

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-2-9-21

С.В. Наугольных*, И.С. Могильников**

* Геологический институт РАН,
119007 г. Москва, Российская Федерация;
Казанский (Приволжский) федеральный университет,
420008 г. Казань, Российская Федерация

** Московский педагогический государственный университет,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Новые данные о систематическом положении и палеоэкологии пермского хвощевидного *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg¹

Работа посвящена морфологии, систематическому положению и палеоэкологическим предпочтениям вида *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, относящегося к хвощевидным. Вид *A. neuburgiana* характерен для пермских отложений Ангарида (т.е. северо-восточной Евразии в современной географической ситуации), в особенности для отложений кунгурского, уфимского и казанского ярусов. Для *A. neuburgiana* характерны длинные членистые побеги, разделенные на узлы и междоузлия. Длинные ланцетовидные листья с единственной осевой жилкой собраны в мутовки; нижние части листьев сростаются краями, образуя хорошо выраженное узкое листовое влагалище. Репродуктивные органы представляют собой фертильные зоны, расположенные на побеге сразу под листовой мутовкой. Фертильные зоны состоят из многочисленных пельтатных спорангиофоров. Экологически *A. neuburgiana*,

¹ Данная работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2016-0001 Геологического института РАН, гранта РФФИ 18-04-00322, а также за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

Авторы выражают свою искреннюю признательность С.К. Пухонто (Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, г. Москва) за предоставленные для изучения образцы из пермских отложений Печорского угольного бассейна.

по всей видимости, предпочитала хорошо увлажненные, преимущественно околородные экотопы.

Ключевые слова: пермский период, хвощевидные, *Annulina*, Приуралье, Печорский угольный бассейн, Tchernoviaceae.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Наугольных С.В., Могильникова И.С. Новые данные о систематическом положении и палеоэкологии пермского хвощевидного *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg // Социально-экологические технологии. 2018. № 2. С. 9–21.

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-2-9-21

S.V. Naugolnykh*, I.S. Mogilnikova**

* Geological Institute, Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119007, Russian Federation;
Kazan (Volga region) Federal University,
Kazan, 420008, Russian Federation

** Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

New data on systematic position and paleoecology of the Permian equisetophyte *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg²

The paper deals with the morphology, systematic position and paleoecological preferences of the species *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg assigned to equisetophytes. The species *A. neuburgiana* is characteristic of the Permian deposits of Angaraland (i.e. north-eastern part of Eurasia in recent geographical situation), especially for the deposits of Kungurian, Ufimian (Roadian), and Kazanian (Wordian) stages. *A. neuburgiana* had long segmented stems consisting of nodes

² This work was fulfilled in a framework of the State program № 0135-2016-0001 of the Geological Institute of Russian Academy of Sciences, grant of RFBR 18-04-00322, and the subsidy of the Russian Government to support the Program of Competitive Growth of Kazan (Volga region) Federal University among World's Leading Academic Centers.

The authors express their sincere gratitude to S.K. Puhonto (V.I. Vernadsky State Geological Museum, RAS, Moscow) for samples from the Permian deposits of the Pechora Coal Basin for study.

and internodes. Long lanceolate leaves of this plant bear a single axial vein, the leaves were aggregated into leaf whorls. Basal parts of the leaves were connected by their margins forming well-defined narrow leaf sheath. Reproductive organs are fertile zones disposed on the stems just below the leaf whorl. The fertile zones consist of the numerous peltate sporangiophores. Ecologically *Annulina neuburgiana* most probably preferred well-watered mostly near-water environments.

Key words: Permian period, equisetophytes, *Annulina*, Cis-Urals, Pechora coal-basin, Tchernoviaceae.

CITATION: Naugolnykh S.V., Mogilnikova I.S. New data on systematic position and paleoecology of the Permian equisetophyte *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg. *Socialno-ecologicheskie technologii*. 2018. № 2. Pp. 9–21.

Введение

Хвощевидные – группа высших растений, представленная на сегодняшний день единственным родом *Equisetum* L. Своего расцвета хвощевидные достигли в позднем палеозое, получив распространение практически по всему миру [Zalessky, 1933, 1934, 1937, 1939; Радченко, 1934; Нейбург, 1948; Boureau, 1964; Meyen, 1971; Escapa, Cuneo, 2005; Yang et al., 2011, 2012].

Род *Annulina* Neuburg – род хвощевидных, характерный для пермских отложений Приуралья и Сибири, относившихся в позднем палеозое к Ангарской палеофлористической области (т.е. Ангариде). Типовой вид рода *Annulina* – *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg. Это растение изначально было отнесено к роду *Annularia* Brongniart, но позже было установлено [Нейбург, 1954, 1964], что *Annulina neuburgiana* имеет хорошо развитые листовые влагалища, и на основании этих данных был выделен новый род *Annulina* Neuburg, морфологически более близкий роду *Phyllothea* Brongniart.

Анализ нового материала из пермских отложений Среднего Приуралья и Печорского угольного бассейна позволил существенно дополнить морфологическую характеристику и уточнить таксономическое положение вида *A. neuburgiana*. Обнаруженная в ассоциативной связи с облиственными стеблями фертильная зона с пельтатными спорангиофорами, сходными с родом *Tchernovia* Zalessky (= *Tschernovia* Zalessky), с высокой степенью вероятности принадлежавшая виду *A. neuburgiana*, подтверждает отнесение рода *Annulina* к семейству Tchernoviaceae (= Tschernoviaceae).

Материал

Изученная коллекция включает четыре облиственных побега *Annulina neuburgiana* из отложений кунгурского яруса (нижняя пермь) Среднего Приуралья (подробнее см.: [Naugolnykh, 2004]), а также четыре образца из пермских отложений Печорского угольного бассейна:

1) скважина ХК-1164, глубина 643,5 м (экз. 42; апикальная часть облиственного побега);

2) скважина ХК-949, глубина 263,0 м (экз. 77 (14); средняя часть хорошо развитого облиственного побега);

3) скважина ХК-1164, глубина 643,5 м (экз. 42А; два соседних облиственных побега);

4) скважина ХК-1065, глубина 263,3 м (экз. 55; фертильная зона).

Детальные данные о географическом расположении скважин и их стратиграфической характеристике опубликованы С.К. Пухонто (1998). Растительные остатки сохранились в форме фитолейм (compression) и отпечатков (impression). Изученная коллекция хранится в Геологическом институте РАН (Москва), а также в Пермском краеведческом музее (Музее пермских древностей, ПКМ, г. Пермь; рис. 1, фиг. 2, 4).

Макроморфология облиственных побегов

Среди образцов, изученных авторами, присутствуют хорошо сохранившиеся облиственные побеги (рис. 1), позволившие составить представление о морфологии вегетативных органов *A. neuburgiana*.

Облиственные стебли *A. neuburgiana* несут отчетливые продольные ребра. Стебли разделены на узлы и междоузлия. Длина междоузлий варьирует от 0,5 см (апикальные междоузлия) до 2,5 см (междоузлия средней части стебля). Ширина стебля более или менее одинакова и составляет примерно 0,6 см, но она постепенно уменьшается в направлении к апикальной части стебля. Узлы отчетливые, узкие, расположены несколько ниже места, от которого листья расходятся в стороны от стебля. Листья длинные, узкие, ланцетовидные с единственной хорошо выраженной жилкой, расположенной вдоль средней части листа. Основания листьев срастаются краями, формируя хорошо выраженное листовое влагалище около 1 см длины и 0,7 см ширины. Свободная часть листьев гораздо длиннее. Ширина листьев очень медленно уменьшается к апикальной части. Большая часть листьев имеет поперечные складки, вероятно, соответствующие расположению гиподермальных тканей листа.

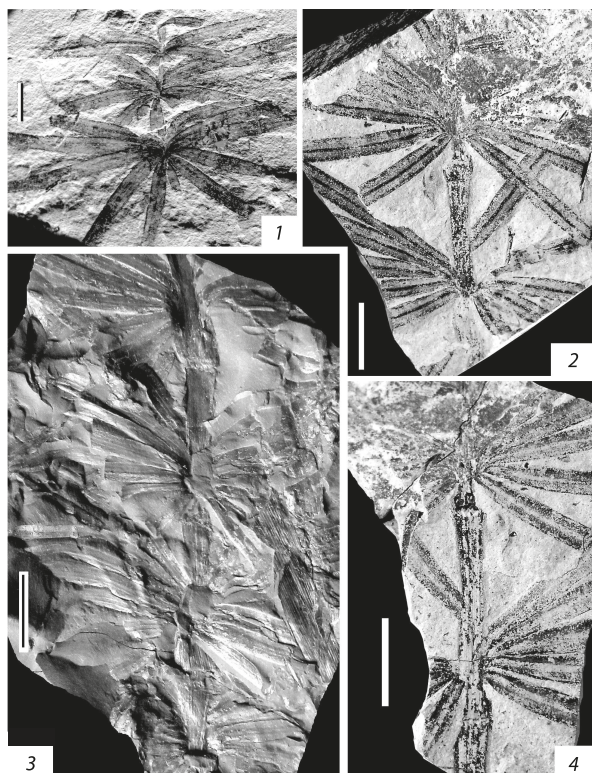


Рис. 1. *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, морфология облиственных побегов:

1 – побег с тремя листовыми мутовками, экз. ГИН № 3773/46а; 2 – побег с двумя листовыми мутовками, экз. ПКМ № 19342/5–1; 3 – средняя часть хорошо развитого облиственного побега, экз. 77 (14); 4 – побег с двумя листовыми мутовками, ПКМ № 19342/5–2, противоотпечаток от экз., показанного на рис. 1 (2).

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (1, 2, 4); Печорский угольный бассейн, скважина ХК–949, глубина 263,0 м.

Длина масштабной линейки – 1 см

Fig. 1. *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, morphology of the leafy shoots:

1 – shoot fragment with the three leaf whorls, spec. GIN No. 3773/46a; 2 – shoot fragment with the two leaf whorls, spec. PKM No. 19342/5–1; 3 – a middle part of the well-developed leafy shoot, spec. No. 77 (14); 4 – shoot with the two leaf whorls, PKM No. 19342/5–2, counterprint after spec. shown here on Fig. 1 (2).

Localities: Chekarda 11, layer 10 (1, 2, 4); Pechora Cis-Urals, borehole KhK–949, depth 263,0 m.

Scale bar is 1 cm

Стоение репродуктивных органов

Систематическое положение вида *Annulina neuburgiana* никогда не было предметом специального и детального исследования, хотя и было очевидно, что это растение принадлежит к хвощевидным. Репродуктивные органы, предположительно, принадлежавшие *A. neuburgiana*, впервые были обнаружены М.Д. Залесским [Zalessky, 1934], описавшим вид «*Phyllothea*» *bardensis* Zalessky с компактными округлыми фертильными зонами, состоящими из пельтатных спорангиофоров. К сожалению, место хранения образца, описанного М.Д. Залесским, сейчас неизвестно, и его повторное исследование пока не представляется возможным.

В распоряжении авторов находится один образец (рис. 2), по всей видимости, являющийся репродуктивным органом хвощевидного с облиственными побегами *A. neuburgiana*. К сожалению, образец несколько деформирован, отчасти за счет танатоценотической мацерации растительных тканей, отчасти за счет диагенетического преобразования осадка, вмещающего растительный остаток. Эта деформация накладывает определенные трудности на интерпретацию данного остатка, но не заставляет исключить его из рассмотрения.

Репродуктивный орган, вероятно принадлежащий *A. neuburgiana*, представляет собой фертильную зону, расположенную на стебле, покрытом продольными складками и ребрами (рис. 3, 4). Стебель очень сходен со стеблями *A. neuburgiana*. Ширина стебля около 0,3 см. Фертильная зона округлая, состоит из многочисленных маленьких пельтатных спорангиофоров. Каждый спорангиофор имеет полигональный щиток с небольшим возвышением, расположенным на щитке над местом соединения ножки и щитка спорангиофора. Иногда вместо возвышения на этом же месте находится небольшая впадина. Щитки в основном изометричных очертаний, но иногда могут быть несколько вытянуты незакономерно относительно оси фертильного побега. Средний размер (диаметр или поперечное сечение) щитка равен 0,3–0,4 мм. К нижней (адаксиальной) поверхности щитка прикреплялись спорангии.

В эволюционном отношении спороношения *A. neuburgiana* занимают промежуточное положение в ряду предков семейства Equisetaceae. С одной стороны, спорангиофоры *A. neuburgiana* были уже в достаточно высокой степени специализированы (рис. 5) и существенно отличались от исходных дихотомирующих спорангиофоров археокаламитовых (= астерокаламитовых) раннего карбона.

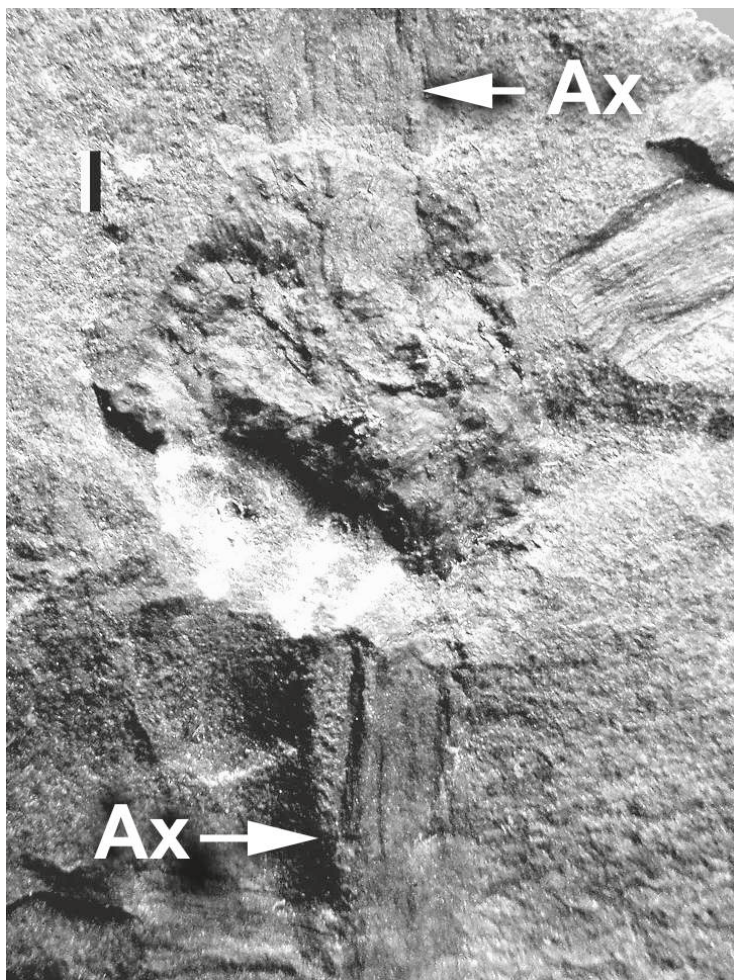


Рис. 2. Строение репродуктивного органа (фертильной зоны), ассоциативно связанного с побегами *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg. Ax – осевой фертильный побег.

Местонахождение: скважина ХК–1065, глубина 263,3 м (экз. № 55).
Длина масштабной линейки – 1 мм

Fig. 2. Reproductive organ (fertile zone) found in association with the leaves *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg, Ax – axial fertile stem.
Locality: Pechora Cis-Urals, borehole KhK–1065, depth 263, 3 m (spec. No. 55).
Scale bar is 1 mm

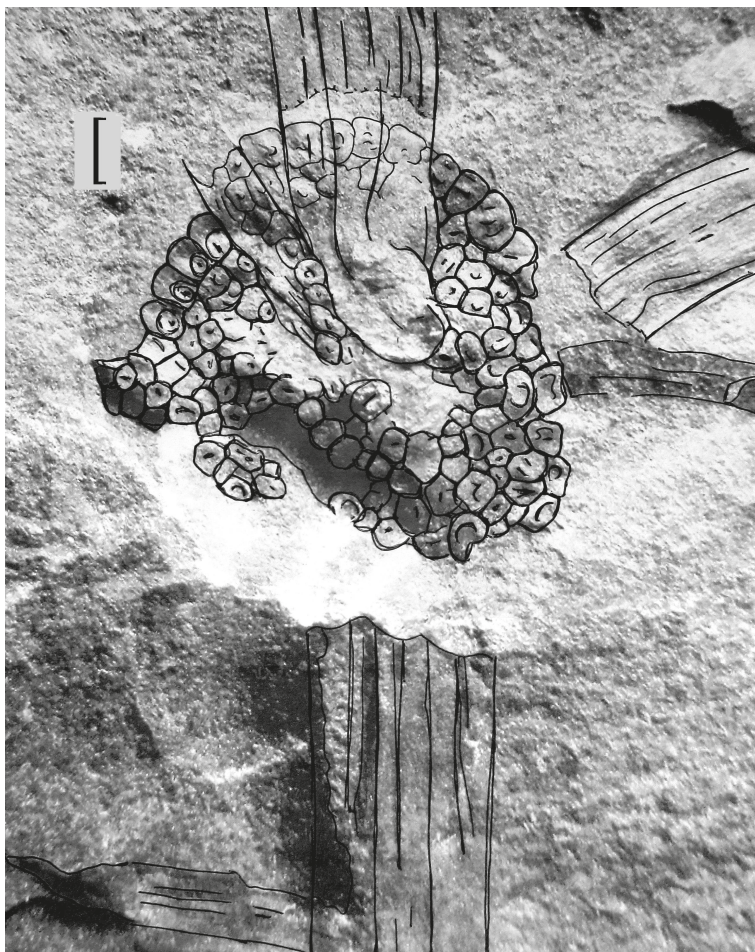


Рис. 3. Графическая дешифровка (по фотографии) строения репродуктивного органа (фертильной зоны), ассоциативно связанного с побегами *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg.

Местонахождение: скважина ХК-1065, глубина 263,3 м (экз. № 55).

Длина масштабной линейки – 1 мм

Fig. 3. Graphical tracing (after photograph) of structure of the reproductive organ (fertile zone) found in association with the leaves *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg.

Locality: Pechora Cis-Urals, borehole KhK-1065, depth 263, 3 m (spec. No. 55).

Scale bar is 1 mm

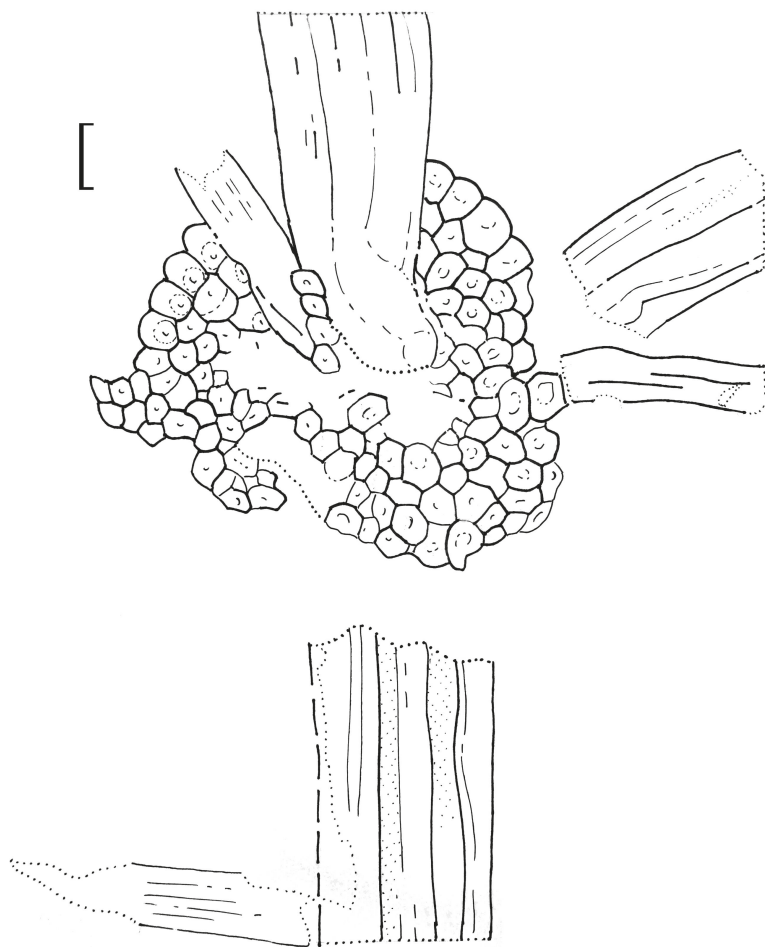


Рис. 4. Интерпретационная прорисовка строения репродуктивного органа (фертильной зоны), ассоциативно связанного с побегами *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg.

Местонахождение: скважина ХК-1065, глубина 263,3 м (экз. № 55).
Длина масштабной линейки – 1 мм

Fig. 4. Interpretative line tracing of structure of the reproductive organ (fertile zone) found in association with the leaves *Annulina neuburgiana* (Radczenko) Neuburg.

Locality: Pechora Cis-Urals, borehole KhK-1065, depth 263, 3 m (spec. No. 55).
Scale bar is 1 mm

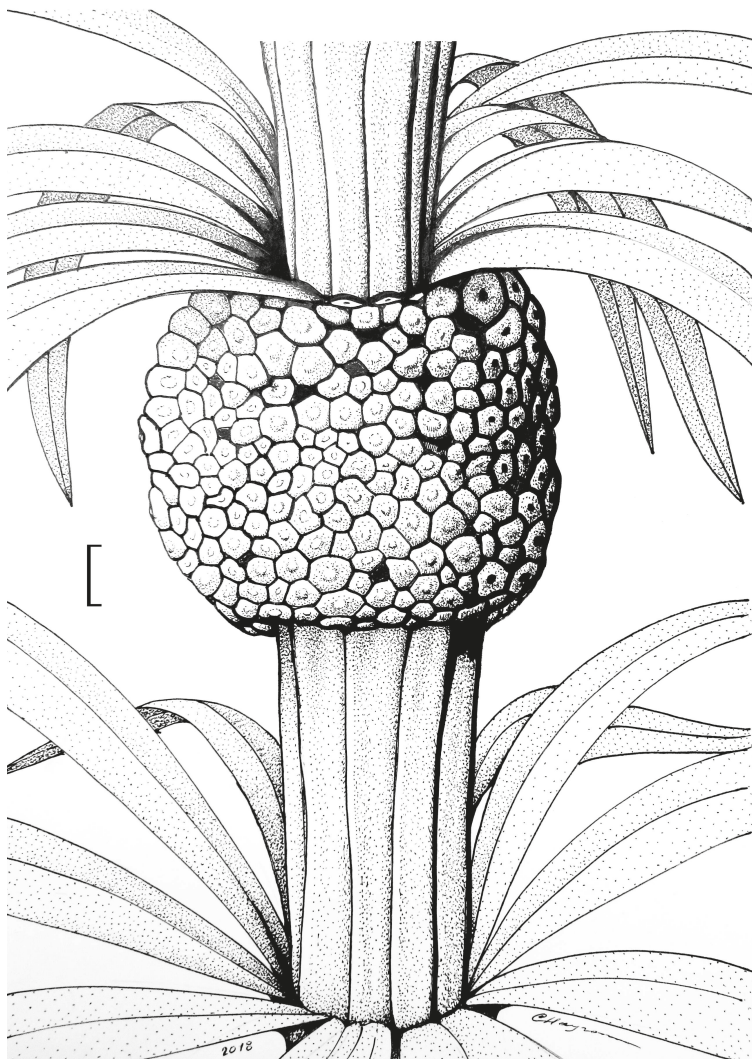


Рис. 5. Реконструкция репродуктивного органа (фертильной зоны) *Annulina neuburgiana* (Radchenko) Neuburg.

Длина масштабной линейки – 1 мм

Fig. 5. Reconstruction of the reproductive organ (fertile zone) of *Annulina neuburgiana* (Radchenko) Neuburg.

Scale bar is 1 mm

С другой стороны, если опираться на изображение «*Phyllothesca bardensis* Zalesky, опубликованное М.Д. Залесским, у этого растения было не менее четырех или даже пяти фертильных зон, расположенных на одном побеге. Таким образом, до редукции фертильного побега, которая в конечном итоге привела к образованию терминального стробила *Equisetum*, у *Annulina neuburgiana* оставалась еще очень большая морфологическая дистанция, в отличие, например, от несколько более молодого вида черновиевых *Paracalamitina striata* Zalesky emend. Naug. [Zalesky, 1934]; подробнее об эволюционных тенденциях в развитии черновиевых см. [Naugolnykh, 2002, 2004, 2009].

Палеоэкология

Подавляющее большинство современных хвощей предпочитает хорошо увлажненные околородные экотопы [Meusel et al., 1971]. Многие виды *Equisetum* L. (например, *Equisetum fluviatile* L., *E. Palustre* L.) часто произрастают в полупогруженном в воду состоянии, с побегами, поднимающимися над поверхностью воды. Для многих позднепалеозойских и мезозойских хвощевидных предполагается та же экологическая стратегия (обзор проблемы см. [Naugolnykh, Mitta, 2016]). Есть все основания предполагать, что *Annulina neuburgiana* также была гигрофильным растением и произрастала недалеко от мест формировавшихся танатоценозов. Об этом косвенно свидетельствует хорошая сохранность облиственных побегов *A. neuburgiana*, исключая сколько-нибудь длительный перенос растительных остатков к месту захоронения.

Библиографический список / References

1. Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.–Л., 1948. [Neuburg M.F. Verkhnepaleozoyskaya flora Kuznetskogo basseyn [Upper Palaeozoic flora of the Kuznetzk Basin]. Moscow – Leningrad, 1948.]
2. Нейбург М.Ф. Опыт фитостратиграфического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангарида и Гондваны (Индия) // Вопросы геологии Азии. М.–Л., 1954. Т. 1. С. 765–798. [Neuburg M.F. Experience of phytostratigraphical comparison of the upper Palaeozoic of Angaride and Lower Gondwana (India). *Problems of Asian Geology*. 1954. Vol. 1. Pp. 765–798.]
3. Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. II. Членистостебельные (Sphenopsida). М., 1964. [Neuburg M.F. Пермская флора Печорского бассейна [Permian flora of Petchora basin]. Part II. Sphenopsida. Moscow, 1964.]
4. Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М., 1998. [Pukhonto S.K. Stratigrafiya i floristicheskaya kharakteristika permskikh otlozheniy ugolnykh mestorozhdeniy Pechorskogo basseyna [Stratigraphy and floristic characteristics of the Permian deposits of the coal localities of the Pechora basin]. Moscow, 1998.]

5. Радченко Г.П. Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна // Материалы по геологии Западно-Сибирского края. 1954. Вып. 13. С. 3–55. [Radchenko G.P. Materials for study of the Palaeozoic flora of the Kuznetsk basin. *Materialy po geologii Zapadno-Sibirskogo kraja*. 1954. Iss. 13. Pp. 3–55].
6. Boureau E. *Traité de Paléobotanique*. T. III. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. Paris, 1964.
7. Escapa I., Cuneo R. A new equisetalean plant from the early Permian of Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2005. Vol. 137. Pp. 1–14.
8. Meusel W., Laroche J., Hemmerling J. *Die Schachtelhalme Europas*. Wittenberg Lutherstadt, 1971.
9. Meyen S.V. *Phyllothea*-like plants from the Upper Palaeozoic flora of Angaraland. *Palaeontographica*. 1971. Abt. B. 133 (1–3). Pp. 1–33.
10. Naugolnykh S.V. *Paracalamitina striata* – a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland. *Journal of Paleontology*. 2002. № 76 (2). Pp. 377–385.
11. Naugolnykh S.V. On some aberrations of extant horsetails (*Equisetum* L.) and the origin of the family Equisetaceae. *Paleontological Journal*. 2004. Vol. 38. No. 3. Pp. 335–342.
12. Naugolnykh S.V. A new fertile *Neocalamites* from the Upper Permian of Russia and equisetophyte evolution. *Geobios*. 2009. Vol. 42. Pp. 513–523.
13. Naugolnykh S.V., Mita V.V. In situ preserved equisetophyte stems in the Upper Bajocian Parkinsoni Zone (Middle Jurassic) of the Northern Caucasus (Russia). *Palaeodiversity*. 2016. Vol. 9. Pp. 113–120.
14. Yang Tao, Naugolnykh S. V., Sun Ge. A new representative of *Neocalamites* Halle from the Upper Permian of Northeastern China (Jiefangcun Formation). *Paleontological Journal*. 2011. Vol. 45 (3). Pp. 335–346.
15. Yang Tao, Sun Ge, Naugolnykh S.V. Late Permian Jiefangcun flora from Hunchun of Jilin, China. *Japanese Journal of Palynology*. 2012. 58. Spec. Issue. Pp. 265–266.
16. Zalesky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. I. *Bull. de l'Acad. Des Sci. De l'URSS. Classe des Sciences Phys.-Math.* 1933. Vol. 2. Pp. 283–298.
17. Zalesky M.D. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural. II. *Bull. de l'Académie des Sci. de l'URSS*. 1934. Vol. 7. Pp. 1093–1102.
18. Zalesky M.D. Sur quelques végétaux fossiles nouveaux des terrains Carbonifère et Permien du bassin du Donetz. *Problems of Paleontology*. 1937. Vol. II–III. Pp. 155–193.
19. Zalesky M.D. Végétaux Permien du Bardien de l'Oural. *Problems of Paleontology*. 1939. Vol. V. Pp. 329–374.

Статья поступила в редакцию 14.03.2018

The article was received on 14.03.2018

Наугольных Сергей Владимирович – доктор геолого-минералогических наук; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва; ведущий научный сотрудник лаборатории стратиграфии нефтегазоносных резервуаров, Казанский (Приволжский) федеральный университет

Naugolnykh Serge V. – Dr. Geol. and Mineral. Hab., Professor; chief scientist officer at the Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute of RAS, Moscow; leading researcher at the Laboratory of Stratigraphy of the Oil-gas-bearing Reservoir, Kazan (Volga region) Federal University

E-mail: naugolnykh@list.ru

Могильникова Ирина Сергеевна – магистрант кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Mogilnikova Irina Sergeevna – graduate student at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University

E-mail: gelasma@mail.ru