

Необычные представители семейства *Ruflogiaceae* в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы

А.В. Гоманьков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197022 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2, литера В
gomankov@mail.ru

Роды *Steirophyllum*, *Entsovia* и *Dubenskia*, которые были описаны по листьям «хвойного облика», но несущим дорзальные желобки, образуют компактную таксономическую группу по крайней мере надродового ранга. Систематическое положение этой группы остается неясным из-за отсутствия сведений о присущих ей фруктификациях. Изучение фруктификации, ассоциирующей с листьями рода *Steirophyllum*, позволяет предположить ее близость к роду *Pholidophyllum* и тем самым – принадлежность всей рассматриваемой группы к семейству *Ruflogiaceae* порядка *Cordaitanthales*, в рамках которого она, вероятно, заслуживает выделения в отдельную трибу.

Семейство руфлориевых (*Ruflogiaceae*) было введено К. Ледран [Ledran, 1966] как отдельное семейство кордаитов, эндемичное для Ангарского палеофлористического царства. Его типовой род *Ruflogia* S. Meyen был в свое время [Мейен, 1963] введен для листьев «кордаитового облика», несущих на абаксиальной стороне дорзальные желобки между жилками. Позднее С.В. Мейен [1982], разрабатывая систематику порядка *Cordaitanthales*, указывал, что в ее основу должна быть положена морфология женских фруктификаций. Однако он считал целесообразным сохранить эффективно и действительно обнародованное название семейства *Ruflogiaceae*, поскольку женские фруктификации, которые можно было бы связать с листьями рода *Ruflogia*, не были в то время изучены с нужной полнотой, а главным критерием для выделения семейства служили дорзальные желобки на листьях. К семейству *Ruflogiaceae* Мейен относил установленные для женских фруктификаций роды *Krylovia* Chachlov и *Gaussia* Neuburg, а также род *Bardocarpus* Zalesky, описанный первоначально для дисперсных семян, которые позже были найдены в прикреплении к семенному побегу. В дальнейшем в составе семейства были описаны женские фруктификации *Pukhontella* Ignatiev [Игнатъев, 1988] и *Suchoviella* Ignatiev et S. Meyen [Ignatiev, Meyen, 1989]; к нему был также отнесен [Игнатъев, 2011] род *Pholidophyllum* Zalesky, описанный первоначально как мужская фруктификация *incertae sedis*.

Все женские фруктификации руфлориевых устроены по единому плану. Это простые полиспермы, состоящие из оси, на которой по спирали располагаются более или менее длинные

семяножки с семенами на концах. Какие-либо стерильные листовидные придатки на оси отсутствуют (исключение составляет лишь род *Suchoviella*, у которого в самом основании простого полисперма располагается розетка из чешуевидных листьев типа *Lepeophyllum* Zalesky). В родах *Gaussia* и *Pholidophyllum* спираль, по которой располагаются семяножки, очень пологая и семяножки сильно сближены друг с другом. При этом длина семяножек увеличивается по мере приближения к верхушке побега и семена располагаются только на длинных терминальных семяножках, тогда как более короткие базальные семяножки были стерильными (фуникулодиями, по терминологии С.В. Мейена [2010]) и несли лишь недоразвитые семенные рубцы. В роде *Gaussia* сближенные семяножки образуют радиально-симметричную зонтиковидную структуру на конце оси полисперма, а в роде *Pholidophyllum* они располагаются почти в одной вертикальной плоскости, благодаря чему терминальный пучок семяножек приобретает уплощенную билатерально симметричную веерообразную форму, причем семена располагаются только на одной (вентральной) стороне этого «веера» [Игнатъев, 2011].

За десятилетия изучения пермской флоры Восточно-Европейской платформы в ее составе были обнаружены растения (роды *Steirophyllum* Eichwald, *Entsovia* S. Meyen и *Dubenskia* Gomankov), листья которых также несут дорзальные желобки, но отличаются от рода *Ruflogia* своей морфологией (см. рисунок).

Род *Steirophyllum* (табл. I, фиг. 1–4) был первоначально описан как хвойное [Эйхвальд, 1854], но затем было показано, что в каждом из его хвое-



Рисунок. Местонахождения родов *Steirophyllum*, *Entsovia* и *Dubenskia* на Восточно-Европейской платформе: 1 – Усть-Коин; 2 – Слуда; 3 – Вострое; 4 – Крутая Катущка; 5 – Красная Глинка; 6 – Чекарда; 7 – Ведерниково; 8 – Кичуй; 9 – Каргалинские рудники; 10 – Броды; 11 – Дубенский карьер

подобных листьев присутствовали два дорзальных желобка [Gomankov, 1995; Гоманьков, 2013]. Он известен из местонахождений Усть-Коин (респ. Коми, правый берег р. Вымь, напротив устья р. Коин; нижнеказанский подъярус [Meyen, Smoller, 1986]), Вострое (Вологодская обл., левый берег р. Сухона, напротив д. Вострое; уржумский горизонт [Татарские отложения..., 2001; Гоманьков, 2013]), а также из Каргалинских рудников (Оренбургская обл., группа рудников, расположенных в ~60 км к северу-северо-западу от Оренбурга; верхнеказанский подъярус [Gomankov, 2020]) и Дубенского карьера (Оренбургская обл., Дубенский гипсовый карьер в 9 км юго-западнее ст. Кондуровка железной дороги Оренбург – Орск; кунгурский ярус [Гоманьков, 2023]).

Род *Entsovia* [Мейен, 1969] по очертаниям и жилкованию листьев сходен с родом *Rufioria*, но

дорзальные желобки у него сдвоенные: между любыми двумя жилками проходит два сближенных дорзальных желобка (табл. II, фиг. 1–2). На территории Восточно-Европейской платформы род известен из местонахождений Слуда (респ. Коми, пос. Слуда, скв. 104, гл. 437,0–438,0 м; казанский ярус [Мейен, 1969]), Крутая Катущка (Пермский кр., левый берег р. Барда, в 2 км ниже д. Матвеево; верхнекунгурский подъярус [Мейен, 1969]), Красная Глинка (Пермский кр., правый берег р. Барда, в 1,3 км выше моста в д. Матвеево; верхнекунгурский подъярус [Мейен, 1969]), Чекарда (Пермский кр., левый берег р. Сылта, непосредственно ниже устья р. Чекарда; верхнекунгурский подъярус [Мейен, 1969]), Ведерниково (респ. Башкортостан, левый берег р. Быстрый Танып, у д. Ведерниково; соликамский горизонт уфимского яруса [Мейен, 1969]), Кичуй (респ. Татарстан, р. Кичуй, скв. 850, гл. 46,65–53,0 м; нижнеказанский подъярус [Мейен, 1969]) и Броды (Оренбургская обл., овраг Большой Опасовский у пос. Броды; верхнеказанский подъярус [Мейен, 1969]), а также из Дубенского карьера.

Род *Dubenskia* (табл. I, фиг. 5–7) известен пока только из Дубенского карьера. По морфологии побегов он также, как и *Steirophyllum*, похож на хвой-

ное [Гоманьков, 2023], хотя и отличается от типичных хвойных большой длиной листьев, каждый из которых несет множественные дорзальные желобки, причем увеличение их количества от основания к верхушке происходит не только за счет вставления, но также и за счет дихотомии, что для дорзальных желобков совершенно необычно.

Изучение кутикулы растений трех перечисленных родов [Гоманьков, 2023] показало большое сходство их эпидермальных структур, особенно устьичных аппаратов (табл. I, фиг. 2, 3, 7; табл. II, фиг. 2): устьица всегда имеют правильную круглую форму, а побочные клетки осложнены высокими папиллами, нависающими над замыкающими клетками [особенно велико сходство устьиц у *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov и *Entsovia rarissulcata* S. Meyen]. Это позволяет рассматривать три ука-

занных рода как достаточно компактную таксономическую группу, распространенную от Тимана до Оренбургского Приуралья и от кунгурского яруса до уржумского горизонта. Возможно, что к этой же группе относятся роды *Mostotchkia* Chachlov из верхнего карбона Кузбасса [Хахлов, 1939] и *Slivkovia* S. Meyen из гвадалупия Печорского бассейна [Мейен, 1969], также характеризующиеся присутствием дорзальных желобков на листьях, но они пока еще недостаточно полно изучены.

Систематическое положение рассматриваемой группы остается неопределенным из-за отсутствия надежных сведений о присущих ей органах размножения. С.В. Мейен и Г.Г. Смоллер [Meyen, Smoller, 1986] предлагали относить роды *Entsovia*, *Slivkovia* и *Mostotchkia* (в этот род они включали также вид *Steirophyllum gomankovii*) к дикранофилловым, хотя и связывали с этой группой (впрочем, без всяких обоснований) фруктификации типа *Krylovia* из казанских отложений Удмуртии и Башкортостана. Та же точка зрения на систематическое положение рассматриваемой группы была повторена Мейеном в более поздней работе [Мейен, 1992]. Автором настоящей статьи *Entsovia*, *Steirophyllum* и *Dubenskia* описывались [Гоманьков, 2023] как сателлитные роды порядка Dicanophyllales. Следует, однако, отметить, что фруктификации, свойственные дикранофилловым, не известны на территории Ангариды и из-за этого принадлежность указанных родов порядку Dicanophyllales кажется весьма сомнительной.

Проблема осложняется еще тем обстоятельством, что рассматриваемые роды встречаются довольно редко и, как правило, вместе с другими растениями, из-за чего с ними не удается связать какие-либо фруктификации на основании ассоциаций в одних и тех же местонахождениях. Исключение составляет лишь местонахождение Вострое, где доминируют листья *S. gomankovii* и вместе с ними в захоронении встречен только один остаток, который может быть интерпретирован как остаток женской фруктификации и ранее определялся мной [Гоманьков, 2013] как *Peltaspertopsis* sp.

Остаток имеет размеры 13×7 мм и представляет собой отпечаток с очень толстой (по-видимому, многослойной) фитолеймой (табл. II, фиг. 3). Фитолейма сохранила две системы округлых лопастей шириной около 4 мм. Эти системы лопастей расположены параллельно на близком расстоянии так, что одна из них кажется наложенной сверху на

другую. На одной из лопастей нижнего ряда сохранилось круглое углубление (табл. II, фиг. 4), которое может интерпретироваться как семенной рубец. В целом остаток напоминает пазушный полисперм хвойных рода *Kungurodendron* S. Meyen [Мейен, 2010] с той только разницей, что семяножки на описываемом экземпляре не загнуты на адаксиальную сторону, а остаются прямыми. Его можно сравнить также с пучком семяножек рода *Pholidophyllum*, в котором произошло слияние базальных частей семяножек друг с другом с образованием кладосперма – единого уплощенного билатерально симметричного органа, несущего большее количество семян.

Мацерация сохранившейся фитолеймы показала, что она содержит по крайней мере 4 слоя кутикулы, каждый из которых демонстрирует своеобразный тип эпидермальной структуры. Первый тип кутикулы (табл. II, фиг. 5) характеризуется сравнительно мелкими изометричными клетками размером около 30 мкм с тонкими радиальными стенками. Местами, однако, клетки оказываются вытянутыми в одном направлении и образуют более или менее правильные ряды. В одном месте в кутикуле этого типа наблюдается отверстие с равными краями, от которого клеточные ряды расходятся радиально (табл. II, фиг. 6). Эту кутикулу можно интерпретировать как адаксиальную кутикулу семяножки, а отверстие в ней – как семенной рубец.

Кутикула второго типа (табл. II, фиг. 7) изогнутая с очень тонкими радиальными и периклиральными стенками клеток (однако радиальные стенки всегда видны очень отчетливо). Клетки многоугольные и мелкие, не более 30 мкм в поперечнике. Вероятно, это абаксиальная кутикула семяножки, обращенная к кладосперму.

Третий тип кутикулы (табл. II, фиг. 8) характеризуется крупными (примерно 50×150 мкм) клетками с очень толстыми радиальными стенками. Клетки, как правило (но не всегда), вытянуты в одном направлении и образуют довольно правильные, иногда изгибающиеся ряды. Такая кутикула может интерпретироваться как кутикула адаксиальной стороны самого кладосперма.

Кутикула четвертого типа (табл. II, фиг. 9) плохо отделяется от мезофилла, поэтому рассмотреть ее клеточную структуру трудно. По-видимому, эта структура сходна со структурой третьего типа (такие же крупные клетки с толстыми радиальными стенками), но клетки изометричные и рядов не образуют. Скорее всего, это абаксиальная кутикула самого кладосперма.

Род *Pholidophyllum* обычно относится к руфлориевым [Игнатъев, 2011], и сходство описанного остатка с простым полиспермом рода *Pholidophyllum* вместе с наличием дорзальных желобков на вегетативных листьях является веским аргументом в пользу включения рассматриваемой группы в семейство *Ruflogiaceae*, хотя, конечно, нельзя игнорировать и своеобразие листьев ее представителей по сравнению с «типичными» представителями рода *Ruflogia*. Вероятно, в составе семейства *Ruflogiaceae* рассматриваемые растения заслуживают выделения в отдельную трибу.

Автор выражает свою искреннюю признательность А.С. Башкуеву, Д.В. Василенко, Д.Е. Щербакову (Палеонтологический институт РАН) и Д.С. Копылову (Институт зоологии Республики Казахстан) за помощь в сборе растительных остатков, а также И.А. Игнатъеву и Ю.В. Мосейчик (Геологический институт РАН) за предоставленную возможность изучения коллекционного материала, хранящегося в ГИН РАН, и ценные замечания к тексту статьи.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 124013100860-6 БИН РАН.

Дополнение

Уже после того, как настоящая работа была сдана в печать, в коллекциях из Каргалинских рудников мною были обнаружены отпечатки облиственных побегов, предположительно относящихся к роду *Steirophyllum*, в органической связи со своеобразными женскими шишками. Эти шишки представляют собой сложные полиспермы, главная ось которых несет листовидные брактей. В пазухе каждой брактей располагался пельтатный простой полисперм (пельтоид) с

семенами, прикреплявшимися по кругу к нижней поверхности его шляпки. Подобные шишки могут сравниваться с родами *Quasistrobus* Vladimirovich [Владимирович, 1986] и *Mutoviaspermum* Karasev, Forte, Coiro et Kustatscher [Karasev et al., 2019]. Возможно, что они прольют новый свет на родственные связи и таксономическое положение родов *Steirophyllum*, *Entsovia* и *Dubenskia*, но для этого требуется их дальнейшее детальное изучение.

Литература

- Владимирович В.П. Высшие растения // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. – Л.: Недра, 1986. – С. 32–38.
- Гоманьков А.В. *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) из уржумских отложений бассейна р. Сухона // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2013. – Т. 8. – С. 1–8.
- Гоманьков А.В. Эпидермальные исследования растительных остатков из Дубенского карьера (кунгурский ярус Оренбургской области) // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2023. – Т. 26. – С. 18–30.
- Игнатъев И.А. *Pukhontella* – новый род руфлориевых из перми Ангариды // Палеонтол. журн. – 1988. – № 1. – С. 83–91.
- Игнатъев И.А. Морфология и систематическое положение стробилов *Pholidophyllum ornatum* Zalessky из кунгура Среднего Приуралья // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2011. – Т. 4. – С. 40–49.
- Мейен С.В. Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. – 1963. – № 3. – С. 96–107.
- Мейен С.В. Новые роды *Entsovia* и *Slivkovia* из пермских отложений Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. – 1969. – № 4. – С. 93–100.
- Мейен С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды // Палеонтол. журн. – 1982. – № 2. – С. 109–120.
- Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры // С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – М.: Наука, 1992. – С. 120–152.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2010. – Т. 3. – С. 29–94.
- Татарские отложения реки Сухоны. – Саратов: Научная книга, 2001. – 203 с.
- Халлов В.А. Ископаемые растения балахонской свиты Кемеровского района Кузбасса // Тр. Томск. унта. – 1939. – Т. 96. – С. 1–20.
- Эйхвальд Э.И. Палеонтология России. Древний период. I. Флора граувакковой, горноизвестковой и медистосланцевой формаций России. – СПб., 1854. – 243 с.
- Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // *Paleontol. J.* – 1995. – Vol. 29. – No. 2A. – P. 81–104.
- Gomankov A.V. Flora of the Kazanian–Urzhumian boundary in the middle Permian of the Russian Platform // *Palaeoworld*. – 2020. – Vol. 29. – P. 257–269.
- Ignatiev I.A., Meyen S.V. *Suchoviella* – gen. nov. from the Permian of Angaraland and a review of the systematics of Cordaitanthales // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 1989. – Vol. 57. – P. 313–339.
- Karasev E., Forte G, Coiro M., Kustatscher E. *Mutoviaspermum krassilovii* gen. et sp. nov.: a peculiar compound

ovuliferous conifer cone from the Lopingian (Late Permian) of European Russia (Vologda Region) // Int. J. Plant Sci. – 2019. – Vol. 180. – No. 8. – P. 779–799.

Ledran Ch. Contributions à l'étude des feuilles de Cordaitales. – Reims: 1966. – 155 p. (Thèse Acad. Reims. Ser. 1.)

Meyen S.V., Smoller H.G. The genus *Mostotchkia* Chachlov (Upper Palaeozoic of Angaraland) and its bearing on the characteristics of the order Dicranophyllales (Pinopsida) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1986. – Vol. 47. – P. 205–223.

Объяснения к фототаблицам

Оригиналы хранятся в ГИН РАН (колл. № 4100) и БИН РАН (колл. № 1864)

Таблица I

Фиг. 1. *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov, отпечаток листа с фитолеммой, экз. № 4100/96-2; местонахождение Вострое; длина линейки 1 мм.

Фиг. 2–3. *Steirophyllum* cf. *gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov, дисперсная кутикула, устьице на дне дорзального желобка, преп. № 1864/18-2, т. 3; местонахождение Дубенский карьер; длина линейки 20 мкм: 2 – фокус на устьичной щели; 3 – фокус на папиллах, закрывающих замыкающие клетки.

Фиг. 4. *Steirophyllum* cf. *gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov, общий вид кутикулы с дорзальным желобком, осложненным складкой по краю, преп. № 1864/18-6, т. 1; местонахождение Дубенский карьер; длина линейки 100 мкм.

Фиг. 5–7. *Dubenskia insolita* Gomankov; местонахождение Дубенский карьер: 5 – отпечаток облиственного побега с фитолеммой, голотип № 1864/16, длина линейки 5 мм; 6 – отпечаток листа с фитолеммой, хорошо видна дихотомия дорзальных желобков, экз. № 1864/1С-1, длина линейки 2 мм; 7 – дисперсная кутикула, устьице на дне дорзального желобка, преп. № 1864/23-2, т. 1, длина линейки 20 мкм.

Таблица II

Фиг. 1–2. *Entsovia kungurica* S. Meyen, эпидермальное строение; местонахождение Дубенский карьер: 1 – общий вид кутикулы с двумя парами дорзальных желобков, преп. № 1864/20-6, т. 2, длина линейки 100 мкм; 2 – устьица на дне дорзального желобка (показаны стрелками), преп. № 1864/23-3, т. 1, длина линейки 20 мкм.

Фиг. 3–9. Женская фруктификация, ассоциирующая с листьями *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) Gomankov в местонахождении Вострое: 3 – общий вид отпечатка с фитолеммой, экз. № 4100/81-2, длина линейки 1 мм; 4 – фитолейма семяножки с предполагаемым семенным рубцом (показан стрелкой), экз. № 4100/81-2, длина линейки 1 мм; 5 – кутикула адаксиальной стороны семяножки, преп. № 4100/81-2, т. 2, длина линейки 50 мкм; 6 – кутикула адаксиальной стороны семяножки с краем отверстия, соответствующего семенному рубцу (показан стрелкой), преп. № 4100/81-2, т. 1, длина линейки 50 мкм; 7 – кутикула абаксиальной стороны семяножки, преп. № 4100/81-2, т. 3, длина линейки 50 мкм; 8 – кутикула адаксиальной стороны кладосперма, преп. № 4100/81-2, т. 4, длина линейки 50 мкм; 9 – кутикула абаксиальной стороны кладосперма, преп. № 4100/81-2, т. 5, длина линейки 50 мкм.



