

С. В. МЕЙЕН, А. В. ГОМАНЬКОВ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМАТИКЕ ФИЛЛАДОДЕРМ И ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ

(Представлено академиком В. В. Меннером 5 V 1970)

Род *Phylladoderma* Zal. установлен в 1914 г. (1). Это одно из характерных растений Печорского Приуралья, отсутствующее в одновозрастных ангарских флорах Северной Азии. Филладодермы появляются на границе воркутской и печорской серий. До последнего времени этим ограничивалось биогеографическое и стратиграфическое значение рода. Его относили к кордаитовым (1, 2) или гинкговым (2, 3).

В 1963—1969 гг. многочисленные остатки филладодерм и дисперсные кутикулы со свойственной этим растениям эпидермальной структурой были определены С. В. Мейеном в коллекциях, собранных им самим, а также В. П. Твердохлебовым, В. И. Розановым, А. Г. Олферьевым, В. Р. Лозовским и М. Л. Бусловичем в казанских и татарских отложениях Прикамья (от Мамадышского района до Галева), по рекам Северной Двине, Сухоне, Выми, Весляне, в бассейнах Ветлуги и Вычегды и на севере Оренбургской обл. Лучшие по сохранности экземпляры с фитолеймами были собраны авторами в 1968 г. в самых низах казанского яруса (в 6 м выше кровли уфимских красноцветов) на правом берегу Камы, против устья р. Шильны (впадает в Каму в 8 км выше Набережных Челнов). Эти остатки отнесены к новому виду *P. meridionalis* S. Meyen (голотип — ГИН, № 3797/230-4; рис. 1а—е).

Внешние листья этого вида неотличимы от *P. arberi* Zal. (типовой вид) и варьируют от обратнойцевидных до линейных (рис. 1а). Основание оттянутое. Изучено строение кутикулы. Верхней рассматривается та сторона листа, на которой покровные клетки более вытянуты продольно и располагаются короткими рядами (рис. 1б, г). На нижней стороне клетки изометричны и не образуют рядов (рис. 1в). Кутикула обеих сторон одинаковой толщины. Радиальные стенки прямые или слабо изогнутые. Периклиналильные стенки гладкие, с кутикулярными складками или неясными утолщениями посередине. Устьица югатоцитные, 24—50 на мм², продольно ориентированные. Ребро по периферии устьичной ямки четкое. Замыкающие клетки (Cl) глубоко погруженные, с сильной кутинизацией по периферии средней крыловидно отставленной части и слабой кутинизацией в полярных частях (рис. 2б). Периферийные (боковые) утолщения Cl стянуты поперечными кутиновыми тяжами, отделяющими слабо кутинизированные части Cl. Устьичная щель окаймлена четким кутиновым ребром. Кутинизированы и проксимальные части побочных клеток. Полярные части Cl расположены значительно ближе к устьичной ямке, чем устьичная щель. Видимо, при жизни Cl были корытообразными (при наблюдении сбоку). Устьица независимые, моноциклические или неполноциклические, разбросаны по всей поверхности листа без образования полос. Количество побочных клеток 4—6 (единично 7).

Прежде чем сравнивать строение эпидермы *P. meridionalis* и *P. arberi*, необходимо сказать об объеме последнего вида. В имеющихся описаниях его кутикулы (1, 2) основное внимание уделено топографии, а не деталям структуры, в частности Cl. По топографии кутикулы печорские филладодермы действительно вполне едины. Но по многим деталям структуры,

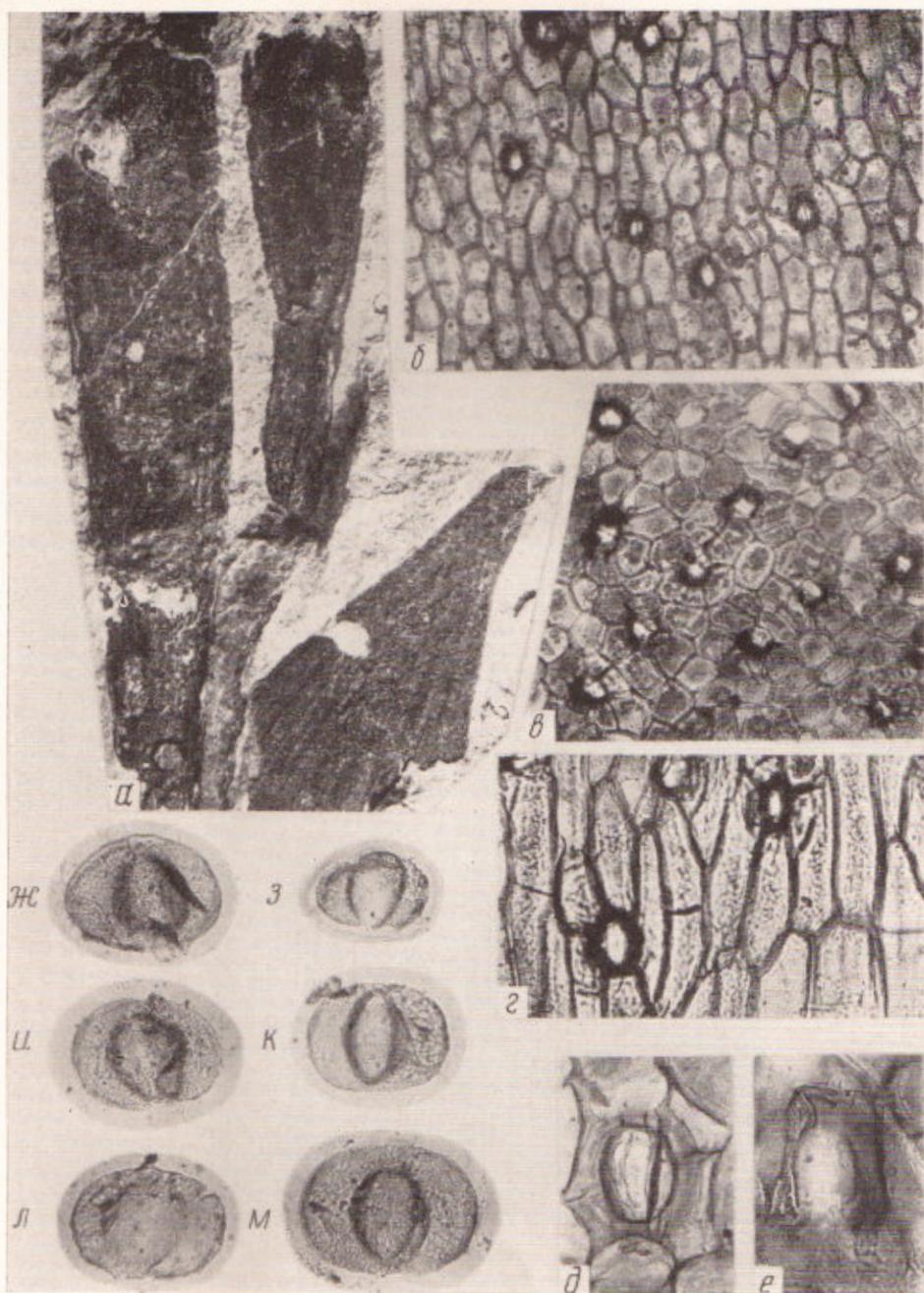


Рис. 1. а — з — *Phylladoderma meridionalis* S. Meyen, sp. n.: а — голотип (слева) и два паратипа (образец № 3797/230-4) (IX); б — верхняя эпидерма голотипа (100×); в — нижняя эпидерма голотипа (100×); г — устьица на верхней эпидерме (образец № 3797/260-1) (200×); д — *P. arberi* Zal., замыкающие клетки синтипа (препарат № 572/18-3) (200×); е — *Phylladoderma* sp., оригинал М. Ф. Нейбург (препарат № 3062/35-1-3) (290×); ж — м — пыльца, выделенная из филладодермового угля (290×)

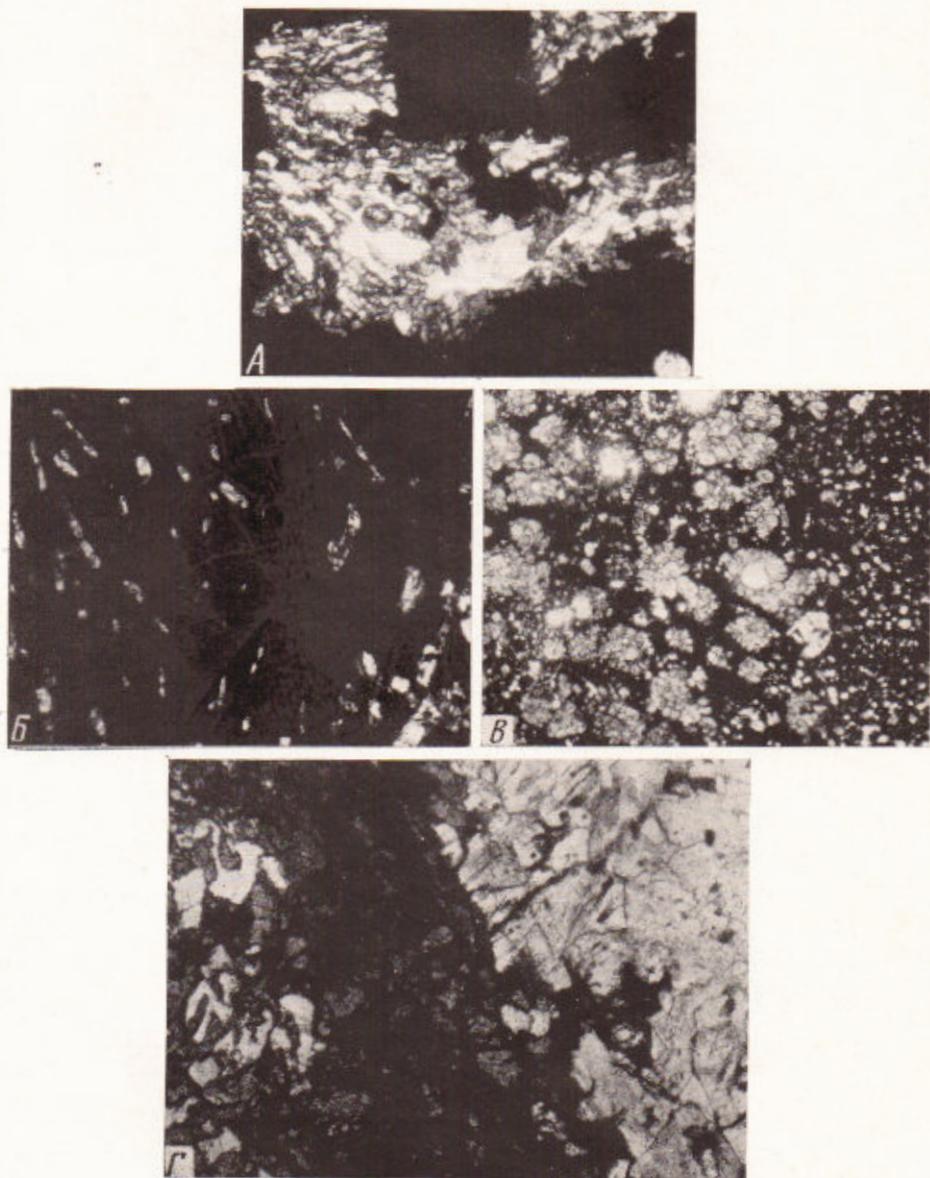


Рис. 1. А — реликты метасоматитов плагинклез-фаялитового состава (Φ_a — игольчатые и изометричные зерна, белое — плагинклез) среди сульфидов (шлиф 869; 90 \times); Б — игольчатые локально ориентированные зерна фаялита среди сульфидов (шлиф 1027; 90 \times); В — переход от фаялит-плагинклезового роговика, инжецированного сульфидами, к кристаллам фаялита и плагинклеза среди сульфидов; видны зерна плагинклеза (белое), окруженные каймами зерен фаялита (шлиф 874; 15 \times); Г — граница плагинклез-фаялитовой (1) и кварц-полевошпатовой (2) метасоматических зон (шлиф 863; 42 \times). Без анализатора

а именно по строению периклиналильных и антиклиналильных стенок и особенно кутинизации отдельных элементов С1, среди экземпляров, соответствующих имеющемуся диагнозу *P. arberi*, можно вычлениить несколько эпидермальных типов, заслуживающих выделения в особые виды.

Описание этих видов и прослеживание их стратиграфического распространения — задача последующих исследований. Однако установление эпидермального разнообразия пещорских филладодерм ставит под сомнение правильность прежних определений *P. arberi*, так как кутикула лектотипа

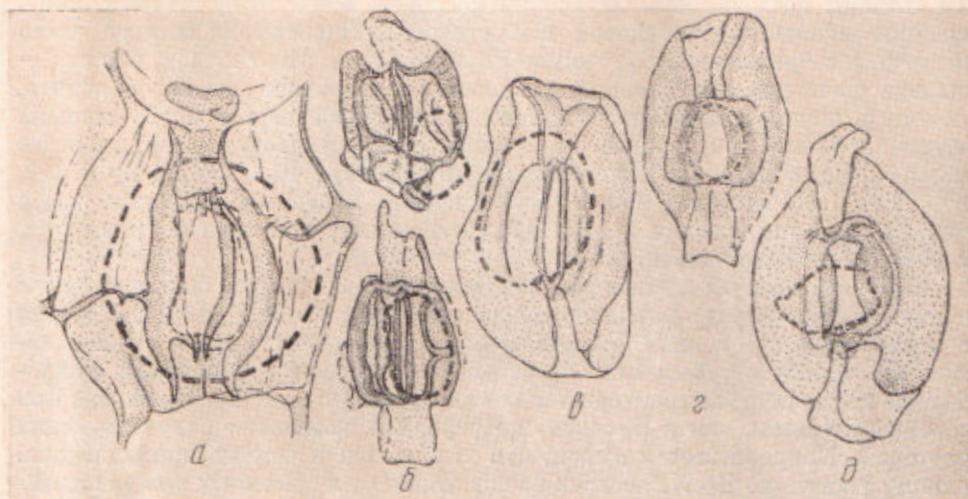


Рис. 2. Устья филладодерм, 450 \times . а — *Phylladoderma arberi* Zal., синтип (препарат № 572/18-3); б — *P. meridionalis* S. Meyen, sp. n., голотип (препарат № 3797/230-4); в — *Phylladoderma* sp., оригинал М. Ф. Нейбург (препарат № 3062/35-1-3); г, д — различные типы *Phylladoderma* из пещорской серии Печорского бассейна (препараты №№ 3744/215 и 3743/391)

(М. Ф. Нейбург ошибочно называет этот экземпляр голотипом) этого вида не была изучена. Этот пробел нами восполнен. К сожалению, лектотип покрыт кутикулой лишь одной (нижней) стороны листа, да и то плохой сохранности с выпавшими или сильно корродированными С1. Лучше сохранность одного из синтипов (№ 572/18-3), изображенного в протологе (1) на табл. III, фиг. 3 (слева).

Изученные Нейбург экземпляры (рис. 1е и 2в) отличаются от этого синтипа (рис. 1д и 2а) меньшими и овальными (а не округлыми) устьичными ямками и характером кутинизации С1. Хотя возможно, что эти различия являются внутривидовыми, целесообразно воздержаться от отнесения описанных Нейбург экземпляров к *P. arberi*. Вне зависимости от видовой принадлежности оригиналов Нейбург, *P. meridionalis* отличается от них и синтипов *P. arberi* значительно более мелкими устьичными ямками и вдвое меньшими С1, которые, к тому же, погружены значительно глубже. В отличие от пещорских представителей, С1 у *P. meridionalis* сильно изогнуты продольно. Разница в кутинизации С1 различных филладодерм показана на рис. 2.

Относя *Phylladoderma* к гинкговому, Нейбург опиралась на морфологию листа и структуру эпидермы. При этом она относила к *Ginkgoales* и те роды (*Czekanowskia*, *Hartzia*, *Phoenicopsis* и др.), которые, судя по последним данным, скорее принадлежат чекановскиевым. У достоверных представителей гинкговых неизвестна кутинизация С1, свойственная *Phylladoderma*, а в основание листа входит не одна, а две жилки. Для чекановскиевых характерны четкие устьичные полосы, которых нет у филладодерм. Поэтому можно заключить, что *Phylladoderma* принадлежит другому порядку

голосеменных, например хвойным. Именно им свойственны продольно ориентированные устьица и один проводящий пучок в основании листа. По общей морфологии листа *Phylladoderma* сходна с такими хвойными, как *Podozamites*, *Araucariodendron*, *Agathis* и др. Есть и косвенные доказательства принадлежности *Phylladoderma* к хвойным. При мацерации породы, зажатой среди фитолейм *Phylladoderma* в составленном ими листоватом угле, выделяется огромное количество пыльцевых зерен (рис. 1ж—м), подобных тем, какие изображены Л. М. Варюхиной (*) на табл. VIII, фиг. 7, 8 и отнесены к *Lebachia* и *Florinites*. Эти два типа пыльцы связаны постепенным переходом и скорее всего представляют лишь крайние члены внутривидовой изменчивости. Идентичная пыльца часто встречается прилипшей к кутикуле *Phylladoderma*. Мы считаем, что это — пыльца филладодерм. Такое предположение позволяет легко объяснить, почему в палинологических комплексах печорской серии много пыльцы «типа хвойных» при полном отсутствии среди макрофоссилий хвойных привычного облика (с игольчатыми листьями). Дело здесь не в том, что хвойные населяли более возвышенные местообитания, как часто думают, а в том, что их листья (*Phylladoderma*) относили к гинкговым, а пыльцу — к лебахевым.

Наконец, следует упомянуть постоянную ассоциацию филладодерм с семенами *Nucisargus*, на что обратила внимание М. Ф. Нейбург. Нередко в массовых захоронениях филладодермы ассоциируют только с этими семенами, членистостебельными и мхами. Совместные захоронения филладодерм и *Nucisargus* характерны и для казанских отложений Прикамья при совершенно ином, чем в Печорском Приуралье, комплексе сопутствующих растений. Напрашивается вывод, что эти листья и семена принадлежали одному растению. Но *Nucisargus* располагались на семенных чешуях хвойного типа (*Cardiolepis piniformis* Neub.) и были собраны в компактные пишки, не имеющие ничего общего с мегастробилами гинкговых.

Судить о месте *Phylladoderma* среди хвойных пока нельзя. Для этого нужны более полные данные об ее генеративных органах. По отсутствию ясно выраженных устьичных полос и своеобразному строению CI они стоят особняком среди известных хвойных. У большинства хвойных дорсальное и вентральное утолщение CI осуществляется за счет накопления лигнина, тогда как у филладодерм происходит кутинизация CI. Аналогичная кутинизация отмечается у беннеттитов, тогда как у цикадовых CI одревесневают. Таким образом, у цикадофитов природа утолщения CI имеет важное значение для отграничения порядков. Роль этого признака у хвойных пока оценить трудно, и не исключено, что филладодермы образуют отдельное семейство.

Подытожим сказанное. Новые данные позволяют существенно иначе смотреть на систематическое положение и распространение филладодерм. Во-первых, выясняется их принадлежность к хвойным с хорошо развитыми семенными чешуями, элементы которых слились полнее, чем у других пермских хвойных. Судя по огромным скоплениям их листьев, эти растения часто образовывали монодоминантные фитоценозы аккумулятивных низин (в ландшафтных реконструкциях палинологов пермские хвойные обычно помещаются на возвышенности). В верхнетатарских отложениях (особенно в вятском горизонте) Русской платформы филладодермы встречаются лишь в виде дисперсных кутикул. Видимо, в конце перми они росли и за пределами аккумулятивных низин. Во-вторых, этот род не был печорским эндемиком, а населял весь восток европейской части СССР, т. е. Восточно-Европейскую палеофлористическую область, где он дожил до конца татарского века. В третьих, род *Phylladoderma* не был монотипным. По деталям строения кутикулы в его пределах выделяется несколько видов, очевидно имеющих различное стратиграфическое распространение. Поэтому открывается возможность использовать многочисленные остатки филладодерм для расчленения и корреляции верхнепермских толщ европейской части

СССР. Особенно важным может оказаться значение филладодерм для расчленения печорской серии. Наконец, по появлению *Phylladoderma* (и связываемых с ней пыльцы и семян) можно сопоставить нижнюю границу печорской серии с нижней границей казанского яруса Прикамья и Прикамья. Конечно, это сопоставление имеет элемент условности, поскольку верхи уфимского яруса в стратиграфических разрезах лишены растительных остатков. В соликамских и нижнешемшинских отложениях остатки филладодерм неизвестны. Нет здесь также и соответствующей пыльцы и *Nucisagrus*.

Геологический институт
Академии наук СССР
Москва

Поступило
5 V 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. Д. Залесский, Зап. Уральск. общ. любит. естествозн., 33 (1914).
² М. Ф. Нейбург, Тр. Геол. инст. АН СССР, в. 43 (1960). ³ Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные, 1963. ⁴ В. И. Чалышев, Л. М. Варюхина, Биостратиграфия верхней перми северо-востока европейской части СССР, «Наука», 1968. ⁵ С. А. Agnold, Phytomorphology, 17, № 1—4 (1967).