ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1970 № 3

УДК 561.333:551.762.3(571.6)

В. А. КРАСИЛОВ

ЛИСТВЕННЫЕ ПЕЧЕНОЧНИКИ ИЗ ЮРЫ БУРЕИНСКОГО БАССЕЙНА

Описаны по фитолеймам два новых рода юнгерманиевых. Род Cheirorhiza имеет двурассеченные боковые листья, амфигастрии в различной степени редуцированы. Ризоиды с разветвленной верхушкой, иногда многоклеточные. Стеблевая калиптра (?) на дорсальной стороне оси. Род Laticaulina с широким уплощенным стеблем, массивными амфигастриями и папиллозными боковыми листьями. Сочетает некоторые признаки листостебельных и слоевищных форм.

В 1966 г. автору посчастливилось открыть местонахождение юрских мохообразных замечательной сохранности. Оно приурочено к слою алевролита в известном обнажении талынжанской свиты. Поверхность слоя покрыта листьями Czekanowskia и чешуями Leptostrobus. Мохообразные при поверхностном осмотре неразличимы. В ходе комплексной мацерации (обработки плавиковой кислотой и смесью Шульце) из этого слоя отпрепарированы микроскопические остатки листостебельных и слоевищных печеночников, мхов, папоротников, хвойных, фитолеймы корней. В первом сообщении об этих находках (Красилов, 1967) допущены две ошибки: листостебельные печеночники описаны среди мхов и образование, вероятно, животного происхождения описано как капсула типа Notothylas. Причина этих ошибок — неполнота и фрагментарность материала, которым тогда располагал автор. Понадобилось еще два года работы и многие сотни препаратов, чтобы мезозойские мохообразные р. Буреи стали одними из наиболее полно охарактеризованных ископаемых представителей данной группы.

В настоящей статье описаны листостебельные печеночники. Слоевищным печеночникам и мхам будут посвящены последующие работы, в которых автор надеется также дать обзор систематики и филогении ископаемых мохообразных. Автор глубоко признателен гепатикологу К. И. Ладыженской (Ботанический институт АН СССР) за помощь в работе с гербарием и ценные советы.

В отечественной ботанической литературе мало детальных морфологических описаний печеночников, описательная терминология слабо разработана, имеет место разнобой в обозначении некоторых органов. Поэтому мы считаем необходимым предпослать описанию краткую характеристику вегетативных органов с уточнением некоторых терминов.

Рост стебля лиственных печеночников осуществляется трехфациальной клеткой, образующей три ряда эмбриональных сегментов. У печеночников с радиальной симметрией все сегменты равнозначны. С приобретением билатеральной симметрии сегменты подразделяются на два дорсальных (или боковых) и один вентральный. Сегмент делится периклинально на внутреннюю и внешнюю клетки. Из первой образуется осевая ткань, вторая делится антиклинально на два полусегмента. Последующее периклинальное деление расчленяет полусегмент на кор-

тикальную клетку и листовой примордий. Каждый полусегмент может стать инициалью боковой ветви. Если ветвь образуется из эмбрионального полусегмента, то ветвление называется терминальным (по классификации Ляйтгеба). Внешне оно близко к дихотомическому (морфографическая дихотомия Веленовского), но истинной дихотомии у лиственных печеночников нет. В других случаях ветвь образуется из покоящейся инициали на определенном расстоянии от верхушки. Такое ветвление называется интеркалярным и морфологически выглядит моноподиальным. Наконец, нередко образуются адвентивные ветви из вторично обретших меристематическую активность клеток оси (Evans, 1912; Smith, 1966). Интеркалярные ветви, в отличие от терминальных, растут эррупативно и окружены у основания влагалищем из кортикальных клеток. Листорасположение здесь иное, чем на оси, базальные листья обычно редуцированы. А. Эванс выделил следующие типы терминального ветвления: 1) тип Frullania, когда ветвь образуется из вентрального полусегмента бокового сегмента до периклинального деления на кортикальную клетку и примордий листа; 2) тип Microlepidozia — ветвь образуется из дорсального полусегмента бокового сегмента на той же стадии; 3) тип Acromastigum — ветвь из вентрального сегмента; 4) тип Radula — ветвь образуется из кортикальной клетки после отделения инициали листа. Этот четвертый тип — переходный к интеркалярному (Evans, 1912).

Листья развиваются из дорсальных и вентрального сегмента. Первые называются дорсальными, спинными или боковыми, вторые — нижними (underleaves), брюшными или амфигастриями. Образованные из двух полусегментов листья инициально двулопастные, но морфологическое разделение лопастей происходит на разных стадиях роста листа (или вообще не происходит). Листья, лопасти которых разделены уже при первом делении инициалей, мы называем двурассеченными (другие названия: складчато-двулопастные, килевато-складчатые, complicate-bilobed). Боковые двурассеченные листья имеют дорсальную лопасть (синонимы: лист, верхняя лопасть, lobe, antical lobe) и часто видоизмененную вентральную лопасть (нижняя лопасть, ушко, lobule, postical lobe, Blattunterlappen, Blattohr). Развитие листа подробно описано М. Боппом и Ф. Фегером (Bopp und Feger, 1960). Оно начинается верхушечным ростом, при котором клетки делятся только поперечно. Затем дифференцируется апикальная клетка, каждому поперечному делению которой соответствует поперечное и продольное деление остальных клеток. Этот равномерный рост сменяется сериальным (Reihenwachstum), групповым (неориентированное деление клеток), веерным и неравномерным. В результате неравномерного роста стирается первичная клеточная сеть, образуются вторичные лопасти, иногда происходит смещение морфологической верхушки листа с образованием вторичной апикальной клетки.

Описанные образцы хранятся в Дальневосточном геологическом институте СО АН СССР (ДВГИ) во Владивостоке.

Род Cheirorhiza Krassilov, gen. nov.

Название рода от cheir *греч.*— рука и rhiza *греч.*— корень.

Типовой вид — C. brittae sp. nov.; верхняя юра р. Буреи.

Диагноз. Листостебельные побеги шириной около 1 *мм*, ветвление интеркалярное и терминальное разных типов. Боковые листья двурассеченные, широко расставленные, цельные, закругленные, иногда асимметричные, с морфологической верхушкой, сдвинутой по отношению к первичной апикальной клетке, у редуцированных листьев треугольные или линейные. Вентральные лопасти не прикреплены к дорсальным, линейные, изогнутые, у наиболее крупных листьев ветвящиеся, часто редуцированы до пучка папилл. Срединные клетки лопастей удлинены.

Амфигастрии распределены неравномерно, прижаты к стеблю, от языковидных лопастных до волосовидных, часто замещены папиллами. Ризоиды рассеянные, прикрепляются к стеблю, листьям и амфигастриям, одноклеточные или с одной-двумя поперечными септами, часто с дланевидно разветвленной верхушкой. Женские репродуктивные органы (предположительно) в виде цилиндрической калиптры на дорсальной стороне побега.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Многоклеточные ризоиды не свойственны печеночникам и сближают буреинское растение с мхами. Однако такие же ризоиды описаны у Ricciopsis florinii Lundblad, 1954. В целом принадлежность Cheirorhiza к лиственным юнгерманиевым не вызывает сомнений. Среди них двурассеченные листья имеют Scapaniaceae, Radulaceae, Madothecaceae (Porellaceae), Frullaniaceae, Lejeuniaceae (Macvicar, 1926), причем у Scapaniaceae вентральная лопасть больше дорсальной, у остальных — обратное соотношение. Radula напоминает ископаемый род цельной дорсальной лопастью с закругленной верхушкой и ветвлением, но отличается имбрикатными листьями, вентральной лопастью, прижатой к дорсальной, полным отсутствием амфигастрий, прикреплением ризоидов возле основания вентральной лопасти. Frullania и некоторые роды большого семейства Lejeuniaceae (Evans, 1902; Herzog, 1950, 1951) сходны с Cheirorhiza по общему облику, имеют близкие размеры и характер ветвления. Редукция амфигастрий наблюдается у Cololejeunea, но, как правило, амфигастрии крупные, часто шире стебля. Вентральная лопасть у Frullania прирастает к дорсальной. Вентральные лопасти Lejeuniaceae часто колбовидные (Hygrolejeunea, Cololejeunda, Harpolejeunea и др.), иногда сильно редуцированы — до многоклеточного волоска (Otigoniolejeunea, Cheilolejeunea: Herzog, 1951). Листья с волосовидными выростами описаны у Nipponolejeunea (Kachroo, 1959). Расположение ризоидов специализированное: они прикрепляются к ризоидному диску в основании амфигастрий. Madotheca (Porella), пожалуй, наиболее близкий род. Ветвление здесь типа Frullania (Müller, 1967), дорсальная лопасть цельная, с закругленной верхушкой, наблюдается смещение морфологической верхушки в сторону от первичной апикальной клетки (Bopp und Feger, 1960). Вентральная лопасть цельная, иногда с папиллами по краю, параллельна стеблю. Амфигастрии крупные, ризоиды прикрепляются к основанию амфигастрий. Здесь не наблюдается расчленения и редукции амфигастрий и вентральных лопастей. Характер прикрепления листьев у Madotheca (и у других Porellinae: Schuster, 1965) несколько иной: их основания достигают средней линии стебля.

Таким образом, юрский печеночник нельзя с уверенностью отнести ни к одному из семейств современных юнгерманиевых. Ближе всего он стоит к группе Madothecaceae — Lejeuneaceae, но некоторые признаки характерны для представителей других семейств. Так, лопастные амфигастрии имеют многие Lepidoziaceae (Schuster, 1965), редукция амфигастриев до пучка волосков или папилл наблюдается у Plagiochilaceae, Lophoziaceae, Cephaloziellaceae. Специализация срединных клеток листа наблюдается у единственного современного рода Herberta. Очень сходные по характеру ветвления ризоиды встречаются у слоевищных печеночников Metzgeria и Pallavicinia.

Из сказанного следует, что наш печеночник не относится ни к одному из ныне живущих родов. Ископаемые лиственные печеночники относят к Jungermannites Goeppert emend. Steere, но это сборный форм-род, который следует расчленить на ряд родов с более узким объемом. По общему облику Cheirorhiza напоминает Najadita lanceolata Buckman emend. Harris и Hepaticites (Treubites) kidstonii Walton, но сходство настолько отдаленное, что детальное сравнение с ними излишне.

Замечания. У Cheirorhiza наблюдается своеобразное сочетание примитивных черт и признаков высокой специализации (гетеробатмичность). К первым относится совмещение разных типов ветвления, рассеянное расположение ризоидов, субвертикальное прикрепление боковых листьев. Ко вторым — редукция амфигастрий и вентральных лопастей боковых листьев, намечающаяся специализация клеток оси и срединных клеток некоторых листьев, многоклеточность ризоидов. Особенный интерес представляют «псевдослоевищные» формы с широким уплощенным стеблем, не очень четко обособленным от широких, сливающихся листьев. Нам представляется, что эти аномальные экземпляры указывают на возможность происхождения слоевищных Pallaviciniaceae от лиственных юнгерманиевых. Лентовидный таллус Pallavicinia и близких родов состоит из уплощенной срединной жилки и однослойного крыла, которое может быть расчленено на лопасти (Symphyogyna brongniartii: Smith, 1966), сходные с листьями Cheirorhiza. Мы уже указывали на сходство ризоидов. Отметим, что палеозойский лиственный печеночник Hepaticites kidstonii несет некоторые черты анакрогинных форм и, очевидно, также имеет свой «псевдослоевищный» вариант в виде найденного в том же слое H. lobatus (Walton, 1925). Если наше предположение верно, то срединная жилка Pallaviciniaceae с ее высокоспециализированными проводящими элементами — результат эволюции стебля лиственных предков, а не дифференциации слоевища Metzgeriaceae, как принято считать.

Cheirorhiza brittae Krassilov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 4—8; табл. XII, фиг. 1—10

Название вида по имени палеоботаника Бритты Лундблад.

Голотип — ДВГИ, № 515-38а; Буреинский бассейн, правый берег р. Буреи ниже устья р. Умальты; верхняя юра.

Описание. Имеющийся материал позволяет проследить характер развития и изменчивость органов гаметофита.

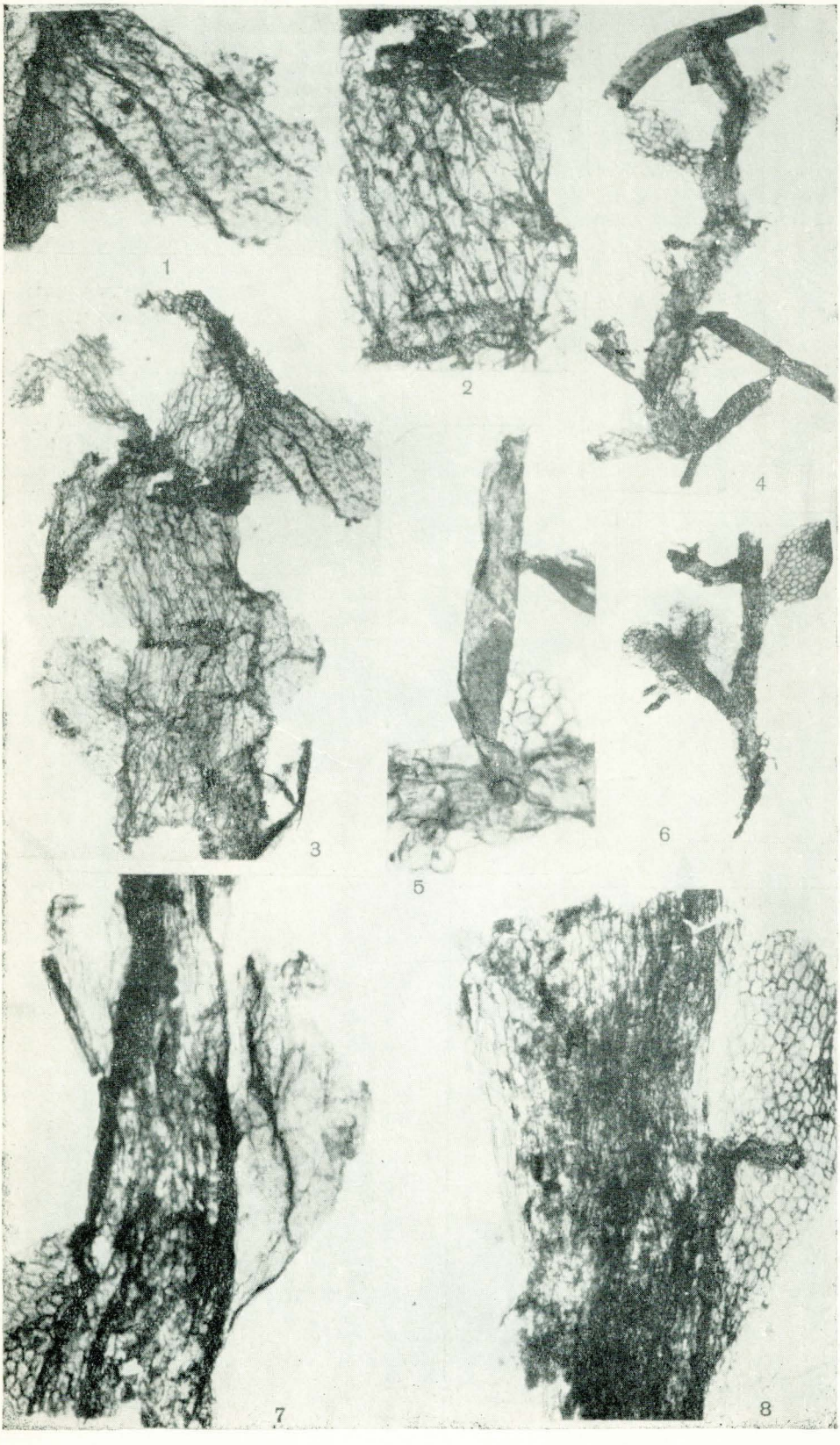
Побеги. Сохранились фрагменты стелющихся, ветвящихся побегов длиной до 7 *мм*. Ширина побегов колеблется в пределах 170—1500 *мк*, средняя около 1000 *мк*. Как правило, они отчетливо дифференцированы на стебель и листья. Стебель слегка извилистый, средняя толщина 115 *мк* (по 20 измерениям). Боковые листья расположены очередно, широко расставлены и не соприкасаются друг с другом. Отклонения от этого «нормального» типа представляют следующие экземпляры: экз. № 515-8а (табл. XI, фиг. 8) имеет уплощенную ось шириной 550 *мк*, низбегающие листья с очень широкой короткой дорсальной лопастью, образующей окрыление оси. Еще ближе к слоевищному типу экз. № 515-18 (табл. XI, фиг. 7), также имеющий плоский стебель и широкие сливающиеся листья. Клеточная сеть листьев, покровные клетки оси и ризоиды здесь такие же, как у обычных экземпляров, так что не возникает сомнений в их принадлежности к тому же виду. Покровные клетки оси продолговатые, четырехугольные, нередко с клиновидными окончаниями, средние размеры 45×18 *мк*, расположены про-

---

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1—3. Laticaulina papillosa sp. nov.; голотип № 515-23а: 1—лист с папиллозными клетками (× 150); 2 — стебель с амфигастриями (× 150); 3 — побег с боковыми листьями (рудимент вентральной лопасти виден на нижнем листе слева) и амфигастриями (× 60); верхняя юра р. Буреи.

Фиг. 4—8. Cheirorhiza brittae sp. nov.: 4 — экз. № 515-11, побег с репродуктивными органами? (× 70); 5 — часть экз. № 515-11 (× 150); 6 — экз. № 515-20, мутовчатое расположение листьев на боковой ветви (× 60); 7, 8 — экз. № 515—18, 515-8а, уплощенные побеги с широким стеблем и листьями в виде крыловидных выростов (× 150); верхняя юра р. Буреи.


1
2
3
4
5
6
7
8

дольными рядами. Отчетливой дифференциации тканей стебля не наблюдается, однако на многих побегах заметны ряды очень узких темных клеток, которые, вероятно, можно рассматривать как инициальную стадию образования специализированных проводящих элементов.

Ветвление. Имеются два типа боковых ветвей: первый тип (рис. 1, *г, е, и*) характеризуется тем, что кортикальные ткани оси и ветви связаны переходом без разрыва сплошности, основание ветви не закруглено, голое или окружено коротким влагалищем из редуцированных нижних листьев ветви. Ветвь расположена под острым углом к оси, иногда под углом, близким к прямому. В некоторых случаях (экз. № 515-33а: рис. 1, *и*) ветвь имеет почти такую же толщину, как и несущая ось, и возникает впечатление дихотомического ветвления. Этот тип ветвления по классификации Ляйтгеба может быть обозначен как терминальный. Нижние листья обычно сильно редуцированы. Лишь в одном случае (экз. № 515-22: рис. 1, *д*) они немного меньше осевых листьев. Осевой лист возле основания ветви на экз. № 515-26 (рис. 1, *е*) имеет нормально развитую дорсальную и вентральную лопасти, так что заложение ветви произошло уже после отделения клеток листа от кортикальных, из которых и образовалась ветвь. Таким образом, мы имеем здесь терминальное ветвление типа Radula. Угол отхождения ветви близок к прямому. На экз. № 515-17 (рис. 1, *г*) вентральная лопасть осевого листа, находящегося возле основания ветви, отсутствует, и можно предположить, что ветвь развивается по типу Frullania, т. е. на месте вентральной лопасти. Не исключено, однако, что и здесь ветвление радулоидное, а вентральная лопасть редуцирована, как у многих листьев, не связанных с ветвлением. Осевой лист на экз. № 515-33а (рис. 1, *и*) имеет только вентральную лопасть, дорсальная лопасть, очевидно, замещена ветвью (тип Microlepidozia). Еще раз подчеркнем, что именно в этом случае ветвление морфологически приближается к дихотомическому. Ветви второго типа (рис. 1, *а, б, ж, з, к*) образуются эррупативно, их поверхностная ткань не связана сплошным переходом с тканью оси, основание закруглено и отчетливо отделено от оси. Это интеркалярные ветви, толщина которых значительно меньше толщины оси. Прикрепляются они обычно под углом, близким к прямому. Интеркалярные ветви имеют более или менее редуцированные листья, расположенные как в катадромной, так и в анадромной последовательности. Очевидно, листорасположение здесь не совпадает с листорасположением на главной оси.

Листья прикрепляются поперечно, расположены очередно и, как правило, на значительном расстоянии друг от друга (на расстоянии около 200—300 *мк* на побегах средних размеров). В немногих случаях листья одного ряда соприкасаются или перекрываются краями.

Листья двурассеченные, набегающие, дорсальная лопасть больше вентральной. Если развита только дорсальная лопасть, то лист морфологически цельный, хотя признаки первичной двулопастности обнаруживаются почти во всех случаях. Начальные стадии роста листа зафиксированы у рудиментарных листьев боковых ветвей. Листья на экз. № 515-15 (табл. XII, фиг. 5) демонстрируют начальную стадию разви-

---

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1—10. Cheirorhiza brittae sp. nov.: 1, 3, 7 — экз. № 515-34, 515-37, 515-37 (деталь), дорсальные лопасти со смещенной на верхнюю сторону верхушкой (×60 и 150); 2, 4, 10 — экз. № 515-23, 515-34б, 515-42, дорсальные лопасти различной формы, в том числе с выростами (фиг. 4) (×150); 5, 8, 9 — экз. № 515-15, 515-12, 515-12 (деталь), побеги с ювенильными листьями, вероятно, развивающиеся из выводковых почек, листья у основания из двух рядов клеток (верхушечный рост), выше булавовидные (равномерный рост, обособление апикальной клетки) (×60 и 150); 6 — экз. № 515-28, побег (×60); верхняя юра р. Буреи.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л

тия: верхушечный рост вплоть до образования апикальной клетки. Дорсальные лопасти здесь линейные или треугольные, образованы двумя или тремя рядами клеток, апикальная клетка папиллообразная. На экз. № 515-12, также имеющем очень мелкие листья, заметен переход от верхушечного к равномерному росту, при котором одному делению апикальной клетки отвечает продольное и поперечное деление последующих клеток. Равномерный рост распространяется от верхушки к основанию. Лопасть на фиг. 9 табл. XII имеет еще двурядное основание, граница между областями верхушечного и равномерного роста проходит приблизительно посередине. В результате равномерного роста, быстро переходящего в групповой, лопасть приобретает булавовидную или обратнояйцевидную форму, апикальная клетка нечетко обособлена. В дальнейшем возле верхушки и основания лопасти групповой рост сменяется сериальным, в результате чего лопасть становится овальной или эллиптической, верхушка широко закруглена или несколько вытянута и сужена. Различия в форме верхушки и основания лопасти зависят от соотношения группового и сериального роста. Дорсальная лопасть нередко окаймлена у верхушки полосой сериально делящихся клеток (рис. 2, *а*). В других случаях краевая полоса сериального роста не выражена, край неровный, с отдельными выступающими клетками или двух-трехклеточными выростами. Такие выросты наблюдаются только у наиболее крупных лопастей (табл. XII, фиг. 4). В целом же вторичного расчленения дорсальных лопастей не происходит, они всегда цельные.

Полностью развившиеся дорсальные лопасти в результате неравномерного роста становятся несколько асимметричными: обычно базископическая сторона более выпуклая и лопасть изогнута кверху, но нередко более выпуклой становится акроскопическая сторона (табл. XII, фиг. 10). Экз. № 515-37, 515-38 и некоторые другие имеют дорсальные лопасти иного строения: сильный неравномерный рост сдвигает апикальную клетку в сторону и выводит ее из верхушечного положения: у лопасти, показанной на фиг. 7 табл. XII, первичная апикальная клетка сдвинута на акроскопическую сторону, где образует небольшой выступ. Возникает вторичная верхушка, лопасть в целом приобретает округлую форму, т. е. развитие происходит по типу, описанному Боппом и Фегером (Bopp und Feger, 1960) для Madotheca. Таким образом, имеются дорсальные лопасти двух типов: обычные продолговатые или овальные, продольно вытянутые, слегка асимметричные, и аномальные — округлые, с первичной апикальной клеткой на боковой стороне.

Развитие вентральной лопасти отвечает начальным стадиям роста дорсальной. На имеющихся в нашем распоряжении экземплярах аббревиация роста вентральных лопастей происходит на различных стадиях, благодаря чему можно довольно полно восстановить последовательность их развития. На рис. 2, *б* вентральной лопасти отвечает одна папиллообразная клетка. Следующий этап — небольшая линейная лопасть, образованная одним или двумя рядами клеток (верхушечный рост) и папиллообразной апикальной клеткой (рис. 2, *е*, *к*). В дальнейшем, при переходе к равномерному росту, вентральная лопасть приобретает треугольные или языковидные очертания. В результате сериального роста верхушка вытягивается в трех-четырехклеточный волосок (рис. 2, *а*). Наиболее развитые ветвящиеся вентральные лопасти показаны на рис. 2, *в*, *ж*, *л*. Вентральная лопасть здесь расчленяется на две неравные лопасти второго порядка или образует боковые выросты в несколько клеток длиной. Таким образом, на-

---

Рис. 1. Cheirorhiza brittae sp. nov.: *а—л* — экз. № 515-13, 515-10а, 515-35а, 515-17, 515-22, 515-26, 515-19, 515-36, 515-33а, 515-36 (деталь), 515-31, типы ветвления [*з* — (×15)), *к* — (× 150), остальные — (× 60)]; верхняя юра р. Буреи

а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м

мечается следующая схема редукции вентральной лопасти: языковидная ветвящаяся — треугольная с волосовидной верхушкой — линейная из двух рядов клеток — выраженная одной или двумя папиллами.

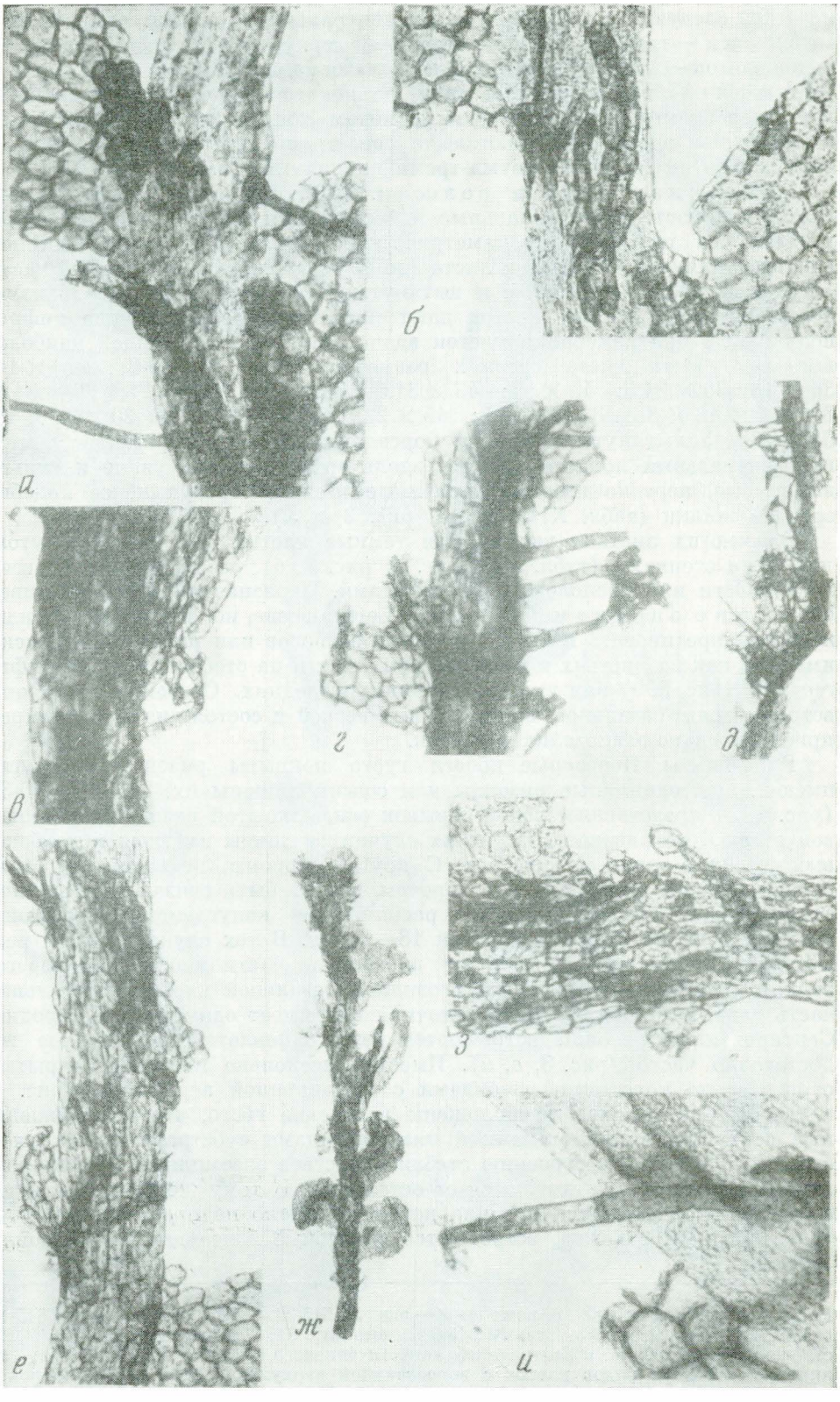
Амфигастрии развиты лишь на некоторых побегах и распределены неравномерно. По форме и размерам они близки к вентральным лопастям, и здесь наблюдаются те же стадии редукции — от разветвленных до выраженных двумя-тремя папиллами (рис. 3, *а*, *б*, *е*).

Клеточная сеть и волоски. Клетки вполне развитых дорсальных лопастей полигональные с более или менее закругленными углами, без тригонов, изодиаметрические (около 30×30 *мк*) или несколько вытянутые вдоль оси листа (до 45 × 30 *мк*). В центральной части листа клетки более крупные и вытянутые, чем по периферии. Об изменении размеров (в *мк*) клеток дают представление следующие цифры, полученные при измерении клеток вдоль линии, пересекающей наиболее широкую часть листа средних размеров (экз. № 515-2): 40 × 14; 36 × 18; 36 × 31,5; 45 × 27; 45 × 31,5; 32 × 20; 36,5 × 27; 36 × 31,5; 50 × 33; 48 × 35; 32,5 × 18,5; 45 × 22,5; 40 × 20; 30 × 20; 36 × 18; 36 × 18,5. У вытянутых в длину дорсальных лопастей, а также у многих вентральных лопастей клетки вдоль средней линии узкие и сильно вытянутые, нередко имеют утолщенные стенки, образуя некое подобие средней жилки (табл. XII, фиг. 3; рис. 2, *к*, *м*).

На многих листьях выделяются темные клетки или клетки с утолщенными стенками (табл. XII, фиг. 2; рис. 3, *б*), разбросанные по всей поверхности или расположенные группами. Первоначально я сравнивал эти клетки с оцеллами некоторых Lejeuniaceae, но, очевидно, правильнее интерпретировать их как основания волосков или ризоидов. Волоски имеются как на листьях и амфигастриях, так и на стебле, замещая амфигастрии (рис. 3, *з*) или возле основания последних. Особенно часто они встречаются в базальной части боковых ветвей и состоят из трех-четырех приблизительно равновеликих клеток.

Ризоиды. Некоторые побеги густо покрыты ризоидами, другие имеют лишь единичные ризоиды или совсем лишены их. Экз. № 515-31 (рис. 1, *л*) представляет собой обрывок оси, покрытой ризоидами, с боковой ветвью без ризоидов. В редких случаях ризоиды имеются и на боковых ветвях, а также на листьях. С другой стороны, некоторые толстые побеги лишены ризоидов, что, впрочем, может быть связано с неполной сохранностью. Ризоиды имеют расширенное конусовидное основание диаметром около 35 *мк* и высотой 18—20 *мк*. В тех случаях, когда расширенное основание отделено от дистальной части поперечной перегородкой, можно говорить о конусовидной базальной клетке. Дистальная часть длиной до 500 *мк*, одноклеточная или имеет одну-две перегородки. Септированные ризоиды встречаются реже одноклеточных, но все же достаточно часто (рис. 3, *в*, *и*). Имеется несколько побегов, покрытых относительно короткими ризоидами с расширенной верхушкой (рис. 3, *г*, *д*). Иногда ризоиды расположены настолько густо, что их дисковидные верхушки с прилипшими к ним частицами субстрата сливаются в сплошную массу. По строению стебля и листьев экземпляры с расширенными ризоидами не отличаются от остальных. К тому же среди ризоидов с дисковидной верхушкой, длина которых обычно не превышает 180 *мк* (единичные до 270 *мк*), встречаются отдельные более длинные ризоиды

Рис. 2. Cheirorhiza brittae sp. nov.: *а*—*м* — экз. № 515-29, 515-1в, 515-40, 515-32, 515-16, 515-30, голотип № 515-38а, экз. № 515-30 (деталь), 515-25, 515-29, 515-32, 515-38в, строение и изменчивость вентральной лопасти бокового листа от пучка папилл (*б*), линейной из двух рядов клеток с волосовидной верхушкой (*а*, *е*, *к*) до широкой ветвящейся (*л*), с волосками и ризоидами (*ж*). Некоторые лопасти (*к*, *м*) с утолщенными срединными клетками [*г*, *з*, *и* — (×60), *д* — (×70), остальные — (×150)]; верхняя юра р. Буреи.


а
б
в
г
д
е
ж
з
и

обычного типа (рис. 3, *д*). Расширенная верхушка имеет вид вогнутого диска или воронки диаметром около 70 *мк* и состоит из шести коротких отростков с раздвоенными или папиллообразными концами.

Генеративные органы. Множество изолированных остатков генеративных органов встречено вместе с описываемым растением, но часть из них, вероятно, принадлежит другим мохообразным. Экз. № 515-11 (табл. XI, фиг. 4,5) — небольшой побег с осью толщиной около 90 *мк*, редуцированными широко расставленными листьями и двумя ризоидами в нижней части, несет цилиндрическое образование размерами 315 × × 45 *мк*. Это образование прикрепляется к побегу возле основания дорсальной лопасти в положении радулоидной боковой ветви, однако, в отличие от ветви, имеет суженное основание, шероховатую поверхность, на которой очертания клеток не видны, оканчивается отверстием с неровным краем и лишено боковых выростов. Основание окружено радиально расходящимися складками. В верхней части препарата имеется еще одно такое же трубковидное тело размерами 320 × 55 *мк*, вероятно, оторванное от того же побега. У современных мохообразных мы не знаем органов, вполне аналогичных описываемым. Как по расположению, так и по форме они значительно отличаются от перианциев лиственных печеночников. Скорее их можно сравнить с перигинием или калиптрами некоторых анакрогинных юнгерманиевых. Экз. № 515-20 (табл. XI, фиг. 6) — ветвящийся побег с крупными листьями, имеет короткую боковую ветвь, на верхушке которой листья образуют мутовку. Такое же мутовчатое расположение листьев, возможно, связанное с образованием генеративного органа, наблюдается и на некоторых других побегах.

Геологическое и географическое распространение. Верхняя юра р. Буреи.

Материал. Около 150 экз. из талынжанской свиты на правом берегу р. Буреи ниже устья р. Умальты.

Род Laticaulina Krassilov, gen. nov.

Название рода от latus *лат.* — широкий и caulis *лат.* — стебель.

Типовой вид — L. papillosa sp. nov.; верхняя юра р. Буреи.

Диагноз. Побег листостебельный, шириной около 1 *мм*, с широким уплощенным стеблем и двурассеченными боковыми листьями. Листья прикрепляются субвертикально, дорсальные лопасти полукруглые или субквадратные, с закругленной верхушкой, вентральные лопасти редуцированы. Амфигастрии массивные, прикрепляются под прямым углом к стеблю и равны ему по ширине. Клетки листьев с папиллами.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Этот род совмещает некоторые признаки акрогинных и анакрогинных юнгерманиевых и, возможно, относится к той же группе, что и Cheirorhiza. Его, однако, легко отличить от последней по массивным, почти не расчлененным амфигастриям, папиллозным листьям и клеточной сети. От других ископаемых печеночников отличия еще более резкие. Папиллозные листья характерны для современных Cololejeunea, Acromastigum, Saccogynidium (Groll, 1960), массивные амфигастрии и закругленные дорсальные лопасти боковых листьев — для группы Madothecaceae — Lejeuneaceae (Porellinae: Schuster, 1965). Однако широкий стебель и вертикальное прикрепление листьев, напоминающих лопасти крыльев слоевищных форм, сближают описываемое растение с группой анакрогинных Pallavicinia — Symphyogyna.

Рис. 3. Cheirorhiza brittae sp. nov.: *а*, *б*; *в*, *е* — экз. № 515-1б, 515-30б, 515-41, 515-1а, строение амфигастрия (× 150); *в*, *и* — экз. № 515-33а, 515-23 — ризоиды с септами (×150); *г*, *д* — экз. № 515-22а, 515-21 — ризоиды, разветвленные на концах (×150 и 60); *ж* — голотип № 515-38а, побег с амфигастриями; верхняя юра р. Буреи

Laticaulina papillosa Krassilov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1—3

Название вида от papilla *лат.*— сосок.

Голотип — ДВГИ, № 515-23а; Буреинский бассейн, правый берег р. Буреи ниже устья р. Умальты; верхняя юра.

Описание. Голотип — фрагмент побега размерами 2 × 0,9 *мм*, расчлененного на стебель и листья. Стебель шириной 450 *мк*, плоский, прозрачный, различимы два слоя клеток, центрального пучка нет. Клетки отчетливых рядов не образуют, ориентированы продольно, косо, реже поперечно по отношению к оси побега, неправильно-четырехугольные или неправильно-многоугольные, с изогнутыми антиклинальными стенками, размеры колеблются в широких пределах, в среднем 54—68 × 31—45 *мк*, отдельные узкие изогнутые клетки имеют длину до 100 *мк*. Местами заметны мелкие округлые клетки, вероятно, основания ризоидов. Край стебля неровный с отдельными выступающими клетками. Боковые листья расположены двурядно, очередно и производят впечатление цельных, хотя в действительности, вероятно, являются двурассеченными с редуцированной вентральной лопастью. Один из листьев (табл. XI, фиг. 3, нижний слева) имеет небольшой вырост в основании дорсальной лопасти — очевидно, рудимент вентральной половины листа. Линия прикрепления дорсальной лопасти ориентирована под очень острым углом к оси побега, почти вертикально, и далеко не достигает средней линии стебля. Боковые листья (или их дорсальные лопасти) полукруглые или субквадратные, несколько асимметричные, с широкозакругленной верхушкой. Клетки листа такой же неправильной формы, как и клетки стебля, но более короткие и с центральной папиллой. Сохранились два амфигастрия, расположенных на расстоянии 450 *мк* друг от друга. Амфигастрии массивные, ширина почти равна ширине стебля, длина около 60 *мк*, ориентированы перпендикулярно стеблю. Верхний амфигастрий двухлопастной, нижний почти цельный, со слабо намеченными лопастями.

Геологическое и географическое распространение. Верхняя юра р. Буреи.

Материал. Голотип.

ЛИТЕРАТУРА

Красилов В. А. 1967. Комплексная мацерация — перспективный метод палеоботанических исследований. Докл. АН СССР, т. 174, № 5, стр. 1191—1194.

Bopp M. und Feger F. 1960. Das Grundschema der Blattentwicklung bei Lebermoosen. Rev. bryol. lichénol., t. 29, fasc. 3—4, p. 256—273.

Evans A. W. 1902. The Lejeuneae of the United States and Canada. Bull. Torrey bot. club, vol. 8, № 2, p. 1—183.

Evans A. W. 1912. Branching in the leafy Hepaticae. Ann. Bot., vol. 26, p. 1—37.

Grolle R. 1960. Über Saccogyna Dum. und Saccogynidium — eine neue Lebermoosgattung. J. Hattori bot. lab., № 23, p. 41.

Herzog T. 1950. Hepaticae Borneenses. Trans. Brit. bryol. Soc., vol. 1, pt. 4, p. 275—326.

Herzog T. 1951. Hepaticae Standleyanae Costaricenses et Hondurenses. Prs. II. Rev. bryol. lichénol., t. 20, fasc. 1—2, p. 127—175.

Kachroo P. 1959. A history of the genus Pycnolejeunea (Spr.) Schiffn. J. Indian Soc. bot., vol. 38, № 3, p. 332—337.

Lundblad B. 1954. Contribution to the geological history of the Hepaticae. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 48, M. 2, S. 381—417.

Macvicar S. M. 1926. The students handbuch of British Hepatics. London, p. 1—465.

Müller K. 1967. Morphologische Untersuchungen zur Aufklärung einiger europäischer Lebermoose. Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. 10, H. 2, S. 1—55.

Schuster R. M. 1965. Studies on Hepaticae, XXVI. Nova Hedwigia, Bd. 10, H. 1—2, S. 19—62.

Smith J. L. 1966. The liverworts Pallavicinia and Symphyogyna and their conducting system. Univ. Calif. publ. bot., vol. 36, p. 1—46.

Walton J. 1925. Carboniferous Bryophyta. I. Hepaticae. Ann. Bot., vol. 39, p. 563—572

Дальневосточный геологический институт
ДВ филиала им. В. Л. Комарова
Сибирского отделения АН СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
22 VI 1969