

УДК 561.43:551.762

## АНАТОМИЯ ЛИСТЬЕВ *Ptilophyllum riparium* GORDENKO, 1999 EMEND. NOV. (BENNETTITALES) ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2025 г. Н. В. Баженова<sup>а, \*</sup>, А. В. Баженов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: gordynat@mail.ru

Поступила в редакцию: 22.12.2020 г.

После доработки: 20.02.2025 г.

Принята к публикации: 24.02.2025 г.

Получены первые данные по анатомии листьев беннеттита *Ptilophyllum riparium* Gordenko emend. nov. из средней юры центра европейской части России. Установлено, что *P. riparium* emend. nov. обнаруживает общий план строения, характерный для листьев беннеттитов, но отличается от других представителей рода *Ptilophyllum* Morris (*P. sahnii* Gupta et Sharma, *P. amarjolense* Bose и *P. piranica* Vishnu-Mittre из нижнего мела Индии) с известным анатомическим строением, значительно меньшей степенью рассеченности проводящей системы рахиса, непрерывностью слоя механической ткани, сопровождающей флоэму в абаксиальной части кольца проводящих пучков рахиса, а также наличием в перышках двух слоев гиподермальных клеток, подстилающих верхнюю эпидерму. Показано, что у *P. riparium* emend. nov. к перышку от проводящей системы рахиса отходят два проводящих пучка.

*Ключевые слова:* средняя юра, Bennettitales, *Ptilophyllum*, анатомия

DOI: 10.31857/S0031031X25040108 EDN: DSTKME

### ВВЕДЕНИЕ

Находки листьев беннеттитов клеточной сохранности достаточно редки. Анатомическое строение рахисов в настоящее время установлено только для некоторых видов *Zamites Brongniart* (Yamada, 2009), *Dictyozamites Oldham* (Bose, Zeba-Bano, 1978), *Otozamites Braun* (Ohana, Kimura, 1991; Dower et al., 2004; Баженова, Баженов, 2024) и *Nilssoniopteris Nathorst* (Yamada et al., 2009; Ray et al., 2014); у *Sympterothyllum Gordenko et Broushkin* описаны только детали анатомического строения перышек (Gordenko, Broushkin, 2010). Клеточное строение рахисов *Ptilophyllum Morris* известно на данный момент у трех видов из раннего мела Индии (Vishnu-Mittre, 1956; Rao, Achuthan, 1967; Sharma, 1967; Bose, Kasat, 1972; Rajanikanth et al., 2000).

*Ptilophyllum riparium* emend. nov. впервые был описан по двум небольшим фрагментам листьев из среднеюрских (батских) отложений местонахождения Пески Московской обл. (Горденко, 1999). Материалом для настоящей статьи

послужили более полно сохранившиеся остатки листьев из приблизительно одновозрастных отложений местонахождения Михайловский рудник (Курская обл.), которые позволили уточнить некоторые детали морфологии и эпидермального строения рассматриваемого вида, а также изучить его анатомическое строение. На настоящий момент это самая ранняя находка листьев *Ptilophyllum* анатомической сохранности и первая находка анатомического материала данного рода за пределами Индии.

Авторы благодарны Р.А. Ракизову из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) за помощь при работе на СЭМ. Мы также признательны В.Л. Шамраю (Михайловский горно-обогатительный комбинат), Н.Е. Завьяловой (ПИН РАН), М.В. Теклевой (ПИН РАН) и Д.В. Збуковой (Всероссийский научно-исследовательский геологический ин-т им. А.П. Карпинского) за помощь при сборе материала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал происходит из среднебатьских отложений карьера Михайловский рудник вблизи г. Железнодорожск (Курская обл.), из средней песчанистой части глинистой линзы в основании разреза аркинской свиты, вскрытого в северной стенке Северного карьера; характеристика отложений и состав флоры линзы приведены ранее (Горденко, Броушкин, 2018). Остатки беннеттитов в разрезе местонахождения достаточно многочисленны, приурочены преимущественно к песчанистым разностям данной линзы. Кроме наиболее часто встречающегося *Ptilophyllum riparium* emend. nov., присутствуют листья *Sympterothyllum sympinnatum* Gordenko et Broushkin, *Otozamites meyenii* Bazhenova et Bazhenov, *Zamites* sp., мелкие (длиной до 3 см) и крупные (длиной до 12 см) “флоральные” брактееи; также был обнаружен фрагмент стробила *Bennetticarpus* sp.

Листья *Ptilophyllum riparium* emend. nov. обычно лигнифицированы, за исключением рахисов, которые большей частью витринизированы; лигнификация у них встречается достаточно редко. Удовлетворительную клеточную сохранность имеет только один рахис, у которого преобладают лигнифицированные ткани; часть клеточных стенок у него несколько утолщена в результате гелификации, а просветы некоторых клеток основной паренхимы коллапсировали.

Материал легко разрушается при смачивании, что не позволяет изготавливать из него качественные тонкие срезы или шлифы. Анатомическое строение рахисов и перышек изучалось на поперечных сколах при помощи СЭМ Tescan в режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 kV), с напылением, и низкого вакуума (BSE детектор, 30 kV), без напыления, а также при помощи рентгеновского компьютерного томографа Neoscan 80.

Эпидермальное строение листьев изучалось по стандартной методике, путем последовательного помещения в соляную, плавиковую и азотную кислоты с последующей обработкой KOH. Полученные кутикулы изучались в СЭМ Tescan в режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 kV).

Коллекция № 5137 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН, Москва.

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

## КЛАСС CYCADOPSIDA

## ПОРЯДОК BENNETTITALES

СЕМЕЙСТВО WILLIAMSONIACEAE (CARRUTHERS, 1870)  
NATHORST, 1913

Род *Ptilophyllum* Morris, 1840

*Ptilophyllum riparium* Gordenko, 1999,  
emend. Bazhenova et Bazhenov, nov.

Табл. XI, фиг. 1–5; табл. XII, фиг. 1–8

*Ptilophyllum riparium*: Горденко, 1999, с. 126, табл. IX, фиг. 1–3; Gordenko, 2008, с. 1337, табл. 9, фиг. 13, 14; табл. 10, фиг. 1–4; табл. 11, фиг. 1–5; табл. 12, фиг. 1–3.

Голотип – ПИН, № 4727/108, отпечаток листа с фитолеммой; Московская обл., карьер Пески в 1.5 км от ст. Пески (Казанская ж.д.); средняя юра, бат, мещерский горизонт (Горденко, 1999, с. 126, табл. IX, фиг. 1–3).

**Emended diagnosis.** Leaves one-pinnate, elongated-lanceolate, 4.5–23 mm wide. Pinnae attached to upper part of rachis, arising from rachis at angle 45–80°. Pinnae alternate or sub-opposite, from closely spaced to slightly crowded, lingulate to linear with oblique rounded or acuminate apex. Acroscopic margin slightly contracted or straight, basiscopic margin more or less decurrent. Pinnae up to 1.5–2 mm wide, 4–11 mm long. Venation nearly parallel, with rare dichotomies; vein density 5–6 veins per 1 mm. Upper cuticle lacking either stomata or trichomes. Lower cuticle densely trichomate, with peltate trichomes bearing papillae. Stomata in one–two (rarely three) rows per intercostal stomatal zone, transversally orientated, rarely oblique, sunken, typically with strongly cutinized trichome base adjacent to one or both of the subsidiary cells. Subsidiary cells bearing prominent club-shaped papillae.

Rachis ellipsoidal in transverse section, up to 2.3 mm wide, about 1.4 mm thick, with distinctly convex abaxial side. Cuticle of rachis about 5 µm thick. Epidermis bearing rare deeply sunken stomata and hemispheric trichomes with uni- or bicellular bases; hypodermis 5–6 layered, composed of fibers. Ground tissue consisting of rounded or polygonal thick-walled parenchyma cells; comprising large idioblasts. Vascular system of rachis representing ring of two U-shaped rows of collateral bundles with xylem orientated toward interior of ring. Phloem of ring lower row underline by thick layer of mechanical tissue. Mechanical tissue deeply wedging in phloem and occasionally forming complete narrow gaps between vascular bundles. Traces to pinnae depart from corners of “U” in pairs. Upper hypodermis of pinna consisting of two layers of fibers.

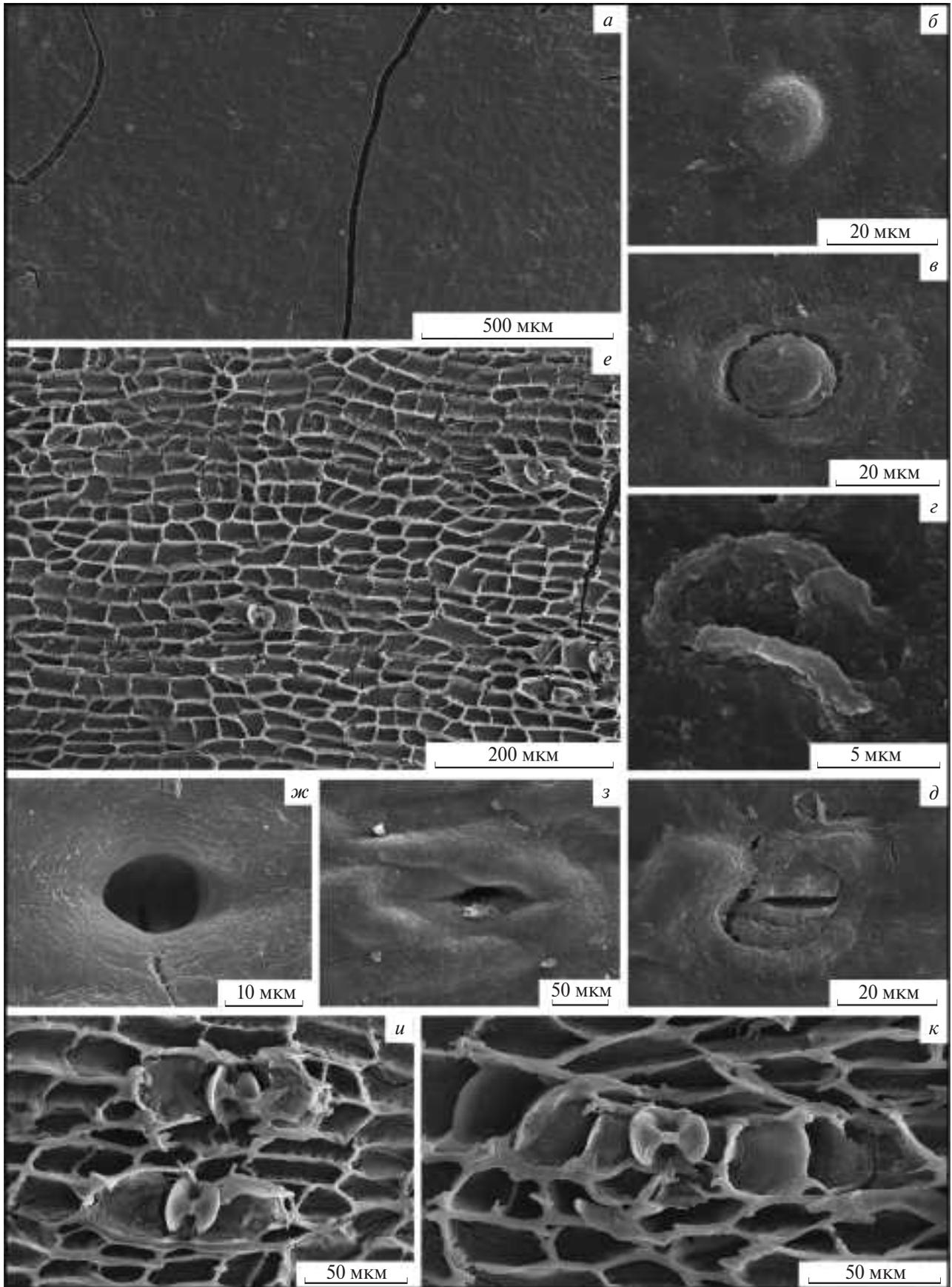
О п и с а н и е (рис. 1–4). Рахис шириной до 2.3 мм, толщиной до 1.4 мм, поперечно-овальный (табл. XI, фиг. 1–5). Ширина рахиса у экземпляра с сохранившимся анатомическим строением – 1.8 мм, толщина – около 1.1 мм. Абаксиальная сторона рахиса сильновыпуклая, адаксиальная – слегка вогнутая (вероятно, за счет сохранности).

Кутикула, покрывающая эпидерму рахиса, толщиной около 5 мкм, обнаруживает основные клетки, устьица и трихомы (табл. XI, фиг. 5; рис. 1, а, е). Основные клетки эпидермы продольно ориентированные, трех–шестиугольные (преимущественно четырехугольные), от практически изометричных до слабовытянутых, длиной 10–80, шириной 10–35, высотой 10–12 мкм (рис. 1, е). Периклинальные стенки клеток слабовыпуклые, антиклинальные в поперечном сечении клиновидные, от прямых до слабоизвилистых, толщиной 1–5 мкм, амплитуда извилистости до 7 мкм (рис. 1, е, и, к). Устьичные аппараты очень редкие (плотность распределения не превышает  $7 \times \text{мм}^2$ ), неравномерно распределенные, иногда сильно сближенные; ориентированные поперечно либо косо, реже продольно (рис. 1, е). Кутинизация замыкающих клеток устьичных аппаратов крыловидная, длина замыкающих клеток около 20, ширина устьица до 30, апертура длиной 4–7 мкм. Побочные клетки от округлых до полуэллиптических и полигональных (рис. 1, е, и, к), длиной 17–50, шириной 17–40 мкм, без папилл, часто разделившиеся с образованием латеральных венечных клеток (рис. 1, к). Устьичные аппараты погружены в устьичные ямки, образованные пятью–десятью окружающими клетками (рис. 1, ж, з). Трихомы более многочисленны, чем устьица, рассредоточены более или менее равномерно, плотность распределения примерно  $20 \times \text{мм}^2$  (рис. 1, а). Трихомы полусферические, высотой до 10 мкм, с одно-двуклеточным округлым либо эллипсоидальным основанием длиной 10–35 мкм, шириной 5–20 мкм (рис. 1, б–д).

Гиподерма состоит из пяти-шести слоев сильно склерифицированных волокон, поли-

гональных в поперечном сечении, диаметром 10–35 мкм; диаметр клеток увеличивается в направлении слоя основной паренхимы (табл. XI, фиг. 5; табл. XII, фиг. 3). Основная паренхима состоит из округлых и полигональных в поперечном сечении клеток диаметром 15–45 мкм, в различной степени заполненных аморфным содержимым, с хорошо заметными межклетниками (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, а, в). Проводящая система рахиса представляет собой кольцо, состоящее из двух U-образно расположенных друг над другом адаксиально вогнутых рядов коллатеральных пучков с ориентированной вовнутрь ксилемой (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, в). Всего насчитывается 15 пучков: в нижнем ряду – шесть, в верхнем – девять. В нижнем ряду проводящие пучки сильно сближенные, широкие; в верхнем ряду пучки более узкие (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, в). Ширина кольца 1100, высота – 690 мкм. Флоэма представлена более или менее эллипсоидальными в поперечном сечении тяжами, шириной 25–40, толщиной 30–70 мкм, сложенными пятью–восемью рядами клеток, диаметром 3–10 мкм и разделенными узкими клиньями относительно толстостенной механической ткани; диаметр клеток в поперечном сечении 5–30 мкм (табл. XI, фиг. 5; табл. XII, фиг. 1, 3; рис. 2, а, в). Периодически клинья механической ткани вдаются также в массив ксилемы, образуя прорывы, разделяющие верхний и нижний ряды кольца на отдельные проводящие пучки (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, в). С внешней стороны флоэма также оконтурена слоем механической ткани (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, в). Механическая ткань, оконтуривающая флоэму нижнего ряда проводящих пучков, имеет дополнительный сплошной внешний слой, сложенный округлыми в поперечном сечении сильно склерифицированными прозенхимными клетками диаметром 10–30 мкм; толщина относительно толстостенной ткани пять–шесть клеток; толщина сильно склерифицированного внешнего слоя две–пять клеток (табл. XI, фиг. 5; табл. XII, фиг. 3; рис. 2, а, в). Флоэма верхнего ряда проводящих пучков оконтурена тонким нерегулярным слоем механической ткани толщиной две–пять

**Рис. 1.** *Ptilophyllum riparium* emend. nov., экз. ПИН, № 5173/81, СЭМ: а – топография наружной поверхности кутикулы рахиса; б – целая полусферическая трихома, наружная поверхность кутикулы рахиса; в – одноклеточное основание трихомы, наружная поверхность кутикулы рахиса; г – небольшая слабокутинизированная трихома, наружная поверхность кутикулы рахиса; д – двуклеточное основание трихомы, наружная поверхность кутикулы рахиса; е – топография внутренней поверхности кутикулы рахиса, видны малочисленные устьица; ж – устьичная ямка, на дне видна устьичная апертура, наружная поверхность кутикулы рахиса; з – устьичная ямка, наружная поверхность кутикулы рахиса; и – два сближенных устьичных аппарата, внутренняя поверхность кутикулы рахиса; к – устьичный аппарат с побочными клетками, образовавшими при делении латеральные венечные клетки.



клеток. Ксилема сложена четырьмя—одинадцатью рядами полигональных трахейд диаметром до 10 мкм (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, *в*), с внутренними лестничными либо кольчатыми утолщениями и округлыми окаймленными порами диаметром 1.5–3.5 мкм, часто сосредоточенными у концов трахеиды, реже прослеживаемыми вдоль ее длины (табл. XII, фиг. 3, 6–8). Первичная ксилема плохо различима.

Эмиссия к перышку происходит за счет двух пучков, один из которых отделяется от края нижнего ряда, затем, через 300–350 мкм, от края верхнего ряда отделяется второй пучок (рис. 3, *а*, *г–е*). Далее эти пучки начинают дихотомировать, входя в основание перышка (табл. XI, фиг. 3; рис. 3, *а*, *д*, *е*). В месте отхождения пучков образуется относительно большой прорыв шириной около 100 мкм (табл. XI, фиг. 5; рис. 2, *в*; 3, *а*).

Ковнутри от кольца ксилемы расположена основная паренхима, сложенная клетками диаметром от 7 мкм на периферии до 75 мкм ближе к центральной части, длиной до 104 мкм, с развитыми межклетниками (табл. XI, фиг. 5; табл. XII, фиг. 3, 4; рис. 2, *в*); содержит крупные полигональные идиобласты диаметром 45–75 мкм, длиной от 180 мкм, образующие непрерывные тяжи (табл. XI, фиг. 5; табл. XII, фиг. 2, 5).

Перышки прикрепляются к верхней части рахиса так, что основания противоположных перышек соприкасаются (табл. XI, фиг. 4, 5). Перышки от языковидных до линейных, шириной 1.5–2, длиной 4–11 мм (табл. XI, фиг. 1; рис. 4, *з*). Жилкование перышек почти параллельное, с редкими дихотомиями; на 1 мм ширины перышка приходится пять–шесть жилок (рис. 4, *е*). Языковидные перышки со слегка пережатым акроскопическим краем и слегка низбегающим базископическим краем. У линейных перышек акроскопический край не пережатый, низбегающее базископическое не выражено.

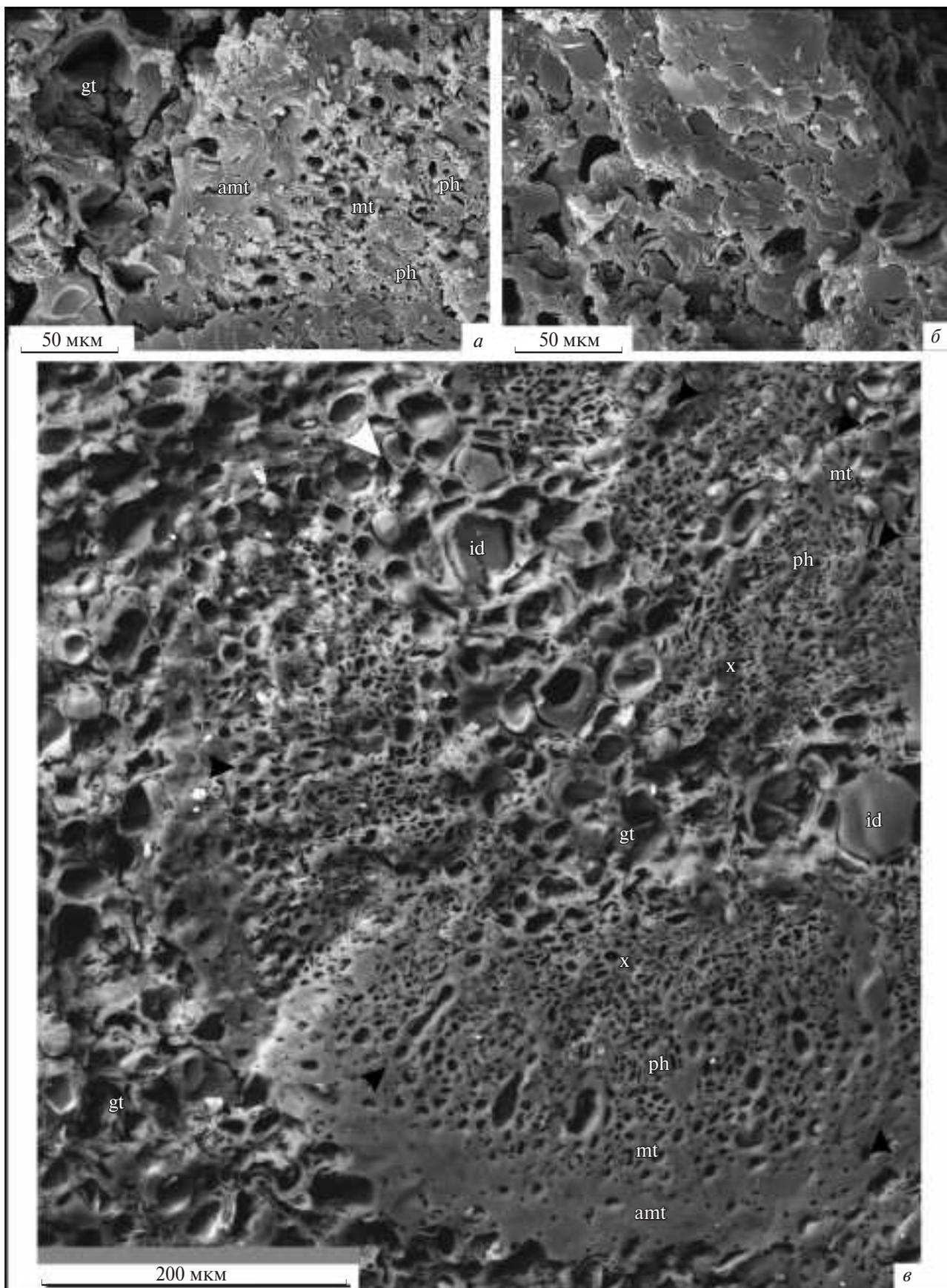
В основании перышки сильно склерифицированы (табл. XI, фиг. 5; рис. 3, *а*). Клетки эпидермы толстостенные. Гиподерма адаксиальной стороны перышка состоит из двух слоев волокон диаметром до 20, длиной 70–110 мкм (рис. 3, *б*).

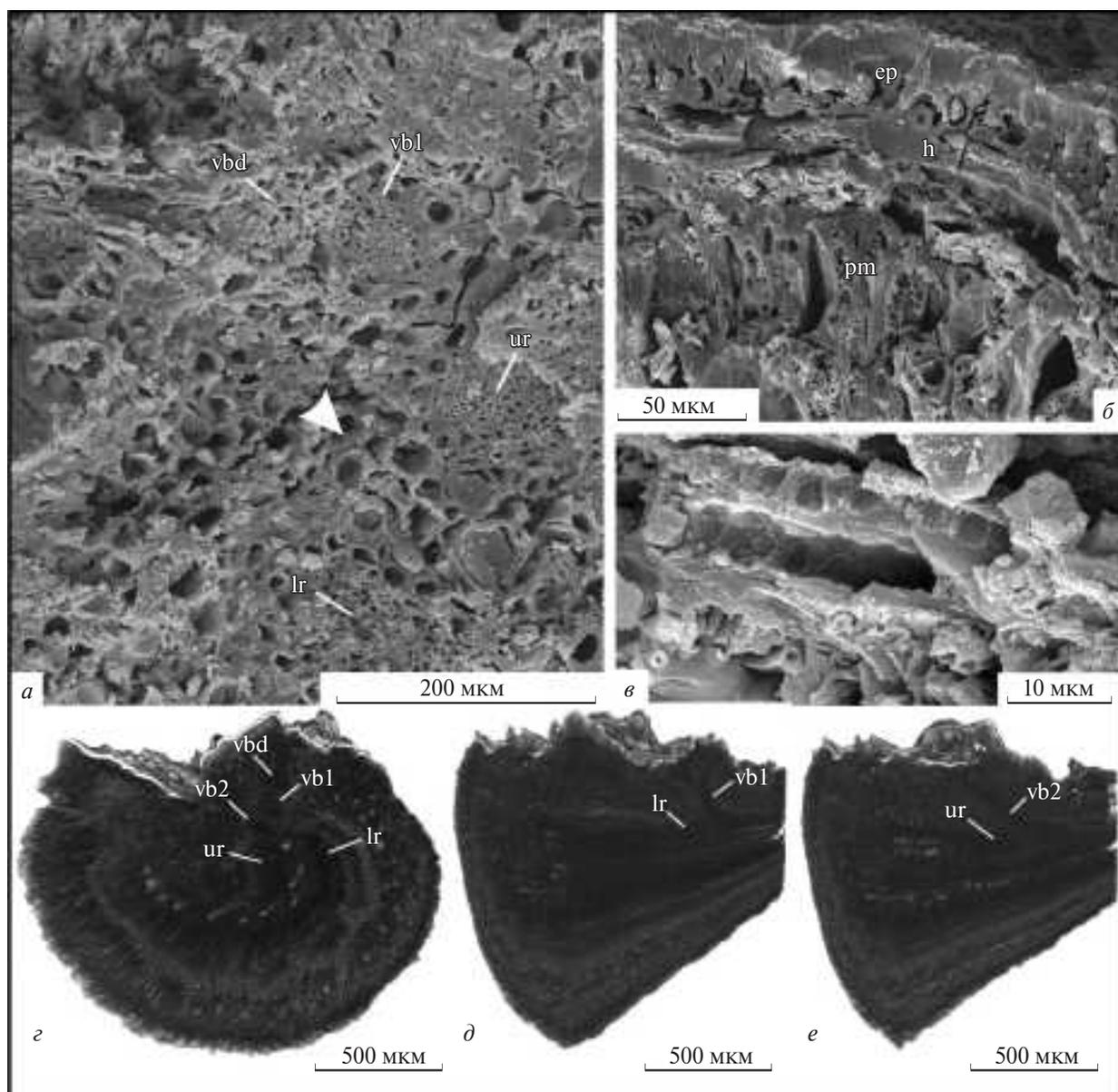
Клетки столбчатого мезофилла призмовидные, узкие, шириной до 30, высотой до 226 мкм (рис. 4, *б*, *в*). Проводящие пучки коллатеральные, сопровождаются обкладкой из двух слоев более или менее изодиаметрических либо несколько продольно вытянутых тонкостенных и склерифицированных клеток длиной до 40, диаметром около 15–20 мкм с многочисленными простыми округлыми порами диаметром 1–2 мкм (рис. 3, *в*; 4, *г*). Губчатый мезофилл образует рыхлый слой толщиной до 200 мкм, сложен мелкими клетками неправильных очертаний, диаметром до 25 мкм.

Подробное описание эпидермально-кутикулярного строения перышек *Ptilophyllum riparium* emend. nov. приводится в предыдущих публикациях (Горденко, 1999; Gordenko, 2008). Здесь указываются только некоторые особенности, характерные для экземпляров из Михайловского рудника. На абаксиальной поверхности перышек не выражено жилкование из-за очень плотного расположения трихом (рис. 4, *а*, *д*), но препараты внутренней поверхности кутикул нижней эпидермы обнаруживают топографию, идентичную с таковой у экземпляров из Песков (рис. 4, *е*). Характерные трихомы, сопровождающие одну из побочных клеток (рис. 4, *ж*), имеют примерно у половины устьичных аппаратов.

С р а в н е н и е. Здесь приводится сравнение преимущественно по анатомическим признакам. Подробное сравнение по эпидермальным признакам перышек приведено в прошлых работах (Горденко, 1999; Gordenko, 2008). По анатомии рахиса от всех трех индийских представителей рода *Ptilophyllum* из нижнего мела раджамахальской серии (Rajanikanth et al., 2000), у которых известно анатомическое строение — *P. amarjolense*, *P. sahnii* и рахисов, ассоциирующихся с *P. nipanica* (Vishnu-Mittre, 1956; Rao, Achuthan, 1967; Bose, Kasat, 1972), *P. riparium* emend. nov. отличается существенно меньшим количеством пучков в проводящей системе рахиса. Малое число пучков достигается за счет меньшей рассеченности кольца ксилемы. У перечисленных видов больше 20 пучков, и они преимущественно узкие, тогда как у *P. riparium*

**Рис. 2.** *Ptilophyllum riparium* emend. nov., экз. ПИН, № 5173/81, СЭМ: *а* — клетки механической ткани, оконтуривающей флоэму, слева видны тонкостенные клетки основной паренхимы; *б* — гиподерма в верхней части рахиса; *в* — фрагмент кольца проводящих тканей, слева сверху виден прорыв в месте отхождения проводящего пучка к перышку (отмечен белой стрелкой), черными стрелками отмечены участки, где механическая ткань, оконтуривающая флоэму, вклинивается между проводящими пучками. Обозначения: amt — дополнительный внешний слой сильно склерифицированных клеток механической ткани; gt — основная ткань; id — идиобласт; mt — механическая ткань; ph — флоэма; x — ксилема.



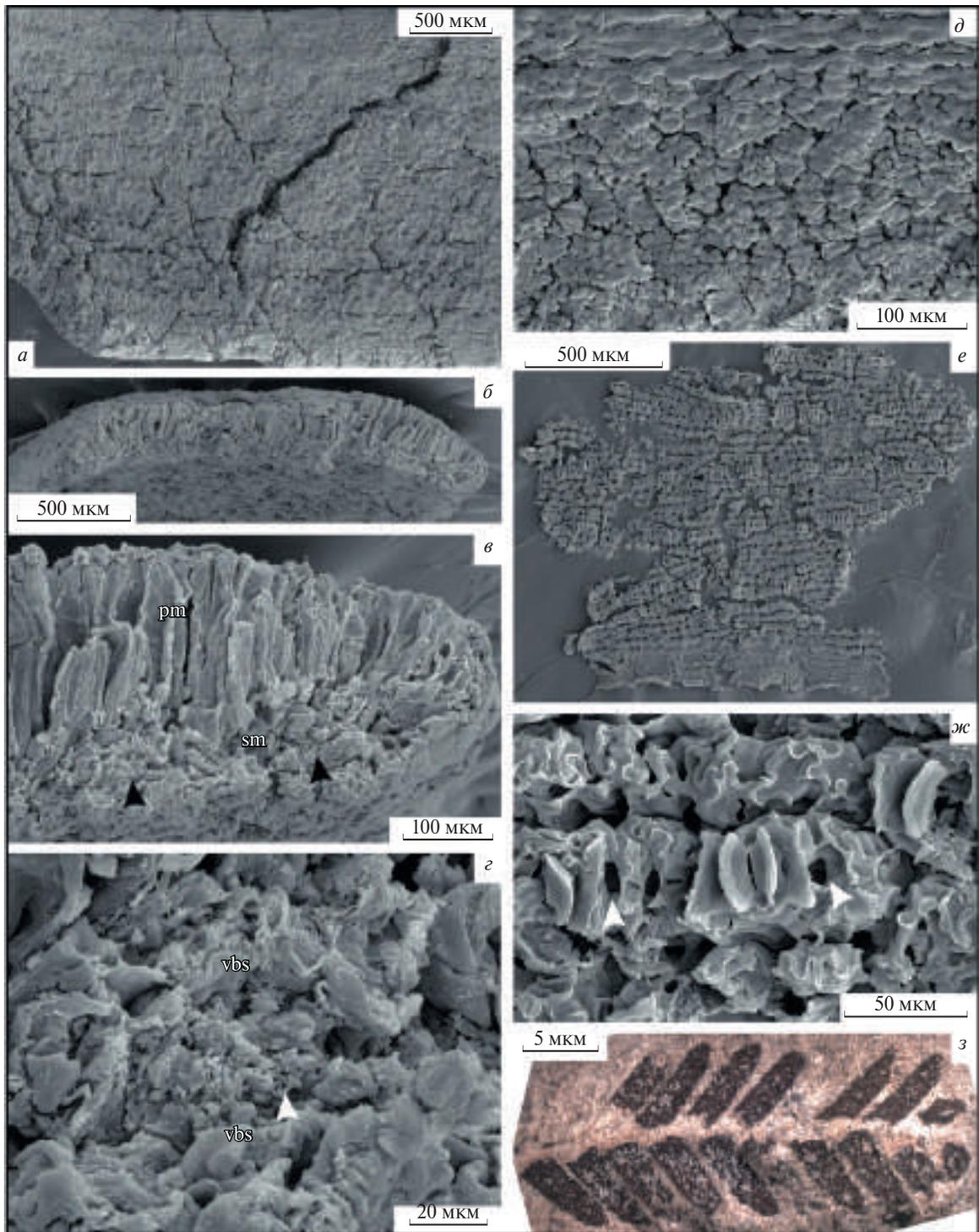


**Рис. 3.** *Ptilophyllum riparium* emend. nov., экз. ПИН, № 5173/81: *a* – фрагмент поперечного скола рахиса, виден крупный проводящий пучок, отделившийся от нижнего ряда пучков проводящих тканей рахиса, с отделяющимся от него более мелким пучком, прорыв в месте отхождения пучка отмечен белой стрелкой, СЭМ; *б* – фрагмент продольного скола перышка, видны столбчатый и губчатый мезофилл, два слоя гиподермы и эпидерма, СЭМ; *в* – трахеиды проводящего пучка перышка с лестничными окаймленными порами, СЭМ; *г* – виртуальный поперечный срез рахиса, видна пара проводящих пучков, отделившихся от краев верхнего и нижнего ряда; *д* – проводящий пучок, отходящий от края нижнего ряда, на виртуальном вертикальном продольном срезе; *е* – проводящий пучок, отходящий от края верхнего ряда, на виртуальном вертикальном продольном срезе. Обозначения: ep – эпидерма; h – гиподерма; lr – нижний ряд проводящих пучков; pm – палисадный мезофилл; ur – верхний ряд проводящих пучков; vb1 – проводящий пучок, отходящий к перышку от края нижнего ряда проводящих пучков; vb2 – проводящий пучок, отходящий к перышку от края верхнего ряда проводящих пучков; vbd – проводящий пучок, отделившийся от пучка vb1.

emend. nov. их не более 15. Необходимо однако отметить, что в основании черешка *P. amargolense* кольцо, имеющее почковидную форму, содержит всего 11 проводящих пучков, тогда как дистальнее их число увеличивается более чем вдвое (Bose, Kasat, 1972). Для остальных

представителей этого рода данные о количестве пучков в основании черешка отсутствуют.

Еще один признак, отделяющий *Ptilophyllum riparium* emend. nov. от перечисленных видов, – наличие сплошного слоя механической ткани,



**Рис. 4.** *Ptilophyllum riparium* emend. nov.: *a–ж* – экз. ПИН, № 5173/80, СЭМ: *a* – фрагмент абаксиальной стороны перышка; *б* – поперечный скол перышка в средней части; *в* – деталь скола перышка, видны клетки столбчатого мезофилла, проводящие пучки с обкладкой из паренхимных клеток (отмечены черными стрелками) и губчатый мезофилл; *з* – проводящий пучок перышка, видны клетки обкладки и деформированные трахеиды (отмечены белой стрелкой), флоэма не сохранилась; *д* – наружная поверхность кутикулы нижней эпидермы и маргинальной зоны, видны пальчатые трихомы; *е* – внутренняя поверхность кутикулы эпидермы абаксиальной стороны перышка и небольшого фрагмента маргинальной зоны; *жс* – устьичные аппараты с примыкающими к ним сбоку округлыми основаниями трихом (отмечены белыми стрелками), внутренняя поверхность кутикулы нижней эпидермы; *з* – экз. ПИН, № 5173/82, СМ, фрагмент листа. Обозначения: *pm* – палисадный мезофилл; *sm* – губчатый мезофилл; *vbs* – обкладка проводящего пучка.

сопровождающей флоэму в абаксиальной части кольца проводящих пучков. За счет наличия непрерывного слоя, в этой части фактически отсутствуют полные прорывы.

Наибольшее сходство по анатомии рахиса *Ptilophyllum riparium* emend. nov. обнаруживает с *P. sahnii*, поскольку у последнего промежутки между соседними проводящими пучками такие же узкие, как и у *P. riparium* emend. nov., а конутри от ксилемы присутствуют крупные идиобласты, сильно отличающиеся размерами от остальных клеток. Вместе с тем, у первого вида зона основной паренхимы заметно толще (до 17 клеток), тогда как у *P. riparium* emend. nov. она не превышает девяти клеток. Кроме того, у *P. sahnii* основная паренхима склерифицирована сильнее, чем у *P. riparium* emend. nov.

У второго вида, *P. amarjolense*, толщина зоны основной паренхимы достигает 15 клеток, что также значительно больше, чем у *P. riparium* emend. nov. Кроме того, у *P. amarjolense* промежутки между пучками в проводящих тканях рахиса хорошо выражены. Основная паренхима склерифицирована сильнее, чем у *P. riparium* emend. nov., а конутри от ксилемы все клетки равномерно склерифицированы.

По конфигурации проводящего пучка и по толщине зоны основной паренхимы *Ptilophyllum riparium* emend. nov. обнаруживает сходство с *P. niranica*, но у последнего клетки основной паренхимы более тонкостенные, чем у *P. riparium* emend. nov., а степень сохранности тканей не позволяет провести более детальное сравнение.

По строению эпидермы описанный вид не обнаруживает существенного сходства с перечисленными индийскими видами. В частности, у *Ptilophyllum amarjolense* и *P. sahnii*, в отличие от *P. riparium* emend. nov., отсутствуют трихомы и папиллы на основных клетках нижней эпидермы. Последний относится к группе видов с крупными пельтатными трихомами, в которую входят *P. pecten* (Phillips) Harris и *P. hirsutum* Thomas et Bancroft из средней юры Йоркшира, Великобритания (Harris, 1969), *P. caucasicum* Doludenko из средней юры Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969), а также *P. sakrigalensis* Sahný из нижнего мела Индии (Bose, Kasat, 1972) и некоторые другие виды (Gordenko, 2008).

У *Ptilophyllum niranica* на основных клетках нижней эпидермы имеются редкие центральные куполовидные папиллы, а побочные клетки устьичных аппаратов несут булавовидные папиллы (Vishnu-Mittre, 1956), поэтому именно

данный вид из трех, приведенных в сравнении, можно считать наиболее близким к *P. riparium* emend. nov.

**З а м е ч а н и я .** Вместо видового эпитета *Ptilophyllum cuthense* (Rao, Achuthan, 1967; Ohana, Kimura, 1991) мы используем *P. sahnii*, поскольку первый в настоящее время оставлен для экземпляров, эпидермальное строение которых неизвестно. Эпидермальное строение анатомически сохранных экземпляров, изначально описанных как *P. cuthense*, было изучено, что позволило установить их принадлежность *P. sahnii* (Bose, Kasat, 1972).

**Р а с п р о с т р а н е н и е .** Средняя юра, бат Московской и Курской областей.

**М а т е р и а л .** Два экз. из типового местонахождения и семь экз., представленных фитолеймами фрагментов листьев (один из них с сохранившимся анатомическим строением рахиса) из Курской обл., окрестностей г. Железнодорожск, Михайловский рудник, северная стенка Северного карьера, средняя юра, средний бат, аркинская свита.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Все беннеттиты, для которых известно анатомическое строение рахиса, характеризуются одинаковой общей архитектурой его проводящей системы: проводящие пучки образуют у них одно кольцо, состоящее из двух расположенных друг над другом адаксиально вогнутых рядов коллатеральных пучков с ориентированной вовнутрь ксилемой (Vishnu-Mittre, 1956; Rao, Achuthan, 1967; Sharma, 1967; Bose, Zeba-Bano, 1978; Ohana, Kimura, 1991; Yamada, 2009; Yamada et al., 2009; Ray et al., 2014; Баженова, Баженов, 2024); этой модели соответствует также проводящая система рахиса *Ptilophyllum riparium* emend. nov.

На данный момент оставался недостаточно понятным способ васкуляризации перышек *Ptilophyllum*, поскольку в двух публикациях, затрагивающих данный вопрос, содержатся противоречивые сведения. В первой из них указывается, что перышко васкуляризуется сразу двумя проводящими пучками, один из которых отделяется от верхнего ряда проводящих пучков кольца проводящих тканей, а второй от нижнего (Sharma, 1967); наличие двух недавно отделившихся проводящих пучков отчетливо видно на изображении поперечного среза рахиса, приведенном автором. Во второй публикации указывается, что перышко у *Ptilophyllum* васкуляризуется единственным проводящим

пучком, отделяющимся от края верхнего ряда пучков кольца (Rao, Achuthan, 1967); на изображении поперечного среза рахиса, приведенном в публикации, виден единственный проводящий пучок. Эти противоречивые данные были получены на основе изучения одного и того же растения — *Ptilophyllum amarjolense*. Результаты изучения эмиссии проводящих пучков, идущих к перышкам у *P. girarium emend. nov.*, указывают на то, что верным является первый вариант, и, по-видимому, он универсален для представителей рода *Ptilophyllum*. Также была установлена причина возникшего противоречия. Последовательные виртуальные срезы рахиса *P. girarium emend. nov.*, выполненные при помощи рентгеновского компьютерного томографа, показывают, что на поперечном срезе не всегда можно наблюдать сразу два проводящих пучка, поскольку они могут отходить не одновременно (рис. 3, д, е). При этом пучок, отошедший от нижнего ряда, быстро разворачивается ксилемой вверх и перемещается ближе к верхнему ряду (табл. XI, фиг. 5; рис. 3, а).

Ранее, исходя из ксероморфных черт эпидермального строения листьев *Ptilophyllum girarium emend. nov.* и данных палеогеоморфологии местонахождения Пески, было высказано предположение о том, что этот вид произрастал в условиях физиологической сухости (Gordenko, 2008). Эпидермальное строение экземпляров из Михайловского рудника обнаруживает еще более выраженный ксероморфизм (более толстая кутикула, трихомы полностью закрывают всю абаксиальную поверхность перышка). Эпидермальные характеристики здесь подкрепляются данными анатомии, такими как толстостенная основная паренхима и обилие механических тканей в рахисе, а также двухслойная гиподерма перышек. Значительное развитие столбчатого мезофилла в перышках, наряду с их абсолютно гладкой отражающей верхней поверхностью, указывает на произрастание *P. girarium emend. nov.* в местах с прямой солнечной радиацией.

Вмещающие растительные остатки отложения в Михайловском руднике имеют аллювиальный генезис (Gordenko, Broushkin, 2010), при этом достаточно большое количество остатков *Ptilophyllum girarium emend. nov.* и слабое повреждение тканей предположительно сапротрофными грибами (см. ниже) свидетельствуют о произрастании этих растений недалеко от места захоронения. Все это согласуется с высказывавшимся предположением об обусловленности ксероморфизма *P. girarium emend. nov.*

физиологической сухостью местообитаний. Возможно, данные растения произрастали здесь в пределах речной долины на открытых участках со слабо аэрируемым обводненным и/или перидически пересыхающим субстратом.

Внутри клеток основной паренхимы и трахеид, а также в межклетниках столбчатого мезофилла экземпляров *Ptilophyllum girarium emend. nov.* из Михайловского рудника встречаются гифы грибов, предположительно сапротрофных. Гифы тонкие, диаметром до 1.1 мкм, ценочитные (?). От более крупных гиф отходят ответвления, дихотомирующие до двух раз (табл. XII, фиг. 7). Также заметны следы деградации стенок клеток, содержащих гифы. Наиболее сильно деградация затрагивает клеточные стенки трахеид. Судя по ее характеру, обнаруженные грибы вызывали поражение, сходное с мягкой гнилью. Относительно слабая степень развития мицелия внутри тканей листьев, скорее всего, обусловлена тем, что остатки достаточно быстро захоронились после того, как отделились от материнского растения. Сходные гифы грибов-деструкторов были обнаружены в мезофилле *Otozamites mortonii* Dower, R. Bateman et D. Stevenson (Dower et al., 2004). В листьях *O. mortonii* остатки гиф многочисленны, что также должно свидетельствовать об их быстром захоронении (Dower et al., 2004). Это могло произойти в случае произрастания данных видов в непосредственной близости к водоему, в котором захоронились листья.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова Н.В., Баженов А.В. Новый вид *Otozamites Braun* (Bennettiales) с сохранившимся анатомическим строением из среднеюрских отложений Курской области, Россия // Палеонтол. журн. 2024. № 6. С. 125–139.
- Горденко Н.В. Новый вид *Ptilophyllum Morris* (Bennettiales) из юрского местонахождения Пески, Подмосковье // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 126–130.
- Горденко Н.В., Броушкин А.В. Семенные органы *Trisquamales ordo nov.* (Gymnospermae) из средней юры Курской области, европейская часть России // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 86–104.

- Долуденко М.П., Сванидзе Ц.И.* Позднеюрская флора Грузии. М.: Наука, 1969. 116 с.
- Bose M.N., Kasat M.L.* The genus *Ptilophyllum* in India // *Palaeobotanist*. 1972. V. 19. № 2. P. 115–145.
- Bose M.N., Zeba-Bano.* The genus *Dictyozamites* Oldham from India // *Palaeobotanist*. 1978. V. 25. P. 79–99.
- Dower B.L., Bateman R.M., Stevenson D.W.* Systematics, ontogeny, and phylogenetic implications of exceptional anatomically preserved cycadophyte leaves from the Middle Jurassic of Bearreraig Bay, Skye, Northwest Scotland // *The Botanical Review*. 2004. V. 70. № 2. P. 105–120.
- Gordenko N.V.* Middle Jurassic Flora of the Peski Locality (Moscow Region): Systematics, Paleocology, and Phytogeography // *Paleontol. J.* 2008. V. 42. № 12. P. 1285–1382.
- Gordenko N.V., Broushkin A.V.* A new bennettitalean genus from the Middle Jurassic of the Mikhailovskii Rudnik locality (Kursk Region, Russia) // *Paleontol. J.* 2010. V. 44. № 10. P. 1308–1320.
- Gupta K.M., Sharma B.D.* Investigations on the Jurassic flora of the Rajmahal hills, India: 2 – On a new species of *Ptilophyllum*, *P. sahnii* from Amarjola in Amarapara region // *J. Palaeontol. Soc. India*. 1968. V. 11. № 5–9. P. 21–28.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic flora, III. L.: *Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, 1969. 186 p.
- Rajanikanth A., Venkatachala B.S., Kumar A.* Geological age of the *Ptilophyllum* Flora – a critical reassessment // *Mem. Geol. Soc. India*. 2000. № 46. P. 245–256.
- Rao A.R., Achuthan V.* Further contribution to our knowledge of the anatomy of *Ptilophyllum* // *Palaeobotanist*. 1967. V. 16. № 3. P. 249–257.
- Ray M.M., Rothwell G.W., Stockey R.A.* Anatomically preserved Early Cretaceous bennettitalean leaves: *Nilssoniopteris corrugata* n. sp. from Vancouver Island, Canada // *J. Paleontol.* 2014. V. 88. № 5. P. 1085–1093.
- Ohana T., Kimura T.* Permineralized *Otozamites* leaves (Bennettitales) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan // *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan*. 1991. V. 164. P. 944–963.
- Sharma S.D.* Investigation on the Jurassic flora of Rajmahal Hills, India. 3. A review of the genus *Ptilophyllum* of Morris, with description of two new species from Amarjola in the Rajmahal Hills // *Palaeontogr. B*. 1967. Bd 120. Lgf. 5–6. P. 139–150.
- Vishnu-Mittre.* Studies on the fossil flora of Nipania, Rajmahal Series, India – Bennettitales // *Palaeobotanist*. 1956. V. 5. № 2. P. 95–99.
- Yamada T.* Structurally preserved *Zamites bayeri* Kvaček from the Coniacian Kashima Formation (Yezo Group) of Hokkaido, Japan // *Cret. Res.* 2009. V. 30. № 5. P. 1301–1306.
- Yamada T., Legrand J., Nishida H.* Structurally preserved *Nilssoniopteris* from the Arida Formation (Barremian, Lower Cretaceous) of southwest Japan // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2009. V. 156. № 3–4. P. 410–417.

### Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–5. *Ptilophyllum riparium* emend. nov.: 1 – фрагмент листа, экз. ПИН, № 5173/80, СМ; 2–5 – экз. ПИН, № 5173/81, СЭМ: 2, 3 – фрагмент рахиса с сохранившимся анатомическим строением; 4 – фрагмент рахиса с основаниями перышек; 5 – анатомическое строение рахиса на поперечном сколе, прорывы в кольце проводящих тканей отмечены черными стрелками, крупный прорыв в месте отхождения проводящего пучка к перышку отмечен белой стрелкой.

Обозначения: amt – дополнительный слой сильно склерифицированных клеток механической ткани; ep – эпидерма; h – гиподерма; gt – основная ткань; mt – механическая ткань; ph – флоэма; x – ксилема; id – идиобласт; vb1 – проводящий пучок, васкуляризирующий основание перышка, отделившийся от верхнего ряда проводящих пучков проводящей системы рахиса; vbd – проводящий пучок, отделившийся от проводящего пучка, отходящего от нижнего ряда; pm – палисадный мезофилл; sm – губчатый мезофилл.

### Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–8. *Ptilophyllum riparium* emend. nov., экз. ПИН, № 5173/81, СЭМ: 1 – деталь поперечного скола рахиса, видны клетки флоэмы; 2 – продольный сагиттальный скол рахиса, видны многочисленные идиобласты в основной ткани конутри от ксилемы; 3 – деталь фиг. 2, видны клетки гиподермы, основной и механической ткани, а также трахеиды и клетки флоэмы; 4 – клетки основной ткани конутри от ксилемы; 5 – идиобласты и клетки основной ткани конутри от ксилемы; 6 – трахеиды с внутренними кольчатыми и лестничными утолщениями, в центре видна трахеида с несколькими округлыми окаймленными порами на конце; 7 – трахеиды с внутренними утолщениями, стрелкой отмечены гифы гриба; 8 – трахеиды с внутренними утолщениями и крупными округлыми окаймленными порами.

Обозначения как на табл. XI.

## **Anatomy of Leaves *Ptilophyllum riparium* Gordenko, 1999 emend. nov. (Bennettitales) from the Middle Jurassic of European Russia**

**N. V. Bazhenova<sup>1</sup>, A. V. Bazhenov<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

First data on the leaf anatomy of bennettitalean *Ptilophyllum riparium* Gordenko emend. nov. from the Middle Jurassic of Central Russia were obtained. It was found that *P. riparium* emend. nov. exhibits general anatomical features, characteristic of bennettitalean leaves, but differs from other representatives of the genus *Ptilophyllum* Morris (*P. sahnii* Gupta et Sharma, *P. amarjolense* Bose, and *P. nipanica* Vishnu-Mittre, Lower Cretaceous of India) with known anatomical structure by significantly less degree of rachis vascular tissue dissection, continuous layer of mechanical tissue, accompanying a phloem in the abaxial part of vascular bundles ring of rachis, and by the presence of two layers of hypodermal cells underlying the upper epidermis in pinnae. It is shown that in *P. riparium* emend. nov., two vascular bundles depart from the vascular system of rachis to the pinna.

*Keywords:* Middle Jurassic, Bennettitales, *Ptilophyllum*, anatomy



