

О РАЗНООБРАЗИИ СРЕДНЕ-ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ ГЕТЕРОСПОРОВЫХ ПЛАУНОВИДНЫХ

О.А. Орлова^{1,2}, А.Л. Юрина¹, Н.Е. Завьялова²

1 – МГУ им М.В. Ломоносова; 2 – ПИН РАН им. А.А. Борисяка

Гетероспория у современных споровых растений встречается достаточно редко: у некоторых папоротниковидных и плауновидных, а для хвощевидных свойственна физиологическая гетероспория. Первые гетероспоровые растения достоверно появились в среднем девоне, причем сложно сказать, в какой именно группе споровых растений раньше. Уже в живетском веке встречаются гетероспоровые плауновидные и археоптерисовые. В настоящем исследовании особое внимание нами уделено первым гетероспоровым плауновидным. Большая часть средне-позднедевонских гетероспоровых плауновидных сохраняется в виде петрификаций, реже в виде отпечатков. В основном, первые находки гетероспоровых плауновидных происходят из Южного Китая, реже из Европы, Северной Америки и Азии. Из отличительных морфологических признаков, особо значимых для определения таксонов гетероспоровых плауновидных и изменяющихся со временем, следует отметить: (1) моноспорангиатность или биспорангиатность строения стробила; (2) морфология края листовой пластинки спорофилла; (3) у биспорангиатных - распределение микро- и мегаспорангиев по оси стробила и др.

Итак, перейдем к анализу средне-позднедевонских гетероспоровых плауновидных. Из живетских отложений Южного Китая в 1996 г. китайскими палеоботаниками [1] был описан моноспорангиатный стробил *Longostachys latisporophyllum* (Zhu, Hu & Fang) Cai et Chen. Спорофилл имел ложковидную форму с шиповидным краем листовой пластинки. В шаровидном по форме спорангии находились 4 мегаспоры типа *Laevigatisporites*. В живете Казахстана советскими палеоботаниками [6] был обнаружен и описан гетероспоровый стробил *Mixostrobus givetensis* Senkevitch et al. Интересно отметить, что эта находка - первый биспорангиатный стробил в Истории Земли. Мега- и микроспорангии на оси стробила располагались хаотично. Спорофилл сложного строения: состоит из ножки и боковой ламины с гладким краем листовой пластинки. Округло-почковидные мегаспорангии содержали мегаспоры с гулой, возможно, типа *Lagenicula*; а удлинненно-округлые микроспорангии - многочисленные мелкие ретикулятные микроспоры. Еще один биспорангиатный стробил - *Yuguangia ordinata* Hao et al. был описан из верхнеживетских отложений Китая [4]. В отличие от *Mixostrobus givetensis* спорангии у *Yuguangia ordinata* располагались закономерно: в базальной части стробила находились мегаспорангии, в апикальной – микроспорангии. Однако, при схожем сложном строении спорофилла, край листовой пластинки у *Y. ordinata* шиповатый, зазубренный. Таким образом, уже в живетском веке отмечается относительное разнообразие гетероспоровых плауновидных (3 рода, два из которых биспорангиатные).

Поздний девон ознаменовался расцветом гетероспоровых плауновидных, но это относится исключительно к фаменскому веку, в то время как из франских отложений известны лишь два рода биспорангиатных плауновидных. Первый, *Chamaedendron multisporangiatum* Schweitzer et Li, был описан из раннего франа Южного Китая [7] и представляет собой относительно короткую стробилоподобную структуру с ложковидными спорофиллами с зазубренным краем листовой пластинки. Второй, *Kossoviella timanica* Petrosjan, установленный во франских отложениях Северного Тимана, имел биспорангиатные дихотомически ветвящиеся стробилы с преимущественно базальным расположением мегаспорангиев и апикальным – микроспорангиев. Шаровидные микроспорангии содержали многочисленные микроспоры типа *Cristatisporites*, в мегаспорангиях находились 1-2 тетрады мегаспор. Спорофиллы, подобно *Chamaedendron multisporangiatum*, имели зазубренный край листовой пластинки.

Как уже было сказано выше, в фаменский век происходит расцвет гетероспоровых плауновидных. Из фаменских отложений описано около 10 гетероспоровых родов, из которых особо примечателен североамериканский вид биспорангиатного стробила *Bisporangioctrobus harrisii* Chitaley et McGregor [2], со сложным строением спорофилла и закономерным расположением спорангиев: в базальной части - мегаспорангии, в апикальной – микроспорангии. Остальные известные из фаменских отложений стробилы моноспорангиатного строения. Среди них следует отметить *Barsostrobus famennensis* Fairon-Demaret [3] из позднего фамена Бельгии, для которого были характерны спорофиллы с зазубренным краем листовой пластинки и спорангии с 16 мегаспорами типа *Lagenoisporites*. Неоднократно изучались стробилы *Minostrobus chaohuensis* Wang emend. Meng et al. [5] из Южного Китая с гладким краем листовой пластинки спорофилла, в мегаспорангиатных стробилах мегаспоры типа *Lagenicula*, в микроспорангиатных – микроспоры типа *Lycospora*. Интересны находки южнокитайских стробилов рода *Changxingia* Wang et al. [8], для которых характерно сложное строение спорофиллов и сидячие мегаспорангии с мегаспорами типа *Lagenicula*.

Работа поддержана грантом РФФИ № 15-04-09067

1. Cai C., Chen L. On Chinese Givetian lycopod, *Longostachys latisporophyllus* Zhu, Hu and Feng, emend.: its morphology, anatomy and reconstruction // *Palaeontogr. Abt. B.* 1996. V. 238. P. 1–43.

2. Chitaley S., McGregor D. C. *Bisporangioctrobus harrisii* gen. et sp. nov., an eligulate lycopsid cone with *Duosporites* megaspores and *Geminospora* microspores from the Upper Devonian of Pennsylvania, U.S.A. // *Palaeontogr. Abt. B* 1988. V. 210. P. 127–149.

3. Fairon-Demaret M. The Upper Devonian lycopsids from the Dinant Synclinorium (Belgium) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abt.* 1991. V. 183. P. 87–101.

4. Hao S. G., Xue J. Z., Wang Q., Liu Z. F. *Yuguangia ordinata* gen. et sp. nov., a new lycopsid from the Middle Devonian (late Givetian) of Yunnan, China, and its phylogenetic implications // International Journal of Plant Sciences. 2007. V. 168. P. 1161–1175.

5. Meng M., Wang D., Xue J., Zhu X. New insights and evolutionary significance of the megasporangiate strobilus of *Minostrobus chaohuensis* (Lycopsida) from the Upper Devonian of South China // Rev. Palaeobot. Palynol. 2013. V. 190. P. 20–40.

6. Senkevitch M. A., Jurina A. L., Arkhangelskaya A. D. On fructifications, morphology and anatomy of Givetian Lepidophytes in Kazakhstan (USSR) // Palaeontogr. Abt. B. 1993. V. 230. P. 43–58.

7. Schweitzer H.-J., Li C.-S. *Chamaedendron* nov. gen. eine multisporengiate Lycophyte aus dem Frasnium Südkinas // Palaeontographica Abt. B. 1996. V. 238. P. 45–69.

8. Wang D.-M., Qin M., Meng M.-C., Liu L., Ferguson D.K. New insights into the heterosporous lycopsid *Changxingia* from the Upper Devonian Wutong Formation of Zhejiang Province, China // Plant Systematics and Evolution. 2016. V. 303. P. 11–21.