною [Гоманьков, 2002] был описан своеобразный лепидофит *Takhtajanodoxa mongolica* Gomankov, сходный с *T. mirabilis* Snigirevskaya (типовым видом рода), описанным [Снигирев-

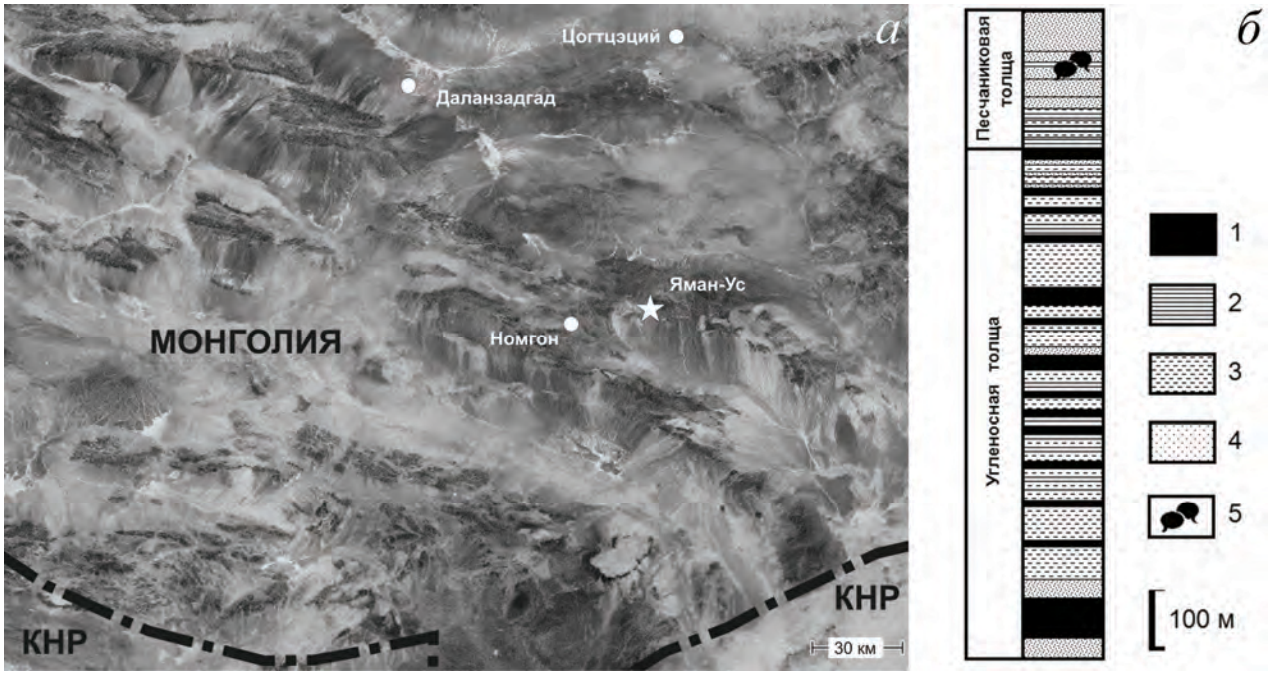


Рисунок. Географическое положение (*а*) и разрез пермских отложений (*б*) местонахождения Яман-Ус (по [Дуранте, Лувсанцэдэн, 2002]): 1 – угли; 2 – аргиллиты; 3 – алевролиты; 4 – пески и песчаники; 5 – стратиграфическое положение растительных остатков, описываемых в настоящей статье

ская, 1980а, б] из путоранского горизонта Тунгусского бассейна [Садовников, 2016], который некоторыми авторами [Могучева, 1998] безоговорочно относится к триасу, тогда как другие авторы [Садовников, 2017] допускают для него также позднепермский (хотя и поствятский) возраст.

Песчаниковая толща, перекрывающая угленосную, уже не содержит остатков кордаитов, но зато в ней встречаются элементы татариновой флоры [Гоманьков, Мейен, 1986] (*Pursongia* Zalessky, *Peltaspermopsis* Gomankov), на основании чего М.В. Дуранте и У. Лувсанцэдэн [2002] сопоставляют ее с вятским горизонтом Восточно-Европейской платформы. Вместе с тем собранная в ней фауна насекомых, включающая грилоблаттидовых семейства Chaulioditidae, а также нимфы поденок, позволяет сопоставлять ее с надугленосными отложениями центральной Ангариды – мальцевской свитой Кузбасса и вулканогенными отложениями Тунгусского бассейна (письменное сообщение Д.Е. Щербакова). Ввиду этого М.С. Игнатов и Д.Е. Щербаков [Ignatov, Shcherbakov, 2011] относят ее к триасу.

Можно, однако, заметить, что в разрезе местонахождения Яман-Ус, точно так же как и на Восточно-Европейской платформе, отсутствуют аналоги комплекса S С.В. Мейена (тайлуганского и грамотеинского горизонтов Кузбасса и гагарьеостровского горизонта Тунгусского бассейна): непосредственно на аналоги комплекса RS ложатся отложения с татариновой флорой и без каких-либо кордаитов. Если учесть, что в надугленосных отложениях Кузбасса и Тунгусского бассейна, не содержащих остатков кордаитов, элементы татариновой флоры (*Tatarina* S. Meyen, *Kirjamkenia* Prynada, *Lepidopteris* Schimper, *Rhipidopsis* Schmalhausen, *Quadrocladus* Mädler, *Takhtajanodoxa* Snigirevskaya) также встречаются, то можно предположить, что на периферии Ангариды (в Субангарской флористической области) существует региональный перерыв в осадконакоплении (или в последовательности флористических комплексов), соответствующий по времени комплексу S центральной Ангариды. Нижняя часть надугленосных отложений центральной Ангариды при таком сопоставлении будет соответствовать вятскому горизонту Восточно-Европейской платформы, на чем настаивает Г.Н. Садовников [2017]. Это снимает противоречие в датировках песчаниковой толщи Яман-Уса по флоре и по насекомым, но заставляет относить данную толщу к перми, а никак не к триасу.

Материал и методы изучения

Все растительные остатки, собранные в Яман-Усе палеоэнтомологическим отрядом ПИН РАН, происходят из десятисантиметрового прослоя зеленовато-серых аргиллитов, заключенного в верхнюю песчаниковую толщу яманусской свиты. Они представлены сильно фрагментированными отпечатками с очень тонким слоем органического вещества, который, однако, позволяет в ряде случаев рассмотреть клеточную структуру материнского растения. В захоронении преобладают фрагменты листьев, описанные М.С. Игнатовым и Д.Е. Щербаковым как *Atrichites triassicus* (табл. I, фиг. 1) и *Palaeosyrrhopodon grossiserratus*. Многочисленны также отпечатки стеблей с листовыми рубцами, принадлежавшие, скорее всего, тем же растениям, что и листья *P. grossiserratus* (см. ниже). Часто встречаются отпечатки линейных дихотомирующих органов с единственной ундулирующей жилкой (табл. I, фиг. 2). Они интерпретируются мною как корни тех же самых растений, хотя это могут быть и слоевища печеночников. Из сосудистых растений, заведомо не относящихся к плауновидным, в коллекции удалось определить несколько фрагментов папоротниковидных перышек, сходных с остатками, которые были описаны В.Д. Принадой [1970] из вулканогенных отложений Тунгусского бассейна под названиями *Pecopteris crenata* Prynada и *Sphenopteris* sp. A[1], а также один фрагмент простоперистой вайи, вероятно, принадлежавшей голосеменному растению, сходному с родом *Guramsania* Vachrameev, E. Lebedev et Sodov, но отличавшемуся от него деталями жилкования перышек.

Остатки изучались и фотографировались с помощью бинокуляра Stemi-2000-CS (Carl Zeiss) с увеличением до 50 раз.

Поскольку фитолеймы были представлены лишь в виде очень тонкой пленки, где сохранялся, как правило, лишь один слой клеток, к тому же не имеющий кутикулы, то для того, чтобы изучить микроструктуру остатков в световом микроскопе, фитолеймы переносились на пленки из смеси Дарра (метод трансфер-препаратов).

Смесь Дарра имеет следующий состав (в расчете на 1 л растворителя, в качестве которого используется бутил-ацетат):

нитроцеллюлоза с 12–13% азота ...…… 115 г;
амиловый спирт ..……. 200 мл;
толуол …….. 100 мл;
обезвоженное касторовое масло …… 5 мл.

При избытке бутил-ацетата смесь Дарра имеет консистенцию густой жидкости, а после его испарения превращается в твердую прозрачную пленку, которая хорошо склеивается с фитолеймой и препятствует ее механическому разрушению. Для приготовления трансфер-препаратов каждый отпечаток с фитолеймой накрывался смесью Дарра, и после ее высыхания (в течение примерно 6 часов) весь штуф породы выдерживался в течение суток в концентрированной соляной кислоте для растворения карбонатов, а затем – в плавиковой кислоте для полного растворения силикатов (2–5 суток в зависимости от размеров штуфа). После этого пленка, образовавшаяся из смеси Дарра, с приклеившейся к ней фитолеймой промывалась для удаления остатков кислоты и сохранившихся микрочастиц породы и высушивалась. Затем для полного обезвоживания она проводилась последовательно через этиловый спирт, смесь (в примерно одинаковых объемах) спирта и ксилола и чистый ксилол. Далее она заделывалась в препараты для светового микроскопа. В качестве среды для заделки использовался канадский бальзам (он оптически растворяет смесь Дарра), растворявшийся в ксилоле, и для последующего испарения ксилола и затвердевания канадского бальзама препараты выдерживались под грузом в течение недели.

Естественно отмацерированные фитолеймы, выделявшиеся в результате объемного растворения породы, заделывались в препараты, где в качестве среды для заделки использовался глицерин-желатин. Препараты изучались и фотографировались в проходящем свете в световых микроскопах Amplival Carl Zeiss и Scope.Al (Carl Zeiss) с увеличениями от 30 до 400 раз.

Оригиналы к настоящей статье хранятся в лаборатории палеоботаники БИН РАН (Санкт-Петербург).

[1] Эти остатки можно рассматривать как дополнительные свидетельства в пользу близости флоры из песчаниковой толщи Яман-Уса к «хвойно-папоротниковой флоре» И.А. Добрускиной [1982], характеризующей вулканогенные отложения Тунгусского бассейна.

Систематическая часть

Отдел Lycophyta[2]
Класс Lycopsida
Порядок Isoëtales

? Семейство Pleuromeiaceae H. Potonié 1904

Род *Palaeosyrrhopodon* Ignatov et Shcherbakov 2011, emend. nov.

Palaeosyrrhopodon: Ignatov, Shcherbakov, 2011, p. 77.

Типовой вид (установлен при первоописании) – *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov, верхняя пермь Южной Монголии.

Исправленный диагноз. Растения гетероспоровые. Пластинка листа дифференцирована на неправильно-округлую или овальную проксимальную и узко-треугольную или линейную дистальную части. По всей периферии проксимальной части листа располагаются крупные густо расположенные зубчики. В основании дистальной части листа зубчики становятся меньше, располагаются реже и совсем исчезают вблизи верхушки. Листья прикрепляются к стеблю в центре своей проксимальной части. Стебли несут листовые рубцы округлой, овальной или ромбической формы. Спорангии овальные, прикрепляются в пазухах листьев, которые мало отличаются от вегетативных. Мегаспоры шаровидные, гладкие, с простой трехлучевой щелью, почти достигающей экватора.

Emended diagnosis. Plants heterosporous. Leaf blade differentiated into irregularly rounded or oval proximal and elongated triangular or linear distal parts. The whole periphery of the proximal part of the leaf bears irregularly arranged large teeth. At the base of the distal part teeth become smaller, sparsely arranged to disappearing near the apex. Leaves attached to stem by the centre of the proximal part of the blade. Stems with round, oval, or rhombic leaf scars. Oval sporangia attached at axils of leaves, which are similar to vegetative ones. Megaspores spherical, smooth, with simple trelete mark, the rays extending almost to the equator.

Сравнение. От большинства родов, традиционно относимых к семейству Pleuromeiaceae, описываемый род отличается отсутствием специализированных спорофиллов и стробилов, а также пельтатной формой листьев (место соединения листовой пластинки со стеблем или черешком находится не на краю листовой пластинки, а в ее середине). Ближе всего род *Palaeosyrrhopodon* стоит к родам *Takhtajanodoxa* Snigirevskaya и *Suchonodendron* Gomankov [Снигиревская, 1980а, б; Гоманьков, 2002]. У представителей вида *Takhtajanodoxa mirabilis* так же, как у *Palaeosyrrhopodon*, скорее всего, не было специализированных спорофиллов и стробилов, тогда как у другого вида того же рода – *T. mongolica* – они были, а для рода *Suchonodendron* характер спороношений остается неизвестным. Листья как у *Takhtajanodoxa*, так и у *Suchonodendron* были неопадающими и, в отличие от *Palaeosyrrhopodon*, не оставляли настоящих листовых рубцов на стебле. Кроме того, пельтатные листья *Palaeosyrrhopodon* прикреплялись к стеблю в середине своей расширенной проксимальной части, тогда как листья *Takhtajanodoxa* и *Suchonodendron* прикреплялись к стеблю своим основанием и, таким образом, не были пельтатными.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Верхняя пермь Южной Монголии.

Palaeosyrrhopodon grossiserratus Ignatov et Shcherbakov 2011, emend. nov.

Табл. I, фиг. 2(?), 3–8; табл. II–V

Palaeosyrrhopodon grossiserratus: Ignatov, Shcherbakov, 2011, p. 77–78, figs 16–18, 20–26.

Голотип – экз. № 5437/9а (ПИН РАН) [Ignatov, Shcherbakov, 2011, figs 16–18]; отпечаток листа с очень тонкой фитолеймой; местонахождение Яман-Ус, яманусская свита, песчаниковая толща, верхняя пермь.

Holotype – specimen No. 5437/9a (PIN RAS) [Ignatov, Shcherbakov, 2011, figs 16–18]; impression of a leaf with very thin compression; Yaman-Us locality, Yamanus Formation, Sandstone Member, the Upper Permian.

Исправленный диагноз. Такой же, как для рода.

Emended diagnosis. The same as for the genus.

Описание. Остатки описываемого вида доминируют в типовом местонахождении. Они представлены разными типами органов, но их

[2] Надродовая систематика дана в соответствии с работой [Гоманьков, 2002] (обоснование см. ниже в разделе «Обсуждение»).

принадлежность одному виду помимо отмеченного доминирования в ориктоценозе (критерий A2 по С.В. Мейену [1992]) устанавливается также на основании случаев прямого наблюдения органической связи (листья и стебли, листья и спороношения; критерий ОС) и специфических маркеров (стебли и ризофоры; критерий М).

Листья. Листовая пластинка у описываемого вида имеет колбовидную форму. Она дифференцируется на расширенную проксимальную и сравнительно узкую дистальную часть (табл. I, фиг. 3, 5). Проксимальная часть обычно имеет неправильно овальную форму. Ее ширина составляет 2–5 мм, длина – 3–6 мм. Края проксимальной части листа могут быть ровными (табл. I, фиг. 3, 5, 6; табл. II, фиг. 3, 6, 7) или неправильно волнистыми (табл. I, фиг. 4; табл. II, фиг. 4). В основании проксимальной части часто (но не всегда) наблюдается выемка, придающая ей в целом сердцевидную форму (табл. I, фиг. 6; табл. II, фиг. 4, 6). Вдоль всего края проксимальной части листа густо расположены крупные и разновеликие зубчики, достигающие 80–230 мкм в длину (табл. II, фиг. 5–8).

Дистальная часть листа линейная или узкотреугольная, достигает ~20 мм в длину и 0,5–2 мм в ширину. Верхушка листа приостренная (табл. II, фиг. 1, 2). Зубчики по краю дистальной части листа располагаются лишь в ее основании. Они существенно меньше и расположены реже, чем в проксимальной части (табл. I, фиг. 7, 8).

Единственная жилка имеет примерно 0,6 мм в толщину. Она начинается в центре проксимальной части листа и достигает верхушки. Лигула на изученных листьях не наблюдалась, вероятно, потому, что адаксиальная поверхность листьев сохраняется лишь в исключительных случаях. Однако в центре проксимальной части листьев на абаксиальной стороне часто виден небольшой бугорок (табл. II, фиг. 3), возможно, соответствующий глоссоподию и базальному вздутию, характерному для листьев рода *Takhtajanodoxa* [Гоманьков, 2002].

Поскольку весь край проксимальной части листа сплошь покрыт зубчиками, на нем нет места, где пластинка листа могла бы прикрепляться к стеблю или к черешку. Очевидно, листья описываемого вида были пельтатными и прикреплялись к стеблю в центре своей проксимальной части. На это указывает и тот факт, что жилка никогда не начинается от края листа, а всегда только от центра проксимальной части.

Фитолейма листьев сохраняет, как правило, только их абаксиальную эпидерму, очень редко – адаксиальную (табл. I, фиг. 5). Абаксиальная эпидерма в центре проксимальной части листа изогональная (табл. III, фиг. 1), сложена изометричными 4–6-угольными клетками диаметром 20–40 мкм. Радиальные стенки клеток ровные, прямые или изогнутые. Вне этой центральной зоны клетки становятся более вытянутыми и образуют довольно правильные ряды, радиально расходящиеся к краям листа (табл. II, фиг. 8; табл. III, фиг. 2). По краю листа располагаются клетки с утолщенными периклинальными стенками, образующие «кайму», которая бывает видна даже при сравнительно небольшом увеличении (табл. II, фиг. 7, 8; табл. III, фиг. 2). В дистальной части листа эпидермальные клетки выглядят так же, как в проксимальной, и так же образуют правильные продольно ориентированные ряды (табл. III, фиг. 3). По краям дистальной части листа наблюдаются такие же (но более узкие) каемки из клеток с утолщенными периклинальными стенками, как и на краях проксимальной части. Устьиц ни в одном препарате эпидермы обнаружено не было.

Стебли. Стебли растений описываемого вида имеют толщину 6–15 мм и несут округлые, овальные или ромбические листовые рубцы, расположенные в правильных парастихах (табл. V, фиг. 1, 8). На одном из имеющихся образцов (табл. V, фиг. 5) представлен отпечаток стебля вместе с отпечатками проксимальных частей прикреплявшихся к нему листьев, в том числе обладающих характерной сердцевидной формой благодаря выемкам на нижнем крае. Это, помимо совместной встречаемости описываемых листьев и стеблей, может служить доказательством их принадлежности одному и тому же виду.

Листовые рубцы имеют размеры 0,6×0,4 мм и, как правило, образованы совершенно однородным черным углем. Однако в некоторых случаях в пределах рубца удается рассмотреть определённую тканевую структуру (табл. V, фиг. 7). В центре его располагается округлый рубчик, соответствующий, по-видимому, проводящему пучку. Ниже располагается подковообразная полость, которая отделяет проводящий пучок от внешней покровной ткани, вероятно, переходившей в эпидерму листа.

Внешняя кора сложена крупными толстостенными клетками, собранными в правильные продольные ряды (табл. III, фиг. 4; табл. V, фиг. 2). Эти ряды радиально расходятся от листовых

рубцов, а затем, изгибаясь, «выстраиваются» вдоль стебля (табл. V, фиг. 3). Подобно стеблям *Takhtajanodoxa* и *Suchonodendron*, описываемые стебли имели полость на месте внутренней коры, сохранявшуюся в виде слепков (табл. V, фиг. 4). Поверхность такого слепка несет характерную скульптуру в виде чередующихся желобков и ребер, верхние окончания которых соответствуют выходу во внешнюю кору проводящих пучков, направляющихся в листья. В центре стебля располагался проводящий цилиндр (табл. V, фиг. 6) толщиной 1,5–4 мм, возможно, сложенный трахеидами с лестничными утолщениями стенок (табл. III, фиг. 5). Иногда (вероятно, благодаря присутствию полости на месте внутренней коры) он сохраняется отдельно от коры в виде характерных ребристых отпечатков (табл. V, фиг. 9).

Спороношения. В коллекции имеется два отпечатка женских спороношений (табл. IV, фиг. 1, 2) и один – мужского (табл. IV, фиг. 3). Микроспорангии имеют такие же размеры и форму, как и мегаспорангии, отличаясь от них лишь характером поверхности отпечатка: при изучении под бинокуляром поверхность микроспорангия выглядит ровной и мелкошагреневой, тогда как в пределах мегаспорангия видны многочисленные отпечатки мегаспор. Насколько можно судить по имеющимся отпечаткам, спорангии прикреплялись к стеблю в пазухах листьев, которые ничем не отличались от стерильных (может быть, только имели несколько меньшие размеры). На основании этого можно предположить, что спороношения описываемых растений имели характер фертильных зон, а не специализированных стробилов, хотя размеры этих фертильных зон, а также их расположение (на верхушке или в середине стебля) остаются неизвестными.

Изолированные мегаспорангии (табл. IV, фиг. 4–6) довольно часто встречаются в захоронении. Они достигают размеров 5,5×2,7 мм, имеют овальную форму и, судя по отпечаткам фертильных зон (табл. IV, фиг. 1), прикреплялись к стеблю своим суженным концом (их продольная ось располагалась в одной плоскости с осью стебля и под острым углом к ней). Как правило, все внутреннее пространство мегаспорангия заполнено мегаспорами. Мегаспоры (табл. IV, фиг. 8) круглые (при жизни, вероятно, шаровидные) около 0,4 мм в диаметре, с гладкой поверхностью. Трехлучевая щель доходит обычно почти до экватора мегаспоры и не имеет никаких усложнений. Аналогичные мегаспоры часто встречаются в дисперсном состоянии в виде отпечатков на поверхности штуфов, но в качестве продуктов объемной мацерации породы не выделяются. Так же (возможно, из-за маленьких размеров имеющихся штуфов) не удалось выделить из породы микроспоры.

Ризофоры. В качестве остатков ризофоров я рассматриваю отпечатки неправильной формы с неровной (при жизни, видимо, неправильно-бугристой и/или складчатой) поверхностью, несущие рубцы, которые по своей форме и размерам ничем не отличаются от листовых рубцов, располагавшихся на стеблях (табл. IV, фиг. 7). Эти рубцы, бывшие, по-видимому, местами прикрепления корней, в отличие от листовых рубцов не образуют правильных парастих и вообще располагаются на отпечатках без всякого видимого порядка.

Снаружи ризофоры покрыты кутикулой, которая хорошо сохраняется при растворении образцов в плавиковой кислоте и часто встречается в виде дисперсных фрагментов среди продуктов объемной мацерации, остающихся после приготовления трансфер-препаратов. Кутикула обнаруживает отчетливую изогональную клеточную структуру (табл. III, фиг. 7). Клетки обычно немного вытянутые в одном направлении, реже изометричные, 4–7-угольные, размером ~50×30 мкм. Радиальные стенки клеток тонкие, ровные, прямые или немного изогнутые. Периклинальные стенки гладкие. Среди «обычных» клеток беспорядочно разбросаны структуры, на первый взгляд напоминающие погруженные устьица. Внимательное изучение, однако, показывает, что на месте этих структур отсутствуют отверстия в кутикуле, которые должны были бы соответствовать устьичным ямкам (табл. III, фиг. 8). Таким образом, данные структуры должны рассматриваться как очень маленькие клетки с сильно утолщенными радиальными (а иногда и периклинальными) стенками. Они обычно изометричные, неправильно округлой формы, имеют диаметр около 15 мкм, окружены 4–6 «обычными» клетками. Скорее всего, они представляют собой основания одноклеточных волосков, хотя сами волоски нигде не наблюдались. На 1 мм^2 кутикулы приходится примерно 105 таких мелких клеток.

Корни. В типовом местонахождении часто встречаются отпечатки листоподобных линейных дихотомирующих органов, которые интерпретируются мной как корни описываемых лепидофитов (по аналогии с корнями девонского лепидофита, описанными К.К.С. Мацунагой и

А.М.Ф. Томеску [Matsunaga, Tomescu, 2016]), хотя это могут быть также талломы печеночников. Края этих предполагаемых корней несут утолщения в виде узкой каймы, а в середине (как правило) проходит единственный проводящий пучок, который может сильно и незакономерно ундулировать и смещаться к одному из краев (табл. I, фиг. 2). Ширина корня составляет обычно 1–1,5 мм. На трансфер-препарате (табл. III, фиг. 6) можно рассмотреть, что корень (по крайней мере, с поверхности) сложен клетками, которые имеют форму, близкую к прямоугольной, и собраны в правильные продольные ряды.

Материал. Отпечатки листьев – 147 экз., отпечатки и слепки стеблей – 81 экз., отпечатки спороношений (включая изолированные спорангии) – 18 экз., отпечатки и кутикулы ризофоров – 20 экз., отпечатки корней (?) – 37 экз. Весь изученный материал происходит из типового местонахождения.

Обсуждение

Обосновывая принадлежность *P. grossiserratus* к мхам, М.С. Игнатов и Д.Е. Щербаков [Ignatov, Shcherbakov, 2011] указывали на следующие признаки листьев этого вида:

1) единственная жилка;

2) малые размеры клеток;

3) общее сходство в размерах и очертаниях с листьями мхов;

4) однослойность листовой пластинки;

5) отсутствие устьиц.

Однако первые два признака могут присутствовать у листьев многих сосудистых растений, в том числе и плауновидных.

Колбовидные листья действительно встречаются у некоторых мхов (например, в сем. Polytrichaceae, Seligeriaceae, Bartramiaceae и др.), но они всегда прикрепляются к стеблю основанием своей расширенной проксимальной части и никогда, таким образом, не являются пельтатными. Дистальные части листьев *P. grossiserratus* при фрагментарной сохранности можно спутать с линейными листьями *Atrichites triassicus* (см. табл. I, фиг. 1), которые часто встречаются в том же местонахождении и были описаны [Ignatov, Shcherbakov, 2011] как мхи. Листья *P. grossiserratus*, как правило, у́же, чем *A. triassicus*, но главная разница между рассматриваемыми видами заключается в том, что краевые зубчики у *P. grossiserratus* присутствуют лишь в основании дистальной части листа, тогда как у *A. triassicus* они распространяются вплоть до самой верхушки (ср. табл. I, фиг. 1, 7, 8).

Однослойность листовой пластинки у *P. grossiserratus* не подтверждается моими наблюдениями. Листья этого вида были, по-видимому, плотно прижаты к стеблю своей адаксиальной стороной, и поэтому в тех случаях, когда у них сохраняется фитолейма, она действительно представлена только поверхностным слоем клеток абаксиальной стороны. Однако в редких случаях сохраняются также поверхностные клетки адаксиальной стороны (табл. I, фиг. 5), и это свидетельствует о том, что рассматриваемые листья не были однослойными. Косвенным указанием на многослойность листьев *P. grossiserratus* является также сложное анатомическое строение листовых рубцов этого вида (см. табл. V, фиг. 7).

Вызывает удивление полное отсутствие устьиц на каких-либо органах *P. grossiserratus*. Однако этот признак характерен не только для мхов, но встречается и у сосудистых растений, в частности, у тех, которые ведут водный образ жизни (например, у водных видов рода *Isoëtes*). Возможно, отсутствие устьиц у *P. grossiserratus* так же связано с тем, что эти растения были водными.

Гетероспоровость, прикрепление спорангиев в пазухах листьев, сравнительно толстые стебли со сложным анатомическим строением, наличие кутикулы (на ризофорах) – все это указывает на принадлежность рода *Palaeosyrrhopodon* к сосудистым растениям, среди которых он обнаруживает наибольшее сходство с плауновидными *Takhtajanodoxa* и *Suchonodendron*.

Наиболее важный признак, сближающий все три рода, – полость на месте внутренней коры, сохраняющаяся в виде характерных слепков с рельефом в виде чередующихся ребер и желобков. Листовые лакуны, присутствующие в ксилеме *Takhtajanodoxa*, не наблюдаются у *Palaeosyrrhopodon*, но их нет и у *Suchonodendron* так же, как и у всех других известных в настоящее время плауновидных. С другой стороны, стебли *Suchonodendron* несут настоящие листовые подушки, тогда как они отсутствуют у *Takhtajanodoxa* и *Palaeosyrrhopodon*. *Suchonodendron* и *Takhtajanodoxa mongolica*, по-видимому, обладали настоящими стробилами со специализированными спорофиллами, тогда как у *Palaeosyrrhopodon* и *T. mirabilis* спороношения, скорее всего,

имели характер фертильных зон: спорангии прикреплялись к стеблю в пазухах листьев, которые мало чем отличались от вегетативных.

Своеобразна форма листьев *Palaeosyrrhopodon*. Колбовидные спорофиллы характерны для многих лепидофитов порядка Isöetales [Grauvogel-Stamm, Lugardon, 2001], сходная форма предполагается и для вегетативных листьев *T. mirabilis* [Снигиревская, 1989], хотя пельтатные листья у плауновидных до сих пор не отмечались. Тем не менее, для этой группы высших растений весьма характерны листовые подушки, которые обычно рассматриваются как базальные расширенные части листьев. С.В. Мейен [1990а] установил наличие крыльев и пяток у листовых подушек многих ангарских лепидофитов. Можно предположить, что листья *P. grossiserratus* представляют крайнее развитие этой тенденции: их расширенные базальные части суть гомологи листовых подушек, крылья и пятки которых развиты до такой степени, что сама подушка прикрепляется к стеблю лишь в месте выхода проводящего пучка из коры и составляет единое целое с листовой пластинкой, имеющей, таким образом, колбовидную пельтатную форму. Базальную часть листа *P. grossiserratus* можно сопоставить с листовой подушкой и коротким листом *Suchonodendron dimorphum* Gomankov, который был так же снабжен крупными краевыми зубчиками.

Как уже отмечалось, полное отсутствие устьиц у *P. grossiserratus* может быть связано с тем, что описываемые растения были водными. Устьица не известны и у *T. mirabilis*, тогда как у *T. mongolica* они, по всей видимости, имелись. Вероятно, в роде *Takhtajanodoxa* так же, как в роде *Isoëtes*, были и водные, и сухопутные виды, а в роде *Palaeosyrrhopodon* (по крайней мере, в том объеме, в котором он известен в настоящее время) – только водные. На водный образ жизни *P. grossiserratus* указывает и отсутствие кутикулы на всех органах кроме ризофоров, которые были погружены в плотный субстрат и нуждались в специальной защите от механических воздействий среды. Аргументом против водного образа жизни *P. grossiserratus* могут служить четкие листовые рубцы, возможно, указывающие на листопадность рассматриваемых растений, которую трудно допустить, если считать их водными. Однако точно такие же рубцы присутствуют на ризофорах *P. grossiserratus*, и вообще наличие рубцов от корней весьма характерно для ризофоров плауновидных. Если корни, погруженные в субстрат, могли сравнительно легко отделяться от ризофора, оставляя на нем рубцы, то тем более это можно предположить для листьев, находившихся в менее плотной водной среде.

Близость рода *Palaeosyrrhopodon* к родам *Takhtajanodoxa* и *Suchonodendron* позволяет уверенно относить его к лепидофитам порядка Isöetales, хотя включение его в какое-либо семейство остается проблематичным. Н.С. Снигиревская [1980б], описывая род *Takhtajanodoxa*, выделяла его в отдельное семейство Takhtajanodoxaceae и даже отдельный порядок Takhtajanodoxales, тогда как С.В. Мейен [1987] относил этот род к семейству Isöetaceae порядка Isöetales. При описании родов *Takhtajanodoxa* и *Suchonodendron*, я относил их к семейству Pleuromeiaceae порядка Isöetales [Гоманьков, 2002], указывая, однако, на условность разграничения семейств Pleuromeiaceae и Isöetaceae. Такое же таксономическое решение принято мною и в настоящей работе в отношении рода *Palaeosyrrhopodon*. Вместе с *Takhtajanodoxa* и *Suchonodendron* этот род образует «компактную» группу лепидофитов, к которой можно отнести также род *Tomiostrobus*, известный только по изолированным спорофиллам и широко распространенный в вулканогенных отложениях Кузбасса и Тунгусского бассейна [Садовников, 1982, 2017]. Эта группа играла, по-видимому, существенную роль в пограничных пермо-триасовых флорах Ангариды и породила известную плевромейевую флору, ставшую космополитной уже в оленёкском веке [Добрускина, 1982], хотя наметить какие-либо конкретные филогенетические отношения внутри данной группы в настоящее время не представляется возможным.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) за предоставленную им для изучения коллекцию растительных остатков из местонахождения Яман-Ус, которая была положена в основу настоящей статьи.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А19-119021190031-8 БИН РАН.

Литература

Вахрамеев В.А, Лебедев Е.Л., Содов Ж. Цикадовое (?) *Guramsania* gen. nov. из верхней перми Южной Монголии // Палеонтол. журн. – 1986. – № 3. – С. 103–108.

Гоманьков А.В. Новые позднепермские (татарские) плауновидные Ангариды // Сб. памяти чл.-кор. АН СССР, проф. Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 219–231.

Гоманьков А.В. Новый вид рода *Rufloria* S. Meyen (Cordaitanthales, Rufloriaceae) и его значение для стратиграфии пермских отложений Ангариды // Lethaea rossica. Рос. палеобот. журн. – 2018. – Т. 16. – С. 23–32.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1986. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. – М.: Наука, 1982. – 196 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 365).

Дуранте М.В., Лувсанцэдэн У. Особенности развития южной ветви Субангарской палеофлористической области // Сб. памяти чл.-кор. АН СССР, проф. Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 247–261.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1987. – 403 с.

Мейен С.В. Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // *С.В. Мейен.* Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990а. – С. 76–124.

Мейен С.В. Каменноугольные и пермские флоры Ангариды (обзор) // *С.В. Мейен.* Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990б. – С. 131–223.

Мейен С.В. Систематика голосеменных и их филогения: ответ на комментарии Ч.Б. Бека, Ч.Н. Миллера и Г.У. Ротуэлла // *С.В. Мейен.* Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – М.: Наука, 1992. – С. 105–119.

Могучева Н.К. О «таймырском» ярусе континентальной перми Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. – 1998. – Т. 6. – № 4. – С. 106–112.

Принада В.Д. Ископаемая флора корвунчанской свиты. Бассейн реки Нижней Тунгуски. – М.: Наука, 1970. – 79 с.

Садовников Г.Н. Морфология, систематика и распространение рода *Tomiostrobus* // Палеонтол. журн. – 1982. – № 1. – С. 104–112.

Садовников Г.Н. Эволюция биома траппового плато Средней Сибири // Палеонтол. журн. – 2016. – № 5. – С. 87–99.

Садовников Г.Н. Эволюция растительности и фауны беспозвоночных севера Средней Сибири и сопредельных областей в конце перми и начале триаса // Изв. ВУЗ. Геология и разведка. – 2017. – № 6. – С. 7–17.

Снигиревская Н.С. Находка нового ископаемого рода изоэтовых в раннетриасовых отложениях Восточной Сибири // Бот. журн. – 1980а. – Т. 65. – № 1. – С. 95–96.

Снигиревская Н.С. Takhtajanodoxa Snig. – новое звено в эволюции плауновидных // Систематика и эволюция высших растений. – Л.: Наука, 1980б. – С. 45–53.

Снигиревская Н.С. Еще раз о статусе рода *Pleuromeia* Corda // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. – Л.: Наука, 1989. – С. 74–88.

Grauvogel-Stamm L., Lugardon B. The Triassic lycopsids *Pleuromeia* and *Annalepis*: relationships, evolution, and origin // Amer. Fern J. – 2001. – Vol. 93. – No. 3. – P. 115–149.

Ignatov M.S., Shcherbakov E.D. Lower Triassic mosses from Yaman Us (Mongolia) // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 65–80.

Krassilov V.A. Mesozoic bryophytes from the Bureja Basin, Far East of the USSR // Palaeontographica. Abt. B. – 1973. – Bd 143. – P. 95–105.

Matsunaga K.K.S., Tomescu A.M.F. Root evolution at the base of the lycophyte clade: insights from an Early Devonian lycophyte // Annals of Botany. – 2016. – Vol. 117. – Iss. 4. – P. 585–598.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Отпечатки листьев и корней
из местонахождения Яман-Ус

Фиг. 1. *Atrichites triassicus* Ignatov et Shcherbakov, верхушка листа с зубчиками по краю, экз. № 1860/52-2, дина линейки 1 мм.

Фиг. 2. *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov, фрагмент дихотомирующего корня, экз. № 1860/197, длина линейки 2 мм.

Фиг. 3–8. *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov: 3 – почти целый лист и линейный фрагмент дистальной части листа, обр. № 1860/40, длина линейки 2 мм; 4 – проксимальная часть листа, экз. № 1860/35, длина линейки 1 мм; 5 – почти целый лист с адаксиальной стороны и два фрагмента корней, обр. № 1860/64, длина линейки 1 мм; 6 – проксимальная часть листа, экз. № 1860/14, длина линейки 1 мм; 7 – краевые зубчики при переходе от проксимальной к дистальной части листа, экз. № 1860/7-3, длина линейки 1 мм; 8 – краевые зубчики при переходе от проксимальной к дистальной части листа, экз. № 1860/40-1, длина линейки 1 мм.

Таблица II

Листья *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov из местонахождения Яман-Ус

Фиг. 1–2. Верхушки листьев: 1 – экз. № 1860/7-2, длина линейки 0,5 мм; 2 – экз. № 1860/17А, длина линейки 1 мм.

Фиг. 3–4. Проксимальные части листьев, длина линейки 1 мм: 3 – экз. № 1860/145, в центре виден бугорок, вероятно, соответствующий глоссоподию (показан стелкой); 4 – экз. № 1860/21.

Фиг. 5. Зубчики по краю проксимальной части листа, экз. № 1860/68-3, длина линейки 0,5 мм.

Фиг. 6. Проксимальная часть листа, экз. № 1860/118, хорошо видны краевые зубчики, длина линейки 1 мм.

Фиг. 7–8. Экз. № 1860/23: 5 – проксимальная часть листа, длина линейки 1 мм; 6 –эпидермальная структура, краевая кайма и зубчики, длина линейки 0,5 мм.

Таблица III

Клеточные структуры различных органов *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov из местонахождения Яман-Ус

Фиг. 1. Эпидерма в центре проксимальной части листа, преп. № 1860/145, т. 1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 2. Эпидерма на краю проксимальной части листа, преп. № 1860/145, т. 2, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 3. Эпидерма дистальной части листа, преп. № 1860/193, т. 1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 4. Клеточная структура внешней коры, преп. № 1860/4-1, 2, 3, т. 1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 5. Фрагмент проводящего цилиндра, сложенного трахеидами с лестничными утолщениями стенок, преп. № 1860/4А-9, т. 1, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 6. Клеточная структура корня, преп. № 1860/4-1, 2, 3, т. 2, длина линейки 100 мкм.

Фиг. 7–8. Клеточная структура ризофора: 7 – преп. № 1860/213, т. 1, длина линейки 100 мкм; 8 – преп. № 1860/4-13, т. 1, длина линейки 50 мкм.

Таблица IV

Органы размножения и ризофор *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov из местонахождения Яман-Ус

Фиг. 1. Женская фертильная зона, спорангии в пазухах листьев, сохранившихся в виде фрагментов проксимальных частей, экз. № 1860/194. длина линейки 1 мм.

Фиг. 2. Женская фертильная зона, спорангии и листья, сохранившиеся, в основном, в виде дистальных фрагментов, экз. № 1860/186, длина линейки 2 мм.

Фиг. 3. Мужская фертильная зона, стрелками показаны микроспорангии, экз. № 1860/16, длина линейки 1 мм.

Фиг. 4–6. Мегаспорангии, длина линейки 1 мм: 4 – экз. № 1860/173-1; 5 – экз. № 1860/43; 6 – экз. № 1860/168-1.

Фиг. 7. Отпечаток ризофора с рубцами, экз. № 1860/203-1, длина линейки 1 мм.

Фиг. 8. Мегаспоры, экз. № 1860/186, длина линейки 1 мм.

Таблица V

Стебли *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov из местонахождения Яман-Ус

Фиг. 1. Отпечаток внешней коры, экз. № 1860/185, длина линейки 2 мм.

Фиг. 2–3. Отпечатки внешней коры с сохранившейся клеточной структурой, длина линейки 1 мм: 2 – экз. № 1860/112; 3 – экз. № 1860/30-1.

Фиг. 4. Слепок полости на месте внутренней коры, экз. № 1860/187-1, длина линейки 2 мм.

Фиг. 5. Внешняя кора с отпечатками оснований листьев, экз. № 1860/15-1, длина линейки 2 мм.

Фиг. 6. Уплощенный слепок стебля с фитолеймой внешней коры и проводящим цилиндром внутри, экз. № 1860/25, длина линейки 2 мм.

Фиг. 7. Структура листового рубца, экз. № 1860/28-2, длина линейки 500 мкм.

Фиг. 8. Объемный слепок стебля с фитолеймой внешней коры, экз. № 1860/33-1, длина линейки 2 мм.

Фиг. 9. Отпечаток проводящего цилиндра, экз. № 1860/77А, длина линейки 1 мм.

Peculiar lycopsids from Yaman-Us locality (the Upper Permian of the Southern Mongolia)

A.V. Gomankov

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

Numerous compressions of *Palaeosyrrhopodon grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov assigned previously to leafy mosses are described. Among dispersed remains of the species leaves, stems, male and female fructifications (fertile zones), rhizophores, and roots are identified. The most peculiar feature of the plants is peltate leaves with spatulate shape. However, by set of other morphological features they can be assigned to Isöetales and brought together with *Takhtajanodoxa* Snigirevskaya and *Suchonodendron* Gomankov.

Таблица I

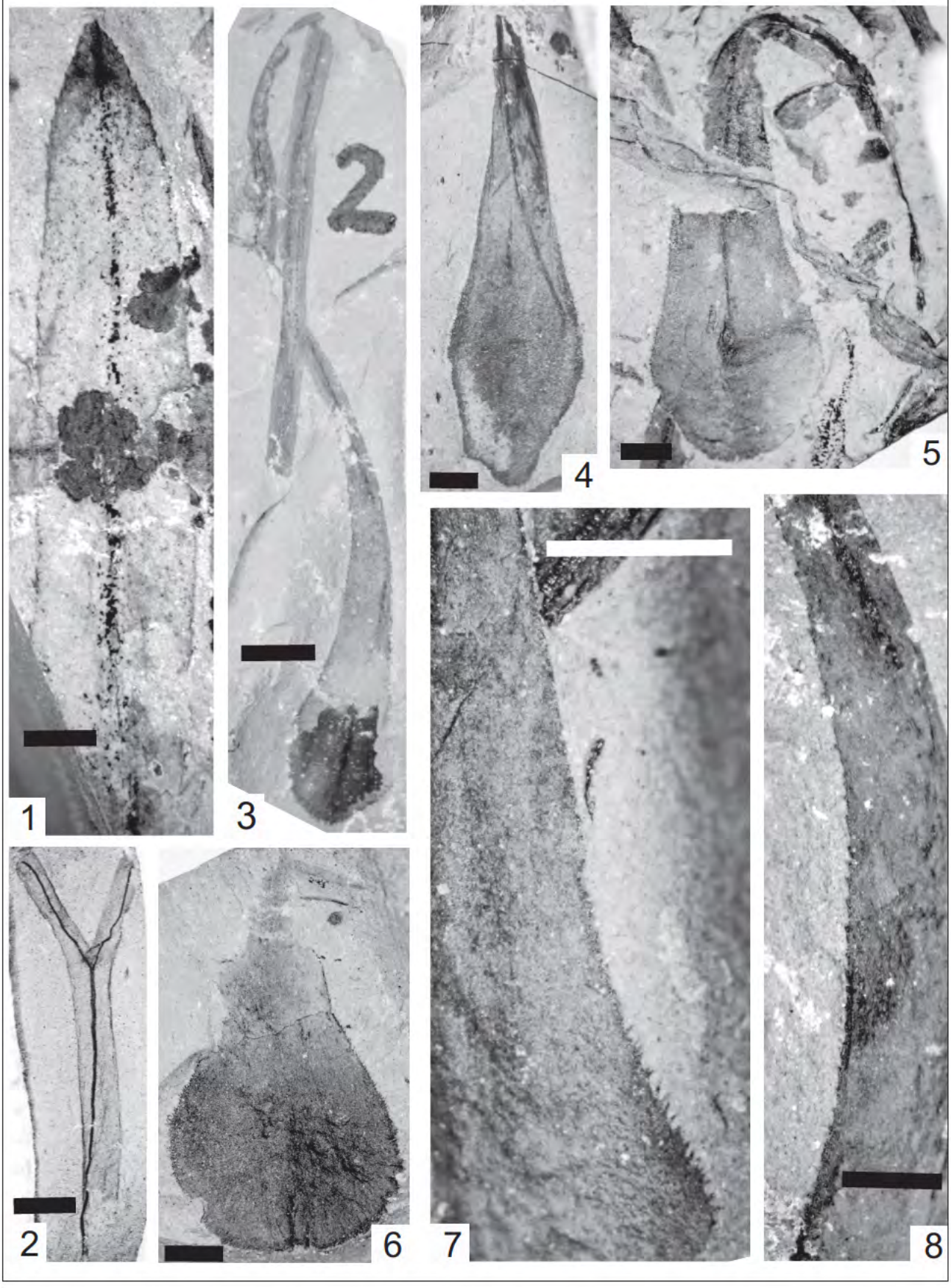
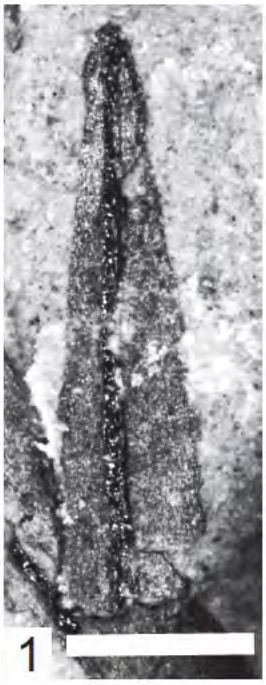


Таблица II


1

3

4

5

2

6

7

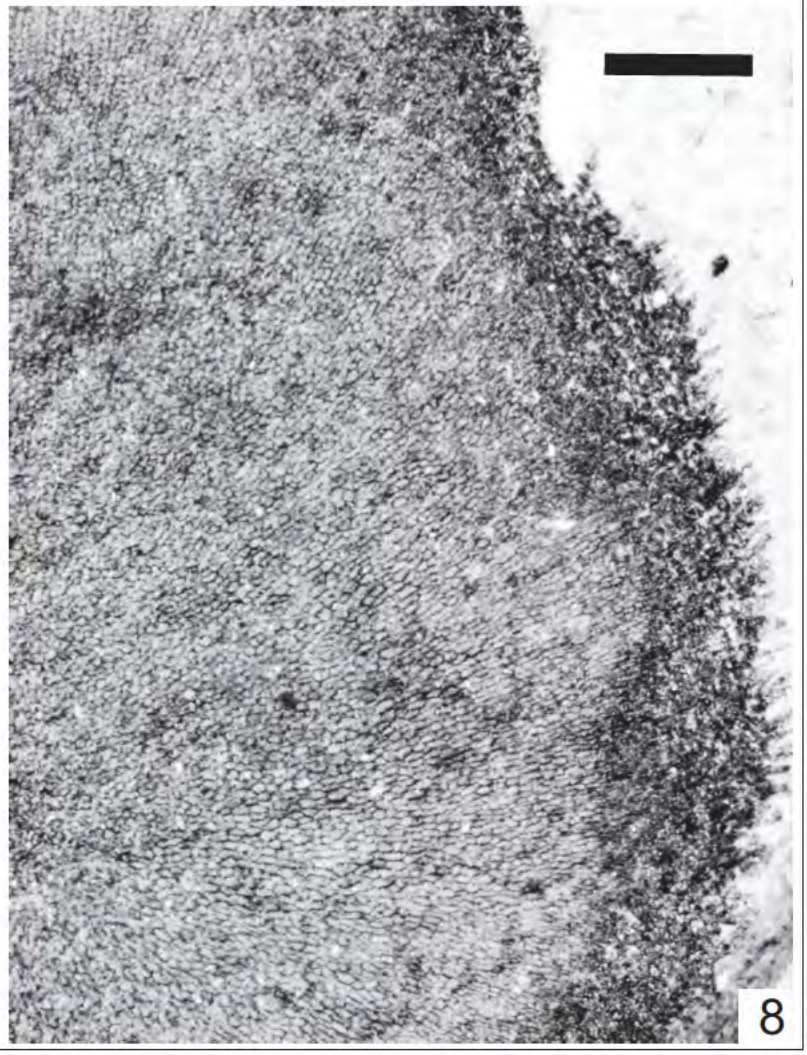

8

Таблица III

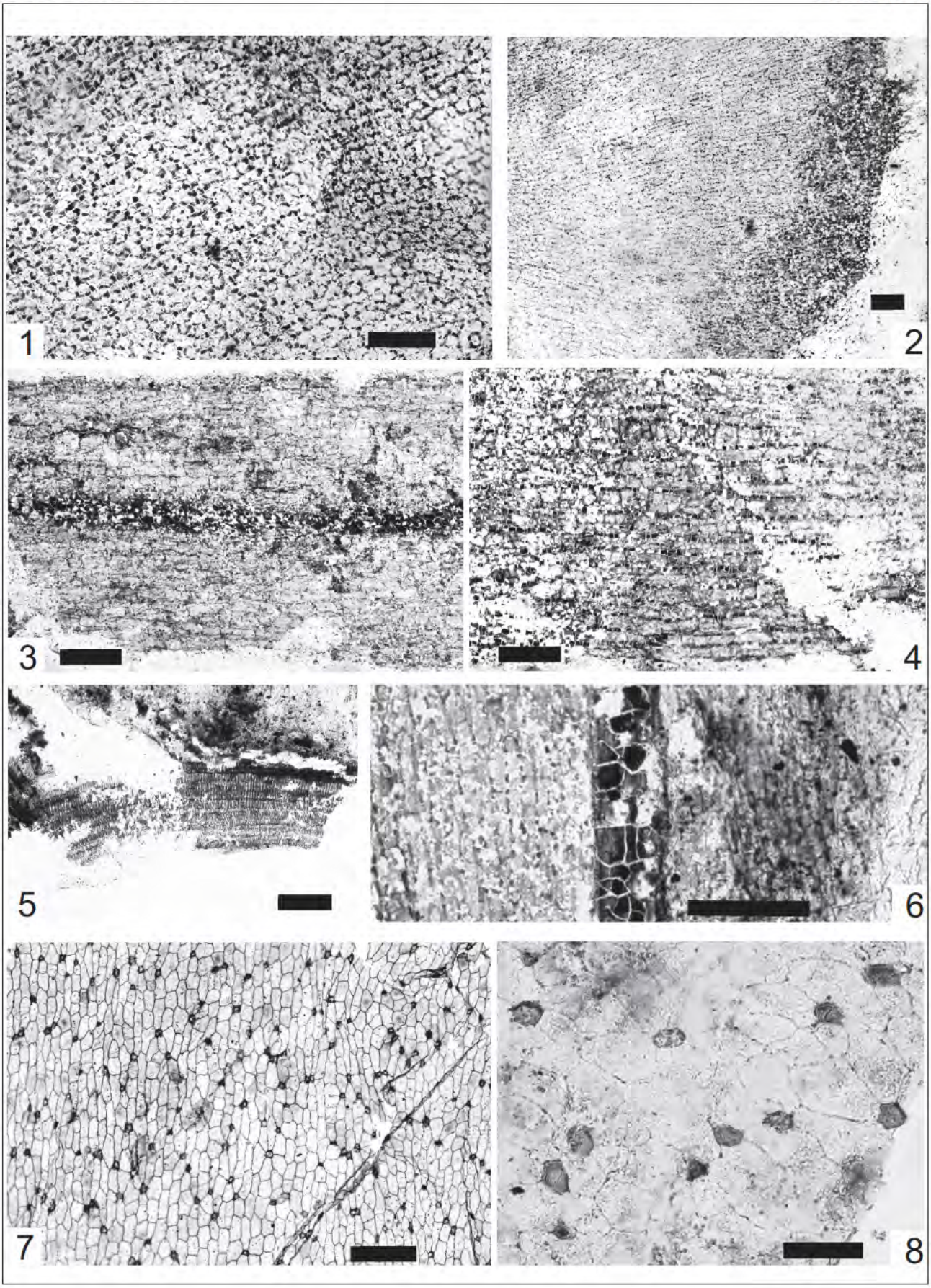
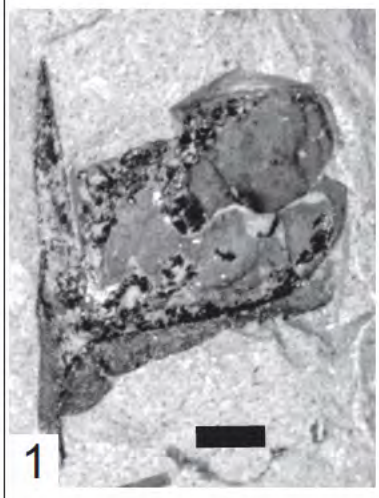
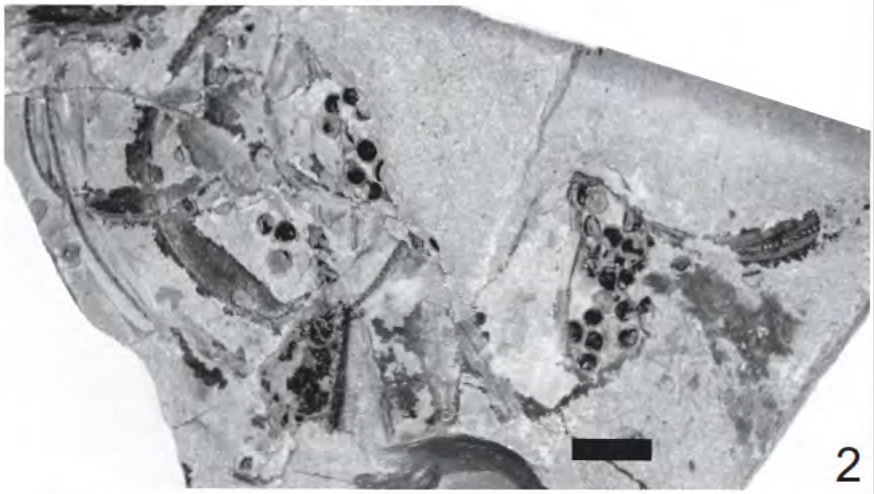
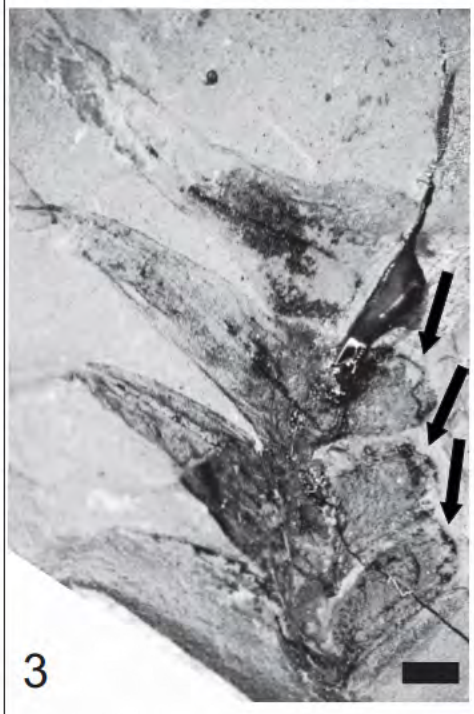


Таблица IV

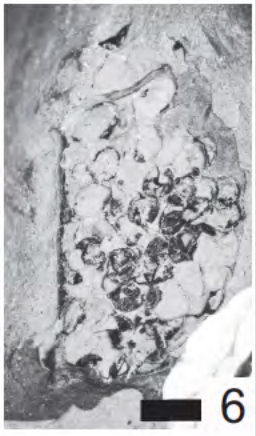

1

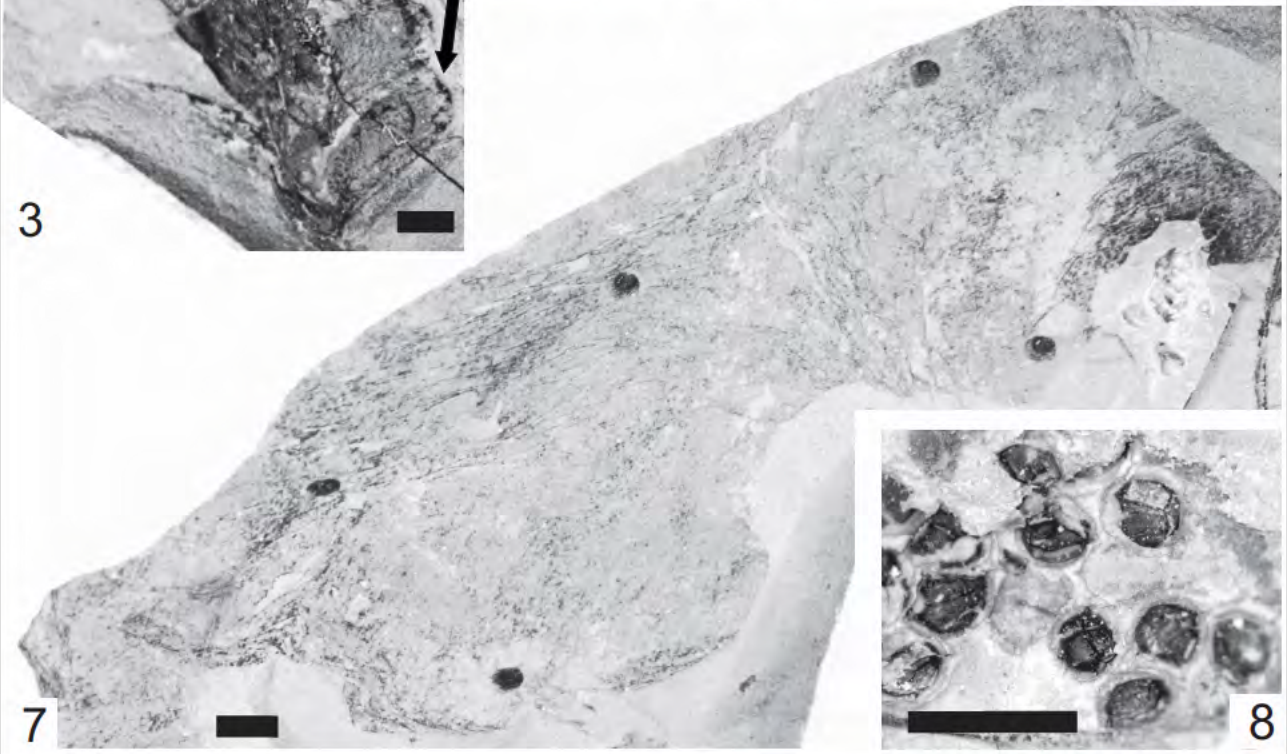

2


3

4

5


6


7

8

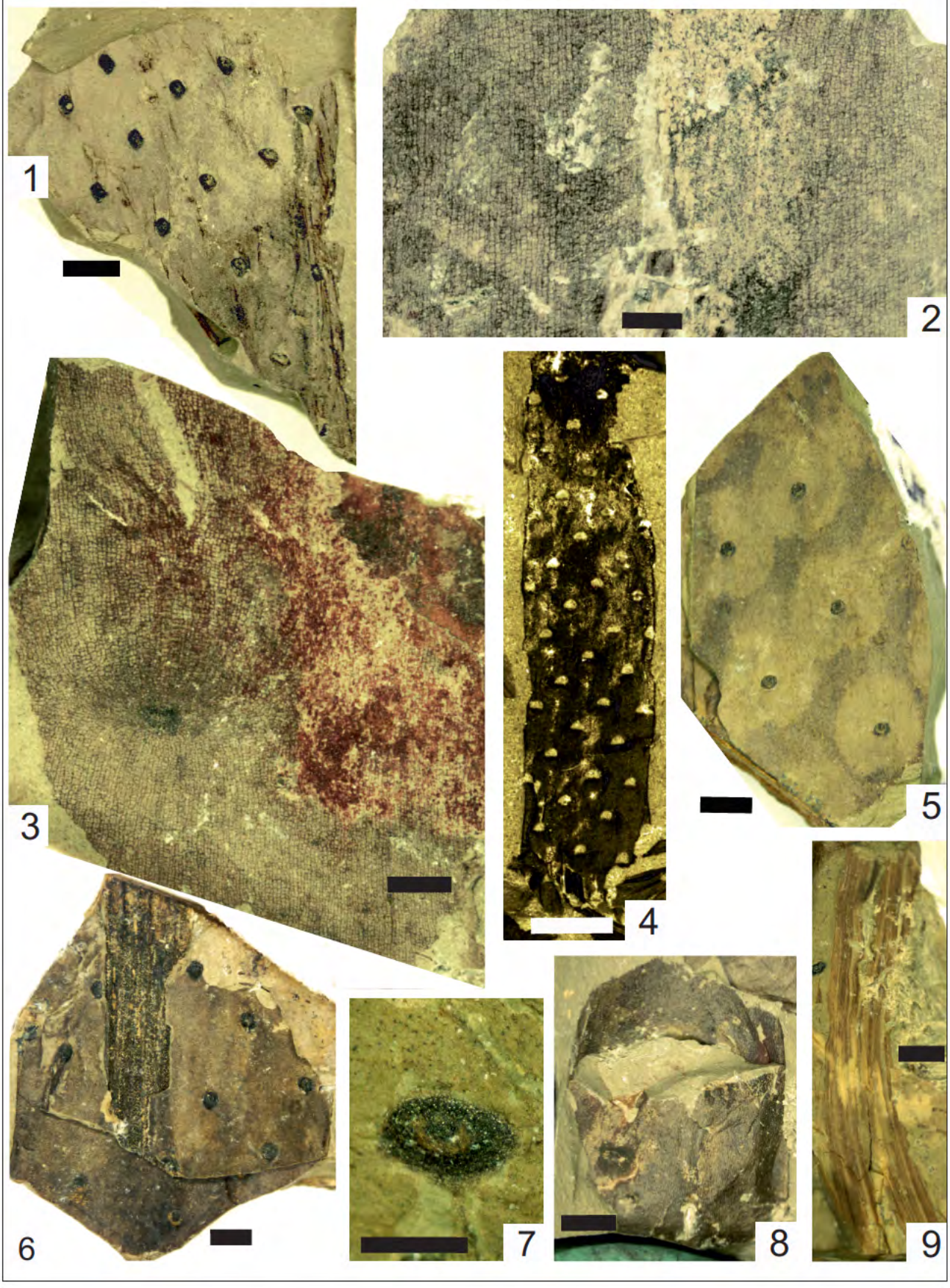



Таблица V