

Особенности эпидермального строения листьев некоторых *Angaropteridium Zalessky* из карбона Кузбасса и их экоморфологическая интерпретация

Л.Г. Пороховниченко¹, А.Д. Зарипова²

Национальный исследовательский Томский государственный университет,
634050 Томск, пр. Ленина, 36

¹paleomuz@ggf.tsu.ru, ²alisa.zaripova@indox.ru

В каменноугольных флористических комплексах Кузбасса распространены виды эндемичного ангарского рода *Angaropteridium Zalessky*, установленного по вегетативным органам. В основу их выделения положены макроморфологические признаки – ветвление рахисов, особенности прикрепления перышек (листьев), характер их оснований, очертания и жилкование [Нейбург, 1948; Радченко, 1955; Горелова и др., 1973]. Необходимость дальнейшего изучения этой группы обусловлена тем, что перышки *Angaropteridium* часто встречаются изолированно от рахисов и распространены в широком стратиграфическом диапазоне. Простые по форме, они полиморфны и образуют постепенные переходы, соединяющие один морфологический тип перышек с другим. Видовое определение таких дисперсных перышек затруднено и несет зачастую довольно формальный характер.

Изученный нами материал в количестве около 400 штук с растительными остатками происходит из трех местонахождений, находящихся в стратотипическом Кемеровском районе Кузбасса:

- 1) у г. Кемерово, кровля пласта Украинского;
- 2) лог Мосточки, в 2 км выше д. Старая Балахонка;
- 3) на правом берегу р. Большая Чесноковка, выше с. Верхотомское;

Коллекции были собраны и изучались В.А. Хахловым в 30-х годах прошлого столетия [Хахлов, 1939]. Ныне они хранятся в Палеонтологическом музее ТГУ под №8 и 36.

* * *

С.В. Мейен [1987] отмечал, что некоторые представители ангарских и субангарских палеозойских родов (*Zamiopteris Schmalhausen*, *Entsovia S.Meyen*, *Dicranophyllum Grand'Eury*,

Slivkovia S.Meyen, *Mostotchka Chachlov* и *Angaropteridium*) с дихотомическим ветвлением жилок в листьях обладают дорзальными желобками – вместилищами устьиц, находящимися между жилками на нижней поверхности листьев. Присутствие дорзальных желобков в листьях обычно устанавливается достаточно легко даже при небольшом увеличении. Лучше всего они изучены у листьев ангарских кордаитовых растений. По кутикулам установлены детали строения желобков и присутствие в них устьиц. При этом были идентифицированы признаки, наблюдаемые в кутикулах и на соответствующих им отпечатках и фитолеймах [Мейен, 1966; Глухова, 1976, 2009].

Опыт микроструктурного изучения кордаитовых листьев применен нами в отношении кузбасских *Angaropteridium*. Исследование перышек этих растений в отраженном свете с увеличением до 100 раз позволяет выявить строение дорзальных желобков, присутствие и тип трихом, структуру клеточных рядов и особенности строения жилок на нижней и верхней поверхности листьев, относительную толщину фитолейм.

Дорзальные желобки на фитолейме нижней поверхности перышек *Angaropteridium* наблюдаются в виде канавок между жилками, которым на отпечатках соответствуют валики. Строение желобков может быть описано в терминах, разработанных для кордаитовых листьев [Глухова, 1976, 2009; Пороховниченко, 2008]. Они характеризуют форму самих желобков (ширину, глубину или высоту, протяженность, уплощенность краев и верхушки или дна, наличие укрепляющих тяжей) и их орнаментацию, тип трихом.

Изучение микроструктуры позволило обнаружить в коллекциях около полусотни фрагментов и целых перышек *Angaropteridium*, обладающих дорзальными желобками. Среди них по

строению желобков и особенностям жилкования выделено три типа перышек, каждый из которых встречен только в одном захоронении в составе своеобразного фитоориктоценоза.

У перышек первого типа дорзальные желобки отчетливые, резкие, относительно узкие, симметрично расположенные между жилками, без следов орнаментации трихомами (табл. I, фиг. 1–5). Среди изученных экземпляров это самые древние *Angaropteridium*, происходящие из кровли пласта Украинского, по которой проводится нижняя граница мазуровского горизонта в Кемеровском районе. Отсюда изучено более 100 штук с растительными остатками. В фитоориктоценозе преобладает *Angaridium* Zalesky, представленный *A. potanini* (Schmalhausen) Zalesky и *A. submongolicum* Neuburg, и членистостебельные *Phyllothea mungatica* Radczenko и *P. vulgaris* Radczenko. Присутствуют немногочисленные кордаитовые листья *Ruffloria* (*Praeruffloria*) ex gr. *theodori* (Neuburg) S.Meyen и *Cordaites* sp., семена *Angarocarpus ungensis* (Zalesky) Radczenko, *Holcospermum* sp. Встречаются фрагменты *Paragondwanidium petiolatum* (Neuburg) S.Meyen. Ангариоптеридиумы представлены формами как с дорзальными желобками, так и без них. Последние можно формально отнести к *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalhausen) Zalesky, *A. tyrganicum* Zalesky и *A. chacassicum* Radczenko.

Перышки второго типа имеют иные по строению дорзальные желобки. Они более широкие, плоские, с менее резко выраженными краями и усеяны многочисленными папиллами (табл. II, фиг. 1–8). Жилкование и очертания перышек имеют отличия от таковых первого типа, что более подробно отражено в приведенном ниже описании. Из лога Мосточки изучено 180 штук с растительными остатками. Они характеризуют более молодые отложения алыкаевского горизонта. В фитоориктоценозе заметно преобладают остатки кордаитантовых. Среди них доминируют прэруфлории *Ruffloria* ex gr. *theodori* и *R. subangusta* (Zalesky) S.Meyen, реже наблюдаются отпечатки *Cordaites neuburgae* Gluchova. Изолированные семена разнообразны и представлены *Angarocarpus ungensis*, *Samaropsis euryptera* Suchov, *S. pauxilla* Zalesky, *S. patula* Zalesky, *Cordaicarpus baranovii* Suchov, *Holcospermum* sp. Присутствуют в небольшом числе остатки *Paragondwanidium sibiricum* (Petunnikov) S.Meyen, *Neuropteris siberiana* Zalesky, *Tschirkoviella sibirica* Zalesky, *Krylovia sibirica* Chachloy, *Ginkgophyllum vsevolodii* Zalesky, ангариоптеридиумы встречаются довольно редко. Перышки *Angaropteridium* с дорзальными желобками обнаружены совместно с морфологически

сходными перышками без желобков.

Перышки третьего типа морфологически очень сходны с перышками второго типа, однако дорзальные желобки у них имеют некоторые отличия. Они более узкие, менее резкие и менее (или не-) орнаментированы папиллами (табл. I, фиг. 6–9). На этом основании более десятка перышек условно выделены в отдельный тип. Из района р. Б. Чесноковка выше с. Верхотомское изучено более 100 штук с растительными остатками, которые также характеризуют алыкаевский горизонт. Состав фитоориктоценоза своеобразный. Доминируют кордаитовые листья, отнесенные к *Ruffloria* ex gr. *theodori* и *Cordaites neuburgae*, и ангаридиумы, представленные *Angaridium tenue* Gorelova, *A. potaninii*, *A. submongolicum*. Распространены представители порядка Dicranophyllales, многие из которых обладают дорзальными желобками. В отдельном прослое изобилуют остатки *Mostotchkia gomankovii* S.Meyen et Smoller, несущие желобки, а также присутствуют *Dicranophyllum* sp. и *Entsovia* sp. Среди семян встречены *Samaropsis patula*, *Cardiocarpus krapivinoensis* Suchov. Впервые на этом уровне обнаружен фрагмент *Ruffloria* (*Alatoruffloria*) sp. с узкими дорзальными желобками. Членистостебельные довольно редки и представлены фрагментами *Paracalamites* sp. Ангариоптеридиумы более разнообразны, чем в предыдущих местонахождениях и составляют три группы. Первые с дорзальными желобками; вторые без дорзальных желобков могут быть отнесены к *Angaropteridium cardiopteroides*; третьи с морфологией, сходной с двумя первыми группами, имеют зубчатые края.

* * *

Сравнение фитоориктоценозов разных местонахождений показывает, что во всех из них содержатся ангариоптеридиумы с дорзальными желобками и их морфологические аналоги без желобков, прэруфлории с дорзальными желобками и визуально неотличимые от них листья *Cordaites* без желобков. Одновременное их появление в Кузбассе фиксируется с мазуровского горизонта.

Тот факт, что у морфологически идентичных листьев могут как присутствовать, так и отсутствовать дорзальные желобки, требует специального анализа и оценки таксономического «веса» этого признака. Относительно кордаитовых листьев этот вопрос разобран достаточно детально. Листья с различными по строению дорзальными желобками выделены С.В. Мейеном [1963, 1966] в самостоятельный формальный род *Ruffloria* S.Meyen. Была показана важность строения дор-

зальных желобков и отдельных их признаков для выделения видов и подродов [Мейен, 1966; Глухова, 1976, 2009; Пороховниченко, 2009]. Ангароптеридиумы, в отличие от кордаитантовых, по всей видимости, не являлись листопадными растениями, и их развитие, в том числе перышек, происходило иначе. Не исключено, что морфологически однотипные дисперсные перышки с одинаковыми по строению дорзальными желобками и без таковых могли принадлежать одному виду или даже одному растительному индивиду. Однако подтвердить это могут только находки тех и других в органической связи.

В систематике ангароптеридиумов на данном этапе большее значение имеет не столько сам факт присутствия у перышек дорзальных желобков, сколько строение последних, которое следует анализировать не только с морфологической, но и с эколого-функциональной стороны.

Дорзальные желобки являются поверхностными эпидермальными структурами, представляющими собой погруженные устьичные полосы. В их строении принимают участие разнофункциональные клетки. Так, устьица регулируют газообмен, трихомы рассеивают солнечную радиацию и предохраняют от избыточной транспирации, основные эпидермальные клетки защищают мезофилл. Можно предположить, что устьица в желобках лучше защищены от избыточного испарения воды и меньше подвержены влиянию вредных воздействий факторов среды, чем устьица на поверхности эпидермы. Погружение устьичных рядов ниже поверхности эпидермы характерно для современных засухоустойчивых растений (например, злаковых – лисохвоста лугового, овсяницы луговой, белоуса) и является приспособлением к экономии влаги. Различные трихомы обычно приурочены к местам локализации устьиц, что указывает на их участие в регуляции транспирации. Как и у современных растений, скопления папилл и волосков, по-видимому, позволяло ангароптеридиумам ослаблять циркуляцию воздуха над листовой поверхностью или рассеивать сильное солнечное излучение, препятствуя избыточному испарению.

Таким образом, с эколого-функциональных позиций дорзальные желобки представляют собой структуры, способные обеспечивать экономию влаги. Регулятором интенсивности транспирации и газообмена могут служить папиллы и волоски, расположенные на внутренней поверхности желобков и количественно варьирующие даже в пределах одного листа.

Расположение дорзальных желобков в перышках ангароптеридиумов тесно связано с

жилкованием. Система жилкования обеспечивает транспорт веществ и характеризуется закономерным расположением жилок, постоянным для вида. Образование желобков с устьицами возможно только в узком пространстве между жилками, причем форма желобков связана с взаимным расположением жилок. От угла расхождения жилок зависит ровность краев, глубина и постоянство ширины дорзальных желобков по их протяженности. От интенсивности дихотомирования жилок зависит длина желобков. Густота жилкования также влияет на ширину дорзальных желобков. Относительно постоянная форма дорзальных желобков наблюдается как в развитых, так и в молодых листьях одного вида *Angaropteridium*.

* * *

Появление и распространение растений разных систематических групп с дорзальными желобками в листьях (роды *Angaropteridium*, *Ruffloria*, *Entsovia*, *Mostotchkia*, *Dicranophyllum*) в Кузбассе отмечаются с мазуровского горизонта и совпадают с первым этапом интенсивного углеобразования. При этом кордаитантовые и ангароптеридиумы без желобков известны из более древних слабоугленосных отложений казевского горизонта. Приуроченность рассмотренных захоронений растительных остатков к угольным пластам и прослоям дает основание для предположения о непосредственной связи ксероморфного облика растений и факторов среды, сопровождавших углеобразование в мазуровское и алыкаевское время. К ксероморфным признакам растений мы относим присутствие в листьях дорзальных желобков и их орнаментацию. Если дорзальные желобки обеспечивают и регулируют транспирацию и газообмен, то их строение можно рассматривать в связи с влиянием основных факторов среды. Условий, при которых нарушается равновесие между поступлением из почвы к листьям минеральных растворов и транспирацией, при которых необходимо экономить влагу, достаточно много. Из них мы можем исключить низкую температуру и недостаток влаги, поскольку углеобразование связано с избыточным увлажнением субстрата и оптимальной для развития растений температурой.

Накопление осадков мазуровской и алыкаевской свит зачастую сопровождалось морскими ингрессиями. Многие виды растений, вероятно, произрастали в местах с избыточным увлажнением и, в то же время, возможным засолением почв. Усвоение корнями растений питательных растворов из сильно минерализованных и болотистых почв было затруднено и могло способст-

водить появлению у разных групп ксероморфных признаков. И.В. Будников и В.Е. Сивчиков отметили (устное сообщение), что в Западном Верхоянье к границам морских бассейнов тяготеют именно руфлории, обладающие дорзальными желобками.

* * *

Ниже приводится краткое описание выделенных типов дисперсных перышек *Angaropteridium* с дорзальными желобками.

Angaropteridium sp. 1

Табл. I, фиг. 1–5

Описание. Встречено 6 фрагментов, отнесенных к этому типу. Перышки некрупные, длиной до 3 см, округлого, овально-яйцевидного очертания, асимметричные, с сердцевидным основанием. Ушки более или менее симметричные, развитые. Края перышек слабоволнистые, с каймой, сложенной более мелкими клетками, чем вся поверхность. Жилкование равномерное, негустое. Изгиб жилок в разных частях перышек у самого края направлен вверх.

Фитолейма толстая. Жилки на ней с нижней стороны выражены очень слабо или незаметны. Дорзальные желобки выглядят шире, чем на отпечатках. Они без папилл, с одним резким краем и выположенным другим (табл. I, фиг. 5).

На отпечатке нижней поверхности перышек дорзальные желобки резкие, довольно узкие, с полого закругленным дном, расположенные симметрично относительно жилок (табл. I, фиг. 4).

Распространение. Кузнецкий бассейн, Кемеровский р-н, окрестности г. Кемерово; кровля пласта Украинский, мазуровский горизонт, карбон.

Angaropteridium sp. 2

Табл. II, фиг. 1–8

Описание. Имеется около трех десятков изолированных перышек и фрагментов рахисов. Рахисы некрупные, продольно исштрихованные. Перышки заметно асимметричные, округлых, овальных и поперечно-овальных очертаний, с тупо закругленной верхушкой и слабо выпуклыми краями с верхней стороны. Развитые перышки имеют более вытянутую форму и достигают 6 см в длину и 4–5 см в ширину.

Основания перышек сердцевидные, глубоко врезаемые, асимметричные, с развитыми ушка-

ми. У молодых перышек очертания более округлые и ушки менее выражены. Жилкование веерное. От основания к краям жилки дихотомируют до пяти раз. В средней части перышек жилки густые и прямые, расходятся под острыми углами. По краям, особенно в ушках, они заметно разрежены и отгибаются книзу, их угол расхождения больше, чем в средней части перышек.

Материал в основном представлен отпечатками нижней поверхности перышек. Фитолеймы тонкие и часто разрушены. По краю перышек просматривается кайма, сложенная из более мелких клеток.

На отпечатках нижней эпидермы между жилками прослеживаются дорзальные желобки. В нижней части перышек они представляют собой широкие валики с пологими краями, густо усеянные отгисками крупных папилл (табл. II, фиг. 1). В некоторых случаях из-за сильного сцепления с породой папиллы сохраняются на отпечатках (табл. II, фиг. 2, 3, 6). К краям перышек дорзальные желобки выполаживаются и прослеживаются по полоске папилл (табл. II, фиг. 1). Жилки очень тонкие, выделяются нитевидными валиками, значительно тоньше дорзальных желобков. Иногда прослеживаются «ложные жилки» (табл. II, фиг. 7, 8).

Сравнение. От перышек первого типа отличаются более широкими и орнаментированными дорзальными желобками, распределением и изгибом жилок, присутствием «ложных жилок».

Распространение. Кузнецкий бассейн, Кемеровский р-н, в 2 км выше д. Старая Балахонка, лог Мосточки; алыкаевский горизонт, карбон.

Angaropteridium sp. 3

Табл. I, фиг. 6–9

Описание. Всего имеется около 15 фрагментов и целых перышек. Перышки по очертаниям и жилкованию сходны с *Angaropteridium* sp. 2, но дорзальные желобки значительно уже и слабо орнаментированы папиллами (табл. I, фиг. 7). Жилки тонкие, слабо выраженные. На отпечатке нижней поверхности перышек вдоль жилок просматриваются ряды удлиненных «толстых» клеток. Насколько эти признаки являются характерными для вида, пока не вполне ясно. Возможно, они зависят от сохранности остатков.

Распространение. Кузнецкий бассейн, Кемеровский р-н, р. Б. Чесноковка, выше с. Верхотомское; алыкаевский горизонт, карбон.

Литература

- Глухова Л.В. К систематике рода *Rufloia* // Палеонтол. журн. – 1976. – №2. – С. 116–121.
- Глухова Л.В. Систематика, микроструктура, стратиграфическое распространение руфлорий (Обзор) // *Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал. – 2009. – Т. 1. – С. 15–50.
- Горелова С.Г., Меньшикова Л.В., Халфин Л.Л. Фитостратиграфия и определитель растений верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Ч. I. – Кемерово, 1973. – 120 с.
- Мейен С.В. Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. – 1963. – №3. – С. 96–107.
- Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии. – М.: Наука, 1966. – 184 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 150).
- Мейен С.В. Жажда в каменноугольной топи // Знание – сила. – 1969. – №4. – С. 21–23.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
- Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 342 с. (Палеонтология СССР. Т. XII. Ч. 3. Вып. 2).
- Пороховниченко Л.Г. О системе листьев ангарских кордаитантовых (порядок *Cordaitanthales*) // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений. Вып. 6. – СПб., 2008. – С. 32–41.
- Пороховниченко Л.Г. Классификация листьев ангарских кордаитантовых по морфологическим и микроструктурным признакам // Ископаемые растения и стратиграфия позднего палеозоя Ангариды и сопредельных территорий. Материалы коллоквиума. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 19–23.
- Радченко Г.П. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. 2. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – С. 42–154.
- Хахлов В.А. Ископаемые растения балахонской свиты Кемеровского района Кузбасса // Тр. ТГУ. – 1939. – Т. 96. – С. 1–25.

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Фиг. 1–5. *Angaropteridium* sp. 1; Кузнецкий бассейн, Кемеровский р-н, окрестности г. Кемерово; кровля пласта Украинский, мазуровский горизонт: 1 – верхняя часть перышка с вставляющимися дорзальными желобками, экз. №36/181 (×8); 2 – цельное перышко, экз. №36/149 (×2); 3 – основание перышка с дорзальными желобками, экз. №36/149-1 (×8); 4 – отпечаток нижней эпидермы с резкими валиками дорзальных желобков, экз. №36/149 (×24); 5 – нижняя эпидерма с дорзальными желобками, экз. №36/181 (×24).

Фиг. 6–9. *Angaropteridium* sp. 3; Кузнецкий бассейн, Кемеровский р-н, р. Б. Чесноковка, выше с. Верхотомское; алыкаевский горизонт: 6 – наслоение перышек, несущих дорзальные желобки, экз. №36/160 (×1); 7 – отпечаток нижней эпидермы с неорнаментированными дорзальными желобками, экз. №36/160-1 (×24); 8 – верхняя часть перышка с вставляющимися дорзальными желобками, экз. №36/160-1 (×8); 9 – основание перышка, экз. №36/160-1 (×8).

Таблица II

Фиг. 1–8. *Angaropteridium* sp. 2; Кузнецкий бассейн, Кемеровский р-н, в 2 км выше д. Старая Балахонка, лог Мосточки; алыкаевский горизонт: 1 – отпечаток нижней эпидермы с выположенными дорзальными желобками и полоской из оттисков папилл, экз. №8/43 (×24); 2 – отпечаток нижней эпидермы с валиками дорзальных желобков с папиллами, оставшимися в породе, видны тонкие жилки, экз. №8/43-1 (×24); 3 – отпечаток нижней эпидермы с валиками дорзальных желобков с папиллами, оставшимися в породе, в основании перышка, экз. №8/43-2 (×24); 4 – отпечаток нижней эпидермы с валиками дорзальных желобков с папиллами в средней части перышка, экз. №8/107 (×10); 5 – цельное перышко, экз. №8/9 (×2); 6 – отпечаток нижней эпидермы с валиками дорзальных желобков с папиллами, оставшимися в породе, видны тонкие жилки, экз. №8/118 (×24); 7 – «ложные жилки» на верхней эпидерме, экз. №8/105 (×8); 8 – «ложные жилки» на верхней эпидерме в основании перышка, экз. №8/105-1 (×8).



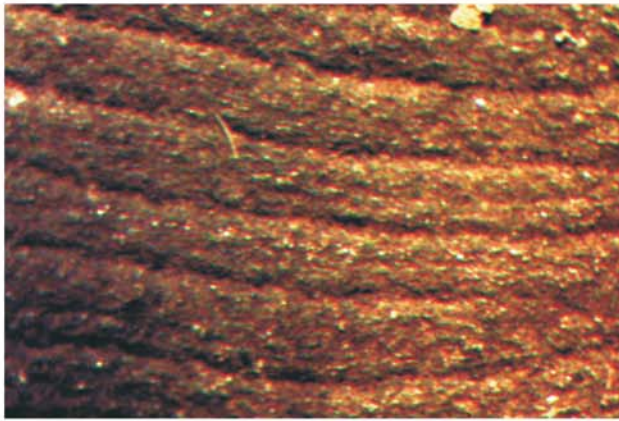
1



2



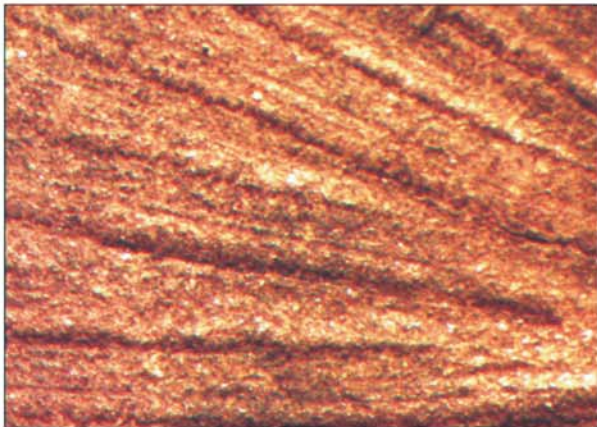
3



5



4



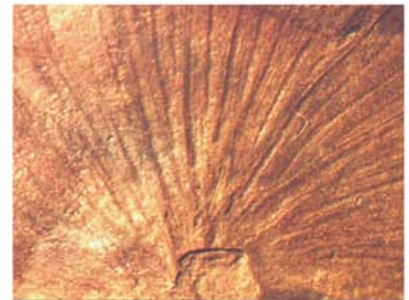
7



8



6



9

