

Об анатомическом строении и систематическом положении «*Filicites*» *ogurensis* Schmalhausen из нижнего карбона Минусинского бассейна

Ю.В. Мосейчик¹, В.А. Ананьев², Ю.А. Львов

¹ Геологический институт РАН, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7

mosseichik@mail.ru, mosseichik@ginras.ru

² Национальный исследовательский томский государственный университет, 634050, Томск, пр. Ленина, 36

Введение

Вид *Filicites ogurensis* был описан И.Ф. Шмальгаузеном [Schmalhausen, 1877] на материале частично минерализованных папоротникоподобных осей из нижнекаменноугольных отложений Северо-Минусинской впадины. Местонахождение этих остатков располагается в районе современного пос. Огур Балахтинского р-на Красноярского края (см. рис. 2) и по данным В.Т. Зорина [1998] относится к верхней части соломенской свиты.

Изображения *Filicites ogurensis*, опубликованные при первоописании, воспроизведены на рис. 1.

И.Ф. Шмальгаузен дал следующий латинский диагноз новому виду: «*Filix caudice tereti, extra petiolorum basibus remotis, secundum 8/13 spiraliter dispositis, rugosis striatis, praedito*»¹ [там же, с. 279].

В развернутом описании вида он отметил следующее: «Лучший фрагмент длиной 7 см и шириной 4 см изображен на фиг. 1. На наружной поверхности фрагмента различаются низбегающие по стволу базальные части черешков вайй, расположенные в 13 рядов. Их поверхность неровная от тонких продольных полос и грубых поперечных черт и борозд. На поперечном шлифе (фиг. 2) различаются довольно отчетливые скобовидные следы прерванных склерефицированных влагалищ; положение сосудистых пучков, к сожалению, неразличимо. Черешки вайй косо обломаны и не позволяют заметить никаких регулярностей мест излома.

Если бы этот фрагмент позволял различать правильные рубцы оснований черешков вайй, я бы его отнес к *Cyatheopteris* Schimp. Сейчас же я отношу его к провизорному имени *Filicites*, так

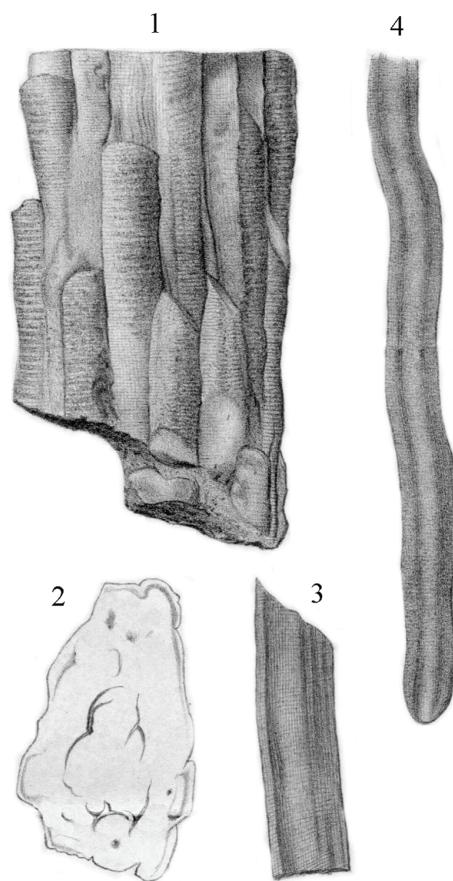


Рис. 1. Первое изображение «*Filicites*» *ogurensis* (из [Schmalhausen, 1877]; объяснение см. в тексте)

¹ Стволы папоротников, округлые в поперечном сечении, снабженные снаружи расположенными основаниями черешков, расположенными по спирали $\frac{8}{13}$, морщинистыми, исштрихованными.

Таблица

Расчленение турнейско-визейских отложений Минусинского бассейна и прилегающих впадин (по [Нижний карбон..., 1980])

Ярус	Минусинский бассейн (свита)	Тувинская впадина (свита)	Рыбинская и Кемчугская впадины (свита)
Визейский	Подсиньская	Актальская	Туфогенная толща
	Байновская	Эккиоттугская	
	Ямкинская	Байтагская	
Турнейский	Соломенская		
	Кривинская		
	Самохвальская	Хербесская	
	Камыштинская	Суглугхемская	
	Алтайская		Ловатская
	Быстрянская		

как нельзя исключить, что в будущем будут найдены принадлежащие ему листья.

Один каменный фрагмент при расколе оказался пронизан черешками папоротниковых вайй шириной 8–12 мм. Фиг. 3 и 4 – их изображения. Они немного изогнутые с выпуклыми срединными ребрами и демонстрируют продольные полосы и тонкую поперечную морщинистость, а также иногда, как на фрагменте, изображенном на фиг. 3, отчетливую поперечную исчерченность. Отпечаток этого черешка вайи большей частью покрыт толстой угольной корочкой. Ее толщина соответствует ширине оснований у фрагмента ствола на фиг. 1, так что имеющиеся папоротниковые стволы и черешки вайй могут относиться к одной и той же форме» [там же, с. 279, 280].

Позднее отпечатки, слепки и частично минерализованные стволы этих растений были обнаружены в различных местонахождениях Минусинского бассейна в интервале от самохвальской до подсиньской свит нижнего карбона [Грайзер, 1967; Ананьев В., 1979; Зорин, 1998], причем наиболее обильно они представлены в соломенской свите. За пределами бассейна остатки этого вида найдены в байтагской свите Тувинского прогиба, красногорьевской свите Рыбинской и

Кемчугской впадин [Грайзер, 1967], а также в отложениях первой половины нижнего карбона Центральной Монголии [Daber, 1972]. Возраст всех этих отложений изменяется в интервале от середины турне до конца визе [Нижний карбон..., 1980; Зорин, Петерсон, 1989] (таблица).

* * *

Под *Filicites* Schlotheim введен еще в 1804 году и основан на остатках самых разных папоротниковидных растений, поэтому к настоящему времени он разделен на множество различных родов, а название *Filicites* вышло из употребления. Судя по всему, И.Ф. Шмальгаузен использовал это наименование в понимании Ад.Броньера [Brongniart, 1836], применявшего его для папоротниковидных остатков, которые нельзя отнести ни к одному из известных родов, но материала недостаточно для выделения новых.

Позднее А.Р. Ананьев и Ю.В. Михайлова [1958] предложили перенести вид И.Ф. Шмальгаузена в род *Caulopteris* Lindley et Hutton, объединяющий стволы древовидных папоротников, несущие на своей поверхности правильные рубцы от опавших вайй. Введенная ими комбинация *Caulopteris ogurensis* (Schmalhausen) A.Ananiev et Mikhailova принята в работах второй половины прошлого века, в которых упоминаются остатки этих растений.

Однако вопреки мнению этих исследователей, вид И.Ф. Шмальгаузена едва ли может быть отнесен к роду *Caulopteris*. Как справедливо отмечал еще И.Ф. Шмальгаузен, рубцы от отделившихся вайй у «*Filicites* ogurensis» имеют неправильную форму, что может свидетельствовать об отсутствии у них отделительного слоя в основании черешка. Это предположение косвенно подтверждается и тем, что описываемые растения часто попадали в захоронение в облиственном состоянии [Ананьев А., Михайлова, 1958; Daber, 1972] (см. ниже).

Настоящая статья посвящена описанию минерализованного ствола, который мы относим к обсуждаемому виду. Своеобразие анатомического строения этого растения свидетельствует в пользу выделения вида И.Ф. Шмальгаузена в особый род. Поскольку типовой материал этого вида утрачен, в соответствии с правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры нами выделен неотип.

А.Р. Ананьев и Ю.В. Михайлова [1958] относили к «*Caulopteris* ogurensis» растения, описанные из нижнего карбона Минусинского бассейна В.А. Хахловым [1940а, б] под новыми родовыми и видовыми названиями *Neodendron originalis* Chachlov и *Eremiodendron articulatum* Chachlov.

Как видно из иллюстраций, приведенных В.А. Хахловым, первый вид включает остатки разных растений. Среди них к «*Filicites*» *ogurensis* может быть отнесен только слепок ствола, изображенный в [Хахлов, 1940б, табл. II, фиг. 2]. Поскольку автор не указал, какой из изученных им экземпляров является голотипом *Neodendron originalis*, мы воздерживаемся от использования родового названия *Neodendron* Chachlov.

Морфология остатков *Eremiodendron articulatum* недостаточно хорошо видна на единственной

опубликованной фотографии [Хахлов, 1940а]. Текст также не вносит ясность, поскольку составлен в словах и выражениях, трудно сопоставимых с общераспространенными ботаническими представлениями (стебель плауновидного, состоящий из «отдельных цилиндрических расположенных по спирали членников», и т.д.). По этой причине мы не можем отождествить вид В.А. Хахлова с «*Filicites*» *ogurensis* и использовать для последнего родовое название *Eremiodendron*.

Местонахождение, материал и методика изучения

Изученные остатки были найдены в 1957 году Ю.В. Михайловой в нижнекаменноугольных отложениях Южно-Минусинской впадины. Они собраны в средней части кривинской свиты, породы которой обнажаются в так называемом *Изыхском береговом разрезе*, на правом берегу р. Абакан между селами Сартыков и Изыхские Копи, вблизи г. Абакан Республики Хакасия (рис. 2). Палинологические исследования указывают на позднетурнейский возраст свиты [Зорин, Петерсон, 1989].

Материал представлен несколькими фрагментами единственного окремненного ствола с остатками фитолеймы и отпечатками во вмещающей породе оснований папоротниковых листьев (вай).

Фиксация в естественном положении и согласованность плоскости вай с простиранием слойков вмещающего осадка свидетельствуют о прижизненном погребении. Вероятно, растение произрастало в мелководной или временно заливаемой части пресноводного водоема, в котором происходила интенсивная аккумуляция осадочного материала.

Для изучения анатомии оси были приготовлены прозрачные шлифы, представляющие собой срезы стебля в различных сечениях. Отпечатки и шлифы изучались под бинокулярным микроскопом МБС-10. Фотографирование производилось с помощью фотоаппаратов «Зенит», Nikon Coolpix 5700 и видеоокуляра ScopeTek DCM510.

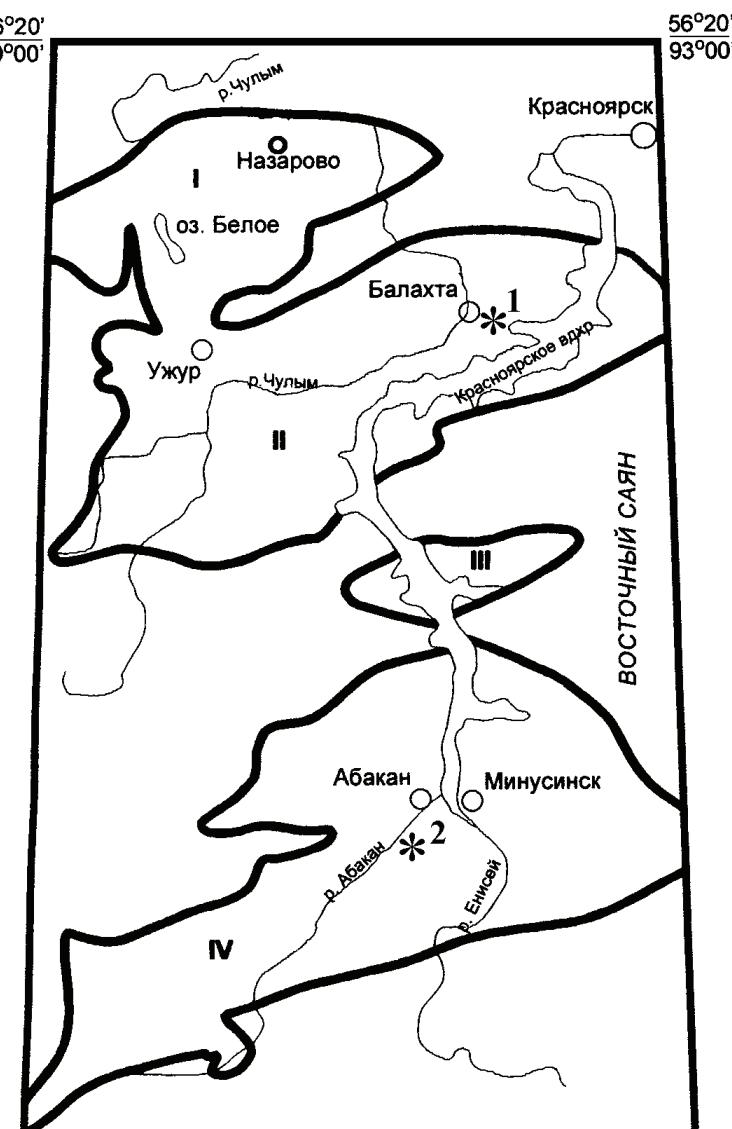


Рис. 2. Схема районирования Минусинского бассейна (из [Зорин, 1998]): I – Назаровская, II – Северо-Минусинская, III – Сыдо-Ербинская, IV – Южно-Минусинская впадины. Звездочками обозначены местонахождения «*Filicites*» *ogurensis*: 1 – пос. Огур, 2 – Изыхский береговой разрез

Систематическое описание

Род *Abakanopteris* gen. nov.

Название рода от р. Абакан и гр. πτεροξ – крыло.

Типовой вид – *Abakanopteris ogurensis* (Schmalhausen) comb. nov.; Южная Сибирь и Центральная Монголия; турнейский и визейский яруса, нижний карбон.

Type species – *Abakanopteris ogurensis* (Schmalhausen) comb. nov.; Southern Siberia and Central Mongolia; Tournaisian and Viséan, Lower Carboniferous.

Диагноз. Ложные стволы до 5 см в диаметре, состоящие из стебля, окруженного плотным чехлом из сросшихся между собой базальных частей черешков папоротниковых вай. Листорасположение спиральное. Проводящая система стебля имеет эвстелическое строение: вокруг широкой сердцевины расположены многочисленные дискретные первичные проводящие пучки, предположительно, мезархного заложения. Вторичная ксилема слабо развита. Наружная кора черешков листьев несет склерифицированные клетки.

Diagnosis. False trunks up to 5 cm in diameter, consisting of a stem encircled by accrete petiole bases of fern-like fronds. Phyllotaxis helical. Stem eustele with numerous discrete presumably mesarch strands of primary xylem at the periphery of a wide pith. Secondary xylem poorly developed. Outer cortex of petioles with sclerotic cells.

Abakanopteris ogurensis (Schmalhausen) comb. nov.

Табл. II, фиг. 1–10; рис. 1, 3

Filicites ogurensis: Schmalhausen, 1877, c. 279, 280, табл. 1, фиг. 1–4.

Neodendron originalis (pars): Хахлов, 1940б, с. 502, 503, фиг. 2.

Caulopteris ogurensis: Ананьев А., Михайлова, 1958, с. 1083; Дабер, 1972, с. 874, 875, табл. 4, фиг. 1, 2, табл. 7, фиг. 6–8; Ананьев В., 1979, табл. 30, фиг. 2.

Неотип – Геологический институт РАН, экз. №4912/2b (табл. II, фиг. 2–10; рис. 3); Республика Хакасия, правый берег р. Абакан между с. Сартыков и Изыхские Копи, в окрестностях г. Абакан; кривинская свита, турнейский ярус, нижний карбон.

Neotype – Geological Institute of RAS, specimen №4912/2b (pl. II, figs 2–10; text-fig. 3); Republic Khakassia, right bank of the river Abakan between the villages Sartykov and Izykhskie Kopy,

near the town Abakan; Krivinskaya Suite (Krivinskoе Formation), Tournaisian, Lower Carboniferous.

Уточненный диагноз. Ложные стволы диаметром 4–5 см. Диаметр стебля ~1,2 мм. Диаметр сердцевины ~5 мм. Число первичных проводящих пучков в эвстеле >10. Толщина кольца вторичной древесины ~2,5 мм. Кора стебля достигает в толщину ~1 мм. Вблизи стебля основания черешков свободные, по периферии ложного ствола – сросшиеся между собой. В каждый черешок входит единственный проводящий пучок, который дихотомически делится с образованием до 5 пучков у периферии ложного ствола. Вблизи стебля ширина черешков ~1 мм, по периферии ствола >7 мм. Их поперечное сечение в очертании от овального до многоугольного. Наружная кора черешков сложена укороченными в вертикальном направлении клетками диаметром 60–120 мкм и высотой 50–60 мкм. Расположение клеток склеренхимы в наружной коре черешков носит сетчатый характер. Эти клетки продольно вытянуты, их диаметр ~35 мкм, длина ~250 мкм.

Emended diagnosis. False trunks 4–5 cm in diameter. Stem ~1.2 mm in diameter. Pith ~5 mm in diameter. Eustela with >10 primary xylem strands. Secondary xylem ring ~2.5 mm thick. Cortex of stem ~1 mm thick. Petiole bases free near the stem, and accrete at the periphery of a false trunk. A single primary xylem strand enters a petiole and then divides to form up to 5 strands at the periphery of a false trunk. Petioles ~1 mm wide near the stem, and >7 mm wide at the periphery of a false trunk. Their transversal section from oval to polygonal in outline. Outer cortex of petioles consists of vertically flattened cells 60–120 μm in diameter and 50–60 μm high. Disposition of sclerotic cells in outer cortex of petioles reticulate. These cells longitudinally elongated, ~35 μm in diameter and ~250 μm long.

Описание. Изученный экземпляр представляется собой фрагмент средней части ствола растения длиной более 10 см и диаметром 4–5 см. Ствол несет расположенные по спирали горизонтально отстоящие от него черешки предположительно папоротниковых листьев (вай) длиной до 10 см (табл. II, фиг. 1). В месте отхождения от ствола черешки достигают в ширину 14–16 мм, а затем резко сужаются до 9–11 мм, после чего их ширина постепенно уменьшается и на расстоянии 10 см от ствола достигает ~6 мм. В поперечном сечении черешок желобчатый вблизи ствола, дистально он становится почти плоским. На верхней и нижней поверхности черешка наблюдается слабо выраженная продольная полосчатость. В центральной части черешка виден

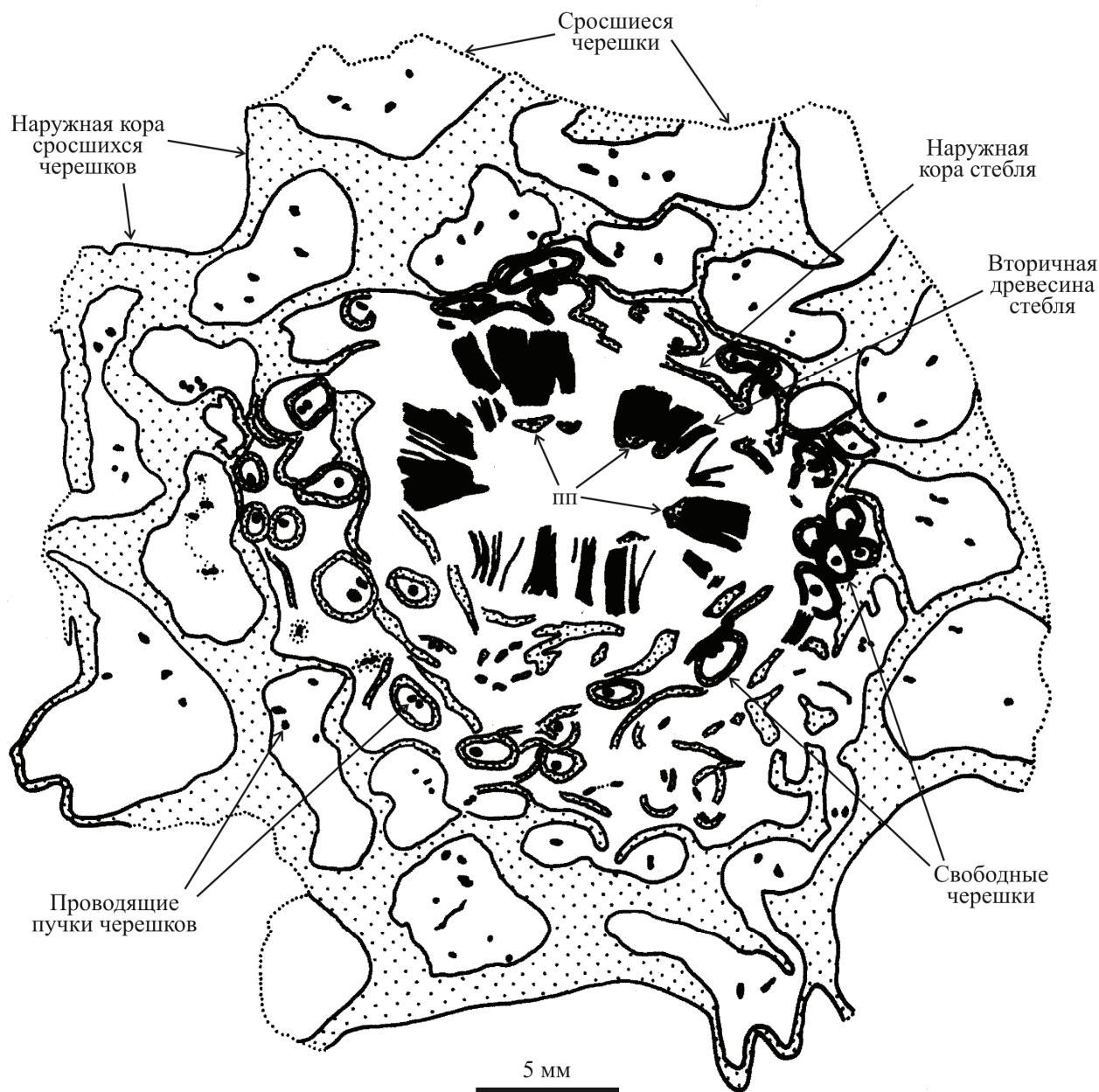


Рис. 3. *Abakanopteris ogurensis* (Schmalhausen) gen. et comb. nov., неотип №4912/2b, поперечный шлиф через ложный ствол (пп – первичные проводящие пучки стебля)

отпечаток проводящего пучка шириной ~1,5 мм, который вблизи ствола резко расширяется до 5 мм.

Пластинки листьев не сохранились. Судя по литературным данным, листья этих растений представляли собой крупные вайи с мелкими рассеченными перышками типа *Sphenopteris*, *Sphenopteridium*, *Rhodeopteridium* [Ананьев А., Михайлова, 1958]. Подробные описания этих вайй отсутствуют, и только в работе Р.Дабера [Daber, 1972] приведено фотоизображение сильно рассеченных сложных листьев, строение перышек которых не различимо.

Анатомическое строение ствola изучено на серии поперечных и продольных шлифов. По-

скольку ствол был распилен на части, в качестве неотипа выбран один из поперечных шлифов (табл. II, фиг. 2–10; рис. 3).

Несовершенный характер минерализации не позволяет рассмотреть строение большинства клеток, однако кремнезем, выполняющий различные их типы, окрашен в разные цвета, что позволяет получить общее представление о топографии основных тканей растения.

Ствол растения ложный: он состоит из тонкого стебля, окруженного плотным чехлом оснований черешков (табл. II, фиг. 2; рис. 3). Вблизи стебля черешки свободные и срастаются между собой ближе к периферии ложного ствола.

Диаметр стебля ~1,2 мм. В его центральной части наблюдается проводящий цилиндр диаметром ~10 мм. По краю цилиндра располагается ткань, окрашенная в черный цвет, с радиально ориентированными рядами клеток (табл. II, фиг. 8). Эта ткань, вероятно, представляет собой вторичную древесину. Толщина кольца вторичной древесины ~2,5 мм. Характер расположения лучевой паренхимы неясен.

Вблизи внутренней части цилиндра вторичной древесины располагаются пучки первичной ксилемы (табл. II, фиг. 8). В поперечном сечении они округлого очертания, окрашены в темно-коричневый цвет и окружены кольцом клеток более светлой окраски. Возможно, их заложение относится к мезархному типу. Хотя сохранились не все первичные пучки, можно утверждать, что их было больше десяти. Характер отхождения листовых следов неясен.

Клетки сердцевины не сохранились. Видимо, она была сложена тонкостенной паренхимой. Диаметр сердцевины ~5 мм.

Кнаружи от проводящего цилиндра сохранилась только тонкая наружная кора толщиной ~0,3 мм, окрашенная в светло-коричневый цвет (табл. II, фиг. 3). Вероятно, общая толщина коры была ~1 мм.

Вблизи стебля черешки достигают в ширину ~1 мм и в толщину ~0,7 мм; их сечение на поперечном срезе имеет очертание, близкое к овальному (табл. II, фиг. 3–5). По периферии оси ширина черешков >7 мм, толщина ~5 мм; на поперечном срезе их сечение многоугольного очертания (табл. II, фиг. 6, 7).

Хорошо видны первичные проводящие пучки черешков, на поперечном срезе имеющие округ-

лое очертание и окрашенные в темно-коричневый цвет. По поперечным сечениям черешков разных уровней можно проследить характер прохождения этих пучков (табл. II, фиг. 3–7). В черешок входит единственный пучок, который тангенциально делится на два пучка; затем каждый из них делится радиально надвое; один из получившихся пучков может делиться еще раз; в результате возникает до пяти пучков. Диаметр пучков 0,3–0,5 мм.

Ткани, окружающие первичные проводящие пучки черешков не сохранились. Пространство, занимаемое этими тканями, как и сердцевина стебля, заполнено минералом розового цвета. Сохранилась наружная часть коры толщиной 0,5–1 мм. Эпидермис не сохранился.

Клетки наружной коры хорошо сохранились только у сросшихся черешков по периферии ложного ствола. Основная масса этих клеток окрашена в светло-коричневый цвет; на поперечном срезе они изометричные, диаметром 60–120 мкм; на продольном сечении видно, что они большей частью поперечно вытянуты и достигают в высоту 50–60 мкм (табл. II, фиг. 9, 10). Среди описанных клеток располагаются клетки с темно-коричневыми стенками, которые, вероятно, склерифицированы. Эти клетки продольно удлиненные, достигают в длину ~250 мкм; диаметр их поперечного сечения ~35 мкм. Расположение клеток склеренхимы на поперечном и радиальном срезах имеет сетчатый характер.

При слабо развитой коре стебля, вероятно, основную механическую нагрузку несла склерифицированная кора сросшихся черешков вай, расположенных по периферии ложного ствола.

Положение *Abakanopteris ogurensis* в системе растений

И.Ф. Шмальгаузен относил эти растения к папоротникам. Последующие исследователи вообще затруднялись определить их систематическое положение. Действительно, характерный ложный ствол *Abakanopteris ogurensis*, основную массу которого составляют сросшиеся черешки вай, напоминает стволы, предположительно, осмундовых папоротников родов *Thamnopteris* Ad.Brongniart, *Zalesskya* Kidston et Gwynne-Vaughan, *Petchopteris* Zalessky и др. из перми Ангариды (см. [Василевская и др., 1963; Мейен, 1987]). Однако присутствие вторичной древесины исключает отнесение этих растений к полиподиопсидам.

По эвстелическому строению оси, наличию вторичной ксилемы и спирально расположенных сложных листьев их можно сближать с архео-

птериевыми прогимноспермами или с каламоптиевыми и лагеностомовыми (лигиноптериевыми) голосеменными. Поскольку первые достоверные семена в Минусинском бассейне появляются выше подсиньской свиты [Сухов, 1969] – верхнего предела стратиграфического распространения *Abakanopteris ogurensis*, весьма вероятно, что эти растения имели органы размножения птеридофитового типа и, следовательно, в систематическом отношении ближе к pragолосеменным.

В то же время ни у древних голосеменных, ни у прогимноспермов не описывались ложные стволы, поэтому, возможно, *Abakanopteris ogurensis* относится к особой эндемичной для Ангариды группе растений, предшествовавшей появлению ангарских голосеменных.

Благодарности

Авторы признательны И.А. Игнатьеву (Геологический институт РАН, Москва) и Л.Г. Пороховниченко (Томский государственный университет, Томск) за помощь, оказанную при подготовке статьи.

Литература

Anan'ev A.P., Mikhajlova Yu.B. О возрасте отложений нижней части минусинской серии в связи с открытием *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz в самохвальской свите // Докл. АН СССР. – 1958. – Т. 123. – №6. – С. 1081–1084.

Anan'ev B.A. Основные местонахождения флор начала раннего карбона в Северо-Минусинской впадине. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. – 85 с.

Vasilevskaya N.D., Vakhrameev V.A., Vladimirovich V.P., Doroфеев P.I., Kara-Murza Э.N., Lepëkhina B.G., Novik E.O., Radchenko G.P., Sedova M.A., Srebrodol'skaya N.N., Turyanova-Ketova A.I. Подкласс Leptofilices (Leptosporangiatae). Лептоспорангиятные папоротники // *B.A. Vakhrameev, G.P. Radchenko, A.L. Taxtadzhyan* (ред.). Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 569–601.

Zorin B.T. Нижний карбон Минусинского прогиба (стратиграфия, флора). – СПб, 1998. – 144 с.

Zorin B.T., Petersen L.H. Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений северной части Минусинского прогиба (Назаровская и Северо-Минусинская впадины) // Геология и геофизика. – 1989. – №8 (355). – С. 10–18.

Meyen C.B. Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 404 с.

Нижний карбон Средней Сибири. – Новосибирск: Наука, 1980. – 222 с.

Sukov C.B. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. – Л.: Недра, 1969. – 263 с.

Xakhlov B.A. Верхнедевонская флора из Красноярского района // Тр. научн. конференции по изучению и освоению производительных сил Сибири. Т. 2. – Томск: Красное знамя, 1940а. – С. 509–515.

Xakhlov B.A. Растительные остатки минусинской свиты // Тр. научн. конференции по изучению и освоению производительных сил Сибири. Т. 2. – Томск: Красное знамя, 1940б. – С. 501–508.

Brongniart Ad. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botanique et géologique sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Т. 1. – Paris: G.Dufour et Ed. d'Ocagne, 1836. – P. 369–488.

Daber R. Abbildungen und Beschreibungen unterkarbonischer Pflanzenreste aus der Mongolischen Volksrepublik // Paläont. Abh. B. – 1972. – Bd 3. – Heft 5. – S. 723–885.

Schmalhausen J. Die Pflanzenreste aus der Ursula-Stufe im Flussgeschiebe des Ogur in Ost-Sibirien // Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. – 1877. – Т. 22. – P. 278–303.

Объяснения к фототаблице

Таблица II

Фиг. 1–10. *Abakanopteris ogurensis* (Schmalhausen) gen. et comb. nov.; правый берег р. Абакан между с. Сартыков и Изыхские Копи, в окрестностях г. Абакан; кривинская свита, турнейский ярус: 1 – экз. №4912/2, частично минерализованный ствол растения с отпечатками черешков вайи во вмещающей породе; 2 – неотип №4912/2b, поперечный шлиф через ствол, видны стебель с кольцом вторичной древесины и многочисленные черешки вайи; 3–7 – то же, поперечные срезы черешков на разных уровнях отхождения от стебля (3 – отходящий от стебля черешок с единственным прово-

дящим пучком, видна тонкая наружная кора стебля; 4 – черешок, у которого проводящий пучок начинает тангенциально делится надвое; 5 – черешок с разделившимися двумя проводящими пучками; 6, 7 – черешки с пятью проводящими пучками, на фиг. 6 видно, что два левых пучка образовались путем деления в радиальной плоскости стебля); 8 – то же, фрагмент поперечного среза через проводящий цилиндр стебля, видна вторичная древесина и 2 первичных проводящих пучка (показаны стрелками); 9 – то же, клетки наружной коры сросшихся черешков на поперечном срезе, видно сетчатое расположение склерифицированных клеток; 10 – то же на радиальном срезе.

