

УДК 561.43:551.762

СТЕБЛИ НОВОГО ОСМУНДОВОГО ПАПОРОТНИКА ИЗ СРЕДНЕЙ ЮРЫ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ, ЕВРОПЕЙСКАЯ ЧАСТЬ РОССИИ

© 2019 г. Н. В. Баженова^а, *, А. В. Баженов^а

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: gordynat@mail.ru

Поступила в редакцию 11.12.2018 г.

После доработки 27.12.2018 г.

Принята к публикации 30.01.2019 г.

Новый вид осмундовых, *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov., установлен по небольшим углефицированным стеблям с сохранившимся клеточным строением, обнаруженным в верхнебатских отложениях местонахождения Михайловский рудник (Курская обл., европейская часть России). Проводящие ткани стебля представлены эктофлойной диктиосилической сифоностелой, сердцевина гомотенная, состоит из прозенхимных клеток. Ксилема листового следа эндархная, с тяжем протоксилемы, бифуркирующим при прохождении следа через внешнюю часть наружной коры стебля. Листовые основания с прилистниковидными крыльями; проводящий пучок в них подковообразный, с двумя склеренхимными тяжами со стороны адаксиальной вогнутости. Склеренхимные кольца в листовых основаниях гетерогенные, толстостенные волокна образуют отчетливую абаксиальную арку и два латеральных склеренхимных тяжа. Новый вид условно отнесен к современному роду *Osmundastrum* C. Presl на основании анатомических особенностей строения стебля.

DOI: 10.1134/S0031031X19050039

ВВЕДЕНИЕ

Пик разнообразия папоротников подсемейства *Osmundoideae* R. Br. ex Sweet приходится на мезозой (Bomfleur et al., 2017). В это время они встречались практически повсеместно. В геологической летописи преобладают остатки стерильных листьев, тогда как находки стеблей анатомической сохранности достаточно редки. Подавляющее большинство стеблей мезозойских осмундовых папоротников с сохранившимся анатомическим строением описано из Южного полушария (Антарктида, Юж. Америка, Австралия и Новая Зеландия). В Северном полушарии находки менее многочисленны, главным образом происходят из Мексики, США, Канады, Индии и Китая (Arnold, 1945; Miller, 1971; Rothwell et al., 2002; Tian et al., 2016; Bomfleur et al., 2017). На территории Северной Евразии осмундовые известны по многочисленным находкам листьев *Cladophlebis* Brongn., *Raphaelia* Debey et Ettingshausen и *Todites* Seward, при этом только два вида осмундовых были описаны по остаткам стеблей с сохранившимся клеточным строением: *Millerocaulis tuhajkulensis* (Prynada) Bomfleur, G.W. Grimm et McLoughlin из поздне триасовых отложений восточного склона Урала и *Osmundastrum pulchellum* (Bomfleur, G.W. Grimm et McLoughlin) Bomfleur, G.W. Grimm et McLoughlin из тоарских (нижнеюрских) отложений Швеции (Принада, 1974; Bomfleur et al., 2015, 2017). Новая находка,

таким образом, становится третьей на рассматриваемой территории.

По анатомическим характеристикам стебля новый вид наиболее близок к роду *Osmundastrum*, к которому авторы относят его условно, поскольку на имеющемся материале невозможно установить все ключевые признаки современного рода.

Авторы признательны Р.А. Ракитову (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, ПИН) за помощь при работе на СЭМ. Мы выражаем благодарность сотрудникам Михайловского ГОКа О.В. Гвоздевой и В.Л. Шамраю; Н.Е. Завьяловой, М.В. Теклёвой (ПИН), Д.В. Збуковой (ВСЕГЕИ) и А.Г. Платоновой (МГУ) за помощь при сборе материала, а также рецензентам за ценные замечания, позволившие улучшить рукопись статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал происходит из верхнебатских отложений карьера Михайловский рудник вблизи г. Железногорска (Курская обл.), из глинистой линзы в основании разреза аркинской свиты, обнажающегося в северной стенке северного карьера (характеристика отложений и состав флоры линзы приводится в работе: Броушкин, Горденко, 2018).

Остатки стеблей нового папоротника встречаются редко; помимо других растений, в ассоциации с ними обнаружены многочисленные фраг-

менты стерильных листьев *Cladophlebis* sp. Растительные остатки лигнифицированы, реже витринизированы, клеточное строение у ряда экземпляров сохранилось достаточно хорошо, за исключением тканей, расположенных между корой и ксилемой, а также (частично) внутренней коры. На некоторых участках сколов толщина клеточных стенок сильно искажена из-за гелификации растительного вещества при фоссилизации. Материал хрупкий, легко разрушается при смачивании, что не позволяет изготавливать из него тонкие срезы или шлифы. Анатомическое строение стеблей изучалось на поперечных и продольных сколах при помощи стереомикроскопа Leica M165C с цифровой камерой Leica DFC 420C и СЭМ Tescan. Углефицированные фрагменты стеблей плохо поддаются золочению и разрушаются при использовании режима высокого вакуума, поэтому преимущественно использовался режим низкого вакуума (BSE детектор, 20 kV), без напыления. В режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 kV), с напылением золотом и палладием изучались небольшие фрагменты листовых оснований и стеблей.

Колл. № 5173 хранится в ПИН РАН, Москва.

СИСТЕМАТИКА

ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA

ПОРЯДОК OSMUNDALES

СЕМЕЙСТВО OSMUNDACEAE MARTYNOV, 1820

ПОДСЕМЕЙСТВО OSMUNDOIDEAE R. BR. EX SWEET, 1826

Триба *Osmundae* Hook. ex Duby, 1828

Род *Osmundastrum* C. Presl, 1847

Osmundastrum gvozdevae N. Bazhenova et A. Bazhenov, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1–13; табл. XV, фиг. 1–7 (см. вклейку)

Название вида – в честь гидрогеолога Михайловского карьера Ольги Викторовны Гвоздевой.

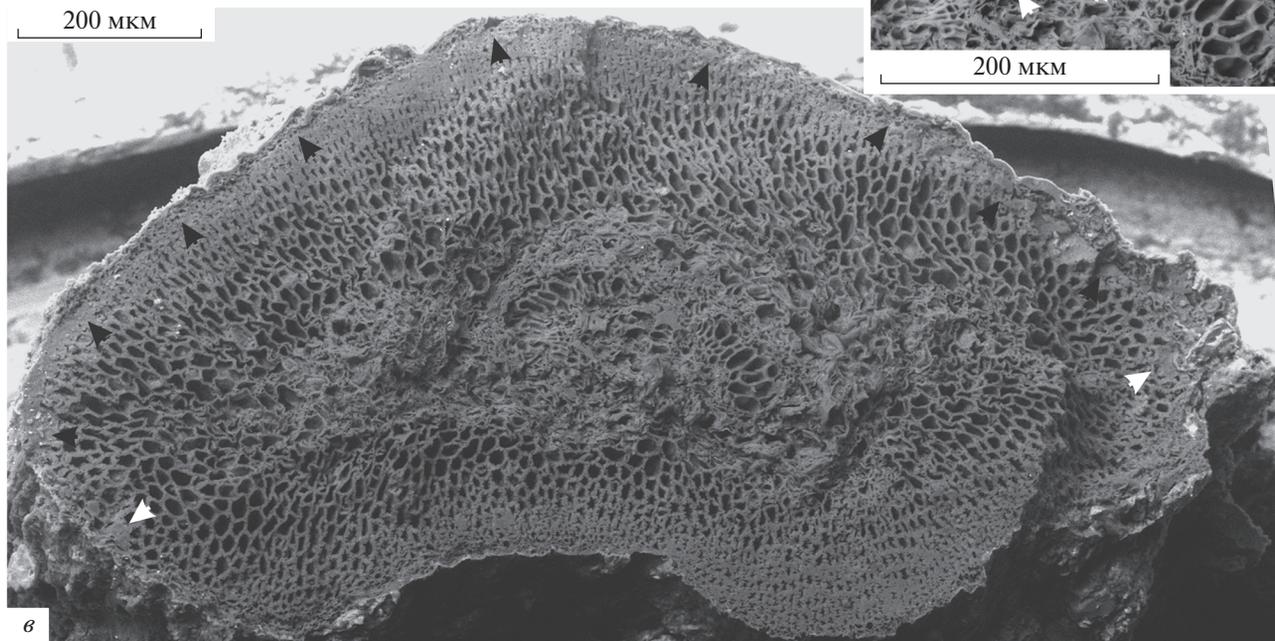
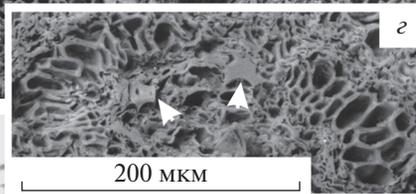
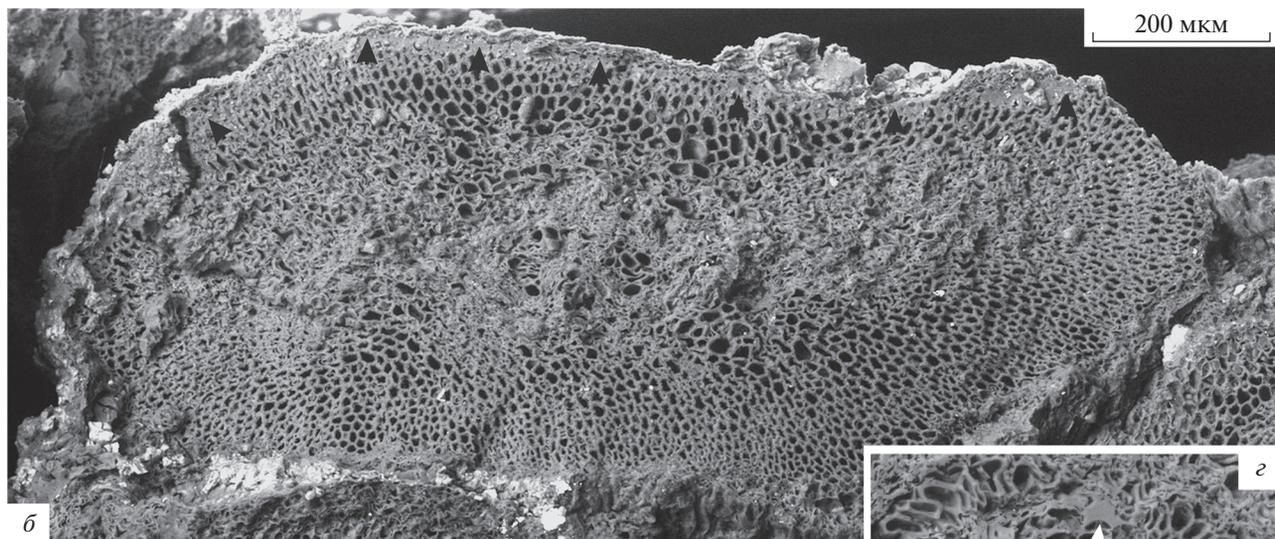
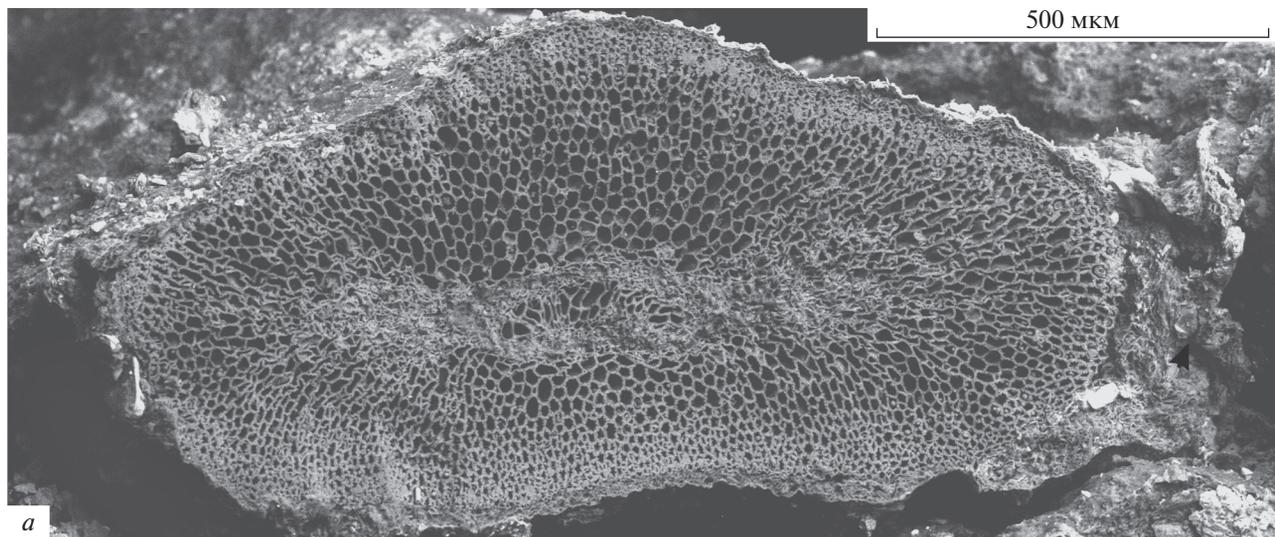
Голотип – ПИН РАН, № 5173/70, фрагмент стебля с частично сохранившимися листовыми основаниями; европейская часть России, Курская обл., окрестности г. Железногорска, карьер Михайловский рудник; средняя юра, верхний бат, аркинская свита; обозначен здесь, табл. XIV, фиг. 1.

Diagnosis. Stems 3–5 mm in diameter. Stele ectophloic dictyoxyllic siphonostele, 0.6–0.9 mm in diameter, with 9–14 strands up to 8 tracheids thick. Leaf gaps narrow, complete. Pith about 0.4–0.6 mm in diameter, consisting of elongated cells with relatively thick walls. Cortex composed of narrow inner layer and wide outer layer. Inner cortex parenchymatous, comprising up to three leaf traces. Outer cortex fibrous, homogenous, with up to 14 leaf traces. Leaf traces oblong, with slight adaxial curvature and single endarch protoxylem group, bifurcating when leaf trace passes through external part of outer cortex. Diarch root traces arising from leaf traces in pairs or singly,

occasionally before traces leave stele. Sclerotic rings in petiole bases heterogeneous, thick-walled fibers form distinct abaxial arch and two lateral masses. Adaxial concavity of vascular bundle with two sclerenchyma masses. Stipular wings with large oblong sclerenchyma mass and several small masses scattered distally. Inner cortex with two-three medium-sized lateral sclerenchyma masses and additional small oblong abaxial sclerenchyma mass.

Описание (рис. 1–3). Изученные остатки представляют собой небольшие фрагменты неразветвленных стеблей, длиной до 31 мм, диаметром 3–5 мм; обкладка из листовых оснований и корней у большей части экземпляров не сохранилась, только у двух экз. она сохранилась частично (табл. XIV, фиг. 1, 4, 6). Стела – эктофлоидная диктиоксилическая сифоностела, диаметром 0.6–0.9 мм, с 9–14 проводящими пучками толщиной до восьми трахеид (табл. XIV, фиг. 6–7; табл. XV, фиг. 1–4). Проводящие пучки мезархные (табл. XV, фиг. 4), сложенные трахеидами с лестничными окаймленными порами (табл. XV, фиг. 7). Диаметр трахеид достигает 45 мкм. Листовые прорывы узкие, полные (табл. XV, фиг. 3, 6). Сердцевина диаметром около 0.4–0.6 мм, однородная, состоит из продольно вытянутых клеток диаметром до 25 мкм, длиной до 135 мкм, с относительно толстыми стенками (табл. XIV, фиг. 8; табл. XV, фиг. 2, 3).

Соответствующая флоэме, эндодерме и перicycle зона коллапсировала, поэтому соотношение этих тканей неясно. Кора состоит из очень узкого внутреннего слоя, который у всех экземпляров частично или полностью коллапсировал (ширина коллапсировавшей зоны 20–50 мкм; на то, что эта зона была достаточно узкой изначально, указывает небольшое число приходящихся на нее листовых следов), и широкого внешнего слоя, толщиной до 1200 мкм (табл. XIV, фиг. 5–7; табл. XV, фиг. 1). Внутренняя кора содержит до трех листовых следов (табл. XV, фиг. 2; рис. 3, в). Наружная кора гомогенная, состоит из относительно тонкостенных волокон диаметром до 25 мкм, длиной до 200 мкм, и содержит до 13 листовых следов (табл. XIV, фиг. 5–7; табл. XV, фиг. 1; рис. 3, в). Листовые следы продолговатые, с небольшой адаксиальной вогнутостью и единственной эндархной протоксилемной группой (табл. XIV, фиг. 10; табл. XV, фиг. 6), бифуркирующей, когда листовой след проходит через внешнюю часть наружной коры стебля (табл. XIV, фиг. 11). Листовые следы отходят от стелы под углом примерно 25°–30°. Толщина ксилемы листовых следов около 65 мкм (3–4 клетки), ширина 100–165 мкм; во внешней коре стебля листовые следы становятся отчетливо С-образными и достигают 190 мкм в ширину и 97 мкм (пять клеток) в толщину. Корневые следы диархные, отходят от листовых следов парами (табл. XIV, фиг. 9) либо одиночно (табл. XIV, фиг. 4), иногда до того, как листовой



след отделяется от стелы (табл. XV, фиг. 5; рис. 3, в). Ширина листовых следов, входящих в основание листа, достигает 450 мкм.

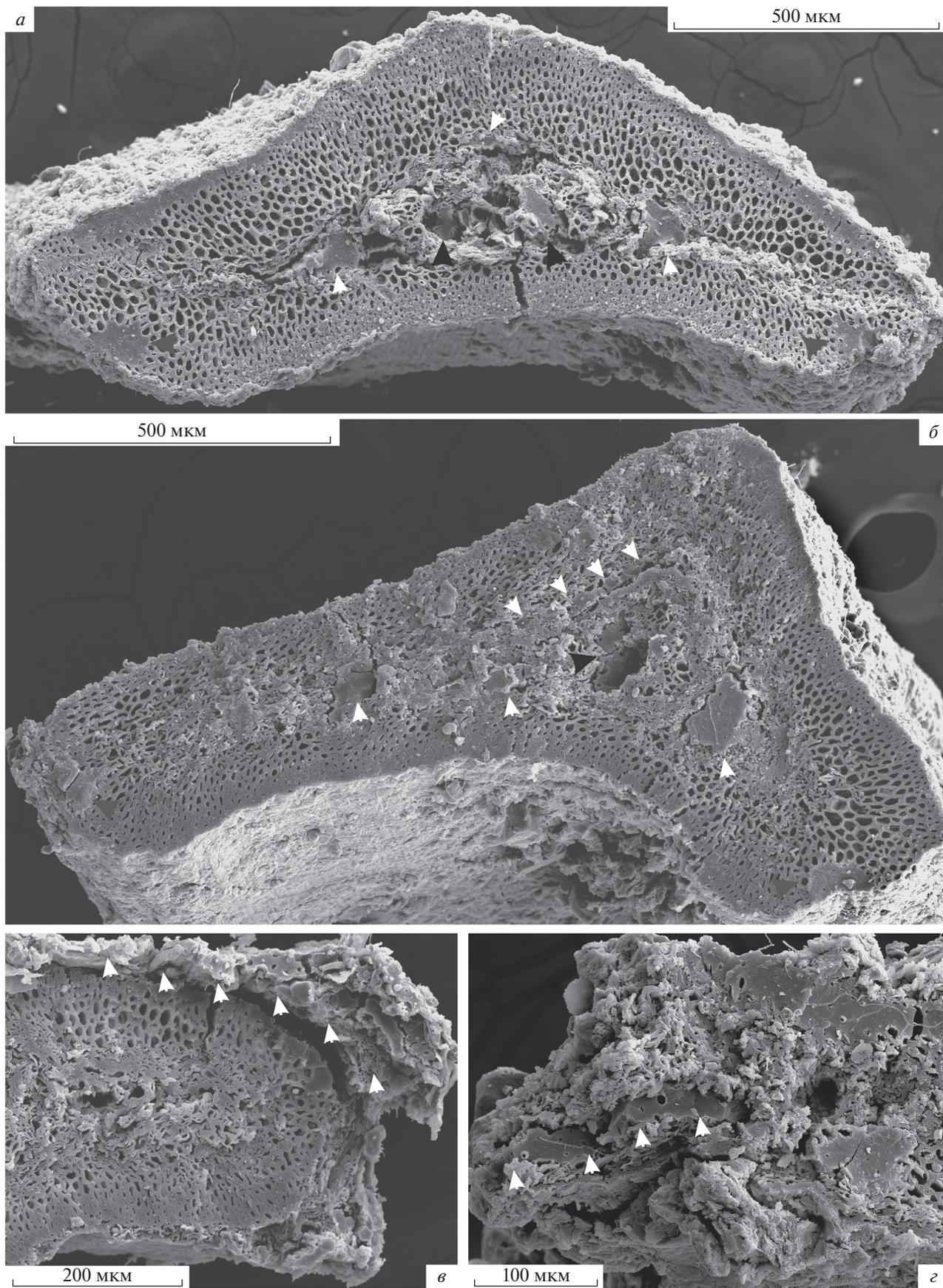
Основания листьев (без прилистниковидных крыльев) имеют эллипсоидальные очертания и достигают в ширину 1500–1600 мкм. Резкая граница между внутренней и внешней корой в основаниях черешков отсутствует (рис. 1, а). Наиболее тонкостенные клетки внутренней коры, примыкающие к проводящему пучку, коллапсируют (рис. 1, а–в; 2, а, б; 3, а). Склеренхимные кольца в основании черешков листьев гетерогенные (рис. 1, в; 2, а, б; 3, а, з). Во внешней коре только относительно тонкий внешний слой (толщиной в 4–6 клеток, 30 мкм) сложен толстостенными волокнами небольшого диаметра, 4–15 мкм (рис. 1, а–в; 2, а, б; 3, а). Абаксиальная арка, образованная склеренхимой, формируется постепенно. Непосредственно после отхождения листового основания от стебля толстостенная склеренхима в коре отсутствует (рис. 1, а; 3, з). Первоначально формируется тонкая арка со слегка утолщенными краями (рис. 1, б), затем она постепенно утолщается, а на небольшом расстоянии от ее краев закладываются латеральные склеренхимные тяжи (рис. 1, в; 3, з). На данном этапе становятся заметны два небольших склеренхимных тяжа со стороны вогнутости проводящего пучка (рис. 1, з; 3, з). Иногда один из склеренхимных тяжей формируется достаточно рано, еще в момент отхождения листового основания от стебля (табл. XIV, фиг. 11). Когда склеренхимные тяжи конутри от проводящего пучка становятся более крупными, во внутренней коре появляются два латеральных склеренхимных тяжа среднего размера, расположенных по бокам проводящего пучка (рис. 2, а; 3, з), затем один из латеральных тяжей (или оба, рис. 3, а, з) распадается на два и появляется абаксиальный тонкий аркообразный склеренхимный тяж (рис. 2, б; 3, б, з). Склерифицированное кольцо во внешней коре достигает толщины 100 мкм. Прилистниковидные крылья на этой стадии с крупным вытянутым продолговатым склеренхимным тяжем и с дополнительными мелкими склеренхимными тяжами в дистальной части (табл. XIV, фиг. 12, 13; рис. 3, з).

С р а в н е н и е. Папоротник из Михайловского рудника обнаруживает особенности (тип стелы, число пучков в стеле, тип образования листовых прорывов, строение склеренхимных колец и др.), характерные для некоторых современных и

ископаемых представителей подсемейства *Osmundoideae* трибы *Osmundaeae*. Исходя из наличия у нового вида двух латеральных склеренхимных тяжей в сочетании с абаксиальной аркой в основании черешка и поздней бифуркации протоксилемы листового следа, мы условно относим его к роду *Osmundastrum*, к которому на данный момент отнесены четыре вида: современный *O. cinnamomeum* (L.) P. Presl, *O. precinnamomeum* (C.N. Miller) Bomfleur, G.W. Grimm et McLoughlin из палеоцена Северной Америки, *O. indentatum* (R.S. Hill, S.M. Forsyth et F. Green) Bomfleur, G.W. Grimm et McLoughlin из позднего триаса Тасмании и *O. pulchellum* из тоарских (нижнеюрских) отложений Швеции (Hill et al., 1989; Bomfleur et al., 2015, 2017). Из них наибольшее сходство с новым таксоном в строении склеренхимных колец в листовых основаниях наблюдается у *O. indentatum*. Оно заключается в наличии тонкой склеренхимной арки и двух латеральных склеренхимных тяжей. Кроме того, в абаксиальной вогнутости проводящего пучка у *O. indentatum* также имеется два склеренхимных тяжа. Однако у нового вида, в отличие от *O. indentatum*, имеются склеренхимные тяжи во внутренней коре, а конфигурация склеренхимных тяжей в прилистниковидных крыльях иная: у нового вида они продолговатые, тогда как у *O. indentatum* они округлые и окружены многочисленными отдельными тяжами, равномерно рассредоточенными в крыльях. Стела у *O. indentatum* содержит около 20 проводящих пучков толщиной в 18 трахеид, листовые прорывы неполные, внутренняя кора содержит до 13 листовых следов, наружная склеренхиматозная кора содержит до 27 листовых следов, что существенно больше, чем у нового вида. Корневые следы у данного вида только одиночные. Кроме того, у *O. indentatum* диаметр стебля в три раза больше, чем у нового вида. Предполагается, что он был древовидным (Hill et al., 1989).

Другой мезозойский вид, *O. pulchellum*, обнаруживает меньше сходств с новым видом, несмотря на относительную географическую близость и близость в геологической летописи. У нового вида, как и у *O. pulchellum*, склеренхимные тяжи в крыльях вытянутые. Но у него также имеется несколько более мелких дополнительных тяжей, что не указано для *O. pulchellum*. Все три склеренхимных тяжа во внешней коре листовых оснований у *O. pulchellum* массивные и образуются при разделении изначальной абаксиальной

←
Рис. 1. *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov., голотип ПИН РАН, № 5173/70, СЭМ: а – листовое основание вскоре после отхождения от стебля, виден проводящий пучок со слабой абаксиальной вогнутостью, окруженный двухслойной корой; справа видно сохранившееся прилистниковидное крыло с единичными толстостенными волокнами (отмечены стрелкой); б – листовое основание на стадии формирования абаксиальной арки во внешней коре (отмечена черными стрелками), видно, что абаксиальная вогнутость проводящего пучка становится более выраженной; в – листовое основание на стадии формирования латеральных склеренхимных тяжей во внешней коре (латеральные тяжи отмечены белыми стрелками, абаксиальная арка – черными), проводящий пучок становится заметно шире; з – деталь фиг. в, видны два небольших склеренхимных тяжа в абаксиальной вогнутости проводящего пучка (отмечены белыми стрелками).



арки, тогда как у нового вида латеральные склеренхимные тяжи закладываются независимо на небольшом расстоянии от абаксиальной арки. В отличие от нового вида, в адаксиальной вогнутости проводящего пучка у *O. pulchellum* наблюдается единственный крупный подковообразный склеренхимный тяж (Bomfleur et al., 2015, 2017). Толщина проводящих пучков в стеле у нового вида незначительно меньше, чем у *O. pulchellum*; тип стелы тот же, но число проводящих пучков в ней у последнего достигает двадцати, что заметно больше, чем у нового вида. Количество листовых следов во внутренней коре у нового вида в три раза, а в наружной – почти в два раза меньше. Корневые следы у *O. gvozdevae* sp. nov. отходят от листовых следов как парами, так и одиночно, тогда как у *O. pulchellum* они одиночные. Стебель у нового вида имеет примерно в два раза меньший диаметр.

Сходство нового вида с современным *O. cinnamomeum* заключается в независимом появлении латеральных склеренхимных тяжей в склеренхимных кольцах (Miller, 1971). Вместе с тем, у древнейшего ископаемого, отнесенного к данному виду (Serbet, Rothwell, 1999), напротив, видно, как три склеренхимных тяжа образуются при разделении изначальной абаксиальной арки (как у *O. pulchellum*). Это может отражать как вариативность признака, так и то, что поздне меловой папоротник, несмотря на близость к современному *O. cinnamomeum*, принадлежал к отдельному виду. Еще одно сходство рассматриваемых видов заключается в наличии двух склеренхимных тяжей в адаксиальной вогнутости проводящего пучка. Тип стелы *O. gvozdevae* sp. nov. соответствует типу стелы *O. cinnamomeum*. Число проводящих пучков в стеле и листовых следов во внутренней и внешней коре нового папоротника укладывается в пределы изменчивости *O. cinnamomeum*. Корневые следы у последнего отходят от листовых следов одиночно, реже парами, что также можно рассматривать как дополнительное сходство. Вместе с тем, новый вид отличается от *O. cinnamomeum* наличием во внешней коре листового основания абаксиальной арки вместо массивного округлого склеренхимного тяжа.

Некоторые исследователи полагают, что *O. psecinnamomeum*, возможно, является младшим синонимом *O. cinnamomeum* (Serbet, Rothwell, 1999). Ч. Миллер выделил этот папоротник в

отдельный вид на основании наличия неупорядоченно расположенных мелких склеренхимных тяжей во внутренней коре листовых оснований, подчеркивая, что это единственное имеющееся отличие (Miller, 1971). Наличие склеренхимных тяжей во внутренней коре характерно и для нового вида, но у последнего наблюдается определенная закономерность в их расположении.

Заметным отличием нового вида от остальных представителей *Osmundastrum* является строение сердцевин и внешней коры. У нового вида все клетки сердцевин имеют заметно утолщенные стенки, сопоставимые по толщине со стенками клеток внешней коры. Вместе с тем, внешняя кора склерифицирована слабее, чем у других видов этого рода.

З а м е ч а н и я. Судя по числу листовых следов, обкладка из листовых оснований у *O. gvozdevae* sp. nov. была слабо развита. Размер стеблей указывает на то, что, в отличие от большинства ископаемых осмундовых, новый папоротник не был древовидным; вполне вероятно его соответствие по габитусу современному *Osmundastrum cinnamomeum*.

В непосредственной ассоциации со стеблями были найдены многочисленные фрагменты небольших перистых листьев *Cladophlebis* sp. (рис. 3, *d*, *e*), по морфологии перышек сходных с *Osmundastrum cinnamomeum* и *Claytosmunda claytoniana* (L.) Metzgar et Rouhan; с высокой степенью вероятности они принадлежали *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov.

М а т е р и а л. 6 экз., сохранившихся в виде лигнитизированных фрагментов стеблей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Стебли мезозойских *Osmundoideae* анатомической сохранности до недавнего времени преимущественно группировали в ископаемые роды *Millerocaulis* Erasmus ex Tidwell, *Ashicaulis* Tidwell, *Osmundacaulis* C.N. Miller и *Aurealcaulis* Tidwell et L.R. Parker (Miller, 1967, 1971; Tidwell, 1986, 1994; Tidwell, Parker, 1987; Tidwell, Pigg, 1993). На данный момент некоторые исследователи не признают род *Ashicaulis* и рассматривают его как младший синоним рода *Millerocaulis* (Vera, 2008; Bomfleur et al., 2017). Кроме того, в настоящее время представители *Millerocaulis* и *Ashicaulis* с гетерогенными склеренхимными кольцами были отне-

←
Рис. 2. *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov., голотип ПИН РАН, № 5173/70, СЭМ: *a* – листовое основание со сформировавшейся абаксиальной аркой и латеральными тяжами (отмечены серыми стрелками), тяжи в адаксиальной вогнутости проводящего пучка хорошо развиты (отмечены черными стрелками); во внутренней коре сформировались два латеральных тяжа и появляется небольшой абаксиальный тяж (отмечены белыми стрелками); *b* – листовое основание с максимально развитыми склеренхимными тяжами во внутренней коре (отмечены белыми стрелками), склеренхимные тяжи в адаксиальной вогнутости проводящего пучка отмечены черной стрелкой, латеральные тяжи во внешней коре отмечены серыми стрелками, абаксиальная арка не сохранилась; *в* – фрагмент листового основания с примыкающим к нему сверху прилистниковидным крылом соседнего листового основания, содержащим крупный продолговатый склеренхимный тяж и более мелкие тяжи (отмечены белыми стрелками); *г* – фрагмент прилистниковидного крыла с продолговатым склеренхимным тяжем (отмечен белыми стрелками).

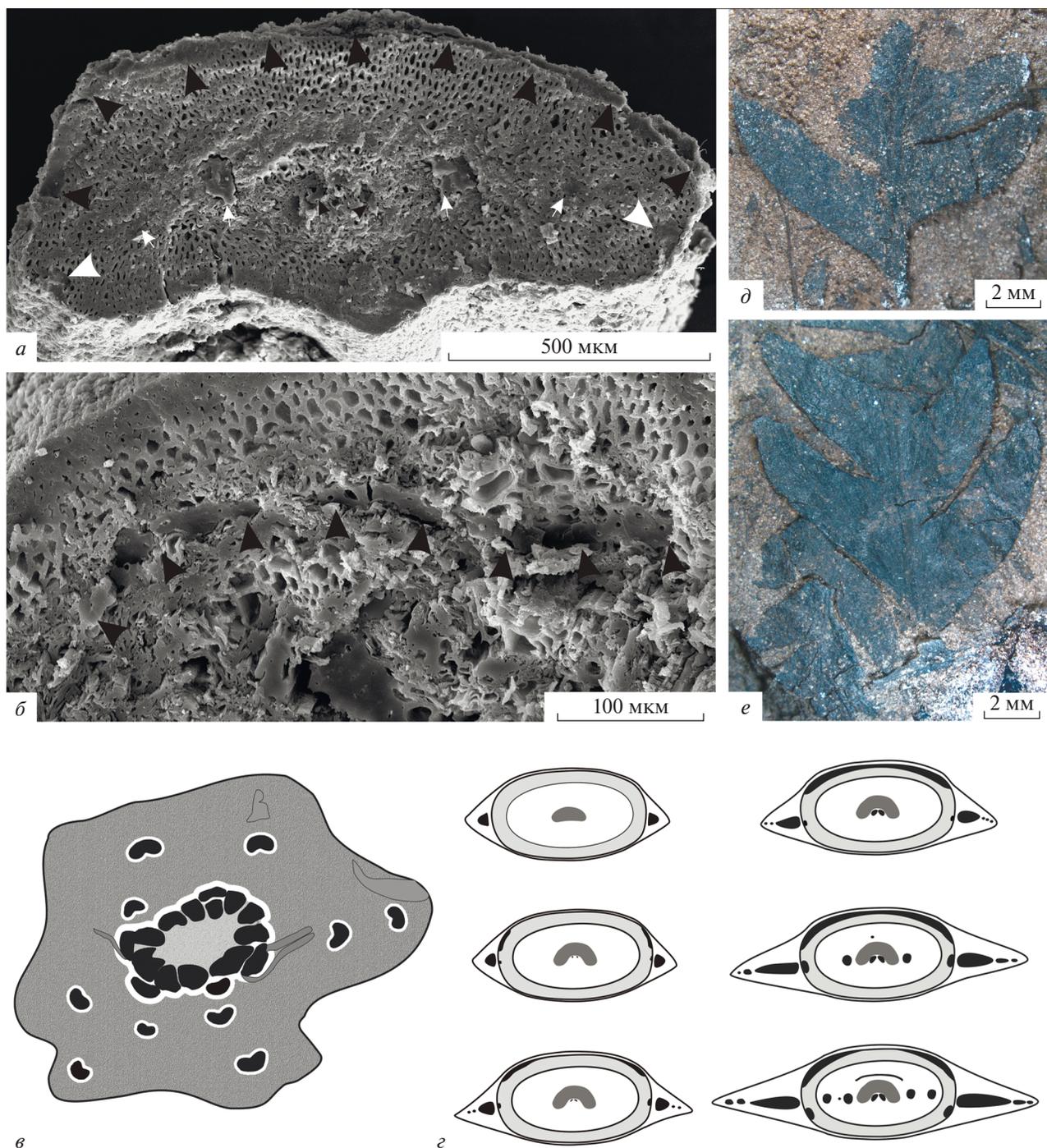


Рис. 3. *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov. (a–z) и фрагменты листьев *Cladophlebis* sp. (d, e); a, б – голотип ПИН РАН, № 5173/70, СЭМ: a – листовое основание с полностью развитыми латеральными склеренхимными тяжами во внутренней коре (отмечены маленькими белыми стрелками), абаксиальная арка во внешней коре хорошо сохранилась (отмечена черными стрелками), латеральные тяжи во внешней коре отмечены крупными белыми стрелками; б – фрагмент листового основания с хорошо развитым абаксиальным склеренхимным тяжем во внутренней коре (отмечен черными стрелками); e – схематическая отрисовка поперечного скола стебля, изображенного на табл XV, фиг. 1: крапчатым светло-серым отмечена сердцевина, крапчатым темно-серым отмечена внешняя кора, сплошным серым – корневые следы, черным – ксилема проводящих пучков, белым – коллапсировавшие ткани флоэмы, перидермы, эндодермы и внутренней коры; z – схематическая реконструкция изменений в строении листового основания у *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov. по мере удаления от стебля: черным цветом отмечены склеренхимные тяжи, темно-серым – проводящий пучок, светло-серым – внешняя кора; d, e – фрагменты листьев *Cladophlebis* sp.: d – экз. ПИН РАН, № 5173/75; e – экз. ПИН РАН, № 5173/76.

сены к современным родам, а *Aurealcaulis* рассматривается как подрод в составе современного рода *Plenasium* C. Presl (Bomfleur et al., 2015, 2017). В последней работе ископаемые виды с тремя склеренхимными тяжами во внешней коре листовых оснований были включены в род *Osmundastrium*, к которому мы условно относим вид из Михайловского рудника.

Таким образом, значительная часть ископаемых видов осмундовых, установленных по стеблям с сохранившимся внутренним строением, в том числе триасовых и юрских, в последнее время была включена в современные роды. По мнению авторов, такое положение, как и вообще включение в современные роды докайнозойских ископаемых видов, изученных по изолированным органам, не вполне удачно. Для корректного отнесения вида к какому-либо роду необходимо, чтобы у этого вида были установлены все ключевые признаки рода. Это особенно важно при включении в современный род ископаемых видов, степень изученности которых существенно ниже степени изученности современных представителей этого рода, — так как в этом случае всегда существует опасность произвольной подмены концепции естественного всесторонне охарактеризованного современного рода концепцией формального ископаемого таксона — до фактического его превращения в орган-род. Такая подмена неизбежно ведет к девальвации рода, связанной с существенным расширением, неопределенностью и нестабильностью его границ, негативно сказываясь на использовании этого таксона в различных построениях (филогенетических, палеогеографических и т.д.).

Разграничение родов современных осмундовых основано в значительной степени на признаках стерильных и фертильных листьев, которые для ископаемых видов, установленных по стеблям с сохранившимся внутренним строением, в большинстве случаев недоступны; связь этих стеблей со стерильными и фертильными вайями известна лишь в единичных случаях (Yang et al., 2010). Отнесение таких видов к современным родам может быть основано только на допущении, что сочетание типов анатомического строения стеблей и типов стерильных и фертильных листьев в прежние эпохи было принципиально таким же, какое характерно для современных видов этих родов. Хотя имеются указания на то, что некоторые современные типы стерильных и фертильных листьев у осмундовых существовали уже в позднем триасе (Miller, 1971; Phipps et al., 1998; Taylor et al., 2009), доказательств близкого современному их сочетания с соответствующими типами анатомического строения стеблей нет. Можно ожидать, что оно было свойственно сравнительно молодым (кайнозойским, возможно меловым) осмундовым, однако у более древних форм картина соотношений могла быть значительно слож-

нее; вероятно наличие таксонов с мозаичным распределением признаков на уровне архаического разнообразия. Положение осложняется еще тем, что анатомические характеристики ископаемых стеблей осмундовых доступны для изучения также не в полной мере, некоторые важные черты (тип стелы, наличие и характер листовых прорывов) изменяются в онтогенезе, а на ограниченном ископаемом материале часто нельзя установить, имеем мы дело со зрелой или ювенильной формой. Для включения ископаемых видов стеблей осмундовых, концепция современного рода сужается до комплекса нескольких отличительных анатомических признаков стеблей, характерного для современных представителей этого рода. Изучение исторического развития современных родов осмундовых сводится к прослеживанию в прошлое, вплоть до триаса, этих комплексов. Проблема правомерности такого подхода стоит очень остро и не ограничивается вопросами классификации осмундовых. В сложившейся ситуации, возможно, было бы лучше использовать для отнесения ископаемых видов стеблей осмундовых формальные роды (как это принято сейчас для отнесения ископаемых видов их листьев) или, по крайней мере, рассматривать эти виды не как полноценные виды современного рода, а как ассоциирующие с ним виды, формально не включаемые в рамки рода и не влияющие, таким образом на его концепцию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горденко Н.В., Броушкин А.В. Семенные органы *Trisquamales* ord. nov. (Gymnospermae) из средней юры Курской области, европейская часть России // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 86–104.
- Принада В.Д. О находке рода *Osmundites* в верхнетриасовых отложениях восточного склона Урала // Тр. ВСЕГЕИ. 1974. № 182. С. 252–263.
- Arnold C.A. Silicified plant remains from the Mesozoic and Tertiary of western North America. I. Ferns // Pap. Michigan Acad. Sci., Arts Letters. 1945. V. 30. P. 3–34.
- Bomfleur B., Grimm G.W., McLoughlin S. *Osmunda pulchella* sp. nov. from the Jurassic of Sweden—reconciling molecular and fossil evidence in the phylogeny of modern royal ferns (Osmundaceae) // BMC Evol. Biol. 2015. V. 126. № 15. P. 1–25. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0400-7>
- Bomfleur B., Grimm G.W., McLoughlin S. The fossil *Osmundales* (Royal Ferns)—a phylogenetic network analysis, revised taxonomy, and evolutionary classification of anatomically preserved trunks and rhizomes // PeerJ. 2017. P. 1–89. <https://doi.org/10.7717/peerj.3433>
- Hill R.S., Forsyth S.M., Green F. A new genus of *Osmundaceous* stem from the Upper Triassic of Tasmania // Palaeontology. 1989. V. 32. Pt. 2. P. 287–296.
- Miller C.N. Evolution of the fern genus *Osmunda* // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 1967. V. 21. P. 139–203.
- Miller C.N. Evolution of the fern family *Osmundaceae* based on anatomical studies // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 1971. V. 23. P. 105–169.

- Phipps C.J., Taylor T.N., Taylor E.L. et al.* *Osmunda* (Osmundaceae) from the Triassic of Antarctica: an example of evolutionary stasis // *Amer. J. Bot.* 1998. V. 85. P. 888–895.
- Rothwell G.W., Taylor E.L., Taylor T.N.* *Ashicaulis woolfei* n. sp.: additional evidence for the antiquity of osmundaceous ferns from the Triassic of Antarctica // *Amer. J. Bot.* 2002. V. 89. P. 352–361.
- Serbet R., Rothwell G.W.* *Osmunda cinnamomea* (Osmundaceae) in the Upper Cretaceous of Western North America: Additional evidence for exceptional species longevity among filicalean ferns // *Int. J. Plant Sci.* 1999. V. 160. P. 425–433.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. N. Y.: Acad. Press, 2009. 1230 p.
- Tian N., Wang Y.-D., Dong M. et al.* A systematic overview of fossil osmundalean ferns in China: Diversity variation, distribution pattern, and evolutionary implications // *Palaeoworld*. 2016. V. 25. № 2. P. 149–169.
- Tidwell W.D.* *Millerocaulis*, a new genus with species formerly in *Osmundacaulis* Miller (fossils: Osmundaceae) // *SIDA*. 1986. V. 11. P. 401–405.
- Tidwell W.D.* *Ashicaulis*, a new genus for some species of *Millerocaulis* (Osmundaceae) // *SIDA*. 1994. V. 16. P. 253–261.
- Tidwell W.D., Parker L.R.* *Aurealcaulis crossii* gen. et sp. nov., an arborescent, osmundaceous trunk from the Fort Union Formation (Paleocene), Wyoming // *Amer. J. Bot.* 1987. V. 74. P. 803–812.
- Tidwell W.D., Pigg K.B.* New species of *Osmundacaulis* emend., from Tasmania, Australia // *Palaeontogr. B*. 1993. Bd 230. 1–6. S. 115–132.
- Vera E.I.* Proposal to emend the genus *Millerocaulis* Erasmus ex Tidwell 1986 to recombine the genera *Ashicaulis* Tidwell 1994 and *Millerocaulis* Tidwell emend. Tidwell 1994 // *Ameghiniana*. 2008. V. 45. P. 693–698.
- Yang X.-J., Zhang W., Zheng S.-L.* An osmundaceous rhizome with sterile and fertile fronds and *in situ* spores from the Jurassic of western Liaoning // *Chin. Sci. Bull.* 2010. V. 55. № 34. P. 3864–3867.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–13. Стебли *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov.: 1, 6, 7, 11–13 – голотип ПИН РАН, № 5173/70: 1 – фрагмент стебля с частично сохранившимися листовыми основаниями; 6, 7 – поперечные сколы, участки оранжевого цвета соответствуют ксилеме проводящих пучков; 11 – отделяющийся от стебля листовой след с распадающейся протоксилемной группой и небольшим адаксиальным склеренхимным тяжем (отмечен стрелкой), СЭМ; 12, 13 – формирующиеся склеренхимные тяжи в прилистниковидных крыльях листовых оснований на относительно небольшом отдалении от стебля, СЭМ; 2 – паратип ПИН РАН, № 5173/71, фрагмент стебля, листовые основания не сохранились, СЭМ; 3, 5, 8–10 – паратип ПИН РАН, № 5173/72: 3 – фрагмент стебля, листовые основания не сохранились, СЭМ; 5 – поперечный скол, участки оранжевого цвета соответствуют ксилеме проводящих пучков; 8 – клетки периферической части сердцевины на продольном сколе, СЭМ; 9 – пара корневых следов, отходящих от стебля, СЭМ; 10 – листовой след с единственной протоксилемной группой в средней части внешней коры, СЭМ; 4 – экз. ПИН РАН, № 5173/74, фрагмент стебля с частично сохранившимися листовыми основаниями и крупным дихотомирующим корнем (отмечен стрелкой).

Объяснение к таблице XV

Фиг. 1–7. Стебли *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov., СЭМ: 1–3, 5–7 – паратип ПИН РАН, № 5173/72: 1 – поперечный скол стебля, видны сердцевина, проводящий цилиндр и кора; 2 – деталь фиг. 1, сердцевина и проводящий цилиндр; 3 – полный листовой прорыв, отмечен стрелкой; 5 – отделяющийся от проводящего цилиндра листовой след с парой отходящих от него корневых следов (отмечены стрелками); 6 – недавно отделившийся от проводящего цилиндра эндархный листовой след во внутренней коре; 7 – продольный скол центральной части стебля, трахеиды проводящего цилиндра с лестничными окаймленными порами, слева видны смятые клетки коры; 4 – голотип ПИН РАН, № 5173/70, один из пучков проводящего цилиндра с мезархным положением протоксилемы (отмечена стрелкой).

Stems of a New Osmundaceous Fern from the Middle Jurassic of Kursk Region, European Russia

N. V. Bazhenova, A. V. Bazhenov

New species of osmundaceous ferns, *Osmundastrum gvozdevae* sp. nov., is established on the basis of small coalified stems with preserved cellular structure, originated from the Upper Bathonian deposits of the Mikhailovskii Rudnik locality (Kursk Region, European Russia). Vascular tissues of the stem are represented by ectophloic dictyoxyle siphonostele; pith homogenous, comprising prosenchymatous cells only. Xylem of the leaf trace is endarch, with protoxylem strand, bifurcating when passes through the external part of an outer cortex. Leaf bases with stipular wings; their vascular bundles are horseshoe-shaped, with two sclerenchyma masses on the side of adaxial concavity. Sclerenchyma rings in the leaf bases are heterogeneous, thick-walled fibers form distinct abaxial arch and two lateral masses. The new species is provisionally assigned to the extant genus *Osmundastrum* C. Presl on the basis of the stem anatomical peculiarities.

Keywords: Osmundaceae, morphology, anatomy, Middle Jurassic

