Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2010. С. 112–119. http://www.paleo.ru/paleosoils_and_weathering/

ОПЫТ РЕКОНСТРУКЦИИ СООБЩЕСТВ ДРЕВНЕЙШИХ РАСТЕНИЙ-УГЛЕОБРАЗОВАТЕЛЕЙ НА ПРИМЕРЕ УЙБАТСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ (НИЖНИЙ ДЕВОН МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ)

А.В. Броушкин, Н.В. Горденко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
articulatae@mail.ru

На основе тафономического и морфо-физиологического анализа восстанавливается характер сообществ растений-углеобразователей Уйбатского местонахождения (нижний девон, Минусинская котловина). Угли местонахождения сложены остатками сосудистых растений с очень толстой кутикулой, принадлежащих к группе зостерофилловых. Данные растения образовывали плотные моновидовые заросли на конусах выноса в условиях сухого семиаридного климата; такие условия ранее считались практически непригодными для заселения первыми наземными растениями.

Ключевые слова: нижний девон, Минусинская котловина, растения-углеобразователи, морфология, палеоэкология.

Стремительное развитие наземной флоры в силуре – раннем девоне привело к значительному увеличению биомассы растительных сообществ, и как следствие, началу угленакопления [1]. Угли первой, девонской, эпохи углеобразования, широко распространены в средне-, реже нижнедевонских отложениях Западной Сибири, Европейской части России, Казахстана, Китая и Канады. Как правило, это линзы 10–20 см мощностью, хотя встречаются и значительно более крупные пласты большой протяженности, мощностью до нескольких метров (Наливкин, Слатвинская, 1962; Ищенко, Ищенко, 1981; Лапо и др., 1984; Han Dexin, 1989; Volkova, 1994 и др.). Из углей этой эпохи наиболее распространены так называемые барзасситы – разновидность кутикуловых липтобиолитов, сложенных остатками своеобразных растений с очень толстой кутикулой, иногда относимых к формальной группе Spongiophytales. Природа данных растений и характер образуемых ими сообществ являются предметом оживленной дискуссии палеоботаников. Разные исследователи относят эти растения к водорослям, высшим растениям или считают представителями особой промежуточной группы, осваивавшей девонскую сушу (Broushkin, Gordenko, 2009). В данной статье мы предприняли попытку реконструировать сообщества этих своеобразных растений-углеобразователей в свете новых данных по морфологии, анатомии и тафономии, полученных нами в результате изучения материалов, происходящих из местонахождения флоры раннедевонского возраста, расположенного на р. Уйбат вблизи г. Абакана (Республика Хакасия).

Нижнедевонские отложения изученного местонахождения – красноцветная вулканогенно-осадочная толща мощностью в несколько сотен метров – представляют собой типичные континентальные красноцветы формировавшегося Минусинского межгорного прогиба. Угли встречаются в нижней алеврито-песчаной части разреза местонахождения, которая относится в настоящее время к уйбатской свите, условно датируемой прагой–эмсом, порядка 410–400 млн. лет назад (Краснов, 2007; Страт. сл., 1991). Данная толща сложена преимущественно тонкозернистыми пойменными отложениями, часто со следами педогенных преобразований, с отдельными песчаными заполнениями слабоизвилистых русел и единичными тонкими линзами сероцветных разностей. По своему генезису данные отложения представляют собой, по всей видимости, осадки дистальной части конусов выноса, формировавшихся у подножия вулканических построек раннего девона в условиях засушливого семиаридного климата (Броушкин, Горденко, в печати). На общую сухость климата указывают красноцветность пород и наличие почвенных карбонатов. Такие характеристики почв как значительное развитие трещин усыхания и плоскостей скольжения в верхней части почвенного профиля, а также особенности распределения карбонатов, указывают на ярко выраженное чередование сезонов – преобладающего сухого, с резким недостатком, и влажного, с обилием воды (см., например, Collinson, 1996).

Угли Уйбатского местонахождения приурочены к единичным маломощным сероцветным линзам в красноцветной толще, по-видимому, соответствующим более обводненным пониженным участкам поверхности конуса выноса. Угли образуют протяженные линзы до 15 см мощностью, приуроченные к выдержанным тонким прослоям горизонтальнослоистых мелкозернистых песчаников (рис. 1*а*). Подошва и кровля линз угля

[1] Угли (сапропелиты) известны и в более древних отложениях, начиная с докембрия, но более или менее интенсивное угленакопление началось только в девоне, который считается обычно первой эпохой углеобразования.

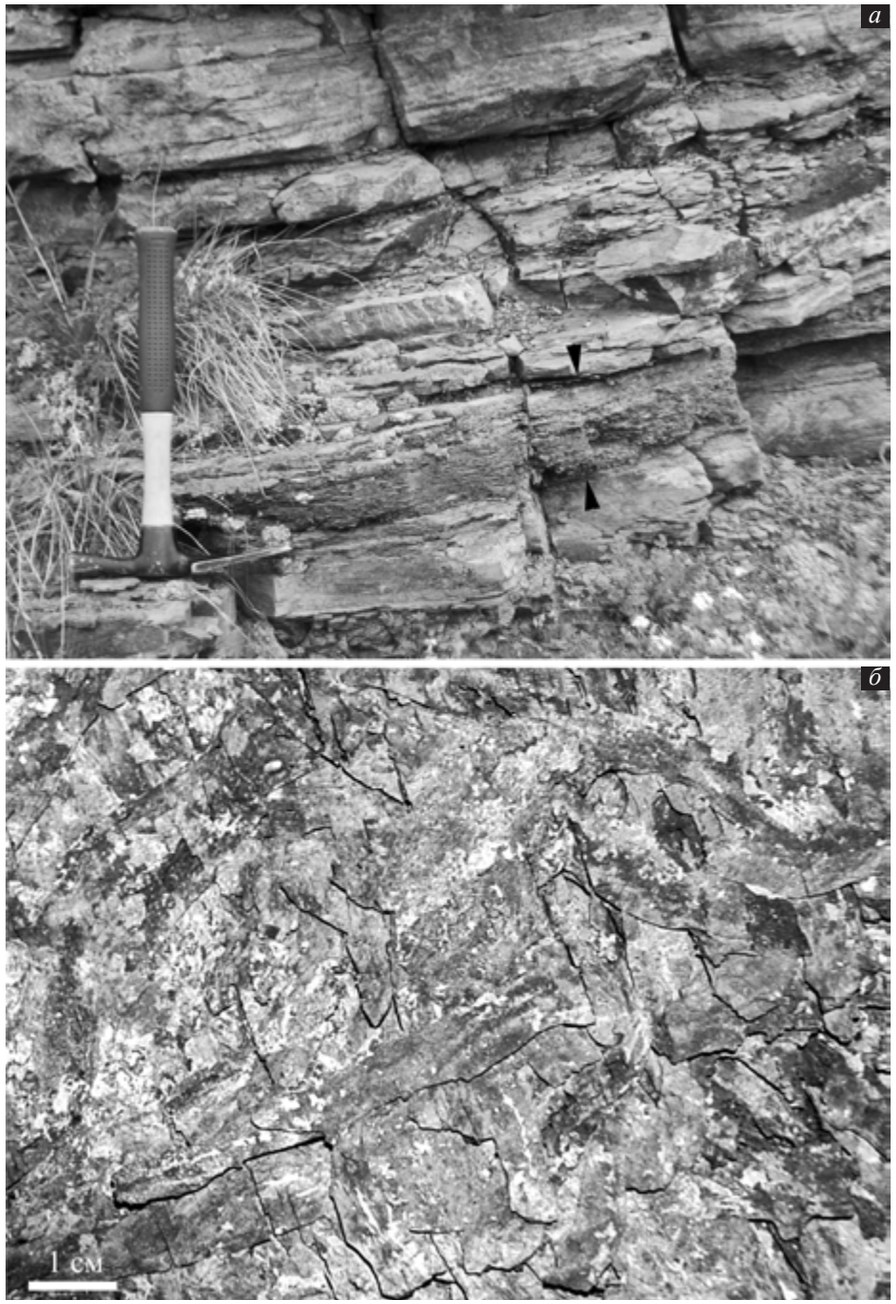

Рис. 1. *а* – выход угля в разрезе Уйбатского местонахождения, стрелками отмечены подошва и кровля угольной линзы; *б* – поверхность угля со скоплением осей углеобразующего растения.

нечеткие, с переслаиванием разностей; в самом угле имеются многочисленные линзочки песчаника. Угли представляют собой массовые моновидовые скопления остатков осей своеобразного растения с толстой кутикулой (рис. 1б), сходного с растениями-углеобразователями других местонахождений – *Orestovia* Ergolskaya из среднего (?) девона Кузбасса и широко распространенной в среднедевонских отложениях на территории Восточно-Европейской платформы *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya. Фрагменты осей нового растения крупные (диаметром до 2 см, длиной до 50 см), сохранившиеся в виде уплощенных кутикулярных покровов с сильно сокращенными в объеме витренизированными тканями. Остатки растений в отдельных напластованиях обычно одинаково ориентированы и часто сортированы по размеру. Отсутствие так называемой «почвы пласта» (почвенного слоя с остатками базальных частей растений *in situ*) в подошве линз и общий характер скоплений свидетельствуют об аллохтонности данных углей, а характер вмещающих песчаников, сортировка и ориентированность остатков растений указывают на высокую динамику среды, в которой они откладывались. Вероятнее всего, речь идет об отложениях потоков поверхностного смыва или небольших пойменных дельт, формировавшихся в межрусловых пространствах при прорывах прирусловых валов в половодье.

Хорошая, относительно полная сохранность остатков растений указывает на незначительную дальность переноса от мест произрастания. По всей видимости, первоначально эти растения образовывали плотные заросли на понижениях поверхности конуса, возможно по берегам эфемерных водоемов, откуда они могли смываться водными потоками во время влажного сезона.

Растение, остатками которого сложены угли Уйбатского местонахождения, характеризуется относительно редким, нерегулярным, псевдомоноподиальным ветвлением осей. Оси часто несут короткие выросты – основания неразвившихся ветвей. Значительная часть осей фертильные; спорангии расположены латерально на коротких ножках, несколькими вертикальными рядами, рассредоточены по длине осей. Спорангии небольшие, круглые или почковидные, дорсовентрально уплощенные, вскрывались поперечной щелью на две более или менее равные створки вдоль утолщенного дистального края. Трахеиды проводящего пучка преимущественно с лестничными утолщениями; стенки трахеид между утолщениями несут многочисленные мелкие поры (трахеиды G-типа). Кутикула осей толщиной до 250 мкм; устьица распределены по поверхности осей более или менее равномерно, аномоцитные. Устьичная апертура с околоапертурным гребнем (рис. 2*а–г*).

Расположение, форма и характер вскрывания спорангиев данного растения, а также наличие у него трахеид G-типа определенно указывают

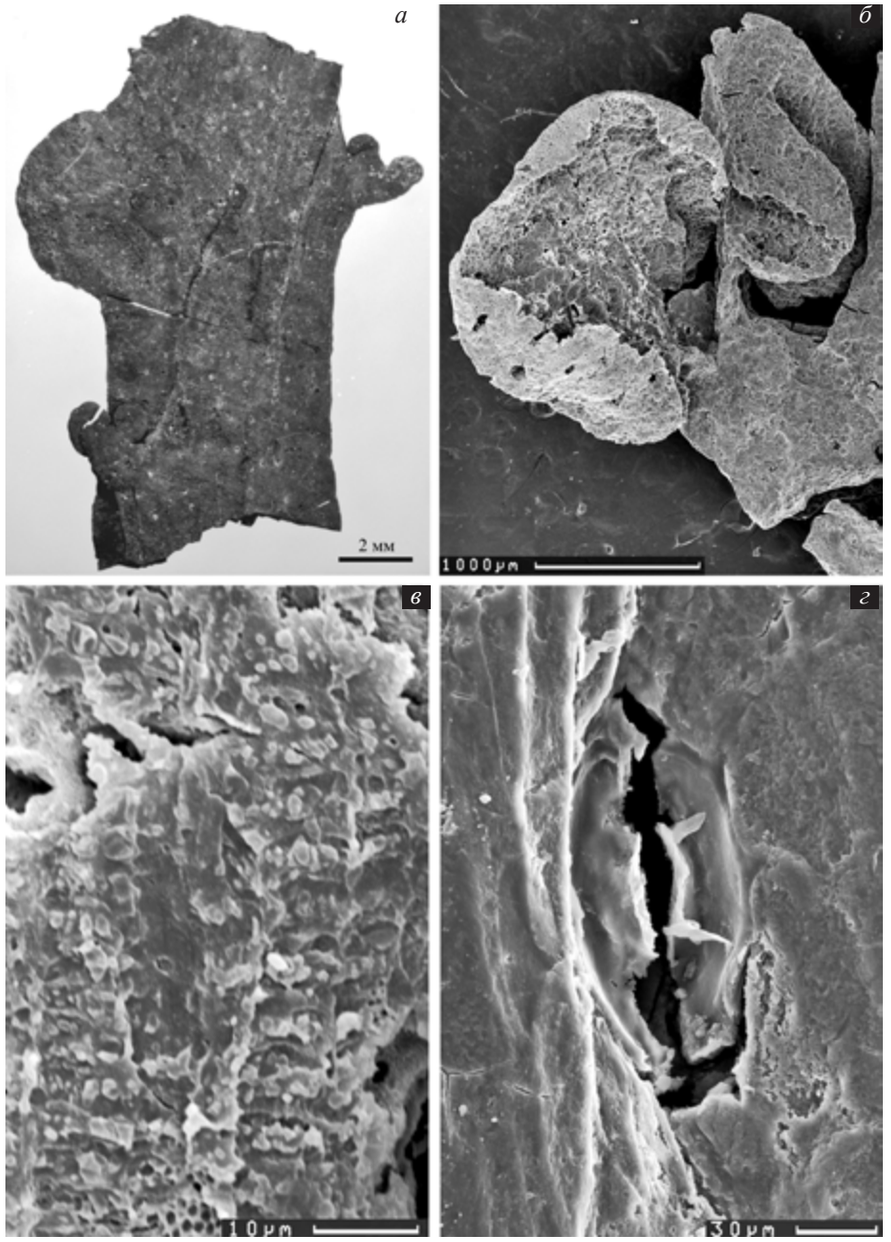

Рис. 2. Углеобразующее растение Уйбатского местонахождения: *а* – фрагмент оси с латерально расположенными спорангиями; *б* – вскрывшийся пустой двустворчатый спорангий, СЭМ; *в* – трахеиды G-типа с мелкими порами на участках стенки между лестничными утолщениями (контррельеф), СЭМ; *г* – устьице, вид с внутренней поверхности кутикулы, СЭМ.

на его принадлежность зостерофилловым – одной из древнейших групп наземных сосудистых растений (Броушкин, Горденко, 2009).

Общими чертами, сближающими новое растение с *Orestovia* и *Schuguria*, являются очень толстая кутикула, извилисто-лентовидный «водорослеподобный» облик остатков осей, наличие неразвившихся ветвей, относительно большой диаметр осей при тонком проводящем пучке и т. д. В то же время очень важным отличием уйбатского растения от остальных растений, образующих барзасситы, является находка у него спороношений (у остальных углеобразующих растений они до сих пор не известны).

С экологической точки зрения, новое растение демонстрирует ярко выраженный ксероморфизм (очень толстая кутикула, массивная кутинизация апертуры и наружных периклинальных стенок замыкающих клеток устьиц, хорошо развитые околоапертурные гребни). В сочетании с этими особенностями, относительно большой диаметр осей при слабо развитых проводящих тканях и вероятном доминировании тонкостенной паренхимы (на что указывает их форма сохранности), может указывать на суккулентность данного растения. Перечисленные признаки в контексте восстанавливаемых условий среды местонахождения несомненно являются адаптацией к временному пересыханию местообитаний, возможно также к их засолению (часто наблюдающемуся в водоемах в таких климатических условиях). На возможную галосуккулентность *Orestovia* ранее указывала Н.С. Снигиревская (1993).

Тонкий проводящий пучок и отсутствие механических тканей во внешней коре свидетельствуют об отсутствии у нового растения надежной опорной системы. При относительно крупных размерах, неравномерном ветвлении, извилистом характере осей, они едва ли могли удерживаться в вертикальном положении самостоятельно. Устойчивости ортотропные оси растения могли достигать, только опираясь друг на друга в густых зарослях, что может служить косвенным свидетельством сомкнутости образуемых ими сообществ. В то же время, это может свидетельствовать о полегающем габитусе растения, при котором оно разрастается и захватывает пространство не с помощью специализированных плагиотропных осей – столонов или ризомов, а за счет полегания и укоренения ортотропных осей (что хорошо известно, например, у современных плауновидных рода *Huperzia* Bernh.). В пользу такого габитуса у данного растения может свидетельствовать также отсутствие на фертильных осях терминальных спороношений (это также характерно для *Huperzia*), что позволяет продолжение вегетативного роста оси после спороношения, а также наличие большого количества неразвившихся ветвей, по-видимому, функционирующих как спящие почки, в том числе в дистальных частях осей.

Среда обитания уйбатского растения с одной стороны характеризовалась ярко выраженными стрессовыми условиями среды, с другой – ее не-

стабильностью. Его приспособления к сухости и возможному засолению являются указанием на то, что в целом оно придерживалось s-стратегии, тогда как обилие спороношений (элемент r-стратегии) является реакцией на общую нестабильность поверхности конуса выноса. Вероятное накопление остатков отмерших осей *in situ*, благодаря их устойчивости к разложению из-за толстой кутикулы, могло защищать почки растения от высыхания и неблагоприятного воздействия высоких температур в засушливый период, что известно у некоторых современных растений засушливых местообитаний. Такой покров отмерших остатков должен быть благоприятен также для развития сапротрофов (в частности, грибов) и беспозвоночных, в первую очередь детритофагов. Важен тот факт, что такие сообщества существовали и продуцировали значительную биомассу в условиях, ранее считавшихся практически непригодными для заселения девонскими растениями.

Авторы благодарны Д.А. Мамонтову (МГУ) за помощь при сборе материала и В.И. Краснову (СНИИГГиМС) за обсуждение вопросов геологии региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и гранта РФФИ № 09-04-01213-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Броушкин А.В., Горденко Н.В. 2009. Новое растение с толстой кутикулой из девона Минусинской котловины // Палеострат-2009. М.: С. 7–8.

Броушкин А.В., Горденко Н.В. Древнейшие сосудистые растения засушливых местообитаний: пример из нижнего девона Минусинской котловины // Доклады АН (в печати).

Ищенко Т.А., Ищенко А.А. 1981. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев: Наукова думка. 112 с.

Лапо А.В., Кузнецова А.А., Слатвинская Е.А. 1984. Новая находка барзасситов и характер углеобразования в среднем девоне // Изв. АН СССР. Сер. геол., № 4. С. 133–136.

Снигиревская Н.С. 1993. О принадлежности Orestovia voronejiensis T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклиза) к высшим растениям // Палеонтол. журн. № 4. С. 133–137.

Стратиграфический словарь СССР. 1991. Новые стратиграфические подразделения палеозоя СССР. Л.: Недра. 555 с.

Наливкин Д.В., Слатвинская Е.А. 1962. Краткие выводы по девонскому угленакоплению. Атлас карт угленакопления на территории СССР. Объяснительная записка. М.-Л.: изд-во АН СССР. С. 44–46.

Краснов В.И. 2007. Проблемы теории стратиграфии, средний палеозой Сибири: избранные труды. Новосибирск: СНИИГГиМС. 478 с.

Broushkin A.V., Gordenko N.V. 2009. Istchenkophyton filiciforme gen. et sp. nov., a new small vascular plant with thick cuticle from the Devonian of Voronezh Region (European Russia) // Paleontol. J. V. 43. № 10. P. 1202–1216.

Collinson J.D. 1996. Alluvial sediments / Reading H.G. (ed.) Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy. Blackwell Science, Oxford. P. 37–82.

Han D. 1989. The features of Devonian coal-bearing deposits in South China, the People's Republic of China // (*in* Peat and coal; origin, facies, and depositional models) // Int. J. Coal Geol. V. 12. № 1–4. P. 209–223.

Volkova I.B. 1994. Nature and composition of the Devonian coals of Russia // Energy and Fuels. V. 8. № 6. P. 1489–1493.