

УДК 561.31:551.734.5(234.83)

НОВОЕ ИСКОПАЕМОЕ РАСТЕНИЕ ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО ТИМАНА (РОССИЯ)

© 2023 г. С. М. Снигиревский^{a, b, *, **}, А. П. Любарова^{b, ***}

^aСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^bБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197022 Россия

*e-mail: s.snigirevsky@spbu.ru

**e-mail: s.snig@mail.ru

***e-mail: lyubarova.anna@gmail.com

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.

После доработки 08.04.2023 г.

Принята к публикации 28.04.2023 г.

В верхнедевонских отложениях Северного Тимана (восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря) обнаружены остатки нового ископаемого растения *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov. Это растение обладает целым рядом признаков, характерных для разных групп высших растений: стебли баррандеиноидного облика (характерны для порядка Barrandeinales), на стеблях — флабеллоидные листья (девонские группы *incertae sedis*) и влагалищные листья (характерны для многих растений, в т.ч. членистостебельных), мочковатая корневая система (характерна для Pteridophyta, Monocotyledones). Обсуждается систематическое положение нового ископаемого растения, его морфология и возможные родственные связи.

Ключевые слова: поздний девон, баррандеиновые, *Petrosjania* gen. nov., флабеллоидные листья, мочковатая корневая система, Северный Тиман

DOI: 10.31857/S0031031X23060090, EDN: FZVHBC

ВВЕДЕНИЕ

Одним из классических местонахождений позднедевонских флор, имеющих мировое значение (Снигиревский, 1997б), является Северный Тиман с его пестрым комплексом отложений, сформировавшихся в условиях обширной дельты крупной реки под сильным влиянием приливно-отливных процессов: разнонаправленных течений и ритмичных колебаний уровня моря (Безнос и др., 2018, 2021). Местонахождения фитофоссилий развиты практически повсеместно по восточному берегу Чёшской губы Баренцева моря и рек Волонга, Великая, Песчанка, Сула, Пеша и их притоков, а также более мелких водотоков (рис. 1). Сохранность остатков в большинстве случаев очень хорошая. Многие из ископаемых растений являются новыми и рассматриваются как эндемичные. История палеоботанических исследований Северного Тимана была описана С.М. Снигиревским (1997а).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Уровень, на котором встречено подавляющее большинство крупных фрагментов нового растения, представляет собой розовато-серые алевролиты, перекрывающие валы прибрежного песча-

ного бара позднедевонского бассейна. Эти бары протягиваются достаточно узкими полосами в направлении с севера на юг (в нынешней ориентировке) и являются индикаторами прибрежной обстановки в палеобассейне. Наличие перекрывающих их алевролитов свидетельствует об обмелении забаровых частей бассейна и формировании здесь мелководных или субаэральных обстановок (Снигиревский и др., 2020; Безнос и др., 2021).

В алевролитах встречены многочисленные гладкие, моноподиально ветвящиеся оси нового растения. Из нескольких осей этих растений при раскалывании отделялись углистые корочки, изученные в сканирующем электронном микроскопе Hitachi-3000 (рис. 2, а, б).

Описанные в работе растительные остатки происходят из отложений устьезмошницкой свиты верхнего девона, вскрытых по побережью Чёшской губы (в 2.5–3 км к северу от мыса Восточный Лудоватый Нос), а также в верховьях р. Сула (рис. 1) (сборы Л.С. Коссового, 1956–1964 гг., Н.Б. Косых, 1993 г. и авторов, 1993, 2019 гг.). На основании комплексов миоспор и позвоночных эти отложения сопоставляются с сирачойским горизонтом верхнефранского подъяруса (Безнос и др., 2021).

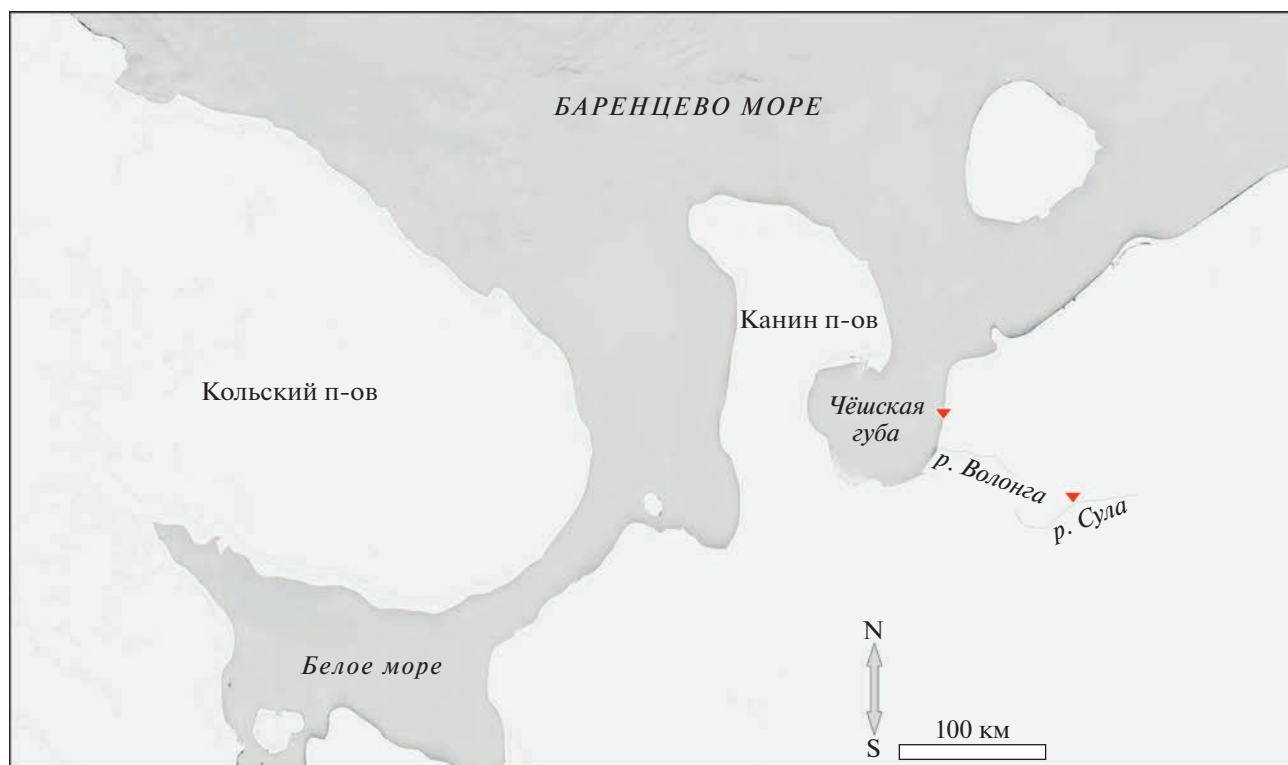


Рис. 1. Географическое расположение местонахождений.

К сожалению, ввиду чрезвычайной крупности фрагментов описываемого растения удалось отобрать только незначительную часть их: округлое основание, несколько фрагментов основного стебля с боковыми осями второго порядка, флабеллоидный лист, крепящийся к оси, а также несколько фрагментов боковых осей и крупных изолированных листьев. Изученные образцы хранятся в Палеонтологическом музее СПбГУ (колл. ПМ СПбГУ-21) и в Ботаническом ин-те им. В.Л. Комарова РАН (колл. БИН 3212).

ТАФОНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

К поверхностям напластования алевролитов приурочены корневые системы, образующие широкие круги (табл. XI, фиг. 1, 2; см. вклейку). Таких корневых образований, являющихся базальными частями нового растения, насчитывается около десятка. Интересно, что при относительно высокой плотности (10 “кругов” от корневых систем этих растений на площади около 60 м²), нигде в алевролитах нами не обнаружены признаки палеопочвенной проработки осадка.

Расширенное основание при жизни растения, скорее всего, было наполовину погружено в осадок. Побеги захоронены автохтонно, некоторые из них субвертикально, на месте произрастания растений; другие же фрагменты захоронились упавшими на поверхность осадка. В одной из точек полевых наблюдений было замечено, что пе-

ред захоронением стебель слегка засох и изогнулся, о чем свидетельствуют продольные морщины на стебле и его изгиб, интерпретируемый нами как постмортальный. Также, в автохтонном положении встречен участок горизонтально расположенного стебля, имеющего очень крупные веточные рубцы. Его длина составляет более одного метра. Сохранилась выпуклая его часть, заполненная породой после смерти растения и гниения его тканей. В этом заполнении, помимо алевролита того же состава, что и у вмещающей породы, обнаружены многочисленные лентовидные корни, принадлежавшие этому же растению.

Очень часто в местонахождении встречаются изолированные листья, из-за чего в некоторых случаях их можно спутать с крупной листвой *Archaeopteris archetypus* Schmalhausen (см. также раздел “Обсуждение”), но отличием их является ровный округлый край с загибающейся в пору кромкой у *Petrosjania* gen. nov. (табл. XII, фиг. 3; см. вклейку), а все листья археоптерисов плоские и верхний их край иногда слабо рассечен, волнист или выражен не столь ярко. Это может свидетельствовать о том, что листья нового растения при жизни были более жесткими, чем листья археоптерисов. При захоронении края листьев *Petrosjania* gen. nov. иногда загибались и пластинки переламывались, отчего в ряде случаев создается впечатление толстого мясистого листа.

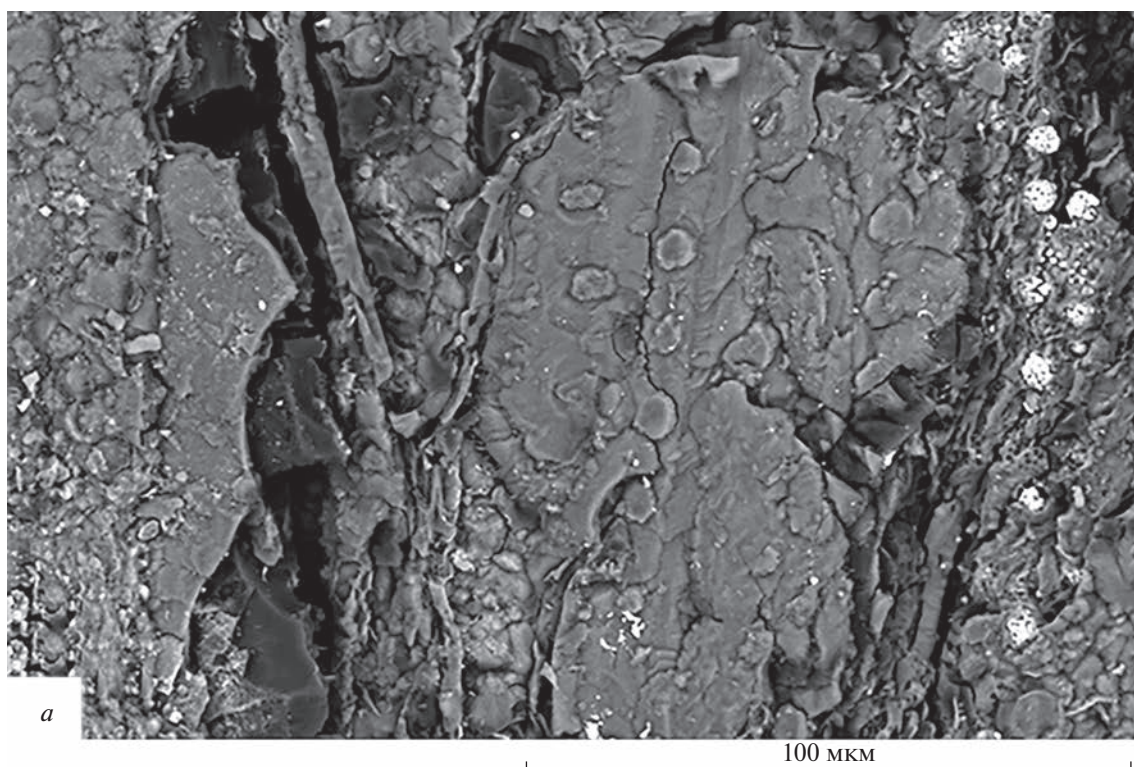


Рис. 2. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov., экз. БИН 3212/49: *а* — анатомическое строение проводящих тканей осей второго порядка, трахеида с точечными порами; *б* — очертания трахеид из углистой пиритизированной корочки в районе проводящего пучка корня; Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря, примерно в 2.5–3 км к северу от м. Восточный Лудоватый Нос; верхний девон, франский ярус, сирачойский горизонт, устьбезмошицкая свита.

ИСПОЛЬЗУЕМАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

В ископаемом состоянии обнаружена нижняя часть крупного растения, достигавшего высоты до трех и более метров; сохранились корневая система, нижняя часть стебля с отходящими от нее осями второго порядка; на последних — листья двух типов. Мутовчато расположенные листья (рис. 3; табл. XII, фиг. 1–3) образовывали колоколовидное влагалище (Основы..., 1963, с. 486). Они располагались веерообразно вокруг осей. Облик их в ископаемом состоянии легче понять, представив себе их прижизненную форму: это был сплошной раструб, сначала обнимающий стебель, а потом расходящийся вверх и в разные стороны; местами, видимо вследствие роста, расщепляющийся на неравноценные сегменты (рис. 3; табл. XII, фиг. 1–3). Иным типом листьев нового растения являлись флабеллоидные, сидящие на длинных черешках у оснований супротивно и моноподиально ветвящихся осей.

Термин “флабеллоидные” или “флабеллиформные” листья используется при описании широковеерных листьев растений, наиболее характерным примером которых является род *Ginkgo* L. При характеристике крупных изолированных листьев неясной систематической принадлежности, встречающихся от нижнего девона вплоть до пермских и, возможно, триасовых отложений (Юрина, Пуяткина, 1997, 2000), широко использовалось родовое название *Platyphyllum* (Dawson) White, которое было заменено (Stone, 1973) на *Flabellofolium* Stone. Ранее они назывались “гинкгоподобные мегафиллы”, “псигомфиллоидная листва”, “платифиллы” и др. После того, как О. Хёг (Høeg, 1967) обозначил группу неясного систематического положения *Palaeophyllales* Høeg, именно к ней стали относить большинство изолированных крупных листьев родов *Platyphyllum* (*Flabellofolium*), *Psymphyllum* Schimper, *Ginkgophyton* Matthew, *Ginkgophytopsis* Høeg, *Ginkgophyllum* Saporta, *Enigmophyton* Høeg и другие. Некоторые из флабеллоидных листьев обнаруживали в естественной связи с фрагментами растений, остававшихся, однако, неясными. Таковы *Enigmophyton*, *Germanophyton* Høeg (Høeg, 1942). Характер их прикрепления к осям, как правило, нигде не был установлен, хотя и подразумевался на реконструкциях (Høeg, 1942, рис. 25; Gothan, Weyland, 1954, рис. 61, 62).

На месте высыхания или опадания (обламывания в процессе фоссилизации или при раскалывании породы) влагалищных листьев на осях второго порядка формировались поперечные извилистые линии, сходные с узловыми линиями членистостебельных растений. В таком случае это “ложные узловые линии”, отвечающие месту прикрепления листьев к осям второго или третьего порядков. При этом прохождение тонких реб-

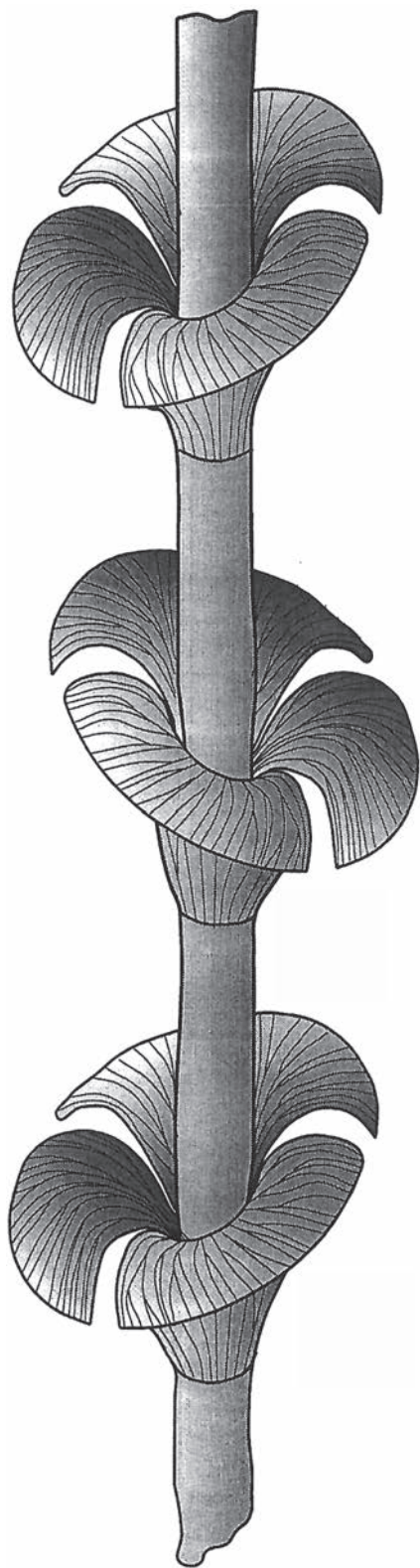


Рис. 3. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov., реконструкция части оси с тремя влагалищными листьями (см. табл. XII, фиг. 1, 2).

рышек через эти линии не является систематическим признаком: ниже ложной узловой линии они отвечают жилкам, выходящим из оси в лист, а выше ее имеют иную природу (напр., отвечают проводящим пучкам артростелы в стебле). При описании вегетативной системы растения основной надземный побег (ось первого порядка) мы обозначаем термином “стебель”; боковые ответвления — соответственно, “оси” второго и третьего порядков.

ОТДЕЛ EUPHYLLOPHYTA
КЛАСС INCERTAE SEDIS
ПОРЯДОК BARRANDEINALES
NOVÁK, 1961

Под *Petrosjania Snigirevsky et Lyubarova, gen. nov.*

Название рода — в честь Нины Михайловны Петросян (1930–2001), известного отечественного палеоботаника.

Типовой вид — *Petrosjania salarina* sp. nov.

Диагноз. Нижняя часть растения, достигавшего не менее 3 метров в высоту. Базальная часть стебля расширена. Корневая система мочковатого типа. От основного стебля в спиральном расположении отходят многочисленные прямые оси второго порядка; местам их отпадения соответствуют крупные веточные рубцы. Оси гладкие, полукруглые в поперечном сечении; ветвление их моноподиальное. Листья крупные, двух типов: а) в узлах моноподиев — редкие флабеллоидные с узким длинным черешком; б) на некоторых осях второго и/или третьего порядка — формирующие колоколовидное влагалище. Листья рассечены на неравноценные доли либо цельные. Жилкование веерное, жилки многократно дихотомируют в пределах листьев; края их ровные, слегка волнистые.

Diagnosis. Lower part of a plant reaching a height of at least 3 meters. Basal part of the stem expanded. Root system of fibrous type. From the main stem in a spiral arrangement, numerous straight axis of the second order depart; large branch scars correspond to the places of their falling off. Axis smooth, semicircular in cross section; their branching monopodial. Leaves large, of two types: a) in the nodes of monopodia, rare flabelloid with a narrow long petiole; b) on some axis of the second and/or third order forming a bell-shaped axils. Leaves dissected into unequal lobes or whole. Venation fan-shaped, veins many times dichotomize within the leaves; their edges smooth, slightly wavy.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Морфология нижней части стеблей нового растения имеет признаки, характерные как для папоротниковидных (в т.ч. проптеридофитов), так и для плауновидных. Распо-

ложенные по парастихам веточные рубцы напоминают представителей рода *Barrandeina* Stur, широко распространенного в среднем и позднем девоне. Именно у баррандеин из среднего девона Богемии обнаружены олиственные побеги (Kräusel, Weyland, 1933), которые были положены в основу широко известной реконструкции (Gothan, Weyland, 1954). У представителей рода *Barrandeina* листья имеют линейную форму и расположены на стеблях спирально; иногда листья дихотомируют, иногда же слегка расширяются в верхней части (Юрина, 1981). Таким образом, рубцы на поверхности стеблей *Barrandeina* (места прикрепления листьев) имеют совершенно иную форму и природу, чем у нового растения (веточные рубцы).

Хёг (Høeg, 1942) ставил в близкое родство с баррандеинами представителей рода *Enigmophyton* Høeg из верхов живета/низов франа Шпицбергена, обладавших редкими широкими листьями веерообразной формы, крепившимися к стеблям в местах их бифуркации (Юрина, 1981). Расположение веерообразных листьев (в узлах) сходно с наблюдаемым нами на новом растении, однако оси *Enigmophyton* были тонкими и дихотомирующими, в нашем же случае они широкие и моноподиально ветвящиеся.

Pseudobornia ursina Nathorst из верхнего девона о. Медвежий имеет сложные листья игловидной формы, собранные в мутовки (Schweitzer, 2006).

По характеру листьев *Petrosjania* наиболее сходна с *Xihuphyllum* Chen. Однако характер побегов свидетельствует о принадлежности *Xihuphyllum* к сфенофилловым членистостебельным.

Совокупность морфологических признаков *Petrosjania* вполне могла бы быть положена в основу выделения нового семейства, однако отсутствие данных о репродуктивных органах нового растения пока что не позволяет сделать это.

Замечания. Особо следует остановиться на остатках с Земли Элмира (Nathorst, 1904). Описанные по материалам норвежской полярной экспедиции на “Фраме” как *Archaeopteris archetypus* образцы показывают в ряде случаев чрезвычайное сходство с листьями нового растения. При этом некоторые образцы, рассматривавшиеся А. Натхорстом как “афлебии циклоптероидного типа”, в большинстве случаев заставляют усомниться в такой интерпретации. Имеющие широкое основание, охватывающие стебель с плавно переходящей из него в лист проводящей системой, эти листья соответствуют циклоптероидным в гораздо меньшей степени, нежели описываемым экземплярам. Впрочем, и сам Натхорст (Nathorst, 1904, с. 17) отмечал, что “... нет экземпляров, которые показывают афлебиеносные остатки рахисов, связанные с *Archaeopteris archetypus*...” и

даже “то обстоятельство, что они встречаются вместе, не очень уверенно доказывает их совместную принадлежность”. Среди северотиманских экземпляров такая совместная встречаемость также имеет место; более того, на оборотной стороне одной плитки с *P. salarina* отчетливо видна ветвь, несомненно, принадлежащая *A. archetypus*. Кроме того, стебли, несущие листья, скульптурированы менее отчетливо в сравнении со стеблями, бесспорно относящимися к *A. archetypus*. На основании вышесказанного мы помещаем эти образцы с Земли Элмира в синонимику нового вида.

Возможно также, что некоторые из “неопределимых частей стволов”, изображенных Натхорстом (Nathorst, 1904, табл. 4 и 5) могли принадлежать родам *Pseudobornia* или *Petrosjania*, в силу относительной гладкости их поверхности, крупных размеров и наличия веточных рубцов и узловых (или “ложных узловых”) линий.

***Petrosjania salarina* Snigirevsky et Lyubarova, sp. nov.**

Табл. XI, фиг. 1–4; табл. XII, фиг. 1–7

Archaeopteris archetypes (part.): Nathorst, 1904, с. 17, табл. 2, фиг. 3; табл. 6, фиг. 1–2, 4–6.

Taeniocrada timanica: Чиркова-Залеская, 1957, с. 73–75; рис. 51–53, табл. I, фиг. 6, табл. II, фиг. 7, 9; Snigirevsky, 1995, с. 10; 1996, с. 93; Orlova et al., 2016, с. 97, 98, 99, 101.

Petrosjania salarina (nom. nud.): Snigirevsky, 1997, с. 37.

Pseudobornia sp. 1: Orlova et al., 2016, с. 98, 99, 101, табл. I, фиг. 4.

Название вида — от видового названия семги — *Salmo salar* L., 1758, широко встречающейся в реках Северного Тимана.

Голотип — ПМ СПбГУ—21/351; Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёской губы Баренцева моря, в 2.5–3 км к северу от м. Восточный Лудоватый Нос; верхний девон, франкий ярус, сирачийский горизонт, усть-безмошицкая свита; обозначен здесь, табл. XII, фиг. 1, 2, 5.

Diagnosis of the species coincides with the diagnosis of the genus.

Описание (рис. 2, 3). Корневая система мочковатого типа. От расширенного основания стебля (табл. XI, фиг. 1, 2) радиально отходят многочисленные лентовидные отпечатки простых корней, в центре которых виден отпечаток проводящего пучка (табл. XII, фиг. 6). Ширина лентовидных корней до 1 см; длина их достигает 10–15 см; ширина проводящего пучка 2–3 мм. Основания стеблей сохранились в ископаемом состоянии в виде широких кругов с полого вмятой срединной частью. Диаметр наиболее полно сохранившегося из них — около 30 см (вдавленная часть, соответствующая основанию стебля), при общем диаметре (с учетом радиальных лентовидных отпечатков корней) около 1 м. Углефицированный и пиритизированный материал позволил

получить при помощи сканирующего электронного микроскопа изображение плохо сохранившихся проводящих тканей. На рис. 2, б отчетливо заметны очертания по меньшей мере двух трахеид (из центральной части лентовидного отпечатка корня), а на рис. 2, а — поверхность трахеиды с хаотически расположенными точечными порами (фрагмент углефицированного материала оси второго порядка).

Нижние части стеблей сохранились в виде крупных фрагментов длиной до 3 м. К ним крепились оси второго порядка; крупные веточные рубцы, соответствующие местам крепления боковых ответвлений, достигают длины 10 см при ширине 6 см. Ширина стеблей от 20 до 25 см на наиболее широких фрагментах. Рубцы на отпечатках стеблей в числе двух–трех расположены по достаточно хорошо заметным парастихам, образующим угол с осью стебля примерно 45° (табл. XI, фиг. 3).

Оси второго порядка моноподиально ветвящиеся; ветвление от супротивного до чередующегося. Длина междоузлий в этом случае непостоянна; на особо крупных сохранившихся участках она составляет 70 см. На одном из наиболее полных фрагментов (табл. XI, фиг. 4) насчитывается по крайней мере шесть осей второго порядка, в свою очередь ветвящихся моноподиально на различных расстояниях. На одной из осей (табл. XII, фиг. 7) разветвление находится в 47 см от ее основания; на этом ответвлении расположен крупный флабеллоидный лист с длинным черешком (табл. XII, фиг. 4). На второй оси, залегающей под первой (табл. XII, фиг. 7), наблюдаются четыре разветвления: первое — в 25 см от нижней части; второе — в 20 см от первого; третье — в 3 см от второго; четвертое — в 20 см от третьего. Третья ось (табл. XII, фиг. 7) короче (40 см) и заканчивается супротивным разветвлением. Четвертая ось (табл. XII, фиг. 7) также заканчивается через 40 см от основания, но вместо ответвлений видно основание флабеллоидного листа, но не черешкового, а формирующего влагалище. Остальные оси сохранились фрагментарно. Важно отметить, что после ветвлений ширина осей не меняется. Ширина этих осей, как правило, 2.0–2.5 см, но есть более широкие (максимально до 4 см). Оси сплюснуты, полукруглые в поперечном сечении, обращены выпуклостью вверх. Оси третьего порядка отходят от осей второго порядка под углом от 45° до 90°. При том, что ветвления осей второго порядка часты и встречаются повсеместно, сохранились только базальные части осей третьего порядка (табл. XII, фиг. 7). Их ширина, как правило, вдвое меньше ширины осей второго порядка (1.0–1.5, максимум 2 см).

Поверхность осей как второго, так и третьего порядков гладкая, однако в некоторых местах заметна тонкая продольная штриховка: на 1 мм

приходится в среднем шесть ребрышек и разделяющих их бороздок. Иногда видны более крупные, разграниченные неравномерными по ширине промежутками, слабо различимые продольные борозды; по середине указанных промежутков протягиваются параллельно бороздам едва заметные ребровидные возвышения (табл. XII, фиг. 5). Поперечные пережимы осей могут рассматриваться как узлы членистостебельных растений; при этом все скульптурные элементы, достигая такого узла, пересекают его без видимых изменений, переходя в следующее междоузлие (табл. XII, фиг. 5). В пределах междоузлий ребра и борозды могут сближаться и дихотомировать. Иногда на поверхности осей второго порядка заметны мельчайшие, незакономерно расположенные рубчики, центральные части которых как бы «вдавлены» в породу; по периферии от углубления расходятся радиальные морщинки (скорее всего, маркирующие границы узких клеток эпидермиса), продолжающиеся на поверхности осей. Природа этих рубчиков неясна (наличие устьиц не установлено). Узловые линии неровные, обычно дугообразно изогнутые; изгиб направлен, как правило, вверх. Такие междоузлия либо одинаковы по длине и составляют 6,5 см (табл. XII, фиг. 1, 2; рис. 3); либо их длина неодинакова; но все же на большинстве образцов они отсутствуют. Все упомянутые скульптурные элементы, кроме резко выступающих узловых линий, проявлены весьма слабо.

Листорасположение различно: как мутовчатое влагалищное, так и черешковое. Закономерность расположения листьев на побегах нами не установлена. На одном из фрагментов встречаются три мутовки влагалищных листьев подряд (табл. XII, фиг. 1, 2; рис. 3); у основания лишь одного разветвления обнаружен в естественной связи с растением флабеллоидный лист очень крупных размеров (табл. XII, фиг. 4). Листья крупные, в разной степени рассеченные. Жилки переходят в лист непосредственно с поверхности оси (табл. XII, фиг. 2), наследуя тончайшие ребрышки и бороздки (очевидно, следы проводящих пучков и промежутков между ними). Жилкование веерное. Жилки в пределах листа иногда дихотомизируют по меньшей мере дважды, слегка расширяясь и разрезаясь к краю. Жилки в листе подходят под прямым углом к касательной, проведенной к краю листа в каждой точке вхождения жилки в край (табл. XII, фиг. 1–3). Встречаются фрагменты листьев в форме секторов широкой дуги с жилками, направленными строго по радиусам (табл. XII, фиг. 3). Максимальная длина листьев 5 см, обычно около 3 см. О ширине листьев сказать что-либо сложно, так как сегменты, на которые они расщепляются, неравноценны по ширине.

Черешковые флабеллоидные листья крупные, расположены у основания моноподиальных от-

ветвлений второго порядка. Длина наиболее хорошо сохранившегося листа от места крепления черешка составляет 17 см, ширина в самой широкой части не менее 10 см (табл. XII, фиг. 4, 7). Форма листа широковеерообразная. Жилкование веерное.

Материал. 15 образцов различной сохранности и полноты из типового местонахождения.

РАСТЕНИЯ БАРАНДЕИНОИДНОГО ОБЛИКА И ИХ МЕСТО В ЕСТЕСТВЕННОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Основание стеблей *Petrosjania* (у них отсутствовала вторичная древесина) представляет собой расширение, в целом характерное для растений многих таксономических групп. Такое же базальное расширение встречается у многих девонских крупных растений: *Barrandinea* Stur, *Duisbergia* Kräusel et Weyland, *Pseudosporochnus* Potonié et Bernard, *Calamophyton* Kräusel et Weyland, *Wattieza* Stockmans, *Eospermatopteris* Goldering и др. С.В. Наугольных (2015) сравнивает их с мочковатыми корневыми системами современных тропических растений *Roystonea regia* (Kunth) O.F. Cook. От базального вздутия расходились многочисленные лентовидные корни, в середине каждого из которых сохраняется тонкий проводящий пучок. Во многих случаях изолированные фрагменты корневых образований такого облика могут быть легко спутаны с остатками, относимыми к роду *Taeniocrada* White. Они также дихотомически ветвятся под острыми углами, также имеют достаточно постоянную ширину при большой длине плоских «побегов». Некоторые из форм, указывавшихся из этих разрезов Снигиревским (Snigirevsky, 1995, 1996; Orlova et al., 2016) и определенных как *Taeniocrada timanica* Tschirkova-Zalesskaya и *Taeniocrada* sp., в действительности являются, скорее всего, корневыми образованиями *Petrosjania*.

Своеобразный тип строения ризоидов — лентовидные длинные, редко дихотомизирующие придатки, характерен далеко не только перечисленным выше растениям с базальным расширением стеблей и мочковатыми корневыми системами. У ризофоров стигмариий также имелись лентовидные корневые придатки, или ризоиды (DiMichele et al., 2022), пронизывавшие неуплотненный осадок во влажных местообитаниях тропических углеобразующих лесов позднего палеозоя. Не исключено, что широкие ленты, выполнявшие функции корней, увеличивали плоскость соприкосновения с почвой и способствовали поверхностной диффузии растворов внутри растения. Ширина охвата осадка корневыми образованиями была очень невелика. Вся ризосфера *Petrosjania* простиралась, скорее всего, не более чем на

1 метр в боковые стороны от основания стебля, а в глубину составляла 10–15 см.

Очевидно, из-за слабости и не очень высокой развитости обсуждаемых корневых систем эти растения не могли активно осуществлять педотурбацию (Algeo, Scheckler, 1998), что частично может объяснить отсутствие видимой палеопочвенной переработки осадка (ныне — алевролитов) в местах произрастания этих растений.

Интересна структура поверхности стеблей и осей растения: она различна на разных органах и частях. Основания стеблей с базальными вздутиями имеют неровную, бугристо-ямчатую поверхность с хаотическим распределением неравномерных по величине бугорков и ямочек. Такая поверхность образовалась при обламывании многочисленных корневых придатков — ризомов. Поверхность нижних частей стеблей, на расстоянии по крайней мере двух–трех метров от основания, несет отчетливые, расположенные по четким парастихам веточные рубцы. Поверхность стебля такого рода может быть весомым аргументом для отнесения этого растения к плауновидным (?) растениям, близким к *Barrandeina*. Оси же растения, отходящие от нижней части стебля, имеют очевидное сходство с некоторыми древними членистостебельными. Гладкая их поверхность зачастую несет тонкую продольную полосчатость; изредка встречаются образования, весьма близкие к узлам, наблюдаемым, например, у *Pseudobornia ursina* (Schweitzer, 2006, табл. 23, фиг. 1; табл. 25, фиг. 3). Однако веточные рубцы *Pseudobornia* ничем не сходны с веточными рубцами *Petrosjania*.

В связи с морфологией поверхности осей второго и третьего порядков нового растения возникает вопрос о правомерности определения подобных фрагментов как *Pseudobornia* sp. и *P. ursina*. Зачастую в палеоботанической литературе, особенно в работах стратиграфического характера, ввиду необходимости идентификации доставленных специалистам образцов для определения возраста вмещающих пород, в заключениях составлялись списки форм, в которые псевдорнии “укладывались” очень хорошо: ярус Урса, верхи девона. Гладкие стебли такого облика были встречены во многих местах, помимо Медвежьего о-ва. Вполне возможно, что часть этих находок может принадлежать разным родам, и определения их как *Pseudobornia* могут быть ошибочными. Упомянутые выше соображения убеждают нас в нецелесообразности рассмотрения в синонимике некоторых подобных гладких побегов из различных районов Евразии. Мы ограничимся упоминанием лишь некоторых работ, в которых приводятся “новые местонахождения” остатков, принадлежавших подобным растениям: Тюрингия (*Mägdefrau*, 1936, с. 217, табл. 10, фиг. 5, 6); во-

сточный склон Урала (*Zalessky*, 1937, с. 7, табл. VII, фиг. 4, 4а); Минусинская котловина (Ананьев, 1955, с. 290, табл. LXIII, фиг. 3, табл. LXV, фиг. 1; Полевой..., 1955, с. 54, 55, табл. XXXV, фиг. 7, 8); Западная Монголия (Ос-новы..., 1963, с. 504); Донбасс (Ищенко, 1965, с. 47, 48, табл. XIV, фиг. 5, табл. XV, фиг. 1–3). Некоторые фрагменты разобщенных (изолированных) листьев *Petrosjania* могут быть также спутаны либо с крупными листьями археоптерисовых растений, либо с другими флабеллоидными листьями (см. разделы “Сравнение” и “Замечания”).

На новом растении флабеллоидные листья обнаружены в непосредственном прикреплении к осям. Важно, что они имеют принципиально разный облик и, исходя из прежних общих представлений, можно утверждать, что они не могли находиться на одном и том же материнском растении. Сходный тип листьев (черешковые и сидячие) был установлен у китайского растения *Xihuphyllum megalofolium* (Wu, Zhao et Deng) Chen emend. Huang, Liu, Deng, Basinger et Xue (Huang et al., 2017) из верхнедевонской формации Утон (провинция Чжэцзян). Однако некоторые из изображенных в цитируемой работе материалов вызывают очевидное сходство с *Enigmophyton* (Høeg, 1942, рис. 25; табл. XXXVI, фиг. 1; табл. XXXVII, фиг. 1, 2; табл. XXXVIII, фиг. 4; табл. XXXIX, фиг. 1, 3; и Huang et al., 2017, рис. 4C; appendix 2F). Это не свидетельствует о синонимии обсуждаемых таксонов, а лишь подтверждает гомологичность листовых органов у достаточно примитивных девонских растений, формировавших различные по форме листовые пластинки для увеличения ассимиляционной поверхности и фотосинтетической активности.

К сожалению, генеративные органы растения неизвестны. Однако оно сохранилось в виде достаточно крупных фрагментов, и большая его часть может быть реконструирована. Поэтому сравнение с другими древними растениями производится в первую очередь по сходству габитуса и совокупности признаков.

Новый род следует относить к порядку *Barrandeinales* Novák, однако существенные различия в морфологии вегетативной системы не позволяют включать его в семейство *Barrandeinaceae* Kräusel et Weyland.

Исследование выполнено в рамках плановых тем Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН (№ AAAA-A19-119030190018-1 и 122011900029-7) и инициативного исследовательского проекта СПбГУ INI_2023: “Девонские и раннекаменноугольные флоры Восточно-Европейской плат-

формы и ее обрамления”. Материалы исследовались в Ресурсных центрах СПбГУ “Микроскопии и микроанализа” и “Рентгенодифракционные методы исследования”. Авторы выражают искреннюю признательность рецензентам за плодотворную дискуссию и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьев А.Р. Растения // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. I / Ред. Халфин Л.Л. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 279–296.
- Безносков П.А., Снигиревский С.М., Наугольных С.В., Лукиевич Э.В. Верхнедевонский комплекс отложений дельтовой равнины на Северном Тимане // Вестн. ИГ КомиНЦ УрО РАН. 2018. № 1. С. 25–44.
- Безносков П.А., Тельнова О.П., Глинский В.Н., Стинкулис Г. К стратиграфии франских отложений восточного побережья Чешской губы (верхний девон, Северный Тиман) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 10–12.
- Ищенко Т.А. Девонская флора Большого Донбасса. Киев: Наук. думка, 1965. 118 с.
- Наугольных С.В. Новый представитель рода *Radicites* Potonié из верхнедевонских отложений России // Prehistoric. Палеонтологическое наследие: изучение и сохранение. М.: Медиагранд, 2015. С. 31–40.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники / Ред. Вахрамеев В.А., Радченко Г.П., Тахтаджян А.Л. М.: АН СССР, 1963. 699 с.
- Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины / Ред. Ржонсницкая М.А., Мелешенко В.С. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 140 с.
- Снигиревский С.М. История палеоботанических исследований Северного Тимана // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., геогр. 1997а. Вып. 2. № 14. С. 78–83.
- Снигиревский С.М. Позднедевонская флора Северного Тимана. Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. СПб., 1997б. 16 с.
- Снигиревский С.М., Стинкулис Г., Безносков П.А. и др. Фацциально-палеоэкологическое исследование франских отложений восточного побережья Чешской губы (Северный Тиман) // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 156–157.
- Чиркова-Залеская Е.Ф. Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М.: АН СССР, 1957. 140 с.
- Юрина А.Л. К систематике и морфологии среднедевонского рода *Barrandeina* (лепидофит?) // Закономерности исторического развития ископаемых организмов (конодонты, фораминиферы, растения, девонские рыбы). М.: МГУ, 1981. С. 136–154.
- Юрина А.Л., Путятина О.Н. Проблемы классификации палеозойских растений с гинкгоподобными мегафиллами // Палеонтол. журн. 1997. № 4. С. 83–88.
- Юрина А.Л., Путятина О.Н. Ревизия рода *Flabellifolium* (группа палеозойских растений с гинкгоподобными мегафиллами) и первые находки его живецких представителей в Центральном Казахстане // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 103–110.
- Algeo T.J., Scheckler S.E. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events // Vegetation-climate-atmosphere interactions: past, present and future. L., 1998. P. 113–130 (Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 353. № 1365).
- Chen Qishi. Fossil plants Sphenophyllales from Late Devonian Xihu Formation in Xiaoshan, Zhejiang // Acta Palaeontol. Sin. 1988. V. 27. P. 404–415.
- DiMichele W.A., Bateman R.M., Rothwell G.W. et al. Stigmara: A review of the anatomy, development, and functional morphology of the rootstock of the arboreous lycopsids // Int. J. Plant Sci. 2022. V. 183. № 6. P. 493–534.
- Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin: Akademie-Verlag, 1954. 535 s.
- Høeg O.A. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. Oslo: I kommisjon hos Jacob Dybwad, 1942. 228 p.
- Høeg O.A. Ordre Incertae sedis des Palaeophyllales // Traité de paléobotanique / Ed. Bureau E. P.: Masson et Cie, 1967. T. 2. P. 362–399.
- Huang Pu, Liu L., Deng Z. et al. Xihuphyllum, a novel sphenopsid plant with large laminate leaves from the Upper Devonian of South China // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2017. V. 466. P. 7–20.
- Kräusel R., Weyland H. Die Flora des böhmischen Mitteldevons (Stufe Hh₁ Barrande – h Kettner-Kodým) // Palaeontogr. Abt. B. 1933. Bd 78. Lfg. 1/2. S. 1–46.
- Mägdefrau K. Die Flora des Oberdevons im östlichen Thüringer Wald // Beihefte Bot. Centralblatt. Abt. B. 1936. Bd 56. H. 1/2. S. 213–228.
- Nathorst A.G. Die oberdevonische Flora des Ellesmere-Landes // Kristiania. 1904. № 1. S. 1–22.
- Novák F.A. Vyšší rostliny. Tracheophyta. Praha: Nakladatelství Československé Akad. Věd, 1961. 941 s.
- Orlova O.A., Jurina A.L., Snigirevsky S.M. Late Devonian plant communities of North Russia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2016. V. 224. P. 94–107.
- Schweitzer H.-J. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 5. Gesamtübersicht // Palaeontogr. Abt. B. 2006. Bd 274. Lfg. 1/6. S. 1–191.
- Snigirevsky S.M. New data on the Late Devonian flora of northern Timan (Russia) // Intern. Conf. on Diversification and Evolution of Terrestrial Plants in Geological Time (ICTPG). Abstract vol. Nanjing, 1995. P. 10.
- Snigirevsky S.M. Late Devonian flora of Northern Timan (Russia) // Fifth Quadr. Conf. IOP (IOPC-V). Abstract vol. Santa Barbara, California, 1996. P. 93.
- Snigirevsky S.M. Upper Devonian floras of the Arctic // Palaeozoic strata and fossils of the Eurasian Arctic. St. Petersburg: St. Petersburg State Univ., 1997. P. 37–38 (Ichthyolith Issues. Spec. publ. 3).
- Stone J.L. Problems with the name “Platyphyllum” // Taxon. 1973. V. 22. № 1. P. 105–108.
- Wu C.Z., Zhao L.C., Deng S.C. On the occurrence of *Sphenophyllum megalofolium* sp. nov. from the Wutung Group in Yixing of Jiangsu // Geol. Rev. 1979. V. 25. P. 53–55 (in Chinese).
- Zalassky M.D. Sur les végétaux dévoniens du versant oriental de l'Oural et du Bassin du Kousnetzky // Palaeophytographica. Moscow-Leningrad: AN USSR, 1937. P. 5–42.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–4. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov.: 1 – корневая система, образующая широкий круг, вид сверху (оттиск экз. БИН 3212/48, изображенного на фиг. 2); 2 – корневая система, образующая широкий круг, вид снизу, образец является основанием стебля с корневыми придатками, экз. БИН 3212/48; 3 – базальная часть стебля с веточными рубцами; 4 – наиболее крупный фрагмент растения с осями второго порядка и веточными рубцами на поверхности; Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря; верхний девон, франский ярус, сирачойский горизонт, устьбезмошицкая свита. Фиг. 1, 3, 4 – полевые фотографии. Длина молотка 30 см.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–7. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov.: 1, 2 – ось с листьями, образующими колоколовидное влагалище, видны три мутовки листьев. Верхняя (с двумя мутовками) и нижняя (с одной мутовкой) части оси вскрыты на разных сторонах одного образца – голотип ПМ СПбГУ–21/351; 3 – изолированный влагалищный лист, экз. ПМ СПбГУ–21/353; 4 – гинкгоподобный мегафилл, прикрепленный к основанию боковой оси третьего порядка; точками очерчен предполагаемый абрис, пунктиром – сохранившаяся часть мегафилла; 5 – ось с хорошо заметными узловой линией и продольной скульптурой – голотип ПМ СПбГУ–21/351; 6 – лентовидные отпечатки корней, отходящие от основания стебля, в центре хорошо заметны следы проводящего пучка, экз. БИН 3212/48; 7 – наиболее длинные фрагменты боковых осей второго порядка с отчетливо видимым моноподиальным характером ветвления и прикрепленным в узле оси третьего порядка гинкгоподобным мегафиллом (см. фиг. 4); Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря; верхний девон, франский ярус, сирачойский горизонт, устьбезмошицкая свита. Фиг. 4, 7 – полевые фотографии. Длина молотка 30 см.

A New Fossil Plant from the Late Devonian Strata of Northern Timan (Russia)

S. M. Snigirevsky^{1, 2}, A. P. Lyubarova²

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

²Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, 197022 Russia

Remains of a new fossil plant *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov. were found in the Upper Devonian deposits of the Northern Timan (eastern coast of the Chesha Bay of the Barents Sea). This plant has a number of features characteristic of different groups of higher plants: Barrandeinoid stems (characteristic of the Barrandeinales), flabelloid leaves on stems (Devonian groups *incertae sedis*) and axilar leaves (characteristic of many plants, including horsetails), fibrous root system (typical for Pteridophyta, Monocotyledones). The systematic position of the new fossil plant, its morphology and possible relationships are discussed.

Keywords: Late Devonian, Barrandeinales, *Petrosjania* gen. nov., flabelliform leaves, fibrous root system, Northern Timan



