А.В. Гоманьков С.В. Мейен

ТАТАРИНОВАЯ ФЛОРА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

А.В. ГОМАНЬКОВ, С.В. МЕЙЕН

ТАТАРИНОВАЯ ФЛОРА
(состав и распространение в поздней перми Евразии)

Труды, вып. 401

МОСКВА
"НАУКА"
1986

УДК 551.736.3+561(47)

Academy of Sciences of the USSR

Order of the Red Banner of Labour Geological Institute

A.V. Gomankov, S.V. Meyen

TATARINA FLORA (composition and distribution in the Late Permian of Eurasia)

Transactions, vol. 401

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). — М.: Наука, 1986. — (Труды Геол. ин-та АН СССР; Вып. 401).

Монография посвящена описанию флоры, населявшей территорию Русской платформы в конце пермского периода. Помимо детального описания составляющих ее растений рассматривается стратиграфическое положение всех местонахождений этой флоры. Анализируются ее соотношения с другими флорами земного шара в фитогеографическом и флорогенетическом аспектах, особенно в связи с происхождением мезозойской флоры. Показано происхождение гинкговых и лептостробовых от пельтаспермовых. Полученные данные привлекаются для межрегиональных стратиграфических корреляций в связи с проблемой границы перми и триаса.

Работа рассчитана на палеоботаников и стратиграфов, интересующихся историей Земли в конце палеозоя и в мезозое.

Табл. 4, ил. 81, библиогр. 198 назв.

Г $\frac{2002000000-479}{042(02)-86}$ 213-86—III

ВВЕДЕНИЕ

Более детальное изучение ископаемой флоры любого крупного региона так или иначе сказывается на общем понимании эволюции растительного покрова Земли. Однако некоторые ископаемые флоры занимают как бы ключевые места в картине планетарного флорогенеза. От правильного понимания их состава и распространения зависит понимание самых главных черт флорогенеза всей Земли. К числу таких флор принадлежит и верхнетатарская флора Русской платформы и Приуралья, описываемая в настоящей монографии. При изучении этой флоры в свое время были допущены серьезнейшие ошибки, повлекшие за собой совершенно искаженные представления о соотношении верхнепалеозойских флор северных материков и Гондваны. Как будет показано ниже, исправление этих ошибок отнюдь не лишило описываемую флору ключевой позиции, особенно в отношении происхождения мезозойской флоры.

Доминирующей группой в конце перми на западе Ангариды, т.е. в области распространения описываемой флоры, были пельтаспермовые, листья которых большей частью принадлежат роду Tatarina S. Meyen. Соответственно эту флору можно назвать "татариновой" по аналогии с глоссоптериевой флорой Гондваны и гигантоптериевой флорой Катазии. Сам факт, что пельтаспермовые были доминирующими растениями на такой обширной территории, оставался неизвестным до конца 60-х годов. До этого считалось, что пельтаспермовые были заметным, но не доминирующим компонентом некоторых триасовых флор преимущественно Северного полушария. В перми они были известны по одному довольно редкому виду Lepidopteris martinsii (Kurtze) Townrow из цехштейна Западной Европы. Листья верхнетатарских пельтаспермовых принимались за листья глоссоптерид или растений, родственных глоссоптеридам, т.е. родственных типично гондванской группе.

Господство пельтаспермовых в татариновой флоре интересно само по себе. Еще важнее выявляющиеся прямые флорогенетические связи татариновой флоры с более поздними флорами обоих полушарий. Вполне возможно, что именно растения татариновой флоры были предками умкомазиевых (=коpистоспермовых), доминировавших в триасе Гондваны, некоторых птеридоспермов, игравших заметную роль в экваториальных флорах до конца юры, а главное — мезозойских гинкговых и лептостробовых (=чекановскиевых), определявших облик бореальных и отчасти экваториальных флор юры и мела.

Нельзя забывать и о стратиграфическом положении татариновой флоры, характеризующей самые верхи разреза перми в стратотипическом регионе. Ясно, что, не зная палеоботанической характеристики татарского яруса в стратотипических разрезах, мы не можем говорить о палеоботаническом обосновании границы перми и триаса где бы то ни было.

Настоящая работа первоначально и была задумана как преимущественно фитостратиграфическая и составляла часть более общей работы по палеоботанической характеристике пермских ярусов в их стратотипических регионах. Однако в ходе исследования пришлось столкнуться с такими трудностями, что завершение работы оттянулось почти на десять лет. Дело в том, что более тщательное изучение растительных остатков повело к необходимости чуть ли не полного пересмотра сложившихся взглядов по широкому кругу вопросов: от систематического значения отдельных признаков растений до самых общих вопросов филогении высших растений и флорогенеза Земли на рубеже палеозоя и мезозоя.

К сожалению, нам не удалось довести исследование до такого состояния, когда новые сборы несущественно дополняют уже полученную картину. Правда, родовой состав татариновой флоры в отношении доминирующих растений, видимо, уже определился. Выявились прижизненные связи дисперсных частей в доминирующих группах. Прояснилась систематическая принадлежность главных групп пыльцы голосеменных. Однако многое остается неясным. Еще предстоит большая работа по дополнению видовой систематики доминирующих родов. Почти ничего не известно о внутреннем анатомическом строении изученных растений. Большие пробелы остаются и в наших фитогеографических и фитостратиграфических знаниях, отчасти из-за того, что те флоры, с которыми пришлось сравнивать татариновую флору, изучены недостаточно.

Тем не менее полученных сведений накопилось достаточно, чтобы подвести проведенным исследованиям первый итог, каковым и служит настоящая монография. В нее включены лишь сведения, которые нам кажутся наиболее важными и надежными. Большое количество материалов в нее пока не вошло. Чтобы сделать эти материалы доступными наиболее заинтересованным лицам, нами подготовлена рукопись, депонированная в ВИНИТИ и играющая роль приложения к монографии. В ней дается более подробная информация по разным разделам монографии, в частности даны дополнительные иллюстрации.

Некоторые экземпляры описаны ниже в открытой номенклатуре. Они отнесены к родам и обозначены как "sp." Мы предполагаем, что соответствующие группировки экземпляров являются самостоятельными видами, но считаем преждевременным введение видовых эпитетов. Вместо видовых эпитетов мы ввели для подобных группировок временные и не охраняемые приоритетом буквенно-цифровые индексы, которые упростят дальнейшие ссылки на описанные экземпляры. В индексах буквы соответствуют инициалам автора, а цифры указывают порядковый номер группировки, установленной данным автором в соответствующем роде. Например, С.В. Мейен установил в роде Salpingocarpus, помимо двух новых видов, также ряд группировок, видовая самостоятельность которых еще нуждается в подтверждении. Эти группировки обозначены родовым названием и индексами SVM-1, SVM-2 и т.д. до SVM-5. Если в дальнейшем он же установит в том же роде дополнительные группировки такого же типа, то они получат продолжающиеся порядковые номера SVM-6, SVM-7 и т.д.

В основу исследования положены сборы С.В. Мейена (1965 г.), С.В. Мейена и А.В. Гоманькова (1976 и 1978 гг.), а также геологов А.Л. Бусловича, В.А. Гаряинова, В.Р. Лозовского, М.Г. Миниха, А.Г. Олферьева, В.А. Селиверстова, М.А. Степаненко, В.П. Твердохлебова и В.И. Чалышева общим числом около 2500 штуфов. Количество экземпляров не поддается подсчету, так как во многих местонахождениях растительные остатки образуют листовые кровли.

В работе широко применялись эпидермально-кутикулярные методы изучения листьев и фруктификаций. Мацерация остатков выполнялась в смеси Шульце по стандартной методике. Извлекались споры из спорангиев, приготовлялись трансфер-препараты (перенос фитолейм на целлюлозную пленку), применялась объемная мацерация породы (bulk maceration) с извлечением макрофоссилий и миоспор. Микроструктуру остатков из некоторых местонахождений можно было также изучать с помощью люминесцентного микроскопа, что в некоторых случаях позволяло обойтись без приготовления препаратов.

Авторами принята следующая стандартная нумерация экземпляров и препаратов: в числителе — номер коллекции, в знаменателе — номер штуфа и (через дефис) номер экземпляра. Противоотпечатки и разные препараты с одного экземпляра обозначаются буквами, прибавляемыми к номеру штуфа или экземпляра. Для каждого экземпляра, с которого приготовлялись препараты, составлялась специальная карточка. На ней указывались место взятия фитолеймы с экземпляра, расположение в препарате отдельных частей, определение таксона, иногда режим мацерации (например, без бертолетовой соли) и другие сведения.

При микроскопировании часто требуется как-то отметить с достаточной точностью определенное место препарата (например, выбранное для фотографирования пыльцевое зерно или устьице с хорошо сохранившимися замыкающими клетками). Обычно для этого используется маркировка на покровном стекле (точка тушью), координаты по препаратоводителю или специальные координатные сетки. Все эти методы имеют серьезные недостатки. Точкой на предметном стекле можно непреднамеренно закрыть другую важную деталь. Координаты препаратоводителя надо пересчитывать при смене микроскопа, и использование координат эффективно лишь при препаратоводителях высокого качества. Координатные сетки должны всегда храниться вместе с препаратами. При передаче отдельных препаратов другому лицу или в музей нужен точный дубликат сетки, изготовить который невозможно. Поэтому мы производили маркирование нужных точек препарата на координатных листках. Этот способ оказался очень простым и эффективным, фиксирующим нужные места препарата с высокой точностью. Небольшой листок хорошей бумаги приклеивается краем сбоку от покровного стекла. Свободная часть листка накрывает покровное стекло. При просмотре препарата листок отогнут вверх. Когда нужно отметить определенный пункт, координатный листок накладывается на покровное стекло. При самом слабом объективе микроскопа в центр поля зрения на листок ставится точка, оказывающаяся точно над нужным местом. Рядом с точкой ставится номер пункта, который отмечается и поясняется на карточке препарата. Номера пунктов приводятся в каталогах фотографий и подписях к иллюстрациям. По этим точкам и номерам можно моментально находить нужное место препарата. Покровное стекло снова накрывается координатным листком, нужная точка ставится в центр поля зрения, затем координатный листок отворачивается в сторону.

Рисунки выполнялись авторами и И.А. Игнатьевым с помощью рисовального аппарата или по фотографиям. Все фотографии сделаны малоформатной камерой на пленке "Микрат-200".

Авторы благодарны уже упомянутым геологам, передавшим свои коллекции для изучения, а также М.В. Дуранте, И.А. Добрускиной и Г.Н. Садовникову, позволившим ознакомиться с их материалами и принимавшим участие в обсуждении работы, И.А. Игнатьеву за большую помощь в полевых работах, лабораторной обработке материала и за изготовление многих иллюстраций, В.А. Молину за предоставленную возможность посетить местонахождения по р. Сухоне, А.Г. Олферьеву, И.И. Молостовской, Э.А. Молостовскому и В.П. Твердохлебову за консультации по стратиграфическим вопросам, М.К. Кюнтцель за переданные палинологические препараты, В.П. Расторгуеву, А.В. Мигдисовой и И.С. Гамбаряну за помощь в изготовлении части препаратов. Авторы также благодарны своим иностранным коллегам Г.-Й. Швайцеру (ФРГ) за предоставление сведений о Quadrocladus из цехштейновой флоры, Чжао Сюху (КНР) за перевод с китайского языка на английский диагнозов рода Lopadiangium и вида L. acmodontum, X. Хаубольду (ГДР) и Г. Керпу (Голландия) за материалы по европейским каллиптеридам.

Общие разделы монографии готовились авторами совместно. В описательной части авторство новых таксонов отмечено в соответствующих заголовках описаний, как это принято в ботанической номенклатуре.

ГЛАВА ПЕРВАЯ

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Исследование татариновой флоры началось в результате раскопок В.П. Амалицкого (1895—1903 гг.) по р. Малой Северной Двине, в ходе которых была собрана богатая фауна позвоночных, родственная гондванской. Сами эти раскопки были предприняты после того, как в татарских отложениях севера Русской платформы были найдены двустворки, родственные тем, какие раньше были известны в Южной Африке, и листья типа Glossopteris. По-видимому, впервые такие листья нашел Л.И. Лутугин в 1891 г. на р. Юг вблизи устья р. Лузы (Zalessky, 1937). Естественно, что при достаточном внешнем сходстве найденных листьев с Glossopteris, правильность родового определения сильно подкреплялась и ассоциацией с гондванской фауной. В статье В.П. Амалицкого (Amalitzky, 1901) приводятся определения Glossopteris angustifolia Feistm., G. indica Shcimp., G. stricta Bunb., G. sp.,Gangamopteris major Feistm. Описания (без изображений) были приведены позже (Amalitzky, Karpinsky, 1922).

Сообщение В.П. Амалицкого сильно повлияло на представления о связях пермских флор Земли. Еще раньше высказывались взгляды на близость флор Ангариды и Гондваны (см. подробнее: Мейен, 1970), а теперь вместе с гондванской фауной обнаружился целый комплекс гондванских растений. Арбер (Arber, 1905) на карте палеофлористического районирования перми очертил область распространения гондванской флоры, включив сюда и европейскую часть России.

М.Д. Залесский уже в конце 20-х, в 30-х годах изучил коллекцию Амалицкого и дополнительные образцы, собранные другими лицами. Он не согласился с видовыми определениями Амалицкого и отнес все листья к новому виду Glossopteris amalitzkyi. Еще позже он пришел к выводу, что эти листья из-за присутствия дополнительных полос гиподермы между жилками нельзя относить к Glossopteris. Им был выделен род Pursongia (Залесский, 1933) с видами P. amalitzkyi и P. angustifolia Zal. Подводя первый итог изучению татариновой флоры Русской платформы, Залесский (1930, с. 92; Zalessky, 1937, с. 16—17) указывает в ней еще Phyllotheca cf. deliquescens (Goep.) Schmalh. и папоротниковидное растение, сравнивавшееся с Gondwanidium, но выделенное в новый род и вид Dvinopteridium edemskii Zal. (см. с. 39).

Как сообщает Эдварс (Edwards, 1955), в 1937 г. западноевропейские палеоботаники ознакомились с образцами, относившимися к Glossopteris, и не поддержали мнения об их близости к этому роду. Все же в "Основах палеонтологии" (1963) род Pursongia был включен в семейство Glossopteridaceae.

Позже в геологических работах появлялись сообщения об отдельных находках растений в верхнетатарских отложениях, но описаний и изображений их не публиковалось. В 1966 г. Г.П. Радченко дал общую характеристику татарской флоры. В его списке фигурируют: Annularia? sp., Sphenophyllum stouckenbergii Schmalh., Paracalamites kutorgae (Gein.) Zal., P. striatus (Schmalh.) Zal., Pecopteris anthriscifolia (Goep.) Zal., P. compta Zal., P. spiculosa Zal., P. attenuata Zal., P. conserrata Zal., Callipteris adzvensis Zal., Comia sp., Cladophlebis sp., Dvinopteridium edemskii Zal., Odontopteris sojanaeana Zal., O. tatarica Zal., Supaia sp., Thinnfeldia sp., Pursongia angustifolia, P. amalitzkyi, Gangamopteris sp., Tychtopteris cuneata Zal., Dioonites inflexus (Eichw.) Zal., Voltzia mamadyschensis Zal. Несколько иной список был им опубликован позже (Radczenko et al., 1973) по данным А.В. Богова, Г.П. Радченко и Т.А. Тефановой: Phyllotheca (?) sp., Paracalamites sp., Pecopteris anthriscifolia, P. compta, P. pseudohelenaeana Bogov, P. tatarica Bogov, Cladophlebis gusevii Bogov, Odontopteris sojanaeana, Supaia sp., Pursongia amalitzkyi, P. angustifolia, Tychtopteris cuneata, Tomia sp., "Dioonites" inflexus, Phylladoderma sp., Sphenobaiera sp., Noeggerathiopsis sp., Lepeophyllum sp., Ullmannia sp., Dvinopteridium edemskii, D. svijagensis Bogov, Pseudovoltzia (?) mamadyschense (Zal.), возможно Lepidopteris (виды А.В. Богова остались необнародованными).

Судя по другим литературным источникам (Люткевич, 1955; Решения Межведомственного совещания..., 1965; Геология СССР, 1963), из перечисленных растений к верхнетатарским отложениям относятся только виды Pursongia amalitzkyi, P. angustifolia и Dvinopteridium edemskii. Кроме того, в тех же работах упоминаются Phyllotheca deliquescens и два необнародованных вида и рода Stigmatoderma incisura Zal. и Pleuromeiopsis suchonensis Zal.

Более полную характеристику верхнетатарской флоры дал Л.В. Коньков (1967), опиравшийся на определения С.В. Мейена. Для Оренбургского и южной части Башкирского Приуралья он приводит комплекс, позже названный александровским (Мейен, 1971): Protosphagnum sp., Pursongia amalitzkyi, P. angustifolia, P. sp., Cordaites clercii Zal., C. cf. insignis (Radcz.) S. Meyen, Crassinervia subpentagonata Konjkov, Crassinervia sp., Dicranophyllum? cullarovense Zal., Angarocarpus buruntschensis (S. Meyen, in coll.) Konikov, Samaropsis sp., Peltaspermum sp., Permotheca sp. В той же статье Л.В. Коньков приводит комплекс с Rufloria из разреза у с. Туюмбетовского, найденный в отложениях с кутулукским комплексом двустворок. Л.В. Коньков правильно отмечает ошибочность отнесения вмещающей толщи к верхнетатарскому подьярусу. Позже он описал виды Crassinervia subpentagonata и Angarocarpus buruntschensis (Коньков, 1972).

С начала 60-х годов сборы ископаемых растений из Южного Приуралья, в том числе из верхнетатарских отложений, стали поступать в Геологический институт АН СССР сначала к М.Ф. Нейбург, а затем к С.В. Мейену от саратовских геологов В.А. Гаряинова, В.П. Твердохлебова и др. Некоторое время этой флорой совместно с С.В. Мейеном занимался Л.В. Коньков (см. выше). Тогда же были открыты листостебельные мхи, ассоциирующие с пурсонгиями и сибирского типа сульцивными кордаитами, в александровском комплексе (Мейен, Твердохлебов, 1966).

В конце 60-х и начале 70-х годов по коллекциям А.Г. Олферьева, А.Л. Бусловича, М.А. Степаненко, В.Р. Лозовского, Н.И. Строка и В.А. Селиверстова, а также по собственным сборам С.В. Мейен предпринял более детальное исследование татариновой флоры, впервые изучив ее основные растения с помощью эпидермально-кутикулярных методов (см. подробнее: Мейен, 1981). Выяснилось, что весь состав этой флоры раньше воспринимался ошибочно. Растения, сближавшиеся с глоссоптериевыми, оказались пельтаспермовыми (род Tatarina), ассоциирующими с фруктификациями типа Peltaspermum, а хвойные в своей значительной части были отнесены к роду Quadrocladus, известному в цехштейне Европы. Дисперсные кутикулы, первоначально отнесенные к Imhastomia, позже были соотнесены с листьями Phylladoderma subgen. Aequistomia (Мейен, 1977), были найдены многочисленные протосфагновые мхи. В верхнетатарских отложениях очертились два типа комплексов — вохомский (с доминирующими татаринами) и александровский, в котором присутствуют кордаиты (см. с. 16—17). Сложившееся тогда общее представление о татариновой флоре (Мейен, 1965б, 1969б, 1970, 1971; Мейен, Твердохлебов, 1966; Meyen, 1973) в общих чертах удерживается до сих пор, хотя были допущены и ошибки. В списках указывался род Ullmannia, присутствие которого в татариновой флоре не доказано; к Sphenobaiera были отнесены листья, описываемые ниже как Doliostomia; захороненные в боковом положении и обращенные к наблюдателю нижней стороной с семенными рубцами пельтоиды пельтаспермовых были определены как семенные чешуи, внешне сходные с Voltziopsis; за мелкие семена с зубчиками по краю были приняты округло-треугольные листья Quadrocladus. Из-за недостаточного материала некоторые микроструктурные типы Tatarina и Aequistomia сначала рассматривались как самостоятельные виды, названия которых вошли в палеоботаническую характеристику некоторых разрезов вместе с упомянутыми ошибочными определениями (Бороздина, Олферьев, 1970; Олферьев, 1974). Частичные исправления этих ошибок и описания отдельных растений татариновой флоры были опубликованы в нескольких статьях авторов (Мейен, 1969а, 1977; Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, Гоманьков, 1980; Meyen, 1970, 1976—1978, 1979а, 1981).

С 1975 г. изучением татариновой флоры стал заниматься А.В. Гоманьков, параллельно исследовавший миоспоровые комплексы верхнетатарских отложений. Несколько позже к татариновой флоре обратилась Л.А. Фефилова, опубликовавшая список растений из разрезов по рекам Сухоне и Малой Северной Двине (Варюхина и др., 1979, 1981), при составлении которого были учтены результаты исследований С.В. Мейена и А.В. Гоманькова.

Общая характеристика татариновой флоры, как она представляется в результате нашего исследования, дана ниже. Бросается в глаза несопоставимость тех списков растений из верхнетатарских отложений Русской платформы и Приуралья, которые давались палеоботаниками раньше, и списка, полученного сейчас. Причины этих крупных расхождений кроются прежде всего в методике палеоботанических исследований. Без обращения к эпидермально-кутикулярным методам было бы невозможно расшифровать принадлежность растений типа Tatarina—Pursongia не к глоссоптеридам, а к пельтаспермовым, установить близкое родство Aequistomia и Doliostomia, сопоставить хвойные с родом Quadrocladus, раскрыть своеобразие женских фруктификаций этих хвойных и т.д. Лишь немногие растения татариновой флоры могут быть определены даже до рода без получения препаратов кутикулы.

Прежние ошибки в определениях связаны и с общими палеофлористическими взглядами. Палеоботаникам не приходило в голову, что многие растения верхнетатарских отложений Западной Ангариды надо сравнивать не столько с пермскими, сколько с пермотриасовыми родами Сибири. Поэтому синонимичность Pursongia из татариновой флоры и Tersiella из пермотриаса Сибири не была установлена. Было трудно предположить, что хвойные из мальцевской флоры Кузбасса, описанные как Retinosporites sibiricus Neub., вид Elatocladus pachyphyllus Prynada из путоранской серии Тунгусского бассейна и хвойные из татариновой флоры принадлежат одному роду Quadrocladus, известному и из цехштейна Западной Европы.

Дальнейшие исследования татариновой флоры требуют, с одной стороны, новых больших сборов растительных остатков а с другой — еще большего углубления исследований. Очень важно подвергнуть более обстоятельному изучению палинологические комплексы верхнетатарских отложений. Еще почти ничего не сделано в области палеоэкологии татариновой флоры. Наконец, было бы интересно в ходе будущих исследований скомплексировать палеоботанические исследования с палеозоологическими, чтобы получить более четкое представление о всей биоте, в которую входила татариновая флора.

ГЛАВА ВТОРАЯ
СТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Местонахождения татариновой флоры на Русской платформе приурочены к отложениям татарского яруса пермской системы.

Понимание объема основных подразделений татарского яруса существенным образом связано с корреляцией разреза по рекам Сухоне и Малой Северной Двине и разреза по р. Вятке. Наиболее детальная схема расчленения разреза по Вятке была предложена Н.Н. Форшем (1963), а наиболее дробное расчленение разреза Сухоны и М. Сев. Двины, явившееся детализацией более ранней схемы Е.М. Люткевича (1935), разработано Н.А. Пахтусовой (Пахтусова, 1966; Молин, Колода, 1972) (рис. 1).

Решением Межведомственного совещания по разработке унифицированных схем верхнего докембрия и палеозоя (1965) татарский ярус был подразделен на два подъяруса с выделением в нижнем из них одного — уржумского горизонта, а в верхнем двух горизонтов (снизу вверх): северодвинского и вятского. Стратотип уржумского горизонта был выбран в верхнем течении Вятки, в районе городов Уржума и Слободского, стратотип северодвинского горизонта — на М. Сев. Двине между городами Великим Устюгом и Котласом, а стратотип вятского горизонта — на верхней Вятке выше г. Слободского. При этом предполагалось, что верхняя граница уржумского горизонта, проходящая на Вятке между сырьянскими и слободскими слоями Форша, соответствует на Сухоне границе сухонской и северодвинской свит Люткевича; северодвинский горизонт в полном объеме соответствует северодвинской свите, а отложения вятского горизонта (быковские и нефедовские слои Форша) на Сухоне и М. Сев. Двине отсутствуют — уничтожены предтриасовым размывом [татарский ярус повсюду на Русской платформе перекрывается с резким несогласием отложениями ветлужекой серии нижнего триаса, причем эта граница характеризуется гомотаксальным изменением минералогического состава пород, комплексов остракод, двустворок, конхострак, позвоночных, растительных макроостатков и дисперсных спор и пыльцы (Олферьев, 1974; см. также стр. 157 настоящей работы)].

Однако позднейшими исследованиями (Олферьев, 1974) было доказано присутствие в разрезе Сухоны и М. Сев. Двины отложений вятского горизонта. Выяснилось, что граница калининских и быковских слоев Форша соответствует подошве ровдинской пачки Пахтусовой и что отложения, обнажающиеся на М. Сев. Двине и принятые за стратотип северодвинского горизонта, синхронны быковским и нефедовским слоям Форша, то есть стратотипу вятского горизонта. Вятский горизонт (первоначально в ранге надгоризонта) был впервые выделен В.И. Игнатьевым в 1956 г., то есть значительно позже, чем северодвинская свита Люткевича. Поэтому, если применять к сложившейся ситуации принцип приоритета, то следовало бы упразднить название "вятский горизонт", верхний горизонт верхнетатарского подъяруса назвать северодвинским, а для нижнего горизонта, соответствующего в разрезе Вятки интервалу от подошвы слободских до кровли калининских слоев, выбрать новое название и новый стратотип. Однако такое решение находится в противоречии с традиционным словоупотреблением, согласно которому северодвинским называется нижний, а не верхний горизонт верхнетатарского подъяруса. Поэтому во избежание терминологической путаницы мы оставляем проблему номенклатуры горизонтов верхнетатарского подъяруса открытой впредь до решения ее каким-либо компетентным совещанием и сохраняем за верхним горизонтом со стратотипом в верхнем течении Вятки название вятского, а за нижним — название северодвинского, считая, что его объем определяется через стратотипы его границ: стратотипом нижней границы является кровля стратотипа уржумского горизонта, а стратотипом верхней границы — подошва стратотипа вятского горизонта.

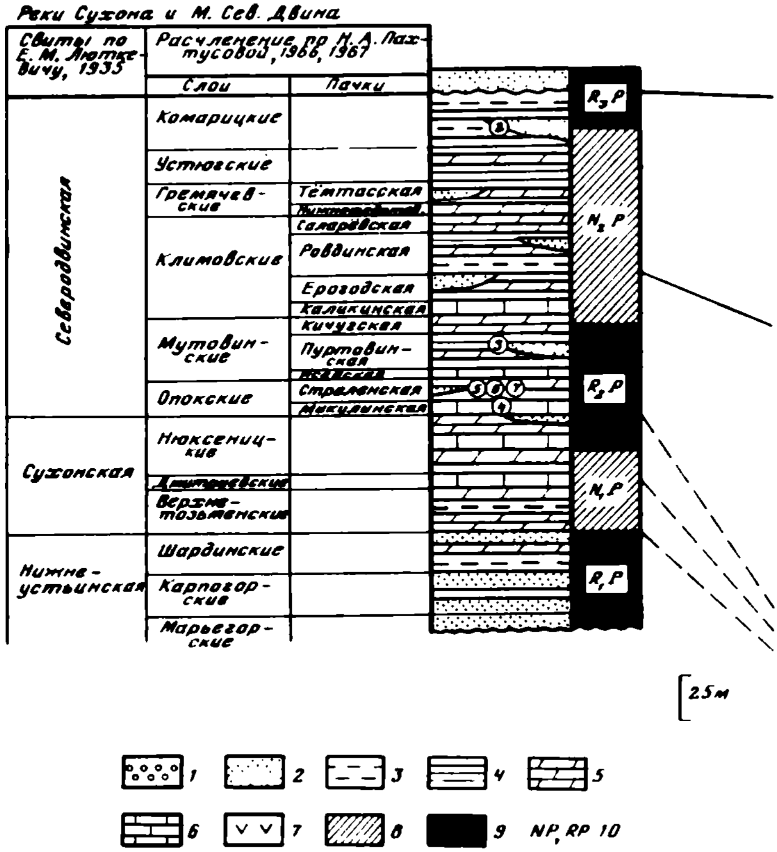


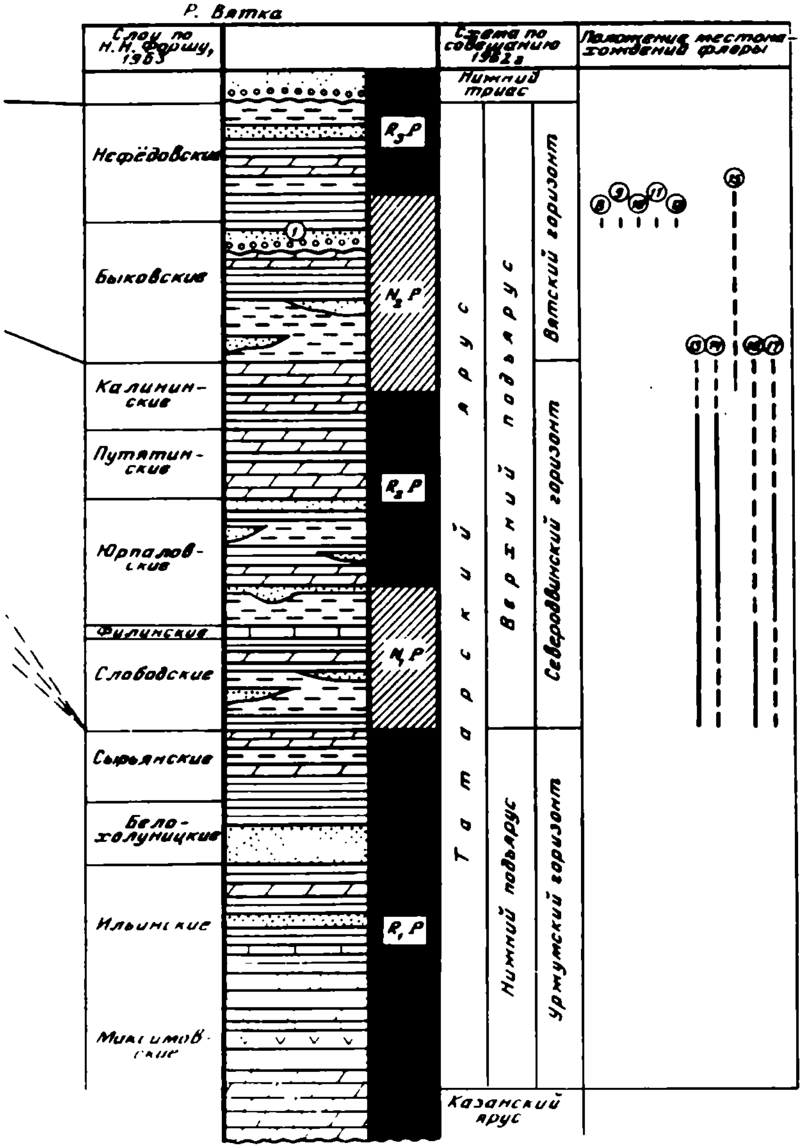
Рис. 1. Расчленение и сопоставление разрезов Сухоны, Малой Северной Двины и Вятки и положение в разрезе местонахождений татариновой флоры

1 — конгломераты; *2* — пески и песчаники; *3* — алевролиты; *4* — глины; *5* — мергели; *6* — известняки; *7* — загипсованность пород; *8* — прямая остаточная намагниченность пород; *9* — обратная остаточная намагниченность пород; *10* — палеомагнитные зоны.

Цифрами в кружках обозначены местонахождения татариновой флоры: *1* — Мулино; *2* — Аристово; *3* — Исады; *4* — Микулино; *5* — Стрельна; *6* — Опоки; *7* — Наволоки; *8* — Виледь; *9* — Титово; *10* — Дор; *11* — Луптюг; *12* — Калиновка; *13* — Вязовка; *14* — Александровка; *15* — Блюменталь; *16* — Новокульчумово; *17* — Черниговский; для местонахождений *8—17* сплошной и пунктирной линиями показаны соответственно более или менее вероятные интервалы, в которые попадают флороносные слои

В настоящее время существуют серьезные разногласия по вопросу о том, где проходит нижняя граница северодвинского горизонта в разрезе Сухоны и М. Сев. Двины. В стратотипическом вятском разрезе эта граница характеризуется сменой преимущественно карбонатных отложений на терригенные с характерными линзами полимиктовых песчаников, появлением характерного позднетатарского вида остракод Darwinula parallela (Spizh.), и изменением обратной остаточной намагниченности пород на прямую (граница палеомагнитных зон R_1P и N_1P) (Форш, 1963; Строк, 1979). В разрезе Сухоны и М. Сев. Двины эти три признака проявляются на разных уровнях, что порождает три различные точки зрения на положение соответствующей границы.

Согласно традиционной корреляции, основанной на литологических признаках отложений, эта граница на Сухоне должна проводиться по подошве первых линз полимиктовых песчаников, врезанных в преимущественно карбонатные отложения сухонской свиты, то есть между нюксеницкими и опокскими слоями Пахтусовой. А.Л. Буслович и Н.И. Строк (Строк, 1979; Строк, Буслович, 1979) опускают гра-



ницу подъярусов татарского яруса до подошвы нюксеницких слоев на том основании, что в них найдена Darwinula parallela. Н.Н. Форш и геологи Саратовского университета (Форш, 1963; Молостовский и др., 1979; Опорный разрез ..., 1981) считают, что эта граница соответствует подошве сухонской свиты, так как именно на этот уровень попадает граница палеомагнитных зон R_1P и N_1P. В защиту этой точки зрения приводятся также данные по некоторым видам остракод, находящиеся, однако, в противоречии с общепринятым мнением об их систематическом положении и стратиграфическом распространении. Рассмотрение этой проблемы, впрочем, выходит за рамки задач настоящей работы.

Четвертая точка зрения на положение нижней границы северодвинского горизонта в разрезе Сухоны и М. Сев. Двины — компромиссная между двумя первыми — принадлежит А.Г. Олферьеву (1974). В соответствии с ней эта граница проходит в подошве нюксеницких слоев на западном крыле Сухонского вала,

откуда известны находки D. parallela, и в их кровле на восточном крыле, где наблюдается врез в нюксеницкие слои линз полимиктовых песчаников.

В настоящей работе мы не ставили задачу выбрать одну из четырех изложенных точек зрения или предложить пятую — свою собственную. Возможно, что в вятском разрезе имеется перерыв, по времени соответствующий образованию сухонской свиты. Возможно, что представление об одновременном появлении всех трех рассмотренных признаков в этом разрезе есть идеализация, не соответствующая реальному положению вещей. Например, известно, что линзы песчаников залегают на Вятке не в самом основании слободских слоев, а несколько выше. Н.И. Строк (1979) оспаривает данные об обратной намагниченности сырьянских слоев. Возможно, наконец, что порядок появления признаков действительно различен в двух разрезах, например вид D. parallela появляется на Вятке выше, чем линзы песчаников. В любом случае разрешение рассматриваемой проблемы требует исследований, детальность которых была бы выше, чем та, которая достигнута в ныне существующей литературе по этой проблеме.

В отличие от положения нижней границы северодвинского горизонта в разрезе Сухоны и М. Сев. Двины, положение его верхней границы сейчас понимается одинаково всеми исследователями. И на Вятке, и на Сухоне эта граница характеризуется началом нового седиментационного цикла с врезом песчаных линз и массовым появлением остракод, относящихся к видам Suchonella typica Spizh., S. cornuta Spizh., Darwinuloides tataricus (Posn.) и D. svijazhicus (Schar.), хотя единичными экземплярами представители этих видов могут встречаться и ниже границы. Н.И. Строк (1979) указывает, что данный комплекс остракод на Вятке распространен в быковских слоях, а нефедовские слои вообще остракодами охарактеризованы плохо. По данным же З.Д. Белоусовой (1963) комплексом остракод "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus, Suchonella typica, S. cornuta" охарактеризована IX свита Н.Г. Кассина, то есть нефедовские слои (Храмов, 1963; Игнатьев, 1962), а быковские слои, или VIII свита, содержат комплекс "Darwinula parallela". По-видимому, это все же ошибка, так как все другие авторы указывают на появление повсюду характерного вятского комплекса остракод с самой подошвы вятского горизонта или даже ниже ее. Кстати, у самой З.Д. Белоусовой комплекс "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus, Suchonella typica, S. cornuta" тоже появляется с подошвы вятского горизонта, но сама эта подошва поднята к кровле VIII свиты Кассина, что совсем уже неверно, так как сам В.И. Игнатьев — автор понятия "вятский горизонт" — сопоставляет его с VIII и IX (а не только с IX) свитами Кассина (Игнатьев, 1962).

По фауне остракод З.И. Бороздина и А.Г. Олферьев (1970) выделяют вятские отложения на юго-восточном борту Московской синеклизы и подразделяют их на три пачки (снизу вверх): песчано-глинисто-карбонатную, карбонатную и глинисто-карбонатную. При этом оказывается, что единому вятскому комплексу бассейна Вятки здесь соответствуют два комплекса, сменяющие друг друга в разрезе: для двух нижних пачек характерен комплекс "Suchonella typica, S. cornuta", а для верхней — комплекс "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus" (описания комплексов см. в работе Е.М. Мишиной, 1969). Если учесть, что все четыре индекс-вида появляются, по-видимому, еще в северодвинских отложениях (Мишина, 1965; Строк, 1979), а на нижней границе отложений с комплексом "Suchonella typica, S. cornuta" в Костромской области виды Darwinuloides svijazhicus и D. tataricus тоже дают вспышку численности (Мишина, 1965) (хотя, возможно, и не такую сильную, как на нижней границе отложений с комплексом "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus"), то можно предположить, что вятский комплекс "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus, Suchonella typica, S. cornuta" Белоусовой и Строка соответствует комплексу "Suchonella typica, S. cornuta" Костромской области, а комплекс "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus" на Вятке уничтожен предтриасовым размывом. На Русской платформе действительно наблюдается срезание триасовыми отложениями верхней части татарских, охарактеризованных различными комплексами остракод, в наиболее полных разрезах последовательно сменяющими друг друга (Мишина, 1969). Однако это срезание идет в юго-западном направлении, и исходя из картины распространения на площади "подтриасовых" остракодовых зон, приводимой Е.М. Мишиной (1969), логично предположить, что в бассейне Вятки должна существовать наиболее полная их последовательность. Об этом же говорят и максимальные из известных на севере Русской платформы мощности вятского горизонта в бассейне Вятки (Строк, 1979). Поэтому, скорее всего, следует считать, что комплексу "Darwinuloides svijazhicus D. tataricus" юго-восточного борта Московской синеклизы соответствуют нефедовские слои бассейна Вятки, вообще слабо охарактеризованные остракодами и, таким образом, "безостракодовый комплекс" нефедовских слоев является фациальным аналогом комплекса "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus" глинисто-карбонатной пачки юго-восточного борта Московской синеклизы (а может быть, и каких-то верхних частей комплекса "Suchonella typica, S. cornuta"). Кстати, сами З.И. Бороздина и А.Г. Олферьев (1970) отмечают, что эта глинисто-карбонатная пачка слабо охарактеризована остракодами во всех районах бассейна р. Вохмы.

На Сухоне и М. Сев. Двине, по данным геологов Саратовского университета (Молостовский и др., 1979; Опорный разрез..., 1981), комплекс "Darwinuloides tataricus, D. svijazhicus" и синхронный ему "безостракодовый" комплекс не выделяются. Верхняя часть разреза татарского яруса охарактеризована здесь комплексом остракод с Suchonella typica, S. cornuta, Darwinuloides svijazhicus и D. tataricus и может быть, следовательно, сопоставлена с быковскими слоями Вятки и песчано-глинисто-карбонатной и карбонатной пачками юго-восточного борта Московской синеклизы. Отложения же, соответствующие глинисто-карбонатной пачке юго-восточного борта Московской синеклизы, таким образом, на Сухоне и М. Сев. Двине следует считать размытыми. Этот вывод, однако, противоречит точке зрения А.Г. Олферьева (1974), который сопоставляет по литологическим признакам (устное сообщение) глинисто-карбонатную пачку юго-восточного борта Московской синеклизы с комарицкими слоями Большой Северной Двины, которые, в свою очередь, соответствуют, очевидно, комарицким слоям М. Сев. Двины.

Повсюду на севере Русской платформы в середине вятского горизонта прослеживается цепочка линз, сложенных серыми старичными глинами и содержащих большое количество растительных остатков хорошей сохранности (Бороздина, Олферьев, 1970; Строк, 1979). Эти глины могут служить маркирующим горизонтом при сопоставлении разрезов, с ними связаны все местонахождения татариновой флоры, имеющие вятский возраст. На юго-восточном борту Московской синеклизы они соответствуют основанию карбонатной пачки, на Вятке — верхам быковских слоев (линза у д. Мулино-Игнатьев, 1962), на М. Сев. Двине — слагают Аристовскую линзу, открытую еще В.П. Амалицким и описанную И.А. Ефремовым и Б.П. Вьюшковым (1955) как местонахождение остатков позвоночных.

К сожалению, точное положение Аристовской линзы относительно подразделений шкалы Н.А. Пахтусовой неизвестно. По одним данным (Молин, Колода, 1972; Опорный разрез..., 1981) она относится к комарицким слоям, по другим (Олферьев, 1974; Строк, Буслович, 1979) — к устюгским. Нами она условно помещается в комарицкие слои (см. рис. 1). Н.И. Строк (1979) и Э.А. Молостовский с соавторами (1979) помещают ее в основание второй снизу ритмопачки, выделяемой ими в сухонско-северодвинском разрезе вятского горизонта.

Существуют также противоречия, касающиеся положения Аристовской линзы относительно палеомагнитных зон. Н.И. Строк и А.Л. Буслович (Строк, Буслович, 1979; Строк, 1979) пишут, что смена прямой намагниченности на обратную (граница зон N_2P и R_3P) происходит несколько ниже подошвы линзы, а А.Н. Храмов (1963) — что несколько выше ее кровли. Геологи Саратовского университета (Молостовский и др., 1979; Опорный разрез ..., 1981) проводят границу палеомагнитных зон ниже подошвы Аристовской линзы, но на уровне самой линзы отмечают кратковременный эпизод прямой намагниченности. На Вятке граница зон N_2P и R_3P приходится на середину нефедовских слоев (Форш, 1963; Строк, 1979). Так что если комплексировать данные по остракодам и по палеомагнетизму, то следует считать, что "безостракодовому" комплексу нефедовских слоев соответствует кроме комплекса "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus" также верхняя часть комплекса "Suchonella typica, S. cornuta", которым охарактеризован весь разрез вятского горизонта на Сухоне и М. Сев. Двине, и что в этом районе размыта только самая верхняя часть татарского яруса, соответствующая самым верхам нефедовских слоев Вятки. Если считать, что смена знака намагниченности происходит ниже подошвы Аристовской линзы, то палеомагнитные данные вступают в противоречие с литологическими, а если считать, что выше, то граница быковских и нефедовских слоев на Сухоне и М. Сев. Двине приходится на интервал между кровлей линзы и границей палеомагнитных зон. К сожалению, палеомагнитные данные по разрезу юго-восточного борта Московской синеклизы отсутствуют, что затрудняет окончательную корреляцию трех рассматриваемых разрезов. Схема корреляции для случая, когда Аристовская линза относится к зоне N_2P, представлена на рис. 2. Такой вариант сопоставления разреза по Сухоне и М. Сев. Двине с разрезом по Вятке уже предлагался Н.Н. Форшем (1963).

Таковы проблемы, связанные с пониманием объема и содержания основных подразделений татарского яруса. Подробная фаунистическая характеристика этих подразделений приведена в статье А.Г. Олферьева (1974), а палеомагнитная — в работах А.Н. Храмова (1963), Н.Н. Форша (1963), Н.И. Строка (1979). В дополнение к фаунистической характеристике можно отметить только, что распространение конхострак в стратотипическом разрезе по Вятке не изучено, а комплексы двустворок, считавшиеся ранее разновозрастными, по новейшим данным Э.А. Молостовского с соавторами (1979) фациально замещают друг друга. В силу этих обстоятельств мы отказались от использования указанных групп для обоснования возраста местонахождений растительных остатков и опирались, в основном, на данные по позвоночным и остракодам.

В настоящее время на Русской платформе известно 17 местонахождений татариновой флоры, каждому из которых мы присвоили собственное имя (рис. 3) и которые можно разделить на три группы. Местонахождения 1—7, составляющие первую группу, находятся либо в пределах стратотипического разреза р. Вятки, либо разреза рек Сухоны и М. Сев. Двины, корреляция которого со стратотипом подробно обсуждалась выше. Поэтому их возраст устанавливается непосредственно по положению в разрезе (см. рис. 1). Вторую группу (местонахождения 8—12) составляют скважины, пробуренные на севере Русской платформы и вскрывшие маркирующий горизонт старичных глин с растительными остатками, проходящий в середине вятского горизонта. Возраст этих глин устанавливается в результате сопоставления их с соответствующими отложениями Вятки и М. Сев. Двины (Мулинская и Аристовская линзы) по характерному литологическую облику пород, обилию содержащихся в них растительных остатков, а также по сопутствующим комплексам остракод (когда они есть). Местонахождения 13—17, отнесенные к третьей группе, находятся в монотонных терригенных разрезах Оренбургской области, т.е. на значительном расстоянии от стратотипического района, и сопоставляются с ним на основании фауны остракод и позвоночных, а также палеомагнитных данных. Ниже для каждого местонахождения приводятся его адрес, фамилии исследователей, собиравших растительные остатки, и время сборов. Для местонахождений второй группы, кроме того, приводятся списки остракод, найденных совместно с растительными остатками, а для местонахождений третьей группы — полное обоснование возраста. Для местонахождений 4—7,15 и 17, где комплексы растительных остатков состоят не более чем из двух видов, приводятся также эти комплексы. Распределение видов ископаемых растений по остальным местонахождениям приведено в таблице 1.

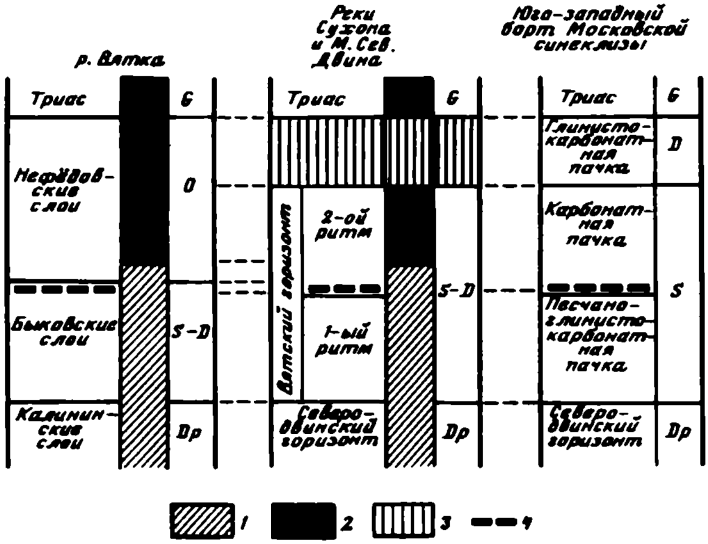


Рис. 2. Сопоставление разрезов вятского горизонта рек Вятки, Сухоны, Малой Северной Двины и юго-восточного борта Московской синеклизы

1, 2 — прямая (*1*) и обратная (*2*) остаточная намагниченность пород; *3* — отложения отсутствуют; *4* — маркирующий горизонт старичных глин с растительными остатками.

Комплексы остракод: *G* — гердалиевый; *D* — "Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus"; *S* — "Suchonella typica, S. cornuta"; *S-D* — "Suchonella typica, S. cornuta, Darwinuloides svijazhicus, D. tataricus"; *O* — "безостракодовый"; *Dp* — "Darwinula parallela"

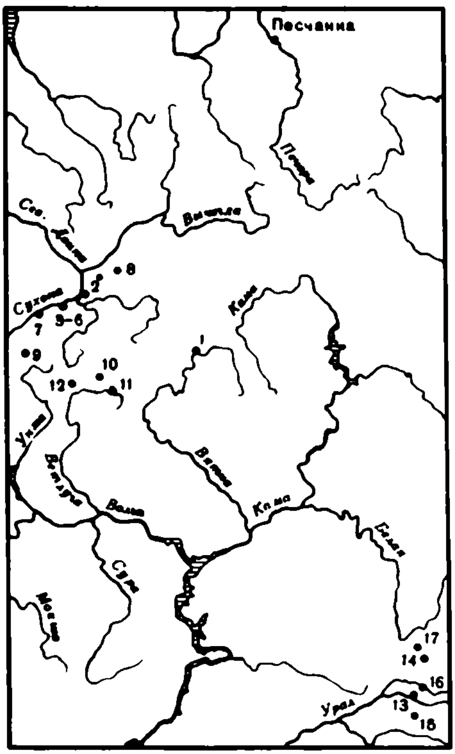


Рис. 3. Местонахождения татариновой флоры на Русской платформе и в Приуралье; номера местонахождений те же, что и на рис. 1

1. Мулино. Правый берег р. Вятки у юго-западной окраины д. Мулино Нагорского района Вологодской обл. А.Г. Олферьев, 1973 г.

2. Аристово. Правый берег р. М. Сев. Двины в 100 м выше по течению от пристани у с. Аристово. В.И. Чалышев (год неизвестен); А.Г. Олферьев, 1969 г.; М.Г. Миних, 1971; авторы и И.А. Игнатьев, 1976, 1978 гг.

3. Исады. Левый берег р. Сухоны примерно в 2 км ниже устья р. Мутовки и в 300 м выше д. Исады. А.Г. Олферьев, 1969 г.; М.Г. Миних, 1971 г.; авторы, 1978 г.

4. Микулино. Правый берег р. Сухоны напротив д. Микулино. С.Н. Баженова,

Таблица 1

Распространение видов татариновой флоры на Русской платформе

Виды	NN и названия местонахождений										
	1. Мулино	2. Аристово	3. Исады	8. Виледь	9. Титово	10. Дор	11. Луптюг	12. Калиновка	13. Вязовка	14. Александровка	16. Новокульчумово
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Pelliothallites tataricus		+									
Protosphagnum nervatum		+	+	+			+			+	
Rhizinigerites neuburgae		+		+							
Muscites sp. SVM-1		+									
M. sp. SVM-2		+		+							
M. sp. SVM-3		+									
Fasciostomia delicata		+	+	+							
F. sp. AVG-1		+									
Коры лепидофитов		?									
Стебли членистостебельных		+	+								
Fefilopteris pilosa		+	+								
Pecopteris sp. AVG-1		+									
Peltaspermopsis buevichiae		+		+	cf.	cf.			+		
P. sp. AVG-1			+							+	
P.? sp. AVG-2	+										
P.? sp. AVG-3									+		
P.? sp. AVG-4		+									
P.? sp. AVG-5							+				
Lopadiangium sp. AVG-1									+		
Tatarina olferievii						+	+		+	+	
Tatarina conspicua	+	+	cf.		+	+	+	+	+	+	
T. pinnata		+							+		
T. mira	+										
Stiphorus biseriatus					+				+		
Glossophyllum permiense					+				cf.		
Lepidopteris sp. SVM-1									+		
Salpingocarpus bicornutus		+	+	+	+						
S. variabilis		+	+	+	cf.				cf.		
S. sp. SVM-1									+		
S. sp. SVM-2		cf.	cf.	+							
S. sp. SVM-3		+									
S. sp. SVM-4					+						
S. sp. SVM-5		+									
Phylladoderma (Aequistomia) aequalis		+			cf.						
P. (A.) annulata		+	+	+							
P. (A.) rastorguevii			+								
P. (A.) trichophora			+								
P. (A.) tatarica					+				+		
P. (A.) sp. SVM-1					+						
Doliostomia krassilovii					+						
Amphorispermum sp. SVM-1			?		+						
Rhaphidopteris kiuntzelae					+				cf.		
Rhaphidopteris antiqua						+					
R. sp. indet.			+								?
Permotheca striatifera		+	+		+					+	
P. vesicasporoides		+	+		+						
P. vittatinifera		+									
Pursongia amalitzkii										cf.	
P. angustifolia									cf.		
P. beloussovae	+	+	+		+	+	+	+	+		cf.
Sphenarion ? sp. AVG-1					+			+			
Cordaites clercii										+	

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Sashinia aristovensis		+			+						
S. borealis				+							
Dvinostrobus sagittalis		+	+	+	?			+	?		
Quadrocladus dvinensis		+		aff.	+	+					
Q. borealis				+							
Q. schweitzern			+								
Geinitzia subangarica							+				
G. sp. SVM-1		+	+	+							
G. sp. indet.											?
Pseudovoltzia ? sp. SVM-1				+							
Arisada densa		+	+								

Примечание. В целях сокращения числа вертикальных граф в таблице комплексы растительных остатков для местонахождений N 4 (Микулино), N 5 (Стрельна), N 6 (Опоки), N 7 (Наволоки), N 15 (Блюменталь) и N 17 (Черниговский) приведены в общем списке местонахождений (см. стр. 15, 17, 19)

1971 г.; М.Г. Миних, 1971 г. Флора: стебли членистостебельных, Rhaphidopteris sp. indet.

5. Стрельна. Правый берег р. Сухоны в 1 км ниже устья р. Стрельны. М.Г. Миних, 1973 г. Флора: стебли членистостебельных.

6. Опоки. Левый берег р. Сухоны у д. Опоки. М.Г. Миних, 1972 г. Флора: коры лепидофитов, стебли членистостебельных.

7. Наволоки. Правый берег р. Сухоны у д. Наволоки. М.Г. Миних, 1973 г. Флора: Pursongia beloussovae.

8. Виледь. Архангельская обл., Вилегодский район, скв. 06, пробуренная 14-й экспедицией треста "Аэрогеология" в с. Павловском у автодорожного моста через р. Виледь, глубина 139—154,5 м. М.А. Степаненко, 1965 г. Остракоды (определения А.Э. Калис): Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. parallela (Spizh.), D. digitalis Misch., D. daedala Misch., Darwinuloides tataricus (Posn.), D. svijazhicus (Schar.), Suchonella cyrta Zek., Sinusuella vjatkensis Posn. и др.

9. Титово. Вологодская обл., левый берег р. Енгит (приток р. Юзы) примерно в 1,5 км к северу от д. Титово, скв. 4 (Титово), пробуренная Северо-Западным геологическим управлением, глубина 138—144,4 м. А.Л. Буслович, 1967 г. Остракоды (определения О.А. Яновской и Е.М. Мишиной): Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. parallela (Spizh.), D. spizharskyi Posn., D. lunjaki Kasch., Suchonella stelmachovi Spizh., S. cornuta Spizh., S. typica Spizh., S. circulata Misch., S. longuaris Misch., Sinusuella vjatkensis Posn. Tatariella stricta Misch., Volganella kashevarovi Belous., V. wetlugensis Belous., V. alata Misch., Placidea lutkevichi (Spizh.) и др.; преобладают виды Suchonella stelmachovi, S. cornuta и S. typica (комплекс "Suchonella typica, S. cornuta").

10. Дор. Костромская обл., Вохминский район, д. Дор, скв. 514 (Дор), пробеpенная 2-м Гидрогеологическим управлением на северо-западной окраине деревни, глубина 157,5—158 м. А.Г. Олферьев, 1964 г. Остракоды (определения Е.М. Мишиной): Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. parallela (Spizh.), D. fadeevi Belous., D. alia Misch., Suchonella stelmachovi Spizh., S. typica Spizh., S. cornuta Spizh. S. circulata Misch., S. longuaris Misch. и др. (комплекс "Suchonella typica, S. cornuta").

11. Луптюг. Кировская обл., правый берег р. Ветлуги в 26 км выше устья р. Вохмы, с. Луптюг, скв. 529 (Луптюг), пробуренная 2-м Гидрогеологическим управлением на северо-западной окраине села, глубина 108,1—113,7 м. А.Г. Олферьев, 1965 г. Остракоды (определения Е.М. Мишиной): Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. parallela (Spizh.), D. futschiki Kasch., D. lunjaki Kasch., D. fadeevi

Belous., D. undulata Misch., D. semptimera Misch., D. impostor Misch., D. alia Misch., D. fragilis (Schn.), D. aff. bona Misch., Suchonella stelmachovi Spizh., S. typica Spizh., S. cornuta Spizh., S. canta Misch., S. longuaris Misch., S. circulata Misch., S. (?) eminentis Misch., S. wologodskiella Misch., S. facilis Misch., Volganella vetlugensis Belous., V. magna Spizh., V. recta Misch., V. kaschevarovi Belous., V. gigantella Misch., V. (?) indulata Misch., V. truncata Misch., V. cancavus Misch., Placidea volgensis Belous., P. lutkevichi Spizh., Unzhiella gemella Misch., Darwinuloides tataricus (Posn.), Sinusuella ignota Spizh. и др. (комплекс "Suchonella typica, S. cornuta").

12. Калиновка. Костромская обл., Пышугский район, д. Калиновка, скв. 361 (Калиновка), пробуренная 2-м Гидрогеологическим управлением, глубина 153,5—160 м. В.Р. Лозовский, 1964—1965 гг. Остракоды во флороносной пачке не найдены. Непосредственно на ней с размывом залегает монотонная толща, сложенная преимущественно песчаниками в нижней части и глинами в верхней, с базальным конгломератом в основании. Эта толща охарактеризована (на глубине 120 м) триасовым комплексом остракод и конхострак и на основании этого отнесена к триасу. Вятский возраст флороносной пачки устанавливается по ее положению ниже основания триасовой толщи и литологического сходства с маркирующим горизонтом старичных глин.

13. Вязовка. Оренбургская обл., правый берег Вязовского оврага в 1,5 км от д. Вязовки (в 51 км на восток-юго-восток от Оренбурга), слой 133 точки наблюдения 937 по В.А. Гарянову (Путеводитель..., 1967). В.А. Гарянов и В.А. Селиверстов, 1961 г.; С.В. Мейен, 1965 г. В разрезе Вязовского оврага общей мощностью около 1000 м вскрываются отложения, возрастной интервал которых оценивается как верхнеказанский подъярус — нижний триас. Примерно в 640 м ниже флороносного слоя обнаружен комплекс остракод: Darwinula inornata Spizh., D. elongata Lun., Suchonella aff. stelmachovi Spizh., в 24 м ниже найден батрахозавр Scylacosuchus orenburgensis Tat., в 15 м выше — Dycinodon sp. и в 59 м выше — комплекс остракод: Darwinula inornata Spizh., D. parallela (Spizh.), D. polenovae Belous., D. fragiliformis Kasch., Suchonella stelmachovi Spizh. и др. Верхний остракодовый комплекс соответствует северодвинскому горизонту в его стратотипе, нижний — комплексу белохолуницких — сырьянских слоев вятского разреза или сухонской свите на Сухоне (Молостовский и др., 1979; Строк, 1979). Дицинодонты на Сухоне и М. Сев. Двине появляются лишь в северодвинской свите Люткевича (Олферьев, 1974). В монотонных терригенных разрезах юго-востока Русской платформы граница нижне- и верхнетатарского подъярусов (датируемых по фауне) проводится на основании циклостратиграфического анализа — по началу нового седиментационного цикла, выраженному несогласным налеганием песчано-конгломератовых русловых отложений на глинисто-карбонатные (Кулева, 1980), что вполне правомерно, так как в стратотипе эта граница также совпадает с началом нового цикла седиментации. В разрезе Вязовского оврага граница подъярусов татарского яруса проводится на основании этой методики в подошве слоя 71 точки наблюдения 1467 (Путеводитель..., 1967), т.е. на 23 м ниже флороносного слоя, который, таким образом, может быть отнесен к северодвинскому горизонту.

14. Александровка. Оренбургская обл., Октябрьский район, левый берег р. Купля у д. Ново-Александровка (в 6 км севернее с. Троицкого), в 100 м ниже по течению от моста через р. Куплю в северной половине деревни. В.П. Твердохлебов, 1963 г., С.В. Мейен, 1965 г. Совместно с растениями найдены остракоды (определения В.В. Спириной): Darwinula parallela (Spizh.), D. cf. inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. futschiki Kasch., D. perlonga Schar., D. chramovi (Gleb.), D. elongata Lun., D. ex gr. fragiliformis Kasch. (Мейен, Твердохлебов, 1966). Этот комплекс соответствует северодвинскому горизонту в его стратотипе. Судя по присутствию в нем вида Darwinula futschiki и отсутствию видов Suchonella typica, S. cornuta, Darwinuloides svijazhicus и D. tataricus, наиболее вероятна средняя часть горизонта.

15. Блюменталь. Оренбургская обл., Буртинский район, верховья Блюментальского оврага в 3 км восточнее с. Блюменталь. В.А. Гаряинов, 1961 г.; С.В. Мейен, 1967 г. Вместе с растительными остатками найдены остатки позвоночных Chroniozuchus mirabilis Vjusch., Kotlassia sp., Archosaurus sp., Inostrancevia sp., Nycteroleter cf. ultimus Tschud. et Vjusch. и остракод (Кулева и др., 1967; Твердохлебова, 1976). Г.В. Кулева с соавторами и Г.И. Твердохлебова приводят разные комплексы остракод, вероятно, собранные на разных уровнях (флора попадает между этими уровнями — см. Путеводитель..., 1967). Комплекс, приводимый Г.В. Кулевой с соавторами (вероятно, нижний), представлен видами Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., Suchonella stelmachovi Spizh., S. typica Spizh. Г.И. Твердохлебова указывает остракод Darwinula inornata Spizh., D. parallela (Spizh.), D. parallela var. typica Lun., D. cf. perlonga Schar. Комплекс позвоночных соответствует верхнетатарскому подъярусу (Олферьев, 1974) и верхней группировке батрахозаврового комплекса, которую Г.И. Твердохлебова (1976) считает вятской. Формы, характеризующие по А.Г. Олферьеву (1974) вятские отложения, в нем, однако, отсутствуют. Судя по тому, что вид Suchonella typica отсутствует в верхнем комплексе остракод, он в данном местонахождении немногочислен. Поэтому комплекс остракод этого местонахождения соответствует комплексу "Darwinula parallela" и позволяет, скорее всего, отнести его к верхам северодвинского горизонта. Этому не противоречат и данные о прямой остаточной намагниченности пород этого местонахождения, приводимые Э.А. Молостовским (1967), который относит их к палеомагнитной зоне N_2P. Флора: Lopadiangium sp. indet., Pursongia sp. indet.

16. Новокульчумово. Левый отвершек оврага, впадающего справа в р. Сакмару в 1,2 км западнее с. Новокульчумово Саракташского района Оренбургской обл. В.А. Гаряинов, 1961. Вместе с остатками флоры встречены остракоды (определения В.В. Спириной); Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. aff. parallela (Spizh.), D. elongata Lun., Suchonella nasalis (Shat.), S. stelmachovi Spizh. и др., указывающие на северодвинский возраст вмещающих отложений. Присутствие в этом комплексе вида Suchonella nasalis (Shat.) делает более вероятным сопоставление вмещающих их отложений с низами северодвинского горизонта в его стратотипе (Олферьев, 1974; Строк, 1979), однако Н.Н. Форш (1963) указывает этот вид даже из нефедовских слоев Вятки.

17. Черниговский. Левый берег р. Накыз у восточной окраины пос. Черниговский Башкирской АССР. В.П. Твердохлебов, 1964. Совместно с флорой найдены остракоды (определения В.В. Спириной): Darwinula inornata Spizh., D. inornata var. macra Lun., D. parallela (Spizh.), D. parallela var. typica Lun., D. daedala Misch., D. futschiki Kasch., D. cultella Misch., D. undulata Misch., D. chramovi (Gleb.), D. ex gr. elongata Lun., Gerdalia acus Misch. и др., свидетельствующие о соответствии вмещающих отложений северодвинскому горизонту, вероятно, его средней части (совместное присутствие видов Darwinula chramovi, D. elongata и D. undulata). Флора: Pursongia beloussovae, Peltaspermopsis cf. buevichiae.

Помимо перечисленных местонахождений татариновая флора, судя по литературным данным, известна еще в 10 местонахождениях, список которых приводится ниже. Поскольку указываемые в литературе определения растений из этих местонахождений сомнительны (см. главу 1), а для некоторых из них неизвестно их точное стратиграфическое (или даже географическое) положение, то данные по ним не включены в общий список растений татариновой флоры (см. табл. 1) и не учитывались при ее общей характеристике.

а) Луза. Р. Юг вблизи устья р. Лузы: листья типа Glossopteris (Zalessky, 1937).

б) Соколки. Урочище Соколки, правый берег р. М. Сев. Двины у д. Ефимовской, в 17 км выше г. Котласа: Pursongia amalitzkii Zal. (Залесский, 1933).

в) Пустые. Д. Пустые у Черняков, р. М. Сев. Двина: Pursongia amalitzkii Zal. (Залесский, 1933).

г) Спасопреображенское, Р. Б. Сев. Двина напротив погоста Спасопреображенского: Pursongia amalitzkii Zal. (Залесский, 1933).

д) Юшково. Вологодская обл., левый берег р. Пурсанги (правый приток р. Городишны) у д. Юшково: Pursongia angustifolia Zal. (Залесский, 1933; Zalessky, Tschirkova, 1937).

е) Малая Каменная. Правый берег р. Сухоны у д. Малая Каменная: Pecopteris sp. ("Dvinopteridium edemskii") (адрес на этикетках, написанных М.Д. Залесским).

ж) Климово. Левый берег р. Сухоны у д. Климово (Варюхина и др., 1981).

з) Федосово. Левый берег р. Сухоны у д. Федосово. Комплекс приводится совместно с предыдущим местонахождением и включает Paracalamites sp., Annulina sp., Pecopteris sp., Pursongia sp., Pityophyllum permiensis Zal., Samaropsis sp. (Варюхина и др., 1981).

и) Братниково (Брагенково?). Правый берег р. М. Сев. Двины у д. Братниково. Комплекс приводится совместно с местонахождением Исады и включает Musci, Protosphagnum sp., Lycopodiales, Megaspora, Paracalamites sp., Taeniopteris cf. eckardii Germar, T. cf. jejunata Gr. Eury, T. sp., Sylvopteris conspiqua Zal., Pursongia sp., Tatarina sp., Lepidopteris sp., Neuropteris (?) sp., Angaridium (?) sp., Dvinopteridium edemskii Zal., Ginkgophyllum aff. simile Zal., G. sp., Glossophyllum cf. angustifolium Stanisl., G. sp., Baiera sp., Phylladoderma meridionalis S. Meyen, P. (Aequistomia) sp., P. sp., Ullmannia sp., Voltzia mamadyschensis Zal., Carpolithes sp., Cordaicarpus aff. tchemulakiensis Such., C. sp., Cardiocarpus sp., Samaropsis sp., Bardocarpus superus Neub., B. sp., Nucicarpus piniformis Neub., Angarocarpus (?) sp., Permotheca sardykensis Zal., P. sp., Peltaspermum sp., (?) Taibia cf. tyrganensis Zal., Antevsia (?) — Antricocladus fimbriatus Zal., Pterophyllum (?) sp., Entsovia sp., Entsovia (?) — Slivkovia (?) sp. (Варюхина и др., 1981).

Кроме того, в дальнейшем тексте нами упоминаются следующие четыре местонахождения, не относящиеся к верхнетатарскому подъярусу Русской платформы.

Черепановка. Оренбургская обл., Октябрьский район, р. Бурунча в 0,7 км выше с. Черепановка. Сборы В.П. Твердохлебова, 1963—1964 гг. Вместе с растениями здесь найдены остракоды Darwinula fragiliformis Kasch., D. chramovi (Gleb.), D. elongata Lun., D. irinae Bel., D. ex gr. belebeica Bel., Suchonella nasalis (Shar.), S. stelmachovi Spizh. и др., указывающие на раннетатарский возраст вмещающих отложений. Из растений отсюда определены Permotheca sardykensis и Salpingocarpus? buruntschensis.

Залазна. Овраг, впадающий справа в ручей Большая Залазна (правый приток р. Белой, крайний восток Кировской области) в его верховьях, примерно в 11 км юго-восточнее поселка Залазна. Сборы О.Е. Чумакова, 1965 г. Остатки флоры обнаружены здесь в виде дисперсных фитолейм, включенных в гальку, которая состоит из окатанных и полуокатанных обломков аргиллитов и глин и слагает крупно-среднегалечный конгломерат предположительно раннетриасового возраста. Отсюда определены Tatarina sp., Doliostomia krassilovii и Sphenarion ? sp. AVG-1.

Кедровый Шор. Скважина 137 (Кедровый Шор), пробуренная ЦНИЛ (г. Ухта) на правом берегу р. Печоры примерно в 40 км (по прямой) выше г. Печора, глубина 527,6 — 528 м. Сборы Р.П. Сливковой, 1963 г. Флора: Paracalamites sp., Tatarina sp.

Песчанка. Скважина 171 (Песчанка), пробуренная Тиманской геолого-разведочной партией на правом берегу р. Печоры в 13,5 км (по прямой), ниже г. Печора, глубина 351,6—377 м. Сборы Р.П. Сливковой, 1964 г. Флора: Phylladoderma (Aequistomia) trichophora, Doliostomia pechorica.

О возрасте двух последних местонахождений см. главу 5.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ
ОПИСАНИЕ РАСТЕНИЙ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Ниже приводятся описания растений, наиболее типичных и важных для характеристики татариновой флоры и ее связей с другими флорами. Где было возможно, мы пытались установить прижизненное сочетание дисперсных частей. Для этого служили издавна используемые в палеоботанике критерии — совместное нахождение частей, особенно если оно выдерживается на фоне разных ассоциаций (в том числе и при переходе в другие фитохории), наличие характерных морфологических маркеров (например, эпидермальных признаков или своеобразных смоляных телец в мезофилле), данные об общем облике родственных растений, известных в других флорах. Использовалось сонахождение остатков в копролитах. Связь миоспор и макроостатков устанавливалась с помощью изучения миоспор в спорангиях, микропиле семян или налипших большими массами на поверхность кутикулы. Иногда можно было опереться просто на метод исключения (см. описание вида Fasciostomia delicata, с которым мы сопоставляем ассоциирующие мегаспоры).

Установление прижизненной связи частей и соответствующих им формальных родов порождает таксономические и номенклатурные проблемы. Обычно роды ископаемых растений выделяются безотносительно к тому, как связывались ныне дисперсные части при жизни. Поэтому роды в большей мере отражают классификацию органов, чем самих растений. Роды самих растений, если удается их реконструировать, вообще не находят отражение в таксономии и номенклатуре. Для обозначения реконструированных растений палеоботаники обычно указывают один из родов, установленных для определенного класса частей.

При описании пельтаспермовых ниже предпринята попытка как-то связать сведения о прижизненной ассоциации частей с объемом родов, выделяемых по разным частям. В значительной степени именно из этих соображений выделен род Peltaspermopsis. Его отличиям от Peltaspermum придан родовой ранг, поскольку другие части (листья, семена, пыльца), сочетавшиеся при жизни с Peltaspermopsis, принадлежат к иным родам, чем соответствующие части, сочетавшиеся при жизни с Peltaspermum. При этом возникли трудности с распределением между этими родами тех пельтоидов, которые пока не связаны с определенными типами листьев, семян и пыльцы или имеют плохую сохранность. Принятые в этих случаях решения пояснены в характеристике рода Peltaspermopsis.

Свои проблемы возникли и при разграничении других родов. При этом принимались разные решения в зависимости от конкретной ситуации, которая и изложена в разделах "Замечания".

Не меньшие трудности вызывала видовая систематика, особенно когда по какому-либо роду имелся обширный эпидермально-кутикулярный материал. В отношении Tatarina эти сложности уже рассматривались нами (Мейен, Гоманьков, 1980, с. 116—117). Указывалось, что среди листьев Tatarina можно выделить типы, достаточно резко отличающиеся по эпидермально-кутикулярным признакам, так что видовая самостоятельность крайних форм кажется очевидной. Однако, изучая десятки и тем более сотни препаратов из листьев одного местонахождения, мы видим заполнение промежутка между крайними типами множеством переходных форм. Складывается своеобразная ситуация: в каждом местонахождении большинство экземпляров приходится относить к одному, довольно полиморфному виду, а количество экземпляров, принадлежащих тому же виду, в других местонахождениях оказывается очень небольшим. Так же обстоит дело с видами, относящимися к Salpingocarpus, Phalladoderma (Aequistomia) и Quadrocladus.

С подобными трудностями палеоботаники, изучавшие массовый материал, уже сталкивались. Дилчер и Поттер [Dilcher, 1973; Potter, Dilcher, 1980), изучавшие эоценовые покрытосеменные юго-запада Северной Америки, отмечают, что у некоторых видов тонкие кутикулярные признаки варьируют от одного местонахождения к другому. Они связывают это явление с разновозрастностью местонахождений и микроэволюцией видов. Гаррис (Harris et al., 1974) указывает, что при классификации гинкговых и чекановскиевых юры Йоркшира пришлось объединять в один вид довольно сильно отличающиеся формы разных местонахождений, хотя в каждом из этих местонахождений присутствовала обычно только какая-нибудь одна форма. Он подчеркнул, что трудности с разделением видов возникают из-за необычно большого количества изученных экземпляров из многих местонахождений (т.е. отнюдь не из-за недостатка материала). Гаррис высказывает предположение, что виды ископаемых голосеменных, выделявшиеся палеоботаниками по небольшому материалу, иногда скорее являются локальными популяциями более крупного вида. Очевидно, что палеоботаники вплотную столкнулись с проблемой, которая, с одной стороны, породила давнюю дискуссию о политипической концепции вида, а с другой — привела к становлению особой биологической дисциплины — фенетики популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

В настоящее время нами сделано около 800 препаратов Tatarina, оолее 200 препаратов Phylladoderma (Aequistomia), более 100 препаратов Salpingocarpus и более 150 препаратов Quadrocladus (не считая многочисленных дисперсных кутикул и экземпляров, изученных с люминесцентным микроскопом без изготовления препаратов). Главным критерием отнесения даже довольно сильно отличающихся экземпляров к одному виду для нас было наличие переходных форм, особенно в материале из одного слоя. То, что некоторые эпидермальные признаки, нередко служащие для выделения ископаемых видов (например, папиллозность покровных клеток, бóльшая кутинизация побочных клеток по сравнению с покровными и др.) сильно меняются в пределах вида и нередко контролируются локальными экологическими условиями, известно по современным растениям. Выявить подобные варьирующие признаки у ископаемых растений можно с помощью признаков, которые мы назвали видовыми маркерами. В качестве таковых выступают заметные и неварьирующие в одном местонахождении признаки, такие, как укрупненные клетки с основаниями папилл или одноклеточных волосков (трихоподии) у Phylladoderma (Aequistomia), Doliostomia и Tatarina. В случае P. (A.) trichophora этот специфический признак сочетается с не менее специфической ребристостью нижней кутикулы. Трудно предположить, что листья, обладающие двумя такими признаками, да к тому же происходящие из единственного местонахождения, принадлежат двум видам. Приняв их видовую общность и обособленность, мы можем проследить изменчивость других признаков. Оказалось, что папиллозность покровных клеток на одной или обеих сторонах листа изменяется от почти полного отсутствия папилл до четких папилл на всех клетках, варьирует также отчетливость радиальных стенок, степень рядности клеток, наличие и длина угловых шипов. Поэтому подобные признаки не используются нами для разграничения видов подрода Aequistomia татариновой флоры. Использование видовых маркеров позволило свести разнообразие эквистомий татариновой флоры к 7 видам. Так же мы поступали и в отношении видов других родов. При определении внутривидовых вариаций у Tatarina, Salpingocarpus и Quadrocladus можно было учесть изменения признаков разных листьев одного побега, разных семян одного пельтоида.

По-видимому, в видовом отношении татариновая флора гораздо богаче, чем получается из составленных нами списков. Особенно это касается рода Tatarina, в котором изготовление все новых препаратов так и не привело к "таксономическому насыщению". Последнее почти достигнуто в случае Aequistomia. Распределение материала по видам было сделано по 120 экземплярам с достаточно хорошо сохранившимся комплексом эпидермальных признаков. Затем было сделано дополнительно около 80 препаратов по разным местонахождениям.

Их изучение не потребовало внесения существенных изменений ни в список используемых таксономических признаков, ни в диагностику предварительно установленных видов.

Отдельно следует остановиться на отнесении родов к надродовым таксонам. Иногда часть видов рода достоверно принадлежит некоему семейству или таксону более высокого ранга, а систематическое положение других видов рода неопределенно. Например, часть видов рода Pursongia наверняка принадлежит Peltaspermaceae, но о систематическом положении вида P. asiatica Zal. из карбона Сибири ничего не известно. О систематическом положении некоторых родов мы судим по их близости к тем родам, принадлежность которых к определенному семейству или порядку известна. Так, род Rhaphidopteris по комплексу признаков связан сразу с несколькими родами порядка Peltaspermales и может быть под вопросом отнесен к этому порядку. Такие роды, которые условно, иногда просто из соображений удобства, включаются в определенный надродовой таксон, называются нами сателлитными по отношению к этому таксону.

ОТДЕЛ BRYOPHYTA. МОХООБРАЗНЫЕ

В татариновой флоре обычны мохообразные. Их можно разделить на следующие основные группы: 1) типичные печеночники; 2) типичные листостебельные мхи; 3) изолированные листья и иные фрагменты, которые могут принадлежать как печеночникам, так и листостебельным мхам. Ниже описываются наиболее полные остатки первых двух групп, причем типичные печеночники из перми описываются впервые.

Принимаемая ниже классификация мохообразных сильно упрощена, поскольку гаметангии и спорогоны не найдены в органической связи с имеющимися остатками. Фрагментарность остатков не позволила проследить изменчивость признаков в пределах индивида. Можно было, опираясь на признаки, которым обычно придается видовое и родовое значение (форма, величина и расположение клеток и др.), выделить большее число таксонов. Едва ли это целесообразно делать на имеющемся материале, хотя он и обилен. До получения более полных экземпляров лучше оперировать более крупными, но яснее разграниченными таксонами.

КЛАСС HEPATICOPSIDA. ПЕЧЕНОЧНИКИ

В палеоботанике приходится использовать для диагностики подклассов и порядков упрощенный набор признаков. Стерильные талломные формы со слабо дифференцированной клеточной структурой (нет воздушных камер; крылья, т.е. часть слоевища по обе стороны от срединного ребра, сложены однородными клетками, иногда однослойные; срединное ребро может быть нечетким или вовсе отсутствует) в литературе относятся к анакрогинным юнгерманиевым (порядок Metzgeriales), хотя такими же признаками могут обладать антоцеротовые, сферокарповые и моноклеевые. Такие талломные формы рискованно относить к определенным порядкам и даже подклассам. Не зная гаметангиев, спорогонов и сопровождающих органов, слишком трудно выделять среди ископаемых форм и роды, сравнимые по объему с современными. Правда, попытки выделять такие роды делались (Pallavicinites Schuster, Aporothallus Krassilov и др.). Не подвергая сомнению самостоятельность уже выделенных родов, мы считаем, что для стерильных талломных форм, лишенных признаков, достаточно броских и таксономически явно весомых, лучше ограничиться выделением очень небольшого числа родов по легко наблюдаемым и немногочисленным признакам.

Талломы, не имеющие ни срединного ребра, ни ризоидов, лучше всего включать в род Thallites Walton, возможно объединяющий не только печеночников, но и другие слоевищные растения. Талломы с одноклеточными ризоидами и отчетливым срединным ребром, резко отграниченным от однослойных или многослойных крыльев, клетки которых заметно не дифференцированы, можно относить к роду Metzgeriites Steere, типовой вид — M. glebosus (Harris) Steere. К роду Blasiites Schuster с типовым видом B. lobatus (Walton) Schuster целесообразно относить слоевища со срединным ребром, ризоидами и крыльями, рассеченными на глубокие лопасти. Талломы с ризоидами, но с отсутствующим или очень нерезким срединным ребром, одно- или многослойной пластинкой выделяются ниже в новый род Pelliothallites. От распределения уже описанных видов печеночников по этим родам мы воздерживаемся до проведения специальной ревизии.

Род Pelliothallites S. Meyen, gen. nov.

Родовое название от родов Pellia и Thallites.

Типовой вид — Pelliothallites tataricus S. Meyen, sp. nov.

Диагноз. Слоевище повторно делящееся, осевая часть несколько утолщена, но не образует срединного ребра, нижняя сторона несет одноклеточные ризоиды.

Pelliothallites tataricus S. Meyen, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1—12; рис. 4, *а—г*

Видовой эпитет от татарского яруса.

Голотип — ГИН N 4552/412-1 (табл. I, фиг. 1—6, 11, рис. 4*б*); Аристово.

Описание. Экземпляры были получены при объемной мацерации, и подсчет их сделать нельзя, так как части одного экземпляра могли разделиться при мацерации. Голотипом выбран наиболее крупный фрагмент, отделенный от скопления слоевищ, возможно при жизни принадлежавших одному экземпляру (весь препарат 4552/412-1). Края у голотипа сильно повреждены. Лишь в верхней части (рис. 4*б*, справа наверху) можно видеть полную ширину таллома (2—2,5 мм). Края неправильно-волнистые. Таллом дихотомирует. Осевая зона почти не выделяется толщиной фитолеймы. Количество слоев клеток подсчитать трудно. В крыльях видно по крайней мере две системы межклеточных швов. Во многих местах сдвоенные швы образуются из-за сплющивания таллома, так что швы верхней и нижней сторон ложатся рядом (рис. 4*г*). Разные стороны таллома нельзя разделить фокусировкой. Лежащие на боку радиальные стенки темнее совмещенных периклинальных (рис. 4*в*). Крылья состоят из одного-двух слоев многоугольных клеток длиной около 100 (60—150) мкм и шириной 30—50 мкм, вытянутых косо по отношению к оси, более изометричных у края. Вдоль оси количество слоев увеличивается. Здесь клетки сильно продольно вытянуты, их длина до 150 мкм, ширина 15—30 мкм. У отдельных экземпляров клетки крыльев и осевой зоны могут быть несколько крупнее или мельче. Часто осевая часть сопровождается продольными складками таллома, так что создается впечатление срединного ребра. На табл. I, фиг. 7, 8 показана округленная верхушка таллома в окружении выростов крыльев. Вблизи верхушки много коротких ризоидов (слизевых сосочков?). Ризоиды (рис. 4*а*; табл. I, фиг. 5—12) неравномерно покрывают всю осевую зону, около 20 мкм в поперечнике, внутри гладкие, при основании расширены, верхушки простые закругленные, длина до 1 мм. При отделении ризоидов на клетках остаются отверстия. Некоторые клетки несут центральные утолщения (рис.4*в*), возможно, это недоразвитые ризоиды. В осевой части среди ризоидов одиночно или вытянутыми группами размещаются округлые или овальные многоклеточные выводковые (?) тела ("dark plates" — Harris, 1961). Они однослойные, в центре могут быть двухслойные. Некоторые клетки слоевища (табл. I, фиг. 11) содержат компактные скопления темных зерен, внешне напоминающие скопления масляных телец.

В одном штуфе с голотипом были найдены три фрагмента, напоминающие створки коробочки печеночника (один экземпляр получен из другого штуфа).

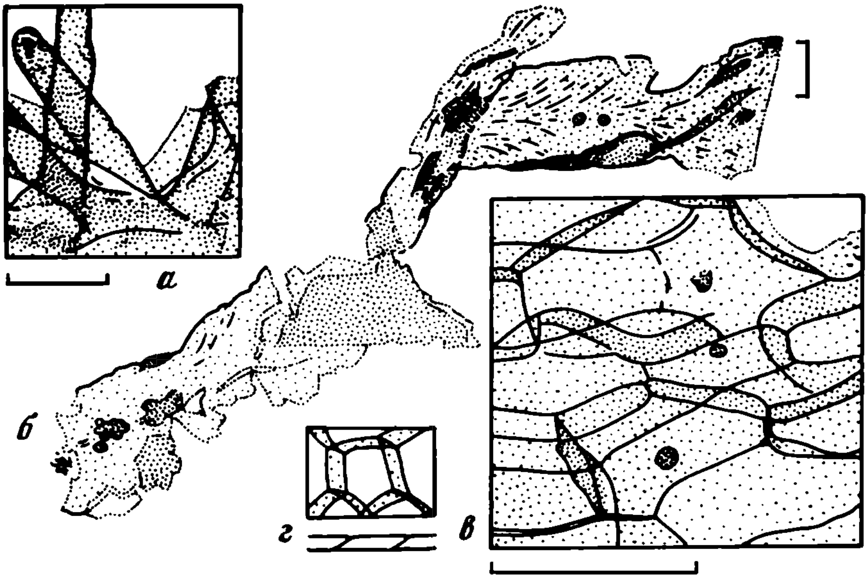


Рис. 4. Pelliothallites tataricus sp. nov.:

а — ризоиды, преп. N 4552/377-7-2(В), пункт 1; *б* — голотип N 4552/412-1 (табл. I, фиг. 2—6), вид слоевища в препарате, темные точки — выводковые тела, штрихами показано направление клеточных рядов; *в* — клеточная сеть, темные пятна — центральные утолщения; *г* — удвоение клеточных контуров при сжатии фитолеймы; длина линейки 50 мкм (а, в) и 1 мм (б); Аристово

Наиболее полный экземпляр (табл. I, фиг. 13, 14) овальный, сложен продольными рядами клеток с удлиненными узловатыми или полукольчатыми утолщениями. Возможно, эти остатки принадлежат описываемому виду (хотя это могут быть и спорангии членистостебельных).

Сравнение. Из описанных в литературе видов под диагноз рода Pelliothallites подходит только Hepaticites langii Walton из среднего карбона Англии. P. tataricus отличается от H. langii отчетливо скошенной ориентировкой более крупных клеток по обе стороны от оси слоевища, сильной вытянутостью осевых клеток, слабой лопастностью края, более длинными ризоидами, присутствием выводковых тел. Из современных печеночников P. tataricus ближе всего к Pellia.

Местонахождение. Аристово (более 50 фрагментов из 4 штуфов).

КЛАСС BRYOPSIDA. БРИОПСИДЫ

ПОДКЛАСС BRYIDAE. БРИЕВЫЕ.

К бриевым ниже отнесены все листостебельные мхи татариновой флоры, имеющие отчетливую среднюю жилку в листьях. При отсутствии данных о строении гаметангиев и спорофитов нецелесообразно подразделять столь древние мхи на порядки и семейства. Соответственно мы воздерживаемся и от принятия порядка Protosphagnales для пермских мхов, поскольку 1) у Protosphagnum степень дифференциации клеток иногда сильно варьирует даже в пределах одного листа, 2) видна полная серия переходных форм от Protosphagnum к Intia и 3) есть формы (Muscites sp. SVM-1), совмещающие в строении клеточной сети черты протосфагновых и прочих мхов. Выделенные ниже виды, видимо, сборные и в дальнейшем потребуют разукрупнения, для чего требуются более полно облиственные побеги.

Родовая систематика листостебельных мхов сталкивается с теми же трудностями, что и печеночников. М.Ф. Нейбург (1960) и другие палеоботаники выделяли роды по строению листьев, даже изолированных. Некоторые из выделенных родов хорошо различаются, различия между другими родами (например, Uskatia, Bajdaievia и Salairia) менее отчетливы. Думается, что стерильные побеги и изолированные листья без броских признаков лучше относить к формальному роду Muscites, если нет иного подходящего рода из уже описанных.

Род Protosphagnum Neuburg, 1960

Типовой вид — Protosphagnum nervatum Neuburg.

Замечания. Род Protosphagnum с единственным видом P. nervatum был опубликован в 1958 г. (Нейбург, 1958; Neuburg, 1958) без указания голотипа типового вида, что было сделано позже (Нейбург, 1960). В диагноз рода (Нейбург, 1960; Фефилова, 1978б) следует внести исправления. Было показано (Мейен, Твердохлебов, 1966), что основание листа не закругленное, как считалось, а с сильно развитыми ушками (в статье С.В. Мейена и Твердохлебова не было показано, что основание стеблеобъемлющее). У описываемых ниже экземпляров найдены также 1) редуцированные "черешковые" листья (выводковые?), встречающиеся в прикреплении (рис. 5*с*; табл. II, фиг. 2) и изолированно (рис. 5*и*—*л*), 2) листья, в нижней части которых клетки дифференцированы по форме, но не по плотности (рис. 5*м*—*п*), такие листья есть и в типовом материале.

Дифференцировка клеток по форме и плотности характерна и для родов Vorcutannularia и Junjagia. Эти три рода выделялись в порядок Protosphagnales. Однако дифференцировка клеток по форме, а иногда и по плотности встречается также у Syrjagia rectiserialis Fef. (Фефилова, 1978б, табл. 14, фиг. 1б, табл. 15, фиг. 2в) и Salairia singularis Fef. (там же, табл. 8, фиг. 2а). Поэтому рискованно относить пермские мхи к разным подклассам (Sphagnidae и Bryidae) только по степени дифференцировки клеток (некоторая дифференцировка клеток известна и у современных Bryidae). Соотношение Protosphagnum, Junjagia и Vorcutannularia нуждается в уточнении.

Protosphagnum nervatum Neuburg

Табл. II, фиг. 1, 2; рис. 5

Protosphagnum nervatum: Нейбург, 1958, с. 103, табл. 1, фиг. 7, 8; Neuburg, 1958, с. 24, табл. 4; Нейбург, 1960, с. 75, табл. 71—74, табл. 75, фиг. 1, 2, табл. 76—78, рис. 43—52; Мейен, Твердохлебов, 1966, рис. 1, 2; Фефилова, 1978б, с. 83, табл. 21, 22, фиг. 1, 2, рис. 21.

Описание. Имеются изолированные листья (иногда массовыми скоплениями) и облиственные побеги. Наиболее полный побег изображен на рис. 5*р*, где видны прикрепление листьев, стеблеобъемлющие основания их, "черешковые" листья (рис. 5*с*; табл. II, фиг. 2) и компактная группа недоразвитых листьев (почка; рис. 5*р*, рядом с крестом). По размеру листьев и их ушек, размеру и форме клеток, степени их дифференцировки по плотности, длине и форме краевых зубчиков и другим признакам листья очень разнообразны, но выделить более дробные виды не удается. У некоторых листьев клетки в нижней части листа почти не дифференцированы по плотности (рис. 5*а*—*д*, *м*—*п*), так что фрагменты нижних частей таких листьев более сходны с Intia, чем с Protosphagnum. При большом увеличении на большинстве листьев (рис. 5*а*, *б*, *з*) виден двойной контур клеток из-за того, что при сплющивании листа швы между клетками по разным сторонам листа не совмещаются. Более светлые клетки (гиалиновые, по М.Ф. Нейбург) одиночные (рис. 5*о*, *п*, *т*), парные или собраны по трое с изогнутой, прямой или Т-образной перегородкой между ними (рис. 5*а*, *з*). Часто периклинальные стенки этих клеток выпадают, а от перегородок между ними остаются лишь небольшие шиповидные остатки. "Черешковые" листья (рис. 5*и*—*л*, *р*, *с*; табл. II, фиг. 2) с мощной средней жилкой, ровным утолщенным краем и отчетливой дифференцировкой клеток (рис. 5*л*).

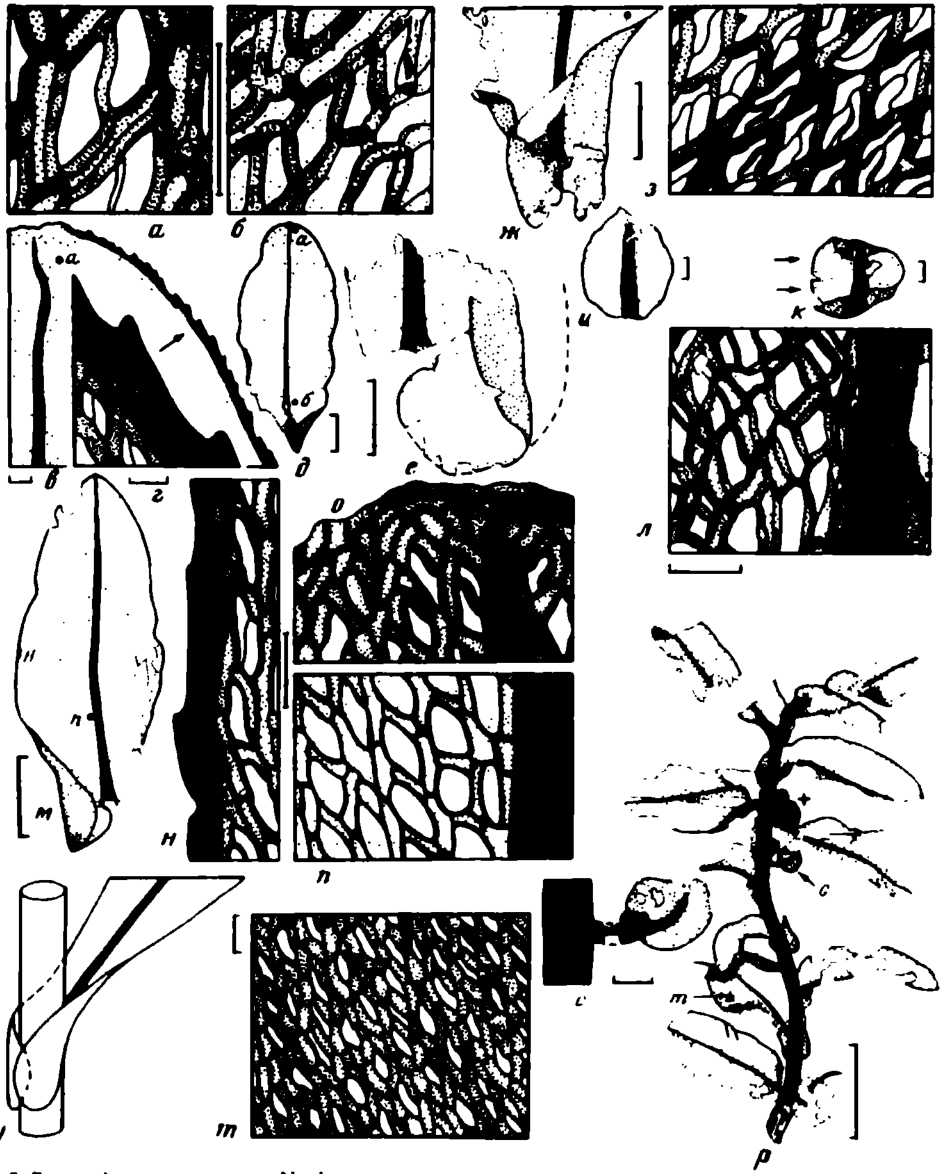


Рис. 5. Protosphagnum nervatum Neub.:

а — клеточная сеть в верхушке листа, видны дифференцировка клеток по плотности и удвоение клеточных контуров от сжатия фитолеймы, преп. N 3774/3Б-59, пункт 1; *б* — тот же лист, клеточная сеть в его нижней части, дифференцировки клеток по плотности нет, видно удвоение клеточных контуров, пункт 2;*в-д* — тот же лист; *в* — верхушка со средней жилкой и зубчатым краем, точка — пункт 1; *г* — деталь края в месте, показанном стрелкой; *д* — общий вид листа с помеченными пунктами 1 (наверху) и 2 (внизу); *е* — стеблеобъемлющее основание листа, пунктир показывает контур листа при отгибе завернутой части (см. табл. II, фиг. 1), преп. N 3774/3б-12; *ж* — стеблеобъемлющее основание листа с характерно завернутыми ушками, точка — пункт 3, преп. N 3774/3б-22; *з* — тот же лист, клеточная сеть в пункте 3, видны удвоение клеточных контуров и четкая дифференциация клеток по плотности; *и* — изолированный парафиллий, преп. N 3774/3б-44; *к, л* — изолированный парафиллий и его клеточная сеть со средней жилкой, преп. N 3774/3б-14; *м—п* — лист с сильным изменением дифференцировки клеток по плотности преп. N 3774/3б-63-1; *м* — общий вид, стрелка показывает пункт 2, точка — пункт 1; *н, о* — клеточная сеть с четкой дифференцировкой в пункте 2 (*н*) и в верхушке (*о*); *п* — отсутствие дифференцировки в пункте 1; *р—т* —облиственный побег с парафиллием (*с*; см. табл. II, фиг. 2) и почкой (темное скопление в верхней трети побега справа над парафиллием), видны стеблеобъемлюшие основания, *т* — клеточная сеть с четкой дифференцировкой клеток по плотности, преп. N 4552/41B; *у* — схема строения нижней части листа; длина линейки 5 мм (*р*), 1 мм (*д—ж, м, с*), 50 мкм (*а, б, г, з, л, н—п, т*), 100 мкм (*в, и, к*); Виледь (*а—п*), Аристово (*р—т*)

Сравнение. У P. nervatum до сих пор не указывались стеблеобъемлющие основания и участки листьев со слабо дифференцированными (по плотности) клетками. В препаратах М.Ф. Нейбург, сделанных с того же штуфа, что и большинство оригиналов (N 3027/248), есть фрагменты с характерной для стеблеобъемлющего основания клеточной структурой и фрагменты со слабой дифференцировкой клеток. Пока в типовом материале не найдены "черешковые" листья, но они редки и в описываемом материале (были получены только после объемной мацерации породы, чего на типовом материале не делалось). Заметим еще, что степень изменчивости клеточной структуры в типовом материале выше, чем показано на иллюстрациях М.Ф. Нейбург (1960). Поэтому пока нет оснований для выделения описываемых экземпляров в новый вид.

Местонахождения. Аристово (массовые скопления), Исады (два фрагмента листьев), Виледь (массовые скопления), Луптюг (множество изолированных листьев), Александровка (массовые скопления).

Род Rhizinigerites S. Meyen, gen. nov.

Название рода от rhiziniger лат. — ризоидоносный.

Типовой вид — Rhizinigerites neuburgae S. Meyen, sp. nov.

Диагноз. Тот же, что и у типового вида (см. ниже).

Сравнение. Предлагается относить к роду Rhizinigerites все листостебельные мхи неопределенного систематического положения с ризоидами и листьями, имеющими среднюю жилку и недифференцированные (по крайней мере в верхних двух третях листа) клетки пластинки. По строению листьев новый род близок к Uskatia Neub., Bajdaievia Neub. и Salairia Neub., но отличается присутствием ризоидов на стеблях, иногда густыми скоплениями. У изученных до сих пор пермских мхов ризоиды не отмечались. Они не обнаружены при пересмотре оригиналов М.Ф. Нейбург.

Rhizinigerites neuburgae S. Meyen, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3, 4, рис. 6*а—в, е—л*

Видовой эпитет в честь М.Ф. Нейбург.

Голотип — ГИН, N 3774/36-16 (рис. 6*а—в*); Виледь.

Диагноз. Стебель шириной 0,2—0,5 мм, изредка ветвится, сложен прозенхиматическим клетками шириной около 15 мкм. Листья длиной до 5 мм и шириной до 2 мм, прикрепляются по разреженной спирали, низбегающие, с отчетливой средней жилкой, доходящей почти до верхушки. Краевая кайма отсутствует, краевые зубчики едва намечаются. Пластинка очень тонкая, сложена недифференцированными вытянутыми вдоль листа клетками со слабо изогнутыми радиальными стенками. Длина клеток 20—60 мкм, ширина 10—20 мкм. Ризоиды диаметром около 20 мкм с косыми перегородками, иногда повторно моноподиально ветвятся под открытым углом, прикрепляются ниже листа, иногда густыми скоплениями.

Описание. Голотипом выбран облиственный побег с фрагментами листьев и всего одним ветвящимся ризоидом (рис. 6*а—в*). На других остатках стеблей сохранились лишь нижние части средних жилок с небольшими участками пластинки. Количество ризоидов на этих побегах варьирует, иногда скопления ризоидов целиком окутывают побеги. Если ризоидов немного, то видна их приуроченность к подлистовой части стебля. Клетки пластинки обычно имеют сдвоенные контуры (рис. 6*б, в, ж*). Характерно выпадение клеток, так что листья выглядят перфорированными (рис. 6*б, з*). Встречаются побеги и изолированные листья, у которых клетки ближе к основанию листа собраны в косые и продольные

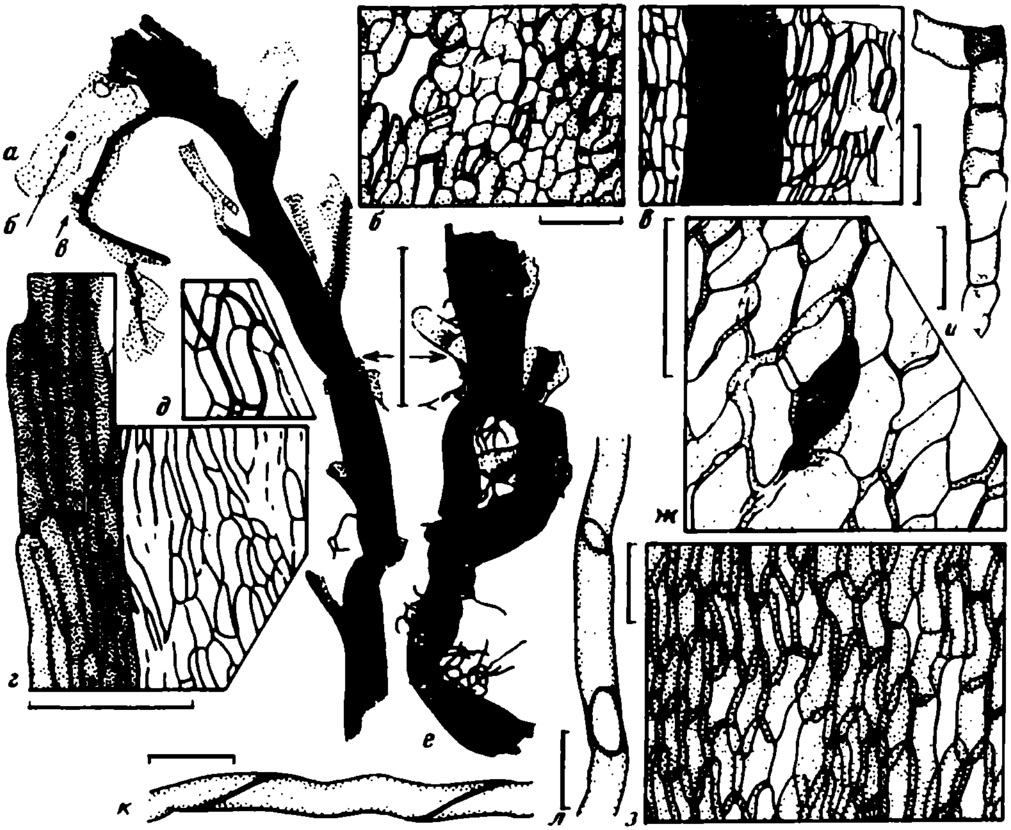


Рис. 6. Rhizinigerites neuburgae sp. nov.:

(*а*—*в*, *е*—*л*) и листостебельный мох, близкий к Intia (*г*, *д*): *а*—*в* — голотип N 3774/36-16 и его клеточная сеть в пунктах 4 (*б*) и 1 (*в*); *г*, *д* — клеточная сеть у края (*г*) и в средней части (*д*) листовой пластинки, показано удвоение контуров клеток, один из которых специально выделен более толстыми линиями, преп. N 3774/36-32; *е* — ветвящийся побег с ризоидами и оборванными листьями, преп. N 3774/36-13; *ж* — клеточная сеть, клетка с темными включениями, преп. N 3774/36-18, пункт 2; *з* — клеточная сеть, преп. N 3774/36-67-1, пункт 1; ризоиды со слабо (*и*) и сильно (*к*, *л*) скошенными перегородками, преп. NN 4552/337-4-9 (*и*), 4552/337-4-15, пункт 3 (*к*, *л*); длина линейки 1 мм (*а*, *е*) и 50 мкм (*б*—*д*, *ж*—*л*); Виледь (*а*—*з*), Аристово (*и*—*л*)

скрещивающиеся ряды и немного дифференцированы по размерам. Такие листья как бы образуют переход к Intia и Protosphagnum. Иногда в клетках видно зернистое темное содержимое (рис. 6*ж*).

Местонахождения. Виледь (10 экз.). Аристово (более 50 экз.).

Род Muscites Brongniart, 1828

Muscites sp. sp.

Описание. Объемной мацерацией породы получено много изолированных листьев мхов, принадлежащих новым родам и видам. Их описание подготавливается М.С. Игнатовым. Пока они кратко описываются как Muscites sp. sp.

Muscites sp. SVM-1 (табл. II, фиг. 5—8). Листья треугольные или вытянутые, с параллельными краями. Средняя жилка толстая. Клетки дифференцированы по плотности, более светлые клетки расположены нерегулярно. Краевые клетки со скошенными вперед стенками, зубчиков нет. Местонахождение: Аристово (10 экз.).

Muscites sp. SVM-2 (табл. II, фиг. 9 справа наверху, 10—13). Листья овальные с заостренной верхушкой. Средняя жилка широкая. Краевая кайма узкая, с недоразвитыми зубчиками. Клетки пластинки округло-многоугольные. Радиальные стенки сплющены, так что контуры их двойные. Между группами округло-многоугольных клеток проходят узкие полоски, в которых видно более двух швов и которые отвечают узким клеткам (?). Местонахождения: Аристово (26 экз.), Виледь (1 экз.).

Müscites sp. SVM-3 (табл. II, фиг. 9 внизу, 14—18). Листья вытянутые треугольные, ланцетные, яйцевидные, чаще с расширенным основанием. Средняя жилка мощная, иногда занимает половину ширины листа. Пластинка очень темная, сложена изометричными сохранившими объем клетками. Край ровный, выстлан одним рядом изометричных клеток. Местонахождение: Аристово (25 экз.).

ОТДЕЛ LYCOPODIOPHYTA. ПЛАУНОВИДНЫЕ

Род Fasciostomia Gomankov, gen. nov.

Название рода от fascia (лат.) — полоса и stoma (лат.) — устьице.

Типовой вид — Fasciostomia delicata Gomankov, sp. nov.

Диагноз. Листья линейные, в поперечном сечении имеют вид треугольника, обращенного вершиной вниз, со слегка вогнутым верхним основанием. По краям листа имеются зубчики. Устьица непогруженные, собраны в компактные полосы на нижней стороне листа. Эпидермальные клетки вне устьичных полос образуют правильные продольные ряды и иногда несут одноклеточные волоски. Строение проводящей системы неизвестно.

Видовой состав. Fasciostomia delicata sp. nov. и один вид, описанный ниже как Fasciostomia sp. AVG-1 из татариновой флоры.

Fasciostomia delicata Gomankov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1—3; рис. 7, 8*а*, 9*а*, 10*а*

Название вида от delicata (лат.) — красивая, нежная.

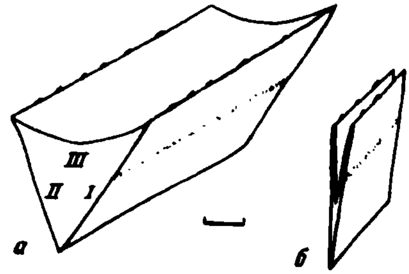
Голотип — ГИН N 4552/421-4 (табл. III, фиг. 2, 3; рис. 8*а*, 10*а*); Аристово.

Описание. Остатки листьев представляют собой прозрачные фитолеймы, которые при попытке мацерации полностью растворялись в аммиаке, оставляя лишь очень тонкую прозрачную пленку, лишенную какой-либо структуры. Наиболее полные экземпляры представлены четырьмя слоями фитолеймы, которые последовательно соединены друг с другом, вместе образуя трубку, сплющенную наподобие буквы v (рис. 7*б*). Клетки по краям двух внешних слоев фитолеймы имеют утолщенные стенки и очень маленькие просветы, иногда на границах между внешними и внутренними слоями наблюдаются косые зубчики (см. рис. 9*а*). В то же время граница между двумя внутренними слоями никак в клеточной структуре не выражена. На основании этого можно заключить, что листья описываемого вида имели в поперечном сечении вид треугольника с вогнутым основанием, которое соответствовало, вероятно, верхней поверхности листа (см. рис. 7*а*). В дальнейшем мы будем обозначать эту (верхнюю?) сторону цифрой III, а две другие (нижние?) — цифрами I и II, причем при ориентировке листа стороной III вверх и зубчиками в сторону от наблюдателя (предполагается, что они были направлены от основания листа к его верхушке) сторона I будет располагаться справа, а сторона II — слева. Иногда на сторонах I и II наблюдаются узкие полосы клеток с утолщенными стенками, аналогичные краям листа и параллельные им. Возможно, что форма поперечного сечения таких листьев была не треугольной, а более сложной, или же форма одного листа могла меняться по мере движения от его основания к верхушке. Ширина сторон I и II колеблется от 2,3 до более чем 6,4 мм, а стороны III — от 6,0 до 6,7 мм. Максимальная наблюдавшаяся длина фрагментов составляет 36 мм. Ни верхушка, ни основание листа не известны.

Каждый слой фитолеймы сложен двумя слоями клеток, которые рассматри-

Рис. 7. Fasciostomia delicata sp. nov.:

а — реконструкция листа, цифрами обозначены разные стороны; *б* — лист, сплющенный в результате захоронения; длина линейки 2 мм



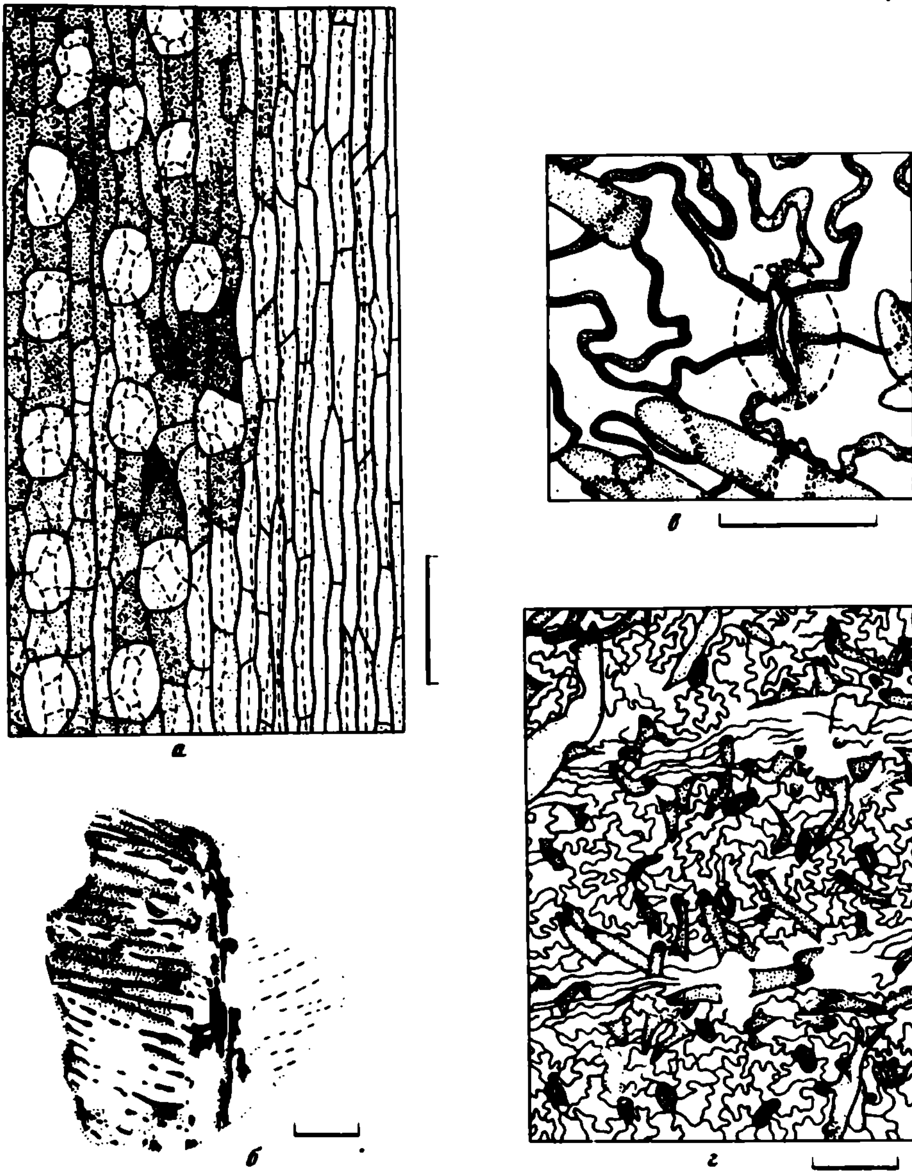


Рис. 8. Fasciostomia delicata sp. nov (*а*) и Fefilopteris pilosa sp. nov (*б—г*):

а — граница устьичной и безустьичной полос, пунктиром показаны гиподермальные клетки, преп. N 4552/190-10, пункт 1; *б* — трансфер-препарат N 3981/81-1; *в* — устьица и волоски, преп. N 4552/190-5, пункт 2; *г* — участок эпидермы, преп. N 4552/190-5, пункт 1; длина линейки 100 мкм (*а*), 1 см (*б*), 50 мкм (*в*), 200 мкм (*г*); Аристово (*а, в, г*), Исады (*б*)

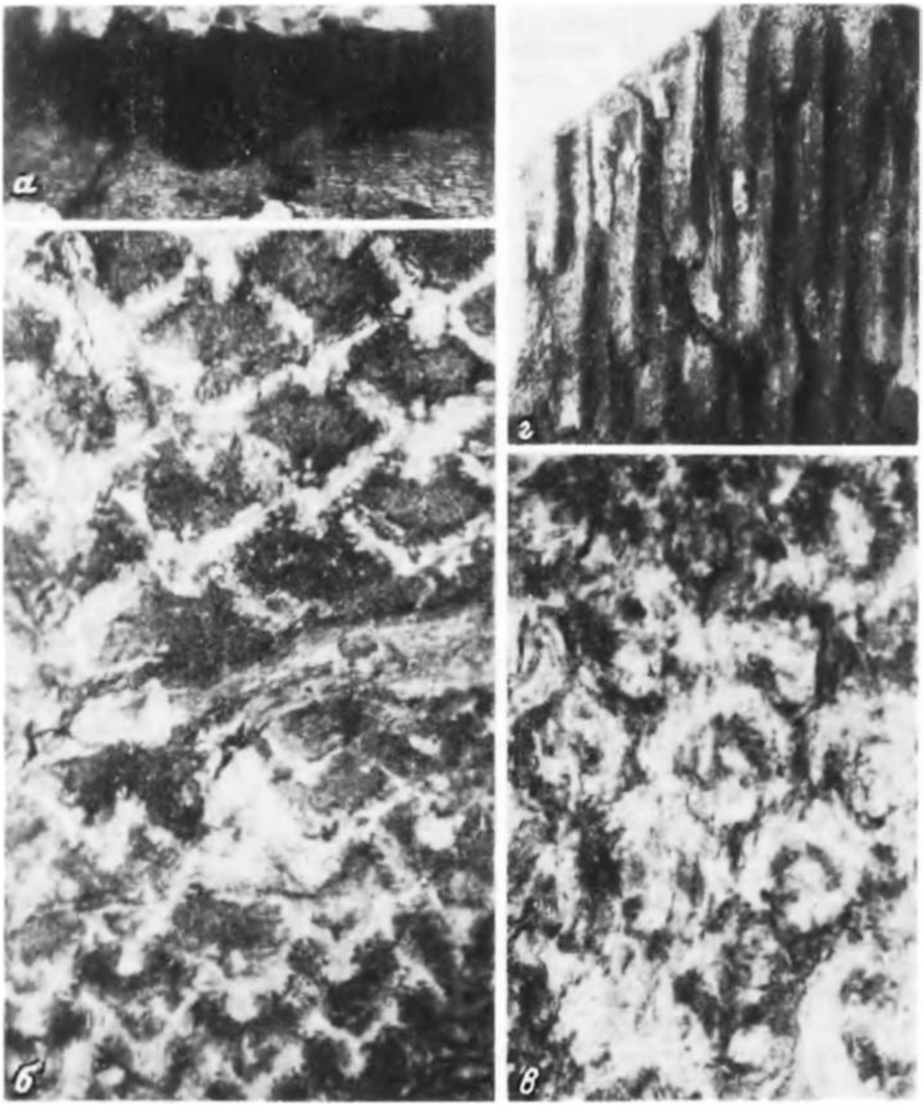


Рис. 9. Fasciostomia delicata sp. nov (*а*) и коры лепидофитов (*б—г*):

а — зубчики по краю листа, преп. N 4552/371-1, пункт 1, ×30; *б* — экз. N 4100/164-1, ×10; *в* — экз. N 4100/163а, ×10; *г* — экз. N 4100/145, натуральная величина; Аристово (*а*, *г*). Опоки (*б*, *в*)

ваются как эпидерма и гиподерма. На сторонах I и II располагается по одной устьичной полосе, вытянутой вдоль листа и иногда несколько смещенной к его верхней стороне (табл. III, фиг. 3). Ширина устьичных полос составляет 0,2—1,2 мм (в среднем 0,5 мм). Вне устьичных полос клетки эпидермы собраны в правильные ряды, вытянутые вдоль листа (табл. III, фиг. 2, 3; рис. 8*а*, 10*а*). Сами они удлиненные, имеют форму прямоугольников, параллелограммов или трапеций. Радиальные стенки их прямые или слабо изогнутые. Очень редко наблюдается слабая волнистость радиальных стенок. Иногда вне устьичных полос встречаются короткие одноклеточные волоски, направленные косо в сторону верхушки листа (так же, как и зубчики по краям). Основанием их служат клетки более короткие и широкие по сравнению с остальными и с более толстыми радиальными стенками. Иногда в

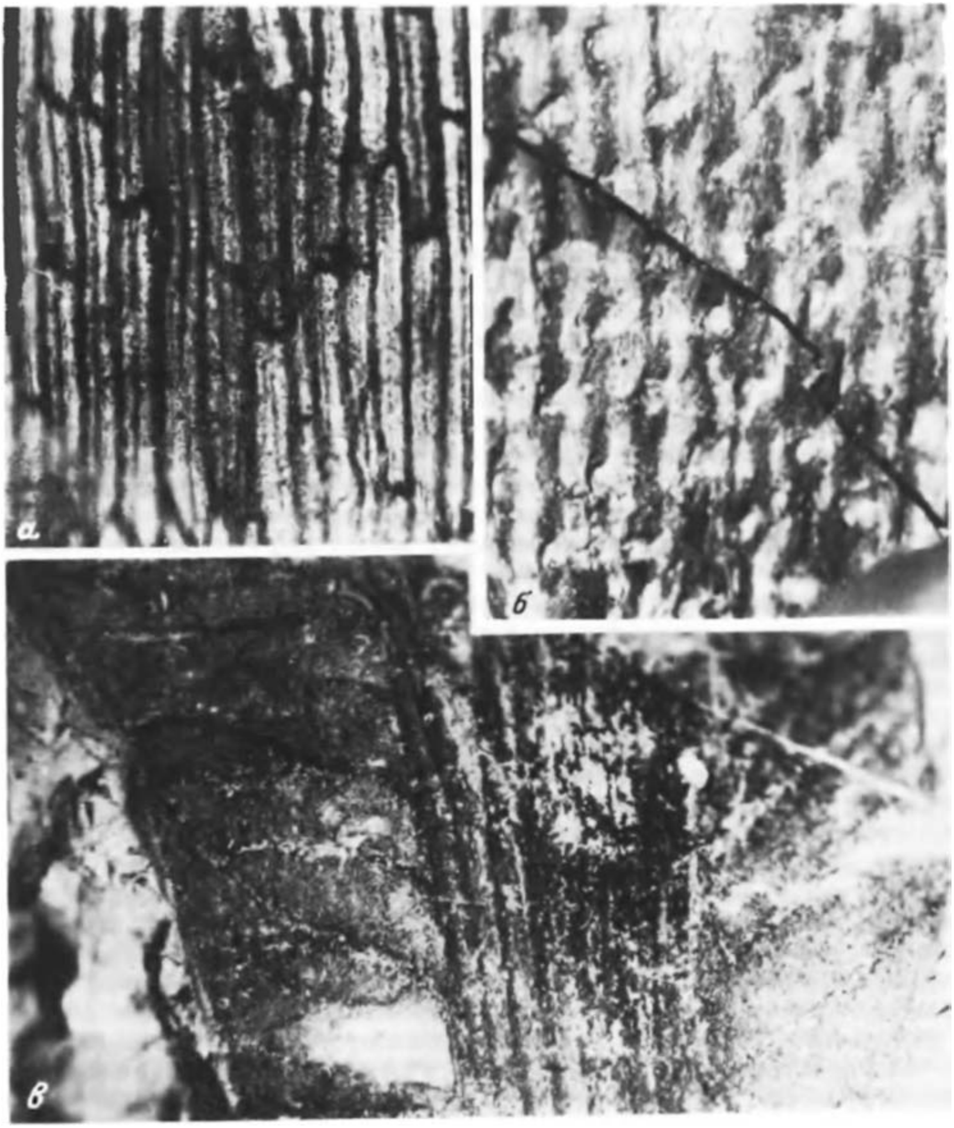


Рис. 10. Fasciostomia delicata sp. nov. (*а*), кора лепидофита (*б*), Fafilopteris pilosa sp. nov. (*в*):
а — голотип, сторона III преп. N 4552/421-4, пункт 2, ×300;; *б* — экз. N 4100/158а-3, ×10; *в* — отхождение бокового пучка (слева) от средней жилки, экз. N 3981/83а-1, ×10; Аристово (*а*), Опоки (*б*), Исады (*в*)

проксимальную сторону от основания волоска тянется ряд из 2—3 клеток, образующих как бы постепенный переход между ним и нормальными эпидермальными клетками (табл. III, фиг. 2). В пределах устьичной полосы (см. рис. 8*а*) клетки более изометричные и собраны в менее отчетливые ряды, чем вне нее; их периклинальные стенки сильно утолщены. Устьица овальной формы, непогруженные, расположены довольно правильными рядами. Замыкающие клетки имеют очень тонкие стенки и сохраняются редко. В тех случаях, когда их удается наблюдать, видно, что вокруг устьичной щели имеется слабое утолщение периклинальных стенок (табл. III, фиг. 1). Почти все клетки, слагающие устьичную полосу, за исключением замыкающих, являются побочными. Часто два устьица имеют одну или две общие побочные клетки. В пределах полосы на 1 мм^2 приходится около 300 устьиц.

Клетки гиподермы за пределами устьичных полос так же, как и эпидермальные клетки, собраны в правильные продольные ряды, но сохраняются обычно лишь в виде прямых продольных радиальных стенок. Под устьичными полосами они имеют разнообразную форму (см. рис. 8*а*) и не образуют правильных рядов. Их радиальные стенки ровные, как правило, слабо изогнутые. Под каждым устьицем гиподермальные клетки образуют задний дворик, имеющий обычно в плане неправильно-звездчатую форму. Сторона III имеет такое же клеточное строение, как стороны I и II вне устьичных полос (см. рис. 10*а*), с той только разницей, что волоски на ней встречаются значительно реже.

Замечания. Отсутствие толстой кутикулы с отпечатками эпидермальной структуры характерно для споровых растений и отличает их от голосеменных (Pant, Khare, 1969). На основании этого признака, а также общей морфологии листа мы относим описываемый вид к Lycopodiophyta. По форме поперечного сечения и непогруженности устьичных полос в желобки он близок к видам Lepidodendron selaginoides Sternb., Lepidophylloides latifolium (Graham) Snigirevskaya и L. aequilaterale (Graham) Snigirevskaya (Graham, 1935; Снигиревская, 1958). От двух первых видов F. delicata отличается более редким расположением устьиц в полосах, а от последнего — вогнутостью верхней стороны. Своеобразна у нового вида также форма гиподермальных клеток под устьичными полосами и форма задних двориков. Ни у одного из перечисленных видов не отмечалось одноклеточных волосков и зубчиков по краю листа, хотя последний признак встречается у других плауновидных. Все это заставляет нас рассматривать описываемые остатки как новый вид, хотя в целом их строение вполне укладывается в общую картину изменчивости листьев палеозойских плауновидных (Graham, 1935; Снигиревская, 1958). Отсутствие сведений об анатомии более глубоких частей листа не позволяет отнести этот вид к какому-либо роду, установленному для изолированных листьев плауновидных (разграничение этих родов основано прежде всего на таком признаке, как число проводящих пучков — Graham, 1935), поэтому мы выделяем его в новый род.

В ассоциации с листьями F. delicata встречаются мегаспоры (табл. III, фиг. 6), возможно принадлежащие тем же самым растениям. Они имеют округлую форму (в несплющенном состоянии, вероятно, близкую к шаровидной) и диаметр около 1 мм. На проксимальной стороне присутствует трехлучевой рубец, лучи которого, иногда слегка извилистые у полюса, доходят почти до экватора, где образуют курватуру. Экзина мегаспор гладкая на проксимальной стороне и шагреневая на дистальной. Иногда вдоль экватора наблюдаются мелкие шипики. Характерно, что частота встречаемости этих мегаспор в различных местонахождениях соответствует частоте встречаемости F. delicata: в большом количестве они были собраны в Аристове, в виде единичных экземпляров — в Исадах и в Виледи и совсем не обнаружены в тех местонахождениях, откуда не известна F. delicata.

Местонахождения. Аристово (77 экз.), Исады (2 экз.), Виледь (1 экз.).

Fasciostomia sp. AVG-1

Табл. III, фиг. 4

В местонахождении Аристово было найдено четыре обрывка прозрачных фитолейм, по своей клеточной структуре близких к F. delicata, но обнаруживающих две устьичные полосы, расположенные на расстоянии 0,2—0,8 мм друг от друга без каких-либо признаков края листа между ними, из чего можно заключить, что эти полосы располагались на одной и той же стороне листа. Один из этих фрагментов отличается от типичных F. delicata также отсутствием клеточных рядов в некоторых местах за пределами устьичных полос, обилием волосков на стороне III (или наличием зубчиков по краю между сторонами I и II?) и значительной шириной одной из устьичных полос (1,4 мм, неполная ширина второй полосы — 0,2 мм). Эти признаки представляются нам достаточно важными для придания им видового ранга, однако их проявление может быть связано с гетерофиллией, широко распространенной среди плауновидных, или с изменчивостью эпидермальной структуры вдоль листа. Некоторым подтверждением последнего предположения может служить экземпляр, изображенный на табл. III, фиг. 4, где вторая, очень узкая устьичная полоса присутствует на одной части фрагмента и отсутствует на другой. Мы воздерживаемся от выделения таких "многополосных" остатков в самостоятельный вид впредь до получения более полного материала.

КОРЫ ЛЕПИДОФИТОВ

Отпечатки кор лепидофитов обнаружены в местонахождениях Опоки и Аристово, причем сохранность этих остатков в обоих местонахождениях не позволяет определить их даже до рода. В Опоках встречены отпечатки стеблей до 95 мм в длину и 25 мм в ширину. Кроме листовых подушек по оси некоторых из них прослеживается тяж около 1 мм шириной, вероятно, являющийся отпечатком стелы. По характеру следов прикрепления листьев к стеблю можно выделить три типа отпечатков, соответствующих, по-видимому, трем стадиям декортикации. Наименее декортицированные стебли несут компактно расположенные поперечно вытянутые ромбические листовые подушки размером примерно 2,4×1,3 мм (рис. 9*б*). Подушки расположены в правильных ортостихах и, по-видимому, были снабжены пятками, так как нижнее окончание каждой подушки налезает на подушку, лежащую ниже, в результате чего все подушки местами приобретают V-образную форму. Ни листовых рубцов, ни рубчиков от проводящей ткани на таких отпечатках не видно. Второй тип отпечатков характеризуется также компактно расположенными в правильных ортостихах подушками, но уже овальной и продольно вытянутой формы (рис. 9*в*). Эти подушки имеют размеры примерно 2×2,8 мм и несут в середине слабый отпечаток — листовой рубец или рубчик от проводящей ткани. Наконец, на отпечатках стеблей, декортицированных в наибольшей степени, видны одни лишь следы проводящих пучков, расположенные на расстоянии примерно 1,7 мм друг от друга (по вертикали) в правильных ортостихах, которые подчеркиваются вертикальными ребрами (рис. 10*б*).

Аналогичную последнему типу структуру, но при значительно более крупных размерах обнаруживает и единственный остаток коры, найденный в местонахождении Аристово (рис. 9*г*). Это отпечаток внутренней поверхности коры, покрытый мелко раскрошенной угольной корочкой, от которого внутрь породы отходят пучки проводящей ткани. Сама проводящая ткань, по крайней мере в проксимальной части пучков, разрушена и замещена породой, которая в местах отхождения пучков выступает на отпечатке в виде овальных желваков. Пучки, по-видимому, расположены в правильных ортостихах. Вверх от места отхождения каждого пучка тянется ребро, которое постепенно выполаживается и превращается в желобок, подходящий снизу к следующему пучку в ортостихе. Полость в проксимальной части пучка является как бы продолжением подходящего снизу желобка, и порода, заполняющая ее, иногда распространяется и на желобок.

Возможно, что описанные коры принадлежат тем же растениям, что и листья Fasciostomia (единственные плауновидные в татариновой флоре), хотя для последнего типа коры нельзя исключать и его принадлежность к папоротникам.

В литературе (Люткевич, 1955; Геология СССР, 1963; Решения Межведомственного совещания..., 1965) упоминаются виды Stigmatoderma incisura Zal. и Pleuromeiopsis suchonensis Zal., установленные М.Л. Залесским на материале из верхнетатарских отложений бассейна М. Сев. Двины. Возможно, что имелись в виду как раз коры лепидофитов описанного выше типа, однако проверить это предположение невозможно, так как описания упомянутых видов, а также и родов, к которым они отнесены, Залесским опубликованы не были.

ОТДЕЛ EQUISETOPHYTA. ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

Во многих местонахождениях татариновой флоры встречаются сердцевинные отливы разных типов. К первому типу (местонахождение Аристово) относятся экземпляры, у которых обычно сохранились лишь части междоузлий, реже и узлы. Междоузлия тонкоребристые, ребра осложнены дополнительными тонкими бороздками. Узлы неотчетливые и обычно выражены как пологая поперечная вдавленность. Соотношение ребер и борозд смежных междоузлий в узлах неясное (так как нельзя установить противопоставление или чередование их). По этой же причине нельзя отнести эти сердцевинные отливы к определенному роду (Paracalamites, Equisetites и т.п.). Однако по общему облику имеющиеся экземпляры больше напоминают мезозойские Equisetites и Neocalamites, чем ангарские пермские Paracalamites, у которых узлы всегда отчетливые и ясно видно прохождение ребер через узел.

В местонахождении Стрельна найдены два других типа побегов. Это 1) сердцевинные отливы Paracalamites с четкими узлами, междоузлия длиной до 68 мм и шириной до 35 мм; на 1 см поперечника приходится около 10 ребер; 2) побеги с вздутыми узлами, междоузлия с тонкой нерегулярной ребристостью, длина их до 35 мм, ширина — до 15 мм.

Плохой сохранности фрагменты стеблей (?) и сердцевинных отливов встречаются и в других местонахождениях. Облиственные побеги и фруктификации не встречены.

ОТДЕЛ POLYPODIOPHYTA. ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

Род Fefilopteris Gomankov, gen. nov.

Название рода в честь палеоботаника Л.А. Фефиловой.

Типовой вид — Fefilopteris pilosa Gomankov, sp. nov.

Диагноз. Листья простые (?), цельнокрайние, с закругленной верхушкой и постепенно суживающимся основанием. Жилкование сетчатое: от толстой средней жилки почти под прямым углом отходят боковые жилки, изредка дихотомирующие и анастомозирующие. Эпидермальные клетки несут очень длинные одноклеточные волоски. Радиальные стенки у интеркостальных клеток сильно извилистые, у костальных — более ровные. Устьица погруженные, моноцикличные, ориентированы беспорядочно.

Видовой состав. — Типовой вид.

Fefilopteris pilosa Gomankov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1—3; рис. 8, *б—г*, 10*в*

Название вида от pilosa (лат.) — волосистая.

Голотип — ГИН N 4552/341 (табл. IV, фиг. 1—2); Аристово.

Описание. Вид известен из двух местонахождений (Исады и Аристово), причем характер сохранности его в этих местонахождениях различен. В Исадах были собраны отпечатки листьев без фитолеймы, по морфологии сходные с родом Taeniopteris, а в Аристове — дисперсные фитолеймы, прошедшие естественную мацерацию. Однако в Исадах был найден также один отпечаток (рис. 8*б*, 10*в*; табл. IV, фиг. 3), на котором сохранилась фитолейма. Несколько таких же отпечатков с фитолеймой, собранных в том же местонахождении, любезно были показаны нам Л.А. Фефиловой. Хотя сохранность фитолеймы на всех этих образцах очень плохая, она все же позволяет увидеть признаки, характерные для дисперсных фитолейм из Аристова, что дает возможность отождествить последние с Taeniopteris-подобными листьями из Исад.

Простые листья с закругленной верхушкой и постепенно суживающимся основанием найдены только в виде обрывков, поэтому их общая форма остается неизвестной. Максимальная наблюдавшаяся длина обрывков — 60 мм, максимальная ширина — 57 мм. Края листьев ровные. Жилкование сетчатое. В середине листа проходит средняя жилка, достигающая ширины 4 мм и несущая продольную штриховку. По-видимому, она состоит из нескольких проводящих пучков, сросшихся своими обкладками, как это имеет место у Glossopteris и Rhabdotaenia (Pant, 1977; Pant, Verma, 1963; Schopf, 1971). Иногда крайние из этих пучков отделяются от средней жилки под острым углом, продолжая под гораздо большим углом отдавать в краевую часть листа боковые жилки (рис. 10*в*), однако из-за плохой сохранности ни в одном случае не удалось рассмотреть, как эти пучки заканчиваются. От средней жилки (или от отделившихся от нее пучков) под углом около 80° отходят боковые жилки — прямые и изредка дихотомирующие. Густота жилкования 19—25 жилок на 1 см. В нижней части листа между боковыми жилками наблюдаются анастомозы. На отпечатках с фитолеймой жилки выражены участками непрозрачного черного углистого вещества (см. рис. 8*б*, 10*в*). В средней части листа такое же вещество наблюдается вдоль его края, образуя как бы краевые анастомозы. Возможно, что это зона клеток с утолщенными стенками, аналогичная соответствующей структуре у вида Rhabdotaenia danaeoides (Royle) Pant (Pant, Verma 1963). Кроме того, в средней части листа углистое вещество иногда располагается между боковыми жилками, образуя как бы сдвоенные анастомозы и ареолы в форме "колесиков" (см. рис. 8*б*). Может быть, это места прикрепления спорангиев, подобные тем, которые были описаны Галле (Halle, 1921) у Danaeopsis fecunda Halle. На отпечатках, лишенных фитолеймы, между боковыми жилками часто наблюдается поперечная морщинистость.

При попытке мацерации фитолейм они растворялись в аммиаке, оставляя лишь тонкую бесструктурную пленку. На фитолеймах, прошедших естественную мацерацию, виден один слой эпидермальных клеток и иногда — темные волокнистые тяжи, очевидно соответствующие жилкам. Эпидермальные клетки между жилками (табл. IV, фиг. 1; рис. 8*в*) имеют извилистые стенки и очень неправильную форму. Над жилками они прямоугольные, вытянуты вдоль жилок и их стенки гораздо менее извилистые — вплоть до прямых. Многие клетки, особенно расположенные вблизи жилок, несут одноклеточные волоски толщиной 11—15 мкм и длиной до 340 мкм. В проходящем свете многие волоски выглядят неоднородными: по краю их тянется четко ограниченная полоска, более светлая, чем центральная часть волоска. Устьица погруженные, моноцикличные, ориентированы беспорядочно. Побочные клетки морфологически ничем не отличаются от других клеток эпидермы (табл. IV, фиг. 2; рис. 8*г*). Замыкающие клетки бобовидной формы имеют размеры 45×11 мкм. Их стенки несут на полярных концах характерные утолщения в форме якорьков. Между жилками на 1 мм^2 поверхности листа приходится около 80 устьиц. Над жилками устьица встречаются очень редко.

З а м е ч а н и я. На основании отсутствия устойчивой к мацерации кутикулы и общей морфологии описываемых листьев мы относим их к папоротникам. Такие эпидермальные признаки, как извилистые стенки клеток и присутствие трихом (правда, одноклеточные трихомы встречаются только у граммитисовых), чрезвычайно широко распространены среди папоротников. Погруженные устьица характерны, например, для некоторых видов рода Ophioglossum (Pant, Khare, 1969). У верхнепалеозойского папоротника Sphenopteris lobifolia Morris обнаружена такая же дифференциация эпидермальных клеток на костальные и интеркостальные, как и у описываемого вида (Rigby, 1975).

Сетчатое жилкование и строение средней жилки у описываемого вида позволяет его сравнивать с родом Glossopteris, некоторые виды которого (G. hispida Pant, G. colpodes Pant — Pant, 1958, G. retifera Feistm., G. arberi Sriv. — Srivastava, 1956 и др.) обнаруживают извилистые стенки эпидермальных клеток. Однако кутикула у всех этих видов достаточно толстая и несет отпечатки эпидермальной структуры, что отличает их от Fefilopteris pilosa. По общему характеру жилкования и некоторым эпидермальным признакам (большая извилистость клеточных стенок между жилками и меньшая — над ними, неупорядоченное расположение и ориентация устьиц) этот вид близок к роду Rhabdotaenia, введенному для Taeniopteris-подобных листьев с известной эпидермальной структурой (Pant, 1958; Pant, Verma, 1963). Кутикула у представителей этого рода часто тонкая и следы клеточных стенок на ней неотчетливые. Существенным отличием его от описываемого вида является отсутствие у него настоящих анастомоз.

О положении нового рода в системе папоротников говорить трудно из-за отсутствия сведений о его спороношениях. Если признать "колесикообразные ареолы" за места прикрепления спорангиев, то следует считать, что спорангии у него не были собраны в сорусы, а были весьма редко и неупорядоченно разбросаны по поверхности листа — признак, свойственный осмундовым папоротникам. По наличию краевых анастомоз (если они действительно имеются) листья Fefilopteris pilosa сходны с отдельными перышками рода Danaeopsis. Однако они всегда встречаются изолированно друг от друга, что заставляет рассматривать их как отдельные цельные листья, а не перышки перисто-рассеченного листа.

Местонахождения. Аристово (12 дисперсных фитолейм), Исады (4 отпечатка с фитолеймами и 9 — без фитолейм).

Род Pecopteris Brongniart, 1825

Pecopteris sp. AVG-1

Рис. 11

Описание. Из местонахождения Аристово известны отпечатки перистых листьев с фитолеймой, которая, однако, оказалась лишенной устойчивой к мацерации кутикулы. Это позволяет относить данные остатки к папоротникам, хотя спороношений на них не обнаружено.

Вайи по крайней мере триждыперистые. Рахисы всех порядков несут тонкую продольную штриховку. Главный рахис прямой или слегка изогнутый, 2—4 мм шириной. Перья предпоследнего порядка противопоставленные, линейные, слабо изогнуты в сторону верхушки, слегка перекрываются своими краями. Максимальная наблюдавшаяся (неполная) длина их — 5 см, ширина — 2—3,5 см. Рахис предпоследнего порядка толщиной 3—0,5 мм отходит от главного рахиса под углом около 60°. Верхушка пера предпоследнего порядка ни на одном образце не наблюдалась. Перья последнего порядка, чередующиеся до почти противопоставленных, вытянуто-треугольные, иногда изогнутые в сторону верхушки, достигают 1—2 см в длину и 6—8 мм в ширину (при основании). Их рахисы толщиной 0,4—0,1 мм отходят от рахиса предпоследнего порядка под углом 60—90°. Перышки противопоставленные, с закругленной верхушкой и пекоптероидным, слегка низбегающим основанием, в основании сливающиеся друг с другом, наклонены к рахису под углом 40—50°. Вблизи верхушки пера они сливаются в одно лопастное верхушечное перышко со слегка приостренной верхушкой. Края их ровные, часто перекрываются у соседних перышек. Длина перышек 2—5 мм, ширина при основании 2—3 мм. На одном пере последнего порядка помещается от 4 до 7 пар перышек (не считая верхушечного). Жилкование перышек пекоптероидное. Средняя жилка обычно выражена плохо. Она сильно низбегает на рахис и изгибается в местах отхождения от нее боковых жилок, которые дихотомируют до двух раз.

Сравнение. Описываемые вайи по очертаниям, характеру прикрепления и жилкования перышек вполне удовлетворяют диагнозу рода Pecopteris. Их можно сблизить с такими видами рода, как P. anthriscifolia (Goep.) Zal., P. obtusa Radcz., P. oreopteridia (Schl.) Zal., P. micropinnata Fefilova, P. niamdensis Fefilova, хотя для каждого из этих видов можно указать детали строения, отличающие его от нашего материала. Для более точной видовой диагностики необходима ревизия

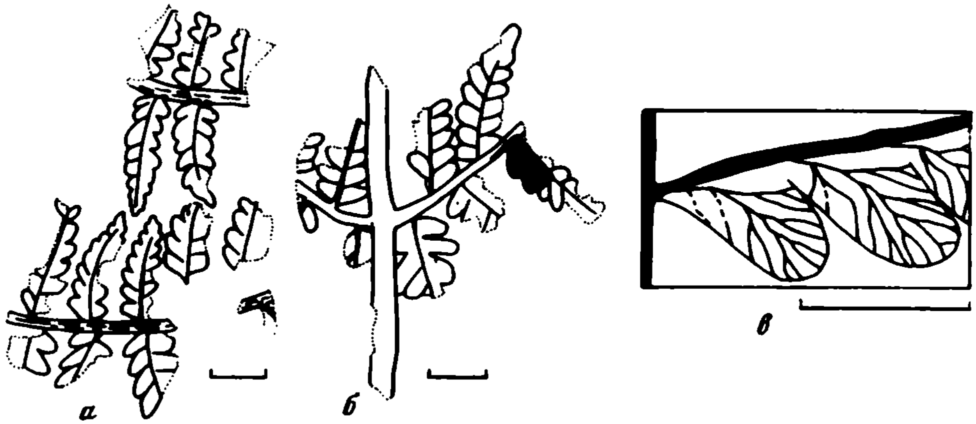


Рис. 11. Pecopteris sp. AVG-1, Аристово:

а — два пера предпоследнего порядка, экз. N 4552/319; *б* — триждыперистый фрагмент вайи, зачерненный участок в увеличенном виде представлен на рис. "*в*", экз. N 4552/334; *в* — жилкование перышек, экз. N 4552/334; длина линейки 1 см (*а*, *б*), 0,5 см (*в*)

перечисленных и близких к ним видов, что, конечно, выходит за рамки нашей задачи.

Замечания. М.Д. Залесский (1930, Zalessky, 1937) упоминал о находках папоротников в татарских отложениях р. Сухоны. Он назвал свою находку Dvinopteridium edemskii. Этот вид, так же как и род, к которому он отнесен, не был описан Залесским, и только в работе 1937 г. автор привел два рисунка листьев. В Геологическом институте АН СССР хранятся также два отпечатка этих папоротников с этикетками, написанными Залесским. Один из них изображен на фиг. 4 табл. IV. Как эти отпечатки, так и экземпляры, изображенные Залесским в статье 1937 г., морфологически очень близки описанным выше папоротникам и, вероятно, относятся к тому же виду. Отличия заключаются в большей длине перьев последнего порядка (они несут до 12 пар перышек) и лучшей выраженности средней жилки на экземплярах Залесского. Оставляя открытым вопрос о том, следует ли этим отличиям придавать значение видовых, необходимо признать, что экземпляры Залесского безусловно относятся к роду Pecopteris и оснований для выделения их в самостоятельный род Dvinopteridium нет.

Местонахождения. Аристово (27 экз.).

ОТДЕЛ PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE). ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Голосеменные представлены в татариновой флоре остатками листьев (изредка в прикреплении к побегам), мужскими и женскими фруктификациями, дисперсными семенами и пыльцой. Применяемая при описании голосеменных морфологическая терминология нуждается в пояснении.

Фруктификации. В литературе фруктификации (мужские и женские органы размножения) голосеменных часто описываются терминами, первоначально введенными для фруктификаций споровых или покрытосеменных растений, что оправданно лишь в тех случаях, когда соответствующие органы гомологичны. Если гомологизация слишком дискуссионна, такого заимствования терминов лучше избегать. Поэтому С.В. Мейен (1982а) предложил целостную терминологическую систему для органов размножения голосеменных. Ниже используются следующие термины из этой системы. *Моносперм* — семя на семяножке. *Полисперм* — любое собрание моноспермов или сидячих (лишенных семяножки) семян. *Филлосперм* — такой полисперм, у которого семена сидят на неизмененной листовой пластинке. *Кладосперм* — преобразованный семеносный лист, отличающийся морфологически от вегетативного листа. *Пельтоид* — пельтатный (щитовидный, грибовидный) кладосперм с семенами, прикрепленными к нижней поверхности щитка. *Купула* — полузамкнутое ортотропное вместилище семени (или сразу нескольких семян) *Капсула* — любое иное полузамкнутое вместилище семян. *Микроспороклад* — мужская неуплощенная фруктификация, отличающаяся от микроспорофилла или микростробила и имеющая вид ветвящегося побега, полностью лишенного листьев, несущего сильно модифицированные листья или подстилаемого сильно модифицированным листом.

Д и с п е р с н ы е с е м е н а. Впервые дисперсные семена голосеменных из татариновой флоры были описаны Л.В. Коньковым (1967) по отпечаткам, лишенным фитолеймы (см. описание Salpingocarpus ? buruntschensis). С.В. Мейен (Meyen, 1981) описал семена, ассоциирующие с Sashinia, не обозначая их особым родовым названием, так как они были найдены в органической связи с фертильным побегом. Этим исчерпываются данные о семенах голосеменных татариновой флоры.

Описываемые ниже остатки семян представлены двумя типами сохранности — отпечатками и фитолеймами. У большинства экземпляров фитолейма раздроблена и сохранилась не полностью. При объемной мацерации было получено большое количество дисперсных мегаспоровых мембран (они в работе не описываются) и несколько более полно сохранившихся семян. Из экземпляров, представленных отпечатками, особенно интересны Samaropsis irregularis Neub. и семена, связываемые со Stiphorus biseriatus и очень сходные с семенами мезозойских гинкговых.

Из-за раздробленности фитолеймы приходилось производить раздельную мацерацию и заделку фрагментов, относящихся к разным участкам семени. Порода, проникшая между кутинизированными мембранами, удалялась плавиковой кислотой. Эпидермальное строение семян, у которых внешняя кутикула не сохранилась или была очень тонкой, изучалось по оттискам клеток на отпечатках.

Систематике и номенклатуре дисперсных семян голосеменных посвящена обширная литература, но лишь небольшая ее часть касается семян, изученных путем мацерации фитолейм (Красилов, 1967, 1972а; Arnold, 1948; Harris, 1935, 1954, 1958—1960; Pant, Nautiyal, 1960; и др.). Те семена, которые не удается достоверно связать с родами, установленными по вегетативным или генеративным побегам, относят к самостоятельным родам. Первоначально Т.М. Гаррис (Harris, 1935, 1958—1960) выделил форм-роды по немногим признакам, таким, как степень срастания и относительная кутинизация нуцеллюса и интегумента, длина микропилярного канала и наличие мегаспоровой мембраны. На этих признаках основаны его роды Allicospermum, Bysmatospermum, Chitospermum и Amphorispermum. Позже стали выделяться роды более узкого объема по дополнительным специфическим признакам, например выростам интегумента, отсутствию или присутствию устьиц на интегументе, смоляным тельцам и ходам и др.

Ниже принята следующая общая классификация семян татариновой флоры. Семена, у которых не удалось выявить основные признаки, касающиеся соотношения и кутинизации интегумента и нуцеллюса, отнесены к родам Spermatites и Carpolithes (здесь не описываются). Род Spermatites включает семена с хорошо сохранившейся мегаспоровой мембраной, а Carpolithes — все остальные. К Samaropsis отнесены отпечатки семян с отчетливой крылаткой. Семена с отчетливым сальпинксом отнесены к роду Salpingocarpus. У типового вида S. bicornutus sp. nov. верхушка семени несет сильно развитые рожки, редуцированные до двух выступов у S. variabilis sp. nov. К этому же роду отнесены без видовых названий некоторые семена недостаточно хорошей сохранности. Семена S. ? buruntschensis (Kon.) S. Meyen внешне очень сходны с S. bicornutus, но их внутреннее строение неизвестно. К Amphorispermum sp. SVM—1 отнесено семя, возможно принадлежащее тем же растениям, что и Phylladoderma (Aequistomia). Несколько семян с толстой внешней кутикулой отнесены к Allicospermum. Если систематическое положение семян точно известно (найдены в прикреплении к побегу или есть надежные маркеры), они описываются вместе с соответствующими фруктификациями (например, с Sashinia).

При изучении семян татариновой флоры обнаружилось значительное непостоянство признаков, обычно служащих для разграничения родов. Это особенно касается степени кутинизации мембран и размера мегаспоровой мембраны. Как показано ниже, при описании видов S. bicornutus и S. variabilis, толщина кутикулярных мембран сильно варьирует внутри одного вида в монотопной выборке. Изучение семян, найденных в прикреплении к одному пельтоиду, показало сильные вариации в размере мегаспоровой мембраны (см. S. variabilis). В целом при разграничении видов семян пришлось столкнуться с теми же проблемами, что и в случае видового разграничения вегетативных частей (см. с. 21).

При классификации семян учитывались данные об их принадлежности к определенным растениям. Например, род Salpingocarpus имеет много общего с семенами рода Karkenia, собранными в кистевидные полиспермы. Однако семена татариновой флоры едва ли стоит относить к Karkenia, так как они были найдены в прикреплении к пельтоидам. Семена Salpingocarpus и Karkenia продуцировались растениями разных порядков, что придает больший вес признакам, различающим оба рода.

Д.Д. Пант и Д.Д. Наутийял (Pant, Nautiyal, 1960) включали в диагнозы родов дисперсных семян тип пыльцы, найденной в микропиле, что безусловно целесообразно. Однако надо иметь в виду случаи проникновения в семена чуждой материнскому растению пыльцы, на что впервые указал Б. Сани (Sahni, 1915), обнаруживший чуждую пыльцу в семезачатках современного гинкго. Э.В. Оливер (Oliver, 1915) в том же журнале прокомментировал наблюдения Сани и высказал предположение, что чуждая пыльца смогла проникнуть в изученные семена из-за условий ботанического сада, откуда Сани взял материал. Оливер указал, что в палеозойских семезачатках смешения разных типов пыльцы не наблюдается.

Последующие исследователи не раз обращались к возможности заноса чужой пыльцы в семезачатки. Выяснилось, что в большинстве случаев в семезачатках (семенах) встречается однородная пыльца, на принадлежность которой тем же материнским растениям указывает и изучение ассоциирующих мужских фруктификаций. Тем не менее при изучении семян татариновой флоры пришлось столкнуться не с единичными, а с многочисленными случаями проникновения в микропиле явно чуждой данному растению пыльцы. Во многих случаях были встречены семена с разными типами проникшей в них пыльцы (Protohaploxylinus со Scutasporites; Scutasporites с Vittatina; Protohaploxypinus с Vittatina).

То, что часть пельтаспермовых татариновой флоры продуцировала пыльцу типа Protohaploxylinus, установлено вполне надежно. Однако совершенно та же пыльца найдена в молодых семезачатках Sashinia, т.е. растений с микростробилами Dvinostrobus, продуцировавшими пыльцу Scutasporites. В то же время пыльца Scutasporites найдена вместе с Protohaploxypinus в семенах Salpingocarpus variabilis, которые известны в прикреплении к пельтоидам Peltaspermopsis. По-видимому, растения с фруктификациями Peltaspermopsis и Sashinia росли вместе, их семезачатки опылялись одновременно и опыление осуществлялось с помощью эксудатной капли, которая улавливала из воздуха и свою, и чужую пыльцу. В этом отношении показательно, что в семенах, извлеченных из капсул Cardiolepis (Cardiolepidaceae), помимо свойственной этим растениям пыльцы типа Vesicaspora, также найдены единичные ребристые зерна типа Protohaploxypinus (Meyen, 1976—1978, с. 301). Учитывая длину микропилярной трубки, можно уверенно утверждать, что без помощи эксудатной капли проникновение пыльцы в микропиле этих семян было бы невозможно. Сочетание двух типов пыльцы отмечено и у гондванских семян Pterigospermum (Pant, Nautiyal, 1960). В литературе описан случай (Taylor, Eggert, 1969), когда вся пыльца, найденная в микропиле семени (Pachytesta), была чужой (типа Florinites).

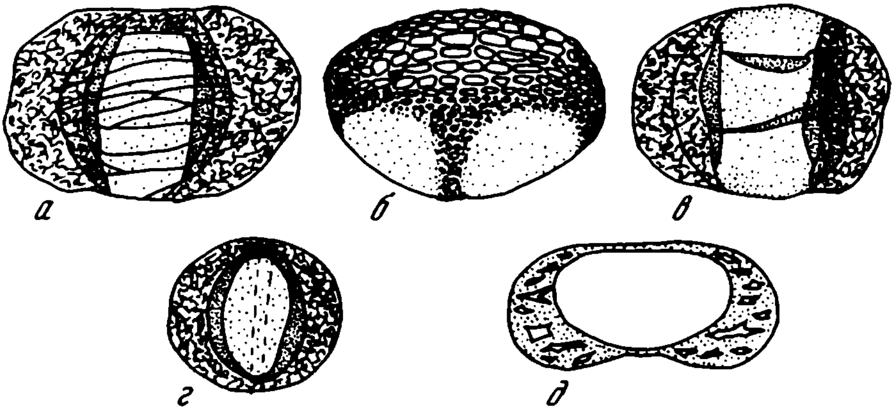


Рис. 12. Пыльца голосеменных татариновой флоры:
а — Protohaploxypinus; *б* — Vittatina subsaccata f. connectivalis; *в* — Scutasporites, *г* — Vesicaspora; *д* — схема протодисаккатного пыльцевого зерна (сечение в экваториальном положении)

Таким образом, единичные находки определенной пыльцы в семенах не обязательно указывают на их прижизненную связь, для установления которой надо обращаться и к другим свидетельствам. Если же в семенах определенного типа всегда встречается лишь один тип пыльцы, их прижизненную связь нет смысла оспаривать.

П ы л ь ц а. Большая часть дисперсной и заключенной в спорангиях и семенах пыльцы татарских отложений Русской платформы и Приуралья описывается в литературе как мешковая (с ребристым и неребристым телом). Это роды Protohaploxypinus, Vesicaspora, Lueckisporites, Scutasporites, Alisporites, Falcisporites, Vitreisporites и др. (рис. 12). Редуцированные мешки указываются и у части видов Vittatina (рис. 12*б*). Как показано Шойрингом (Scheuring, 1974) и Фостером (Foster, 1979), значительная часть верхнепалеозойской и триасовой пыльцы, описываемой мешковой, в действительности была протосаккатной. Краевая оторочка у протомоносаккатных и боковые крылья у протодисаккатных форм не имеют единой внутренней полости, как у настоящих мешков, а сложены губчатой (альвеолярной) массой сэкзины. Скопления такой сэкзины по периферии тела имитируют мешки (рис. 12*д*). Достоверно отличить протосаккус, т.е. такое скопление альвеолярной сэкзины, от мешка можно лишь на срезах или (при хорошей сохранности материала) с помощью интерференционной оптики (объектив Номарского). Однако и в обычном световом микроскопе видно, что протосаккус отличается от мешка. Вместо отчетливых тонкостенных ячеек видна плотная масса с небольшими внутренними просветами, соответствующими полостям альвеол. Размер и количество просветов сильно варьируют. Иногда они мелкие и редкие. Тогда протосаккус выглядит как почти гомогенная желтая масса. В других случаях, наоборот, просветы крупные и сближены. Такие структуры очень сходны с мешком. Протосаккус отличается от мешка и под люминесцентным микроскопом. У мешка ярко светятся вертикальные стенки ячеек, так что он в целом выглядит темнее тела, а у протосаккуса на ярком фоне видны мелкие темные пятна, соответствующие полостям альвеол. (Подробнее см. описание видов рода Permotheca).

Пыльца с протосаккусом образует те же морфологические ряды, что и мешковая, по форме и количеству протосаккусов, а также геометрическим отношениям протосаккуса и тела. Поэтому палинологи находили среди протосаккатной пыльцы одномешковый и двумешковый, гаплоксипиноидный и диплоксипиноидный типы. Очевидно, термины "одномешковая" и "двумешковая" в отношении к протосаккатной пыльце не должны применяться. Вместо них предлагается пользоваться терминами протомоносаккатная и протодисаккатная пыльца.

Заметим, что приставка "прото" не вполне удачна, так как наводит на мысль о непременной первичности протосаккуса по отношению к мешку. Иногда это было так. Например, у триасовых вольциевых, являющихся предками современных хвойных с мешковой пыльцой, был протосаккус, который затем трансформировался в мешок. Но возможны и обратные преобразования. У еврамерийских кордаитантовых (= кордаитовых), считающихся предками хвойных, в том числе и вольциевых, пыльца была мешковой, а не протосаккатной. Очень вероятно происхождение пельтаспермовых с протосаккатной пыльцой от каллистофитовых с мешковой пыльцой. У современных хвойных протосаккатная пыльца известна в роде Tsuga, хотя у других сосновых пыльца мешковая (или безмешковая). По-видимому, преобразование протосаккуса в мешок филогенетически обратимо.

Изучение пыльцы из спорангиев (см. Permotheca) и копролитов показывает, что размер ячей в протосаккусе — сильно варьирующий внутри вида признак. В одном спорангии можно встретить гаплоксипиноидные и диплоксипиноидные зерна (см. Permotheca striatifera и P. vesicasporoides), может заметно меняться в нем и степень слияния крыльев протосаккуса (у P. vesicasporoides).

Структура у пыльцы Vittatina, описываемая как остаточный (зачаточный) мешок, соответствует плохо развитому протосаккусу.

Эпидермально-кутикулярные признаки. Роды татариновой флоры сходны по морфологическим признакам с широким кругом палеозойских и мезозойских родов. Это особенно касается листьев голосеменных татариновой флоры. Их систематизация возможна лишь при широком использовании эпидермально-кутикулярных признаков. При их описании ниже используется терминология, приспособленная к ископаемому материалу и уже достаточно традиционная (подробнее см.: Красилов, 1968; Мейен, 1965а; Dilcher, 1974; Roselt, Schneider, 1969). Палеоботаники обычно умышленно идут на упрощение терминологии. Часто не оговаривается, что описание касается кутикулы, а не эпидермы в целом. Упоминается толщина и форма радиальной стенки, хотя имеются в виду кутиновые швы между клетками, располагающиеся над стенками, описывают ребристые или струйчатые периклинальные стенки, имея в виду лишь скульптуру кутикулярного покрова, пишут "нижняя кутикула" вместо "кутикула нижней стороны листа" и т.п.

При монографическом описании определенной группы ископаемых растений помимо общеупотребительной терминологии иногда разумно вводить некоторые дополнительные термины, не претендующие на универсальность. Они сильно упрощают описание. Некоторые такие термины наряду с более широко употребляемыми поясняются ниже. Эти термины оказались полезными при описании голосеменных татариновой флоры.

Устьицами (не устьичными аппаратами) будем называть совокупность из замыкающих, побочных и венечных клеток. Все клетки эпидермы, кроме клеток устьиц, называются покровными. Часто покровные клетки собраны в ряды. При этом продольные стенки клеток одного ряда могут образовывать почти прямые или ломаные линии. В первом случае ряды можно называть ровными (рис. 13*д*). Во втором случае ряды будут четкообразными, когда клетки вздуты в средней части (рис. 13*в,г*), или бамбуковидными, когда клетки вздуты на концах и их сочленения в рядах напоминают узлы на стебле бамбука (рис. 13*е*).

Если изометричные покровные клетки примерно одинаковой величины расположены равномерно, но не образуют отчетливых рядов (рис. 13*б*), такую структуру можно назвать изогональной (хотя строгой изогональной симметрии не наблюдается), а если клетки разной величины и формы ориентированы беспорядочно — анизогональной (рис. 13*а*). Иногда покровные клетки собраны в группы, которые выглядят как более крупные клетки с внутренними септами. Образуются пакеты клеток (рис. 13*к*) или септированные клетки (рис. 13*л*).

Поверхность кутикулы может быть покрыта папиллами (срединными и терми-

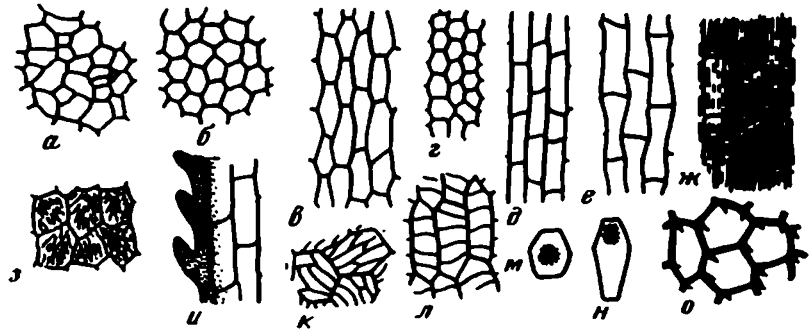


Рис. 13. Эпидермальные структуры:

а — анизогональная эпидерма; *б* — изогональная эпидерма; *в* — четкообразные ряды удлиненных клеток; *г* — четкообразные ряды изометричных клеток; *д* — ровные ряды, *е* — бамбуковидные ряды; *ж* — кутикулярная ребристость; *з* — кутикулярная струйчатость; *и* — краевые микроскопические зубчики; *к* — клеточные пакеты, *л* — септированные клетки; *м* — срединная папилла; *н* — терминальная папилла; *о* — угловые шипы

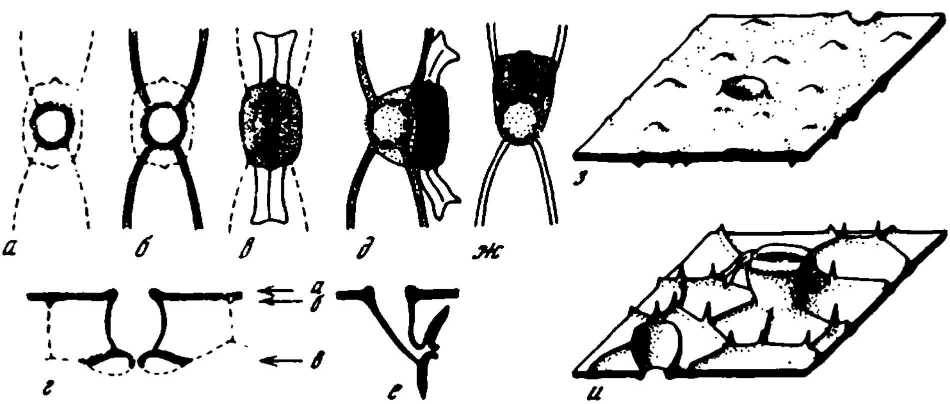


Рис. 14. Погруженные устьица Aequistomia (схематическое изображение кутикулы):

а — вид устьица при фокусе на устьичную ямку; *б* — то же устьице при фокусе на верх переднего дворика; *в* — то же при фокусе на замыкающие клетки; *г* — то же в поперечном разрезе, сплошная черная линия — кутикула, пунктирная линия — контуры клеток, справа — уровни фокуса, соответствующие предыдущим рисункам; *д*, *е* — вид устьица со смещенной вбок кутикулой переднего дворика и замыкающих клеток; *ж* — то же со смещением вверх; *з* — кутикула с внешней поверхности, одно устьице показано в разрезе с дорзальными утолщениями замыкающих клеток, подвешенными к кутикуле переднего дворика; *и* — то же, вид изнутри листа

нальными; рис. 13*м,н*), струйками (рис. 13*з*) или правильными ребрышками, переходящими с клетки на клетку вдоль их ряда (рис. 13*ж*). На нижней стороне кутикулы в углах клеток часто видны кутиновые шипы, обращенные внутрь листа и соответствующие узким угловым межклетникам (рис. 13*о*).

У голосеменных татариновой флоры замыкающие клетки большей частью погруженные, лишь изредка лежат на поверхности листа. На естественно отмацерированных фитолеймах можно видеть сами замыкающие клетки с обугленным содержимым. Обычно при мацерации от замыкающих клеток остается лишь кутиновый чехол, в том числе сильно кутинизированная дорсальная (обращенная к поверхности листа) стенка. Кутиновое утолщение имеет вид двух крыльев, не распространяющихся на полюса (рис. 14*в*—*ж*). На мацерированной кутикуле крыловидные утолщения у глубоко погруженных замыкающих клеток оказываются подвешенными на кутикуле переднего дворика, имеющего коническое или бочонковидное продольное сечение (рис. 14*г,е*) Часто кутиновая оболочка переднего дворика ложится в сторону и тогда замыкающие клетки видны со стороны полюса (рис. 14*ж*) или крыловидного утолщения (рис. 14*д*).

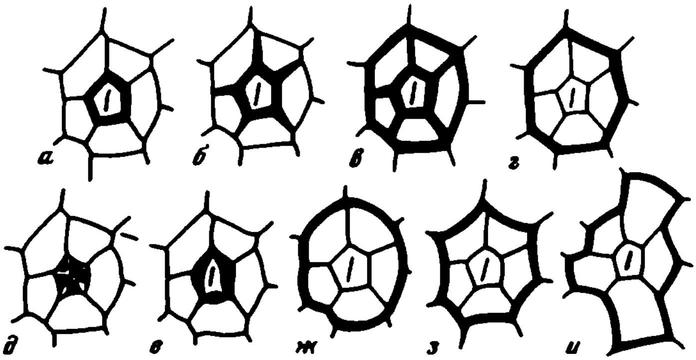


Рис. 15. Некоторые типы устьиц:

а — проксимальная кутинизация побочных клеток; *б* — звездообразная кутинизация; *в* — колесовидная кутинизация; *г* — дистальная кутинизация; *д* — проксимальные папиллы; *е* — губовидная кутинизация; *ж* — устьице с выпуклым внешним контуром; *з* — устьице с вогнутыми дистальными стенками побочных клеток; *и* — устьице с неправильным контуром

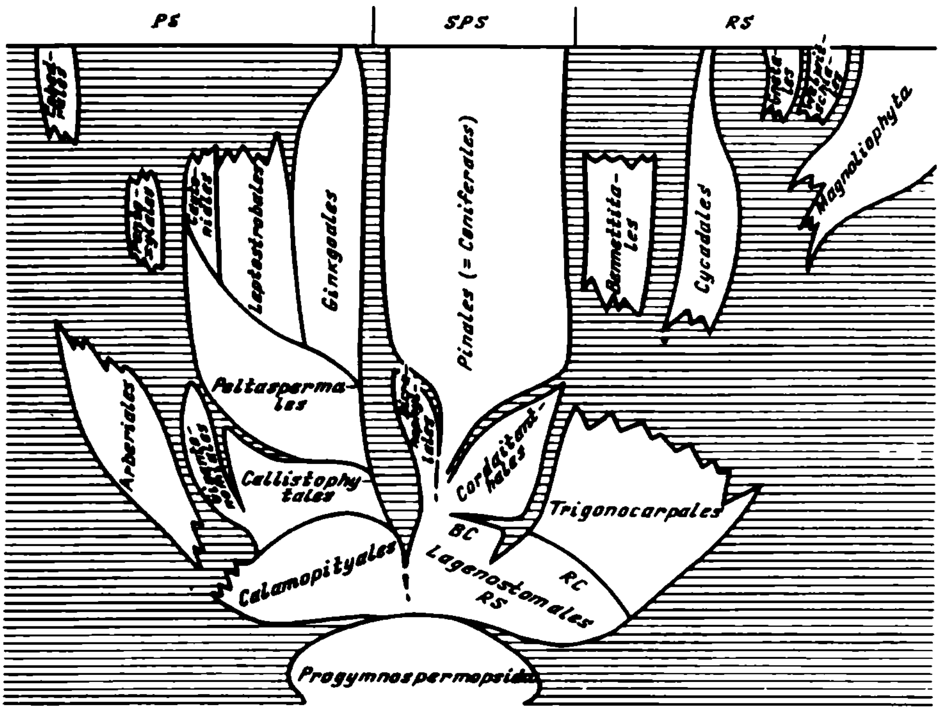


Рис. 16. Филогенетические отношения основных групп голосеменных:

PS — семена платиспермические; *SPS* — семена вторичноплатиспермические; *RS* — семена радиоспермические; *BC* — купула билатерально-симметричная; *RC* — купула радиально-симметричная

Побочные клетки часто имеют более кутинизированные стенки, чем покровные клетки. Различные виды кутинизации показаны на рис. 15. В зависимости от конфигурации побочных клеток устьица могут быть с выпуклым, вогнутым или неправильным контуром (рис. 15*ж—и*).

Ниже принята система голосеменных (рис. 16), детально излагаемая в других работах (Мейен, 1982а; Meyen, 1984). В эту систему по сравнению с опубликованными вариантами внесено единственное изменение, а именно добавлен порядок Dicranophyllales в класс Pinopsida.

КЛАСС GINKGOPSIDA. ГИНКГОПСИДЫ

ПОРЯДОК PELTASPERMALES. ПЕЛЬТАСПЕРМОВЫЕ

Порядок Peltaspermales занимает в филогении Ginkgopsida промежуточное положение между Callistophytales (средний карбон—нижняя пермь) и мезозойскими порядками Ginkgoales, Leptostrobales (= Czekanowskiales) и Caytoniales (Мейен, 1983; Meyen, 1984). Четко отграничить Peltaspermales от их предков и потомков нельзя. У Callistophytales семена и синангии сидят сначала на безлистных или частично облиственных вайях, а затем переходят на перышки обычных облиственных вай (рис. 17*б—г*). Последние после пересадки фруктификаций испытывают постепенную редукцию и видоизменения, которые у продвинутых Callistophytales относительно невелики (рис. 17*г*). Этот процесс продолжается в семействе Trichopityaceae, которое можно отнести уже к Peltaspermales. Род Trichopitys был охарактеризован в литературе неверно. Р. Флорин (Florin, 1949) считал, что трехмерные фертильные побеги с обращенными семенами и подстилающие листья с дихотомически делящейся пластинкой (типа Sphenobaiera) располагались на осях по спирали. В действительности (Meyen, 1982b, 1984) расположение фертильных органов и подстилающих листьев было двухрядным. Фертильные органы были плоскими перистыми и несли семена на нижней стороне дистальных расширений (рис. 17*е,ж*). Сходное устройство имели перистые кладоспермы, ассоциирующие с листьями Supaia (рис. 18 *N 3*). Для Supaia характерна вильчатость рахиса — признак, свойственный многим Peltaspermales (рис. 18 *N 1, 4, 5, 11*). К Trichopityaceae принадлежат также растения с перисто-дихотомическими листьями Mauerites и ассоциирующими кладоспермами Biarmopteris (рис. 18 *N 2*).

Отэнские Callipteris (см. рис. 18 *N 1*) можно отнести к Peltaspermaceae. Эти листья ассоциировали с кладоспермами Autunia milleryensis (Ren.) Krasser, имевшими билатерально-симметричную семеносную пластинку (Haubold et al., 1982). Керп (Kerp, 1982) показал, что семена сидели по двое на каждой семеносной пластинке и что Autunia — старший синоним Sandrewia. Тем самым подтвердилось предположение (Meyen, 1979c), что Sandrewia — не облиственный побег, близкий к Nephropsis и Vojnovskya, а женская фруктификация пельтаспермовых.

Радиально-симметричные пельтоиды появляются в отэне (Doubinger, 1956), но ассоциирующая с ними листва неизвестна. Пельтоиды, собранные в головки, как у Peltaspermopsis и Lopadiangium, известны с кунгура (Гоманьков, Мейен, 1979). Ассоциирующие листья неизвестны. В верхней перми с листьями Callipteris subgen. Feonia и Compsopteris ассоциируют кистевидные собрания пельтоидов (рис. 18 N 10; Мейен, 1983, рис. 3*к*). Мужские фруктификации этих растений неизвестны. В татариновой флоре появляются парные кладоспермы Stiphorus. К ним близки по строению кладоспермы Sporophyllites petschorensis (Schm.) Fef. (Фефилова, 1978а), ошибочно описанные как микроспорофиллы. Тем же растениям, может быть, принадлежали листья Rhipidopsis. В триасе сохраняются перечисленные основные типы кладоспермов (рис. 18 *N 11,14*). Хотя кладоспермы пельтаспермовых резко отличаются от вегетативных листьев, свойственные листве главные типы симметрийных преобразований у них удерживаются (Мейен, 1982а).

В другой линии (сем. Cardiolepidaceae; рис. 18 *N 8,9*) пельтоиды преобразовались в полузамкнутые капсулы типа Cardiolepis, расположение которых на побеге неизвестно. В линии, ведущей к семейству Umkomasiaceae (см. рис. 18 *N 5*), произошла редукция числа семян до одного на каждый кладосперм, который приобрел купуловидный облик. Из фруктификаций пермских пельтаспермовых легко выводятся кладоспермы гинкговых, лептостробовых и кейтониевых (Мейен, 1982а; 1983; Meyen, 1984). В первом случае (рис. 18 *N 17*) происходит почти полная редукция кладосперма до небольшого воротничка. Лептостробовые (рис. 18 *N 16*) продуцировали двустворчатые капсулы, причем каждую створку можно сопоставить с билатерально-симметричным кладоспермом пельтаспермовых, а саму двуствор-

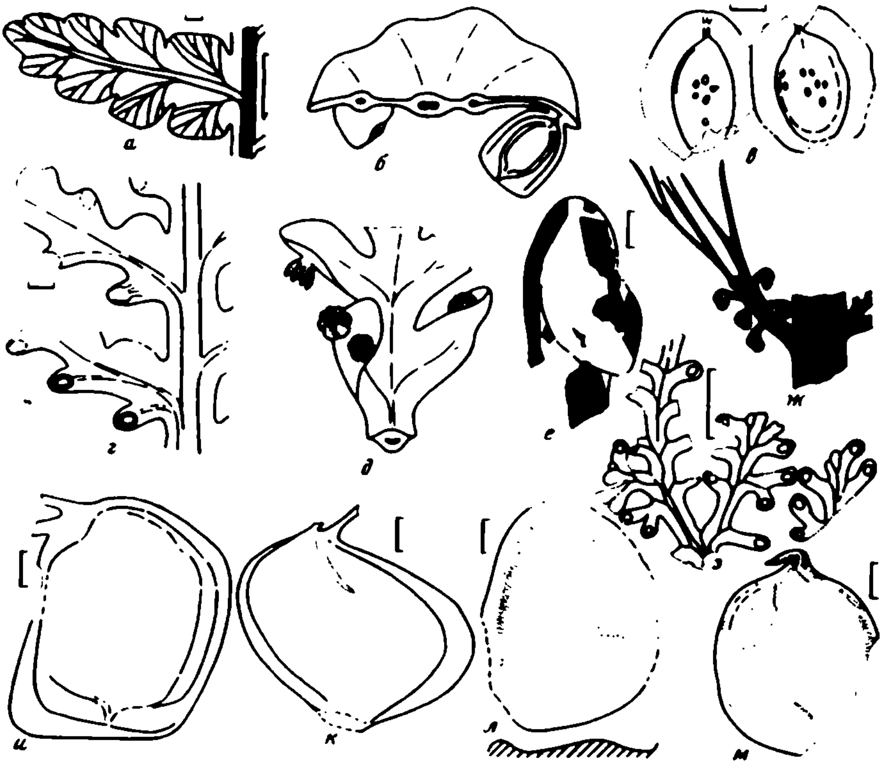


Рис. 17. Представители Calamopityales (*а—д*) и примитивных Peltaspermales (*е—м*):

а — стерильное перо Dicksonites pluckenetii (Schl.) Sterz. (по Doubinger, 1956 с дополнениями); *б* — реконструкция части семеносного перышка Callospermarion (по Rothwell, 1981); *в* — семена, ассоциирующие с D. pluckenetii, стефан Франции (из коллекции G. Grand'Eury; Университет им. К. Бернара в Лионе); *г* — перо D. pluckenetii с рубцами от опавших семян (та же коллекция); *д* — реконструкция Callistophyton (по Stidd, Hall, 1970 с изменениями); *е* — семеносная подушка с семенем Trichopitys heteromorpha Sap., отэн Франции ("образец А" Р. Флорина; Университет им. К. Бернара в Лионе); *ж* — реконструкция пазушного комплекса T. heteromorpha; *з* — Biarmopteris pulchra Zal., экз. 3737/24, 24а, местонахождение Чекарда на р. Сылве, верхний кунгур; *и, к, л* — семена, ассоциирующие с Autunia milleryensis (Ren.) Kras., отэн Франции (коллекция Национального музея естественной истории в Париже); *м* — семя, ассоциирующее с Callipteris naumannii (Gutb.) Sterz., ГДР, Пеппенхайм, нижний красный лежень (кол. А. Арнхардта, ГДР); длина линейки 1 мм (*а, в, г, е, и—м*) и 1 см (*з*); *б, д* — без масштаба

чатость капсул — с парными кладоспермами, например, Stiphorus и умкомазиевых. Краевую пипиллоэную кайму створки можно гомологизировать с папиллозным краем пельтоидов некоторых Peltaspermaceae. Вполне мыслимо и образование многосеменных инвертированных капсул Caytonia путем сворачивания кладоспермов.

Семена, ассоциирующие с Callipteris-Autunia (рис. 17*и—м*, 18 *N 1*), а также с Dichophyllum moorei Elias (этот вид иногда относят к Callipteris и сближают с C. flabellifera (Weiss) Zeill.), были платиспермическими с парными апикальными рожками (типа Diceratosperma). В слое с большим количеством C. naumannii (Gutb.) Sterz. встречаются платиспермические семена с одним апикальным выростом (рис. 17, 18 *N 1*). У более поздних Peltaspermales известны семена обоих типов. У рода Salpingocarpus (Peltaspermaceae) и семян из полиспермов умкомазиевых (рис. 18 *N 5*) хорошо развиты парные апикальные рожки, а у Cardiolepidaceae (рис. 18 *N 8*) и некоторых Peltaspermaceae (рис. 18 *N 11*) апикальный вырост одиночный. Оба типа верхушек известны у семезачатков современного гинкго.

Близость перечисленных порядков подкрепляется и строением мужских фрук-

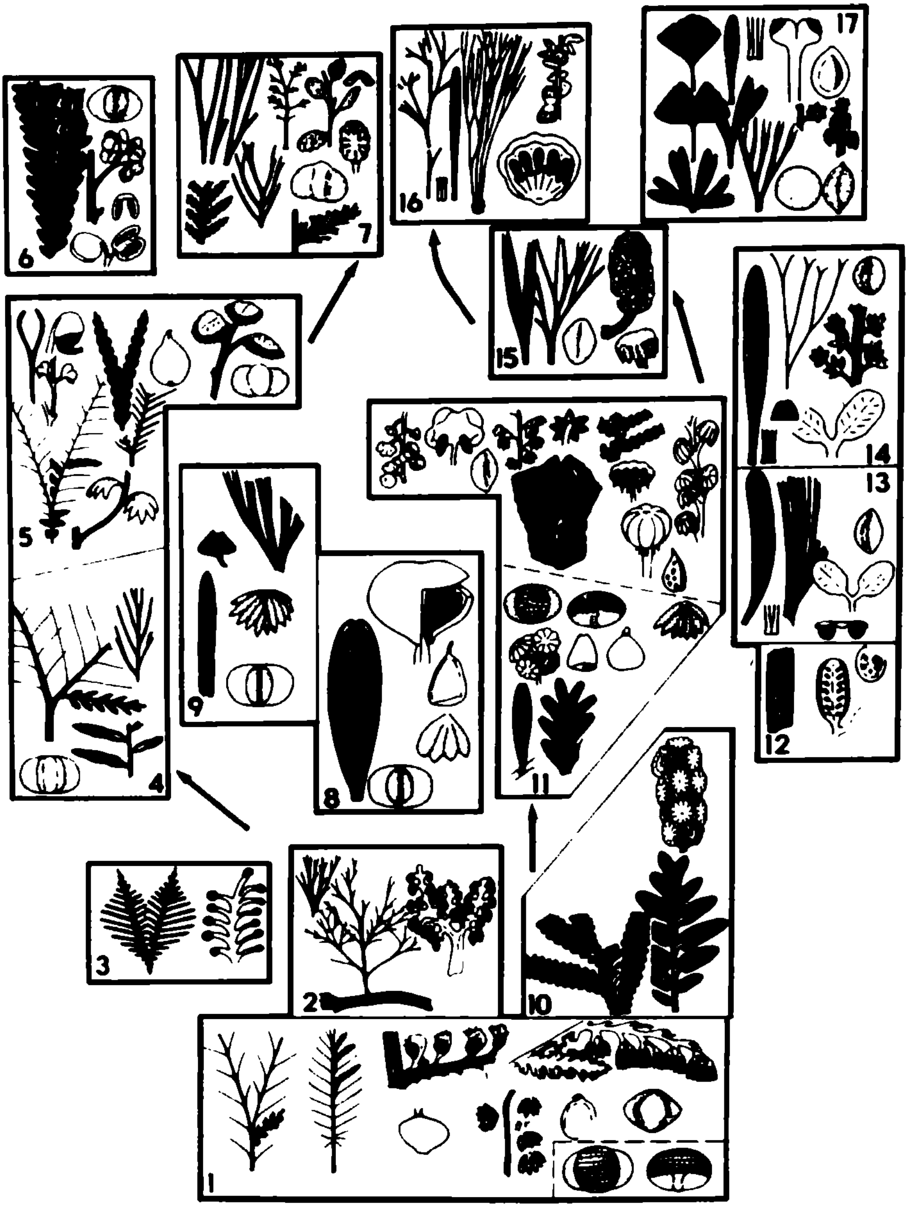


Рис. 18. Соотношения морфологических признаков и возможные филогенетические связи Peltaspermales, Leptostrobales, Ginkgoales и близких к ним голосеменных

1 — раннепермские (отэнские) каллиптериды Еврамерийской области; слева — строение вай Callipteris flabellifera (Weiss) Zeill. и C. conferta (Sternb.) Brongn ; в центре вверху — кладосперм Autunia milleryensis (Ren.) Krasser, под ним — ассоциирующие семена; справа вверху — микроспорофилл Callipterianthus arnhardtii Ros. (по Roselt, 1962), под ним — микроспороклад Pterispermostrobus (рис. по фотографии из Barthel, Kozur, 1981), семя, ассоциирующее с Callipteris naumannii (Gutb.) Sterz. и пыльца типа Vesicaspora из спорангиев Pterispermostrobus gimmianus W. Remy (рис. по фотографии из Remy, 1953); пунктирной линией отделена пыльца типа Protohaploxypinus (слева) и Vittatina.

2 — строение вайи Mauerites и ассоциирующего кладосперма Biarmopteris из кунгура Приуралья (Субангарская область).

3 — вайя Supaia (по D. White из Haubold et al., 1982) и ассоциирующий перистый полисперм (рис. по фотографии из Mamay, Watt, 1971).

4 — крайние типы изменчивости вай Rhaphidopteris praecursoria S. Meyen и ассоциирующая пыльца типа Alisporites, казанский ярус Западного Тимана (Субангарская область).

5 — триасовые Umkomasiaceae Гондваны (с упрощениями по Thomas, 1933; Retallack, 1977, 1980); внизу —

тификаций. Микроспорофиллы нижнепермских Callipteris описаны как род Callipterianthus (см. рис. 18 *N 1*). У пера предпоследнего порядка нижние перья остаются вегетативными, а верхние лишены листовой пластинки и несут перисто расположенные синангии, в которых спорангии срослись лишь в основании. С Callipteris conferta (Sternb.) Brongn. и С. naumannii (Gutb.) Sterz. ассоциируют синангии Pterispermostrobus gimmianus Remy et Remy (Мейен, 1983; Barthel, Kozur, 1981), неотличимые от синангиев Callipterianthus и очень сходные с Permotheca (см. ниже). На спорангиях P. gimmianus отмечены волоски. Редкие основания волосков известны у Permotheca vesicasporoides sp. nov. В кунгуре Субангарской области (Приуралья) встречаются розетковидные группы спорангиев (Asterodiscus disparis Zal.) с пыльцой типа Protohaploxypinus. Верхнепермские пельтаспермовые имеют синангии в виде пучка спорангиев, сросшихся при основании (Permotheca). Скорее всего, микроспороклады были полностью безлистными. Фрагменты осей Permotheca с прикрепленными синангиями (см. рис. 63*г*) вполне сходны с триасовыми Antevsia, полностью утратившими листоподобность. То же наблюдается у микроспорокладов, ассоциирующих с триасовыми Glossop-

←

Dicroidium zuberi (Szaj.) Arch. и ассоциирующий с ним полисперм Umkomasia sp.; над ним — Xylopteris elongata var. rigida (Dun) Ret. верхний ряд (слева направо) — вильчатый лист Johnstonia coriacea var. coriacea (John.) Walk., купуловидный кладосперм Pilophorosperma sp. (под ним — фрагмент оси с такими кладоспермами) и ассоциирующий лист D. odonropteroides (Morr.) Goth.; изолированное семя Umkomasiaceae; микроспороклад Pteruchus johnstonii (Feistm.) Townrow и пыльца типа Alisporites.

6 — Ptilozamites nilssonii Nath. и ассоциирующие с ним микроспороклады Harrisiothecium marsilioides (Harris) Lundblad из рэта Гренландии (с упрощениями из Harris, 1935).

7 — юрские растения из группы Pachypteris—Rhaphidopteris (по Harris, 1935, 1964); слева внизу — P. lanceolata Brongn., Йоркшир; слева наверху и в центре — R. dinosaurensis (Harris) Barale, Гренландия; наверху в центре — R. nana (Harris) Barale, Йоркшир; справа внизу — R. williamsonis (Brongn.) Barale, Йоркшир; выше — микроспороклады и пыльца Pteroma thomasii Harris, Йоркшир.

8 — листья Phylladoderma (Cardiolepidaceae) и ассоциирующие пельтатная капсула Cardiolepis, семя Nucicarpus, синангий Permotheca, пыльца Vesicaspora, верхняя пермь Печорской провинции Ангарской области.

9 — линейный и ромбический листья Phylladoderma subgen. Aequistomia и дихотомический лист Doliostomia, ассоциирующие синангии Permotheca vesicasporoides sp. nov. и пыльца Vesicaspora, татариновая флора.

10 — вайи Callipteris (слева) и Compsopteris (справа внизу), ассоциирующий сложный полисперм типа Peltaspermum, верхняя пермь Печорской провинции.

11 — Peltaspermaceae татариновой флоры (под пунктирной линией) и триаса; внизу — простой и перистый листья Tatarina, выше головчатый сложный полисперм Peltaspermopsis buevichae S. Meyen et Gom. и два типа семян (Salpingocarpus variabilis sp. nov. S. bicornutus sp. nov.), пыльца типа Protohaploxypinus и Vittatina, синангии Permotheca striatifera sp. nov.; над пунктирной линией, верхний ряд — Peltaspermum thomassii Harris, собрание кладоспермов и отдельный двусемянный кладосперм, триас Южной Африки (по Townrow, 1960), пыльца типа Cycadopites, микроспороклады Antevsia (часть побега и отдельный сорус), лист Lepidopteris, под ним — Peltaspermum rotula Harris (рэт Гренландии), левее и ниже вильчатая когерентнолистная вайя Vittaephyllum, кейперская флора Мадыгена, Средняя Азия (по Добрускиной, 1975); правый ряд — Peltaspermum incisum Pryn. ex Stanisl., собрание пельтоидов, отдельный пельтоид и изолированное семя со смоляными тельцами, верхний триас Донбасса (по Станиславскому, 1976).

12 — лист Glossophyllum permiense sp. nov. и ассоциирующие кладосперм Stiphorus biseriatus S. Meyen и семя со смоляными тельцами, татариновая флора.

13 — простой (типа Glossophyllum) и пальчатый (типа Sphenobaiera) листья Kirjamkenia lobata Pryn., ассоциирующий кладосперм Stiphorus crassus (Mog.) S. Meyen (общий вид и схема поперечного сечения), пыльца типа Cycadopites, пермотриас, тутончанская свита Тунгусского бассейна.

14 — слева лист Glossophyllum florinii Kräus., рядом — основание и верхушка листа G. angustifolium Stanisl., верхний триас Австрии и Донбасса; выше — лист Sphenobaiera furcata (Heer) Florin, верхний триас Австрии (по Krausel, 1943); справа вверху — микроспороклад Antevsia wettsteinii (Krasser) S. Meyen, comb. nov., ассоциирующий с Glossophyllum florinii Kräusel и его пыльца типа Cycadopites (по Kräusel, 1943); внизу — вильчатый кладосперм Leuthardtia ovata Kraus. et Schaar., ассоциирующий со S. furcata (рис. по фотографии из Kräusel, Schaarschmidt, 1966).

15 — Sphenobaiera spectabilis (Nath.) Florin, разные типы листьев и ассоциирующие микроспороклады Bernettia phialophora Harris и их пыльца типа Cycadopites, рэт Гренландии (по Harris, 1935).

16 — (слева направо) отдельный лист Czekanowskia microphylla Harris et Miller, юра Йоркшира (по Harris et al., 1974); лист Phoenicopsis и его основание; укороченный побег Czekanowskia; собрание капсул и отдельная створка капсулы Leptostrobus laxiflora Heer (по Schweitzer, 1977).

17 — современные и ископаемые Ginkgoales, листья Ginkgo biloba L. (два верхних листа слева) и юрских G. huttonii (Sternb.) Heer (слева внизу и в центре), Eretmophyllum (в верхнем ряду, рядом основание листа) и Sphenobaiera (в нижнем ряду); в правой части — молодые семезачатки G. biloba, семя, ассоциирующее с Baiera furcata (L. et H.) F. Braun (по Harris et al., 1974); ниже — часть микроспороклада Stachyopitys (по A. Schenk из Zimmermann, 1959), правее — часть микроспороклада G. biloba; внизу — пыльца G. biloba.

На рисунках семена во фруктификациях зачернены, микроспорангии покрыты точками; рисунки не в масштабе hyllum florinii Kräusel (Antholithus wettsteinii Krasser) и Sphenobaiera furcata (Heer) Florin. Эти микроспороклады можно прямо отнести к Antevsia и предложить комбинацию:

Antevsia wettsteinii (Krasser) S. Meyen, comb. nov. (протолог: Krasser, 1918, с. 540—545, голотип — единственный экземпляр на табл. I, фиг. 7); см. реконструкцию на рис. 18 *N 14* (ср. с *N 11*).

У триасовых умкомазиевых (рис. 18 *N 5*) и близких к ним юрских растений типа Pachypteris (рис. 18 *N 7*) микроспороклады сохраняют спороносную пластинку, редуцированную в разной степени.

Микроспороклады кейтониевых примерно того же типа, что и у Peltaspermaceae, но спорангии слились сильнее. У лептостробовых и части гинкговых микроспороклады редуцируются до оси с пучками спорангиев (у гинкговых) или синангиями (у лептостробовых, если Ixostrobus принадлежит к ним) на боковых ответвлениях. У гинкговых с листьями типа Sphenobaiera spectabilis (Nath.) Florin микроспороклады (род Bernettia) пельтатные (рис. 18 *N 15*), как у Umkomasiaceae (род Pteruchus). Спорангии свободные, прикреплены к пластинке снизу.

Считалось, что у Peltaspermaceae монокольпатная пыльца, а у Umkomasiaceae — двумешковая (Townrow, 1960, 1962) (в действительности скорее протодисаккатная). Однако пермские Peltaspermaceae продуцировали протодисаккатную ребристую пыльцу Protohaploxypinus и безмешковую ребристую Vittatina (Гоманьков, Мейен, 1979, 1980; Мейен, Гоманьков, 1980), но не пыльцу типа Alisporites-Falcisporites, как предполагалось (Meyen, 1982a). Пыльца нижнепермских Peltaspermales, по-видимому, трех типов: 1) неребристая протомоносаккатная с билатерально-симметричным (Vesicaspora) и радиально-симметричным протосаккусом; 2) типа Protohaploxypinus; 3) типа Vittatina (последние два типа распространены так же, как и Callipteris). Пыльца Cardiolepidaceae, ассоциирующая с листьями Phylladoderma, протомоносаккатная двукрылая (типа Vesicaspora; см. Permotheca vesicasporoides sp. nov., а также: Гоманьков, Мейен, 1980).

У Peltaspermales не найдено настоящей мешковой пыльцы. Лишь иногда наблюдалась характерная для настоящего мешка тонкосетчатая структура с тонкими стенками альвеол (табл. XIII, фиг. 10; табл. XIV, фиг. 4), но они не расположены лишь по периферии мешка. Чаще видна плотная масса сэкзины с небольшими, даже точечными просветами (табл. XII, фиг. 2, 3; табл. XIII, фиг. 12; табл. XIV, фиг. 3, 7, 8, 13, 15). По-видимому, такую же протосаккатную организацию имеет пыльца кейтониевых и близких к Peltaspermales голосеменных типа Harrisiothecium-Ptilozamites (рис. 18 *N 6*) и Pachypteris-Rhaphidopteris-Pteroma (рис. 18 *N 7*). Эти голосеменные сходны с Peltaspermales по эпидермальным признакам и конструкции листьев.

Безмешковая монокальпатная пыльца типа Cycadopites появляется у Peltaspermales в триасе (Antevsia, в том числе A. wettsteinii; рис. 18 *NN 11, 14*). Возможно, что она продуцировалась и пермотриасовыми Kirjamkenia-Stiphorus (рис. 18 *N 13*). Она же характерна для гинкговых (рис. 18 *NN 15, 17*) и лептостробовых (?). Экзина современного гинкго имеет полости и в этом отношении напоминает протосаккатную. Вообще же ультраструктура экзины Ginkgopsida изучена плохо.

Установление прижизненной ассоциации листьев и фруктификаций, подкрепленное эпидермальными исследованиями листьев и наблюдениями над переходами между разными типами листьев в одном местонахождении, заставляет существенно пересмотреть представления о направлениях преобразований и степени разнообразия листьев в пределах рода, семейства и порядка. Это, в свою очередь, ведет к пересмотру взглядов на соотношения между родами, установленными по листьям, а также на систематическую принадлежность этих родов. На рис. 18—20, а также в табл. 2 показано соотношение некоторых таких родов в пределах порядка Peltaspermales и близких к нему порядков Ginkgoales и Leptostrobales.

Пожалуй, наиболее неожиданным был вывод, что к Peltaspermales могут

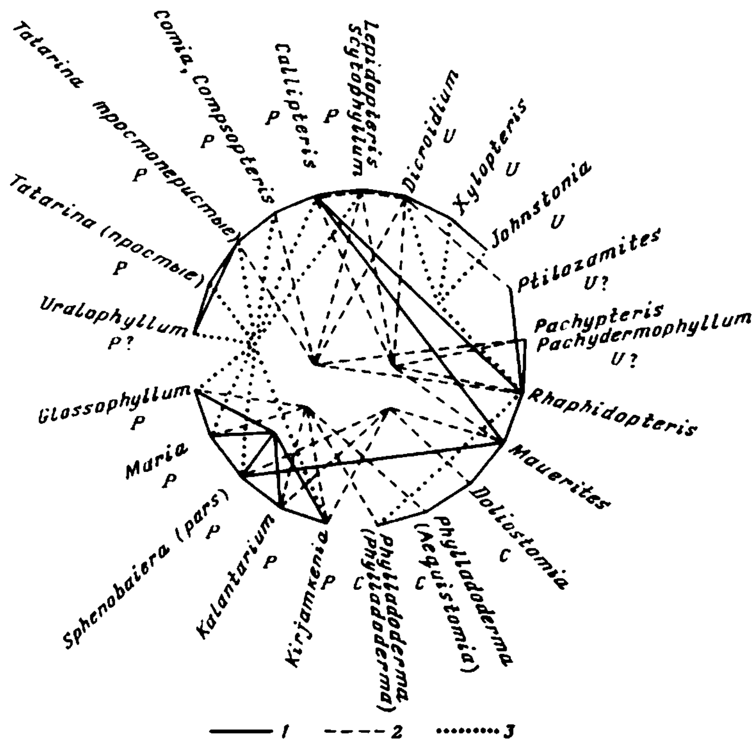


Рис. 19. Соотношения родов, установленных по листьям Peltaspermales и близких к ним растений:

1 — связь по комплексу признаков вплоть до трудности разграничения родов; *2* — есть общие морфологические типы листьев, различимые таксономически лишь по эпидермальным признакам; *3* — эпидерма устроена настолько сходно, что в виде дисперсных кутикул эти роды разграничить не удается; *P* — Peltaspermaceae; *C* — Cardiolepidaceae; *U* — Umkomasiaceae

относиться простые листья с параллельным жилкованием и пальчаторассеченные листья с веерным жилкованием (Добрускина, 1980; Мейен, 1983). До этого листья первого типа сближались с хвойными, а листья обоих типов — с гинкговыми и лептостробовыми. Свидетельства близости растений с обоими типами листьев к пельтаспермовым имелись уже давно. Изучая кейперскую флору Австрии, Р. Крейзель (Kräusel, 1943) обратил внимание на сходство микроспорокладов пельтаспермовых Antevsia и микроспорокладов, ассоциирующих с Glossophyllum florinii, Sphenobaiera furcata и S. lunzensis. Упомянув об этом сходстве, на что обращал внимание и Крассер (Krasser, 1918), он не сделал из него никаких выводов. Ему, как и многим другим исследователям, не пришла в голову возможность сближения с пельтаспермовыми листьев, имеющих параллельное или веерное жилкование, цельную или пальчаторассеченную пластинку. Изучение пельтаспермовых татариновой и близкой к ней корвунчанской флор убеждает в том, что цельные, пальчато- и перисторассеченные листья могут принадлежать близкородственным видам.

Можно проследить переход от листьев с перисторассеченной пластинкой (Tatarina pinnata Gom. et S.M.) к лопастным (T. lobata S. Meyen) и простым (большинство видов Tatarina). Описываемые ниже листья Glossophyllum permiense sp. nov. очень близки по эпидермальному строению к Tatarina, но имеют параллельное жилкование. И.А. Добрускина (1980) впервые отметила, что цельные листья G. florinii и пальчаторассеченные листья S. furcata и S. lunzensis близки по эпидермальным признакам и могут принадлежать родственным растениям. У корвунчанской Kirjamkenia lobata Pryn. цельные (описанные как G. claviforme Mogutch.)

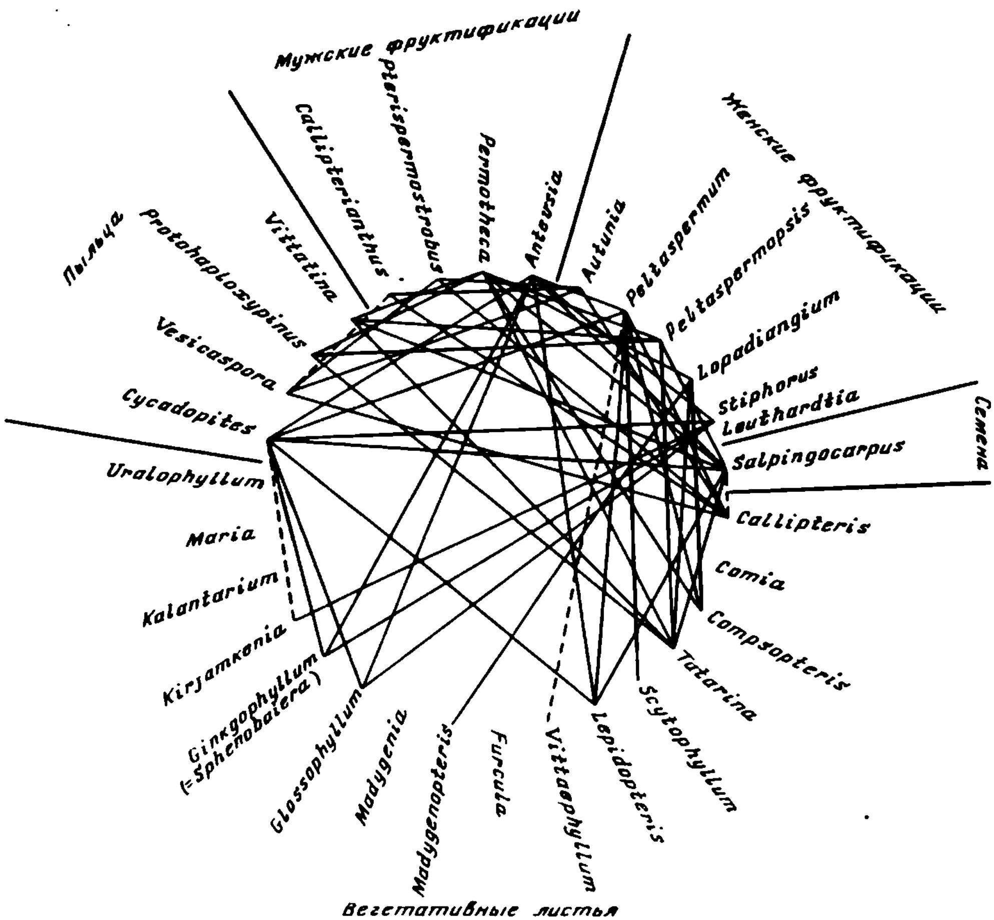


Рис. 20. Соотношение родов Peltaspermaceae, установленных по листьям и органам размножения; линиями соединены прижизненные сочетания разных органов

и пальчатые (описанные как Sphenobaiera vittaefolia Mogutch. и S. porrecta Mogutch.) листья явно принадлежат одному виду (Садовников, 1983). Описываемая ниже Doliostomia krassilovii с дихотомически делящимися листьями по эпидермальным признакам очень близка к Phylladoderma (Aequistomia) trichophora sp. nov. Листья Aequistomia, видимо, были всегда простыми, с параллельными жилками, как во всем роде Phylladoderma.

При распределении простых листьев с параллельным или веерным жилкованием по порядкам голосеменных палеоботаники уделяют большое внимание выходу жилок в боковые края и количеству жилок, входящих в основание листа. Действительно, у Cordaitanthales в основание листа входят две жилки (если их дихотомирование начинается еще в коре, то два пучка жилок), ветви которых выходят в боковые края. У хвойных с листьями, имеющими множество жилок, в основание входит лишь одна жилка, ответвления которой направляются в верхушку, где слегка сходятся. (В свое время именно этот тип жилкования сыграл немалую роль в том, что род Phylladoderma был отнесен к хвойным, — Мейен, Гоманьков, 1971). У гинкговых и чекановскиевых в основании листа имеются, соответственно, две и одна жилка, ветви которых не выходят в боковые края. У Peltaspermales в принимаемом ниже объеме оба эти признака не выдерживаются.

Таблица 2

Сопоставление признаков некоторых родов Peltaspermales и родов, близких к этому порядку

	Конструкция листа (простые листья — 0; простоперистые — 1; дваждыперистые — 2; более сложные — 3...)	Вильчатый рахис Дополнительные перышки	Строение осевой зоны в перышках (ср — срединная жилка; лср — ложная средняя жилка; ож — одноптероидное жилкование)	Четкость жилкования (ч — четкое, н — нечеткое) Структуры на рахисе (б — береты, ч — чешуи)	Распределение устьиц на листе (г — листья гипостомные или с редкими устьицами на верхней стороне; а — листья амфистомные)	Прочие признаки
Callipteris	2, 3...	(+) +	ср, ож	(ч) —	(г) а	Пазушные швы
Compsopteris	1	(+?) —	ср	ч —	а	
Lepidopteris	2—3	— +	ср	н (ч)	а	
Rhaphidopteris	1—2	(+) —	ср, ож	н —	а	Пазушные швы, брахипарацитные устьица
Tatarina	0—1	(+?) —	лср	н —	а	
Dicroidium	1—3...	+ —	ср, ож	ч —	а	Брахипарацитные устьица
Pachypteris	1—2	(+) —	ср, ож	н (б)	г (а)	
Ptilozamites	1	+ —	ож	ч —	а	

Примечание: знак в скобках означает факультативное присутствие признака

У Tatarina жилки выходят в края, а у Phylladoderma нет. У Glossophyllum в основание листа входят две жилки, а у Phylladoderma и Doliostomia — одна.

Что касается выхода жилок в края то этот признак, по-видимому, связан с еще сохранившейся тенденцией к перистому рассечению листа. У Ginkgopsida общая эволюция листовой пластинки шла от сложноперистой к простой и от перистого жилкования к параллельному и веерному. В отдельных линиях появилось сетчатое и дихотомическое жилкование, а также дихотомически рассеченная пластинка. Выход жилок в края у листьев типа Tatarina можно интерпретировать как реликтовый признак, исчезающий у более продвинутых Ginkgopsida в линиях, ведущих к Ginkgoales и Leptostrobales.

Изучение Kirjamkenia (Садовников, 1983) позволяет понять варьирование числа жилок в основании листа Peltaspermales. У этого рода, как и у современных гинкговых, в лист направляются проводящие пучки, отходящие от разных, хотя и соседних осевых первичных пучков. У гинкговых листовые следы независимо идут в лист, где затем повторно дихотомируют, а у Kirjamkenia (как у некоторых примитивных Ginkgopsida) они недалеко от основания листа сливаются в один пучок и лишь выше, в конце черешковидной части листа снова ветвятся. Вполне вероятно, что так же вел себя листовой след лептостробовых. Тенденция к слиянию листовых следов, отходящих от разных первичных проводящих пучков оси, отмечена у разных голосеменных, в том числе и у хвойных, где она характеризует продвинутые роды и семейства (Namboodiri, Beck, 1968). Таким образом, совмещение в одном порядке Peltaspermales растений, различающихся числом жилок в основании листа, не должно нас смущать.

В порядок Peltaspermales входят растения с листьями, сильно отличающимися по типу рассечения (см. рис. 18). О переходе между простыми, пальчато- и перисторассеченными листьями уже говорилось выше. Если учитывать ассоциирующие фруктификации и эпидермальные признаки самих листьев, то можно выявить ряды форм, в которые входят листья по крайней мере трижды перистые, иногда с вильчатым рахисом (некоторые Callipteris), дваждыперистые с промежуточными перышками (Lepidopteris, некоторые Callipteris) и без них (часть Rhaphidopteris и Dicroidium), простоперистые (Compsopteris, Comia, часть Rhaphidopteris и Dicroidium), с узкими линейными перышками с одной жилкой в них (Xylopteris, часть Rhaphidopteris), вильчатые (Johnstonia). Характерно образование когерентнолистных форм (Добрускина, 1975), когда перышки и перья сливаются, а система жилок остается прежней (Scytophyllum, Vittaephyllum). Формы с сетчатым жилкованием, видимо, входят в этот же ряд (Furcula, североамериканские гигантоптериды, видимо ассоциирующие с Sandrewia). Сетчатое жилкование пальчатосложных листьев свойственно мезозойским кейтониевым. К Caytoniales, видимо, относятся и юрские листья Mexiglossa, сначала отнесенные к Glossopteris и ассоциирующие с микроспорокладами Perezlaria. Правда, последние более сходны с микроспорокладами Peltaspermales со слабо сросшимися спорангиями, чем с Caytonanthus.

Таким образом, и по вегетативным листьям, как и по органам размножения, порядок Peltaspermales обнаруживает, с одной стороны, достаточно высокое разнообразие форм, а с другой — подчинение этого разнообразия немногим тенденциям в преобразовании, выраженное в упорядоченных и взаимосвязанных рядах форм.

В порядке Peltaspermales (помимо Trichopityaceae) легко различимы три семейства — Peltaspermaceae, Cardiolepidaceae и Umkomasiaceae (= Corystospermaceae). Диагнозы первых двух семейств приводятся ниже. Семейство Umkomasiaceae сохраняет свой объем и характеристику, обычно даваемые в литературе. Для него характерны односеменные, обычно парные купуловидные кладоспермы; микроспороклады несут пластинчатые микроспорофиллы со свободными (Pteruchus) или приросшими к пластинке (Pteroma) спорангиями. К Umkomasiaceae можно условно относить растения Harrisiothecium-Ptilozamites со спорангиями, погруженными в створки двустворчатого микроспорофилла.

Не вполне ясно систематическое положение рода Rhaphidopteris. Он близок по эпидермальным признакам к растениям Pachypteris-Pteroma, относимым нами к Umkomasiaceae, но по эпидермальным же признакам (строение замыкающих клеток, тонкая ребристость нижней кутикулы) и присутствию характерных смоляных телец пермский вид Rhaphidopteris praecursoria S. Meyen приближается к Cardiolepidaceae. С другой стороны, есть много общего между Rhaphidopteris и Mauerites (смоляные тельца, ребристость кутикулы, пазушные швы), относимому вместе с кладоспермами Biarmopteris к Trichopityaceae. До более полного изучения листьев и ассоциирующих фруктификаций целесообразно считать Rhaphidopteris сателлитным родом порядка Peltaspermales в целом.

Для рода Glossophyllum и сближавшегося с ним рода Torellia устанавливалось особое семейство Glossophyllaceae, относимое к порядку Ginkgoales (Самылина, 1970; Tralau, 1968). Выше уже говорилось о сходстве кейперских видов Glossophyllum florinii, Sphenobaiera furcata и S. lunzensis. Последний вид первоначально включался в род Ginkgoites. Этот род вместе со Sphenobaiera обычно относят к Ginkgoaceae. В.А. Красилов (1972а) относил род Glossophyllum к Ginkgoales без указания семейства. В другой работе он (Красилов, 1972б) указал на принадлежность Glossophyllum и Sphenobaiera к одной группе в пределах Ginkgoales. Род Sphenobaiera он отнес к Karkeniaceae (Красилов, 1972а).

Как показано ниже, Glossophyllum permiense ассоциирует с кладоспермами Stiphorus, близкими к Leuthardtia, которые в свою очередь, очевидно, ассоциируют со Sphenobaiera furcata. Кладоспермы Stiphorus также ассоциируют с листьями рода Kirjamkenia, имеющими простую (типа Glossophyllum) и пальчаторассеченную (типа Sphenobaiera) листовые пластинки. С другой стороны, юрские и меловые виды Sphenobaiera близки к Ginkgo и по эпидермальным признакам, и по строению ассоциирующих семян (Harris et al., 1974). Таким образом, виды этого рода оказываются ассоциирующими с существенно разными фруктификациями.

Суммируя полученные данные о Glossophyllum и близких к нему по эпидермальным признакам листьях типа Sphenobaiera, а также об ассоциирующих фруктификациях, мы приходим к выводу, что семейству Glossophyllaceae свойственны пластинчатые парные кладоспермы, резко отличающиеся от редуцированных кладоспермов Ginkgo. Тогда появляется больше оснований относить это семейство не к Ginkgoales, а к Peltaspermales. Но, сделав этот шаг, мы сталкиваемся с вопросом, как разграничить Glossophyllaceae и Peltaspermaceae. Единственное существенное отличие Glossophyllaceae — билатерально-симметричная перистонервная конструкция кладоспермов. Если учесть уже известное разнообразие в организации кладоспермов Peltaspermaceae, то выделение особого семейства по одному такому признаку нецелесообразно. Поэтому мы включаем Glossophyllum, Sphenobaiera furcata, Leuthardtia, Stiphorus и Kirjamkenia в семейство Peltaspermaceae (вопрос о систематическом положении рода Torellia остается открытым). Вполне вероятно, что более полное знание родов этого семейства в дальнейшем позволит подразделить его на более узкие семейства.Это особенно касается нижнепермских родов, сохраняющих бо́льшую листоподобность кладоспермов. Возможно, тогда появится больше оснований и для сохранения семейства Glossophyllaceae.

Приведенный анализ систематического положения родов Glossophyllum, Sphenobaiera, Ginkgoites, Kirjamkenia показывает близость порядков Peltaspermales и Ginkgoales. Выше уже говорилось, что гинкговые и лептостробовые довольно уверенно выводятся из порядка Peltaspermales, может быть даже из семейства Peltaspermaceae в принимаемом здесь объеме (Мейен, 1983).

Соотношения родов, включенных нами в Peltaspermales или близких к этому порядку, показаны на рис. 18—20 и в табл. 2.

СЕМЕЙСТВО PELTASPERMACEAE THOMAS, 1933

Диагноз. Женские фруктификации представлены кладоспермами от сильно вильчатых (?) до цельных округло-ромбических пальчатонервных, эллиптических перистонервных или пельтатных. Пельтатные кладоспермы с фестончатым или лопастным краем, реже расчлененные на радиальные доли. Кладоспермы парные или образуют кистевидные и головчатые собрания. Головчатые собрания, в свою очередь, могут быть соединены в кисти. Микроспороклады от перистых до неправильно ветвящихся, спорангии свободные — и тогда собраны в пучки — либо сросшиеся в основании, реже на всю длину. Пыльца протомоносаккатная билатерально-симметричная, протодисаккатная с ребристым телом, почти полностью редуцированным протосаккусом и ребристым телом или монокольпатная с гладким телом. Листья пальчато- или перисторассеченные, простые, с перистым, веерным или параллельным жилкованием. Иногда листья когерентные, изредка жилкование сетчатое. Известно чередование удлиненных и укороченных побегов.

Родовой состав: *Женские фруктификации*: Peltaspermum Harris, Leuthardtia Kräusel et Schaarschmidt, Stiphorus S. Meyen, Peltaspermopsis gen. nov., Lopadiangium Zhao, Autunia Krasser (= Sandrewia Mamay; см. Kerp, 1982). *Мужские фруктификации*: Pterispermostrobus Stopes (pars), Antevsia Harris, Permotheca Zalessky (pars), Antholithus Brongniart (pars), Callipterianthus Roselt. *Вегетативные листья*: Callipteris Brongniart, Comia Zalessky, Compsopteris Zalessky, Tatarina S. Meyen, Lepidopteris Schimper, Scytophyllum Bornemann, Vittaephyllum Dobruskina, Furcula Harris (?), Madygenopteris Sixtel, Madygenia Sixtel, Glossophyllum Kräusel, Sphenobaiera Florin (pars), Kirjamkenia Prynada, Kalantarium Dobruskina, Maria Dobruskina, Uralophyllum Kryshtofovich et Prynada (?), Paratatarina Vassilevskaia (?). *Семена*: Salpingocarpus gen. nov. *Пыльца*: Vittatina

Luber ex Jansonius (pars ?), Protohaploxypinus Samoilovich (pars), Cycadopites Wodehouse ex Wilson et Webster (pars), Vesicaspora Schemel (pars). Возможно, к Peltaspermaceae относятся также вильчатые кладоспермы Sporophyllites petschorensis (Schm.) Fef. (Фефилова, 1978а), ошибочно принятые за микроспорофиллы. Эти кладоспермы несли большое количество мелких семян, располагавшихся двумя рядами (как у Stiphorus) и оставлявших по опадении рубцы. Ассоциирующая пыльца принадлежит роду Vitreisporites Leschik, а листья, — по-видимому, Rhipidopsis Schmalhausen.

Наши представления о прижизненном сочетании родов, выделенных по разным органам, приведены на рис. 18 и 20.

Род Peltaspermopsis Gomankov, gen. nov.

Типовой вид — Peltaspermum buevichae Gomankov et S. Meyen, 1979, верхнетатарский подъярус Русской платформы.

Диагноз. Женские фруктификации в виде пельтоидов, собранных по 4—6 в компактные головки. Верхняя поверхность щитка каждого пельтоида разделена бороздами, радиально расходящимися от углубления в центре, на несколько секторов, которые, загибаясь вниз, образуют фестоны по краю щитка. На нижней поверхности щитка каждому сектору соответствует один округлый или овальный рубец от прикрепления семени (семенной рубец). Промежутки между рубцами примерно равны их поперечникам.

Видовой состав. Peltaspermopsis buevichiae (Gomankov et S. Meyen) comb. nov. и 5 видов, описанных ниже как Peltaspermopsis spp. из верхнетатарского подъяруса Русской платформы.

Сравнение. Новый род ясно отличается от родов Biarmopteris и Stiphorus пельтатной организацией простых полиспермов и очень сходен с родом Peltaspermum Единственным общим его отличием от всех видов этого рода является компактность сложных полиспермов. Впрочем, организация сложных полиспермов вида Peltaspermum rotula Harris неизвестна, хотя и предполагается, что они были рыхлыми и кистеподобными (Harris, 1932). Однако сочетание признаков, составляющих диагноз рода Peltaspermopsis, не встречается ни у одного вида рода Peltaspermum. Так, у Peltaspermum rotula Harris (Harris, 1932, 1937) есть углубление в центре и фестоны по краю щитка, но промежутки между семенными рубцами значительно уже, чем сами рубцы и имеют характер тонких спиц ("spikes"). У Peltaspermum thomasi Harris (Townrow, 1960) также есть фестоны по краю щитка, а расстояние между рубцами соизмеримо с размером самих рубцов, но простые полиспермы этого вида несут всего лишь по два семени и являются кладоспермами, а не пельтоидами. Пельтоиды Peltaspermum incisum Prynada ex Stanislavsky (Станиславский, 1976) несут на верхней поверхности радиально расходящиеся борозды, но их периферические части разделены на отдельные самостоятельные лопасти, а семенные рубцы чрезвычайно узкие и имеют скорее линейную, а не округлую или овальную форму. От всех трех перечисленных видов новый род отличается, кроме того, отсутствием скульптуры в виде бугорков. Виды Peltaspermum usense Dobruskina и P. madygenicum Dobruskina (Добрускина, 1980) не имеют бугорчатой скульптуры (у P. madygenicum она отмечается лишь на оси сложного полисперма — Сикстель, 1962), но их диски сильно рассечены, как у P. incisum.

Замечания. Отсутствие общих для всех видов признаков, которые позволяли бы надежно различать роды Peltaspermum и Peltaspermopsis, может породить сомнение в самостоятельности последнего. Действительно, виды, отнесенные нами к новому роду, первоначально включались в род Peltaspermum (Гоманьков, Мейен, 1979). Однако при таком широком понимании этого рода оказывалось, что отдельные его виды связываются с типами вегетативной листвы, различия между которыми столь велики, что их относят к разным родам. Так виды Peltaspermum rotula, P. thomasi и P. incisum на основании совместного нахождения, характерной бугорчатой скульптуры и эпидермальной структуры (для видов P. rotula и P. thomasi) связывались с листьями, относимыми к роду Lepidopteris, — соответственно, L. ottonis, L. stormbergensis и L. toretziensis (Harris, 1932; Townrow, 1960; Станиславский, 1976). Вид P. madygenicum Т.А. Сикстель (1962) связывала с листвой Lepidopteris parvula, хотя И.А. Добрускина (1980) считает это предположение недостаточно обоснованным. Полиспермы P. usense, судя по ассоциации, скорее всего. принадлежали растениям с листвой типа Scytophyllum (Добрускина, 1980), а виды, выделенные нами в род Peltaspermopsis, по ассоциации и кутикулярным признакам связываются с листьями рода Tatarina (Гоманьков, Мейен, 1979). Таким образом, род Peltaspermum в его прежнем понимании оказывался явно сборным, поэтому мы решили придать характерным признакам видов, связывавшихся с листвой типа Tatarina родовой, а не видовой ранг.

Возможно также, что следует относить к разным родам полиспермы, связываемые с родами Lepidopteris и Scytophyllum. Характерно, что у всех видов рода Peltaspermum (в принятом нами понимании) только один P. usense, связываемый с листвой Scytophyllum, полностью лишен бугорчатой скульптуры — признака, являющегося дискриминирующим и для родов Lepidopteris и Scytophyllum. Однако самостоятельность этих родов вызывает сомнения. Известны виды, занимающие как бы промежуточное положение между обоими родами (Добрускина, 1969). Например, Ф.А. Станиславский (1976) отнес к своему виду Lepidopteris toretziensis некоторые листья, которые вполне можно было бы поместить в род Scytophyllum. Интересно, что виды Peltaspermum, связываемые со "сцитофиллообразной" листвой, — P. incisum и P. usense — обладают сильной рассеченностью щитка, хотя листва растений с полиспермами, относимыми к третьему виду рассеченных пельтоидов — P. madygenicum, — достоверно не известна. Ввиду указанной неопределенности в разграничении родов Lepidopteris и Scytophyllum мы воздерживаемся пока от дальнейшего дробления рода Peltaspermum, тем более что в нашем материале виды, которые можно было надежно связать с каким-либо типом листвы кроме Tatarina, отсутствуют.

В литературе описано большое количество пельтоидов, для которых детали морфологии, видовая принадлежность и связь с вегетативными листьями неизвестны. К их числу относятся полиспермы из верхнепермских отложений Джунгарии, выделенные К.З. Сальменовой (1979) в самостоятельный вид Peltaspermum dzungaricum Salmenova. Другие подобные пельтоиды были описаны в открытой номенклатуре. Сходные фруктификации из верхней перми провинции Гуйчжоу (Китай) были описаны также Чжао Сюху (Zhao et al., 1980) под названием Lopadiangium acmodontum Zhao. Поскольку такие остатки могут относиться как к роду Peltaspermum, так и к Peltaspermopsis, для их обозначения целесообразно использовать самостоятельный формальный род, в качестве которого вполне пригодным оказывается род Lopadiangium (см. описание ниже).

Органы, возможно, являющиеся пельтатными полиспермами, близкими к родам Peltaspermum и Peltaspermopsis, также описаны в литературе под названием Karibacarpon problematicum Lacey (Lacey, 1974). Этот вид предположительно связывается с листьями Dicroidium lancifolium.(Morris) Gothan и через них — с семейством Umkomasiaceae.

Peltaspermopsis buevichiae (Gomankov et S. Meyen) comb. nov.

Табл. V, фиг. 1; рис. 21*а*—*д*. 22

Peltaspermum buevichae: Гоманьков, Мейен, 1979, стр. 130—132, табл. XIV, фиг. 4—6, рис. 3, 5.

Голотип — ГИН N 4552/364-1; Аристово.

Диагноз. Пельтоиды 8—12 мм в диаметре, верхняя поверхность щитка разделена на 8—14 секторов, каждый (?) из которых примерно в середине несет небольшой зубовидный вырост (рис. 21*г*). Семенные рубцы круглые или слегка овальные, 0,5—1 мм в диаметре. Расстояния между центрами рубцов составляют 1—2 мм. Устьица присутствуют только на верхней поверхности щитков.

Описание. Материал представлен большим количеством остатков разной степени сохранности — от фитолейм целых головок, сохранивших первоначальную форму (не сплющенных), до отпечатков отдельных пельтоидов. Эпидерма щитка (особенно верхняя) имеет очень сложную структуру, которую, к сожалению, наблюдать на одном щитке не удалось и которая реконструирована нами (естественно, с известной долей сомнения) по отдельным разрозненным фрагментам фитолейм с разных пельтоидов. На верхней поверхности каждого сектора можно выделить 7 зон, располагающихся вдоль длинной оси сектора симметрично относительно нее и постепенно переходящих друг в друга (рис. 21*а*). Ниже они перечисляются в порядке следования от середины сектора к его боковым краям.

Зона 1 (осевая). Клетки изометричные, реже вытянутые, многоугольные или четырехугольные, без папилл, расположены беспорядочно или образуют ряды вдоль оси сектора. Устьица отсутствуют. В пределах этой зоны располагается зубовидный вырост.

Зоны 2 и 3. Клетки такие же, как в зоне 1, но в их расположении намечаются косые ряды, направленные от осевой зоны к боковым краям сектора и от периферии щитка к его центру.

Зоны 4 и 5. Клетки многоугольные, изометричные, расположены беспорядочно. Их периклинальные стенки несут крупные, но малоконтрастные папиллы. В пределах этих зон имеется большое количество беспорядочно ориентированных устьиц, побочные клетки которых ничем не отличаются от остальных клеток за исключением проксимальных папилл, нависающих над устьичной ямкой (рис. 21*б*).

В пределах зон 1—5 иногда наблюдаются сильное утолщение радиальных стенок, а также утолщения периклинальных стенок, идущие параллельно радиальным стенкам сбоку от них.

Зоны 6 и 7 (присутствуют не всегда). Клетки многоугольные, образуют ряды, ориентированные перпендикулярно к краю сектора. Их периклинальные стенки кутинизированы слабее, чем во всех других зонах, и иногда несут контрастные папиллы. Имеется много беспорядочно ориентированных устьиц с нависающими проксимальными папиллами. Их побочные клетки кутинизированы сильнее, чем другие клетки в пределах этих зон (рис. 21*в*).

На концах секторов вся эпидерма верхней стороны щитка приобретает характер зоны 1 с неупорядоченным расположением клеток и постепенно переходит в эпидерму нижней стороны (рис. 21*д*). Эпидерма нижней стороны щитка сложена вытянутыми многоугольными или четырехугольными клетками, собранными в довольно правильные ряды. Их периклинальные и радиальные стенки кутинизированы гораздо слабее, чем на верхней стороне щитка. На месте семенных рубцов кутикула прерывается. Ряды клеток между рубцами направлены от центра к периферии щитка, а вокруг рубцов они радиально расходятся от них (табл. V, фиг. 1). Радиальные стенки клеток часто сильно изогнуты. Радиальные стенки, примыкающие к отверстиям рубцов, сильно утолщены. Периклинальные стенки иногда несут малоконтрастные папиллы или пологие срединные утолщения. Устьица на нижней стороне щитков отсутствуют.

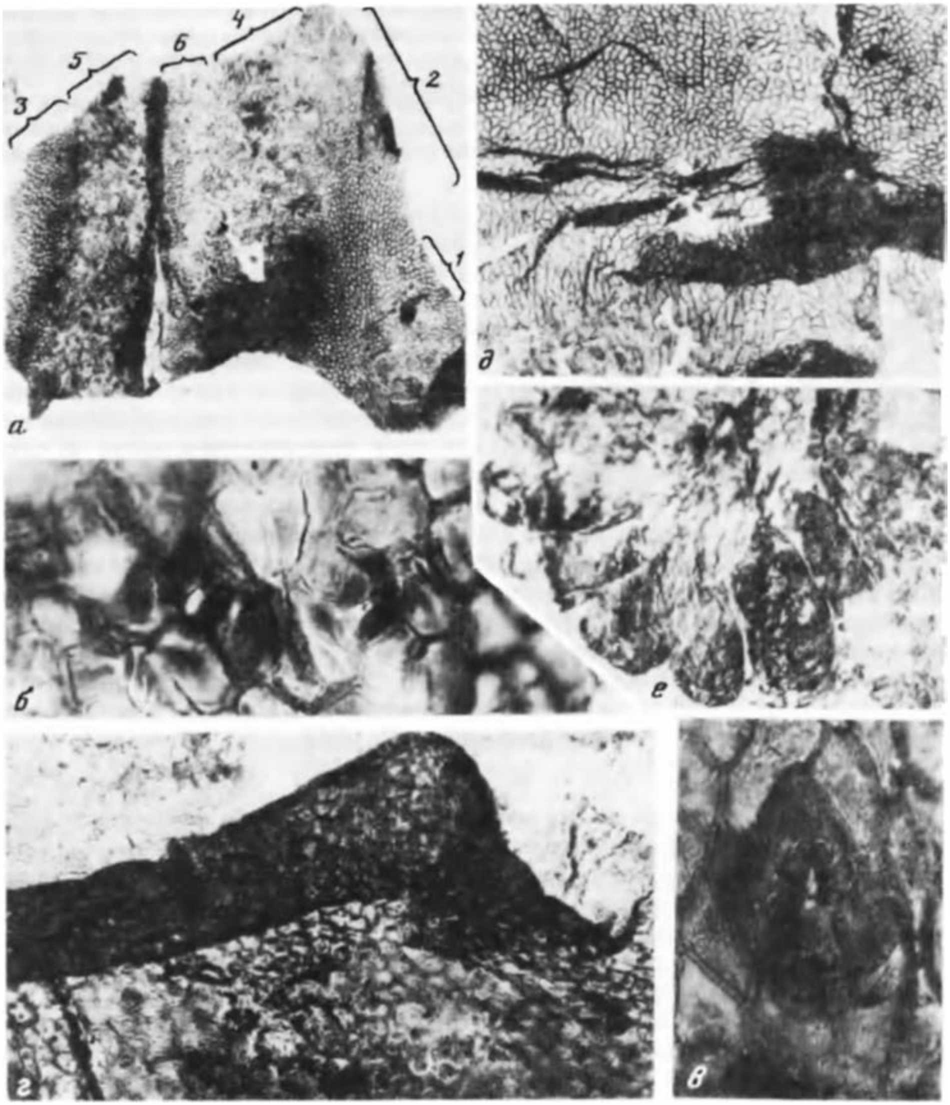


Рис. 21. Peltaspermopsis buevichiae (Gomankov et S. Meyen) comb. nov. (*а—д*) P.? sp. AVG-2 (*е*):

а — верхняя эпидерма щитка, граница двух секторов, цифрами обозначены зоны с различной эпидермальной структурой (см. объяснения в тексте) преп. N 4552/285-2, пункт 1, ×30; *б* — верхняя эпидерма щитка, устьица в зоне 4, преп. N 3782/9-2, пункт 1, ×500; *в* — верхняя эпидерма щитка, устьице в зоне 6, темная полоса внизу — граница секторов, преп. N 4552/285-2, пункт 3, ×500; *г* — верхняя эпидерма щитка, зубовидный вырост, преп. N 3782/2В-44, пункт 1, ×100; *д* — окончание сектора, переход от верхней эпидермы щитка (вверху) к нижней (внизу), преп. N 4100/153к-7, пункт 1, ×50; *е* — фитолейма щитка, экз. N 4388/1, ×5; Аристово (*а, в, д*), Титово (*б, г*), Мулино (*е*)

Эпидерма ножек сложена вытянутыми трапециевидными клетками, собранными в очень правильные ряды. Устьица на ножках также отсутствуют.

Замечания. Пельтоиды описываемого вида в массовых количествах встречены в местонахождении Аристово в ассоциации с еще более обильными листьями Tatarina conspicua. Эти два вида обнаруживают сильное сходство в строении устьиц, особенно — в характере проксимальной кутинизации побочных клеток. Дважды под щитками пельтоидов были найдены (едва ли случайные) массовые скопления

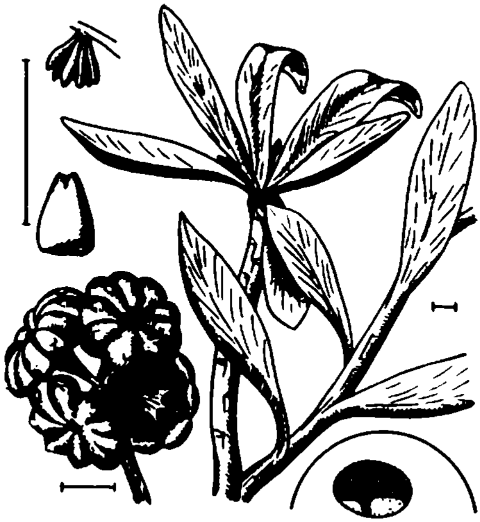


Рис. 22. Реконструкция сложного полисперма Peltaspermopsis buevichiae (слева внизу) и связываемых с ним семян Salpingocarpus variabilis (слева в середине), микроспорангиев Permotheca ? vittatinifera (слева вверху), вегетативных побегов Tatarina conspicua (справа) и пыльцы Vittatina subsaccata f. connectivalis (в кружке); длина линейки 1 см

пыльцы, которую в дальнейшем мы будем называть Vittatina subsaccata f. connectivalis, хотя ее таксономическое положение не вполне определенно (см. описание вида Permotheca ? vittatinifera). Такая же пыльца была обнаружена в микропиле семян Salpingocarpus variabilis, в другом случае найденных в прикреплении к пельтоидам описываемого вида, а также в спорангиях Permotheca ? vittatinifera. На основании всех этих фактов мы считаем, что пельтоиды Peltaspermosis buevichiae, семена Salpingocarpus variabilis, спорангии Permotheca ? vittatinifera, пыльца Vittatina subsaccata f. connectivalis и листья Tatarina conspicua суть части одного и того же растения (рис. 22).

Местонахождения. Аристово (около 130 экз.), Титово (11 экз.), Дор (3 экз., cf.), Луптюг (2 экз., cf.), Вязовка (1 экз.).

Peltaspermopsis sp. AVG-1

Табл. IV, фиг. 5, 6, табл. V, фиг. 4

Описание. Пельтоиды 12—16 мм в диаметре собраны в компактные головки. Верхняя поверхность пельтоидов разделена радиальными бороздами на 11—16 секторов. На нижней поверхности каждому сектору соответствует один семенной рубец овальной формы (см. рис. 71*а*). Размеры рубцов 0,8—1,4×1,0—1,9 мм, расстояния между центрами рубцов — 1—2 мм. Верхняя эпидерма щитков изогональная. Клетки вдоль оси секторов собраны в неправильные ряды (табл. V, фиг. 4). Ближе к краям секторов и к их окончаниям (к краю диска) ряды клеток постепенно исчезают и появляются контрастные папиллы, иногда очень высокие (табл. IV, фиг. 5). Устьица на верхней стороне отсутствуют или встречаются очень редко. Хотя на всех изученных эпидермально экземплярах верхняя эпидерма сильно "изъедена" паразитическими грибами, что очень затрудняет различение на ней устьиц, мы все же не смогли найти ни одного достоверного устьица даже на самых крупных и лучше всего сохранившихся фрагментах кутикулы.

Нижняя эпидерма щитков известна по очень небольшому числу фрагментов. В тех местах, где ее удалось наблюдать (табл. IV, фиг. 6), она тоньше, чем верхняя, сложена более крупными удлиненными клетками, собранными в изгибающиеся ряды. Устьиц на ней также не обнаружено. Вероятно, она устроена так же, как нижняя эпидерма P. buevichiae.

Сравнение. Описываемое множество пельтоидов отличается от вида Peltaspermopsis buevichiae (Gomankov et S. Meyen) comb. nov. такими признаками, как строение верхней эпидермы щитков, а также форма и размер семенных рубцов: устьица на верхней стороне здесь отсутствуют или встречаются очень редко, папиллы гораздо более крупные и более вытянутые, чем у P. buevichiae. По форме и размерам рубцов это множество близко к пельтоидам с неизвестной эпидермальной структурой из верхней перми Наньшаня, названным "Peltaspermum sp." (Дуранте, 1980), которые представляют новый вид рода Peltaspermopsis (М.В. Дуранте, устное сообщение), но отличается от него большим диаметром щитков. В нашем материале имеется ряд форм, переходных по форме рубцов от типичных наньшаньских пельтоидов к типичным P. buevichiae; ввиду этого мы воздерживаемся пока от присвоения описываемому множеству пельтоидов самостоятельного видового эпитета.

Местонахождения. Исады (около 70 экз.), Александровка (1 экз.).

Peltaspermopsis ? sp. AVG-2

Рис. 21*е*, 23*а,б*

В местонахождении Мулино собрано четыре изолированных пельтоида, внешне сходных с пельтоидами рода Peltaspermopsis. Они достигают 12—15 мм в диаметре и имеют фестончатый край. Их верхняя поверхность несет радиально расходящиеся складки, возникшие, по-видимому, в результате сплющивания рельефа, образованного выпуклыми секторами и разделяющими их радиальными бороздами. К сожалению, нижняя кутикула пельтоидов сохранилась очень плохо, из-за чего оказывается невозможным точно определить форму и размеры семенных рубцов. Можно лишь предполагать, что они были не щелевидными, как у Peltaspermum incisum, и в то же время не столь большими, как у P. rotula, т.е. такими, какие характерны для рода Peltaspermopsis. Однако по эпидермальной структуре верхней поверхности щитков эти пельтоиды отличаются и от Peltaspermopsis buevichiae, и от пельтоидов, описанных выше как P. sp. AVG-1. Эпидерма здесь сложена четырехугольными или многоугольными клетками, собранными в довольно правильные ряды, которые нарушаются лишь в самом центре пельтоида. На дне борозды эти ряды дугообразно изгибаются, переходя с одного сектора на другой (рис. 23*б*). Устьица распределены равномерно по всей поверхности щитка (рис. 23*а*). Их побочные клетки кутинизированы звездообразно и имеют, как правило, проксимальные губы. Покровные клетки в периферической части диска несут крупные, но мало контрастные папиллы.

Эти пельтоиды, скорее всего, относятся к роду Peltaspermopsis, на что указывает и ассоциация их с листьями Tatarina (в местонахождении Мулино, кроме листьев Tatarina описываемых пельтоидов и семян, не найдено никаких других остатков растений). В составе этого рода они, вероятно, заслуживают выделения в самостоятельный вид ввиду своеобразия своей эпидермальной структуры. Однако отсутствие точных сведений о семенных рубцах препятствует их сравнению с другими видами этого рода.

Peltaspermopsis ? sp. AVG-3

Табл. V, фиг. 3; рис. 24*а,б*

В местонахождении Вязовка найдено 5 экземпляров пельтоидов (как собранных в головки, так и изолированных), по строению своей кутикулы очень напоминающих Peltaspermopsis buevichiae. Здесь можно выделить те же три типа эпидермальной структуры, которые образуют 7 зон на секторах верхней поверхности щитков у P. buevichiae. Однако при мацерации фитолеймы всякий раз оказывалось, что она имеет двуслойную кутикулу, причем разные типы эпидермальной структуры оказывались приуроченными к разным сторонам. Это можно было бы объяснить высоким рельефом отдельных секторов и косым (по отношению к плоскости симметрии сектора) сплющиванием их при захоронении. Однако в одном случае удалось наблюдать обе границы "сектора", вся кутикула между ними на одной стороне имела характер зоны 1 Peltaspermopsis buevichiae, а все устьица были сосредоточены на другой стороне (рис. 24*а*). Это заставляет нас считать, что пельтоиды эти были не цельными, а рассеченными на отдельные самостоятельные лопасти, так же как пельтоиды видов Peltaspermum incisum, P. usense и

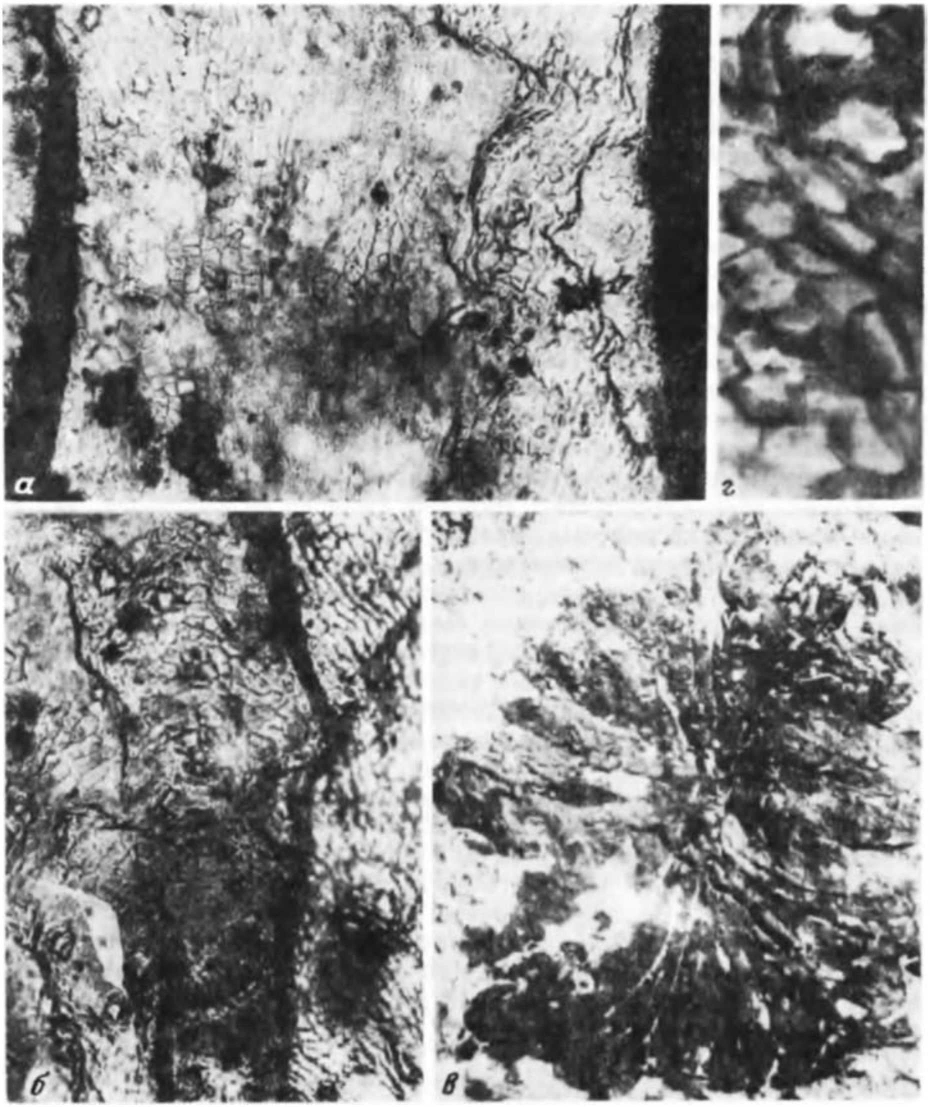


Рис. 23. Peltaspermopsis ? sp. AVG-2 (*а, б*) и P. ? sp. AVG-4 (*в, г*):

а, б — верхняя эпидерма щитка, преп. N 4388/4-1, ×100: *а* — осевая часть сектора, ограниченного двумя складками, пункт 2; *б* — граница между секторами, пункт 1; *в* — фитолейма щитка, экз. N 4552/327, ×5; *г* — устьица на верхней (?) эпидерме щитка (ср. табл. VIII, фиг. 4), преп. N 4552/327д, пункт 1, ×250; Мулино (*а, б*), Аристово (*в, г*)

P. madygenicum, и зоны с устьицами (целиком или частично) были подвернуты на нижнюю сторону этих лопастей. Отличие от Peltaspermopsis buevichiae заключается еще и в эпидермальном строении ножки пельтоида: у описываемого вида здесь присутствуют устьица, а ряды клеток выражены хуже, чем у P. buevichiae (табл. V, фиг. 3). Местами эпидерма ножки сложена клетками с сильно изогнутыми радиальными стенками, расположенными беспорядочно (рис. 24*б*).

Компактность побега, сильное эпидермальное сходство с видом Peltaspermopsis buevichiae, а также присутствие в ассоциации большого числа листьев Tatarina заставляет нас сближать этот вид с родом Peltaspermopsis, однако рассеченность

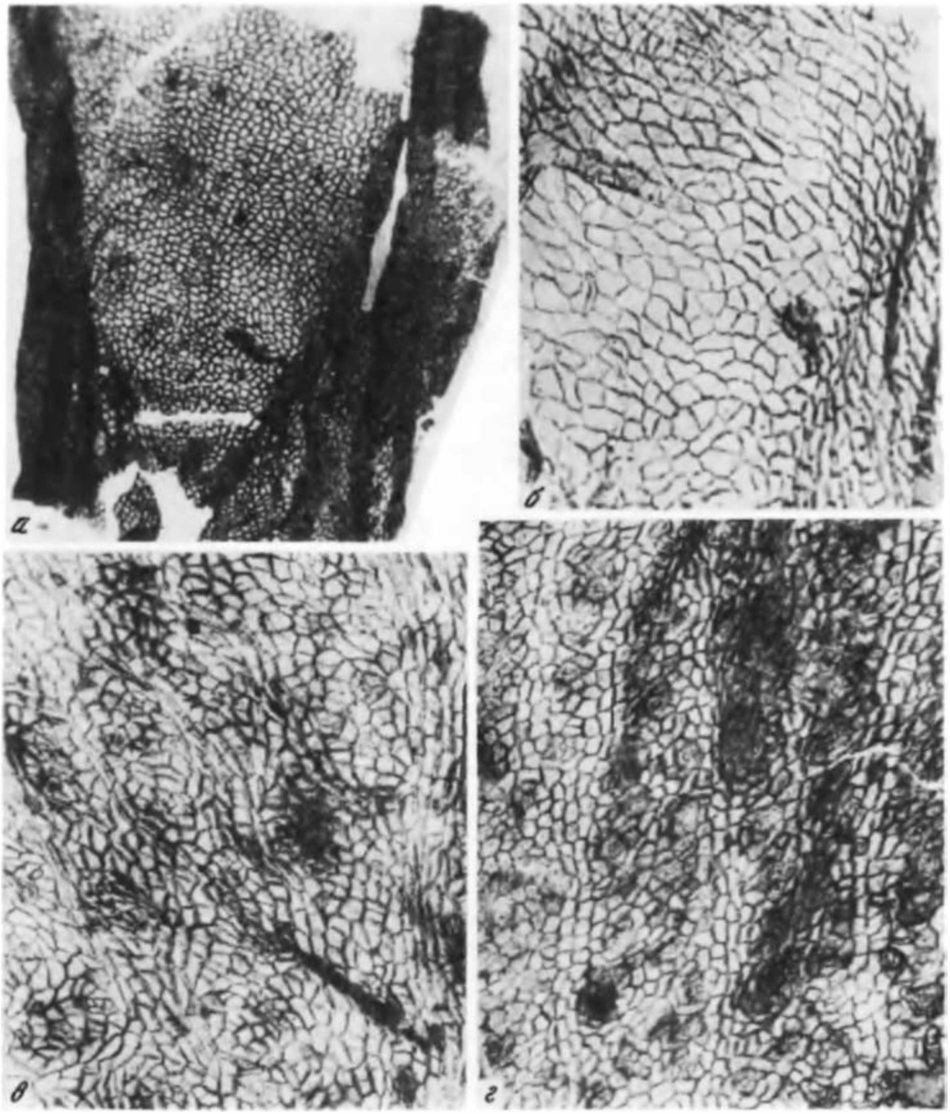


Рис. 24. Peltaspermopsis ? sp. AVG-3 (*а, б*) и Tatarina olferievii S. Meyen (*в, г*):

а — верхняя эпидерма одного сектора, преп. N 3773/1534-A пункт 1, ×50; *б* — эпидерма ножки с беспорядочным расположением клеток, преп. N 3773/1649-C, пункт 2, ×100; *в, г* — голотип, преп. N 3765/93и-37д, ×50; *в* — нижняя эпидерма, *г* — верхняя эпидерма; Вязовка (*а, б*), Луптюг (*в, г*)

диска на лопасти, известная до сих пор лишь у видов рода Peltaspermum, и, главное, отсутствие сведений о форме и размерах семенных рубцов делают сомнительным его родовую принадлежность и препятствуют присвоению ему самостоятельного видового эпитета.

Peltaspermopsis ? sp. AVG-4

Рис. 23*в,г*

Peltaspermum sp.: Гоманьков, Мейен, 1979, стр. 128 (упоминание) табл. XIV, фиг. 2—3, рис. 4.

В местонахождении Аристово был найден один щиток пельтоида, сохранившийся в виде фитолеймы. Он достигает 16 мм в диаметре, имеет фестончатый край и несет на верхней поверхности радиально расходящиеся складки и полосы, в пределах которых кутикула мелко испещрена. Возможно, что эти полосы представляют собой оттиски проводящих пучков. Кутикулу удалось получить лишь в виде небольших фрагментов. Она изогональная и снабжена большим количеством устьиц с мощными проксимальными папиллами, чрезвычайно сходных с устьицами вида Tatarina pinnata S. Meyen et Gomankov.

От всех других видов рода Peltaspermopsis описываемый пельтоид отличается более крупными размерами, а от вида P. buevichiae (единственного найденного с ним в одном местонахождении) также большей плотностью устьиц (при сравнении участков эпидермы, где эта плотность больше всего) и своеобразным их строением. Пельтоиды такого размера из местонахождения Исады определялись нами как P. sp. AVG-1 (см. выше), но они вообще лишены устьиц. Сходство в строении устьиц и совместное нахождение заставляет нас связывать описываемый пельтоид с листьями Tatarina pinnata (Гоманьков, Мейен, 1979). Это обстоятельство позволяет отнести его к роду Peltaspermopsis (с некоторым, впрочем, сомнением, вызванным отсутствием сведений о его семенных рубцах), хотя материала для выделения нового вида в данном случае явно недостаточно.

Peltaspermopsis ? sp. AVG-5

Табл. V, фиг. 5; рис. 25*а,б*

В местонахождении Луптюг найден фрагмент головки пельтоидов, разделенных радиальными бороздами на сектора, которые образуют фестоны по краям щитков, причем каждый (?) фестон несет на конце сосковидный вырост длиной от 0,08 до 1 мм (рис. 25*а,б*). Структура верхней эпидермы сходна со структурой, описанной у вида Peltaspermopsis ? sp. AVG-2, с той только разницей, что периклинальные стенки у побочных клеток здесь кутинизированы сильнее, чем у покровных. Этим маскируются утолщения радиальных стенок побочных клеток, которые могут быть не только звездовидными, но и колесовидными (табл. V, фиг. 5). Нижняя кутикула щитков сохранилась плохо. По-видимому, в периферической части щитка она сложена четырехугольными или многоугольными клетками, отличающимися очень тонкими и изогнутыми радиальными стенками, и несет устьица, такие же, как на верхней стороне, а ближе к ножке приобретает характер нижней кутикулы пельтоидов Peltaspermopsis buevichiae. Семенные рубцы не наблюдались.

Компактностью побега, высоким рельефом щитков, а также ассоциацией с листьями Tatarina описываемый экземпляр близок к роду Peltaspermopsis. Наличие сосковидных выростов на концах фестонов отличает его от всех других полиспермов, отнесенных к этому роду, однако фрагментарность материала и отсутствие сведений о семенных рубцах препятствуют выделению нового вида на этой основе.

Род Lopadiangium[1] Zhao, 1980

Типовой вид — Lopadiangium acmodontum Zhao, 1980, формация Сюанвэй (верхняя пермь) провинции Гуйчжоу (Китай).

Ниже приводится перевод первоначального родового диагноза, а также описания типового вида (Zhao et al., 1980, p. 90), любезно присланный нам доктором Чжао Сюху.

"Диагноз. Фруктификации круглые или эллиптические в очертании, состоят из трех спорофиллов, тесно сидящих на одной ножке. Спорофиллы тарелкообразные, стеблеобъемлющие, разделены радиально на 16—24 сегмента; каждый

[1] Указанное при первоначальном описании типового вида (Zhao et al., 1980) название "Lopandiangium" — скорее всего опечатка, так как и перед родовым диагнозом, и в объяснениях к таблицам в той же работе это название написано как "Lopadiangium", что также более понятно и с этимологической точки зрения (лопада — род моллюсков с одностворчатой раковиной).

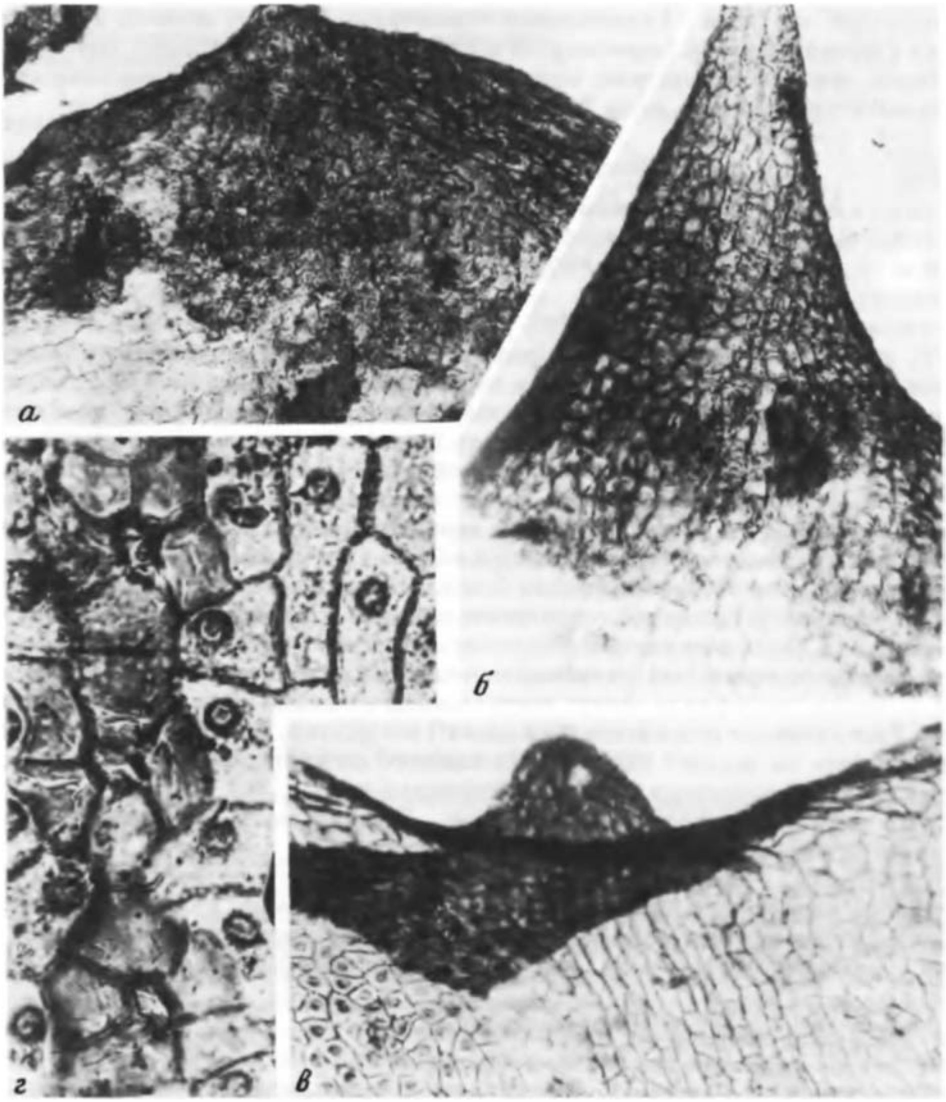


Рис. 25. Peltaspermopsis ? sp. AVG-5 (*а, б*), Tatarina conspicua mod. sinuosa (*в*) и T. conspicua mod. virgata (*г*):

а, б — выросты на концах секторов, преп. N 3765/85д-6, ×100: *а* — пункт 1, *б* — пункт 2; *в* — мукро в выемчатой верхушке, преп. N 3782/103, пункт 1, ×100; *г* — устьица на верхней эпидерме, преп. N 3765/91-1, ×300; Луптюг (*а, б, г*), Титово (*в*)

сегмент килеватый, линейный или клиновидный; верхушка сегмента острая, резко отгибающаяся вверх. Спорангии или семена не известны".

Используя этот род для объединения всех пельтоидов, сохранность которых не позволяет отнести их к одному из родов — Peltaspermum или Peltaspermopsis, мы даем ему следующий исправленный диагноз.

Женские фруктификации с радиально-симметричной организацией состоят из округлого уплощенного щитка и ножки, которая прикрепляется к центру этого щитка (пельтоиды). Края диска могут быть в той или иной степени рассечены вплоть до расчленения всего диска на отдельные лопасти. Семена прикрепляются к нижней стороне диска вокруг ножки.

Видовой состав. Lopadiangium acmodontum Zhao из верхней перми провинции Гуйчжоу (Китай); Lopadiangium dzungaricum (Salmenova) comb. nov. из верхней перми южного Казахстана; один вид, описанный ниже как Lopadiangium sp. из верхнетатарского подъяруса Русской платформы.

Lopadiangium acmodontum Zhao, 1980

Голотип при первоописании вида выделен не был. Поэтому мы в качестве лектотипа выбираем образец, изображенный Чжао Сюху (Zhao et al., 1980) на фигурах 9 и 9а таблицы XXIII (N PB7115; округ Паньсянь, нижняя часть формации Сюаньвэй).

Описание (см. Zhao et al., 1980, p. 90). "Образцы, изображенные на фигурах 9 и 10, представляют собой три спорофилла, собранные в одну группу и прикрепленные к ножке. Ножка спорофиллов, показанная на фигурах 10 и 10а, достигает 4 мм в ширину и 3 мм в длину, продольно исчерчена. Спорофиллы, показанные на фигурах 9 и 9а, соединяются и имеют овальный контур размером примерно 13×15 мм. Образцы, изображенные на фигурах 11—12, представляют верхнюю поверхность спорофиллов, которые имеют тарелкообразную форму и достигают примерно 15 мм в диаметре; они слегка воронкообразные в центре, что указывает на стеблеобъемлющее прикрепление их к ножке; край каждого спорофилла слегка загнут вверх и имеет ширину около 3 мм. Образцы, изображенные на фигурах 13—14 представляют нижнюю поверхность опавших спорофиллов тарелкообразной формы около 15 мм в диаметре, выпуклых в центре и состоящих из 16 сегментов. Каждый сегмент килеватый, линейный или клиновидный, заостренный на верхушке; край сегмента спорофилла загнут вверх, иногда не виден из-за состояния сохранности. Расположение спорангиев (или семян?) неизвестно. Возможно, что спорангии располагались на верхней поверхности каждого сегмента. Фруктификации могут принадлежать папоротникам или птеридоспермам.

Горизонт и местонахождение. Нижняя часть формации Сюаньвэй (P_2^1); округа Паньсянь и Цинлун, провинция Гуйчжоу".

Замечания. Хотя автор вида и предполагает, что семена располагались на верхней поверхности щитков, никаких данных в пользу этого предположения не приводится. Поэтому морфология остатков рассматриваемого вида не противоречит исправленному диагнозу, который мы дали роду Lopadiangium.

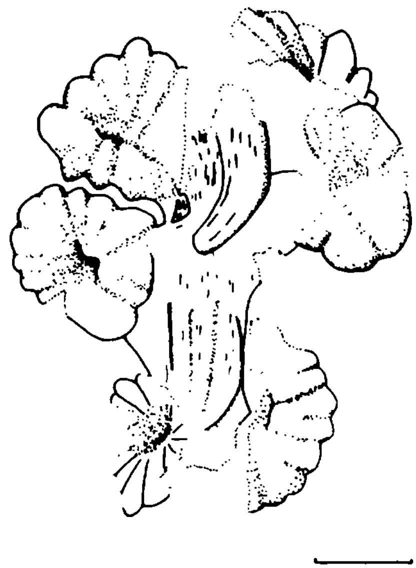
Lopadiangium sp. AVG-1

Табл. V, фиг. 2, 6; рис. 26

В местонахождении Вязовка найден один экземпляр (отпечаток и противоотпечаток) оси с прикрепленными к ней пельтоидами. Ось достигает в ширину примерно 4 мм, ее неполная длина около 20 мм. Поверхность оси несет грубые продольные морщины, между которыми иногда наблюдается тонкая штриховка. Шесть пельтоидов сидят, вероятно, по спирали на вершинах конусовидных (?) боковых отростков, достигающих 6 мм в длину и 9 мм в толщину (при основании). Щитки пельтоидов имеют диаметр около 8 мм и разделены радиальными бороздами примерно на 11 секторов. Края пельтоидов фестончатые. Рубцов от прикрепления семян не обнаружено.

Кутикула с оси и пельтоидов получена лишь в виде небольших фрагментов. Эпидерма оси сложена в основном вытянутыми клетками, собранными в правильные ряды. Изредка встречаются устьица, побочные клетки которых вытянуты меньше, чем другие клетки эпидермы. Их проксимальные радиальные стенки несут утолщения в виде губ. Периклинальные стенки тоже обычно утолщены, причем эти утолщения в пределах одной клетки развиваются двумя параллельными полосами, оставляя в середине клетки щелевидный просвет, ориентированный параллельно рядам клеток (табл. V, фиг. 6).

Рис. 26. Lopadiangium sp. AVG-1, рисунок сделан по экз. N 3773/1535 (отпечаток) и N 3773/1535а (противоотпечаток); длина линейки 0,5 см



Эпидерма щитков сложена изометричными беспорядочно расположенными клетками, как правило, с изогнутыми радиальными стенками. Характерна пористость этих стенок и шипы в углах клеток. Побочные клетки устьиц ничем не отличаются от других клеток и лишь иногда имеют слабые губовидные утолщения в проксимальных частях (табл. V, фиг. 2).

Ввиду отсутствия сведений о семенных рубцах, а также неопределенности связей с вегетативной листвой описываемая фруктификация отнесена нами к формальному роду Lopadiangium, от типового вида которого она отличается спиральностью расположения пельтоидов на оси, большей длиной и толщиной (при основании) ножек, а также меньшими размерами щитков. По этим же признакам она отличается и от L. dzungaricum с той только разницей, что ножки пельтоидов у нее короче, а не длиннее, чем у этого вида. Возможно, что она принадлежала тому же растению, что и листья Lepidopteris, два экземпляра которых найдены в том же местонахождении (см. стр. 89 настоящей работы).

Род Tatarina S. Meyen, 1969

Типовой вид — Tatarina olferievii S. Meyen, 1969, верхнетатарский подъярус Русской платформы.

Диагноз. Листья простые или простоперистые, располагаются на побегах спирально. Известно чередование удлиненных и укороченных побегов. Простые листья могут быть цельными или в различной степени расчлененными — перисто, дихотомически или неправильно (рис. 27). Перышки перистых листьев всегда цельные. Верхушка листа (перышка) округлая, заостренная или выемчатая, иногда снабжена мукро; основание — постепенно суживающееся или черешковидно оттянутое, иногда имеет на конце дополнительное расширение (рис. 27*р*), возможно указывающее на присутствие отделяющего слоя и листопадность. Жилкование листьев (перышек) веерное (см. рис. 71*а*): вдоль оси листа проходит пучок тесно сближенных жилок (ложная средняя жилка), от которого отгибаются в стороны дихотомирующие боковые жилки. Листья амфистомные. На нижней стороне под ложной средней жилкой располагается широкая полоса удлиненных клеток, образующих правильные ряды, с редкими устьицами (осевая зона). На верхней стороне аналогичная структура отсутствует. Устьица моноцикличные, неполно ди- или трицикличные, ориентированы беспорядочно. Побочных клеток 3—7 (чаще 4—5), их проксимальные части несут кутиновые утолщения разнообразной формы. Замыкающие клетки погруженные, почти не кутинизированные.

Видовой состав. Tatarina olferievii, T. conspicua, T. pinnata и T. mira из верхнетатарского подъяруса Русской платформы; T. sadovnikovii и T. lobata из корвунчанской серии Тунгусского бассейна.

Замечания. В предыдущих работах (Мейен, 1969а; Meyen, 1970; Гоманьков, Мейен, 1979; Мейен, Гоманьков, 1980) в качестве верхней стороны листьев татарин мы рассматривали ту сторону, на которой находится осевая зона, основываясь при этом на меньшем количестве устьиц на этой стороне. Однако тщательно приготовленные препараты с листьев, найденных в прикреплении к побегу

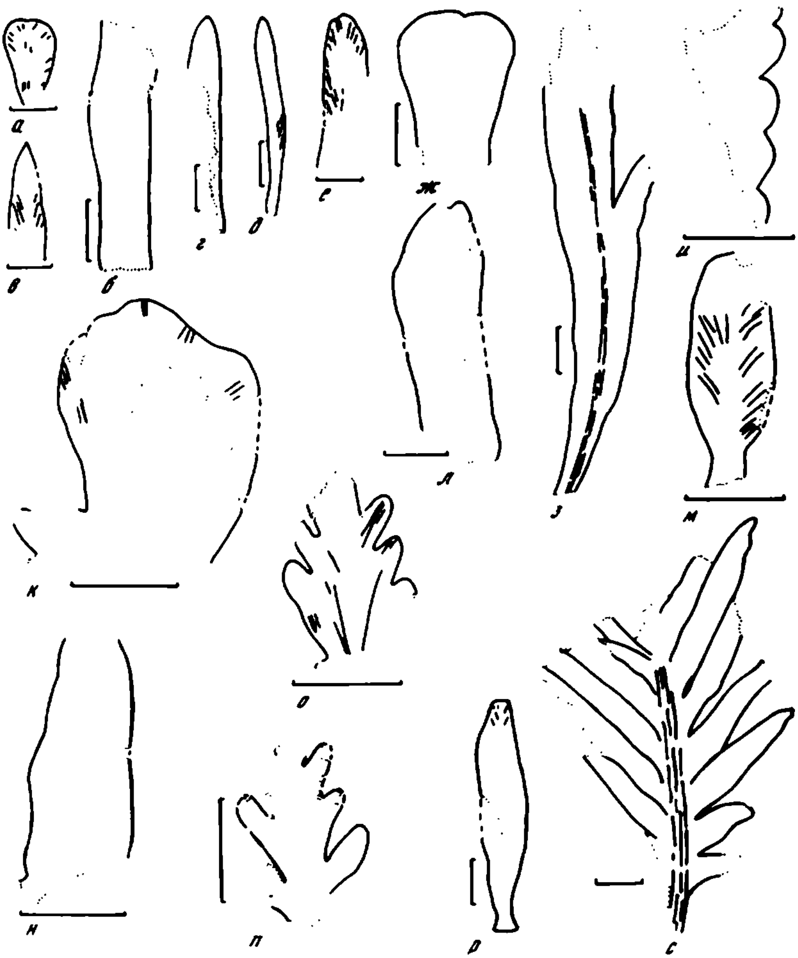


Рис. 27.Форма листьев рода Tatarina:

а, б — T. olferievii S. Meyen: *а* — голотип N 3765/93н-37; *б* — основание листа, экз. N 3765/7-2; *в—ж* — различные формы верхушки T. conspicua S. Meyen: *в* — экз. N 4552/55-2; *г* — экз. N 4552/18-1; *д* — экз. N 4552/507; *е* — экз. 4552/33; *ж* — N 4552/27а; *з* — дихотомирующий лист T. conspicua, экз. N 3758/137; *и, к* — T. cf. conspicua: *и* — городчатый край листа, экз. N 4388/60б; *к* — неправильно расчлененный лист, экз. N 4388/38; *л* — T. conspicua mod. inordinata-sinuosa, экз. N 3782/1д-11; *м* — T. conspicua mod. verrucosa, экз. N 4388/55; *н—п* — T. mira sp. nov.: *н* — голотип N 4388/62-1; *о* — экз. N 4388/64а; *п* — экз. N 4388/29; *р* — Pursongia beloussovae (Radczenko) comb. nov., почти целый лист с черешком, расширяющимся на конце, экз. N 3981/194В; *с* — T. pinnata S. Meyen et Gomankov, экз. N 4552/502-1; длина линейки 1 см (*а, в—е, з—к, м—с*), 0,5 см (*б, ж, л*); Луптюг (*а*), Дор (*б*), Аристово (*в—ж, с*), Александровка (*з*), Мулино (*и, к, м—п*), Титово (*л*), Исады (*р*)

(рис. 28*а*), показали, что эта гомологизация была неверной: осевая зона находится на абаксиальной (нижней), а не адаксиальной (верхней) стороне листа. Такое необычное распределение устьиц на поверхности листа (их большая концентрация на верхней стороне) иногда наблюдается у прибрежных растений и связывается с отражением света от поверхности воды. Возможно, что татарины также были прибрежными растениями; косвенным подтверждением этого является тот факт, что остатки татарин обычно встречаются в захоронениях вместе с водными беспозвоночными и харовыми в массовых количествах и имеют хорошую сохранность.

Ранее (Мейен, Гоманьков, 1980) нами уже отмечалась сильная изменчивость листьев рода. Эта изменчивость касается как внешней морфологии листьев, так и их эпидермальной структуры, причем, как оказалось, признаки обоих

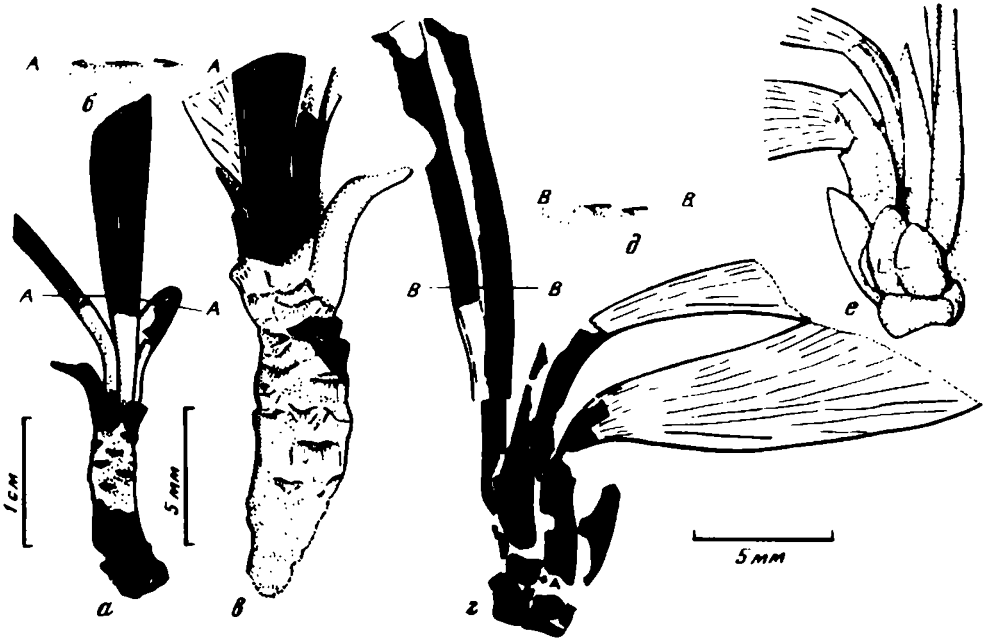


Рис. 28. Tatarina conspicua S. Meyen, побеги:

а — экз. N 4552/88-1; *б* — то же, схематический разрез по линии *А—А*; *в* — экз. N 4552/88а-1, противоотпечаток с того же экземпляра; *г—е* — экз. N 4552/260-1, две стороны фитолеймы, перенесенные на пленку (*г* и *е*) и схематический разрез по линии *В—В* (*д*); Аристово

этих классов очень слабо скоррелированы друг с другом: в пределах одного типа эпидермальной структуры обнаруживается широкая морфологическая изменчивость листьев, и наоборот — одному морфологическому типу листа может соответствовать несколько эпидермальных типов (см. ниже описания видов). В основу видовой систематики татарин нами положены эпидермальные признаки, поскольку их листья очень редко сохраняются целиком и многие морфологически важные признаки, такие, как форма верхушки и основания или общая длина листа, невозможно наблюдать на большинстве имеющихся у нас остатков, а для распознания эпидермальной структуры достаточно даже очень небольшого фрагмента фитолеймы. Те изученные нами остатки татарин, которые удовлетворительно сохранились морфологически, большей частью соответствуют по своей морфологии виду Pursongia beloussovae (Radczenko)comb. nov. (см. рис. 27*а, д, е, м, р*, 71*б*) (Pursongia — форм-род, включающий листья, морфологически близкие к роду Tatarina, но не охарактеризованные эпидермально; его младшим синонимом является род Tersiella — Мейен, Гоманьков, 1980). Листья татарин с рассеченным краем (см. описание вида Tatarina conspicua) морфологически соответствуют виду Pursongia serrata (Srebr.) S. Meyen. Виды Pursongia, соответствующие перистым и дихотомирующим листьям татарин, в литературе не описаны. Возможно, что перистые листья, о которых идет речь, относились к роду Compsopteris (Гоманьков, Мейен, 1979).

Выделение видов татарин по эпидермальным признакам оказалось очень непростой задачей (Мейен, Гоманьков, 1980). Можно указать четыре главные причины этого.

1. Метамерия, или индивидуальная изменчивость. На большинстве изучаемых фрагментов кутикулы можно наблюдать весьма значительное количество устьиц, отдельных клеток, клеточных стенок и других структур, причем каждая из них чем-то отличается от всех остальных. В пределах одного листа могут сильно

варьировать степень и характер кутинизации побочных клеток, форма и размеры покровных клеток, толщина и форма (извилистые или ровные) радиальных стенок, степень выраженности папилл и т.д. Иногда эта изменчивость определенным образом упорядочена в пределах листа: например, на нижней стороне наблюдается дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные и соответственно степень выраженности устьичных полос обычно ухудшается при движении от осевой зоны к краю листа; папиллы на интеркостальных клетках обычно контрастнее, чем на костальных. В других случаях отдельные значения какого-либо признака (например, определенный тип проксимальной кутинизации побочных клеток) могут распределяться по поверхности листа довольно хаотично. Таким образом, каждый фрагмент кутикулы должен характеризоваться не одним значением каждого признака, а определенным распределением этих значений. Возможно, что для классификации таких фрагментов следует применять статистические методы, разработанные в геоботанике для классификации типов растительности, однако процессы построения и использования классификации в этом случае, вероятно, стали бы чрезвычайно громоздкими.

2. Комбинативность признаков. Отдельные эпидермальные признаки ведут себя в значительной мере независимо друг от друга. Например, на 40 изученных кутикулах из местонахождения Вязовка реализуется 25 различных комбинаций четырех признаков: дифференциация клеток на костальные и интеркостальные и выраженность папилл на обеих сторонах листа (каждый признак может принимать три значения, общее количество возможных комбинаций — 81). Наметить какие-либо более или менее многочисленные группировки, отличающиеся единством эпидермальной структуры, в таких условиях, естественно, очень трудно.

3. Непрерывность изменчивости и неизмеримость признаков. Между крайними значениями основных признаков изменчивости эпидермы (упорядоченность в распределении устьиц, дифференциация клеток на костальные и интеркостальные, выраженность папилл, кутинизация побочных клеток, извилистость радиальных стенок и т.д.) можно наблюдать, как правило, весьма постепенные переходы. И вместе с тем нам не удалось придумать удовлетворительных методов для точного измерения значений этих признаков, так что построение и использование соответствующих шкал постоянно включает значительный элемент субъективности. Отсюда вытекает плохая воспроизводимость результатов типологического анализа и невозможность применения традиционных статистических методов, основанных на анализе распределения численности в признаковом пространстве, из-за нечеткости самого этого пространства.

4. Географическая изменчивость. В каждом изученном нами местонахождении обычно наблюдалась следующая картина изменчивости: большинство остатков по своему внешнему облику обнаруживают значительное сходство друг с другом и образуют одну более или менее компактную морфологическую группу (доминирующую группу), а остальные остатки из этого местонахождения значительно отличаются от них, а также и друг от друга, так что каждый из них кажется относящимся к самостоятельному эпидермальному типу. Диапазоны изменчивости доминирующих групп из разных местонахождений обычно в той или иной степени перекрываются, однако никогда не совпадают полностью. Иногда доминирующая группа одного местонахождения занимает как бы промежуточное положение между доминирующими группами других местонахождений, однако никакой географической упорядоченности изменчивости в целом наблюдать не удалось. Так, например, доминирующие группы местонахождений Вязовка, Луптюг и Титово сильно отличаются друг от друга, так что перекрытия между ними почти нет, а доминирующая группа местонахождения Аристово занимает промежуточное положение между ними, образуя значительные перекрытия с каждой из них. Все это препятствует использованию географического (и стратиграфического) критерия для взвешивания признаков и выделения видов.

В связи с данной ситуацией, отнюдь не уникальной в палеоботанике (см. стр. 21 настоящей работы), вызывает удивление поразительное эпидермальное однообразие современных голосеменных. В чем причины такого отличия современных растений от ископаемых, сказать трудно. Возможно, что значительный эпидермальный полиморфизм связан с периодами интенсивного видообразования в пределах той или иной группы и в ходе дальнейшей эволюции он сокращается вследствие действия отбора, однако для проверки этой гипотезы нужен, конечно, материал, более представительный в стратиграфическом отношении.

Следуя Т.М. Гаррису и его соавторам (Harris et al., 1974), мы пошли здесь по пути выделения широких в морфологическом смысле видов, из-за чего некоторые описанные нами ранее виды включаются теперь в синонимику. В целях более адекватного отражения морфологической изменчивости в классификации мы вслед за Р.Н. Шляковым (1979) используем неформальную категорию модификации. Под модификациями мы понимаем здесь формы, сильно отличающиеся от типичных для данного вида, но связанные с ними постепенными переходами. Следует подчеркнуть, что модификации выделяются лишь в силу своей морфологической "характерности" и могут не соответствовать максимумам численности и не обладать определенной географической приуроченностью. Обозначаются модификации знаком "mod.", стоящим после видового эпитета, с добавлением латинского слова, являющегося названием соответствующего признака. Названия модификаций не подчиняются правилам ботанической номенклатуры. Для характеристики конкретного остатка возможно соединение названий нескольких модификаций, которые в этом случае пишутся через тире, например: Tatarina conspicua mod. virgata — verrucosa.

Ниже описываются лишь наиболее многочисленные виды татарин из татариновой флоры. Описания других видов, каждый из которых представлен одним-двумя экземплярами и поэтому определяемые нами как Tatarina sp., содержатся в депонированной рукописи, упомянутой во введении к настоящей работе.

Tatarina olferievii S. Meyen

Табл. V, фиг. 7, табл. VII, фиг. 1;
рис. 24*в,г*, 27*а,б*, 29, 30

Tatarina olferievii: Мейен, 1969а, с. 99—100, табл. IV, фиг. 1—9.
Tatarina olferievii: Meyen, 1970, S. 533, Taf. LXXX, Fig. 1—8.

Голотип — ГИН N 3765/93и-37 (табл. VII, фиг. 1, см. рис. 24,*в, г*, 27*а*, 29); Луптюг.

Описание. Вид известен по нескольким отпечаткам и одной дисперсной кутикуле. Листья простые, цельные. Верхушка (закругленная) известна только у голотипа (см. рис. 27*а*), на одном из образцов видно постепенно суживающееся основание (см. рис. 27*б*). Устьица на обеих сторонах собраны в неотчетливые полосы (см. рис. 24*в, г*, 29). Существует переход как в сторону беспорядочного расположения устьиц (формы, переходные к T. lobata), так и в сторону образования устьичных рядов (формы, переходные к T. conspicua). Устьичные полосы разделяются более или менее правильными рядами костальных клеток, которые обычно отличаются от интеркостальных более удлиненной формой и собранностью в ряды. На нижней стороне костальные клетки обычно сильнее отличаются от интеркостальных, чем на верхней. Вблизи основания листа разница между костальными и интеркостальными клетками на обеих сторонах сглаживается: все клетки становятся изометричными и образуют довольно правильные ряды. Радиальные стенки клеток прямые или слабо изогнутые, ровные или слегка четкообразные. Периклинальные стенки покровных клеток ровные и лишь в исключительных случаях несут едва заметную папиллу. Устьица — от моноцикличных до неполно три-

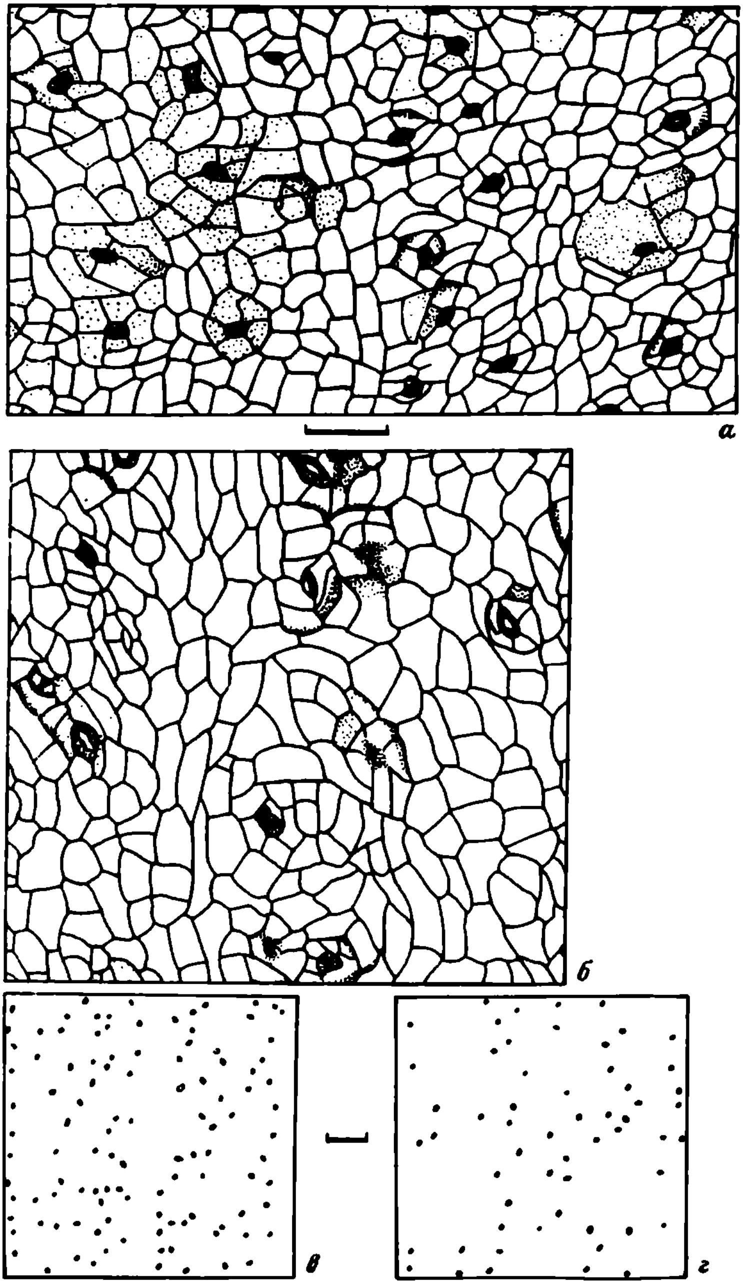


Рис. 29. Tatarina olferievii S. Meyen, голотип:

а — верхняя эпидерма, преп. N 3765/93и-37л, пункт 1; *б* — нижняя эпидерма, преп. N 3765/93и—37*д*, пункт 2; *в* — расположение устьиц на верхней эпидерме, преп. N 3765/93и-37а; *г* — расположение устьиц на нижней эпидерме, преп. N 3765/93и-37; длина линейки 100 мкм (*а*, *б*), 200 мкм (*в*, *г*); Лугтюг

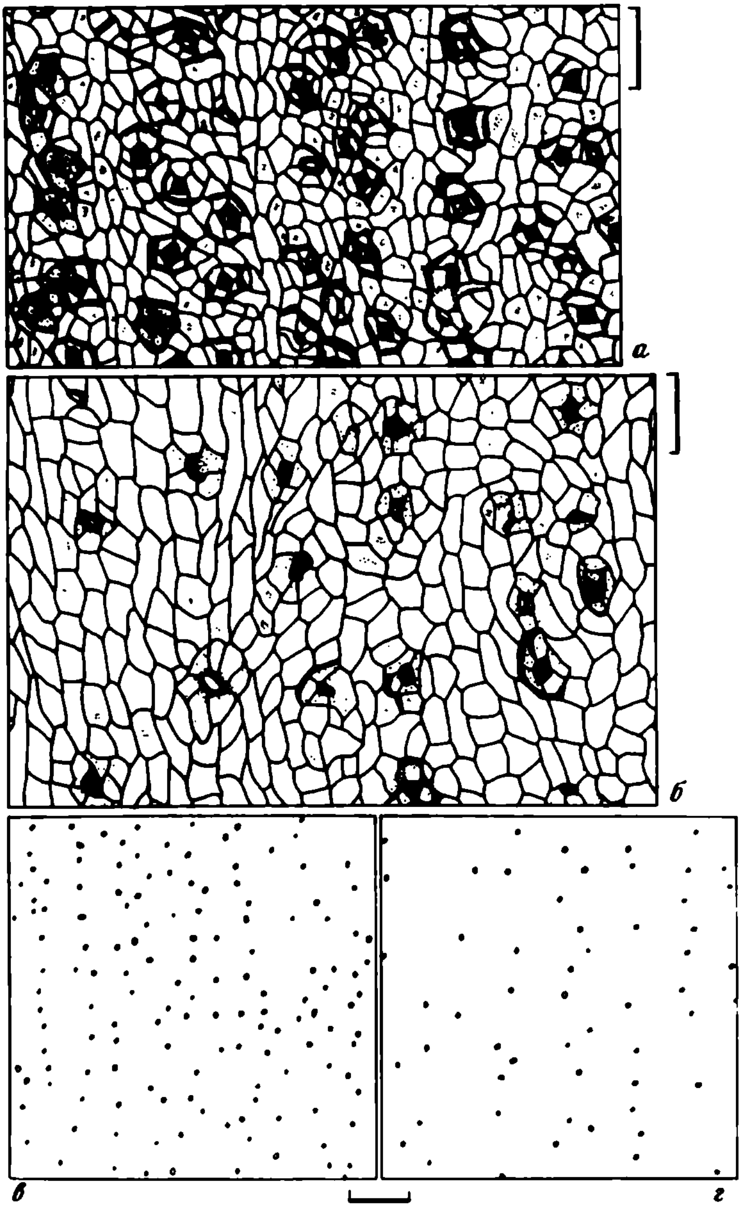


Рис. 30. Tatarina olferievii mod. labiata, преп. N 3773/1652а-2:

а — верхняя эпидерма, пункт 2; *б* — нижняя эпидерма, пункт 1; *в* — расположение устьиц на верхней эпидерме; *г* — расположение устьиц на нижней эпидерме; длина линейки 100 мкм (*а*, *б*), 200 мкм (*в*, *г*); Вязовка

цикличных. Побочные клетки в типичном случае кутинизированы проксимально или колесовидно (см. рис. 15*а*, *в*), иногда дополнительно к этой кутинизации они несут полупериклинальные папиллы, наклоненные в сторону устьичной ямки и в некоторых случаях нависающие над ней (табл. VII, фиг. 1).

В пределах вида выделяется модификация T. olferievii mod. labiata (от лат. labiata — губастая), характеризующаяся губовидной кутинизацией побочных клеток (см. рис. 15*е*, 30, табл. V, фиг. 7).

Сравнение. T. olferievii отличается от T. lobata цельными листьями, собран-

Рис. 31. Tatarina conspicua S. Meyen: (*а, б*) и T. pinnata S. Meyen et Gomankov (*в—д*):
а — голотип N 4552/76-3; *б* — экз. N 4552/154-1; *в* — голотип N 4552/466; *г* — то же, схематический разрез по линии *А-А*; *д* —экз. N 4552/98; длина линейки 1 см; Аристово

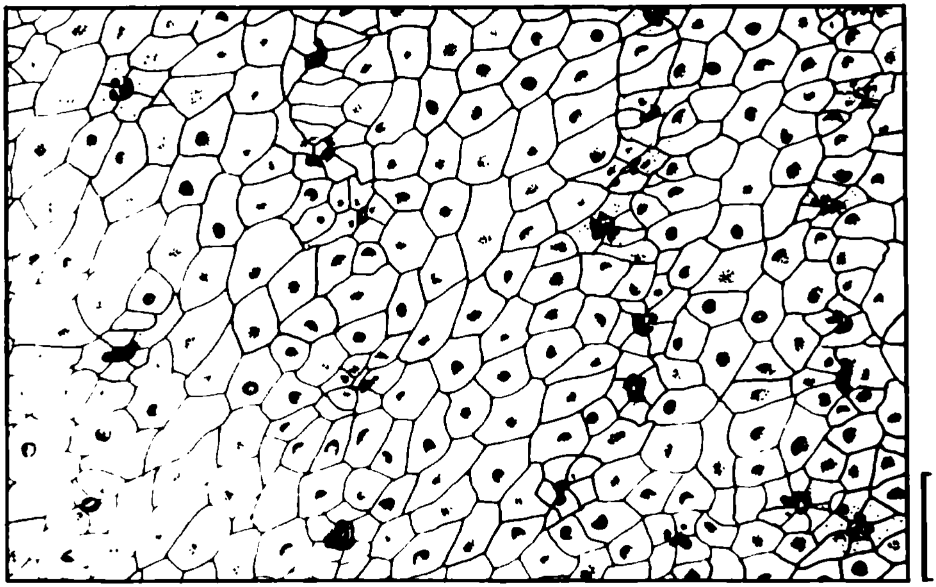


Рис. 32. Tatarina conspicua S. Meyen, голотип, верхняя эпидерма, преп. N 4552/76-3а, пункт 2 (см. табл. VI, фиг. 1); длина линейки 100 мкм; Аристово; рисунок дан в зеркальном отображении

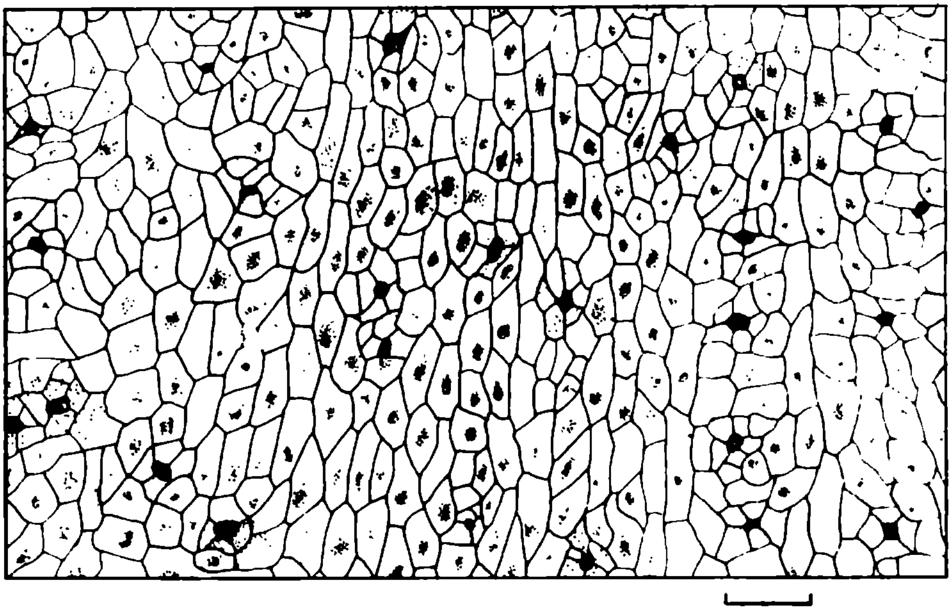
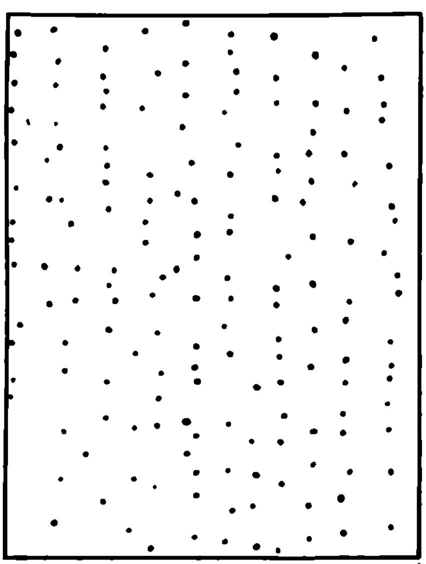
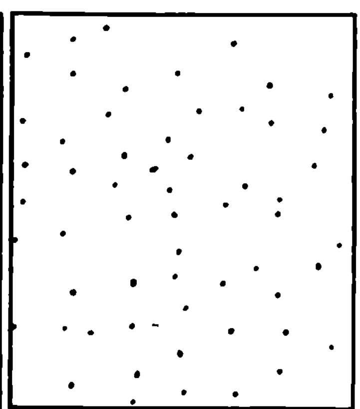


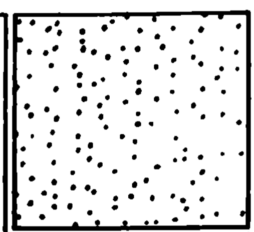
Рис. 33. Tatarina conspicua S. Meyen, голотип, нижняя эпидерма, преп. N 4552/76-3а, пункт 1 (см. табл. VI, фиг. 2); длина линейки 100 мкм; Аристово; рисунок дан в зеркальном отображении



а



б



в

Рис. 34. Распределение устьиц у Tatarina conspicua S. Meyen: *а, б* — голотип:

а — верхняя эпидерма, преп. N 4552/76-3б; пункт 1; *б* — нижняя эпидерма, преп. N 4552/76-3а, пункт 1; *в* — T. conspicua mod. inordinata, верхняя эпидерма, преп. N 3765/8-4, пункт 1; длина линейки 200 мкм; Аристово (*а, б*), Дор (*в*)

ностью устьиц в полосы и более широкой осевой зоной; от T. sadovnikovii отличается также присутствием устьичных полос (а не рядов) на верхней стороне листа. Сравнение с другими видами дается при их описании.

Замечания. При описании вида T. olferievii в предшествующих работах (Мейен, 1969а; Meyen, 1970) в объяснениях к таблицам была допущена ошибка, касающаяся принадлежности изображенных фрагментов той или иной стороне листа. С учетом исправленной гомологизации сторон (см. выше) эта принадлежность определяется теперь следующим образом. Верхняя сторона: табл. IV, фиг. 3,

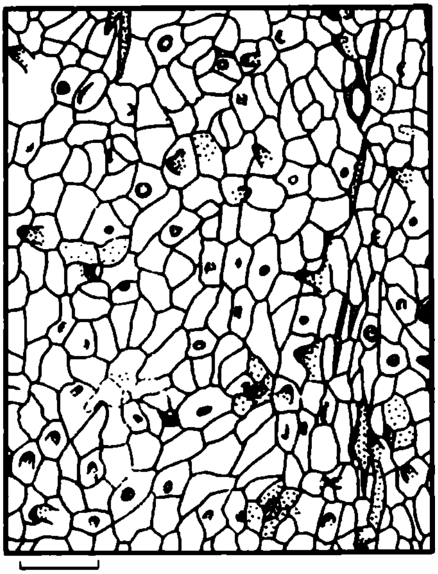
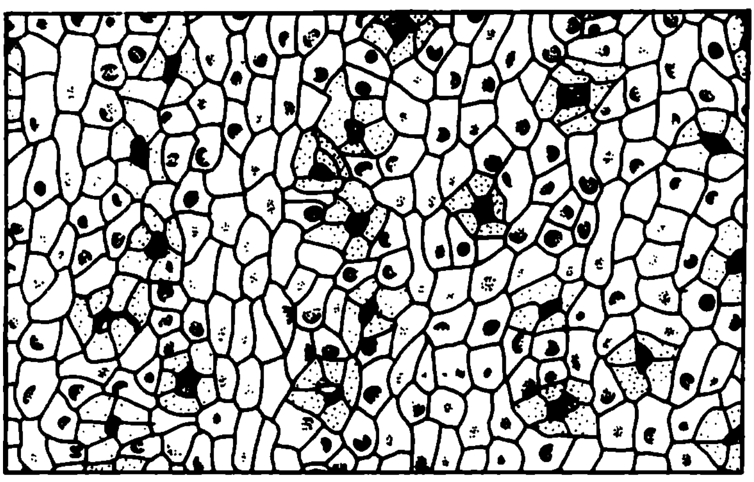


Рис. 35. Tatarina conspicua mod. verrucosa, нижняя эпидерма, преп. N 3782/297, пункт 1; длина линейки 100 мкм; Титово

Рис. 36. Tatarina conspicua mod. virgata, преп. N 3765/91-1:
а — верхняя эпидерма, пункт 1 (см. табл. VI, фиг. 6);
б — нижняя эпидерма, пункт 2 (см. табл. VI, фиг. 7); длина линейки 100 мкм; Луптюг



а

б

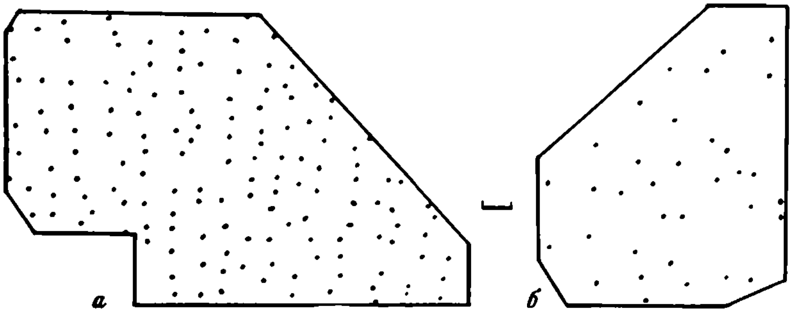


Рис. 37. Распределение устьиц у Tatarina conspicua mod. virgata, преп. N 3765/91-1:
а — верхняя эпидерма; *б* — нижняя эпидерма; длина линейки 500 мкм; Луптюг

5, 6 (Мейен, 1969а) и Taf. LXXX, Fig. 3, 5, 8 (Meyen, 1970); нижняя сторона: табл. IV, фиг. 4, 7—9 (Мейен, 1969а) и Taf. LXXX, Fig. 4, 6, 7 (Meyen, 1970).

Местонахождения. Дор (3 экз.), Луптюг (2 экз.), Вязовка (1 экз.), Александровка (1 экз.).

Tatarina conspicua S. Meyen

Табл. VI, фиг. 1—9, табл. VII, фиг. 2—4, табл. VIII, фиг. 1, 2; рис. 25*в*, 27*в*—*м*, 28, 31*а*, *б*, 32—37.

Tatarina conspicua: Гоманьков, Мейен, 1979, с. 132—136, табл. XIV, фиг. 7, табл. XV, фиг. 1—2; рис. 1, 2*г*—*д*, 6—9.

Tatarina sinuosa: Мейен, Гоманьков, 1980, с. 120—122, 123, табл. XII, фиг. 1—7; рис. 1—5.

Tatarina verrucosa: Мейен, Гоманьков, 1980, с. 122, 124—125, табл. XII, фиг. 8—9; рис. 6—7.

Голотип — ГИН N 4552/76-3 (табл. VI, 1—5, табл. VIII, фиг. 1; рис. 31*а*, 32, 33, 34*а*, *б*); Аристово.

Описание. Этот вид является наиболее многочисленным, широко распространенным и разнообразным в татариновой флоре. Листья его простые, цельные или расчлененные — различным образом и в различной степени (см. рис. 27*д*, *з*, *и*, *к*, *м*, 32*а*, *б*). Верхушка листа может быть округлой, заостренной или выемчатой (см. рис. 27*в*—*ж*, *л*, 31*б*); она может быть снабжена маленьким зубовидным выступом (мукро) (см. рис. 25,*в*) или лишена его, причем это признак никак не скоррелирован с макроскопической формой верхушки. Основание листа — постепенно суживающееся (рис. 28) или черешковидно оттянутое (см. рис. 27*м*).

Устьица на верхней стороне (табл. VI, фиг. 1, см. рис. 32, 34*а*) собраны в ряды или разбросаны беспорядочно. Дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные в типичном случае отсутствует, эпидерма изогональная. Периклинальные стенки клеток обычно несут срединные папиллы; радиальные стенки прямые или слабо изогнутые, ровные, четкообразные или извилистые. Устьица моноцикличные или неполно дицикличные. Кутинизация побочных клеток может быть самой разнообразной. Наблюдается постепенный переход от побочных клеток с проксимальной кутинизацией (см. рис. 15*а*) и периклинальными папиллами к устьицам, побочные клетки которых несут проксимальные папиллы (см. рис. 15*д*): периклинальные папиллы как бы постепенно смещаются в сторону устьичной ямки и наклоняются над ней, пока совсем не "переместятся" на проксимальные радиальные стенки (табл. VI, фиг. 3—5). Иногда наблюдается губовидная (см. рис. 15*е*) или колесовидная (см. рис. 15*в*) кутинизация (табл. VIII, фиг. 2).

На нижней стороне (табл. VI, фиг. 2; см. рис. 33, 34) устьица могут быть собраны в полосы, в ряды или разбросаны беспорядочно. Обычно в случае, когда наблюдаются устьичные полосы, заметна и дифференциация клеток на костальные и интеркостальные; в пределах устьичных полос эпидерма изогональная, а клетки, расположенные между устьичными полосами, удлиненные и образуют более или менее правильные ряды. Радиальные стенки клеток прямые или слабо изогнутые, ровные, четкообразные или извилистые. Периклинальные стенки могут нести срединные папиллы или быть гладкими. Контрастность папилл также может варьировать, но она всегда меньше, чем на верхней стороне. Устьица моноцикличные или неполно дицикличные. Типы кутинизации побочных клеток те же, что и на верхней стороне, но чаще встречаются устьица с губовидной кутинизацией и лишенные папилл — как периклинальных, так и проксимальных (табл. VIII, фиг. 1).

Вблизи основания листа все клетки на обеих сторонах становятся изометричными и собираются в ряды. Иногда при этом наблюдается значительное утолщение радиальных стенок.

В пределах вида выделяются следующие модификации.

1. T. conspicua mod. inordinata (от лат. inordinata — беспорядочная) (рис. 34*в*). Отличается беспорядочным расположением устьиц на верхней стороне.

2. T. conspicua mod. sinuosa (от лат. sinuosa — извилистая) (табл. VII, фиг. 2). Отличается извилистыми радиальными стенками клеток. Обычно встречается в сочетании с предыдущей модификацией: T. conspicua mod. inordinata — sinuosa. Листья с эпидермальной структурой такого типа раньше относились нами (Мейен, Гоманьков, 1980) к виду T. sinuosa.

3. T. conspicua mod. verrucosa (от лат. verrucosa — бородавчатая) (рис. 35). Отличается резкой дифференциацией папилл в пределах одного листа: на одних клетках папиллы отсутствуют, на других они имеют нормальную величину, на третьих достигают очень крупных размеров (до 80 мкм в длину) и превращаются в одноклеточные волоски, причем клетки всех трех типов присутствуют на листе примерно в равных количествах. Прежде (Мейен, Гоманьков, 1980) эта модификация описывалась как самостоятельный вид T. verrucosa.

4. T. conspicua mod. virgata (от лат. virgata — полосатая) (табл. VI, фиг. 6, 7; рис. 25*г*, 36, 37). Отличается дифференциацией клеток верхней стороны на костальные и интеркостальные. При этом ряды устьиц на верхней стороне выражены не очень хорошо и наблюдается тенденция к образованию устьичных полос. На нижней стороне устьичные полосы и дифференциация клеток на костальные и интеркостальные выражены всегда очень хорошо. На обеих сторонах четкие периклинальные папиллы и много устьиц с мощными проксимальными папиллами.

5. T. conspicua mod. glabra (от лат. glabra — голая) (табл. VI, фиг. 8, 9). Отличается отсутствием папилл на покровных клетках обеих сторон, хотя на побочных клетках они могут присутствовать.

Описанное разнообразие эпидермальных структур в пределах вида очень слабо скоррелировано с формой и размерами листьев. Так можно отметить, что у всех экземпляров T. conspicua mod. sinuosa, у которых сохранилась верхушка, эта верхушка выемчатая, хотя такой тип верхушки встречается и у листьев, не относящихся к этой модификации (экземпляр, изображенный на рис. 1в работы Мейена и Гоманькова 1980 г. и относящийся к модификации T. conspicua mod. sinuosa, не был отпрепарирован до конца; его настоящая форма изображена здесь на рис. 27*л*); все листья, в той или иной степени перисто-рассеченные, по своему эпидермальному строению тяготеют к модификации T. conspicua mod. verrucosa, хотя в пределах последней встречаются и совершенно цельные листья (см. рис. 27*м*).

К описываемому виду относятся и два побега, изображенные на рис. 28. С катафилла одного из них удалось получить препараты кутикулы. Его эпидерма (табл. VII, фиг. 3, 4) изогональная, и только около края наблюдаются косые ряды клеток. Вблизи верхушки радиальные стенки клеток очень толстые, на верхней стороне имеются папиллы, на нижней они отсутствуют. Вблизи основания катафилла вся кутикула (и радиальные стенки в том числе) становится значительно тоньше, папиллы на верхней стороне исчезают, ряды клеток около края становятся четче. Устьица встречаются редко, их побочные клетки кутинизированы губообразно.

Сравнение. Описываемый вид отличается от T. olferievii тем, что устьица на верхней стороне у него собраны в ряды, а не в полосы; в случае тенденции к образованию полос у T. conspicua mod. virgata на обеих сторонах присутствуют очень четкие папиллы, что не отмечено у T. olferievii. Большинство представителей вида T. conspicua отличается от T. lobata наличием устьичных рядов и крупными четкими папиллами на верхней стороне. Отдельные представители модификаций T. conspicua mod. inordinata и T. conspicua mod. glabra могут приближаться к виду T. lobata, но отличаются от него кутинизацией побочных клеток: у T. lobata они всегда несут проксимальные папиллы, а у T. conspicua mod. inordinata и T. conspicua mod. glabra такой тип кутинизации наблюдается только на отдельных очень редких устьицах. От вида T. sadovnikovii типичные представители T. conspicua отличаются отсутствием дифференциации клеток на костальные и интеркостальные на верхней стороне. В случае наличия такой дифференциации (T. conspicua mod. virgata) отличия заключаются в более четкой обособленности костальных клеток на нижней стороне и большей вытянутости их на верхней у T. conspicua. Сравнение с другими видами Tatarina приводится при описании последних.

Местонахождения. Мулино (15 экз.), Аристово (около 175 экз.), Исады (10 экз., cf.), Титово (около 90 экз.), Дор (14 экз.), Луптюг (21 экз.), Калиновка (6 экз.), Вязовка (43 экз.), Александровка (1 экз.).

Tatarina pinnata S. Meyen et Gomankov

Табл. VII, фиг. 5, 6, табл. VIII, фиг. 4; см. рис. 27*c*, 31*в, г, д*, рис. 38.
Tatarina pinnata: Гоманьков, Мейен, 1979, с. 136—138, табл. XV, фиг. 3, рис. 2*а—в*.

Голотип — ГИН N 4552/466 (табл. VII, фиг. 5, 6, табл. VIII, фиг. 4; рис. 31 *д, г*, 38); Аристово.

Описание. Вид основан на 6 отпечатках с фитолеймами и нескольких дисперсных кутикулах. На отпечатках представлены лишь фрагменты перьев последнего порядка, однако асимметрия некоторых из них (см. рис. 27*c*, 31,*в, г*) может указывать на то, что листья были сложноперистыми. Продольно исчерченный рахис достигает в толщину 2—3 мм. Перышки линейные, иногда немного изогнутые в сторону основания пера, отходят от рахиса под острым или под прямым углом. Иногда соседние перышки перекрываются краями на всем своем протяжении (см. рис. 27*c*), что, возможно, свидетельствует о том, что они прикреплялись к рахису не в одной плоскости. Однако в другом случае (см. рис. 31*г*) видно налегание оснований перышек на рахис, что вряд ли могло происходить при таком прикреплении. Основания перышек перетянутые в анадромной базальной части и сильно низбегающие в катадромной, так что рахис часто оказывается окрыленным. Верхушки перышек — округлые, притупленные или выемчатые. Самые крупные перышки достигают в длину 4,5 см при ширине около 1 см. Около основания пера перышки значительно уменьшаются в размерах (см. рис. 27 *c*). В основание каждого перышка входит большое количество жилок. В осевой части перышка жилки образуют компактный пучок, прослеживающийся до самой верхушки (ложная средняя жилка). От этого пучка жилки расходятся и, слегка изгибаясь в сторону верхушки и дихотомируя, выходят в края перышка.

Строение верхушки пера неизвестно. Однако правое верхнее перышко экземпляра, изображенного на рис. 31*д*, столь сильно пережато в анадромной части, что его ложная средняя жилка здесь фактически проходит по самому краю перышка. Аналогичная картина наблюдается на рахисе (по своей структуре на отпечатке, не отличающемся от ложной средней жилки), который в этом месте окрылен с левой стороны и не окрылен с правой и выглядит в точности как упомянутое выше перышко. Можно предположить, что мы имеем здесь дело с парноперистой верхушкой пера, причем оба верхушечных перышка сильно пережаты в анадромной части, а рахис доходит непосредственно до основания разделяющего их

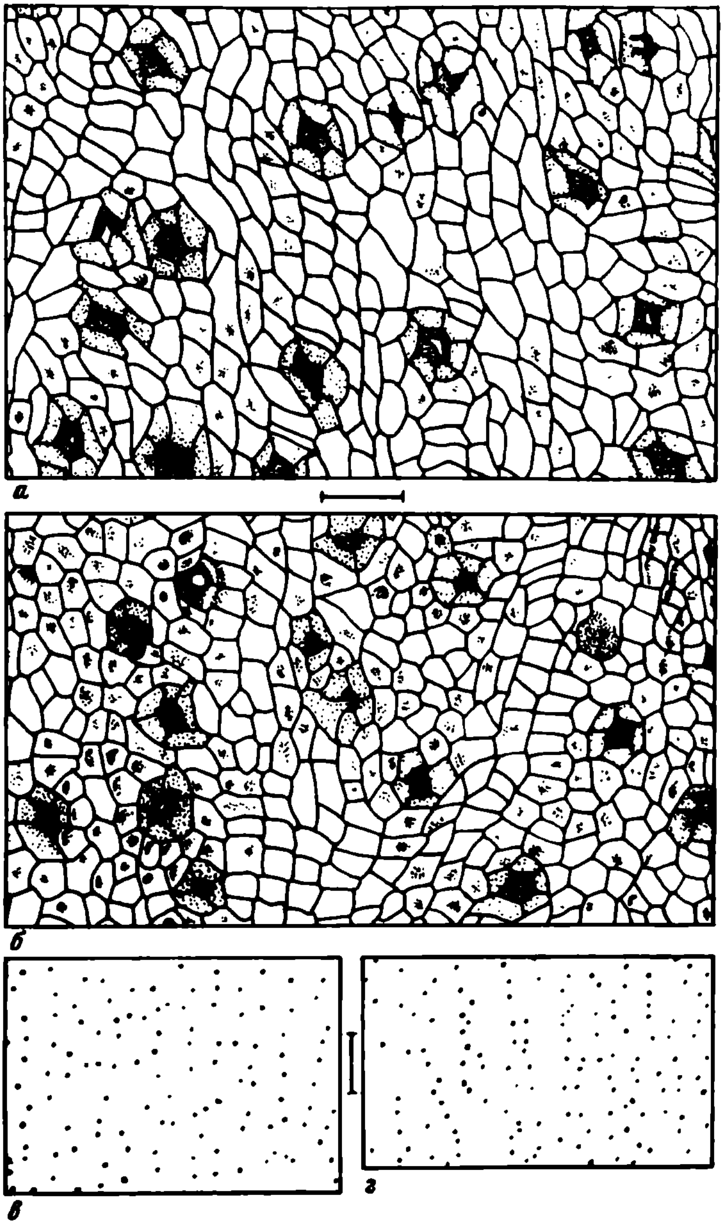


Рис. 38. Tatarina pinnata S. Meyen et Gomankov, голотип, преп. N 4552/466:

а — верхняя эпидерма, пункт 2 (см. табл. VII, фиг. 5); *б* — нижняя эпидерма, пункт 1 (см. табл. VII, фиг. 6); видна дихотомирующая жилка, выраженная в клеточной структуре; *в* — распределение устьиц на верхней стороне; *г* — распределение устьиц на нижней стороне; длина линейки 100 мкм (*а*, *б*) 500 мкм (*в*, *г*); Аристово

синуса. Однако альтернативная интерпретация, согласно которой левое из этих верхушечных перышек является на самом деле окрыленным рахисом (или непарным верхушечным перышком), также имеет свои права на существование.

Эпидерма обеих сторон перышка имеет примерно одинаковое строение. Нижняя сторона отличается от верхней только присутствием осевой зоны под ложной средней жилкой и иногда — худшей выраженностью папилл. Ниже обе стороны описываются совместно. Устьица собраны в неотчетливые полосы (см. рис. 38), разделенные полосами костальных клеток, которые отличаются от интеркостальных собранностью в довольно правильные ряды, худшей выраженностью папилл и иногда — удлиненной формой (табл. VII, фиг. 5, 6; см. рис. 38*а*, *в*). Радиальные стенки клеток прямые или слегка изогнутые, ровные или четкообразные. Периклинальные стенки обычно несут срединную неконтрастную папиллу. Устьица моноцикличные. Побочные клетки всегда несут мощные проксимальные папиллы, в некоторых случаях полностью закрывающие устьичную ямку (табл. VIII, фиг. 4). На рахисе вся эпидерма имеет такое же строение, как осевая зона на нижней стороне перышка. Клетки здесь вытянутые, собраны в правильные ряды и полностью лишены папилл. Устьица встречаются очень редко.

Сравнение. T. pinnata отличается от всех других видов рода перистыми листьями. Ее кутикула также достаточно характерна, что позволяет определять ее даже в дисперсном состоянии. От кутикулы T. olferievii она отличается лучшей выраженностью устьичных полос и более широкими полосами костальных клеток на нижней стороне, характером кутинизации побочных клеток, а в некоторых случаях также лучшей выраженностью папилл. Отличия от кутикулы T. conspicua заключаются в присутствии устьичных полос и в худшей выраженности папилл на верхней стороне, а также в характере кутинизации побочных клеток. Первый из этих признаков отличает описываемый вид также от T.' lobata и T. sadovnikovii. Сравнение с видом T. mira приводится при описании последнего.

Местонахождения. Аристово (5 отпечатков с фитолеймами и 12 дисперсных кутикул), Вязовка (1 отпечаток с фитолеймой).

Tatarina mira Gomankov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 3, табл. IX, фиг. 1, 2; см. рис. 27*н*—*п*, рис. 39.

Название вида от mira (лат.) — странная.

Голотип — ГИН N 4388/62-1 (табл. IX, фиг. 1, 2; рис. 27*н*, 39); Мулино.

Описание. Вид основан на трех отпечатках с фитолеймой и двух дисперсных кутикулах. Голотипом выбран фрагмент сравнительно крупного цельного листа, в то время как два паратипа представляют собой отпечатки сильно расчлененных листьев (см. рис. 27*о*, *п*). С чем связана такая ситуация — с естественной изменчивостью формы листа на фоне единой эпидермальной структуры или с неполнотой нашего материала, — сказать сейчас трудно. Небольшое расширение в основании фрагмента, выбранного голотипом (см.рис. 27*н*), возможно, указывает, что в действительности форма этого листа была более сложной.

Эпидерма верхней стороны листа изогональная (табл. IX, фиг. 1, см. рис. 39*а*). Устьица разбросаны беспорядочно и лишь местами образуют очень неотчетливые ряды (см. рис. 39*в*). Покровные клетки несут срединные мало контрастные папиллы, их радиальные стенки прямые или слегка изогнутые, ровные. Местами намечаются ряды клеток, почти лишенных папилл, вероятно, соответствующие жилкам, но эти ряды плохо выражены и не прослеживаются на большом протяжении. Устьица моноцикличные. Побочные клетки кутинизированы звездообразно (см. рис. 15*в*) и несут проксимальные папиллы. На нижней стороне довольно ясно различаются узкие полосы костальных клеток и более широкие устьичные полосы (табл. IX, фиг. 2; см. рис. 39*б*, *г*). Костальные клетки отличаются от интеркостальных более удлиненной формой, собранностью в правильные ряды и почти полным отсутствием папилл, которые на интеркостальных клетках выражены довольно хорошо. Радиальные стенки клеток прямые или слабо изогнутые, ровные. Устьица моноцикличные. Побочные клетки кутинизированы так же, как на верхней стороне (табл. VIII, фиг. 3).

Сравнение. Описываемый вид и по морфологии листа (перистораздельные листья), и по эпидермальной структуре занимает как бы промежуточное положение между видами T. conspicua и T. pinnata. Он сходен с T. conspicua от-

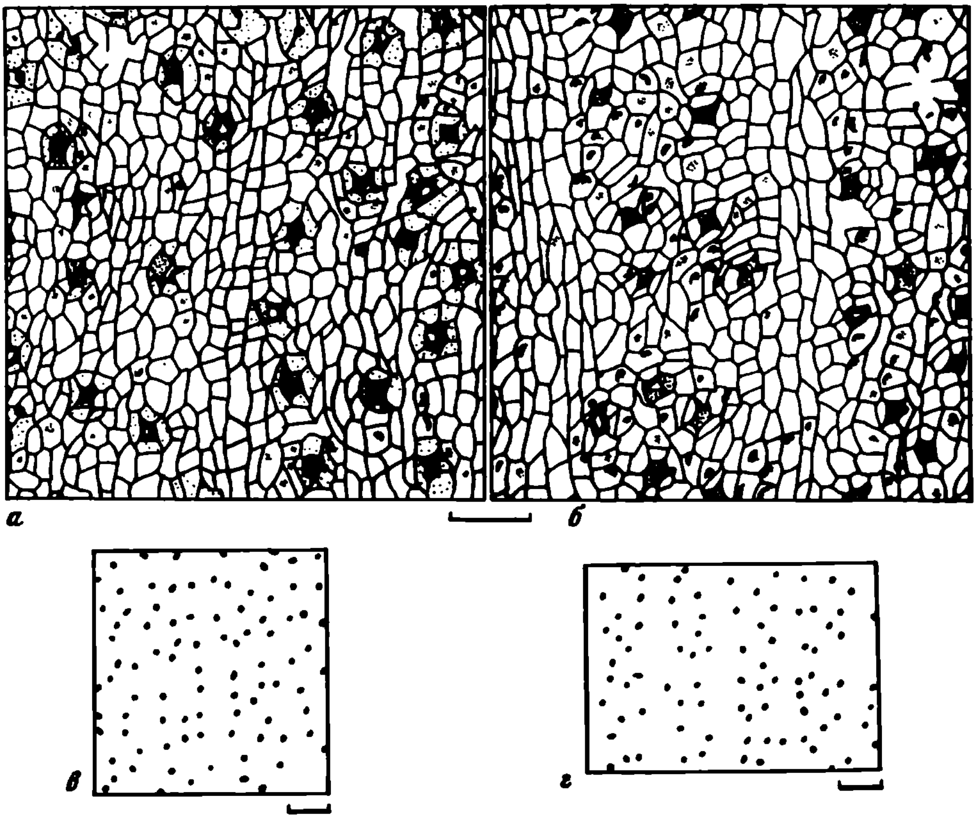


Рис. 39. Tatarina mira sp. nov., голотип, преп. N 4388/62-1:

а — верхняя эпидерма, пункт 2 (см. табл. IX, фиг. 1); *б* — нижняя эпидерма, пункт 3 (см. табл. IX, фиг. 2); *в* — распределение устьиц на верхней эпидерме, пункт 1; *г* — распределение устьиц на нижней эпидерме, пункт 3; длина линейки 100 мкм (*а, б*), 200 мкм (*в, г*); Мулино

сутствием четко дифференцированных устьичных полос и костальных клеток на верхней стороне, но отличается беспорядочным расположением устьиц и слабо выраженными папиллами на верхней стороне, а также характером кутинизации побочных клеток. С T. pinnata его сближают хорошо выраженные устьичные полосы и костальные клетки на нижней стороне, мало контрастные папиллы на покровных клетках и проксимальные папиллы на побочных. Отличия от T. pinnata заключаются в отсутствии устьичных полос и костальных клеток на верхней стороне и звездообразной кутинизации побочных клеток. Последним признаком T. mira отличается и от всех остальных видов рода. Кроме того, от T. olferievii она отличается лучшей выраженностью устьичных полос на нижней стороне и большими расстояниями между ними, от T. lobata — присутствием устьичных полос на нижней стороне, а от T. sadovnikovii — беспорядочным расположением устьиц на верхней стороне.

Местонахождения. Мулино (5 экз.).

Род Stiphorus S. Meyen, 1983

Диагноз. Кладоспермы овальные продольно вытянутые, парные (по одному на концах вильчатой оси), мясистые, со средней жилкой и неясными боковыми жилками, край более или менее подвернутый. Несут по одному ряду семян по обе стороны от средней жилки. Семенные рубцы вытянуты перпендикулярно средней жилке. Устьица петалоцитные, расположены без видимого порядка. Замыкающие клетки погруженные. Побочные клетки несут проксимальные утолщения или папиллы, нависающие над замыкающими клетками. Характерны крупные смоляные тельца.

Видовой состав. S. biseriatus S. Meyen (см. описание ниже), типовой вид; S. crassus (Mogutcheva) S. Meyen из тутончанской свиты (пермотриас или верхи перми) Тунгусского бассейна.

Замечания. Н.К. Могучева (1973) не случайно назвала описанный ею вид Leuthardtia crassa. Действительно, и ее экземпляры, и описанный ниже вид S. biseriatus очень сходны с родом Leuthardtia Kräusel et Schaarschmidt (1966). При описании последнего Крейзель и Шааршмидт приняли его за микроспорофиллы беннеттитовых. На иллюстрациях изображены парные уплощенные органы со средней жилкой и неясными боковыми жилками. Мацерация выявила большое количество темных телец, интерпретированных как плодовые тела грибов, хотя явно это смоляные тельца. Устьица резко отличаются от беннеттитовых петалоцитным расположением побочных клеток (т.е. по радиусам от устьичной ямки) и совершенно идентичны устьицам ассоциирующих листьев Sphenobaiera furcata, а также устьицам листьев Glossophyllum, происходящих из другого местонахождения той же кейперской флоры. Побочные клетки устьиц L. ovalis Kräusel et Schaarschmidt несут такие же сильно развитые папиллы, как и у S. furcata. Несомненно, что строение типового вида L. ovalis интерпретировано неправильно. Это не микроспорофиллы беннеттитов, а кладоспермы пельтаспермовых. Соотношение Leuthardtia и Stiphorus остается не вполне ясным из-за недостаточной изученности L. ovalis. Не исключено, что после детального изучения этого вида оба рода придется объединить и упразднить родовое название Stiphorus.

Stiphorus biseriatus S. Meyen

Табл. X, фиг. 1—3; рис. 40*а*—*з*, 41

Stiphorus biseriatus: Мейен, 1983, с. 13, рис. 4*а*—*з*; Meyen, 1982а, с. 32, табл. 6, фиг. 43—44, табл. 7, фиг. 53—54, рис. 13*л*—*с*.

Голотип — ГИН N 3782/273-2, 2736-2 (рис. 40*а*—*ж*); Титово.

Описание. Приводимое описание составлено по двум экземплярам. Это фрагменты одиночных кладоспермов с оборванными основаниями. Кладосперм, выбранный голотипом, выпуклый, с подвернутыми краями. Вдоль оси проходит полоса морщинок, отмечающая среднюю жилку. По обе стороны от нее на нижней стороне отпечаталось по одному ряду поперечно вытянутых рубцов от опавших семян, рубчик проводящего пучка точечный. Форма и ориентировка рубцов показывают, что семена были уплощенными, их главная плоскость была ориентирована перпендикулярно средней жилке кладосперма. Верхняя сторона кладосперма с едва заметными поперечными возвышениями. Другой кладосперм уплощенный, с более четкой средней жилкой и более округлыми рубцами. Фитолейма на нем отсутствует.

Фитолейма голотипа сильно раздроблена и расслоена, с тонким прослоем породы внутри. В угольной корочке и породе, замещающей мезофилл, при мацерации обнаружены многочисленные смоляные тельца. Нижняя кутикула сохранилась плохо, сильно корродирована, сложена полигональными клетками с довольно толстыми прямыми радиальными стенками. Периклинальные стенки иногда несут неотчетливую кутикулярную ребристость. Верхняя эпидерма кутинизирована сильнее. Клетки полигональные, лишь местами (над проводящими пучками?) собраны в нечеткие ряды. Поверхность кутикулы местами ребристая. Устьица расположены беспорядочно, побочных клеток 5 (редко 4—6), они несут крупные проксимальные папиллы, возвышающиеся над поверхностью листа и иногда почти полностью закрывающие устьичную ямку.

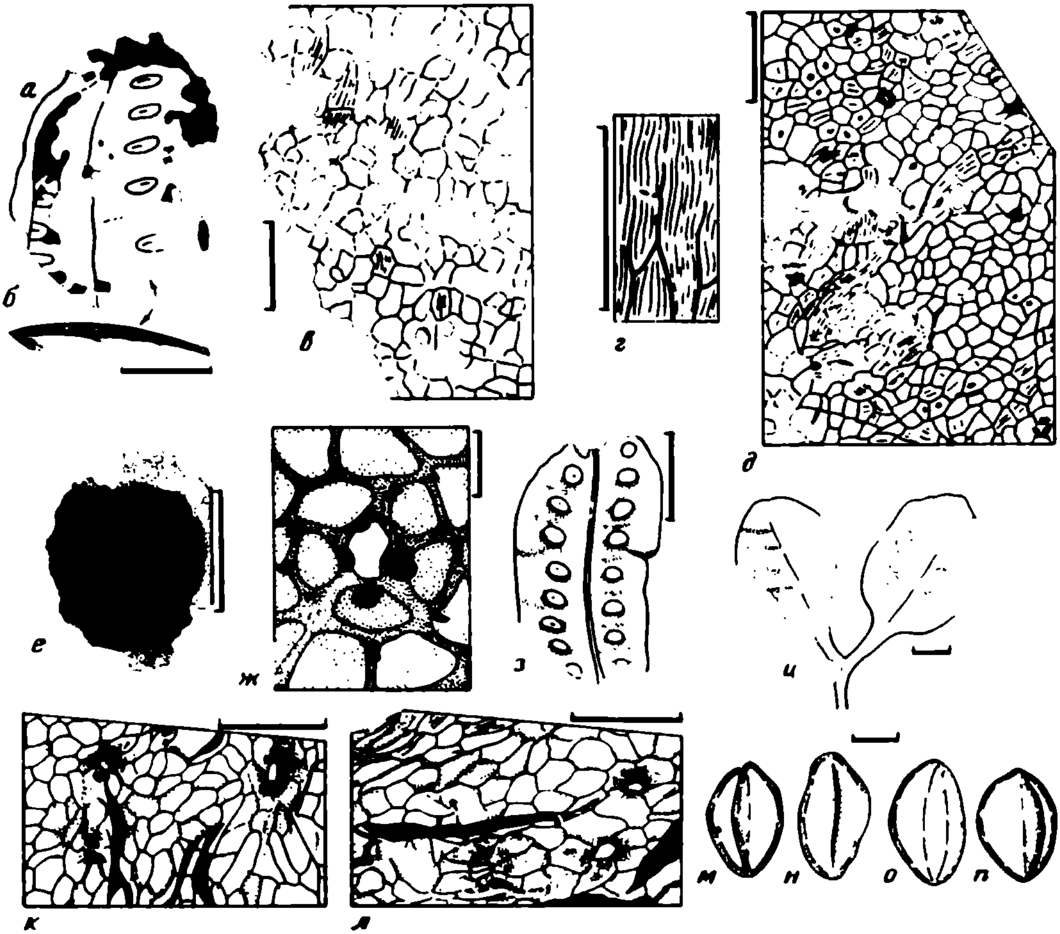


Рис. 40. Stiphorus biseriatus S. Meyen (*а—з*) и S. crassus (Mogutch.) S. Meyen (*и—п*):

а — голотип N 3782/273-2, отпечаток нижней стороны кладосперма с семенными рубцами; *б* — то же, схема поперечного сечения, точками показана порода, заместившая часть мезофилла; *в* — кутикула нижней стороны, преп. N 3782/2736-2а, пункт 1; *г* — ребристость кутикулы верхней стороны, преп. N 3782/2736-2, пункт 3; *д* — кутикула верхней стороны с устьицами, тот же преп., пункт 2; *е* — смоляное тельце, преп. N 3782/2736-2а, пункт 1; *ж* — устьице, преп. N 3782/2736-2, пункт 2; Титово; *з* — отпечаток нижней стороны кладосперма с семенными рубцами, экз. N 3773/1785, Вязовка; *и* — голотип N 735/50(60); *к*, *л* — кутикула обеих сторон кладосперма, преп. N 735/50(60), пункты 10 и 1; *м—п* — пыльца типа Cycadopites, прилипшая к кутикуле, тот же преп., пункты 8, 9, 4, 7; Тунгусский бассейн, о. Гагарий, тутончанская свита; длина линейки 5 мм (*а, б, з, и*), 100 мкм (*в—г, к, л*), 20 мкм (*ж*), 10 мкм (*м—п*)

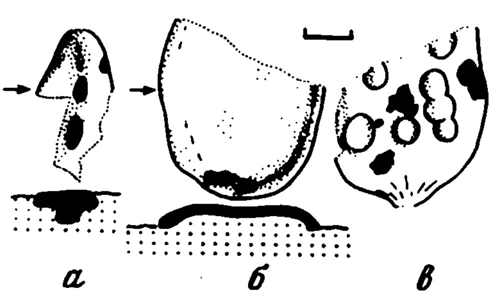


Рис. 41. Семена, ассоциирующие со Stiphorus biseriatus S. Meyen:

а — экз. N 3782/1-13, внизу — поперечное сечение; *б* — отпечаток семени и его поперечное сечение, экз. N 3782/273-10; *в* — то же, противоотпечаток со смоляными тельцами, экз. N 3782/273а-10; линейка 1 мм; Титово

Другие экземпляры сохранились хуже. Они имеют вид плохо оформленных вытянутых, иногда парных рыхлых фитолейм, оставляющих на породе отпечатки с бугристой поверхностью. После мацерации в растворе остается большое количество смоляных телец и обрывков кутикулы двух типов. На одних обрывках, соответствующих нижней стороне, наблюдается изогональная система полигональных клеток, устьиц нет. Кутикула верхней стороны несет устьица, она несколько тоньше. На одном экземпляре (табл. X, фиг. 3) периклинальные стенки клеток вблизи устьиц несут четкую кутикулярную ребристость.

В типовом местонахождении найдены также два семени с такими же смоляными тельцами, что и в мезофилле полиспермов. У одного семени (рис. 41*б, в*) фитолейма почти полностью осыпалась. На отпечатке остались лишь смоляные тельца (рис. 41*в*) с небольшим количеством сопутствующей фитолеймы. Противоотпечаток (рис. 41*б*) сильно выпуклый и внешне вполне соответствует остаткам семян, ассоциирующих с мезозойскими гинкговыми и описываемых в литературе как половинки косточек ("stones"). Это остатки распавшейся вдоль главной плоскости склеротесты с толстыми стенками. Толщина стенки (при утрате фитолеймы) видна по ширине каймы на отпечатке внутренней поверхности. Смоляные тельца размещались кнаружи от склеротесты. После мацерации фитолеймы второго семени (рис. 41*а*) осталась мегаспоровая мембрана и слившиеся кутикулы нуцеллюса и внутренней стенки интегумента с поперечными складками и совмещенными системами продольно вытянутых клеток.

Сравнение. S. biseriatus отличается от S. crassus (Могучева, 1973; Мейен, 1983) более вытянутыми кладоспермами, более сильно развитыми папиллами на побочных клетках и меньшим количеством побочных клеток (5—7, единично 4 и 8 у S. crassus). Кладоспермы S. crassus, видимо, были амфистомными, а не эпистомными, как S. biseriatus. Различаются и ассоциирующие листья (Kirjamkenia со S. crassus; Glossophyllum permiense со S. biseriatus).

Местонахождения. Титово (6 экз.), Вязовка (1 экз.).

Род Glossophyllum Kräusel, 1943

Типовой вид — Glossophyllum florinii, Kräusel, 1943; кейпер Австрии.

Замечания. Описываемые ниже листья G. permiense при жизни были, несомненно, связаны с кладоспермами Stiphorus biseriatus. На это указывают ассоциация в захоронении, разительное сходство эпидермы, особенно устьиц, присутствие одинаковых смоляных телец. Листья G. permiense цельные, с параллельным жилкованием. Со S. crassus ассоциируют как такие же, так и пальчаторассеченные листья, объединяемые Г.Н. Садовниковым (1983) в один вид Kirjamkenia lobata Pryn. Листья, сходные с G. florinii, но отличающиеся деталями строения эпидермы, И.А. Добрускина (1980) выделила в род Maria, отнесенный к Peltaspermaceae. В семейство Glossophyllaceae И.А. Добрускина включила свой род Kalantarium, у которого, как и у Kirjamkenia (но в отличие от Glossophyllum), листья частью цельные, а частью пальчаторассеченные. По мнению И.А. Добрускиной, Kalantarium отличается от Glossophyllum также менее четкими устьичными полосами, особенно на верхней стороне листа, обычным отсутствием папилл на покровных и побочных клетках и непогруженными замыкающими клетками. При введении рода Kalantarium была отмечена его близость к Kirjamkenia. И.А. Добрускина отметила, что цельные и пальчаторассеченные листья вполне могут относиться к одному роду. Она же, как уже говорилось, обратила внимание на сходство G. florinii, Sphenobaiera furcata и S. lunzensis по эпидермальным признакам.

Выше была обоснована принадлежность растений с листвой Glossophyllum, Kirjamkenia и S. furcata, микроспорокладами Antholithus wettsteinii и кладоспермами Stiphorus и Leutherdtia к Peltaspermaceae, а не гинкговым. К Peltaspermaceae можно отнести также Kalantarium (по сходству с Glossophyllum и Kirjamkenia) и

Maria. Встает проблема разграничения перечисленных родов, установленных по листьям (см. рис. 18), которая усложняется еще и тем, что параллельные типы листвы есть также среди других пельтаспермовых (Phylladoderma и Doliostomia из семейства Cardiolepidaceae), а также среди гинкговых (Sphenobaiera, Eretmophyllum, Torellia, Pseudotorellia) и лептостробовых (Phoenicopsis, Culgoweria, Windwardia, Stephenophyllum, Sphenarion, Czekanowskia, Hartzia).

Листья кардиолепидиевых хорошо отделяются по эпидермальным признакам (см. описание Phylladoderma subgen. Aequistomia и Doliostomia). Вслед за Гаррисом (Harris et al., 1974) можно принять, что лептостробовые (чекановскиевые) имели опадающие укороченные побеги, захороняющиеся с неопавшими с них листьями. Поэтому роды лептостробовых далее можно не рассматривать. Разумно последовать предложенному Гаррисом разграничению родов Sphenobaiera, Baiera и Ginkgo по степени отчетливости черешка и количеству жилок в конечных долях (у Sphenobaiera нет четкого черешка, у Baiera в конечных долях число жилок 4 или менее). Остается вопрос о разграничении родов Sphenobaiera, Kirjamkenia и Kalantarium, а также родов Glossophyllum, Maria, Eretmophyllum, Pseudotorellia и Torellia.

При решении этого вопроса можно учитывать не только собственные признаки этих родов и их принадлежность определенным порядкам и семействам, но также и удобство классификации листьев. Род Sphenobaiera целесообразно рассматривать как всего лишь определенный морфологический тип листвы, не связанный с определенным порядком. Типовой вид S. spectabilis (Nath.) Florin, возможно, принадлежит Ginkgoales, но о семействе судить трудно. Впрочем, ассоциирующие микроспорноклады Bernettia по общей конструкции более сходны с микроспорокладами умкомазиевых, чем гинкговых, хотя и продуцировали, как и гинкговые, монокольпатную пыльцу типа Cycadopites. Многие юрские и меловые виды Sphenobaiera, видимо, относятся к Ginkgoales, но ассоциирующие органы размножения изучены плохо. Кейперская S. furcata относится к Peltaspermaceae (см. выше), как и одновозрастная S. lunzensis. О систематическом положении пермских видов Sphenobaiera ничего не известно. Скорее всего они принадлежат Peltaspermales и родственны растениям с листвой Mauerites и полиспермами Biarmopteris, а также Trichopitys.

Виды, объединяющие как цельные, так и пальчатые листья, можно относить к Kirjamkenia или Kalantarium. Судить о самостоятельности рода Kalantarium пока трудно. И.А. Добрускина (1980, с. 111) указала, что Kirjamkenia включает "только один из морфологических типов рода Kalantarium. Отличия в строении эпидермы незначительны, но для обстоятельного сравнения требуется более обширный материал из Тунгусского бассейна". Учитывая упоминавшиеся материалы Г.Н. Садовникова по Kirjamkenia из типового местонахождения, можно заключить, что морфологически оба рода совпадают. Так что в рамках системы собственно листьев можно род Kalantarium упразднить. Правда, объем рода Kirjamkenia можно рассматривать с учетом ассоциирующих органов размножения (как единый комплекс Kirjamkenia—Stiphorus). Тогда его соотношение с Kalantarium, у которого кладоспермы неизвестны, становится неясным.

Виды, объединяющие только целые листья с параллельным жилкованием и имеющие эпидермальную характеристику, могут принадлежать родам Glossophyllum, Maria, Eretmophyllum, Pseudotorellia, Torellia и Desmiophyllum. Последний род можно не учитывать, так как его типовой вид из карбона США не имеет эпидермальной характеристики. Таковая получена лишь для отдельных мезозойских листьев (Florin, 1936; Harris et al., 1974), сильно отличающихся по строению эпидермы от остальных перечисленных родов.

При обосновании рода Glossophyllum Р. Крейзель (Kräusel, 1943) сравнивал его с Eretmophyllum, Pseudotorellia и Torellia. По его мнению, Glossophyllum отличается от двух последних родов амфистомными листьями, прямыми и ровными радиальными стенками покровных клеток. Что касается Eretmophyllum, то Крейзель исходил из того, что G. florinii (типовой вид) отличается от каждого из видов Eretmophyllum (этот род сочетает амфистомные и гипостомные листья) и лишен секреторных органов. Пследние, однако, были найдены С.В. Мейеном при изучении листьев Glossophyllum из Лунца (кол. Университета Клода Бернара, Лион). У этих же листьев обнаружена и кутикулярная ребристость. Описанный ниже вид G. permiense имеет амфистомные листья и близок к G. florinii, но кутикулярная ребристость у него выражена хуже.

В комплексе видов, относимых сейчас к Eretmophyllum, обнаруживается сильная тенденция к гипостомности. У G. florinii количество устьиц на верхней стороне листа очень изменчиво, у отдельных экземпляров очень мало. Так что и по этому признаку разница между родами неотчетлива. Более существенно присутствие у Eretmophyllum отчетливых устьичных полос. Вообще же соотношение обоих родов весьма проблематично.

Роды Maria и Glossophyllum отличаются лишь эпидермальными признаками. У Maria беспорядочное, а не полосное расположение устьиц, побочные клетки не скобковидные, а такие же, как и покровные, кутинизация побочных клеток звездовидная и дистальная, что неизвестно у Glossophyllum (Добрускина, 1980). Опереться на эти отличия непросто. Судя по фотографиям Крейзеля, устьичные полосы у G. florinii очень нечеткие. Группировки устьиц скорее можно сравнить с неправильными, иногда сдвоенными рядами, чем с полосами. Подобные неправильные ряды, разделенные неровными безустьичными зонами, намечаются и у Maria (Добрускина, 1980, табл. IX, фиг. 3, табл. XI, фиг. 4, табл. XV, фиг. 3, 4, табл. XVI, фиг. 6, табл. XVII, фиг. 5). Форма побочных клеток сильно варьирует у обоих родов. У Glossophyllum есть побочные клетки, не отличающиеся от покровных и нескобковидные (Kräusel, 1943, табл. III, фиг. 10, табл. X, фиг. 4—7; два верхних устьица на рис. 5). С другой стороны, побочные клетки Maria prynadae Dobr. часто скобковидные (Добрускина, 1980, табл. XV, фиг. 6, 7, табл. XVI, фиг. 3, 8, 9). Различная кутинизация (дистальная, звездовидная или колесовидная) радиальных стенок побочных клеток — сильно изменчивый признак у родов Peltaspermaceae. У Lepidopteris, Scytophyllum и Tatarina этот признак имеет в лучшем случае видовое значение и часто варьирует на одном листе. Непостоянство его видно и у Maria (Добрускина, 1980, табл. XI, фиг. 5, 6, табл. XII, фиг. 4, 5, табл. XVI, фиг. 3, 8, 9). Надо еще учесть, что Glossophyllum сначала был известен лишь по одному виду. Описываемый ниже вид G. permiense в равной мере можно отнести и к Glossophyllum, и к Maria, что само по себе порождает сомнения в самостоятельности рода Maria. До проведения специальной ревизии лучше не упразднять название Maria, заменяя его на Glossophyllum. Однако лучше и не дополнять род Maria новыми видами, если их в равной мере можно отнести к Glossophyllum. Это еще одна причина, почему описываемый ниже вид отнесен к Glossophyllum.

Glossophyllum permiense S. Meyen, sp. nov.

Табл. X, фиг. 4—8; рис. 42

Видовой эпитет от пермской системы.

Голотип — ГИН N 3782/4А-4 (рис. 42*а, ж—л*); Титово.

Описание. В коллекции имеются лишь фрагменты листьев с оборванными верхушками и основаниями, а также дисперсные кутикулы со свойственными виду эпидермальными признаками. Ширина фрагментов 1—1,5 см, длина до 4 см. Жилкование видно очень нечетко, но на некоторых отпечатках намечаются редкие параллельные жилки.

Кутикула плотная, сильно корродирована. В мезофилле встречены многочисленные овальные и округлые смоляные тельца размером до 0,7 мм в поперечнике. Стороны листа отличаются только тем, что одна из них (рассматривается

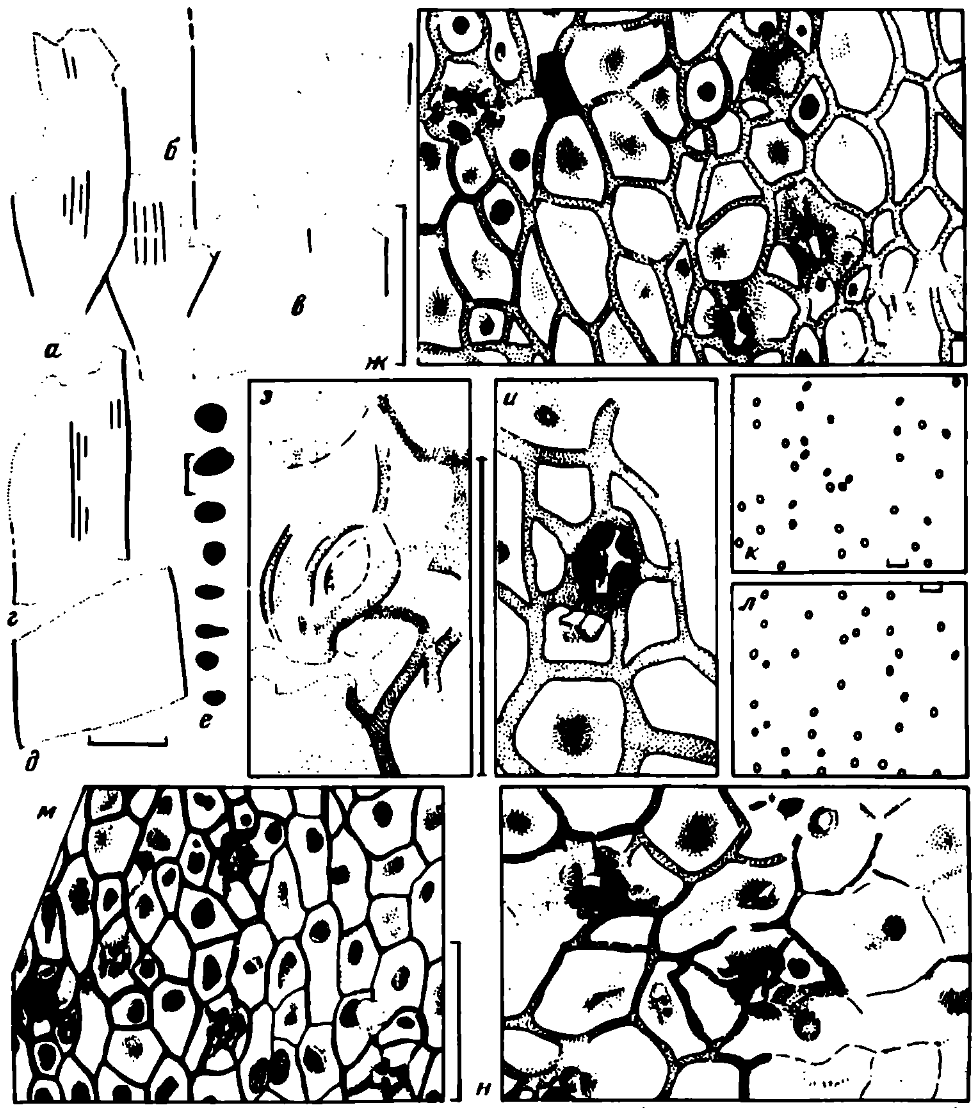


Рис. 42. Glossophyllum permiense sp. nov.:

а — экз. NN 3782/4А-4 (голотип слева), 3, 2; *б—д* — экз. NN 3782/274-3, 2В-43, 4-1, 4-5; *е* — смоляные тельца из экз. N 3782/274-3; *ж* — кутикула голотипа, преп. N 3782/4А-4, пункт 1; *з* — то же, устьице с непогруженными замыкающими клетками и без папилл на побочных клетках, пункт 4; *и* — то же, устьице с сильно развитыми папиллами на побочных клетках, пункт 5; *к, л* — то же, распределение устьиц на разных сторонах листа, пункты 2 (*к*) и 1 (*л*); *м* — кутикула верхней стороны листа, преп. N 3782/274-3, пункт 2; *н* — устьица нижней стороны, преп. N 3782/274-3, пункт 3; длина линейки 1 см (*а—д*), 10 мкм (*е*), 100 мкм (*ж—н*); Титово

нижней) с трудом освобождается от мезофилла. Описание эпидермы дается совместно для обеих сторон. Покровные клетки полигональные, с прямыми и толстыми радиальными стенками. На периклинальных стенках сидят крупные папиллы, контрастность которых очень изменчива в пределах листа. У некоторых клеток слабо намечается ребристость кутикулы. Устьичные полосы отсутствуют, но местами можно видеть неровные полосы более вытянутых клеток, в которых устьиц нет. Устьица ориентированы продольно, реже косо, единично поперечно. Побочных клеток 5—6 (реже 4). Их дистальные стенки складываются в замкнутый многоугольник, реже в неправильное кольцо. Проксимальная часть побочных клеток несет кутиновое ребро, крупную папиллу или то и другое. У большинства устьиц крупные папиллы побочных клеток приподняты над эпидермой и почти полностью скрывают устьичную ямку. От этого создается впечатление сильной погруженности замыкающих клеток. У отдельных устьиц без папилл на побочных клетках замыкающие клетки почти не погружены (рис. 42з).

Сравнение. G. permiense отличается от G. florinii одинаковым строением сторон, присутствием многочисленных папилл и меньшим количеством побочных клеток у устьиц (6—7 у G. florinii). От тех экземпляров Kirjamkenia lobata Pryn., которые имеют цельную листовую пластинку (т.е. от Glossophyllum claviforme Mogutch.), отличается сильнее развитыми папиллами на побочных клетках и менее четкими безустьичными полосами. От видов Maria новый вид отличается сильно развитыми папиллами на побочных клетках. Для G. permiense не характерны звездовидная кутинизация побочных клеток и ребристость кутикулы.

Местонахождения. Титово (9 экз. неполных листьев, 11 дисперсных кутикул), Вязовка (1 экз., cf.).

Род Lepidopteris Schimper, 1869

Lepidopteris sp. SVM-1

Табл. X, фиг. 9, 10; рис. 43

Описание. Имеется лишь два фрагмента перьев предпоследнего и последнего порядков. В одном случае (рис. 43*а*) это средняя часть пера с четырьмя перьями последнего порядка длиной около 5 мм с сильно слившимися округлоязыковидными перышками 0,7—1 мм длиной и 0,5—0,7 мм шириной. Возможно, есть промежуточные перышки между перьями. Другой образец — это несколько захороненных рядом мелких фрагментов перьев последнего порядка, контур которых виден лишь на двух фрагментах (рис. 43*б*). Вероятно, это части одного экземпляра. Перышки более крупные (до 2 мм в длину и 1,3 мм в ширину) и меньше срослись в основании. Кутикула толстая. О соотношении сторон трудно судить из-за фрагментарности материала. Вероятно, перышки амфистомные с одинаково устроенными сторонами. Периклинальные стенки кутинизированы в разной степени, но это явно следствие различной сохранности, так как с одного экземпляра получены фрагменты кутикулы с разной толщиной вплоть до образования отверстий на месте периклинальных стенок. Клетки полигональные с прямыми стенками, с неясной ребристостью кутикулы или не орнаментированы. Ребристость неоди-

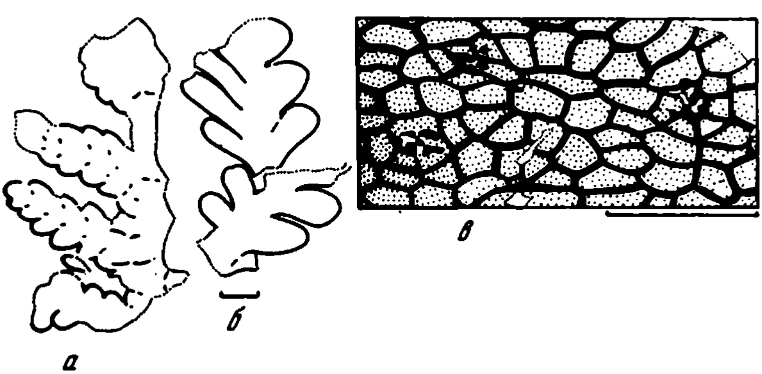


Рис. 43. Lepidopteris sp. SVM-1:

а — экз. N 3773/1621-3; *б* — экз. N 3773/1536-1; *в* — то же, кутикула, преп. N 3773/1636-1, пункт 1 (см. табл. X, фиг. 9, 10); длина линейки 1 мм (*а, б*), 100 мкм (*в*); Вязовка наково ориентирована в смежных клетках. Устьица расположены без видимого порядка. Периклинальные стенки побочных клеток у части устьиц выпали, так что устьица узнаются по группам перфорированных клеток. Проксимальная кутикула в переднем дворике сохранилась лишь у отдельных устьиц. Тогда видны проксимальные папиллы. Побочных клеток 5—6.

Сравнение. Фрагментарность материала не допускает детального сравнения. В частности, неясно, были ли у описываемого вида чешуи на рахисе и дополнительные перышки. Строение устьиц у разных видов рода в целом однотипно, часто наблюдается звездовидная кутинизация побочных клеток, отсутствующая у имеющихся экземпляров. Последние, видимо, не принадлежат наиболее древним видам L. martinsii (Kurtze) Town. (цехштейн Европы) и L. arctica Mogutch. (пермотриас Сибири), отличаясь гораздо более мелкими перышками и отсутствием папилл на покровных клетках.

Местонахождение. Вязовка (2 экз.).

Род Salpingocarpus S.Meyen, gen. nov.

Название рода от salpinx (греч.) — труба, сальпинкс, и karpos (греч.)— плод.

Типовой вид — Salpingocarpus bicornutus S. Meyen, sp. nov. (см. описание ниже).

Диагноз. Семена сидячие, платиспермические, в главной плоскости округлые, поперечно вытянутые (обычно овальные) или вытянуты продольно и тогда луковицеобразные или субтреугольные, в поперечном сечении овальные или более утолщенные с одного бока. Халазальная часть округлая или слабо оттянута, иногда уплощена. Верхушка с двумя выступами интегумента от небольших бугорков до длинных загнутых вовнутрь крючков. Микропиле короткое, быстро расширяется книзу, так что интегумент в своей верхней части далеко отодвинут от верхушки нуцеллюса. Устьиц на интегументе нет или они единичны. Толщина его внешней и внутренней кутикул сильно варьирует. Нуцеллюс свободен от интегумента, в нижней и средней частях очень тонкий, так что его контур едва выдается над контуром мегаспоровой мембраны. Кутикула нуцеллюса утолщается к верхушке. Сальпинкс трубчатый, иногда воронковидно расширяется. Мегаспоровая мембрана толстая.

Видовой состав. Salpingocarpus bicornutus sp. nov., S. variabilis sp. nov., S. ? buruntschensis (Konjkov) comb. nov., Salpingocarpus sp. sp. SVM-1, 2 3, 4, 5 из татариновой флоры; семена из рэта Гренландии, ассоциирующие с Peltaspermum rotula Harris и Lepidopteris ottonis (Goepp.) Schimper (Harris, 1932, с. 64—70, рис. 28A—H, табл. 7, фиг. 3—9, табл. 8, фиг. 3, 5, 6). Гаррис (Harris, 1937) сравнивал эти семена со сборным родом Allicospermum. Предлагается называть их: Salpingocarpus harrisii S. Meyen, sp. nov. (голотип: Harris, 1932, табл. 7, фиг. 3—7, 9).

Сравнение. Наиболее броские черты Salpingocarpus — парные верхушечные выросты интегумента (реже интегумент не раздвоен), иногда имеющие вид крючковидных рожек, и трубчатый сальпинкс. Апикальные рожки свойственны Cornucarpus, Diceratosperma, Angarocarpus, некоторым Samaropsis. Особенно велико сходство Salpingocarpus, имеющих сильно развитые рожки, с семенами, ассоциирующими с Umkomasiaceae (см. рис. 18 N *5*) и отэнскими Callipteris (рис. 17, 18 N*1*), а также с видами Samaropsis uncinata Neub., S. frigida Neub. и S. pyramidalis Neub. (Нейбург, 1965). У Angarocarpus ungensis (Zal.) Radcz. (Сухов, 1969, табл. 17, фиг. 3а, 10а) выросты не загнуты. Внутреннее строение всех этих семян неизвестно, что исключает дальнейшее сравнение. Сомнительно, чтобы эти семена принадлежали Peltaspermaceae вместе с Salpingocarpus. Виды Samaropsis, описанные М.Ф. Нейбург (1948, 1965), скорее всего, принадлежат кордаитантовым. Есть данные, что семена типа S. uncinata располагались на кистевидных полиспермах и прикреплялись к оси короткими ножками. Можно предполагать их принадлежность к Rufloriaceae (Мейен, 1982б). Внутреннее строение и систематическая принадлежность ангарских и катазиатских видов Cornucarpus неизвестны. Семена Cornucarpus еврамерийской флоры, возможно, принадлежат каллистофитовым или каламопитиевым. Они располагались на перистых полиспермах. По-видимому, по внутреннему строению они близки к Lyrasperma (Calamopityales) и отчасти Callospermarion (Callistophytales). Род Lyrasperma Long (турне) имеет сильно развитые и расставленные в стороны рога, которые соответствуют всей части интегумента, расположенной выше верхушки сальпинкса, т.е. сальпинкс не был укрыт интегументом, как у Callospermarion и Salpingocarpus. Callospermarion Eggert et Delevoryas не имеет выростов интегумента, а нуцеллюс несет конический клювик, а не трубчатый сальпинкс.

Из платиспермических семян, изученных путем мацерации фитолейм, трубчатый или конический сальпинкс (нуцеллярный клювик) имеет Amphorispermum (Caytoniales), Karkenia (Ginkgoales) и семена, ассоциирующие с Pilophorosperma. Salpingocarpus отличается от Amphorispermum присутствием мегаспоровой мембраны и пространством между верхушкой нуцеллюса и верхней частью интегумента, от Karkenia в целом более развитым трубчатым сальпинксом и выступами на верхушке интегумента, от Pilophorosperma — гораздо более коротким микропиле (кроме S. harrisii) и трубчатым сальпинксом. Кроме того, роды Karkenia и Pilophorosperma установлены не для изолированных семян, а для полиспермов.

Пыльца у типового вида K. incurva Archangelsky (1965) неизвестна. У K. asiatica Kras. (Красилов, 1972а) найдена пыльца типа Cycadopites, но принадлежность этого вида к Karkenia пока не подкреплена находкой семян в органической связи с побегом. Небольшой сальпинкс, иногда размочаленный на редкие отростки, описан у Pterigospermum (Pant, Nautiyal, 1960), у которого, в отличие от Salpingocarpus, основание трубчатого микропиле охватывает верхушку нуцеллюса со всех сторон.

Принадлежность S. harrisii к Peltaspermaceae убедительно показана Гаррисом (Harris, 1932, 1937). Описанные ниже S. bicornutus, S. variabilis и S. ? buruntschensis принадлежат тому же семейству (см. их описание). Есть пермские семена с сальпинксом, не относящиеся к Peltaspermales (цехштейновые Ullmannia и Pseudovoltzia; Schweitzer, 1963; печорские верхнепермские Rufloriaceae; наблюдения И.А. Игнатьева).

Salpingocarpus bicornutus S. Meyen, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1—13; рис. 44—47

Видовой эпитет bicornutus (лат.) — двурогий.

Голотип — экз. ГИН N 3782/10-17 (табл. XI, фиг. 10—12; рис. 46*а—з*; 47*и*); Титово.

Диагноз. Семена поперечно вытянутые овальные, округлые до луковицеобразных, длиной 3,5—5,5 мм, шириной 4,5—6 мм. Верхушка интегумента несет в главной плоскости семени два длинных крючкообразных загнутых вовнутрь или спрямленных выступа с воронковидным микропиле между ними. Внешняя кутикула интегумента тонкая или средней толщины, клетки вытянуты вдоль семени, становятся более мелкими в основании и верхушке. Суженные бока семени отмечены несколькими рядами более узких клеток. Внутренняя кутикула интегумента средней толщины, клетки крупные, продольно вытянутые, сужаются в направлении к верхушке. В том же направлении утолщается кутикула. Рожки и верхняя часть микропиле обычно сильно кутинизированы. Сечение рожек округлое в верхней части и в форме полумесяца вблизи микропиле. В главной плоскости семени интегумент далеко отстоит от нуцеллюса, так что образовывалась внутренняя сагиттальная щель. Внутренние кутикулы интегумента, выстилающие противоположные стороны

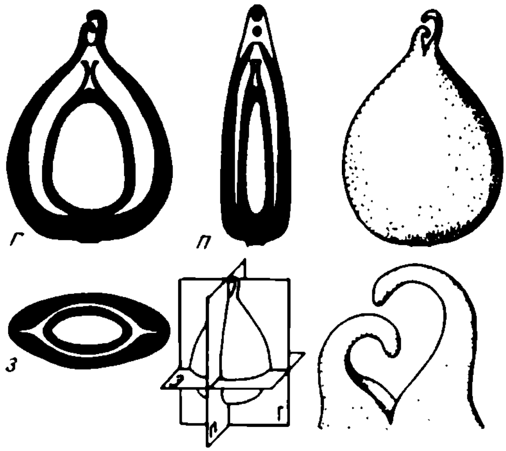


Рис. 44. Salpingocarpus bicornutus sp. nov., реконструкция в трех сечениях, общего облика и верхушки:

Г — продольное сечение вдоль сагиттальной щели: *П* — продольное сечение в плоскости, перпендикулярной главной; *Э* — поперечное экваториальное сечение

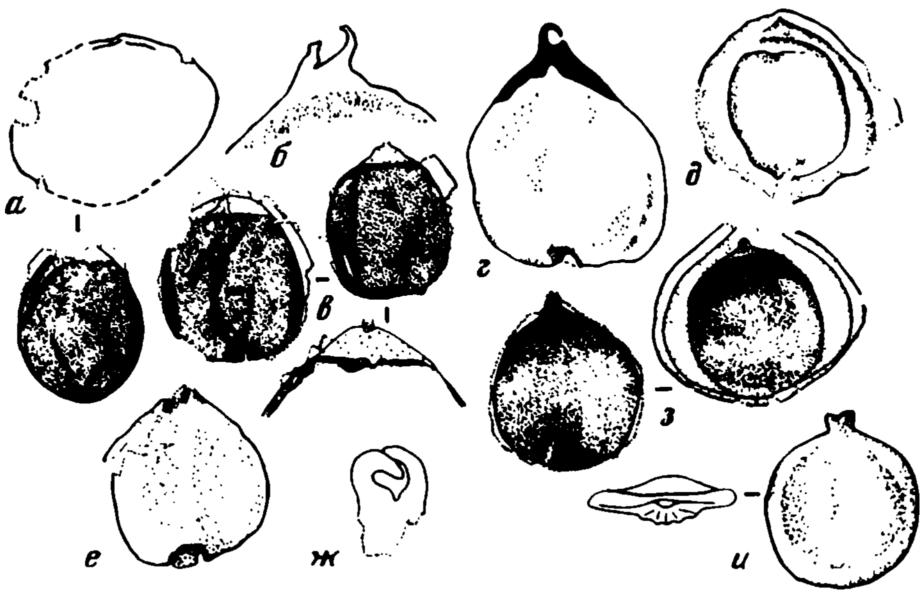


Рис. 45. Salpingocarpus bicornutus sp. nov., отпечатки, мацерированные фитолеймы и немацерированная фитолейма (*и*), на мацерированных фитолеймах мегаспоровая мембрáна, нуцеллюс и интегумент показаны точками разной густоты, фитолейма на отпечатках зачернена:

а — экз. и преп. N 3954/712а-1; *б* — верхушка семени с рожками, экз. N 3954/922-1; *в* — преп. N 3954/1024-1, 1А, семена принадлежат одному пельтоиду, внизу верхняя часть семени с сальпинксом; *г* — экз. N 4552/339-1; *д* — экз. N 4552/336-1, вид фитолеймы после окисления до воздействия щелочью; *е* — экз. N 4552/520; *ж* — рожки, экз. N 4552/330-3; *з* — экз. N 4552/336-2 после окисления до воздействия щелочью (справа; мегаспоровая мебрана с верхушкой нуцеллюса, зона сагиттальной щели, интегумент по краям) и после воздействия сю (слева; мегаспоровая мембрана с неотделившимся нуцеллюсом): *и* — экз. N 4552/432, рожки повреждены, слева — вид ео стороны халазы; длина линейки — 5 мм (а, в—е, з, и), 0,5 мм (*б, ж*); Аристово (*б—и*), Исады (*а*)

этой щели, смыкаются. В перпендикулярной плоскости внутренняя кутикула интегумента плотно прижата к более тонкой (иногда неразличимой) кутикуле нуцеллюса. Толщина интегумента 0,3—0,5 мм. Нуцеллюс очень тонкий по бокам от мегаспоровой мембраны и возвышается на 0,4—0,6 мм над ней. Ширина нуцеллюса 2,3—3,5 мм. Кутикула нуцеллюса очень тонкая или неразличимая в нижней части семени, выше постепенно утолщается и становится довольно толстой в том месте, где нуцеллюс возвышается над мегаспоровой мембраной и отходит от

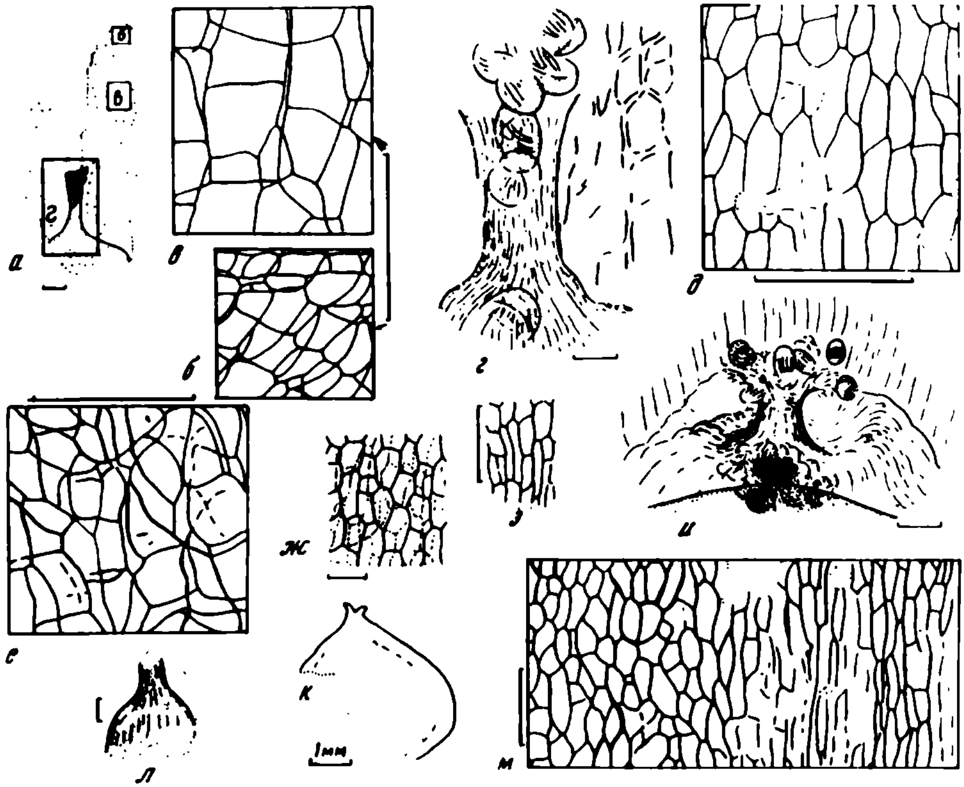


Рис. 46. Salpingocarpus bicornutus sp. nov., голотип (*а—з*) и паратипы (*и—м*):

а — схема препарата верхушки семени, прямоугольники с буквами соответствуют последующим рисункам, преп. N 3782/10-17В, пункт 1; *б*, *в* — совмещенные системы клеток внутренней поверхности интегумента по обе стороны от сагиттальной щели; *г* — сальпинкс и пыльца типа Protohaploxypinus; *д* — внешняя кутикула интегумента, преп. N 3782/10-17, пункт 23; *е* — то же, что и в "*в*" в средней части сагиттальной щели, преп. N 3782/10-17, пункт 24; *ж* — совмещение клеток на внутренней кутикуле интегумента (сплошные линии) и нуцеллюса (пунктирные линии) в средней части семени, тот же преп., пункт 18; *з* — клетки нуцеллюса выше мегаспоровой мембраны, преп. N 3782/10-17В, пункт 1; *и* — верхушка мегаспоровой мембраны, нуцеллюс, сальпинкс, пыльца типа Protohaploxypinus, преп. N 3954/111-2, пункт 1; *к* — семя с недоразвитым нуцеллюсом, экз. N 3782/10-16; *л* — то же, верхушка нуцеллюса и сальпинкс; *м* — внешняя кутикула интегумента по краю семени, преп. N 3782/2736-17, пункт 1; длина линейки (кроме "*к*") — 100 мкм

интегумента с широкой стороны семени. Вдоль главной плоскости кутикула нуцеллюса несколько утолщена. Переход к сальпинксу резкий. Сальпинкс длиной до 0,6 мм, полый внутри, иногда венчается воронковидным расширением, сложен очень узкими клетками. Мегаспоровая мембрана толстая зернистая. Пыльца типа Protohaploxypinus.

Описание. Отмацерировано 45 семян. Их очертания сильно варьируют, луковицеобразные и поперечновытянутые семена встречаются примерно в одинаковом количестве. Фитолейма имеет рельеф из сильно выпуклых клеток в средней части. Толщина внешней кутикулы различна. Часто от внешней кутикулы остаются отдельные обрывки. На семенах, обработанных только смесью Шульце (рис. 45*з*), хорошо видны толщина интегумента, интервал с сагиттальной щелью, нуцеллюс и мегаспоровая мембрана. Сагиттальная щель тем шире, чем более вытянуты семена в поперечном направлении. Верхушечные рожки часто оборваны. Иногда верхушка отогнута вниз и налегает на семя. Тогда рожки выявляются только мацерацией. Степень кутинизации рожек изменчива. Сальпинкс иногда размещается в небольшом углублении на верхушке нуцеллюса, выстланном более вздутыми

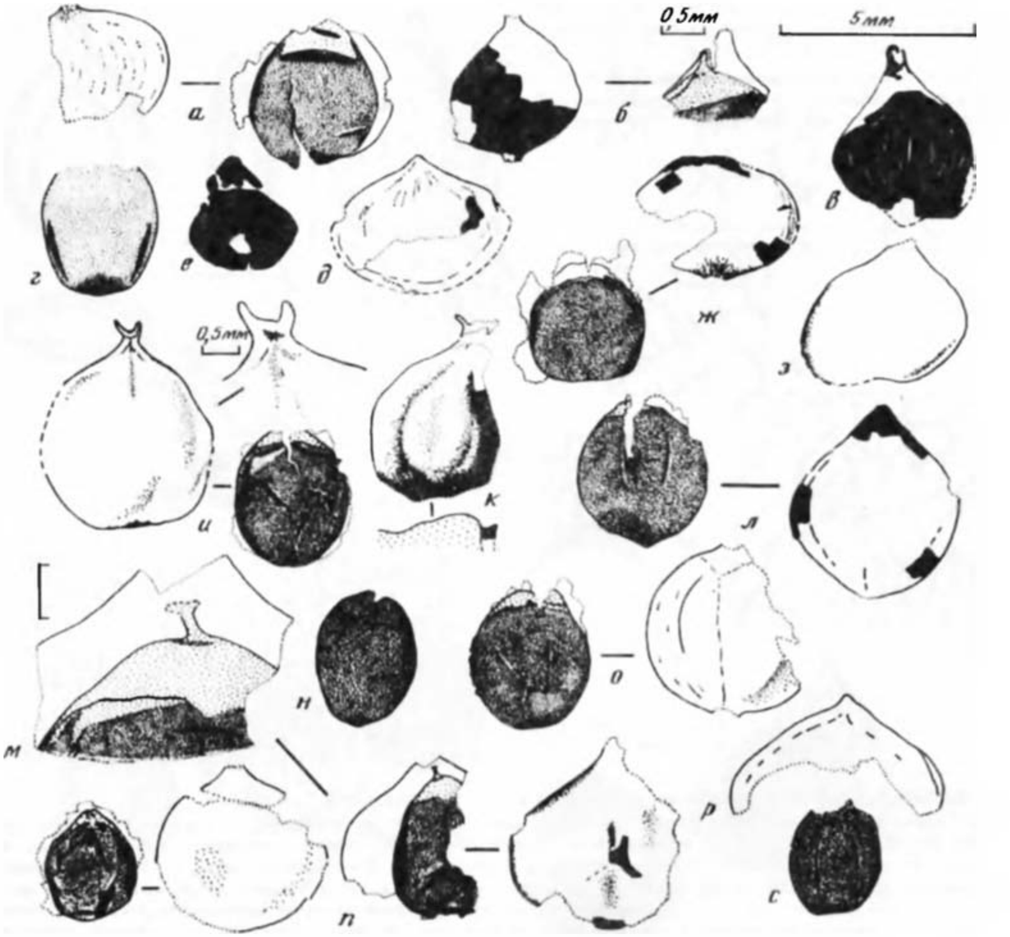


Рис. 47. Salpingocarpus bicornutus sp. nov. (обозначения как на рис. 45):

а — экз. N 3774/26-11; *б* — экз. N 3774/26-15 (на мацерированной фитолейме виден сальпинкс); *в* — экз. N 3774/26-22; *г* — экз. N 3782/1е-19; *д* — экз. N 3782/2А-29; *е* — окисленная фитолейма; *ж* — экз. N 3981/55-17; *з* — экз. N 3781/10-16; *и* — голотип N 3782/10-17; *к* — экз. N 3782/220-4 и схема его поперечного сечения; *л* — экз. N 3782/288а-10; *м* — экз. N 3954/181-3 (см. табл. XI, фиг. 2—4); *н* — экз. N 3782/2С-54; *о* — N 3782/273в-3; *п* — экз. N 3954/111-2; *р* — экз. N 3783/277В-2; *с* — экз. N 3782/2-7; Виледь (*а*—*в*); Титово (*г*—*е*, *з*—*л*, *н*, *о*, *р*, *с*); Исады (*ж*, *м*, *п*)

клетками (рис. 46*и*; табл. XI, фиг. 6). На некоторых экземплярах кутикула сальпинкса очень тонкая, так что его трудно рассмотреть. У двух семян наблюдалось верхушечное воронковидное расширение сальпинкса. В остальном эти семена не отличаются от прочих. Одно семя оказалось с сильно недоразвитым нуцеллюсом и без мегаспоровой мембраны (рис. 46*к*, *л*), но по прочим признакам это семя вполне соответствует S. bicornutus. Почти во всех семенах встречена пыльца типа Protohaploxypinus, концентрирующаяся вокруг сальпинкса, внутри него и глубже в верхней части нуцеллюса, которая, очевидно, разрушалась, продуцируя эксудатную каплю. Другой пыльцы не встречено.

Сравнение. По очертанию, размерам и клеточной структуре поверхности S. bicornutus сходен с S. ? buruntschensis (см. ниже), который представлен лишь отпечатками, что исключает дальнейшее сравнение. S. bicornutus отличается от S. harrisii сильно развитыми рожками, более длинным сальпинксом, отсутствием смоляных телец и иного типа пыльцой в микропиле.

Систематическая принадлежность. S. bicornutus отнесен к Peltaspermaceae, о чем свидетельствуют 1) постоянное присутствие в семенах пыльцы типа Protohaploxypinus, такой же, как в ассоциирующих синангиях Permotheca striatifera, прижизненная связь которых с Tatarina и Peltaspermopsis показана ниже; 2) большое сходство с видом S. variabilis, семена которого найдены в прикреплении к пельтоидам Peltaspermopsis; 3) постоянная ассоциация с Tatarina и Peltaspermopsis; 4) сходство в строении нуцеллюса и интегумента с S. harrisii. Указать виды Peltaspermopsis и Tatarina, с которыми сочетались семена S. bicornutus, пока нельзя, но это не мог быть P. buevichiae, у которого пельтоиды, скорее всего, продуцировали семена типа S. variabilis.

Местонахождения. Исады (6 экз.), Аристово (16 экз.), Титово (19 экз.), Виледь (4 экз). В скобках указано количество только мацерированных экземлпяров.

Salpingocarpus ? buruntschensis (Konjkov) S. Meyen comb. nov.

Angarocarpus buruntschensis (S. Meyen in coll.): Коньков, 1972, с. 43, табл. II, фиг. 2—4 (фиг. 2 — голотип).

Диагноз. Семена от поперечно вытянутых овальных до луковицеобразных, длиной 3,6—4 мм, шириной 3—5,5 мм. Верхушка несет хорошо развитые, загнутые внутрь рожки. Поверхность покрыта правильными рядами продольно вытянутых клеток. Иногда по осевой линии проходят один—два ряда более узких клеток.

Сравнение. См. вид S. bicornutus, раздел "Сравнение".

Местонахождение. Черепановка (около 30 экз).

Salpingocarpus variabilis S. Meyen, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1—6; рис. 48, 49*а, б*

Видовой эпитет variabilis лат. — изменчивый.

Голотип — ГИН N 4552/265-3 (табл. XII, фиг. 1; рис. 48*п*); Аристово.

Диагноз. Семена субтреугольные, яйцевидные, луковицеобразные, изредка почти округлые, утолщены с одного бока, так что поперечное сечение треугольное, основание уплощено, округло-треугольное с овальным рубцом посередине, вытянутым в главной плоскости семени. Внешняя эпидерма с кутикулой сильно варьирующей толщины, сложена продольными рядами прямоугольных клеток. В основании семени клетки более изометричны и менее упорядочены. Иногда отдельные клетки несут кутикулярные папиллы или их периклинальные стенки с кутикулярной штриховкой. Встречаются основания волосков. Внутренняя эпидерма интегумента слабо кутинизирована, сложена продольными рядами прямоугольных клеток, часто с нечеткими радиальными стенками на кутикуле. Нуцеллюс кутинизирован сильнее, сложен такими же клетками. Верхушка нуцеллюса сильно выступает над мегаспорой. Сальпинкс короткий. Мегаспоровая мембрана плотная, зернистая, обычно трапециевидная, реже округлая. Пыльца типа Protohaploxypinus, Vittatina и Scutasporites (пыльца последнего типа посторонняя).

Описание. Отмацерировано 49 семян. Их очертания очень изменчивы отчасти из-за того, что семена были треугольными в поперечном сечении. Поэтому очертания на отпечатках зависят от направления сплющивания. Обычно контур несколько асимметричен. Судя по наименее сплющенным экземплярам, семена были гранеными с округленными ребрами (как семена граната), которые при сплющивании становились более резкими, сопровождаемыми складками. Расположение ребер зависит от направления сплющивания. Верхушка несет два коротких закругленных выступа, которые часто не сохраняются или выявляются с трудом. Халаза при наблюдении семени снизу узкотреугольная. Семенной рубец нечеткий, выявляется лишь по системе клеток эпидермы, ряды которых сходятся к нему и

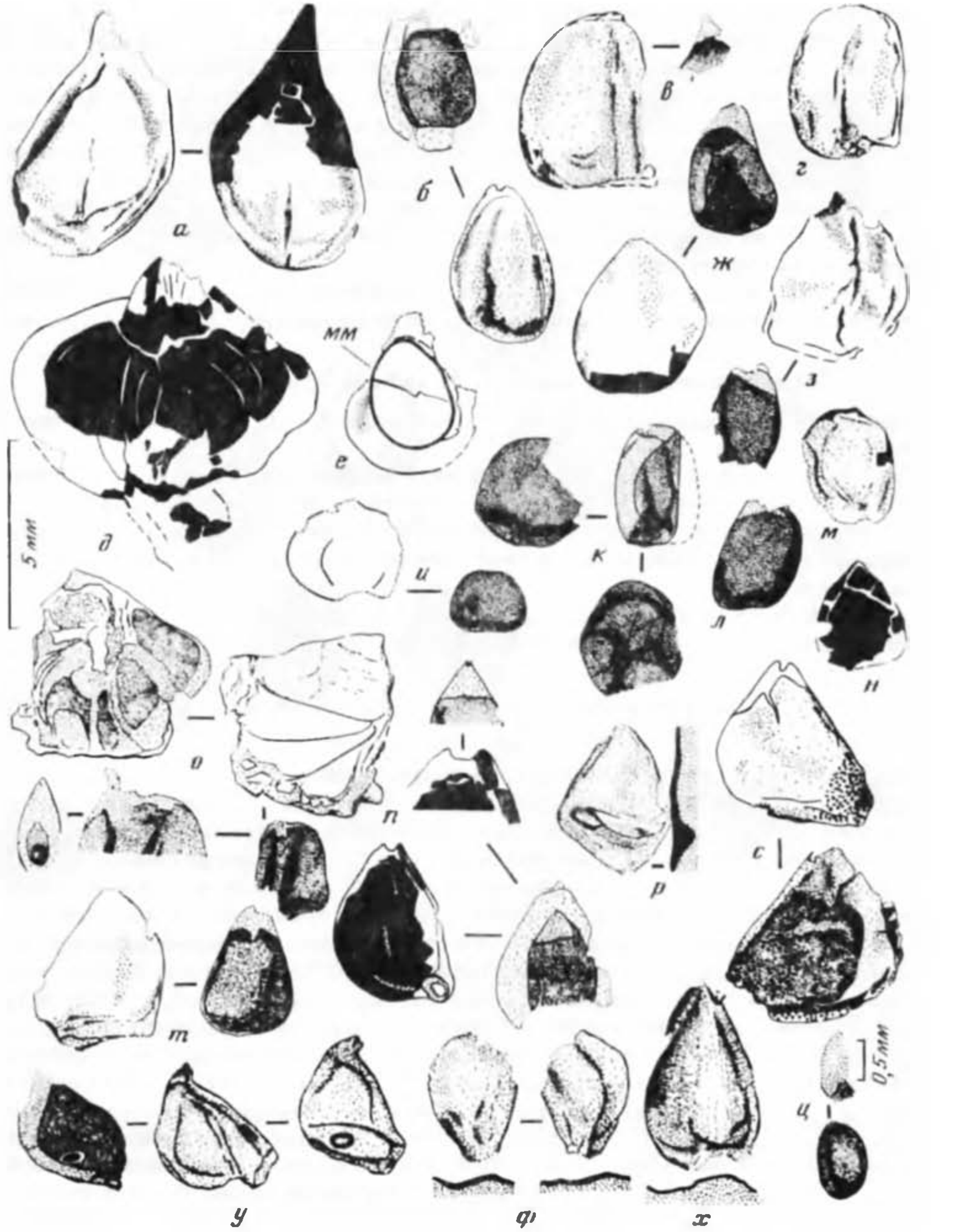


Рис. 48. Salpingocarpus variabilis sp. nov. (обозначения как на рис. 45):

а — экз. N 3765/11-2, 11а-2, отпечаток и противоотпечаток; *б* — экз. и преп. N 3765/85ж-7, интегумент, нуцеллюс и мегаспоровая мембрана, внизу — общий вид семени; *в* — экз. и преп. N 3765/86в-4 (см. табл. XII, фиг. 4); *г* — экз. N 3765/90ж-12; *д* — пельтоид в боковом положении с прикрепленными семенами, экз. N 3954/134-1; *е* — 3954/136-1 (мм — контур мегаспоровой мембраны); *ж* — экз. и преп. N 3765/92б-7 (см. табл. XII, фиг. 5); *з* — экз. и преп. N 3954/18-1; *и* — экз. и преп. N 3954/800а-2; *к* — мегаспоровые мембраны семян из пельтоида N 3981/66а-83, 83А; *л* — преп. N 3981/66ж-72; *м* — экз. N 3981/62-3; *н* — экз. N 3954/1005-1; *о* — пельтоид с семенами, вид с обеих сторон, отдельные семена, экз. и преп. N 4552/59А-3, 3А; *п* — голотип N 4552/265-3 (см. табл. XII, фиг. 1); *р* — экз. N 4552/392-2; *с* — экз. N 4552/522, внизу — окисленная фитолейма; *т* — экз. и преп. N 4552/353-2; *у* — нижняя часть окисленной фитолеймы (слева), отпечаток со снятой фитолеймой (в центре), фитолейма до снятия с отпечатка (справа), экз. и преп. N 4552/416; *ф* — дисперсная фитолейма с обеих сторон, экз. N 4552/521; *х* — экз. N 3954/954б-3; *ц* — преп. N 3954/803-1, 1А; Калиновка (*а*), Луптюг (*б—г, ж*), Исады (*д, е, з, к—м*), Аристово (*и, н—ц*)

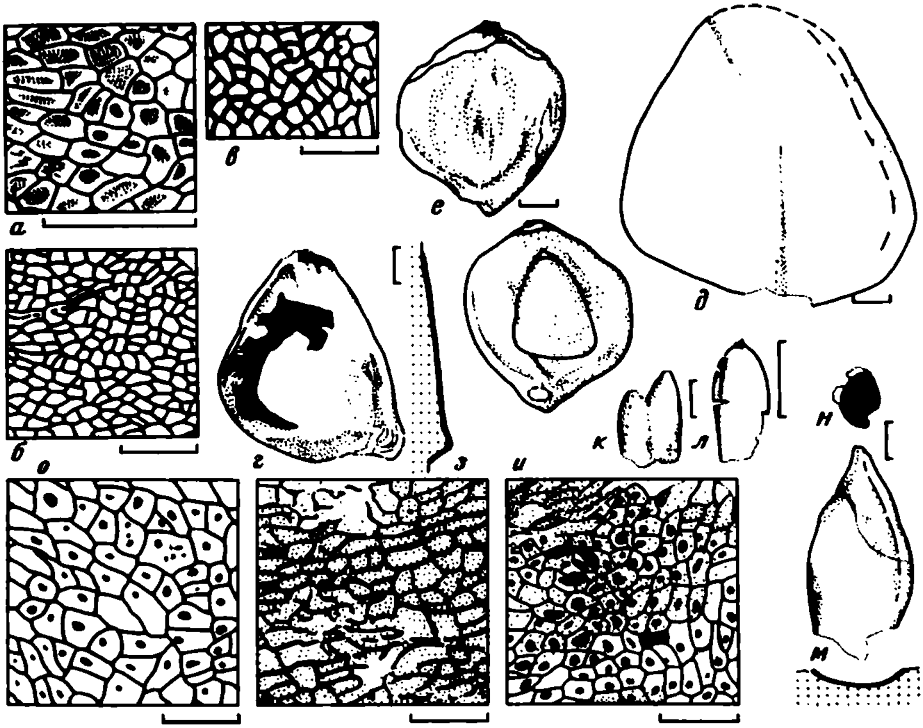


Рис. 49. Salpingocarpus variabilis sp. nov. (*а—в*), S. sp. SVM-1 (*г*), S. sp. SVM-2 (*д*), S. sp. SVM-3 (*е-и*), S. sp. SVM-4 (*к, л*), S. sp. SVM-5 (*м, н*):

а, б — внешняя кутикула, преп. N 3765/11-2, пункт 2 (см. рис. 48, *а*), Калиновка; *в* — внешняя кутикула, преп. N 4552/522, пункт 1, Аристово; *г* — экз. N 3773/1630-1 и рельеф отпечатка с фитолеймой в продольном сечении, Вязовка; *д* — экз. 3774/1-9, Виледь; *е—и* — экз. N 4552/126-1, вид до мацерации с обеих сторон, внизу семенной рубец, внешняя кутикула и часть интегумента в верхушке сползли; нуцеллюс с мегаспоровой мембраной показаны по окисленному состоянию до обработки щелочью; внешняя кутикула в верхней части семени (*ж*), по краю (*з*) и в нижней части (*и*), Аристово; *к* — нуцеллюс без мегаспоровой мембраны и с поврежденным сальпинксом, преп. N 3782/190А-2, Титово; *л* — тот же экз., отпечаток; *м* — экз. N 4552/59А-4 и схема его поперечного сечения, Аристово; *н* — экз. N 4552/59А-4, мегаспоровая мембрана с фрагментом кутикулы интегумента, Аристово; длина линейки — 1 мм (*г—е, к—н*), 100 мкм (*а—в, ж—и*)

прерываются у его края. Рубец овальный, ориентирован в главной плоскости семени, длиной 0,7 мм, шириной 0,4 мм. Суженная сторона халазы была, очевидно, обращена к ножке пельтоида, а расширенная — к его краю.

Толщина кутикулярных мембран сильно варьирует. Можно наблюдать сильное изменение в толщине внешней кутикулы на одном экземпляре. У семян из одного слоя, одинаковых по размерам и форме, а также по строению внутренних мембран, внешняя кутикула может быть от крайне тонкой и бесцветной до толстой с четкими швами радиальных стенок. При этом сохраняются форма и расположение клеток, которые на большей части семени прямоугольные, расположены рядами, а ближе к халазе более изометричные, лежат неотчетливыми рядами. Периклинальные стенки гладкие, но у некоторых семян часть клеток ближе к нижней части семени несет кутикулярные папиллы. Иногда отдельные клетки с тонкой кутикулярной штриховкой. Вблизи халазы нередко видны группы клеток, напоминающие основания волосков, но прикрепление волосков к этим группам никогда не наблюдалось. На внешней кутикуле, особенно если она тонкая, встречаются оттиски кубических кристаллов, происхождение которых вторичное, на что указывает спорадическое присутствие таких же оттисков на пыльце. Внутренняя кутикула интегумента тонкая, обычно с нечеткими швами сильно вытянутых продольно прямоугольных клеток. Толщина кутикулы возрастает в микропилярной части. Кутикула нуцеллюса несколько толще, клетки примерно такие же, как у интегумента. Часто обе внутренние кутикулы имеют волокнистую структуру, скрадывающую очертания клеток. Сальпинкс длиной 100—200 мкм, шириной 100—150 мкм. Его дистальный край часто размочален на отдельные волокна. Мегаспоровая мембрана разной величины. В одних семенах она небольшая овальная, длиной 0,6 мм и шириной 0,5 мм, иногда поперечно вытянутая, в других занимает всю нижнюю часть нуцеллюса, трапециевидная, длиной 1,9—3,3 мм, шириной 1,3—3 мм. Оба типа мегаспор встречены в семенах, прикрепленных к одному пельтоиду (рис. 48*о*). Следовательно, семена с мелкими мегаспорами недоразвиты. В нижней части мегаспора часто несет крупную складку, что указывает на сильное утолщение мегаспоры в халазе перпендикулярно главной плоскости семени. У части семян на мегаспоровой мембране отпечатались крупные клетки гаметофита. Иногда заметны нечеткие бугорки, располагающиеся скрещивающимися рядами.

Пыльца в микропиле различного типа. Чаще всего встречается явно чуждая пыльца типа Scutasporites, реже типа Protohaploxypinus и Vittatina. Разницы между семенами с пыльцой последних двух типов нет.

Встречаются семена совершенно того же облика, что и описанные, но их фитолейма оставляет после мацерации только мегаспоровую мембрану и плохой сохранности фрагменты других мембран. Такие семена обозначаются как S. cf. variabilis.

Сравнение. S. variabilis отличается от S. bicornutus и S. ? buruntschensis преимущественно ассиметричными субтреугольными очертаниями и гораздо более короткими рожками, а от S. bicornutus, кроме того, отсутствием сагиттальной щели, иным соотношением кутинизации интегумента и нуцеллюса (у S. variabilis нуцеллюс кутинизирован сильнее, чем внутренняя эпидерма интегумента), более коротким сальпинксом. В семенах S. bicornutus не встречается пыльца Vittatina.

Систематическая принадлежность. В коллекции имеется четыре неполных пельтоида с прикрепленными семенами типа S. variabilis. Один пельтоид (рис. 48*о*) можно сравнить с Peltaspermopsis buevichiae, видовая принадлежность остальных неопределенна (рис. 48*д*). Таким образом, S. variabilis достоверно принадлежит Peltaspermaceae.

Местонахождения. Исады (13 экз., в том числе 3 пельтоида с семенами), Аристово (22 экз., в том числе пельтоид с семенами), Титово (2 экз. S. cf. variabilis), Виледь (2 экз.), Калиновка (3 экз.); Луптюг (8 экз.), Вязовка (2 экз. S. cf. variabilis). В скобках указано количество только мацерированных экземпляров.

Salpingocarpus sp. SVM-1

Рис. 49*г*

Описание. Семя субтреугольное с резкой трехлучевой складкой, длина 5,5 мм, ширина 5 мм. Клетки внешней эпидермы ромбические и прямоугольные, собраны в скошенные ряды, по краям семени более узкие, расположены продольными рядами. Периклинальные стенки несут кутикулярную струйчатость. Внутренние мембраны не сохранились. Мегаспора крупная, ее мембрана мелкозернистая, несет оттиски крупных клеток гаметофита.

Сравнение. Описанный экземпляр отличается от S. variabilis косыми рядами клеток и отчетливой струйчатостью наружной кутикулы. Подобная струйчатость наблюдается у S. variabilis лишь на отдельных клетках.

Местонахождение. Вязовка (1 экз.).

Salpingocarpus sp. SVM-2

Рис. 49*д*

Описание. Имеется целое семя и два фрагмента. Целое семя длиной 8 мм и шириной 7,5 мм, яйцевидное. Внешняя кутикула очень тонкая, плотно соединена с мезофиллом, отчего строение эпидермы трудно проследить. Клетки преимущественно продольно вытянутые, прямоугольные. Внутренняя кутикула интегумента примерно такая же. Нуцеллюс сложен многоугольными продольно вытянутыми клетками, кутинизирован сильнее, чем интегумент. Верхушка нуцеллюса оттянута, но ее форму нельзя разглядеть, так как она облеплена пыльцой типа Protohaploxypinus. Мегаспоровая мембрана крупная с многочисленными поперечными складками и оттисками клеток нуцеллюса. Фрагменты мегаспоровых мембран такого же строения встречены в продуктах объемной мацерации.

Сравнение. От описанных выше видов данный вид отличается большей величиной, многочисленными поперечными складками на мегаспоровой мембране и сильным сцеплением эпидермы интегумента с мезофиллом.

Местонахождения. Виледь (2 экз.); сходное семя плохой сохранности найдено в Аристове; изолированные мегаспоровые мембраны с многочисленными поперечными складками часто встречаются в Исадах и Аристове.

Salpingocarpus sp. SVM-3

Рис. 49*е—и*

Описание. Семя округленное, шириной 4,4 мм, длиной 5,1 мм, со слабо оттянутыми основанием и верхушкой (оборвана). Внешняя эпидерма с очень толстой кутикулой, сложена короткими четырехугольными клетками, большей частью несущими крупные кутикулярные папиллы. По краям семени клетки узкие, собраны в несколько рядов. Рубец прикрепления овальный, вокруг него кутикула сильно утолщена. Он смещен на одну сторону в результате сплющивания толстой халазы. Внутренняя кутикула интегумента не найдена. Кутикула нуцеллюса неясная в нижней части, вверх утолщается, на ней отпечатались продольные ряды прямоугольных клеток. В верхушке нуцеллюса есть сальпинкс. Кроме того, от верхушки вверх до конца фитолеймы тянется плотный сложенный вдоль тяж с неясной структурой, внешне напоминающий сальпинкс. Мегаспора крупная, трапециевидная. Пыльца в микропиле типа Vittatina (?) и Protohaploxypinus.

Сравнение. Описанный экземпляр совмещает признаки S. bicornutus (очертание, в том числе его симметричность, размер) и S. variabilis (бóльшая толщина кутикулы нуцеллюса, чем интегумента, более изометричные клетки наружной эпидермы).

Местонахождение. Аристово (1 экз.).

Salpingocarpus sp. SVM-4

Табл. XII, фиг. 10—13; рис. 49*к,л*

Описание. Семя неясных очертаний, видимо вытянутое, длиной более 3,5 мм. Кутикулы интегумента очень тонкие с неясными очертаниями продольно вытянутых клеток. Нуцеллюс кутинизирован сильнее, особенно в верхушке, где он сложен изометричными клетками и венчается коротким сальпинксом. Мегаспоровой мембраны нет. Пыльца в устье сальпинкса мелкая, протодисаккатная, типа Vitreisporites.

Сравнение. Описываемое семя отличается изометричностью клеток на верхушке нуцеллюса и пыльцой типа Vitreisporites. Неясно, свойственно ли отсутствие мегаспоровой мембраны виду в целом или это семя недоразвито.

Местонахождение. Титово (1 экз.).

Salpingocarpus sp. SVM-5

Рис. 49,*м,н*

Описание. Семя вытянутое, с оборванным основанием и оттянутой верхушкой, длина более 5 мм, ширина 2,7 мм. Вдоль одного бока проходит оттиск нечеткого ребра. Внешняя эпидерма с довольно плотной кутикулой, сложена в верхней части семени правильными рядами прямоугольных клеток, а в нижней — более мелкими изометричными клетками с кутикулярными папиллами. Степень отчетливости радиальных стенок на кутикуле неравномерна. От внутренних кутикул сохранились лишь фрагменты с рядами прямоугольных клеток. Мегаспоровая мембрана яйцевидная мелкая (1,5×1 мм). Выше нее порода облепила верхушку нуцеллюса, на месте сальпинкса (?) видно скопление пыльцы типа Protohaploxypinus.

Сравнение. От описанных выше семян отличается вытянутостью.

Местонахождение. Аристово (1 экз.).

СЕМЕЙСТВО CARDIOLEPIDACEAE S. MEYEN, 1977

Диагноз. Женские фруктификации в виде капсулы, пельтатные. Между опущенными краями стенки капсулы и ножкой остается круговая щель с подходящими к ней изнутри микропилярными трубками семян, радиально располагающихся вокруг ножки внутри капсулы. Микроспорангии собраны в пучки и несколько срастаются в основании. Пыльца протомоносаккатная, билатерально-симметричная (типа Vesicaspora). Листья простые от линейных до обратнояйцевидных, с параллельными жилками, или дихотомически делящиеся, изредка округлоромбические с черешком. В основании листа, если он не расчленен, входит одна жилка, ответвления которой направляются в верхушку листа. Характерны смоляные каналы или тельца. Замыкающие клетки устьиц часто несут крыловидные кутиновые утолщения дорзальной стенки.

Родовой состав. Cardiolepis Neuburg (капсулы), Nucicarpus Neuburg и Amphorispermum Harris, pars (семена), Permotheca Zalessky, pars (синангии), Vesicaspora Schemel, pars (пыльца), Phylladoderma Zalessky (с подродами Phylladoderma и Aequistomia S. Meyen) и Doliostomia gen. nov. (листья).

Замечания. При установлении семейство Cardiolepidaceae было ошибочно отнесено к хвойным (Мейен, 1977) из-за неверной интерпретации капсул, а также сходства пыльцы и листьев с таковыми хвойных (см. подробнее: Мейен, 1983; Meyen, 1981). Кардиолепидиевые, видимо, произошли от ранних представителей Peltaspermaceae. При этом открытые пельтоиды преобразовались в полузамкнутые капсулы, а расчлененные листья — в простые с параллельным жилкованием или гинкгоподобные, пальчаторассеченные. До сих пор у кардиолепидиевых были известны лишь простые листья с параллельным жилкованием, теперь [см. род Doliostomia и Phylladoderma (Aequistomia) sp. SVM-1] обнаружились также пальчаторассеченные и ромбические, как у гинкговых и лептостробовых. Пальчатую рассеченность имеют также конечные доли листьев нижнепермских Mauerites и (изредка) верхнепермских Rhaphidopteris, Эти два рода, относимые к Peltaspermales (Мейен, 1983), связываются с некоторыми Aequistomia характерной ребристостью кутикулы и присутствием смоляных телец. С другой стороны, очевидна близость Doliostomia и части Aequistomia. Пальчаторассеченные листья известны у родов, группирующихся вокруг Glossophyllum (Kalantarium, Kirjamkenia, часть видов форм-рода Sphenobaiera) и занимающих промежуточное систематическое положение между Peltaspermaceae, Ginkgoales и Leptostrobales (см. описание Glossophyllum и Stiphorus, а также: Мейен, 1983). По эпидермальным признакам эти роды ближе к Peltaspermaceae, чем к Cardiolepidaceae. Соотношение перечисленных и некоторых других родов показано на рис. 18—20.

Род Phylladoderma Zalessky, 1914
Подрод Aequistomia S. Meyen, 1977

Диагноз Листья линейные, жилки параллельны краям, сходятся в верхушке. Листья амфистомные. Устьичная ямка маленькая. Замыкающие клетки мелкие, сильно погружены. Их дорзальное утолщение прикреплено к бочонковидному кутиновому мешку переднего дворика, кутикула которого не несет швов побочных клеток. Полюса замыкающих клеток не утолщены. Побочные клетки мало отличаются от покровных. Последние полигональные изометричные или вытянуты продольно и тогда собраны в довольно правильные ряды. Радиальные стенки ровные, прямые или слабо изогнутые. Периклинальные стенки гладкие или несут по одной папилле, сдвинутой у вытянутых клеток к узкой стороне. Устьица рассеяны по всей поверхности листа, реже собраны в не вполне отчетливые полосы. В мезофилле иногда встречаются смоляные тельца или короткие смоляные каналы.

Видовой состав. P. (A.) aequalis S. Meyen (типовой вид), P. (A.) annulata sp. nov., P. (A.) rastorguevii sp. nov., P. (A.) trichophora sp. nov., P. (A.) tatarica sp. nov., P. (A.) sp. SVM-1 из татариновой флоры Русской платформы и Приуралья.

Сильная изменчивость эпидермальных признаков затрудняет разграничение видов. Сравнивая большое количество экземпляров монотопной выборки, можно видеть постепенные переходы между экземплярами с папиллами и без них, варьируют толщина кутикулы, степень вытянутости покровных клеток, отчетливость радиальных стенок, длина угловых шипов, размер листьев. Лучше выдерживаются следующие признаки: тонкая ребристость нижней кутикулы, расположение устьиц полосами, присутствие смоляных телец и отдельных увеличенных клеток с крупной папиллой (основанием одноклеточного волоска или трихоподием). Эти более выдержанные признаки и положены в основу выделяемых видов (табл. 3). В каждом виде есть листья с папиллами и без них (на покровных клетках). Нередко палеоботаники относят экземпляры с папиллами и без них к разным видам (у хвойных, гинкговых, птеридоспермов и др.), хотя указывалась зависимость этого признака от локальных экологических факторов (Stace, 1965). В случае Aequistomia этот признак явно меняется внутри вида. Показательно, что у P. (A.) trichophora с двумя отчетливыми диагностическими признаками — ребристостью кутикулы и трихоподиями — есть экземпляры с папиллами на одной стороне, на обеих сторонах и вовсе без папилл. Все эти экземпляры происходят из одного слоя. В роли такого же специфического признака у P. (A.) tatarica выступают смоляные тельца, а у P. (A.) aequalis — устьичные полосы. На фоне этих признаков также хорошо видна изменчивость папиллозности покровных клеток.

Трудности с определением видов обычно возникают от неполной сохранности материала. У дисперсных естественно отмацерированных фитолейм утрачиваются смоляные тельца. Тогда нельзя разграничить виды P. (A.) annulata и P. (A.) tatarica. На небольших фрагментах кутикулы трудно распознать устьичные полосы, так что трудно различить виды P. (A.) aequalis и P. (A.) annulata. Чтобы отличить P. (A.) rastorguevii и P. (A.) trichophora, тоже нужно наблюдать достаточную площадь эпидермы, так как свойственные второму виду крупные папиллы (трихоподии) могут встречаться на листьях редко. Трудности возникают и с распознаванием смоляных телец. В мезофилле почти всех видов часто встречаются твердые (как песчинки) черные шарики и вытянутые тельца, не поддающиеся мацерации. По-видимому, это склероции грибов (может быть, аскомицетов). Смоляные тельца иногда также бывают очень плотными, но обычно они легко отделяются и от кутикулы, и от облекающего их мезофилла. Тогда видно, что они прозрачные.

Таблица 3
Сопоставление признаков между видами подрода Phylladoderma (Aequistomia)

	Ребристость нижней кутикулы	Устьичные полосы	Соотношение сторон по степени кутинизации	Папиллы на покровных клетках	Смоляные тельца	Шипы на углах клеток	Трихоподии
Phylladoderma (Aequistomia) aequalis S. Meyen	—	+	=	(+)	+?	—	—
P. (A.) annulata sp. nov.	—	–	≠	(+)	—	(+)	—
P. (A.) rastorguevii sp. nov.	+	–	≠	(+)	—	—	—
P. (A.) trichophora sp. nov;	+	–	≠	(+)	—	—	+
P. (A.) tatarica sp. nov.	—	–	=	(+)	+	(+)	–

Примечание: (+) — факультативное присутствие признака; = — кутинизация сторон одинакова; ≠ — кутинизация сторон неодинакова

При определении дисперсных кутикул Aequistomia, если они естественно отмацерированы и сохранилась лишь одна сторона листа, приходится указывать два-три вида, к которым может относиться данный фрагмент.

Сравнение. Подроды Aequistomia и Phylladoderma сильно отличаются, если сравнивать такие виды, как P. (P.) arberi, с одной стороны, и P. (A.) aequalis или P. (A.) trichophora — с другой. В целом у подрода Aequistomia устьичные ямки и замыкающие клетки гораздо мельче, как и покровные клетки; передний дворик имеет бочонковидную форму и на кутикуле его стенки не видно швов побочных клеток; кутинизация замыкающих клеток слабее и крыловидные утолщения плохо выражены; нет полос поперечно вытянутых клеток ("дорожек"; возможно, они образуются у листьев подрода Phylladoderma из-за поперечного интеркалярного роста пластинки); нет септированных клеток и длинных смоляных ходов. С другой стороны, в подроде Phylladoderma почти нет тенденции к образованию папилл и устьичных полос, кутикула часто гомогенная (воскоподобная) с гладкой поверхностью (у Aequistomia обычно тонкошагреневая). Этого комплекса признаков было бы достаточно для родовой самостоятельности Aequistomia, если бы не было листьев с промежуточными признаками. Вид P. (P.) meridionalis S. Meyen из нижней казани Прикамья (Мейен, Гоманьков, 1971) по размерам устьичных ямок и покровных клеток, а также кутинизации замыкающих клеток ближе к Aequistomia, а по форме и размерам листьев, кутинизации переднего дворика, присутствию "дорожек" и септированных клеток — к подроду Phylladoderma. Другие, пока не описанные виды связывают оба подрода по иным признакам. На близость подродов указывает и то, что в каждом из них есть виды с тонкой ребристостью нижней кутикулы. Одинакова ассоциирующая пыльца, сходны синангии (типа Permotheca vesicasporoides). Правда, вместе с Aequistomia пока не найдены семена Nucicarpus и несомненные капсулы Cardiolepis, ассоцирующие с подродом Phylladoderma. Это различие очень важно и, по-видимому, указывает на родовую самостоятельность родительских растений. Однако только по листьям разграничить эти роды пока нельзя.

Phylladoderma (Aequistomia) aequalis S. Meyen

Рис. 50, 51

Phylladoderma (Aequistomia) aequalis: Мейен, 1977, с. 137, табл. VIII, фиг. 5—10, рис. 5.

Голотип — ГИН N 4552/167-1 (рис. *50а—д; 43а—г;* Мейен, 1977, табл. VIII, фиг. 5—7, рис. 5); Аристово.

Описание. В коллекции есть только фрагменты средних частей листьев,

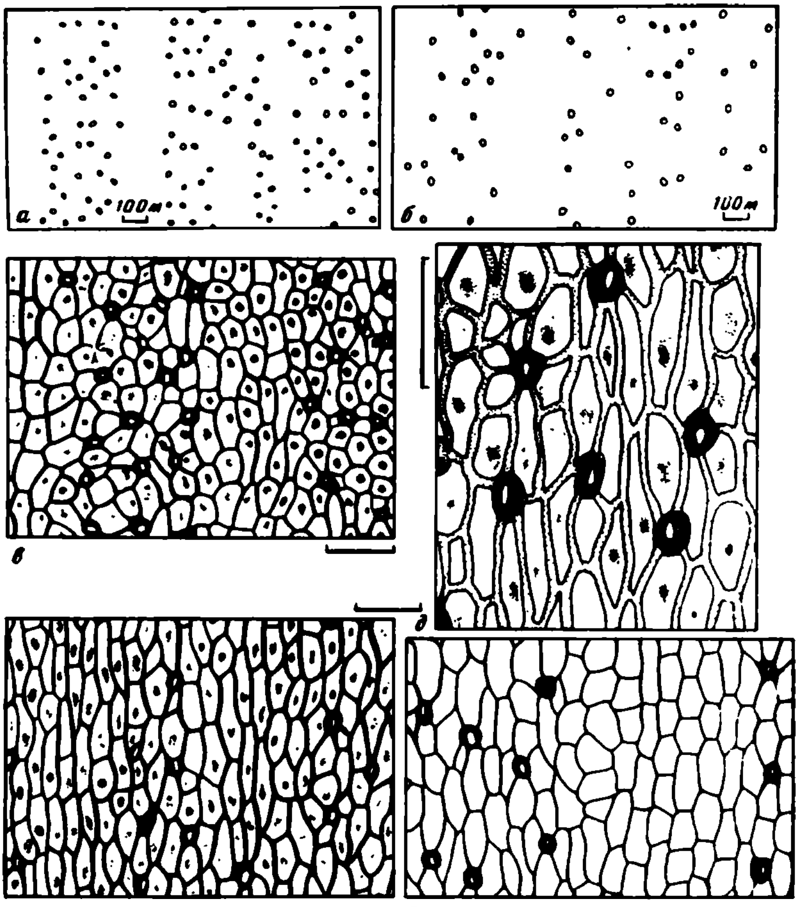


Рис. 50. Phylladoderma (Aequistomia) aequalis S. Meyen:

а, б — расположение устьиц на разных сторонах голотипа, преп. N 4552/167-1, пункты 8 (*а*) и 7 (*б*); *в, г* — кутикула в тех же пунктах; *д* — деталь кутикулы в пункте 7; *е* — лист с плохо развитыми папиллами, экз. N 4552/161-а, пункт 4; длина линейки — 100 мкм; Аристово.

длина фрагментов до 3 см, ширина — до 1,5 см. Лишь у одного экземпляра наблюдалась притупленная поврежденная верхушка. Жилки на отпечатках и фитолеймах почти не видны. Эпидерма обеих сторон очень сходна, иногда одна сторона (принимается за нижнюю) кутинизирована слабее другой. Покровные клетки в безустьичных зонах вытянуты продольно, собраны в четкообразные ряды. В устьичных полосах эпидерма изогональная. Резкость папилл на покровных клетках сильно варьирует. На некоторых экземплярах папиллы почти не выражены. Папиллы срединные у изометричных клеток и смещены терминально у продольно вытянутых клеток. Более мелкие изометричные клетки — 30—50 мкм в поперечнике, более крупные, вытянутые — до 150 мкм в длину при 15—40 мкм в ширину. Радиальные стенки покровных клеток толстые, изредка встречаются угловые шипы. Устьичные ямки окаймлены снаружи кутиновым валиком, округлые или овальные, ориентированы преимущественно продольно, реже косо или поперечно, диаметром 10—15 мкм. Побочных клеток 4—5, реже 6. Устьица иногда образуют короткие ряды. Замыкающие клетки с отчетливым крыловидным утолщением.

Местонахождение. Аристово (массовое захоронение).

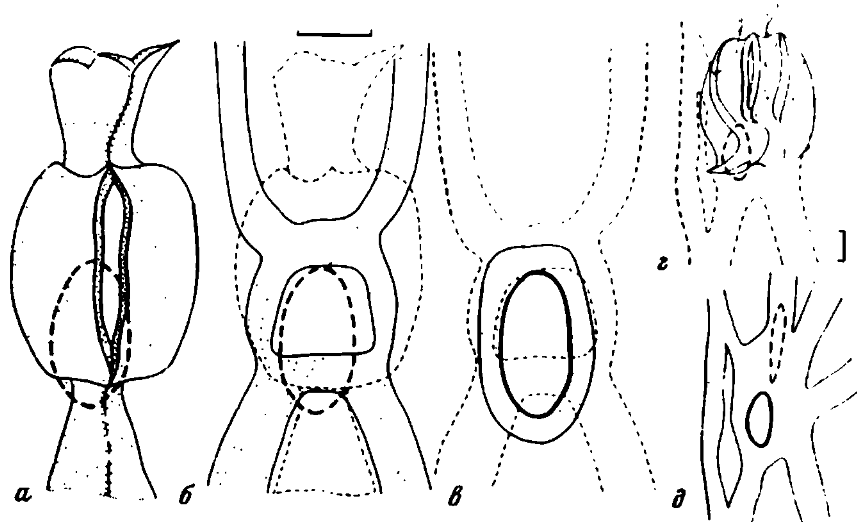


Рис. 51. Phylladoderma (Aequistomia) aequalis S. Meyen, устьица:

а — замыкающие клетки голотипа, пунктиром показаны положение и контур устьичной ямки, преп. N 4552/167-1; *б* — то же, швы побочных клеток и контур переднего дворика в его верхней части; *в* — то же, кутиновый валик вокруг устьичной ямки; *г* — замыкающие клетки, пунктиром показана устьичная ямка и швы побочных клеток, преп. N 4552/161-а; *д* — то же устьице, швы побочных клеток и устьичная ямка, пунктиром показаны контур и расположение апертуры; длина линейки 10 мкм; Аристово

Phylladoderma (Aequistomia) annulata S. Meyen, sp. nov.

Рис. 52, 53

Эпитет вида annulata (лат.) — с кольцом (имеется в виду кутиновое кольцо у устьичной ямки).

Голотип — ГИН N 3981/47-13 (рис. 52,*а, и—м, о, п*); Исады.

Описание. Листья линейные, имеющиеся фрагменты длиной до 6 см, шириной 0,2—1,5 см. Верхушка притупленная. Жилки параллельные, редкие, на 1 см поперечника листа приходится 10—12 жилок. Верхняя сторона листа кутинизирована сильнее нижней. Верхняя эпидерма или изогональная, сложена полигональными клетками, или ее клетки более вытянутые, расположены короткими рядами. Нижняя эпидерма сложена четкообразными, местами ровными рядами клеток. Вдоль края клетки идут ровными рядами. Здесь устьиц нет. Поперечник изометричных клеток верхней эпидермы — 30—70 мкм, клетки нижней эпидермы длиной до 120 мкм, шириной 20—30 мкм, реже до 50 мкм. Периклинальные стенки тонкошагреневые, несут папиллы, обычно сдвинутые к терминальной стенке у более вытянутых клеток. Контрастность папилл меняется вплоть до исчезновения. Иногда периклинальные стенки несут нечеткие продольные утолщения. Радиальные стенки часто пористые. Их контрастность сильно зависит от сохранности. Обычны угловые шипы, иногда длинные. Устьичные ямки очень мелкие, округлые или овальные, 5—10 мкм в поперечнике. Побочные клетки очертанием мало отличаются от покровных. Чаще всего у устьиц 4—5, единично 6 побочных клеток. Замыкающие клетки мелкие. Длина дорзального утолщения около 25 мкм, ширина около 10 мкм.

Сравнение. P. (A.) annulata отличается от P. (A.) aequalis отсутствием устьичных полос, более изометричными клетками верхней эпидермы. У P. (A.)

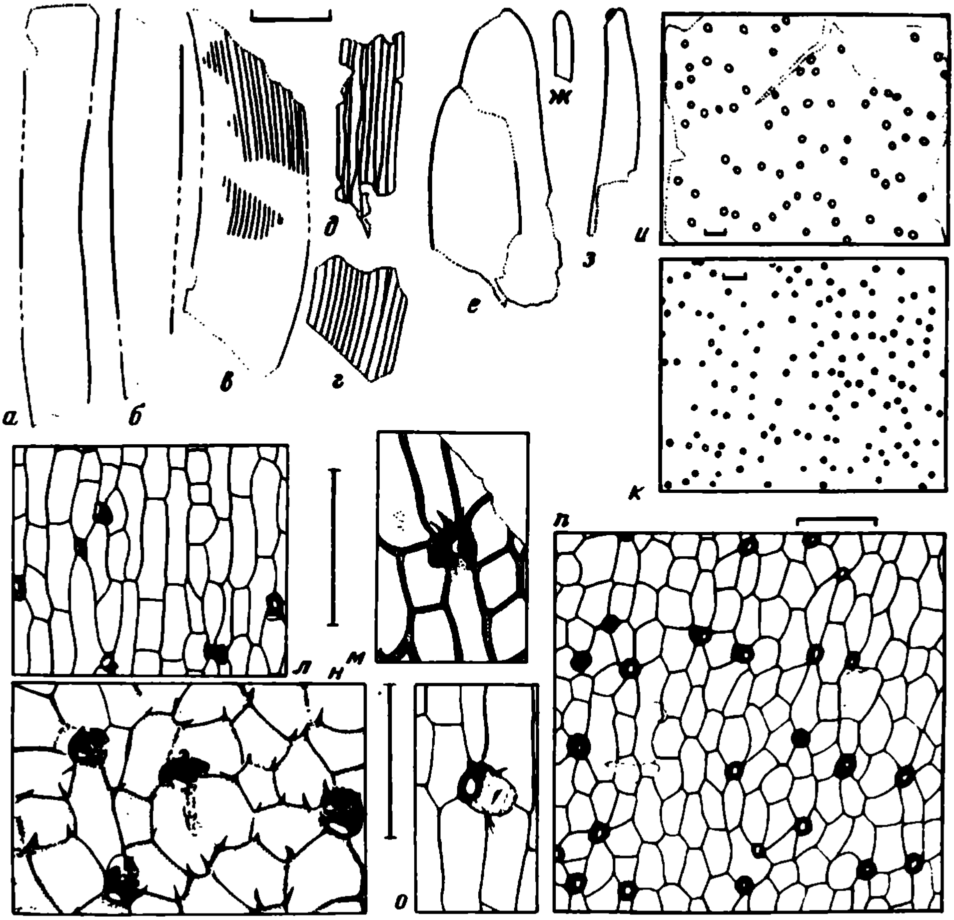


Рис. 52. Phylladoderma (Aequistomia) annulata sp. nov., голотип (*а, и—м, о, п*) и паратипы (*б—з, н*):

а — экз. N 3981/47-13; *б* — экз. N 3981/159а-9; *в* — экз. 3981/159а-3; *г* — то же, фрагмент фитолеймы с жилкованием; *д* — прозрачная фитолейма с жилками, местами смещенными, преп. N 3981/159а-2А; *е* — экз. N 3981/157-3, 4; *ж* — экз. N 3981/66а-4; *з* — экз. N 3981/118-1; *и, к* — распределение устьиц на нижней (*и*) и верхней (*к*) сторонах листа, преп. N 3981/47-13А, пункты 2 и 1; *л* — нижняя эпидерма, тот же преп. пункт 3; *м* — устьице на верхней эпидерме, тот же преп., пункт 4; *н* — верхняя эпидерма, преп. N 3954/67в-4, пункт 1; *о* — устьице на нижней эпидерме, преп. N 3981/47-13А, пункт 2; *п* — верхняя эпидерма, преп. N 3981/47-13А, пункт 1; длина линейки — 1 см (*а—з*), 100 мкм (*и—п*); Исады

annulata чаще встречаются шипы, а кутинизация сторон, как правило, различна. У P. (A.) aequalis редко наблюдаются ровные ряды клеток.

Местонахождения. Исады (54 экз.), Виледь (1 экз., cf.), Аристово (3 экз.). В скобках указано количество только мацерированных экземпляров.

Phylladoderma (Aequistomia) rastorguevii S. Meyen, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 3, 4; рис. 54, 55

Эпитет вида в честь В.П. Расторгуева.

Голотип — ГИН N 3981/64в-3 (табл. XIII, фиг. 4; рис. 54*г,е—н*); Исады.

Описание. Листья линейные, фрагменты длиной до 7,5 см, шириной 0,3—1 см. Верхушка притупленная. Жилкование параллельное, на 1 см поперечника листа приходится около 10 жилок. Верхняя сторона кутинизирована сильнее нижней,

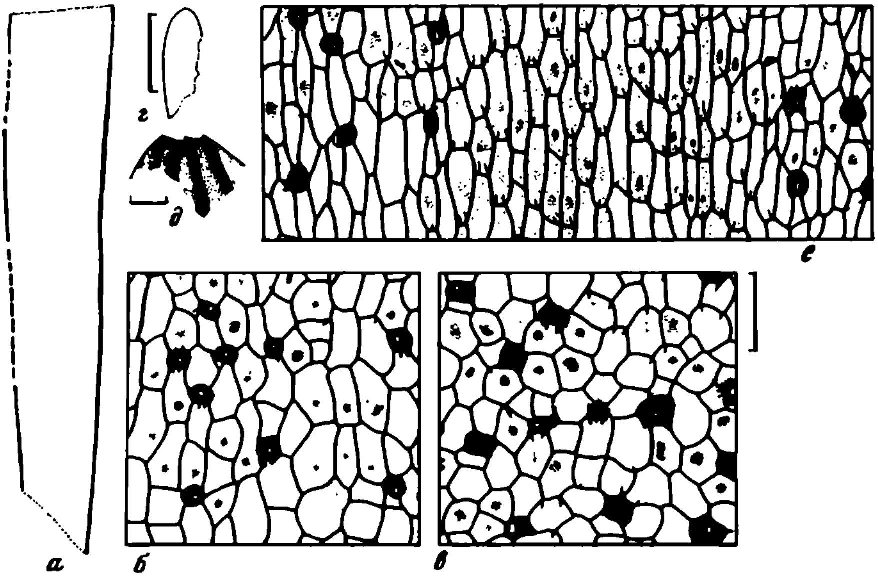


Рис. 53. Phylladoderma (Aequistomia) annulata sp. nov.:

а — экз. N 3981/47а-3; *б* — нижняя эпидерма того же экз., преп. N 3981/47-3, пункт 1; *в* — верхняя эпидерма того же экз., преп. N 3981/47-3, пункт 2; *г* — экз. N 3981/66и-8; *д* — то же, прозрачная фитолейма верхушки со сходящимися жилками; *е* — эпидерма края листа; преп. N 3954/155-2, пункт 1; длина линейки — 1 см (*а, г*), 1 мм (*д*), 100 мкм (*б, в, е*); Исады

сложена ровными, реже четкообразными рядами удлиненных клеток шириной 20—50 мкм, чаще всего 30 мкм, длиной до 200 мкм, обычно 80—120 мкм. Папиллозность покровных клеток варьирует так же, как и у предыдущих видов. Периклинальные стенки тонкошагреневые. Угловых шипов нет или они очень редки. Нижняя эпидерма сложена продольными ровными рядами клеток, радиальные стенки которых замаскированы (иногда полностью) продольной тонкой (5—8 мкм в ширину) ребристостью кутикулы. Ребра идут параллельно продольным стенкам и секут поперечные. Они особенно отчетливы вблизи устьиц, к которым они сходятся. У края листа ребра исчезают. Устьица такие же, как у предыдущих видов. Кутиновое ребро по краю устьичной ямки особенно четкое на нижней стороне листа.

Сравнение. Новый вид отличается от предыдущих ребристой нижней кутикулой и значительно более ровными рядами покровных клеток, особенно нижней эпидермы.

Местонахождение. Исады (препараты получены с 25 экз.).

Phylladoderma (Aequistomia) trichophora S. Meyen, sp. nov.

Рис. 56

Эпитет вида trichophora (греч.) — несущая волосок.

Голотип — ГИН N 3954/164-1+2 (рис. 56*б, д—ц*); Исады.

Описание. Листья линейные. Имеются лишь фрагменты средних частей длиной до 5,5 см, шириной до 1,3 см. Верхняя эпидерма сложена полигональными клетками, собранными в ряды (участками ряды то ровные, то четкообразные) или плохо упорядоченными, шириной 20—50 мкм, длиной до 100 мкм. Папиллы срединные у изометричных клеток и сдвинуты к терминальной стенке у более вытянутых клеток. На одном экземпляре папиллы выражены очень плохо. Нижняя эпидерма сложена ровными рядами вытя-

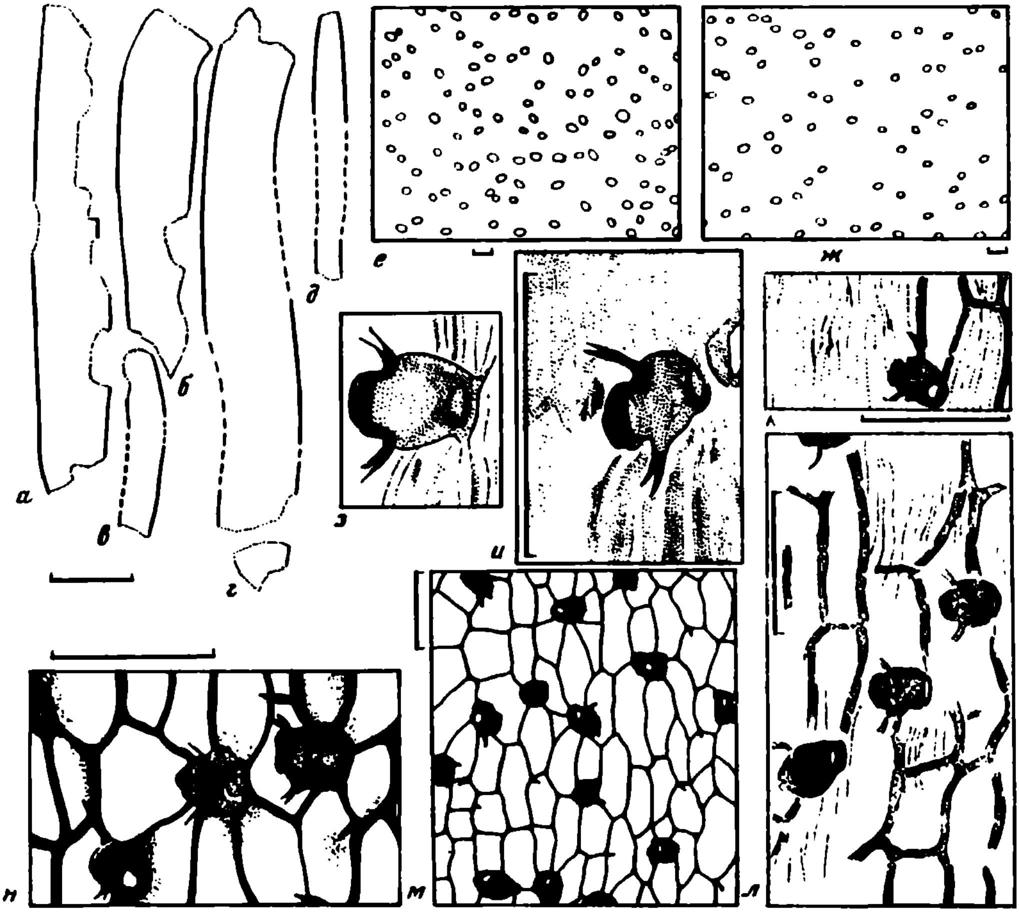


Рис. 54. Phylladoderma (Aequistomia) rastorguevii sp. nov., паратипы (*а—в, д*) и голотип (*г, е—н*):

а — экз. N 3981/47-15; *б* - экз. N 3981/47в-11; *в* — экз. N 3981/55-6; *г* — голотип N 3981/64в-3; *д* — экз. N 3981/55-7; *е, ж* — распределение устьиц на верхней (*е*) и нижней (*ж*) сторонах листа, преп. N 3981/64-3, пункты 2 и 1; *з—л* — устьица и ребристость кутикулы нижней стороны листа, тот же преп., пункт 1 (см. табл. XIII, фиг. 4); *м, н* — верхняя эпидерма, тот же преп., пункты 5 и 3; длина линейки — 1 см (*а—г*), 100 мкм (*д—ж*); Исады

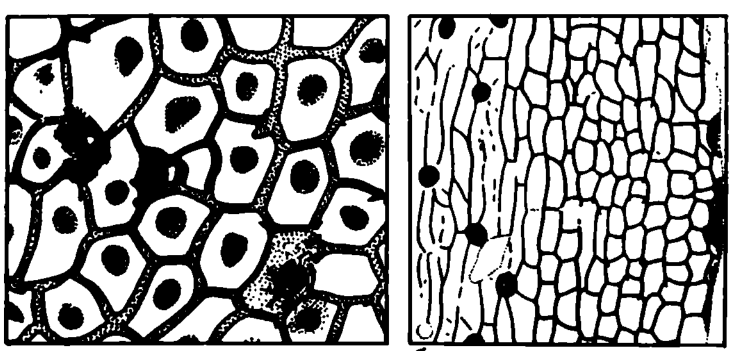


Рис. 55. Phylladoderma (Aequistomia) rastorguevii sp. nov.

а — эпидерма верхней стороны листа, преп. N 3954/167-1, пункт 2; *б* — эпидерма нижней стороны листа у его края, преп. N 3954/93-1, пункт 1; длина линейки — 100 мкм; Исады

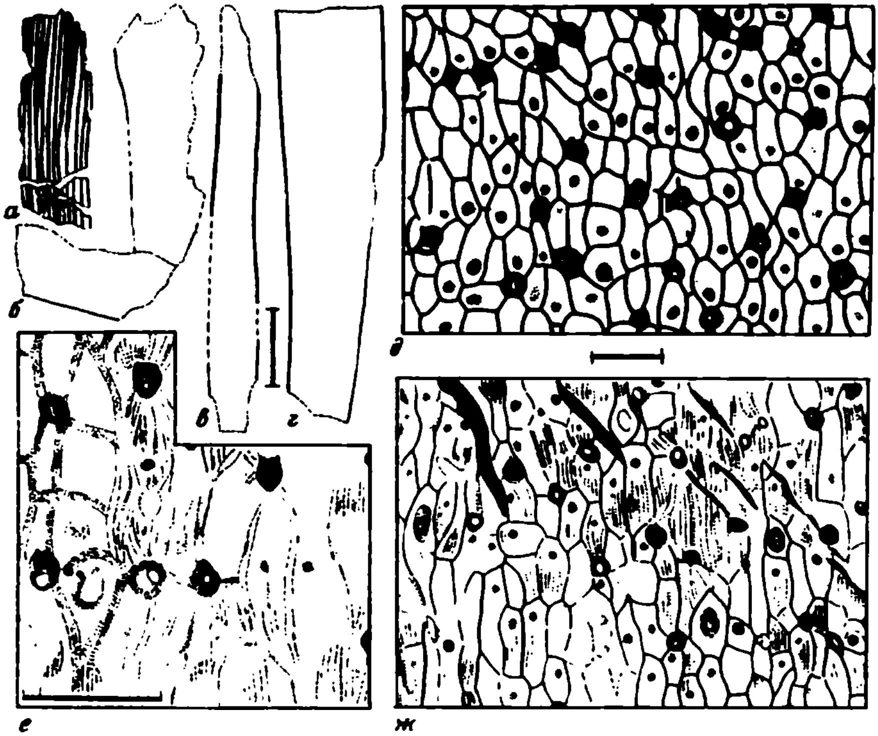


Рис. 56. Phylladoderma (Aequistomia) trichophora sp. nov., паратипы (*а, в, г*) и голотип (*б, д—ж*):

а — прозрачная фитолейма с жилкованием, преп. N 3981/50; *б* — голотип N 3954/164-1+2; *в* — экз. N 3981/164-1, пункт 2, *е, ж* — нижняя эпидерма с кутикулярной ребристостью и трихоподиями, тот же преп., пункт 1; длина линейки — 1 см (*а—г*), 100 мкм (*д—ж*); Исады

нутых клеток шириной 20—50 мкм, длиной до 150 мкм. На четырех экземплярах клетки нижней эпидермы несут мелкие папиллы, обычно смещенные к терминальной стенке, у двух экземпляров папиллы спорадические и у одного их нет (у этого экземпляра они редки и на верхней эпидерме). Кутикула тонкоребристая по всей длине листа или же кутикулярные ребра появляются недалеко от устьиц и слабо сходятся к устьичной ямке. Ширина ребер 5—8 мкм. Характерный признак вида — одиночные укрупненные овально-многоугольные клетки шириной около 50 мкм и длиной до 100 мкм с крупной папиллой или основанием волоска посередине (трихоподии).

Сравнение. Новый вид отличается от P. (A.) rastorguevii присутствием трихоподиев, а от остальных описанных выше видов, кроме того, и ребристостью нижней кутикулы.

Местонахождение. Исады (препараты получены с 7 экз.). Песчанка (5 экз.).

Phylladoderma (Aequistomia) tatarica S. Meyen, sp. nov.

Рис. 57

Голотип — ГИН N 3773/1658-1 (рис. 57*а—е*); Вязовка.

Описание. Имеются лишь фрагменты средних частей линейных листьев длиной до 3,5 см и шириной до 1,3 см. Жилки параллельные, неясные. В мезофилле заключено большое количество (до 8 на 1 мм^2) округлых или овальных смоляных телец, изредка встречаются короткие смоляные тяжи. Стороны кутинизированы примерно одинаково, но могут отличаться контраст-

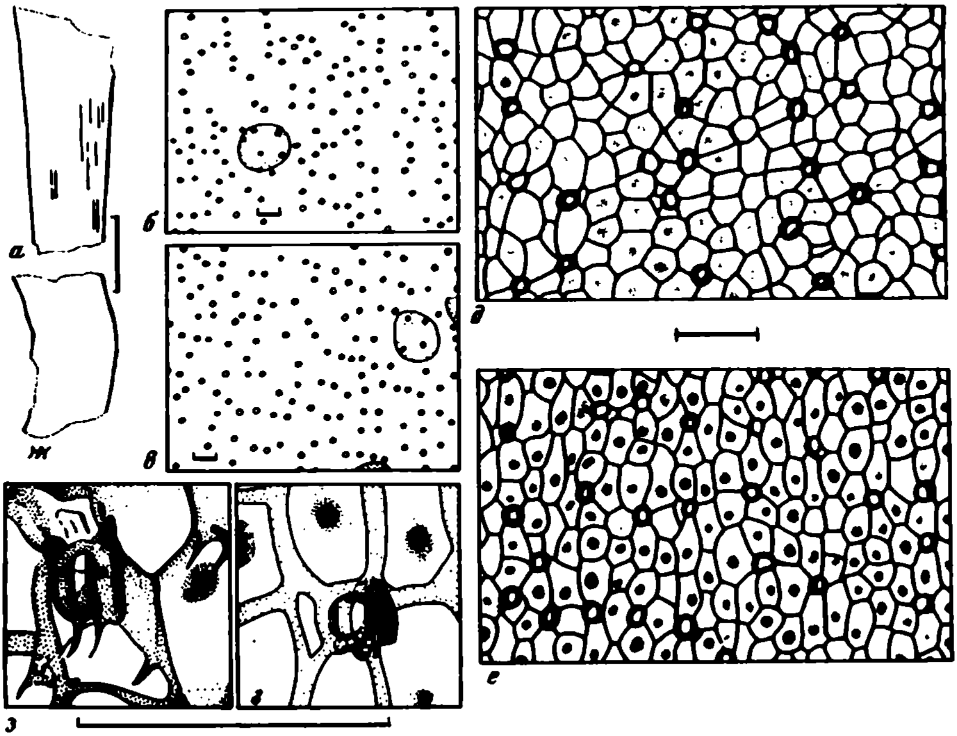


Рис. 57. Phylladoderma (Aequistoma) tatarica sp. nov., голотип (*а—е*) и паратип (*ж, з*):

а — голотип N 3773/ 1658-1; *б, в* — распределение устьиц на разных сторонах листа, преп. N 3773/1658-1, пункты 1 и 2; *г* — устьице, тот же преп., пункт 2; *д, е* — эпидерма разных сторон листа, тот же преп., пункты 1 и 2; *ж* — экз. N 3782/1-13; *з* — устьице и угловые шипы, преп. N 3782/1-2, пункт 2; длина линейки — 1 см (*а, ж*), 100 мкм (*б—е, з*); Вязовка (*а—е*), Титово (*ж, з*)

ностью папилл, количеством папиллозных клеток, отчетливостью рядов клеток. Сопоставить стороны разных листьев не удается. Поэтому ниже обе стороны описываются совместно. Эпидерма изогональная или сложена короткими четкообразными рядами клеток. Покровные клетки изометричные и тогда имеют 30—50 мкм в поперечнике или продольно вытянуты, длиной 50—70, редко до 100 мкм. Папиллы срединные, у вытянутых клеток сдвинуты к терминальной стенке. У одних листьев все клетки папиллозные, у других — лишь часть клеток на одной или обеих сторонах. Радиальные стенки толстые контрастные. У некоторых экземпляров сильно развиты угловые шипы, у других они отсутствуют. Устьица такие же, как у предыдущих видов. Поперечник устьичных ямок 5—20 мкм.

Сравнение. По строению эпидермы P. (A.) tatarica ближе всего к видам P. (A.) aequalis и P. (A.) annulata, но отличается от первого вида отсутствием устьичных полос, а от второго смоляными тельцами и менее четкими клеточными рядами. Новый вид отличается от P. (A.) rastorguevii и P. (A.) trichophora отсутствием ребристости кутикулы.

Местонахождения. Вязовка (2 экз.), Титово (6 экз.). В скобках указано количество экземпляров, с которых приготовлены препараты.

Phylladoderma (Aequistomia) sp. SVM-1

Рис. 58,*а*

Описание. Имеется единственный лист с почковидной листовой пластинкой (шириной около 6 мм), которая резко переходит внизу в широкое черешковидное основание. Верхушка и основание повреждены. Жилок не видно. Кутикула была получена с правой стороны верхней части листа. Верхняя сторона (более плотная) устроена так же, как и у тех листьев P. (A.) annulata, которые имеют контрастные папиллы. Нижняя сторона устроена как у P. (A.) trichophora, т.е. здесь довольно много трихоподиев, кутикула с резкой ребристостью, но ориентировка клеток менее упорядочена.

Замечания. По форме листовой пластинки этот экземпляр можно было бы отнести к самостоятельному виду, но для этого мало материала. Даже если описанный экземпляр тератологический, то присутствие таких листьев среди Phylladoderma (Aequistomia) очень показательно. Ниже описаны листья двух видов Doliostomia, имеющие дихотомически рассеченную пластинку, как у некоторых гинкговых и лептостробовых. Описываемый экземпляр по форме листа напоминает некоторые гинкговые.

Местонахождение. Титово (1 экз.).

Род Doliostomia S. Meyen, gen. nov.

Родовое название от dolium (лат.) — бочка и stoma (лат.) — устьице (по бочонковидной форме переднего дворика).

Типовой вид — Doliostomia krassilovii S. Meyen, sp. nov.

Диагноз. Листья повторно вильчато делящиеся. Конечные доли линейные

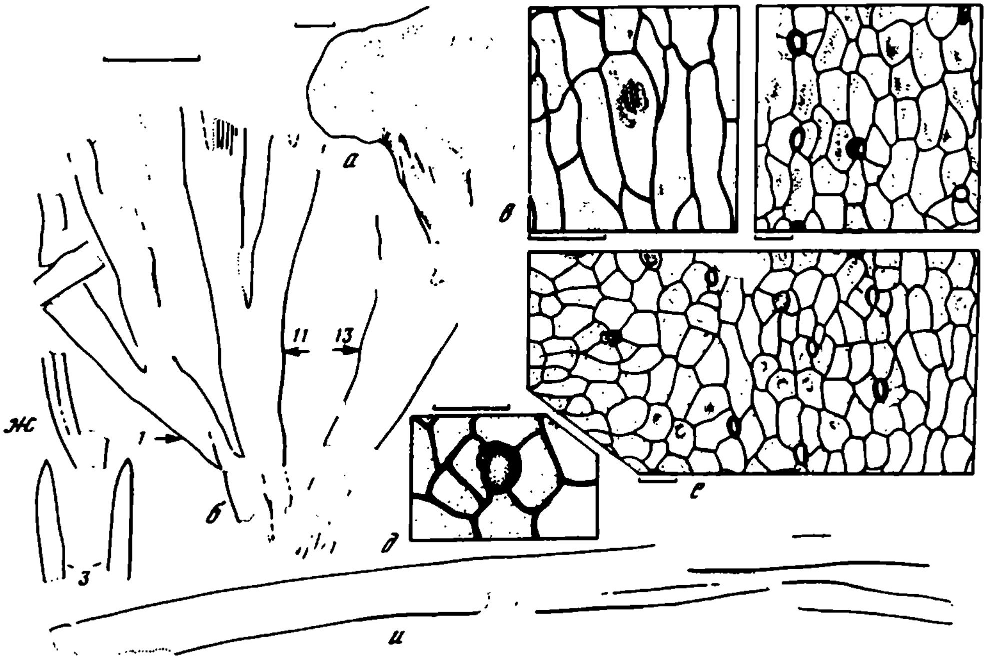


Рис. 58. Aequistomia sp. SVM-1 (*а*) и Doliostomia pechorica sp. nov. (*б—и*):

а — экз. N 3782/2с-56; *б* — голотип N 3753/157-11 и паратипы N 157-1, 157-13; *в-е* — кутикула стороны I (*в—д*) и II (*е*) голотипа; *в* — трихоподий, преп. N 3753/157-11А, пункт 4; *г* — преп. N 3753/157-11, пункт 3; *д* — устьице, тот же пункт; *е* — участок с поперечно вытянутыми клетками (слева), преп. N 3753/157-11А, пункт 2; *ж* — лист с сохранившейся жилкой в левой доле, экз. N 3753/157а-10; *з* — две лежащие рядом верхушки листьев, экз. 3753/157а-9А (слева), 9; *и* — экз. N 3753/157-6; длина линейки 5 мм (*б*, *ж—и*), 1 мм (*а*), 50 мкм (*в—е*); Титово (*а*), Песчанка (*б—и*) с одной жилкой. Эпидерма обеих поверхностей сходная. Покровные клетки вытянуты, расположены рядами, нарушенными вблизи деления пластинки, где клетки короче. Устьица продольно ориентированы, разбросаны без порядка. Устьичная ямка окаймлена кутиновым валиком. Передний дворик выстлан гладкой, без швов побочных клеток кутикулой. Замыкающие клетки почти не кутинизированы. Есть трихоподии. В мезофилле попадаются небольшие смоляные тельца.

Видовой состав. D. krassilovii sp. nov. и D. pechorica sp. nov.

Сравнение. По рассечению листовой пластинки Doliostomia напоминает роды гинкговых (Sphenobaiera, Baiera), лептостробовых (Czekanowskia, Hartzia) и пельтаспермовых (Kirjamkenia, Kalantarium), но резко отличается от них строением устьиц: побочные клетки не выделяются среди покровных, кутикула устьичной ямки с гладкими стенками, без швов побочных клеток. По этим признакам Doliostomia близка к Phylladoderma subgen. Aequistomia, так что в небольших фрагментах эти таксоны разделить трудно.

Doliostomia krassilovii S. Meyen, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 5—7, рис. *59*

Эпитет вида в честь палеоботаника В.А. Красилова.

Голотип — ГИН N 3782/288-1 (рис. 59,*а,е—к*); Титово.

Описание. Голотип — фрагмент листа с пластинкой, дважды вильчато делящейся на линейные доли шириной около 2—3 мм. У одного из паратипов ширина долей 4 мм. Фитолейма смята в продольные складки, из-за которых нельзя рассмотреть жилкование. По аналогии с D. pechorica (см. ниже) принимается, что в конечных долях проходила одна жилка. Место деления долей трудно локализовать из-за складок и продольных разрывов фитолеймы. Края ровные. Эпидерма обеих сторон почти одинакова. Лишь местами клетки одной стороны несут слабое утолщение всей периклинальной стенки, кроме ее узкой периферийной полосы. Терминальные стенки выражены хуже боковых и часто неразличимы. Ширина клеток 10—30 мкм, длина до 100 мкм. У краев и в местах деления долей клетки укорочены и ряды сбиваются. По всему листу с большими интервалами разбросаны трихоподии. Местами намечается продольная штриховка кутикулы. Смоляные тельца редкие. Устьичная ямка от округлой до щелевидной. Кутикула переднего дворика иногда сплющена и выглядит как дополнительное утолщение устьичной ямки. Когда она лежит на боку, видно ее продольное сечение в виде чаши или бочонка с остатками замыкающих клеток. Среди дисперсных кутикул встречаются экземпляры, отнесенные к тому же виду, но отличающиеся более четкой ребристостью кутикулы, пористыми радиальными стенками и др.

Местонахождения. Титово (5 экз. листьев и 3 экз. дисперсных кутикул), Залазна (2 дисперсные кутикулы).

Doliostomia pechorica S. Meyen, sp. nov.

См. рис. 58*б—и*

Видовой эпитет от р. Печоры.

Голотип — ГИН N 3753/157-11 (см. рис. 58*б*, N 11); Песчанка.

Описание. Голотип — дважды делящийся лист с линейными долями. Лежащие рядом листья (NN 1 и 13), может быть, принадлежат тому же экземпляру. На том же куске керна много лежащих параллельно и изредка дихотомирующих листьев, один из них показан на рис. 58*и*. Здесь же есть фрагменты заостренных верхушек (см. рис. 58*з*) и фрагмент с отчетливой единственной жилкой в левой доле (см. рис. 58*ж*). Все эти листья имеют

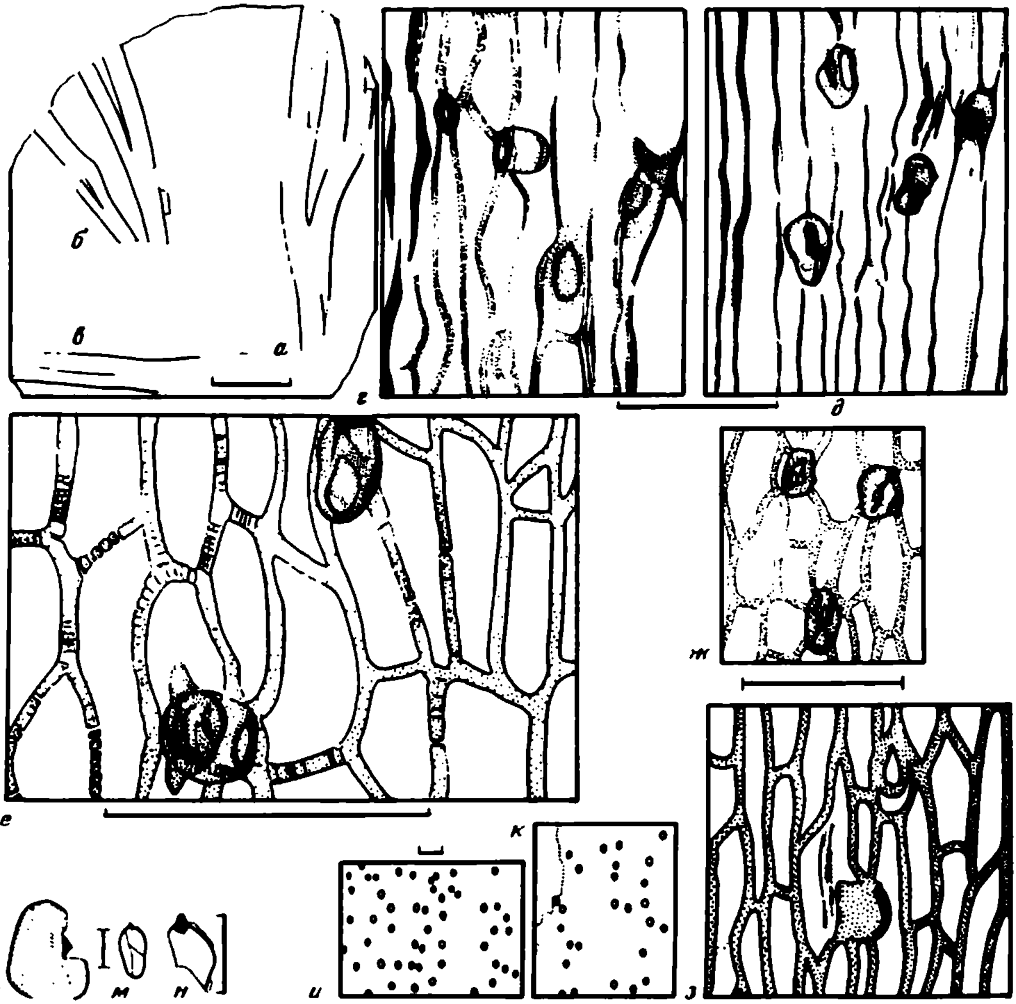


Рис. 59. Doliostomia krassilovii sp. nov. (*а—к; а, е—к* — голотип) и Amphorispermum sp. (*л—н*):

а — экз. N 3782/288-1; *б* — экз. N 3782/288-4; *в* — экз. N 3782/288-5; *г* — эпидерма стороны II, преп. N 3782/288-5, пункт 1 (см. табл. XIII, фиг. 7); *д* — эпидерма стороны I, тот же преп., пункт 2; *е* — устьица и пористые радиальные стенки покровных клеток, преп. 3782/288-1В, пункт 4; *ж* — устьица на стороне II, тот же преп., пункт 3; *з* — устьице и трихоподий на стороне I, тот же преп., пункт 2, *и, к* — распределение устьиц на сторонах II (*и*) и I (*к*), черными точками показаны трихоподии; *л* — отпечаток семени, экз. N 3782/277В-3; *и, н* — реставрация нуцеллюса по трем фрагментам (*м*) и фрагмент с нуцеллярным клювиком (*н*), преп. N 3782/277В-3 (см. табл. XII, фиг. 7—9, табл. XIII, фиг. 1, 2); длина линейки — 1 см (а—в), 1 мм (*л—н*), 100 мкм (*г—з*); Титово

одинаковую эпидерму. Сопоставляя их, можно сделать вывод, что листья были веероводными, с дихотомически делящимися долями шириной до 5 мм в нижних частях и около 1 мм вверху. Длина сохранившихся фрагментов до 5 мм. В нижних частях в пластинке было несколько жилок, а в конечных долях — одна. Эпидерма обеих сторон листа сходна, но на стороне II (см. рис. 58*е*, слева) есть участки поперечно вытянутых клеток ниже места дихотомирования пластинки. На стороне I (см. рис. 58*в, г*) периклинальные стенки несут слабые продольные гребни. Обе стороны сложены вытянутыми продольно округло-многоугольными клетками, трихоподии редкие, обычно неконтрастные (см. рис. 58*в,д*). Устьичная ямка овальная, кутикула переднего дворика при виде сбоку полукруглая. Замыкающие клетки не сохранились.

Сравнение. Новый вид отличается от D. krassilovii более короткими клетками, более четкими радиальными стенками, полосами поперечно вытянутых клеток, менее четкими трихоподиями. По эпидермальному строению D. pechorica очень сходна с Phylladoderma (Aequistomia) annulata, у которой нет трихоподиев, и P. (A.) trichophora, у которой кутикула стриатная.

Местонахождение. Песчанка (не менее 6 экз.).

Род Amphorispermum Harris, 1932

Amphorispermum sp. SVM-1

Табл. XII, фиг. 7—9, табл. XIII, фиг. 1, 2; рис. 59*л*—*н*.

Описание. Из многочисленных мацерированных семян с кардиолепидиевыми (Phylladoderma subgen. Aequistomia или Doliostomia) можно связать очень немногие. Лишь одно из них хорошей сохранности (рис. 59,*л*—*н*). Оно округлотрапециевидное, длиной 2,5 мм и шириной 2 мм, с пологим килем. Внешняя кутикула очень тонкая с почти неразличными швами узких клеток, отсутствовала в верхушке семени. Внутренняя кутикула интегумента плотнее, ее клетки шире и крупнее, с пунктирными швами, замаскированными складками. К верхушке эта кутикула утолщается, она оборвана в основании микропилярной трубки (табл. XII, фиг. 7). Нуцеллюс расширен в верхней трети (рис. 59,*м,н*), с плотной кутикулой, сложен узкими клетками. Сальпинкс короткий, облеплен пыльцой Vesicaspora (табл. XII, фиг. 8, 9; табл. XIII, фиг. 1, 2), такой же, как в синангиях Permotheca vesicasporoides. Мегаспоровая мембрана не обнаружена.

Сравнение. От семян Nucicarpus, ассоциирующих с Phylladoderma subgen. Phylladoderma, описываемое семя отличается гораздо меньшей величиной и отсутствием мегаспоровой мембраны. У Nucicarpus длинная микропилярная трубка, какой длины она была у описываемого семени, неизвестно.

Местонахождение. Титово (1 экз.); компактная группа семян плохой сохранности с пыльцой Vesicaspora встречена в Исадах.

САТЕЛЛИТНЫЕ ТАКСОНЫ ПОРЯДКА PELTASPERMALES

Рассматриваемые ниже роды помещаются как сателлитные в порядок Peltaspermales по разным причинам. Род Rhaphidopteris ближе всего к родам Peltaspermales по строению вегетативных листьев. Род Permotheca объединяет спорангии и синангии с различной пыльцой, принадлежащие растениям по крайней мере двух семейств (Peltaspermaceae и Cardiolepidaceae). Можно связать с определенным семейством часть видов Permotheca, но не род в целом. К Pursongia относятся листья типа Tatarina, не имеющие эпидермальной характеристики. Виды Pursongia, входящие в татариновую флору, почти наверняка принадлежат Peltaspermaceae вместе с Tatarina, но о других видах это утверждать рискованно.

Род Rhaphidopteris Barale, 1972

Типовой вид — Stenopteris astartensis Harris, рэт Гренландии.

Замечания. Род Rhaphidopteris установлен для листьев, ранее относившихся к Stenopteris. Было показано, что типовой вид S. desmomera Saporta принадлежит Pachypteris. Другие виды Stenopteris отличаются от Pachypteris амфистомными листьями и другими признаками (Barale, 1972). Помимо мезозойских видов Rhaphidopteris содержит пермский вид R. praecursoria S. Meyen (1979b), к которому, как затем выяснилось, близок нижнепермский род Mauerites с кладоспермами Biarmopteris (Мейен, 1983). С другой стороны, обнаружились связи Mauerites и Callipteris, который в свою очередь связан как с Comia и Compsopteris (Мейен, Мигдисова, 1969), так и с Lepidopteris (Barthel, Haubold, 1980). Rhaphidopteris имеет также много общего с гондванскими родами Dicroidium, Xylopteris и Johnstonia и, может быть, принадлежит тому же семейству Umkomasiaceae. К Dicroidium близок мезозойский род Ptilozamites. Наконец, простоперистые формы Rhaphidopteris сходны с перистолистными представителями Tatarina (Гоманьков, Мейен, 1979). Остальные роды, морфологически близкие к Rhaphidopteris (Glenopteris, Supaia, Sylvopteris и др.), не имеют эпидермальной характеристики и поэтому ниже на рассматриваются.

На рис. 18—20 и табл. 2 показано соотношение родов, близких к Rhaphidopteris, как оно представляется по наиболее изученным и характерным видам. В действительности это соотношение сложнее и разграничение указанных родов вызывает трудности. Сейчас принимается, что у Lepidopteris, в отличие от Callipteris, есть чешуи на рахисе, но у некоторых Lepidopteris чешуй нет. По остальным признакам такие листья без чешуй вполне сходны с типичными Lepidopteris. У Callipteris жилкование четкое, а у Lepidopteris просматривается с трудом. Но к Callipteris очень близок род Supaia с нечетким жилкованием. По присутствию пазушных швов и морфологии вайи некоторые Callipteris и Supaia близки к тем Rhaphidopteris, у которых перышки крупные, с многочисленными жилками.

Род Pachypteris отличается от Rhaphidopteris существенно гипостомными листьями, но у P. papillosa (Thomas et Bose) Harris на верхней стороне листа вблизи средней жилки довольно много устьиц. Поэтому Реталляк (Retallack, 1977) предложил восстановить самостоятельность рода Pachydermophyllum, к которому был первоначально отнесен этот вид, и отнести к тому же роду ряд видов из триаса Гондваны, имеющих амфистомные листья. Если принять объем рода Pachydermophyllum в понимании Реталляка, то к нему придется отнести и все виды Rhaphidopteris. С другой стороны, Pachypteris papillosa как бы связывает роды Pachypteris и Rhaphidopteris. Самостоятельность их не вполне очевидна. Возможно, что отнесение амфи- и гипостомных листьев к разным родам, как это нередко практикуется в систематике Ginkgopsida, не вполне оправданно, тем более что для некоторых родов допускается существование обоих типов листьев (Pachypteris, Callipteris, Phoenicopsis, Eretmophyllum, Ginkgo).

Более детально рассматривать соотношение перечисленных родов здесь невозможно. Поэтому ограничимся объяснением того, почему описанные ниже виды отнесены к Rhaphidopteris. Они отличаются от Callipteris и Lepidopteris отсутствием промежуточных перышек, а от Lepidopteris также и чешуй на рахисе. Для Dicroidium (так же, как для Xylopteris и Johnstonia) характерно большое количество брахипарацитных устьиц, у которых две латеральные побочные клетки охватывают замыкающие на всю их длину (Dilcher, 1974). Такие устьица изредка встречаются у Rhaphidopteris praecursoria, но в целом не характерны для этого рода. Главным отличием Rhaphidopteris от Pachypteris можно считать не просто амфистомность, а общее очень большое сходство сторон листа (у Pachypteris сильное различие сторон сохраняется даже при присутствии устьиц на верхней стороне).

Rhaphidopteris kiuntzeliae S. Meyen, sp. nov.

Рис. 60, 61

Эпитет вида в честь палинолога М.К. Кюнтцель.

Голотип — ГИН N 3782/4-25 (рис. 60*а*—*г*); Титово.

Описание. Вид представлен несколькими фрагментами перьев последнего порядка и большим количеством фрагментов перышек. Из-за ограниченного

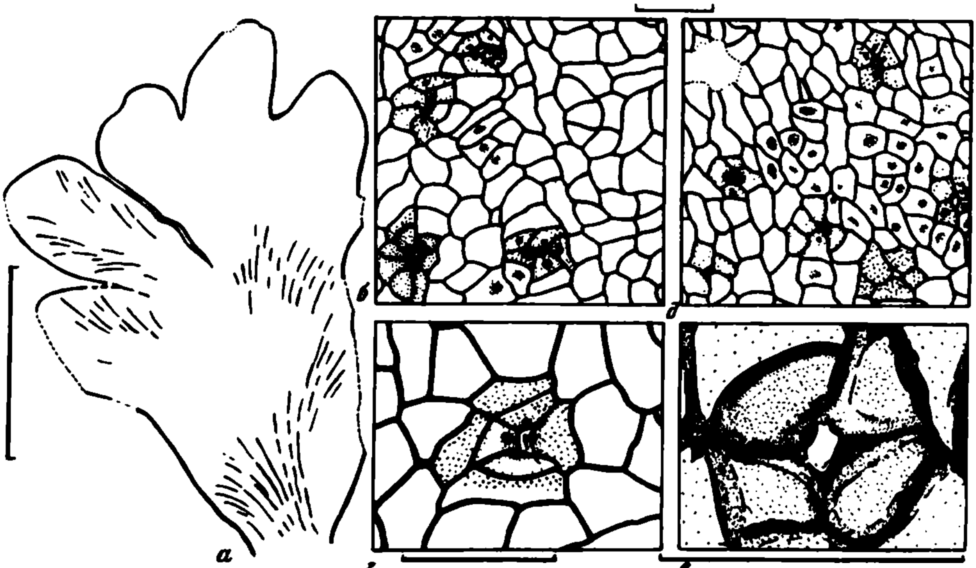


Рис. 60. Rhaphidopteris kiuntzeliae sp. nov., голотип (*а—г*) и паратип (*д*):

а — экз. N 3782/4-25; *б* — преп. N 3782/4-25А, пункт 4; *в* — ставроцитное устьице, преп. N 3782/4-25, пункт 4; *г* —брахипарацитное устьице, преп. N 3782/4-25А, пункт 2; *д* — преп. N 3782/2-4, пункт 2; длина линейки — 10 мм (*а*), 100 мкм (*б—д*); Титово

размера керна ни в одном случае не удалось наблюдать общую конструкцию вайи. Имеющиеся фрагменты происходят из одного слоя и имеют идентичное строение кутикулы. Поэтому они отнесены к одному виду, хотя по очертанию и размерам перышек они сильно различаются. Голотипом выбрано асимметричное перо последнего порядка 2,8 см в длину и 1,9 см в ширину с неправильным расположением сильно слившихся языковидных перышек. Жилкование неотчетливое, но видно, что средней жилки у пера нет, а вдоль его оси проходит пучок жилок, ветви которых отклоняются в обе стороны. Так же устроена и осевая зона в перышках. Асимметричность этого пера, возможно, указывает, что оно принадлежало вильчатому перу более высокого порядка. У других экземпляров хорошо выражен рахис с прикрепленными к нему слабо слившимися языковидными перышками такого же строения. Таким образом, степень слияния перышек и отчетливости рахиса сильно варьирует. Встречаются перышки с суженными основаниями и разделенные на лопасти.

У одних экземпляров стороны листа кутинизированы и устроены одинаково, у других одна сторона (принимаемая за нижнюю) кутинизирована немного слабее, кутикула с трудом освобождается от мезофилла и сильнее поражена коррозией. Стороны описываются вместе. Никаких упорядоченных полос клеток, соответствующих средней или ложной средней жилке, не отмечается. У голотипа нет такой полосы клеток и вдоль осевой зоны пера. Рахис выделяется в структуре эпидермы только у экземпляров со слабо слившимися перышками. Эпидерма рахиса сложена правильными рядами клеток разной ширины, продольно вытянутых, с косыми терминальными стенками, толстыми радиальными стенками и неясно струйчатыми периклинальными. Устьиц на рахисе нет или они недоразвиты.

Эпидерма листовой пластинки сложена клетками, плохо упорядоченными по ориентировке, очертаниям и размерам (анизогональная структура). Местами намечаются неясные ряды клеток, соответствующие или жилкам, или ги-

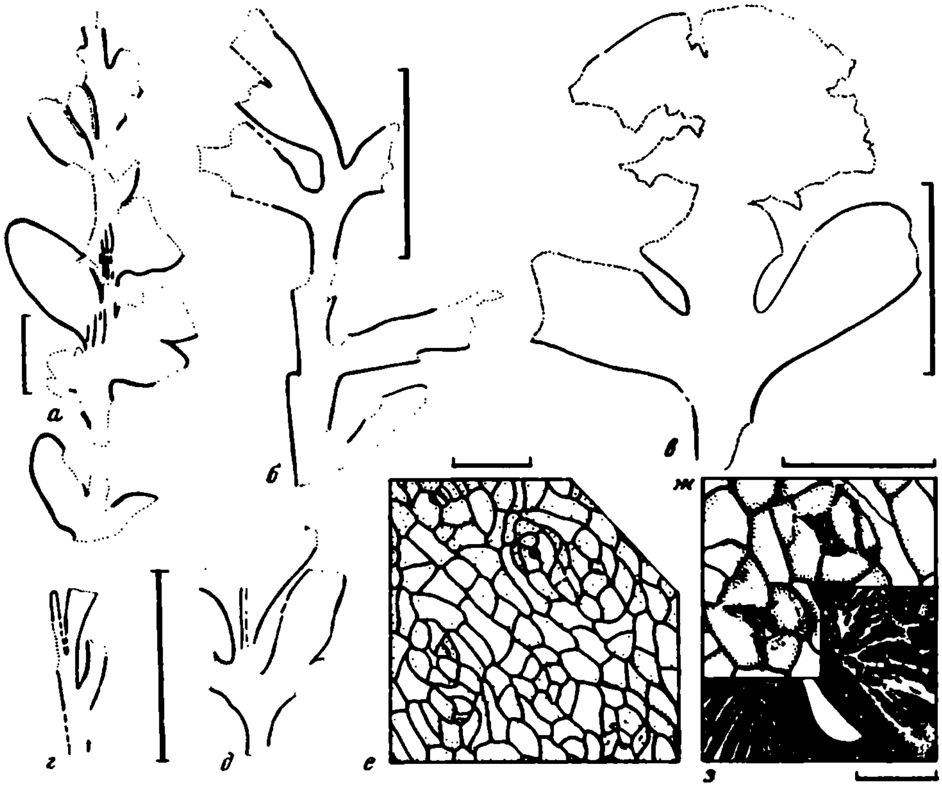


Рис. 61. Rhaphidopteris kiuntzeliae sp. nov.:

а — экз. N 3782/4-7; *б* — экз. N 3782/12-1; *в* — экз. N 3782/2-4; *г* — экз. N 3782/2А-18; *д* — экз. N 3782/2Д-67; *е* — преп. N 3782/2-1, пункт 1; *ж* — брахипарацитные устьица, тот же преп., пункт 2; *з* — то же, струйчатость побочных клеток правого устьица; длина линейки — 1 см (*а*—*д*), 100 мкм (*е*, *ж*), 10 мкм (*з*); Титово

подермальным тяжам между ними. Ряды быстро прерываются, сдвигаются в сторону или сливаются. Радиальные стенки довольно толстые, прямые или изогнутые. Периклинальные стенки гладкие, изредка с нечеткими папиллами. Угловые шипы редкие. Устьица разбросаны без видимого порядка. Лишь у экземпляров с особенно большим количеством устьиц они образуют нечеткие ряды. Очертания устьиц очень изменчивы. У одних дистальные стенки всех побочных клеток выпуклые и образуют замкнутый контур, у других внешний контур неровный, дистальные стенки побочных клеток то выпуклые, то вогнутые, побочные клетки разного размера. Между этими крайними типами есть все переходы. У голотипа процент устьиц с разным количеством побочных клеток (А) следующий: 4А — 54%, 5А — 40%, 6А — 4%, 7А — 2%. Примерно таково же соотношение у других листьев. Больше всего устьиц с 4А, несколько меньше с 5А, остальные числа А встречаются единично. У устьиц с 4А часто встречается ставроцитная (крестовидная; Dilcher, 1974) конструкция (рис. 60,*в*), когда полярных клеток нет, на продолжениях устьичной щели располагаются радиальные стенки побочных клеток, а две другие их радиальные стенки лежат под прямым углом к устьичной щели. Другие устьица с 4А приближаются к брахипарацитной конструкции (рис. 60*г*, 61*ж*). Небольшое количество устьиц с 5А также сходны с брахипарацитными. Устьица ориентированы беспорядочно. Побочные клетки у части экземпляров кутинизированы чуть сильнее покровных клеток и несут тонкую радиальную струйчатость (рис. 61,з). Кутикула покровных клеток также может быть струйчатой. Если побочные клетки не выделяются кутинизацией и очертанием, а устьичная ямка маленькая, то устьица различимы с трудом, особенно при коррозии кутикулы. Проксимальные части побочных клеток утолщены у большинства устьиц. Это утолщение обычно губовидное, общее для смежных побочных клеток, изредка осложнено папиллой. У отдельных устьиц есть одна-две венечные клетки.

Сравнение. По разнообразию очертаний перьев и перышек R. kiuntzeliae сходна с видом R. praecursoria S. Meyen, у которого также очень сильно варьирует степень расчлененности вайи, слияния перышек, отчетливость рахиса и средней жилки в перьях и перышках. Новый вид отличается от R. praecursoria отсутствием смоляных телец, отчетливой ребристости нижней кутикулы (характерный признак R. praecursoria) и пазушных швов, меньшим количеством побочных клеток (у R. praecursoria преобладают устьица с 5А и 6А). Отсутствием смоляных телец и (или) бóльшим количеством устьиц с 4А новый вид отличается от мезозойских видов R. astartensis (Harris) Barale, R. dinosaurensis (Harris) Barale и др. (Barale, 1972).

Большое количество брахипарацитных устьиц с 4А характерно для умкомазиевых Dicroidium, Xylopteris, Johnstonia (Retallack, 1977). Среди видов Dicroidium есть и морфологические аналоги листьев, описанных выше как R. kiuntzeliae, однако ни у одного из видов Dicroidium пока не установлено столь большое разнообразие в форме перьев, как у R. kiuntzeliae. Правда, возможно, что это — следствие таксономического обычая относить к разным видам листья с различным типом расчленения и разной формой перышек, даже если общие эпидермальные признаки и сонахождение указывают на возможность объединения разных форм в одном виде. Казанский вид R. praecursoria близок к листьям умкомазиевых по вильчатости рахиса, строению замыкающих клеток и ассоциации с пыльцой типа Alisporites—Falcisporites, но отличается устьицами с большим количеством побочных клеток. R. kiuntzeliae сближается с умкомазиевыми по числу побочных клеток. Сходство и с умкомазиевыми, и с Rhaphidopteris — лишнее подтверждение родства этих растений. С другой стороны, по строению эпидермы R. kiuntzeliae напоминает листья Tatarina, так что по дисперсным кутикулам можно было бы принять описываемый вид за Tatarina. Главное отличие от Tatarina заключается в отсутствии полосы клеток, соответствующей ложной средней жилке.

Местонахождения. Титово (10 экз.), Вязовка (cf., 2 экз.).

Rhaphidopteris antiqua S. Meyen, sp. nov.

Рис. 62

Эпитет вида от antiquus (лат.) — древний.

Голотип — ГИН N 3765/116-1 (рис. 62); Луптюг.

Описание. Голотипом выбран фрагмент пера предпоследнего порядка. Рахис с неясными продольными складками. Перья надвинуты на рахис, но неизвестно, был ли этот признак прижизненным. Полностью сохранившееся перо 15 мм в длину, 6,5 мм в ширину, непарноперистое. Перышки неправильных контуров, от округло-треугольных до округло-ромбических, в разной степени перетянутые или слившиеся у основания. Рахис пера последнего порядка в рельефе плохо отделен от оснований перышек, так что все это перо можно описывать и как сильно расчлененное перышко. Жилки не пропечатались ни на фитолейме, ни на отпечатке. Другие экземпляры — это фрагменты перышек и рахисов, ничего не добавляющие к приведенной характеристике.

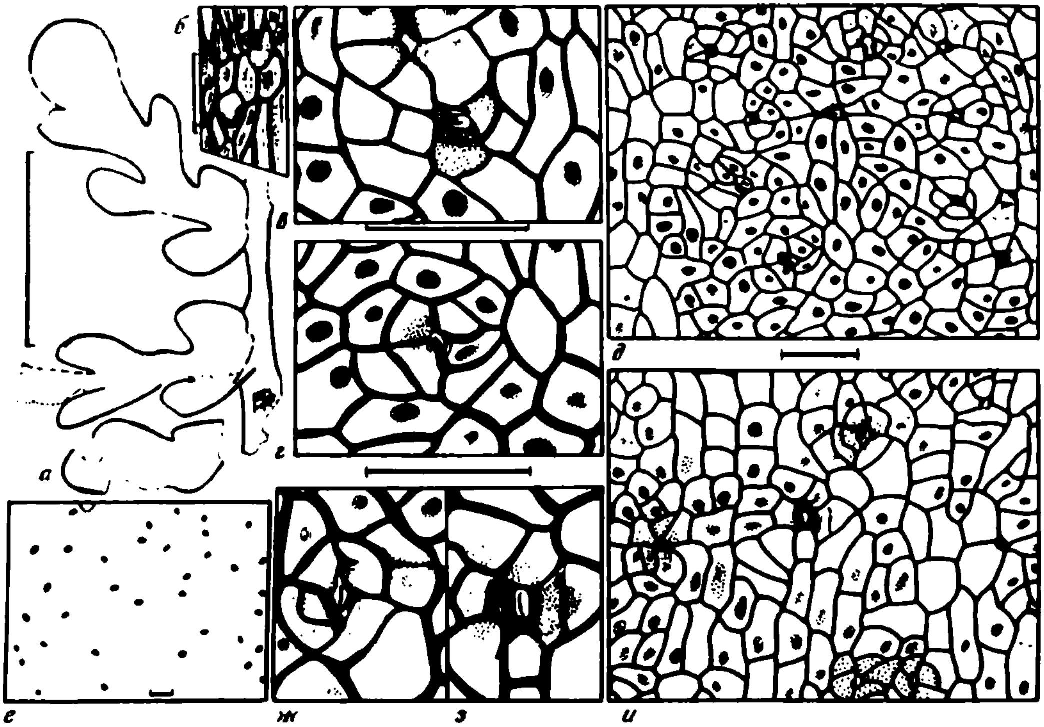


Рис. 62. Rhaphidopteria antiqua sp. nov., голотип (*а*) и эпидермальное строение его рахиса (*б*), нижней (*в*—*д*) и верхней (*е*—*и*) сторон листа:

а — экз. N 3756/116-1; *б* — преп. N 3765/116-1С, пункт 3; *в* — брахипарацитное устьице, преп. N 3765/11Б-1В, пункт 6; *г* — ставроцитное устьице, тот же преп., пункт 4; *д* — тот же пункт; *е* — распределение устьиц, тот же преп., пункт 5; *ж* — ставроцитное устьице, тот же пункт; *з* — брахипарацитное устьице, тот же пункт; *и* — тот же пункт; длина линейки - 1 см (*а*), 100 мкм (*б*—*е*); Луптюг

Кутикула плотная. Вдоль главного рахиса идут ряды удлиненных клеток, среди которых разбросаны редкие более короткие клетки с крупной папиллой. Такие же папиллозные клетки есть на рахисе пера последнего порядка. Стороны листа почти одинаковые. Нижней принята сторона, от кутикулы которой мезофилл отделяется труднее. Покровные клетки округло-многоугольные, большей частью вытянутые, но ориентированы беспорядочно и лишь местами собраны в неправильные ряды. Радиальные стенки толстые, как бы волокнистые. Периклинальные стенки неровные, местами с неотчетливыми папиллами. Устьица различимы с трудом, так как устьичные ямки мелкие, а покровные клетки такие же, как и побочные. Последние проксимально слегка губовидно утолщены, отчего устьичная ямка оказывается почти полностью закрытой. Большинство устьиц имеет 4 побочные клетки (реже 5). Верхняя сторона отличается большей упорядоченностью покровных клеток в неправильных рядах и более отчетливыми папиллами. Устьичные ямки крупнее, так что устьица видны лучше.

Сравнение. R. antiqua отличается от R. kiuntzeliae более мелкими устьичными ямками и отдельными крупными папиллами на рахисах, а от других видов рода теми же признаками, что и R. kiuntzeliae. О морфологических отличиях R. antiqua от других видов судить трудно.

Местонахождение. Луптюг (голотип и несколько мелких фрагментов перышек и рахисов из одного слоя).

Род Permotheca Zalessky, 1929

Типовой вид — P. sardykense Zalessky (1929), Татарская АССР, верхнеказанский подъярус.

Диагноз. Изолированные синангии, состоящие из слившихся лишь в основании спорангиев. Очертания спорангиев — от линейных с приостренными верхушками до широкоовальных. Клетки спорангиальной стенки расположены продольными рядами, иногда восходящими по спирали.

Замечания. При первом описании род Permotheca был помещен среди растений неопределенного систематического положения. Типовой материал происходит из местонахождения Кулларово на р. Сардык (Татария), в котором растительные остатки лишены фитолеймы. Поэтому невозможно изучить строение стенки спорангия и пыльцы ни в типовом, ни в повторном материале. Относя к этому роду синангии с определенной пыльцой и определенным строением стенки, мы исходим из следующих соображений. В перми Русской платформы и Приуралья (в том числе Печорского) остатки, подобные Permotheca, очень обычны. В некоторых случаях очевидна их прижизненная связь с разными представителями порядка Peltaspermales и семейств Peltaspermaceae и Cardiolepidaceae. Однако указать эпиморфологические признаки, по которым можно различить синангии, связываемые с разными растениями, невозможно. Внутривидовая изменчивость по таким признакам, как количество, форма и размеры спорангиев, очень велика. Поэтому выделять отдельные роды пришлось бы по строению стенки и пыльцы. Сохранность стенки обычно плохая, кутикула тонкая, с неясными оттисками клеток. По строению стенки синангии с разной пыльцой (Protohaploxypinus и Vesicaspora), почти не отличаются. Вследствие этого придется опираться на различие пыльцы и родовая систематика синангиев окажется в слишком тесной зависимости от родовой систематики пыльцы. Это нежелательно, так как роды, введенные для дисперсной пыльцы, выделялись без учета ее внутривидовой изменчивости in situ (неудивительно, что в одном спорангии приходится встречать миоспоры разных форм-родов).

Хотя строение пыльцы — важный таксономический признак, для обоснования родов мужских фруктификаций важно знать и общую конструкцию фертильного побега. Спорангии типа Permotheca встречались в прикреплении лишь к небольшим фрагментам осей, тип ветвления которых неизвестен. Поэтому лучше воздержаться от выделения описанных ниже синангиев с разной пыльцой в отдельные роды.

Синангии Permotheca по эпиморфологическим признакам можно сравнивать с изолированными синангиями и сорусами многих палеозойских и мезозойских голосеменных (Telangium, Telangiopsis, Pterispermostrobus, Callipterianthus, Idanothekion, Callandrium, Antevsia, разные виды триасовых Antholithus и др.). Сравнение с этими родами излишне, поскольку в их диагнозах так или иначе учтена общая конструкция побега, неизвестная у Permotheca. Поэтому ограничимся сравнением с родами, установленными по изолированным спорангиям и синангиям. Род Asterodiscus Zalessky, 1937 отличается от Permotheca правильным розетковидным расположением спорангиев. Это отличие может оказаться несущественным, тем более что в Asterodiscus найдена пыльца Protohaploxypinus. Возможно, что род Anthicocladus Zalessky, описанный по побегу с прикрепленными по спирали (?) розетковидными органами, и Asterodiscus — мужские фруктификации одного рода. Изолированные спорангии и группы спорангиев с пыльцой типа Protohaploxypinus известны в верхнем палеозое Гондваны и описаны как Arberiella (Pant, Nautiyal, 1960). Этот род принадлежит арбериевым (глоссоптеридам) и отличается от Permotheca свободными спорангиями, которые собраны в группы, но не срастаются в основании. Очень близки к Permotheca мужские фруктификации Callipteris naumannii (Gutb.) Sterzel (Bartel, Kozur, 1981), которые, однако, трактуются описавшими их авторами не как синангии, а как плоские микроспорофиллы со свободно сидящими на них спорангиями и сближаются с родом Pterispermostrobus.

Род Permotheca весьма обычен в татариновой флоре. Ниже описываются экземпляры, из которых извлечена пыльца. Прочие экземпляры определялись как Permotheca sp.

Permotheca striatifera S. Meyen et Gomankov, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 8—13, табл. XIV, фиг. 1—4; рис. 63

Эпитет вида striatifera (лат.) — несущая бороздки.

Permotheca sp.: Meyen, 1982а, с. 36, табл. 6, фиг. 48—51, рис. 15А, 15В.

Голотип — ГИН № 3981/606-15 (табл. XIII, фиг. 11—13; рис. *63а*); Исады.

Описание. Синангии очень разнообразны по форме и размерам спорангиев. Самые крупные экземпляры сложены спорангиями до 10 мм в длину, у самых мелких спорангии 1—1,5 мм в длину. Возможно, что размер спорангиев имеет видовое значение, так как в одном слое он варьирует не более чем вдвое при сохранении прочих признаков. Но выделение видов по этому признаку преждевременно. Судя по тому, что в некоторых мелких спорангиях найдена вполне сформировавшаяся пыльца, а в некоторых крупных — слитные массы пыльцы, разница в размерах не связана с неодинаковой зрелостью спорангиев.

Спорангии овальные, обратнояйцевидные, языковидные, с широким основанием и округлой или слабо приостренной верхушкой. В основании спорангии сливаются, о чем свидетельствует не только отсутствие ясных границ между ними, но также их неразделенность в пучках и упорядоченная ориентировка. В одном случае синангии найдены в прикреплении к фрагменту оси (рис. *63г*). Возможно, что прикрепление было спиральным.

Споровая масса в недозревших спорангиях имеет заостренные дистальный и проксимальный концы. Она покрыта зернистой мембраной с неясными контурами крупных клеток (табл. XIII, фиг. 11). Эта тапетальная (?) мембрана по своей тонкой структуре и очертанию клеток сходна с мегаспоровой мембраной ассоциирующих семян Salpingocarpus. В нераспавшихся скоплениях пыльцы много таких же зерен (тельца Убиша?), что и на этих мембранах. Наружная кутикула очень тонкая, прозрачная, с очень мелкой точечностью. Швы клеток почти неразличимы, но местами видно, что клетки крупные, сильно вытянуты вдоль спорангия. Устьица не найдены.

Пыльца типа Protohaploxypinus, т.е. протодисаккатная, с двумя протосаккусами и ребристым телом. Ячейки в толще протосаккуса сильно варьируют в размере. При наблюдении с большим увеличением можно видеть переход от таких зерен, у которых ячейки выглядят как светлые пятнышки на темном фоне, до зерен с довольно отчетливой ячеистостью. В последнем случае ячейки заполняют весь протосаккус, а не располагаются лишь по стенке, как у мешковой пыльцы.

Изредка встречаются диплоксипиноидные зерна с более плотным небольшим телом и менее правильной ребристостью. Такие зерна в дисперсном состоянии определяют как Protodiploxypinus, Striatopodocarpites и др. Их мешки хорошо развиты, а тело явно недоразвито (более плотная экзина вообще характерна для недоразвитых миоспор). Если спорангий опустошен и в нем остались лишь единичные зерна, прилипшие к стенке изнутри, то рассмотреть их

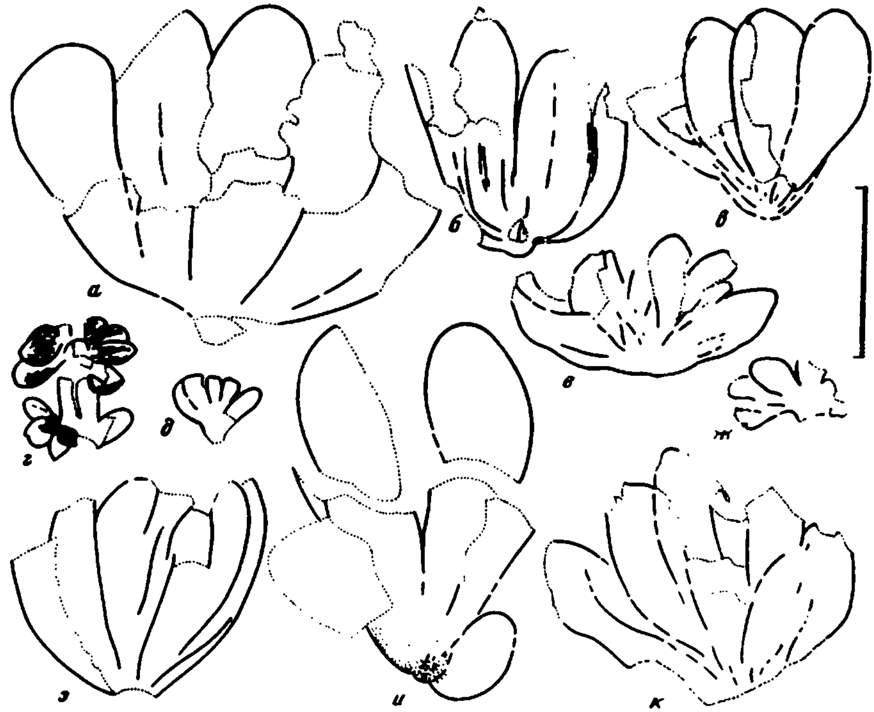


Рис. 63. Permotheca striatifera sp. nov.:
а — голотип N 3981/606-15; *б* — экз. N 3954/417-1; *в* — экз. 3981/47а-17; *г* — экз. N 3783/10А-25; *д* — экз. N 3782/220-1; *е* — экз. N 3773/1442; *ж* — экз. N 3782/274-8; *з* — экз. 3773/1399-1; *и* — N 3772/1346в; *к* — экз. N 3954/67-3; Исады (*а*—*в*, *к*), Титово (*г*, *д*, *ж*), Александровка (*е*, *з*, *и*)

строение на фоне тапетальной мембраны трудно. Ее зернистость полностью скрадывает ребристость налегающих зерен пыльцы, которую можно принять за неребристую. Именно такая ошибка была допущена при интерпретации пыльцы в экз. N 3773/1346а (Meyen, 1982а, табл. 6, фиг. 50, 51, рис. 160), которая была описана как неребристая, типа Alisporites—Falcisporites.

В синангиях из Александровки обнаружены смоляные тельца (Meyen, 1982а, табл. 6, фиг. 51). Возможно, это видовой признак.

С р а в н е н и е. ' P. striatifera отличается от P. sardykense более отчетливым срастанием спорангиев и в целом большей компактностью синангиев. Дальнейшее сравнение невозможно из-за плохой сохранности P. sardykense.

С и с т е м а т и ч е с к а я п р и н а д л е ж н о с т ь. В спорангиях P. striatifera обнаружена та же пыльца Protohaploxypinus, что и в семенах Salpingocarpus bicornutus, принадлежащих Peltaspermaceae (см. выше), причем другой пыльцы в этих семенах не найдено. Ассоциация Protohaploxypinus и фрагментов Tatarina в копролите (Мейен, 1981) указывает на их прижизненную связь. В захоронениях P. striatifera ассоциирует с разными голосеменными, но только ассоциация с Tatarina и Peltaspermopsis выдерживается во всех местонахождениях (Исады, Аристово, Титово, Александровка). В Исадах найдены массовые скопления P. striatifera вместе с Tatarina, Peltaspermopsis, Phylladoderma (Aequistomia) и Quadrocladus. Мужские фруктификации двух последних родов (P. vesicasporoides и Dvinostrobus) известны и встречаются здесь же. Других голосеменных, кроме Tatarina и Peltaspermopsis, которым могли бы принадлежать синангии P. striatifera, в прослоях с их массовыми захоронениями нет. В Аристове в плотных прослоях встречены только P. striatifera, большое количество Tatarina и немногочисленные Quadrocladus. Других голосеменных в этих прослоях нет. В Александровке P. striatifera ассоциирует из голосеменных только с Tatarina—Pursongia, сульцивными кордаитами и их семенами (Samaropsis irregularis) и единичными хвойными типа Quadrocladus. В Титове вместе с P. striatifera встречаются Tatarina, Peltaspermopsis, Rhaphidopteris, Stiphorus, Glossophyllum и Quadrocladus. Мужские фруктификации, соответствующие Rhaphidopteris, Stiphirus и Glossophyllum, неизвестны. С казанским видом R. praecursoria скорее всего сочетается пыльца типа Alisporites—Falcisporites (Meyen, 1979b). Может быть, то же сочетание свойственно и Rhaphidopteris из татариновой флоры. С триасовыми Glossophyllum—Leuthardtia сочетаются микроспороклады Antholithus wettsteinii Krasser с монокольпатной пыльцой типа Cycadopites, не найденной в местонахождении Титово. Не исключено, что ассоциации Glossophyllum—Stiphorus в этом местонахождении соответствуют пыльца Protohaploxypinus и синангии P. striatifera. Таким образом, связывать синангии P. striatifera только с Tatarina—Peltaspermopsis преждевременно. Вполне возможно, что синангии и пыльца того же типа свойственны разным родам пельтаспермовых.

Местонахождения. Исады (18 экз.), Аристово (4 экз.), Титово (6 экз.), Александровка (4 экз.). В скобках указано число экземпляров, из которых извлечена пыльца.

Permotheca vesicasporoides S. Meyen, Esaulova et Gomankov, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 5—15, табл. XV, фиг. 1, 2; рис. 64*а*—*ж*

Permotheca sp.: Meyen, 1982a,c. 36; табл. 6, фиг. 45—47; рис. 15*с*.

Эпитет вида от рода Vesicaspora (дисперсная пыльца).

Голотип — ГИН N 3981/606-17 (табл. XIV, фиг. 5, 6, 10—15; рис. 64*а*); Исады.

Описание. Синангии сильно варьируют по форме, количеству и размерам спорангиев. Голотипом выбран синангий из многочисленных (более 15) узколанцетных спорангиев длиной до 7 мм и шириной 1,2—1,7 мм, с приостренными верхушками. В том же месте встречены синангии с более мелкими и малочисленными спорангиями (рис. 64*г,д*). У одного из них (рис. 64*е*) хорошо видна естественно отмацерированная споровая масса, принадлежащая сразу двум слившимся в нижней части спорангиям. У остальных экземпляров споровые массы спорангиев раздельные. Тапетальная мембрана такая же, как у P. striatifera. Наружная кутикула тонкая, несет швы клеток, вытянутых вдоль спорангия. На некоторых клетках есть вздутия (папиллы), иногда на их месте остается правильное отверстие.

Пыльца типа Vesicaspora magnalis (Andreyeva) Hart, примерно такая же, как и ассоциирующая с Phylladoderma subgen. Phylladoderma (Гоманьков, Мейен, 1980) и обнаруживающая ту же изменчивость. Эта пыльца протомоносаккатная. Протосаккус разделен на два крыла, связанных у концов сулькуса перемычками, положение относительно экватора и ширина которых может сильно варьировать. Размер ячеек в протосаккусе варьирует так же, как у P. striatifera. Встречаются диплоксипиноидные зерна с недоразвитым неребристым телом и утолщенной экзиной.

Сравнение. Различить виды P. striatifera и P. vesicasporoides, не получив пыльцы из спорангиев, нельзя. У P. striatifera на кутикуле нет папиллообразных вздутий.

Систематическая принадлежность. Органическая связь пыльцы Vesicaspora ex gr. magnalis, листьев Phylladoderma, капсул Cardiolepis и семян

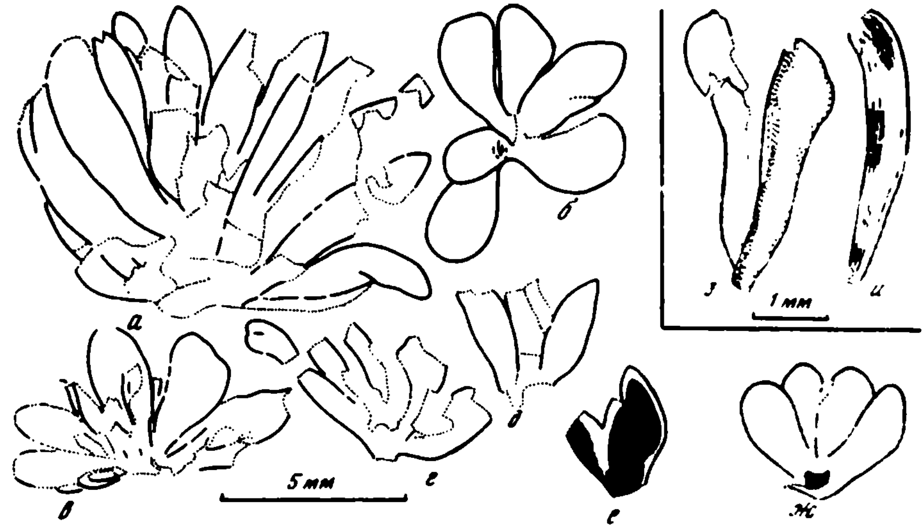


Рис. 64. Permotheca vesicasporoides sp. nov. (*а-ж*) P.? vittatinifera sp. nov. (*з, и*):
а — голотип N 3981/606-17 (см. табл. XIV, фиг. 5, 6, 10—15); *б* — экз. N 4552/402-1; *в* — экз. N 4552/352-1; *г* — экз. 3782/7-3; *д* — экз. 3954/140; *е* — экз. N 3954/265-1; *ж* — 3743/173-1; *з* — преп. N 4552/465-А-15; *и* — преп. N 4552/465-А-9; Исады (*а, д, е*), Аристово (*б, в, з, и*), Титово (*г*), Красный Камень (*ж*; см. описание)

Nucicarpus показана раньше (Мейен, Гоманьков, 1971; Мейен, 1977; Гоманьков, Мейен, 1980; Meyen, 1982a). В татариновой флоре род Phylladoderma представлен лишь подродом Aequistomia, с которым P. vesicasporoides ассоциирует в Исадах, Титове и Аристове. В Печорском Приуралье P. vesicasporoides ассоциирует с подродом Phylladoderma и пока представлена лишь мелкими экземплярами (рис. 64*ж*). На некоторых из них клетки образуют спирально восходящие ряды. Возможно, что P. sardykense также принадлежит растениям с листвой Phylladoderma, но убедиться в этом нельзя. В типовом местонахождении P. sardykense листья Phylladoderma встречаются.

Местонахождения. Исады (4 экз.), Аристово (7 экз.), Титово (3 экз.), а также Печорское Нриуралье, правый берег р. Большая Сыня, 12 км выше р. Красный Камень (обн. 55, слой 9, обр. 1, сборы Ф.И. Енцовой, 1959 г.), печорская серия, верхняя пермь (2 экз.). В скобках указано число экземпляров, из которых извлечена пыльца.

Permotheca? vittatinifera S. Meyen et Gomankov, sp. nov.

Табл. XV, фиг. 3—5; рис. 64*з,и*

Эпитет вида от рода Vittatina (дисперсная пыльца) и fera (лат.) — несущая.

Спорангий с пыльцой типа Vittatina: Meyen, 1982a, с. 36, табл. 7, фиг. 55—59.

Голотип — ГИН N 4552/465-3 (табл. XV, фиг. 3—5); Аристово.

Описание. Известны лишь изолированные спорангии, полученные из типового местонахождения с помощью объемной мацерации. Спорангии сильно вытянутые, длиной 3—4 мм, шириной 0,5—0,7 мм, почти линейные или с несколько расширенной верхушкой. Один спорангий продольно расщеплен (рис. 64*з*) и, возможно, указывает на способ раскрытия. Много пыльцы найдено лишь в одном спорангии (голотипе). Остальные пустые, но в остальном подобны голотипу. Немацерированная стенка темная, толстая, сложена правильными рядами вытянутых клеток. В верхушке клетки короче и собраны в спиральные ряды. Радиальные стенки клеток неотчетливые, периклинальные —

гладкие. Устьиц нет. Количество спор в спорангии небольшое (судя по размеру споровой массы в одном спорангии). Пыльца типа Vittatina subsaccata f. connectivalis Sauer ex Warjuchina, идентичная той, которая связывалась нами с Peltaspermopsis buevichiae (Гоманьков, Мейен, 1979). Ее проксимальная поверхность покрыта сильно вытянутыми в плане веррукими, собранными в продольные ребра. Около экватора верруки становятся более изометричными и уменьшаются в размерах, постепенно переходя в тонкозернистую структуру дистальной стороны. На суженных концах зерна изометричные верруки образуют скопления, напоминающие "зачаточные воздушные мешки", а на дистальной стороне — поперечный тяж. Положение этой пыльцы в палинологической классификации остается неопределенным, так как не ясно соотношение структур, рассматриваемых нами как скопления веррук на суженных концах пыльцевого зерна, и "зачаточных воздушных мешков". Так, например, С.Р. Самойлович (1953, с. 44) при первоописании вида V. subsaccata отмечает, что "вместо сетчатой скульптуры (видимо, структуры типа протосаккуса — *А.Г.*) у некоторых пыльцевых зерен на суженных частях тела наблюдается крупная зернистость". Судя по изображению, именно такой структурой обладал экземпляр, выбранный голотипом этого вида. Описываемая пыльца может быть сближена с такими таксонами, как V. subsaccata f. connectivalis Sauer ex Warjuchina, V. subsaccata f. crispa Djupina, неформальная подгруппа 4 первой группы Г.В. Дюпиной (Дюпина, 1975), V. costabilis Wilson. Окончательное решение рассматриваемого вопроса невозможно без ревизии вида V. subsaccata и всего рода Vittatina в целом, необходимость которой остро ощущается в современной палинологии верхнего палеозоя (Дюпина, 1975).

Сравнение. Помимо строения пыльцы описываемый вид отличается гораздо более мелкими и узкими спорангиями. Соединения спорангиев в синангии не наблюдалось. Поэтому вид отнесен к Permotheca со знаком вопроса. В пользу принадлежности к этому роду свидетельствует систематическая близость пельтаспермовых, продуцировавших пыльцу Vittatina и Protohaploxypinus. Спорангии с ребристой безмешковой пыльцой известны в верхнем палеозое Индии. Это Lithangium (дисперсные спорангии; Pant, Nautiyal, 1960) и Kendostrobus (такие же спорангии в прикреплении к оси компактными розетками; Surange, Chandra, 1972—1974). Их пыльца (типа Kendosporites отличается от Vittatina внешним ребристым периспорием, неустойчивым к мацерации и покрывающим ребристую экзину.

Систематическая принадлежность. На принадлежность пыльцы типа Vittatina subsaccata f. connectivalis к сем. Peltaspermaceae указывают ее массовые скопления внутри пельтоидов Peltaspermopsis buevichiae, находки той же пыльцы в семенах Salpingocarpus variabilis наряду с явно чуждой пыльцой (Scutasporites и Cedripites) и ассоциация в захоронениях с Tatarina и Peltaspermopsis. Возможно, что более древняя пыльца типа Vittatina из верхов карбона и перми продуцировалась и другими представителями Peltaspermales, в том числе имевшими вайи типа Callipteris.

Местонахождения. Аристово (9 спорангиев), Исады (1 спорангий, cf.).

ПОРЯДОК LEPTOSTROBALES. ЛЕПТОСТРОБОВЫЕ

Порядок Leptostrobales (=Czekanowskiales) считается обычно типично мезозойской группой растений, распространенной от рэта до верхнего мела. В татариновой флоре он представлен редкими остатками листьев, с некоторым сомнением отнесенными нами к роду Sphenarion. Остатки фруктификаций, которые можно было бы связать с этим порядком, в наших материалах не обнаружены. Таким образом, присутствие лептостробовых в татариновой флоре не вполне достоверно. Однако, если учесть отмеченную выше их близость к пельтаспермовым — основным доминантам татариновой флоры, — а также общий мезофитный характер этой флоры, то можно не удивляться тому, что и этот мезофитный порядок уходит в нее своими корнями. Возможно, что именно лептостробовым принадлежит монокольпатная пыльца, спорадически встречающаяся в верхнетатарских спорово-пыльцевых комплексах Русской платформы, хотя она также может принадлежать растениям с листвой Glossophyllum и фруктификациями Stiphorus. Интересно, что в спорово-пыльцевом комплексе из местонахождения Калиновка (откуда происходит основная часть остатков Sphenarion) монокольпатная пыльца сравнительно многочисленна и представлена двумя разными морфологическими типами.

Род Sphenarion Harris et Miller, 1974

Sphenarion? sp. AVG-1

Табл. IX, фиг. 3,4

Описание. Имеются фрагментарные отпечатки листьев с фитолеймой и дисперсные кутикулы. Фрагменты листьев линейные, 1,5—3 мм в ширину. Максимальная наблюдавшаяся длина 35 мм. У одного фрагмента сохранилась закругленная верхушка. Основания листьев и их дихотомическое деление не наблюдалось, характер жилкования неизвестен. На одном штуфе были обнаружены два фрагмента, лежащие параллельно и почти вплотную друг к другу. Это может свидетельствовать о том, что они прикрепляются к одному побегу или являются сегментами одного дихотомирующего листа.

Обе стороны листа имеют примерно одинаковое эпидермальное строение. Устьица собраны в компактные полосы. Большинство полос состоит из одного довольно правильного ряда устьиц, но есть полосы, в пределах которых устьица разбросаны беспорядочно. Покровные клетки вне устьичных полос обычно удлиненные и образуют более или менее правильные ряды, а в пределах устьичных полос они более изометричные и рядов не образуют. Радиальные стенки клеток прямые или слегка изогнутые, ровные. Папиллы отсутствуют. Устьица моноцикличные или неполно дицикличные, погруженные, ориентированы продольно. Побочные и венечные клетки кутинизированы чуть сильнее, чем покровные; изредка их проксимальные части несут губообразные утолщения. Замыкающие клетки сохраняются редко в виде небольших кутиновых тяжей полулунной формы.

Сравнение. По своей эпидермальной структуре описываемые остатки очень сходны с лептостробовыми и особенно с родом Czekanowskia (Harris et al., 1974). Правда, основной признак, характерный по мнению Т.М. Гарисса и его соавторов для листьев лептостробовых, — опадение их вместе с укороченными побегами — нами не наблюдался, однако это вполне может быть связано с фрагментарностью нашего материала. В основу классификации листьев лептостробовых Гаррис с соавторами кладет морфологические признаки — размеры и форму листовой пластинки. Если основываться на этих признаках, то наши остатки обнаруживают сходство с двумя другими родами лептостробовых, описанных в упомянутой работе, — Solenites (простые, недихотомируюшие листья, но в ширину не превышающие 1 мм) и Sphenarion (ширина листьев более 1 мм, но сами листья обычно дихотомируют, хотя и не всегда). Не имея оснований для "перевзвешивания" признаков, используемых Т.М. Гаррисом и его соавторами, мы относим описываемые остатки к роду Sphenarion, хотя их родовая, а тем более видовая принадлежность остается, конечно, не вполне определенной.

Местонахождения. Калиновка (5 отпечатков с фитолеймами), Титово (1 дисперсная кутикула), Залазна (1 дисперсная кутикула).

КЛАСС CONIFEROPSIDA (PINOPSIDA). КОНИФЕРОПСИДЫ

ПОРЯДОК CORDAITANTHALES. КОРДАИТАНТОВЫЕ

СЕМЕЙСТВО VOJNOVSKYACEAE NEUBURG, 1963

Характеристика и объем семейства Vojnovskyaceae приняты здесь в том виде, как они предложены С.В. Мейеном (1982б). Женские фруктификации (род Vojnovskya) представлены сложными полиспермами. На оси сидят чешуевидные листья типа Nephropsis. Несколько выше каждого такого листа прикрепляется обратноконический полисперм с множеством загнутых назад семяножек. На расширенной верхушке полисперма сидят семена типа Samaropsis и Sylvella (?) Микроспорокладьі ветвистые, с одиночными спорангиями на концах ответвлений (Kuznetzkia S. Meyen, 1982). Пыльца протомоносаккатная (типа Cordaitina). Листья типа Cordaites.

В татариновой флоре войновскиевые представлены ассоциацией листьев Cordaites clercii Zal., чешуи типа Crassinervia и семян Samaropsis irregularis Neub. (табл. XV, фиг. 6—8; рис. 65). В верхней перми Сибири эти же семена ассоциируют с такими же листьями (а также с микроспорокладами Kuznetskia). То, что эта ассоциация выдерживается на фоне существенно разных комплексов флоры, указывает на прижизненную связь ее элементов. Хотя C. clercii и S. irregularis помещаются здесь в семейство Vojnovskyaceae, относить к тому же семейству все виды этих родов нельзя. Cordaites и Samaropsis — форм-роды, виды которых относятся к разным семействам.

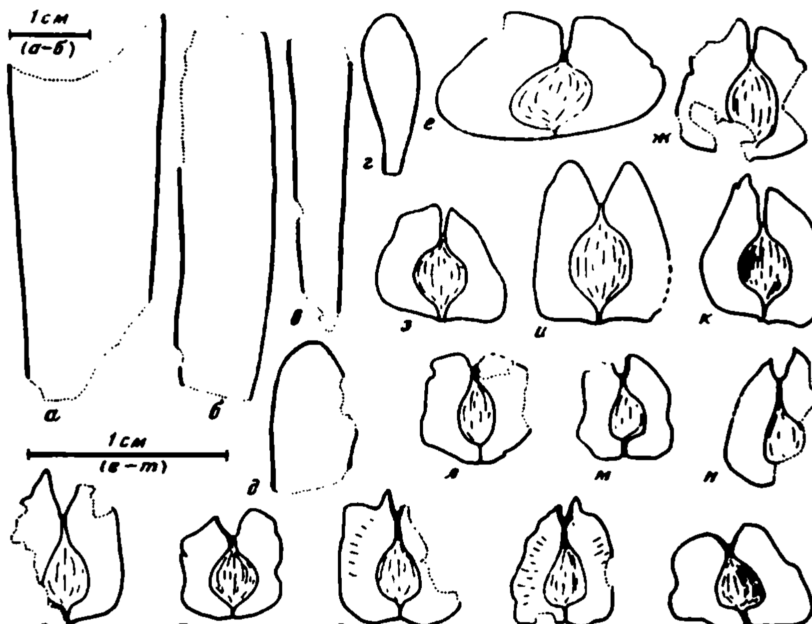


Рис. 65. Cordaites clercii Zal. (*а—д*) и Samaropsis irregularis Neub. (*е—к*), ассоциирующие в Александровке; для сравнения приведены (*л—т*) семена того же вида из типового местонахождения (Кузбасс, левый берег р. Томи у дер. Ерунаковой, почва пласта 81):

а — экз. N 3773/1415а; *б* — экз. N 3773/13466; *в* — экз. N 3773/1391; *г* — экз. N 3758/139; *д* — экз. N 3773/1418; *е* — экз. N 3773/1290; *ж* — экз. N 3773/1303; *з* — экз. N 3773/1341; *и* — экз. N 3773/1342; *к* — экз. N 3773/1292; *л* — экз. N 2761/614-2; *м* — экз. N 2761/614-5; *н* — экз. N 2761/614-1; *о* — экз. N 2761/614-3 (Нейбург, 1948, табл. 73; фиг. 22а); *п* - экз. N 2761/614-4 (там же, фиг. 22); *р* — экз. N 2761/612-1 (там же, фиг. 22с); *с* — экз. N 2761/612-2 (там же, фиг. 22); *т* — экз. N 2761/613 (там же, фиг. 22е)

ПОРЯДОК CONIFERALES (PINALES). ХВОЙНЫЕ.

Место хвойных в общей системе голосеменных рассмотрено в других работах (Мейен, 1982а; Meyen, 1984). В татариновой флоре хвойные представлены вегетативными побегами (Quadrocladus), сочетавшимися с женскими (Sashinia) и мужскими (Dvinostrobus) фруктификациями и пыльцой (Scutasporites и, возможно, Lueckisporites). Реже встречаются вегетативные побеги, отнесенные ниже к роду Geinitzia. Изредка встречаются не описываемые здесь изолированные листья, по эпидермальным признакам сходные с Pseudovoltzia и Ullmannia.

Изучение Sashinia оказалось очень важным для пересмотра основных черт ранней филогении хвойных. Сложные полиспермы Sashinia очень примитивны. На оси полисперма по разреженной спирали сидят брактеи, отличающиеся от вегетативных листьев только большей величиной. В пазухе брактеи располагается фертильный побег, нижняя часть которого покрыта мелкими стерильными листьями, а верхняя часть несет пучок семяножек, завернутых назад и несущих на абаксиальной стороне под завернутой верхушкой по одному семени. Очевидно сходство этих фертильных побегов с пазушным комплексом Cordaitanthus (например, C. duquesnensis Rothw. sp.; см. подробнее: Meyen, 1984). У древнейших хвойных рода Lebachia в пазушном комплексе остается лишь одно семя, его семяножка сильно увеличена. Флорин (Florin, 1938—1945) предполагал, что у других лебахиевых стерильные чешуи пазушного комплекса полностью или частично редуцированы, а семяножки сохранили расположение пучком и дистально несут ортотропные или обращенные семена. Такие фруктификации включались Флорином в роды Ernestiodendron и Walchiostrobus. Однако название Ernestiodendron номенклатурно неправомочно (оно имеет тот же базионим, что и Walchia), поэтому мы будем использовать название Walchiostrobus. Из рода Walchiostrobus при этом исключается вид W. lodevensis Flor. Как показало специальное исследование (см. подробнее: Meyen, 1984), пазушный комплекс Walchiostrobus устроен иначе, чем считал Флорин: семяножки срослись нижними частями в примитивную семенную чешую и несут немного ниже верхушки семена. После их опадения остаются семенные рубцы, ошибочно принятые Флорином за нуцеллюсы семян. Та сторона, к которой прикреплены семена, — верхняя в отношении образовавшейся семенной чешуи. Однако если допустить, что семяножки раньше располагались пучком (как у Sashinia), то эта же сторона по отношению к каждой первичной семяножке будет уже нижней. Иными словами, изучение Sashinia и ее сравнение с Walchiostrobus ясно показывает, что семеносная верхняя сторона семенной чешуи Walchiostrobus и более продвинутых хвойных образуется в результате слияния нижних сторон семяножек, слагающих верхнюю часть пазушного комплекса.

У всех древнейших хвойных, как и у кордаитантовых, наблюдаются сильные отличия между вегетативными листьями, брактеями, стерильными чешуями пазушного комплекса и семяножками. Эти четыре типа органов у Sashinia отличаются несущественно, преимущественно размерами, что, по-видимому, связано с поздней деспециализацией частей, а не с исходной примитивностью этих растений. Тем не менее в остальном Sashinia — очень примитивное хвойное, которое можно отнести к семейству Lebachiaceae. Объем этого семейства надо изменить, исключив из него растения типа Walchiostrobus, которые по присутствию примитивной семенной чешуи можно отнести к семейству Voltziaceae и поместить в самое основание его филогении. Тогда в семействе Lebachiaceae останутся только роды, имеющие пазушный комплекс с многочисленными стерильными листьями (чешуями) и семенами на свободных семяножках. Пока это только роды Lebachia, Sashinia и некоторые казанские хвойные Тимана, описываемые в другой работе. Семейство Lebachiaceae по строению женских фруктификаций имеет еще очень много общего с кордаитантовыми.

Микростробилы Dvinostrobus, ассоциирующие с Sashinia, выглядят более продвинутыми, сравнимыми по специализации с триасовыми Sertostrobus и Darneya (Voltziaceae?). Все же они по общей организации могут быть сравнены и с кордаитантовыми семейства Rufloriaceae (род Cladostrobus). Поскольку микростробилы примитивных хвойных, в том числе лебахиевых и ранних вольциевых, изучены слабо, сейчас трудно оценивать систематическое положение сашиний по строению их мужских фруктификаций. Пыльца, извлеченная из микроспорангиев Dvinostrobus, достаточно продвинутая, протодисаккатная, сходная с пыльцой вольциевых.

По эпидермальным признакам листья Sashinia более сходны с древними вольциевыми (типа "Ernestiodendron"), чем с Lebachia, отсутствием компактных устьичных полос и сходством эпидермального строения разных сторон листа.

Таким образом, Sashinia оказывается растением, обладающим признаками разной степени продвинутости, причем по одним признакам эти растения ближе к лебахиевым, а по другим — к вольциевым. Если учесть, что Sashinia намного моложе наиболее примитивных вольциевых, можно предполагать, что Sashinia — слепая филогенетическая ветвь, идущая от лебахиевых. Тогда черты сходства Sashinia с вольциевыми — следствие параллелизма. С этой, филогенетической точки зрения, Sashinia может быть отнесена к семейству Lebachiaceae.

В татариновой флоре с фруктификациями Sashinia ассоциируют облиственные побеги Quadrocladus, рода, также известного в цехштейновой флоре Западной Европы (Schweitzer, 1960a) и пермотриасовой флоре Сибири (Meyen, 1981), т.е. во флорах, в которых род Sashinia пока неизвестен. Род Quadrocladus ассоциирует с разной пыльцой. В татариновой флоре показана ассоциация побегов Q. dvinensis и микростробилов Dvinostrobus sagittalis с пыльцой Scutasporites. В Сибири Q. sibiricus (Neub.) S. Meyen явно ассоциирует с Lueckisporites (т.е. родом, близким по организации со Scutasporites). Можно предполагать, что та же пыльца в цехштейне соответствует встречающимся там же листьям Quadrocladus, хотя количественные отношения листьев (редких) и пыльцы (очень обычной) в захоронениях расходятся. В казанских отложениях Русской платформы есть побеги, по своим признакам вполне отвечающие диагнозу Quadrocladus. В этих отложениях нет ни Lueckisporites, ни Scutasporites. Не исключено, что пыльца, найденная прилипшей к кутикуле и принадлежащая роду Platysaccus, соответствует этим казанским побегам. Таким образом, род Quadrocladus, по-видимому, превышает объем рода хвойных, установленный по всему комплексу признаков. Вместе с тем все же группировка хвойных, относимых к Quadrocladus, по-видимому, достаточно мотивированная и объединяет близкородственные растения. На это указывают трудности в разграничении видов Quadrocladus.

Часть описанных ниже вегетативных побегов хвойных отнесена к Geinitzia. При этом мы следовали той формальной системе родов, которую предложил Гаррис (Harris, 1969, 1979) для вегетативных побегов юрских хвойных. Эта система в общем может быть принята и для палеозойских хвойных. Правда, в ней вообще не учитываются эпидермальные признаки. Отчасти это, видимо, было реакцией на практикующееся выделение многочисленных родов по одним лишь эпидермальным признакам, в том числе недостаточно отчетливым. По-видимому, полностью пренебрегать эпидермальными признаками в родовой систематике вегетативных побегов нецелесообразно, но надо брать лишь наиболее броские и лучше всего выдерживающиеся признаки, например, наличие компактных устьичных полос в противоположность рассеянным по всему листу устьицам. Дополнение системы родов, предложенной Гаррисом, — задача особого исследования. Поэтому, принимая род Geinitzia в объеме, предложенном этим автором, мы оставляем самостоятельным и род Quadrocladus, хотя по системе Гарриса этот род должен войти в состав Geinitzia.

СЕМЕЙСТВО LEBACHIACEAE FLORIN, 1938

Род Sashinia S. Meyen, 1978

Типовой вид — Sashinia aristovensis S. Meyen.

Диагноз. Сложные полиспермы, состоящие из оси с редко расположенными брактеями, отличающимися от стерильных листьев только большей величиной. В пазухе каждой брактеи прикрепляется полисперм. Его ось несет в нижней части обычные вегетативные листья, а на верхушке — пучок семяножек (моноспермов), сходных с вегетативными листьями и имеющих то же эпидермальное строение. Верхушки семяножек утолщены и образуют терминальную подушку, которая завернута абаксиально. Завернутая вниз часть терминальной подушки укрывает семя, прикрепляющееся к абаксиальной стороне ножки до места ее перегиба. Ассоциирующие вегатативные побеги — типа Quadrocladus, микростробилы типа Dvinostrobus, пыльца типа Scutasporites и Lueckisporites.

Видовой состав. S. aristovensis S. Meyen, S. borealis S. Meyen.

Sashinia aristovensis S. Meyen

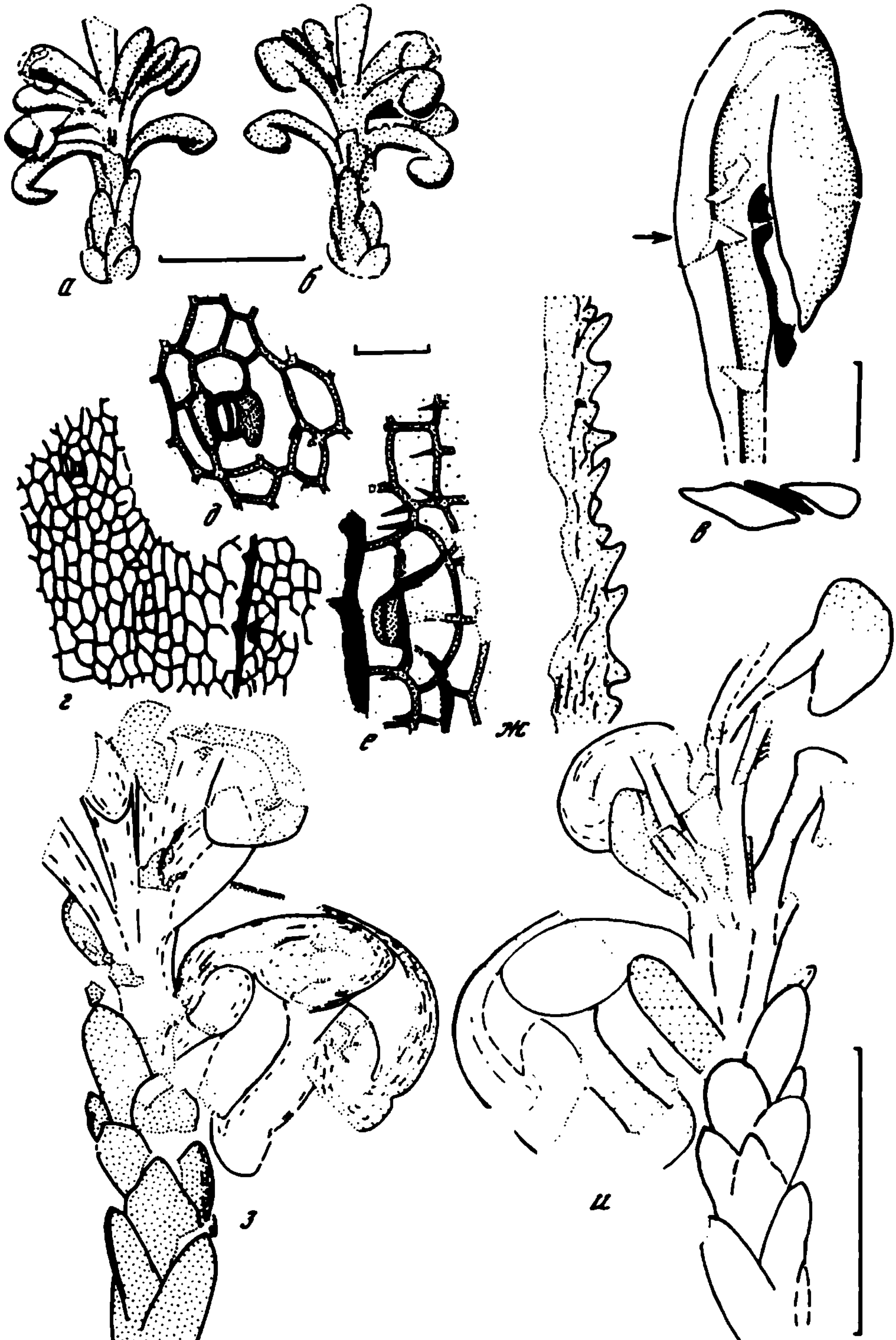
Табл. XV, фиг. 9-12; табл. XVI, фиг. 1—5; рис. 66, 67*а—ж*

Sashinia aristovensis: Meyen, 1976—1978, с. 304—306, табл. 2, фиг. 15, рис. 11—13.

Описание. Укороченные побеги с примерно 10—11 спирально расположенными моноспермами длиной 5—6 мм. Их терминальные подушки длиной 4—5 мм и шириной 2—3 мм первоначально (Meyen, 1976—1978, 1981) интерпретировались как семена. Дополнительная препарировка голотипа и изучение вновь обнаруженных экземпляров показали, что это не так. На табл. XVI, фиг. 1—4 и рис. 67,*а-д* показана изолированная семяножка, найденная с листьями и облиственными побегами Quadrocladus dvinensis. До мацерации этот экземпляр казался вегетативным листом с завернутой верхушкой, заканчивающейся небольшим остроконечием (табл. XVI,фиг. 4; рис. 67,*а*). После мацерации и обработки плавиковой кислотой под завернутой частью обнаружилось отверстие в кутикуле, соответствующее семенному рубцу (табл. XVI, фиг. 2), и части самого семени (рис. 67,*г, д*). На кутикуле семяножки контур семени отмечен уплотнением кутикулы. Мегаспоровая мембрана не найдена. К сожалению, при мацерии фитолейма семени сразу разошлась на небольшие куски, так что соотношение кутинизированных мембран не вполне ясно. На одном небольшом фрагменте видна верхняя часть семени, где кутикулярные мембраны можно отнести или к верхушке нуцеллюса с сальпинксом, или к внутренней поверхности интегумента с микропиле. Внутри заключена мешковая неребристая пыльца, отнести которую к определенному форм-роду из-за неудачной ориентировки и смятия невозможно. Судя по слабой кутинизации мембран и величине, семя было недоразвито.

Дополнительное препарирование голотипа показало, что почти со всех его семяножек семена опали (их отсутствие и послужило основанием для трактовки терминальных подушек как семян). Однако у одной семяножки (рис. 66,*в*) под плотно прижатой завернутой частью подушки после удаления небольшого количества породы открылся край семени. Его гладкая и более темная фитолейма ясно отделяется от более неровной и светлой фитолеймы подушки. При этом между семенем и дистальной частью подушки еще остался тонкий слой породы, удалять которую рискованно. Приведенная интерпретация семяножки S. aristovensis полностью подтверждается аналогичными новыми данными о S. borealus (см. ниже).

Менее всего понятно соотношение кутинизированных мембран внутри семени. У трех экземпляров получена шлемовидная мембрана, по-видимому относящаяся к нуцеллюсу. Волокнистая структура кутикулы скрадывает очертания клеток. Верхняя часть этой мембраны вытянута в трубку, немного расширяющуюся на


а
б
в
г
д
е
ж
з
и

верхушке. К этой мембране прилегает более тонкая с отчетливой системой клеток, по-видимому относящаяся к внутренней поверхности интегумента. Не вполне ясно, есть ли соединение этих кутикул в верхней части трубки (табл. XV, фиг. 9—12). Если его нет, то можно принять указанную интерпретацию обеих мембран. Тогда семена Sashinia по присутствию длинного сальпинкса можно сравнивать с семенами хвойных Pseudovoltzia и Ullmannia (Schweitzer, 1963), а также с семенами Salpingocarpus, принадлежащими пельтаспермовым. Если же указанные две мембраны соединялись, то первую мембрану с волокнистой текстурой можно будет отнести к внутренней поверхности интегумента, ее трубчатую часть — к микропиле, а вторую кутикулу — к наружной поверхности интегумента. Вторая интерпретация менее вероятна.

В семенах S. aristovensis найдена протодисаккатная пыльца с неребристым (см. выше) и ребристым (типа Protohaploxypinus) телом. Пыльца второго типа, очевидно, чуждая.

Эпидермальное строение ножки ниже терминальной подушки такое же, как и у вегетативных листьев Quadrocladus dvinensis. Покровные клетки расположены довольно правильными рядами. Покровные клетки подушки изометричные и собраны в ряды только по ее краям. Кутикула толще на наружной стороне подушки.

Местонахождения. Аристово (2 пазушных полисперма и 5 изолированных семяножек с сильно разрушенными или утраченными семенами), Титово (изолированная семяножка с семенем).

Sashinia borealis S. Meyen

Табл. XV, фиг. 13; рис. 67*з*—*к*, 68*а*—*д*, *ж*, 69

Sashinia borealis: Meyen, 1981, с. 162—165, табл. 1, фиг. 5—7, табл. 2, фиг. 19—21, рис. 4—6, 8—13.

Описание. Имеется фрагмент полисперма. На оси длиной более 40 мм и шириной 2 мм по разреженной спирали под острым углом сидят брактеи 1—1,2 мм шириной и 6—7 мм длиной. В пазухе брактеи располагается полисперм. Его нижняя часть облиствена, а верхушка несет 2—6 семяножек длиной 6—8 мм (до наружного перегиба терминальной подушки). Эпидермальное строение брактей, листьев полисперма и семяножек то же, что и у листьев Quadrocladus borealis (см. описание ниже). В терминальной подушке покровные клетки изометричные и собраны в ряды только по краям подушки.

Верхняя часть одной семяножки была мацерирована (рис. 67*з*—*к*, 68*в*). До отделения фитолеймы от штуфа (рис. 68*в*) была видна тыльная сторона терминальной подушки с полукруглой складкой, образовавшейся от дорзивентрального сплющивания подушки. После снятия части фитолеймы (рис. 67*з*—*к*) конец завернутой части подушки остался в породе. Тонкий слой породы, проникшей между семенем и завернутой частью подушки, обломился и осыпался при снятии фитолеймы, но остался ниже и сохранил отчетливый оттиск верхушки и правого бока семени (рис. 67*з*). Фитолейма семени раскрошилась, так что после мацерации оказалось невозможным достоверно установить первичные соотношения кутинизированных мембран. Ясно видна наружная кутикула верхушки интегумента (табл. XV, фиг. 13; рис. 68*а*). Ниже верхушки эпидерма интегумента, видимо, мало отличалась от эпидермы терминальной подушки и поэтому не распознается среди мелких фрагментов кутикулы в препарате. Есть небольшая мембрана с волокнистой структурой,

Рис. 66. Sashinia aristovensis S. Meyen, голотип N 4552/296-1 (*а*—*ж*) и паратипы (*з*, *и*):

а, *б* — трансфер-препарат с обеих сторон; *в* — третий справа и снизу моносперм с неопавшим семенем (зачернено) под завернутой терминальной полушкой, внизу — поперечное сечение в месте, показанном стрелкой; *г* — эпидермальное строение края стерильного листа в основании пазушного комплекса, преп. N 4552/296-16; *д* — то же, устьице; *е* — то же, устьице со смещенным набок передним двориком; *ж* — то же, зубчики края; *з*, *и* — экз. N 4552/92, 92А (отпечаток и противоотпечаток); длина линейки — 1 см (*а*, *б*, *з*, *и*), 1 мм (*в*), 100 мкм (*г*—*ж*); Аристово

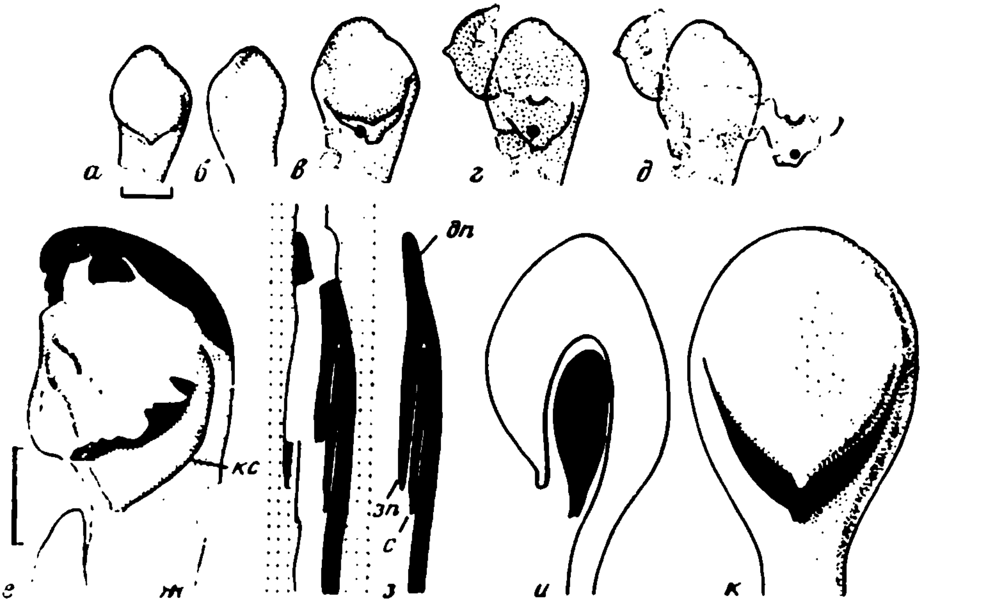


Рис. 67. Sashinia aristovensis S. Meyen (*а—д*), S. dvinensis S. Meyen (е—з) и Sashinia без уточнения вида (*и, к*):

а — терминальная подушка моносперма (см. табл. XVI, фиг. 1—4), экз. N 3782/10-1, вид до мацерации; *б* — то же с обратной стороны; *в* — то же после мацерации (вызвавшей увеличение размеров) и удаления породы из-под завернутой верхушки моносперма, под которой открылся контур семени; *г* — то же, кутикула верхушки отвернута, открылась часть семенного рубца и часть внешней кутикулы семени; *д* — то же, кутикула семени, слившаяся с кутикулой моносперма отвернута (вид до заделки препарата N 3782/10-1; кутикулу около семенного рубца см. на табл. XVI, фиг. 2); *е* — тот же моносперм с неопавшим семенем, что и на рис. 59,*б*, *в* (*кс* — контур семени); *ж* — то же в схематическом продольном разрезе с учетом противоотпечатка (справа), *з* — то же, реставрация фитолеймы до раскола штуфа (*дп* — дистальная часть терминальной подушки; *зп* — завернутая часть подушки; *с* — семя); *и* — реконструкция терминальной подушки с семенем (зачернено) в продольном разрезе; *к* — то же, вид с абаксиальной стороны; длина линейки 1 мм; Титово (*а—д*); Виледь (*е—з*)

венчаемая расширяющейся вверх трубкой. Это, видимо, кутикула нуцеллюса с сальпинксом. Судя по величине этой мембраны, нуцеллюс был недоразвитым. Мегаспоровая мембрана небольшая, очень тонкая и сильно смята. Фрагменты кутикулы с двойной системой клеток могут соответствовать внутренним кутикулам интегумента, соединявшимся из-за недоразвития нуцеллюса.

Сравнение. S. borealis отличается от S. aristovensis меньшим числом семяножек в пазушном побеге и их меньшими размерами. Стерильные листья пазушного полисперма обоих видов отличаются теми же признаками, что и виды Quadrocladus dvinensis (соответствуют ассоциирующим S. aristovensis) и Q. borealis (соответствуют S. borealis).

Местонахождение. Виледь (голотип и несколько фрагментов, возможно являющихся семяножками или брактеями).

Род Dvinostrobus Gomankov et S. Meyen, gen. nov.

Родовое название — по реке Малой Северной Двине.

Типовой вид — Dvinostrobus sagittalis sp. nov.

Диагноз. На неветвящейся оси по спирали располагаются микроспорофиллы, завершающиеся треугольным дистальным щитком и несущие спорангии, которые сидят по два на коротких дихотомирующих спорангиофорах. Пыльца типа Scutasporites.

Видовой состав. Типовой вид.

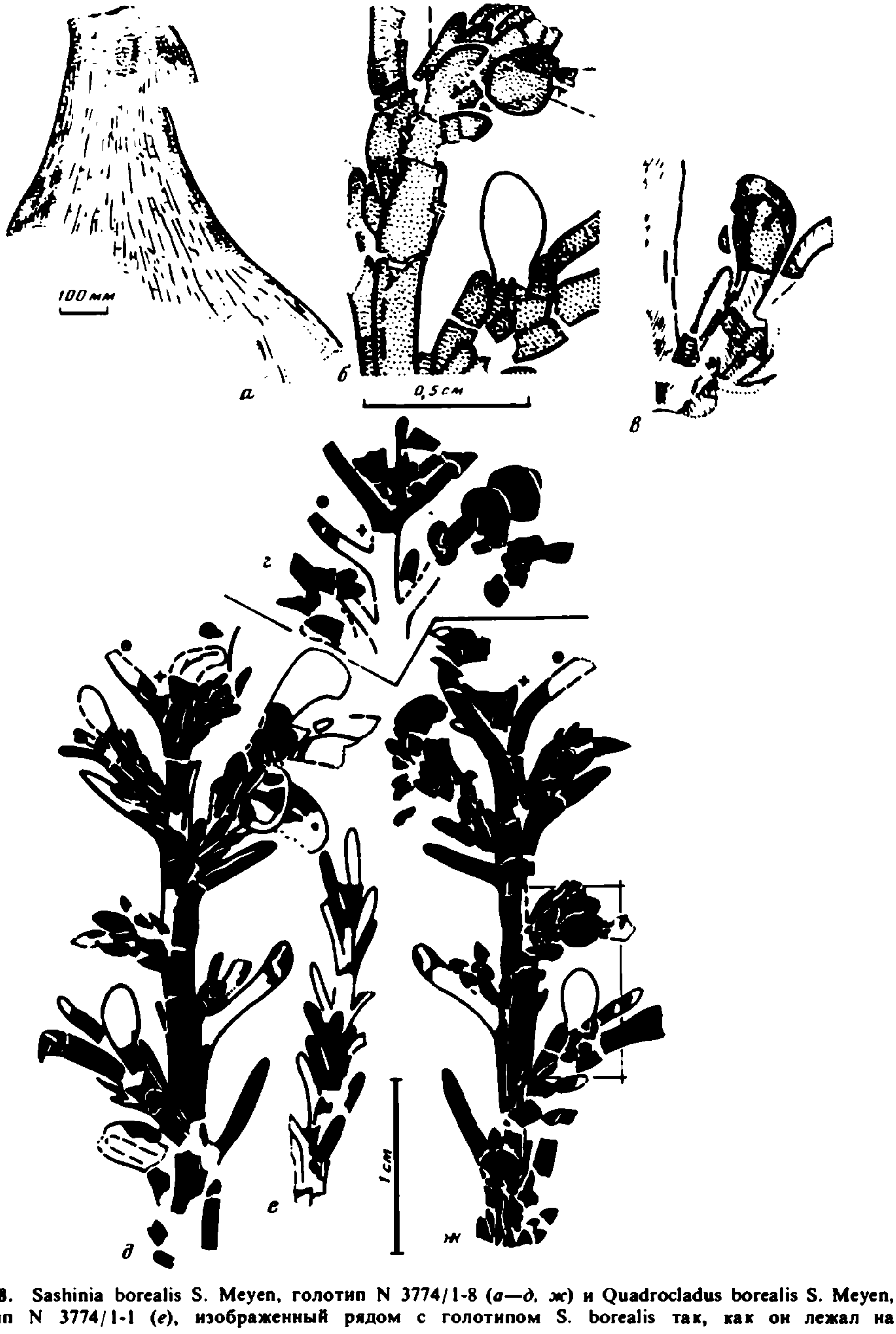
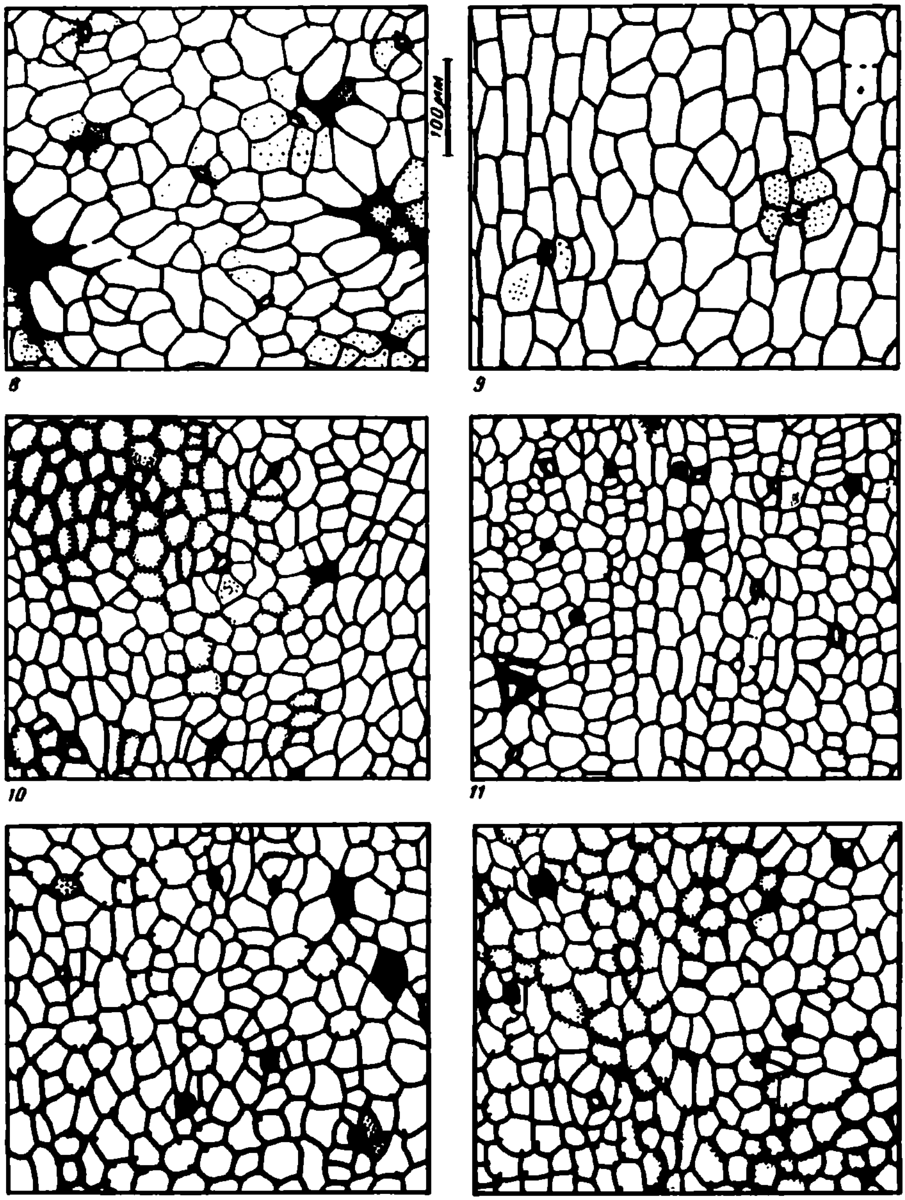


Рис. 68. Sashinia borealis S. Meyen, голотип N 3774/1-8 (*а—д, ж*) и Quadrocladus borealis S. Meyen, голотип N 3774/1-1 (*е*), изображенный рядом с голотипом S. borealis так, как он лежал на плоскости напластования:

а — внешняя кутикула интегумента в верхушке семени (см. табл. XV, фиг. 13), преп. N 3774/16-8; *б* — часть трансфер-препарата с двумя пазушными побегами; *в* — нижний из тех же пазушных побегов (на противоотпечатке) с моноспермом, терминальная подушка которого показана на рис. 67, *е, з*; *г* — трансфер-препарат верхней части противоотпечатка экз., изображенного на фиг. "*д*"; *д, е* — общий вид до переноса на пленку; *ж* — трансфер-препарат, обведенный участок показан на "*б*"; крестики и кружки с точками на фигурах отмечают соответствующие места на образце; Виледь



8 9 10 11 12 13

Рис. 69. Sashinia borealis S. Meyen, голотип:

а — кутикула терминальной подушки у ее основания, преп. N 3774/1-8е, пункт 1; *б* — кутикула моноспермa ниже основания семени, преп. N 3774/1-8с; *в, г* — кутикула разных сторон стерильного листа нижней части пазушного побега, преп. N 3774/1-8; *д, е* — кутикула разных сторон брактеи, преп. N 3774/1а-8; Виледь

Dvinostrobus sagittalis Gomankov et S. Meyen, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 5—8, табл. IX, фиг. 4, 5; рис. 70, 71*в*, *г*

Эпитет вида от sagittalis (лат.) — стреловидный (от формы микроспорофиллов).

Голотип — ГИН N 4552/494-1 (табл. VIII, фиг. 5, табл. IX, фиг. 4, 5; рис. 70, 71*в*); Аристово.

Описание. Ранее в литературе (Meyen, 1981) уже указывалось на мужские фруктификации, возможно, связывающиеся с полиспермами Sashinia и побегами Quadrocladus. Здесь мы приводим их полное описание. Голотипом выбран остаток рыхлого микростробила 1 см в ширину и 1,5 см в длину. На оси, несущей тонкую продольную штриховку и достигающей примерно 1,5 мм в ширину, спирально располагаются микроспорофиллы, состоящие из ножки длиной около 3,5 мм и терминального треугольного щитка, имеющего размеры приблизительно 2,5 × 4,5 мм. В середине ножки микроспорофилла располагаются спорангии, которые сидят по два на тонких ответвлениях ножки (спорангиофорах) — очень коротких и дихотомически ветвящихся (рис. 70*б*, *в*). Спорангии 2—3 мм длиной имеют суженное основание и закругленную или усеченную верхушку, обычно снабженную кутиновым утолщением (рис. 70*в*). Их стенка сложена продольно вытянутыми клетками.

Спорангии содержат протодисаккатную пыльцу типа Scutasporites unicus Klaus (табл. VIII, фиг. 5—7). Хотя Клаус (Klaus, 1963) отмечает у своего вида наличие

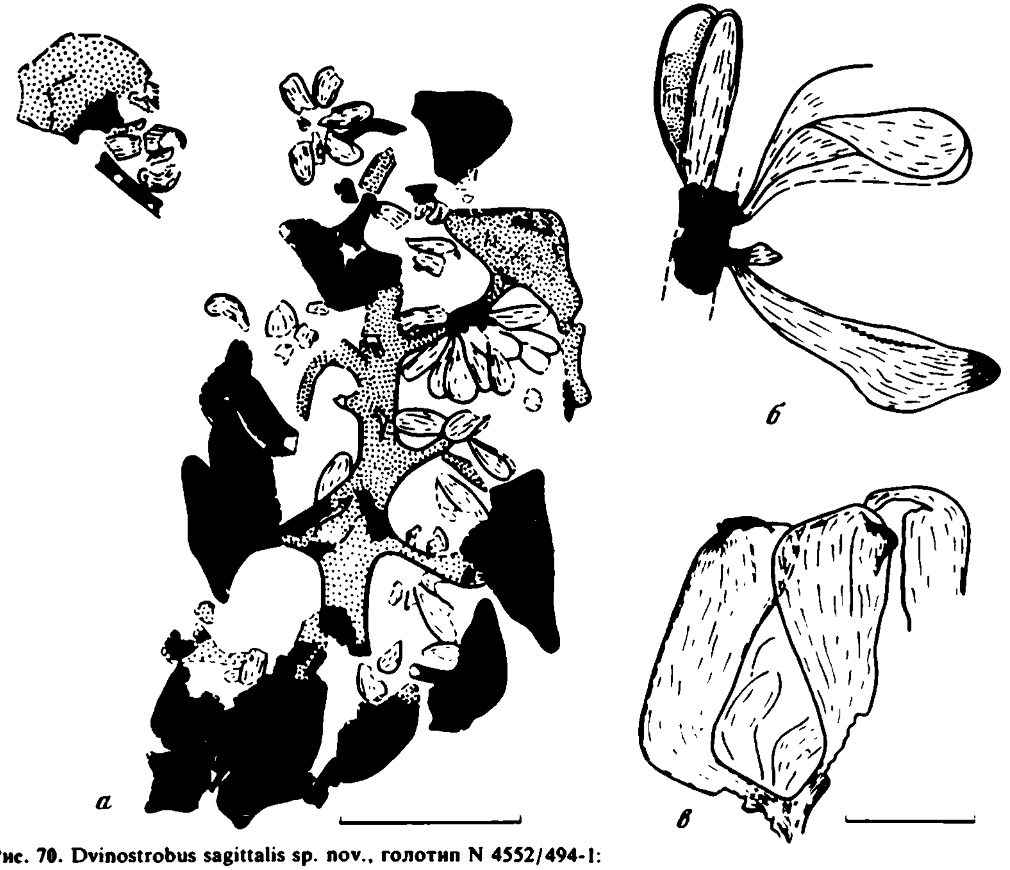


Рис. 70. Dvinostrobus sagittalis sp. nov., голотип N 4552/494-1:

а — общий вид микростробила; *б* — прикрепление микроспорангиев к ножке микроспорофилла; *в* — дихотомия спорангиофора, кутиновые утолщения на верхушках спорангиев; длина линейки 0,5 см (*а*), 1 мм (*б*, *в*; Аристово

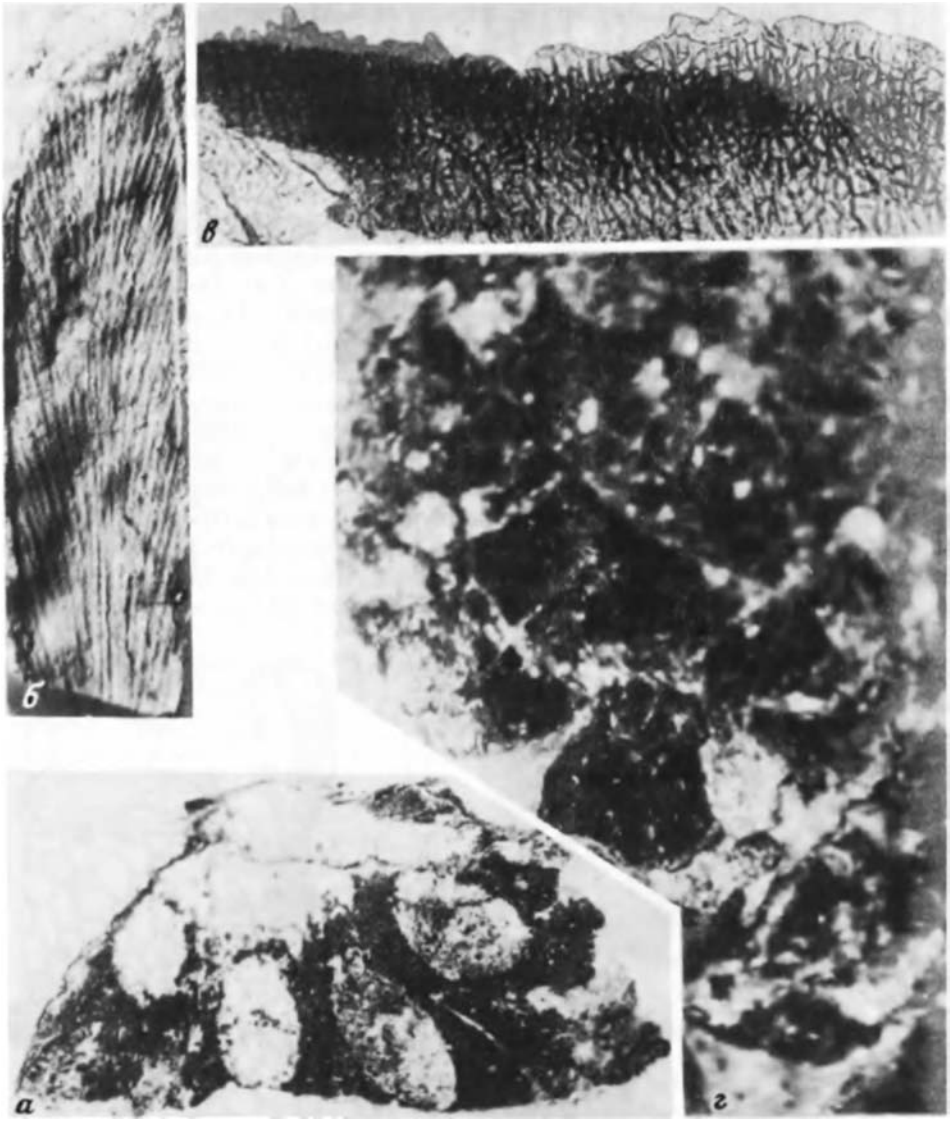


Рис. 71. Peltaspermopsis sp. AVG-1 (*а*), Pursongia beloussovae (Radczenko) comb. nov. (*б*) и Dvinostrobus sagittalis sp. nov. (*в, г*):

а — семенные рубцы на отпечатке нижней поверхности щитка, экз. N 3981/606-18, ×10; *б* — лист с хорошо выраженным жилкованием, экз. N 4552/206-2, ×2; *в* — голотип, край терминального щитка микроспорофилла с зубчиками, преп. N 4552/494-1л, пункт 3, ×100; *г* — компактный микростробил, трансфер-препарат N 3954/677-1С, ×10; Исады (*а*), Аристово (*б—г*)

проксимальной щели, которая никогда не отмечалась на пыльцевых зернах D. sagittalis, однако он указывает, что эта щель наблюдается только на сэкзине и не затрагивает нэкзину, а на приводимых им фотографиях она вообще незаметна. Бальме (Balme, 1979) также не наблюдал проксимальной щели у аналогичной пыльцы, определенной им как Scutasporites sp. cf. S. unicus. Пыльца из спорангиев D. sagittalis обнаруживает сильную изменчивость по таким признакам, как размеры воздушных мешков и выраженность тений. Поперечная ось мешков может быть меньше поперечной оси тела, равна ей или больше ее, в результате чего очертания пыльцевого зерна меняются от гаплоксипиноидных до диплоксипиноидных. Тении могут не иметь четких ограничений и отличаться от промежутков, их разделяющих, только структурой сэкзины, которая хорошо выражена в пределах тений и постепенно сходит на нет в направлении бесструктурных промежутков (табл. VIII, фиг. 6, 7). Мы считаем, что вся эта изменчивость связана с созреванием пыльцевых зерен внутри спорангиев.

Кутикула обеих сторон щитка имеет одинаковое строение с той только разницей, что на адаксиальной стороне она тоньше. Возможно, что она совсем исчезает в проксимальной части адаксиальной поверхности щитка. Часто кутикула оказывается смятой в крупные складки, возникшие, очевидно, при захоронении. Вероятно, при жизни щитки имели значительную толщину. Клетки эпидермы собраны в более или менее правильные ряды — четковидные или ровные (табл. IX, фиг. 4, 5), их радиальные стенки ровные, прямые или слегка изогнутые. Иногда в углах клеток наблюдаются длинные шипы. Периклинальные стенки некоторых клеток несут контрастные папиллы, которые могут достигать размеров одноклеточных волосков. Устьица моноцикличные, разбросаны и ориентированы без видимого порядка. Проксимальные утолщения побочных клеток губовидные или отсутствуют. Иногда периклинальные стенки побочных клеток несут малоконтрастные утолщения, расположенные с внутренней стороны кутикулы. Замыкающие клетки сохраняются редко в виде тонких веретеновидных валиков. Иногда (главным образом, вероятно, в проксимальной части) по краю щитка располагаются мелкие неправильные зубчики (рис. 71*в*). В целом кутикулярная структура щитков. D. sagittalis очень сходна с таковой Quadrocladus dvinensis (см. ниже) из того же местонахождения.

Кутикула оси микростробила и ножек спорофиллов очень тонкая и несет оттиски сильно вытянутых клеток, собранных в правильные ровные продольные ряды (табл. VIII, фиг. 7). Клетки в основном четырехугольные со скошенными терминальными стенками. Местами, однако, клетки становятся многоугольными и почти изометричными или незаметны вовсе. Радиальные стенки клеток прямые, изогнутые или слегка извилистые. Устьиц на оси микростробила и ножках спорофиллов не наблюдалось.

Помимо рыхлого микростробила, выбранного голотипом, в коллекции имеются остатки компактных микростробилов (рис. 71*г*). Это различие обусловлено скорее всего их возрастом (рыхлые микростробилы более зрелые). Подтверждением этого служит также то, что у голотипа спорангии были в основном пусты (лишь немногие из них содержали отдельные пыльцевые зерна), а в компактных микростробилах все спорангии были наполнены пыльцой.

З а м е ч а н и я. По эпидермальной структуре и совместному нахождению описываемый вид мужских фруктификаций связывается нами с женскими фруктификациями Sashinia и вегетативными побегами Quadrocladus и, следовательно, относится к семейству Lebachiaceae. По общей организации он, однако, сильно отличается от лебахиевых и напоминает скорее мужские шишки Darneya и Serostrobus из триаса Западной Европы, условно относимые к вольциевым (Grauvogel-Stamm, 1978), а также вид Rhenania reicheltii Schweitzer из западноевропейского цехштейна (Schweitzer, 1960a). Все эти микростробилы отличаются, однако, от D. sagittalis пельтатными микроспорофиллами: их ножка прикрепляется к центру щитка, а не к краю его, как у D. sagittalis. Из трех видов Darneya два имеют спорангии, сидящие на очень длинных (в сравнении с D. sagittalis) и многократно ветвящихся ножках, а у третьего спорангии сидят непосредственно на ножке спорофилла. У Sertostrobus спорангии собраны в сорусы по 4—5 штук, а у Rhenania reicheltii характер прикрепления спорангиев к спорофиллу вообще неизвестен. Значительное сходство описываемый вид обнаруживает также с видом Cladostrobus lutuginii Zal. из верхней перми Ангариды, относимым к кордаитантовым (Maheshwari, Meyen, 1975). Отличия от этого вида заключаются в морфологии пыльцы (у Cladostrobus пыльца типа Cladaitina), характере прикрепления спорангиев (у C. lutuginii, по крайней мере, некоторые из них сидят непосредственно на ножке спорофилла), а также эпидермальном строении щитков (присутствие папилл и проксимальных утолщений побочных клеток у D. sagittalis).

Местонахождения. Аристово (31 экз.), Исады (29 экз.), Виледь (1 экз.), Титово (1 экз.?), Калиновка (1 экз.), Вязовка (1 экз. ?).

Род Quadrocladus Mädler, 1957

Типовой вид — Quadrocladus florinii Mädler, верхняя пермь ФРГ.

Диагноз. Побеги укороченные и удлиненные или только удлиненные. Листья расположены по спирали, в сечении округлые (и тогда унифациальные), овальные или ромбические (и тогда бифациальные). В очертании листья линейные с закругленной или слабо приостренной верхушкой, иногда с небольшим терминальным носиком. Устьица распределены по всему листу, иногда образуют короткие ряды. Побочных клеток от 3 до 7, чаще всего 4—5. Они сходны с покровными очертанием, иногда сильнее их кутинизированы, несут утолщение или папиллу на стороне, обращенной к устьичной ямке. Замыкающие клетки погружены. Край листа может быть осложнен микроскопическими зубчиками, имеющими вид папилл или одноклеточных волосков.

Видовой состав. Quadrocladus solmsii (Gothan et Nagalhardt) Schweitzer (Q. florinii Mädler рассматривается синонимом этого вида) и Q. orobiformis (Schlotheim) Schweitzer из верхней перми (цехштейна) Западной Европы (Schweitzer, 1960a; Ullrich, 1964); Q. dvinensis S. Meyen, Q. borealis S. Meyen и Q. schweitzeri sp. nov. из татариновой флоры (см. описания ниже); Q. sibiricus (Neuburg) S. Meyen из вулканогенного пермотриаса Тунгусского бассейна и мальцевской серии (нижний триас) Кузбасса (Meyen, 1981); к Quadrocladus близки также некоторые хвойные из зоны С (верхняя пермь) Наньшаня (Дуранте, 1980). Сопоставление основных видовых признаков показано на таблице 4.

Замечания. По макроморфологическим признакам род Quadrocladus очень близок к роду Geinitzia. К последнему можно относить те экземпляры, которые не имеют эпидермальной характеристики, но внешне сходны с Quadrocladus, а также листья, имеющие иную, чем у Quadrocladus, эпидермальную характеристику, но удовлетворяющие диагнозу рода Geinitzia. В настоящей работе род Quadrocladus рассматривается как самостоятельный и примерно соответствующий естественному роду, на что указывает единство входящих в него видов по комплексу эпидермальных признаков. Вегетативные побеги Q. dvinensis и Q. borealis ассоциируют с полиспермами Sashinia. Эти два вида и Q. schweitzeri ассоциируют с микростробилами Dvinostrobus. Однако распространять на все эти части одно родовое название нецелесообразно, так как мужских и женских фруктификаций, ассоциировавших с другими видами Quadrocladus, мы не знаем.

У более древних пермских хвойных Lebachia и Ernestiodendron, а также у верхнепермских родов Pseudovoltzia, Ullmannia и Ortisea (=Culmitzschia) устьица расположены полосами или четкими рядами. Quadrocladus — пока наиболее древний род хвойных с неупорядоченным или слабо упорядоченным расположением устьиц. Другим существенным новообразованием можно считать опадение листьев от побега с помощью отделяющего слоя, образующегося в верхней части сильно низбегающей листовой подушки (см. Quadrocladus borealis).

По эпидермальным признакам Quadrocladus очень близок к триасовым хвойным. Одни из них были отнесены к Widdringtonites keuperianus Heer (Kräusel, 1955, с. 13), а другие сближались с Voltzia (там же, с. 12). Морфологически эти хвойные мало отличаются от некоторых экземпляров Q. dvinensis и Q. schweitzeri. Напомним, что род Widdringtonites был введен для палеогеновых хвойных.

Листья и побеги Quadrocladus обнаруживают сильную внутривидовую изменчивость, устанавливаемую путем анализа монотопных выборок. Листья, при-

Таблица 4

Сопоставление признаков между видами рода	Укороченные боковые побеги с короткими листьями	Размеры листьев (мм) и отношение ширины к длине	Зубчики по краю	Папиллы на побочных клетках	Процент устьиц с разным количеством побочных клеток (А)	Септированные клетки	Четкость радиальных стенок	Угловые шипы	Очертания листа	Сечение листа	Дополнительные признаки
Quadrocladus solmsii (Goth. et Nagalh.) Schweitzer	?	2 x 6 1 : 3	(+)		3A – 11% 4A – 63% 5A – 26%	–	+	?			Унифациальные листья
Q orobiformis (Schloth.) Schweitzer	?	1,1–2 x 7 1 : 3,5	–	?	3A – 3% 4A – 70% 5A – 22% 6A – 5%	–	+	(+)			
Q. dvinensis S. Meyen	+	1–2 (2,5) x 6	+	((+))	4A – 32% 5A – 56% 6A – 8%	–	+	+			
Q. borealis S. Meyen	+	0,6–1,3 x 5 1 : 4	((+))	((+))	4A – 30% 5A – 56% 6A – 12%	–	+	+		 ?	
Q schweitzeri sp. nov.	–(?)	1–2 x 5–11	((+))	+		–	–	–			
Q. sibiricus (Neub.) S. Meyen	+(?)	0,8–1,5 x 12	–	+	4A – 48% 5A – 48% 6A – 4%	+	+	–			Перистое ветвление побега

Примечание: (+) – факультативное присутствие признака; ((+)) – крайняя редкость признака надлежащие одному побегу, могут иметь различное количество краевых зубчиков или вовсе не иметь их. Они различаются также количеством устьиц, отчетливостью рядов покровных клеток, характером проксимальной кутинизации побочных клеток. Сильно варьируют и размеры листьев, особенно если сравнивать их на удлиненных и укороченных побегах. У Q. sibiricus листья одной ветки могут быть в сечении округлыми и ромбическими. У Q. dvinensis наблюдалась изменчивость в ориентировке устьиц. Скудные данные о внутривидовой изменчивости Q. solmsii и Q. orobiformis затрудняют их сравнение с видами татариновой флоры.

Quadrocladus dvinensis S. Meyen

Табл. XVI, фиг. 7; рис 72, 73

Quadrocladus dvinensis: Meyen, 1976—1978, с. 306—308, табл. 2, фиг. 13, 14, рис. 14—19.

Голотип — ГИН N 4552/277-1, 277а-1 (рис. 72*а—ж*); Аристово.

Описание. Вид представлен облиственными побегами и большим количеством изолированных листьев. Среди последних нельзя распознать брактеи, стерильные листья пазушного полисперма и фрагменты семяножек Sashinia aristovensis. Побеги последнего порядка ветвятся под острым углом. К удлиненным побегам в пазухах некоторых листьев прикрепляются небольшие укороченные побеги. Первоначальная форма листа видна у пиритизированных побегов. Их листья почти округлые в сечении, верхняя сторона уплощенная, нижняя сильно выпуклая. Край отмечен ребром и кутикулярными зубчиками длиной до 200 мкм, ориентированными в разные стороны. Зубчики распределены равномерно или с нерегулярными интервалами, иногда единичные на всем листе. Расстояние между краями по верхней стороне меньше общей ширины листа. Поэтому при дорсовентральном сплющивании листа края оказываются сдвинутыми в сторону оси листа. Листья удлиненных побегов языковидные с параллельными краями, тупой или слабо приостренной верхушкой. На сплющенных листьях приострение верхушки иногда оказывается спроецированным на подверхушечную часть нижней стороны из-за ее сильной выпуклости. Листья укороченных побегов короткие с более выпуклыми краями, иногда овальные, а при большем заострении верхушки — яйцевидные. В нижней части листья сильно низбегают по стеблю. Есть фрагменты безлистных стеблей с сильно низбегающими листовыми подушками, венчаемыми отчетливым листовым рубцом, что указывает на формирование отделяющего слоя. Встречаются и изолированные укороченные побеги, возможно также опадавшие по отделяющему слою. У некоторых изолированных листьев, принадлежавших укороченным побегам, верхняя эпидерма из-за скошенного вверх прикрепления листа сокращена до узкой полосы, окаймляющей зубчатый край изнутри.

Листья амфистомные. Количество устьиц сильно варьирует. В типовом местонахождении преобладают листья с довольно редкими беспорядочно расположенными устьицами. В других местонахождениях больше листьев с более многочисленными устьицами, иногда расположенными короткими рядами. Количество устьиц возрастает в направлении верхушки листа. Степень упорядоченности покровных клеток варьирует от типично изогональной структуры до довольно правильных рядов. В общем ряды лучше выражены ближе к основанию листа, у более длинных листьев и при большем количестве устьиц. В углах клеток обычны длинные шипы. Поверхность кутикулы тонкошагреневая. Радиальные стенки отчетливые, иногда замаскированы поперечной штриховкой. Устьица ориентированы преимущественно продольно, моноцикличные или неполнодицикличные. Замыкающие клетки погружены под побочные и сохраняются редко. Их средняя часть и полюса кутинизированы (рис. 72*д*). Кутикула переднего дворика нередко смещена на бок и тогда видно ее чашевидное или бочковидное очертание. Проксимальная кутинизация побочных клеток губовидная, реже в виде небольших папилл. Изредка нечто

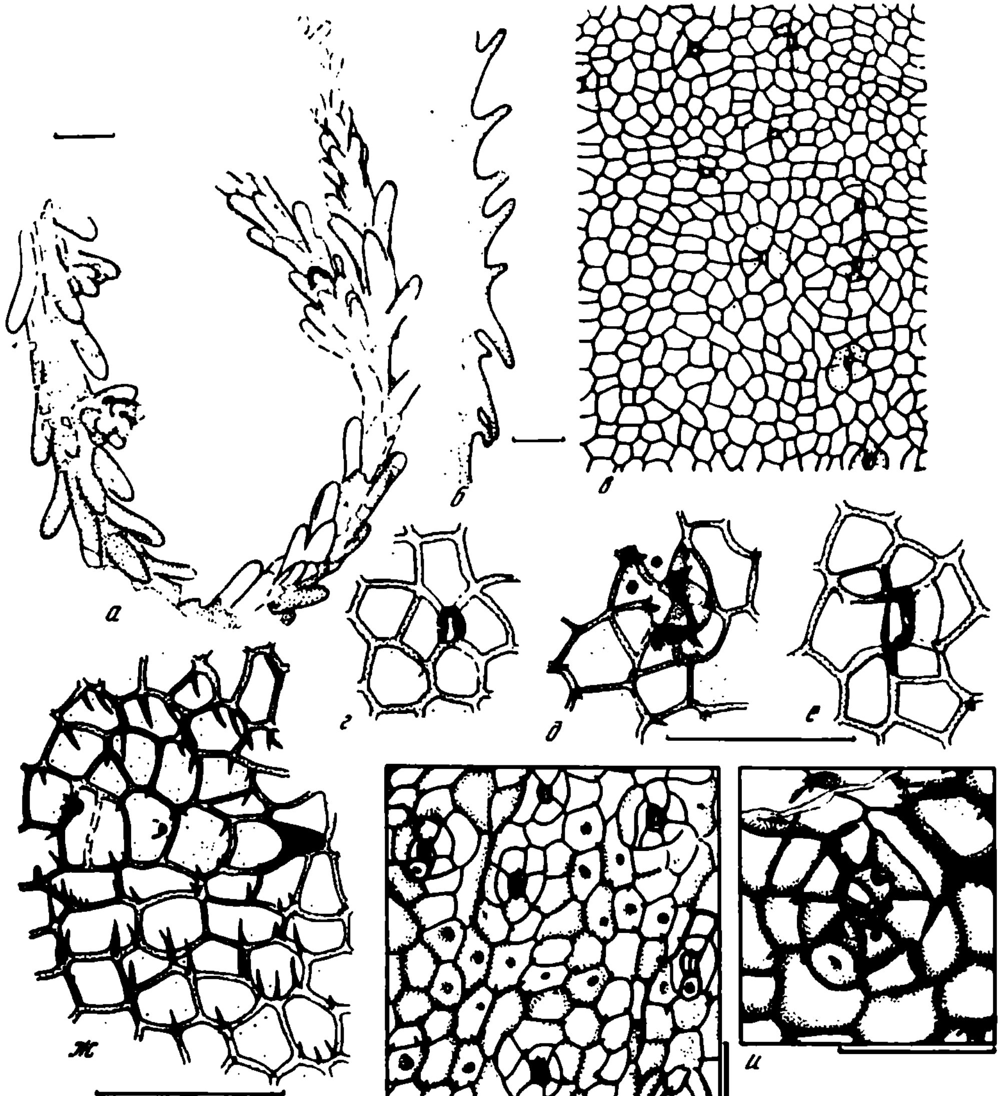


Рис. 72. Quadrocladus dvinensis S. Meyen:

а—ж — голотип N 4552/277а-1; *а* — общий вид; *б* — край листа, преп. N 4552/277а-1а; *в* — эпидерма, тот же преп.; *г—е* — устьица, тот же преп.; *ж* — эпидерма края листа, угловые шипы направлены к краю, отмеченному зубчиками; *з* — преп. N 3954/473-1, пункт 2; *и* — устьице, тот же пункт; длина линейки — 5 мм (*а*), 100 мкм (*б—и*); Аристово

вроде папилл видно и на периклинальной стенке побочных клеток. Иногда эти темные тельца, имеющие вид папилл, расположены изнутри кутикулы, там же, где и швы между клетками (табл. XVI, фиг. 7). Побочные клетки с выпуклой, реже прямой, еще реже — вогнутой дистальной стенкой. У отдельных экземпляров отмечается утолщение радиальных и (или) периклинальных стенок побочных клеток. Процент устьиц с разным количеством побочных клеток (А): 4А — 32%; 5А — 56%; 6А — 8%.

Сравнение. Q. dvinensis отличается от Q. solmsii и Q. orobiformis формой поперечного сечения листа, слабым развитием проксимальных папилл и преобладанием устьиц с 5А (вместо 4А). По письменному сообщению Г.-Й. Швайцера

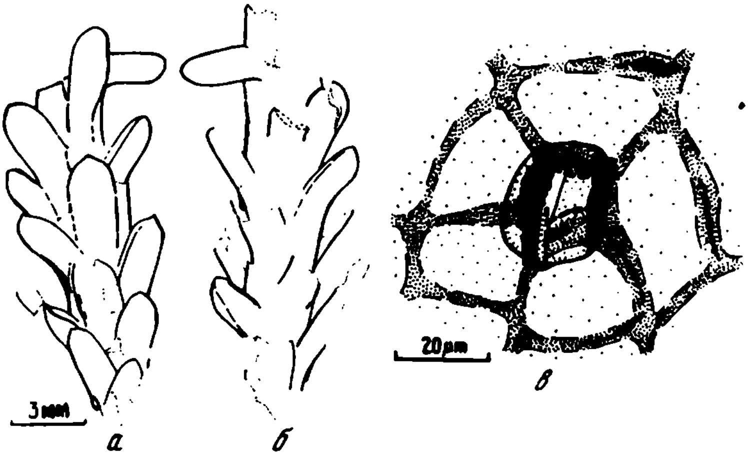


Рис. 73. Quadrocladus dvinensis S. Meyen:

а, б — трансфер-препарат облиственного побега, экз. N 4552/32а; *в* — устьице, преп. N 4552/453-в; Аристово

С.В. Мейену, у Q. solmsii краевая зубчатость лишь изредка наблюдается в нижней части листа, а у Q. orobiformis не отмечена. Q. dvinensis отличается от Q. sibiricus присутствием зубчиков, слабым развитием проксимальных папилл, отсутствием септированных клеток и нерегулярным ветвлением побега.

Местонахождения. Несколько сотен экземпляров из Аристова, Титова и Дора. В Виледи встречены изолированные листья с длинными зубцами, которые, однако, могут быть и аберрантными экземплярами Q. borealis.

Quadrocladus borealis S. Meyen

Рис. 74, 75

Quadrocladus borealis: Meyen, 1981, с. 165—167, табл. 1, фиг. 1—4, рис. 7, 14—16.

Голотип — ГИН N 3774/1-1 (рис. 75); Виледь.

Описание. Вид представлен фрагментами веточек последнего порядка. Часть из них (включая голотип) несет узкие (менее 1 мм в ширину) листья, отходящие от оси под острым углом. Другие фрагменты — пучки более коротких листьев языковидного очертания. Видимо, это боковые укороченные побеги. Верхушка листа округлая или слабо приостренная. Основание низбегающее. На фрагменте коры с теми же эпидермальными признаками, что и у листьев (рис. 74), видны сильно низбегающие листовые подушки, венчаемые отчетливым линзовидным листовым рубцом. Встречаются также изолированные листовые подушки (рис. 74*б*). Судя по многочисленным продольным складкам вдоль краев фитолеймы, листья были мясистыми. Субтреугольное сечение листа видно в месте его отрыва на кутикуле стебля (рис. 75,*а*).

Эпидерма одинаковая со всех сторон листа. Край слабо намечается на некоторых экземплярах, у которых вдоль него сидят плохо развитые зубчики. Покровные клетки изометричные, образуют изогональную систему. У более длинных листьев, особенно в их нижней части,есть более правильные ряды клеток. Папиллы отсутствуют, обычны мелкие угловые шипы. Поверхность кутикулы тонкошагреневая. Листья амфистомные. Устьица расположены без видимого порядка, изредка в коротких рядах, ориентированы преимущественно продольно, в верхних частях отдельных листьев ориентировка устьиц неупорядоченная. Количество устьиц увеличивается к верхушке. Проксимальная кутинизация слабее, чем у Q. dvinensis, проксимальные папиллы очень редки. Процент устьиц с разным количеством побочных клеток (А): 4А — 30%; 5А — 56%; 6А — 12%; 7А — 2%.

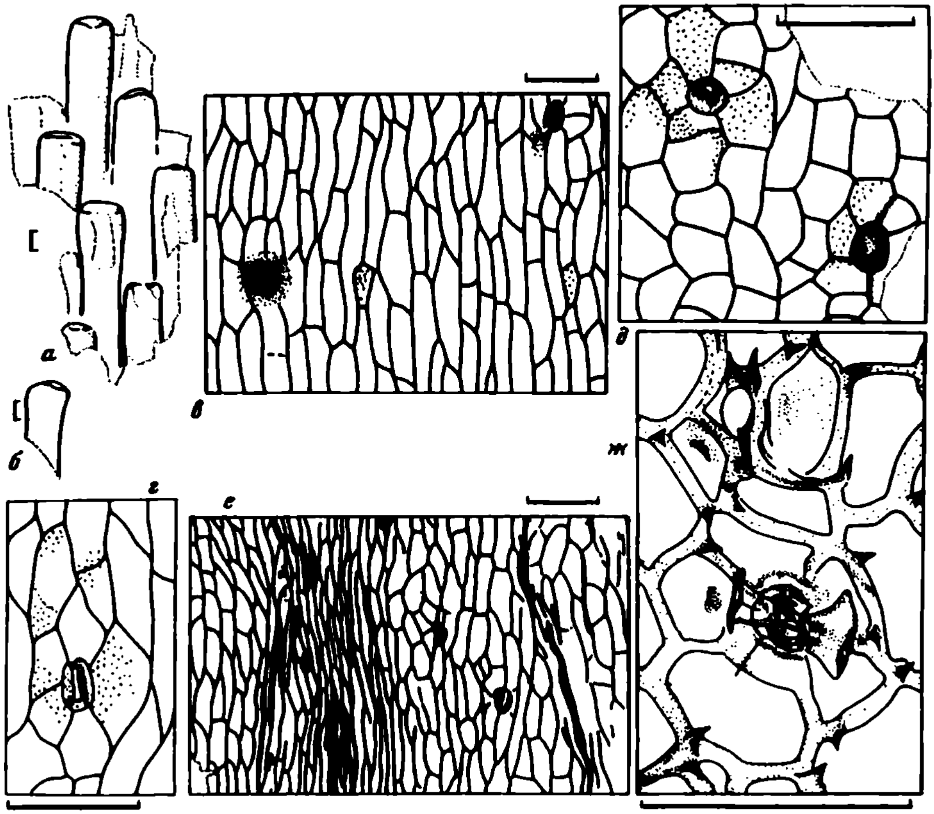


Рис. 74. Quadrocladus borealis S. Meyen, кора с листовыми подушками (*а, б*), эпидермальное строение листовой подушки (*в—е*), устьица листа с сохранившимися замыкающими клетками (*ж*):

а — экз. N 3774-2а-1; *б* — листовая подушка, экз. N 3774/2б-12; *в* — преп. N 3774/2а-1, пункт 2; *г* — устьице, тот же преп., пункт 1; *д* — устьица, преп. N 3774/2б-12, пункт 1; *е* — кутикула края, преп. N 3774/2б-12, пункт 2; *ж* — преп. N 3774/1А-2б, пункт 1; длина линейки - 1 мм (*а, б*), 100 мкм (*в—ж*); Виледь

Сравнение. Q. borealis отличается от прочих видов более мелкими листьями, от Q. solmsii, Q. orobiformis и Q. sibirica редкостью папилл на побочных клетках и обратнотреугольным сечением листа, от Q. dvinensis редкостью краевых зубчиков, более мелкими угловыми шипами и обратно-треугольным сечением листьев.

Местонахождение. Виледь (около 30 экз.; часть дисперсных листьев, полученных объемной мацерацией, может относиться к брактеям и стерильным листьям пазушных полиспермов Sashinia borealis).

Quadrocladus schweitzeri S. Meyen, sp. nov.

Рис. 76

Видовой эпитет в честь палеоботаника Г.-Й. Швайцера (Бонн).

Голотип — ГИН N 3981/55-3 (рис. 76*а*, *ж—и*); Исады.

Описание. Имеются фрагменты веток последнего порядка, густо покрытых листьями, прикрепленными под острым углом, реже довольно сильно отклоняющимися в стороны. Листья длиной 5—11 мм, шириной 1—2 мм, линейные, с приостренной верхушкой, сильно низбегающие. О сечении листьев трудно судить из-за сплющенности фитолеймс.

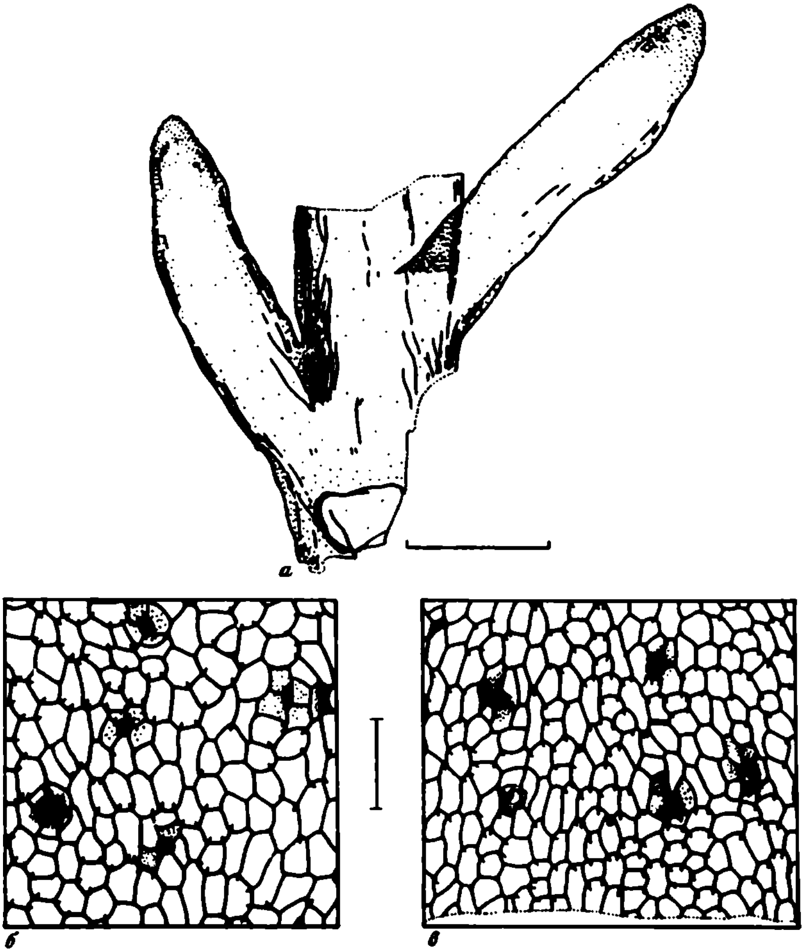


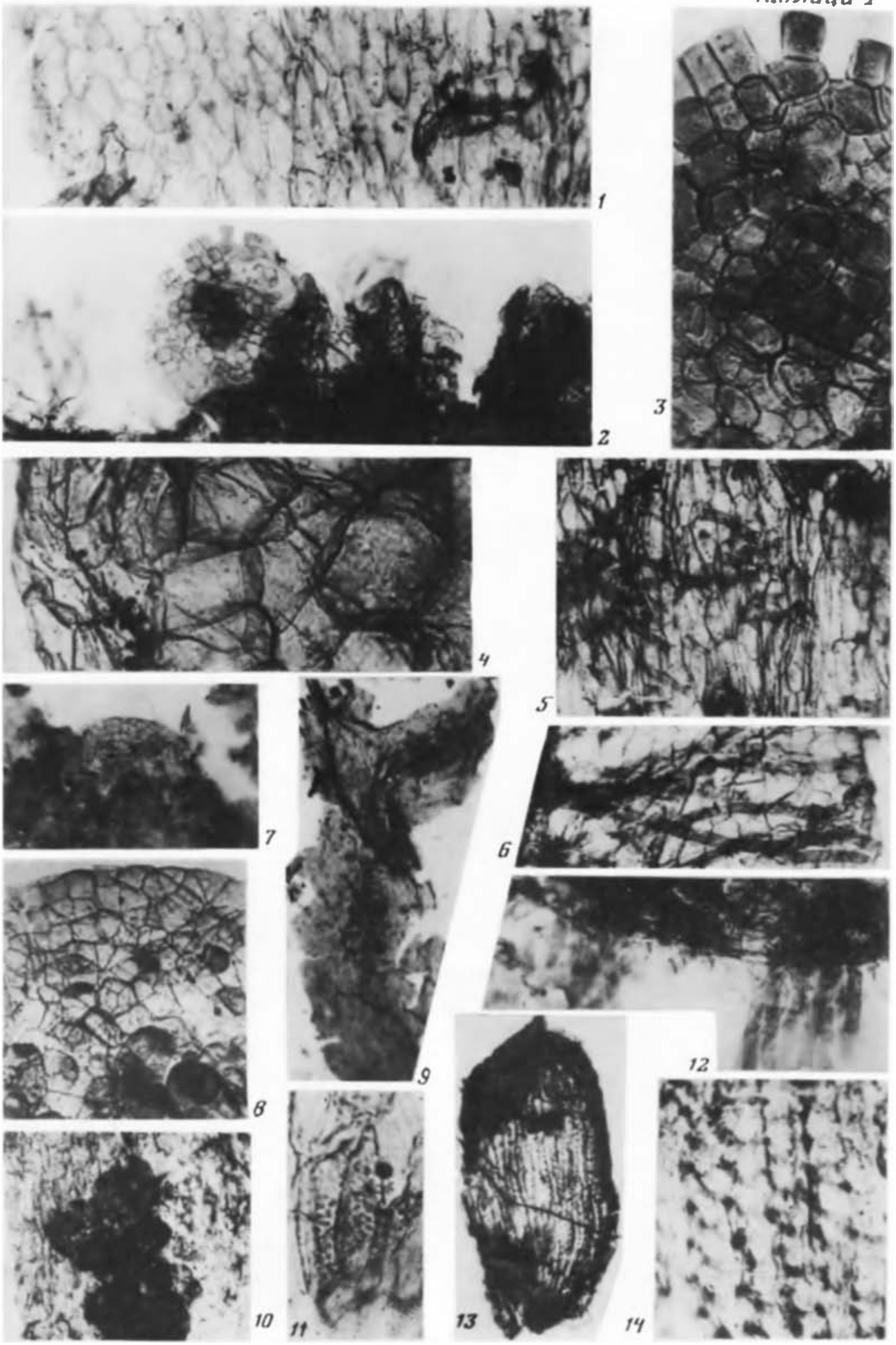
Рис. 75. Quadrocladus borealis S. Meyen, препарат кутикулы с облиственной ветки:

а — экз. N 3774/7-1а; *б, в* — кутикула разных сторон листа голотипа, преп. N 3774/1-1; длина линейки — 1мм (*а*), 100 мкм (*б, в*); Виледь

Эпидерма обеих сторон примерно одинакова, сложена в верхней части листа изогональной системой полигональных покровных клеток, плохо упорядоченных в ряды. Ниже по листу ряды более отчетливые и нередко правильные ровные, из прямоугольных клеток шириной до 25 мкм и длиной до 100 мкм. У многих экземпляров радиальные стенки (при довольно толстой кутикуле) с неотчетливыми границами, неконтрастные. Участками встречаются угловые шипы. Периклинальные стенки шагреневые, иногда с неясными срединными утолщениями. Устьица редкие. Замыкающие клетки погружены, продольно ориентированы, побочные иногда кутинизированы сильнее покровных. Побочные клетки несут крупные папиллы, нависающие над замыкающими клетками. На устьице приходится 2—5 таких папилл. Проксимальная кутикула побочных клеток нередко образует утолщенное кольцо вокруг устьичной ямки. Края листа лишены зубчиков. Они встречаются лишь у единичных листьев той же ширины, но более коротких.

Сравнение. Q. schweitzeri отличается от других видов нечеткостью радиальных стенок, от Q. solmsii и Q. orobiformis сильным низбеганием листьев, их более сильной прижатостью к стеблю, от Q. dvinensis более вытянутыми листьями и ред-

Таблица I



1 Зак 696

Таблица II

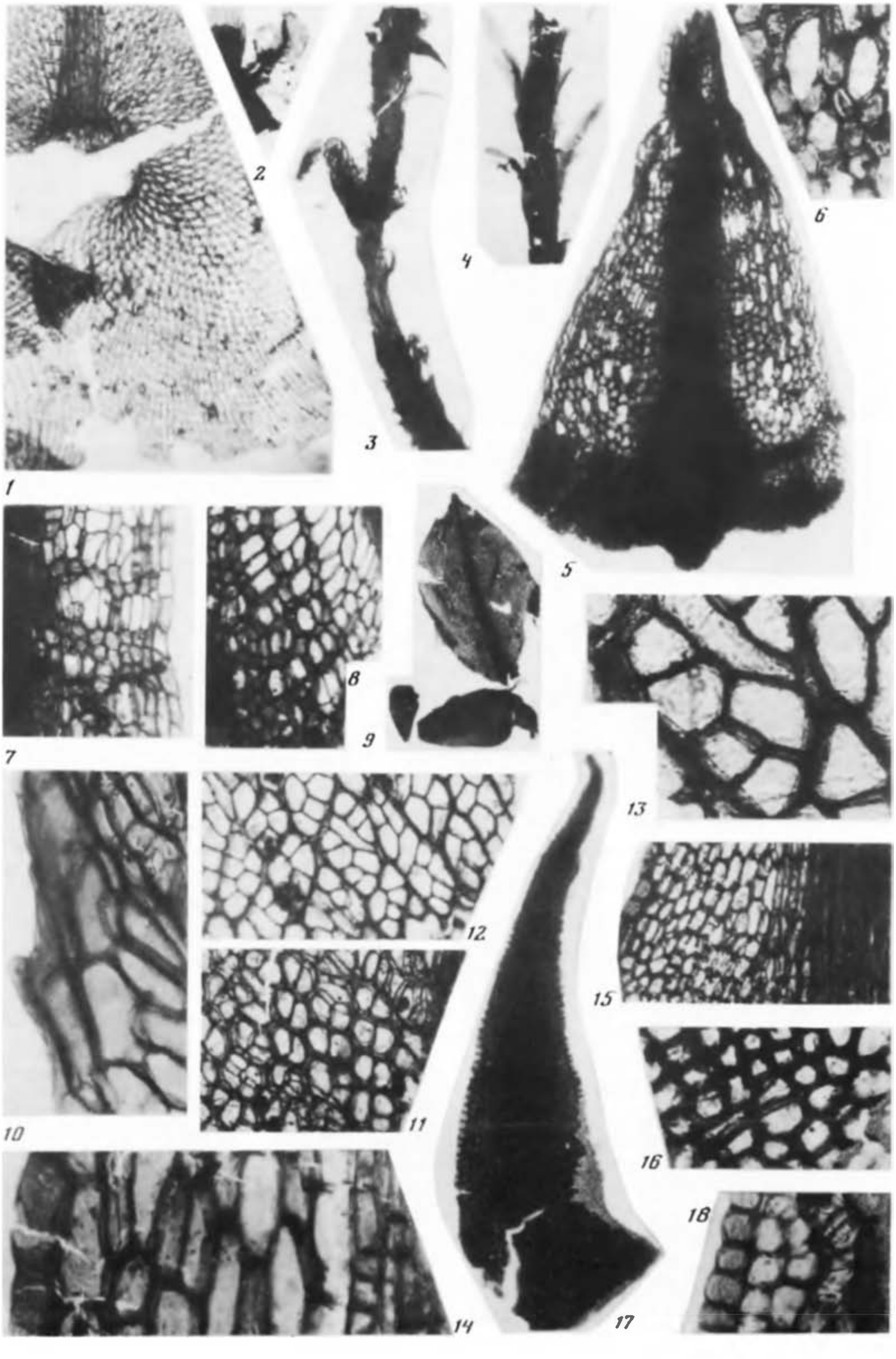
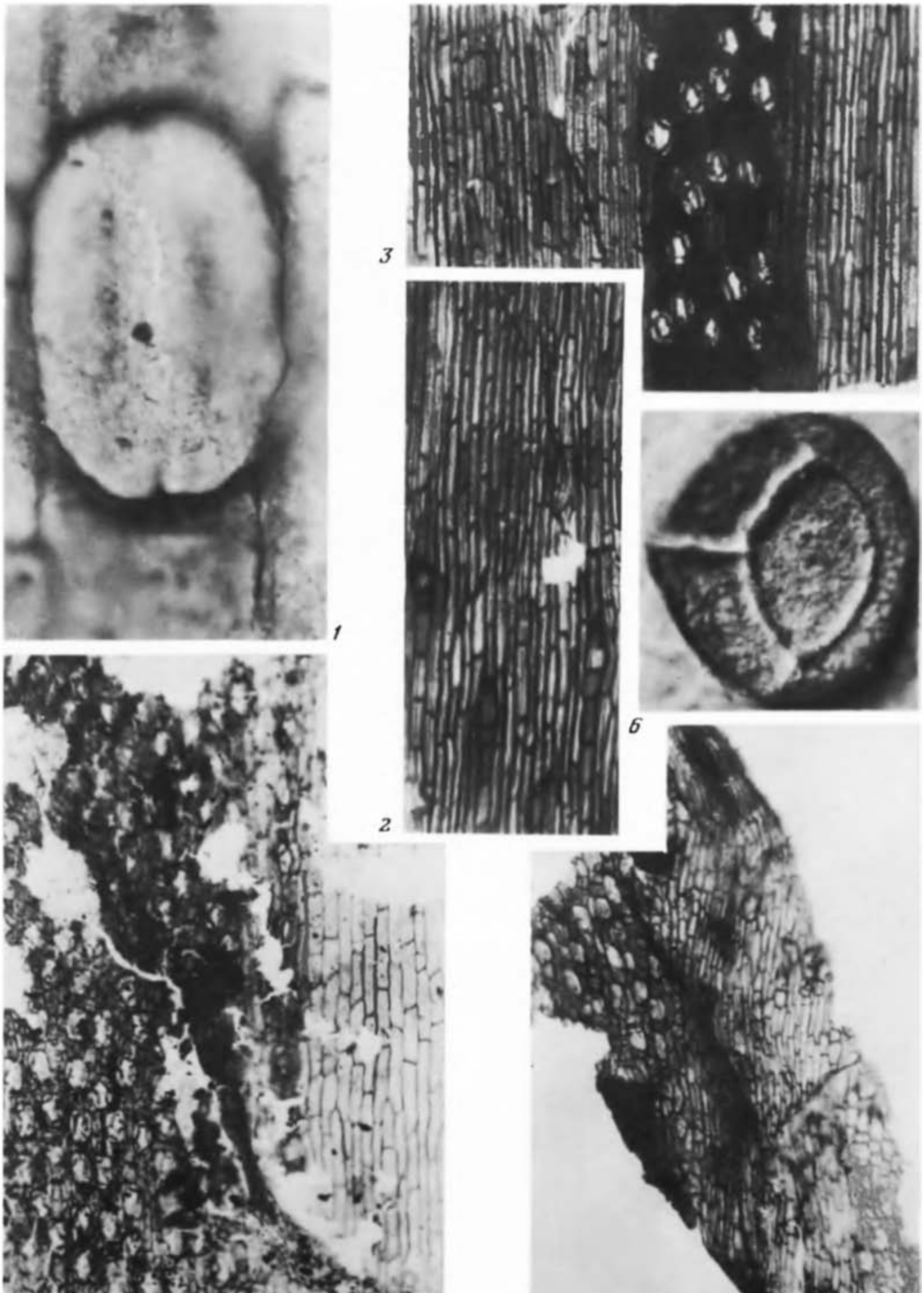
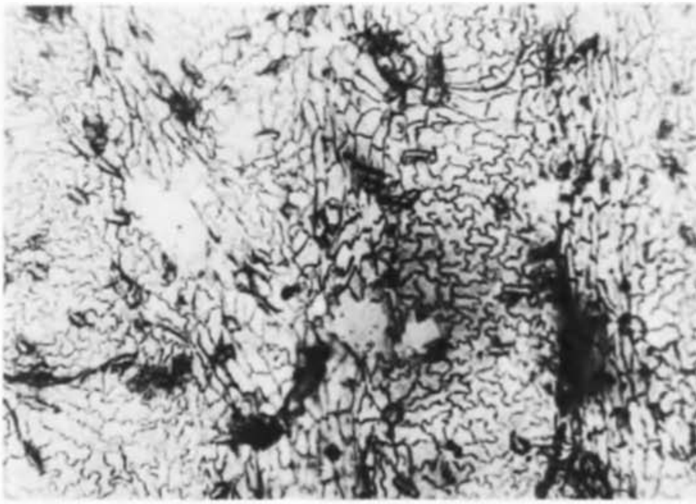


Таблица III

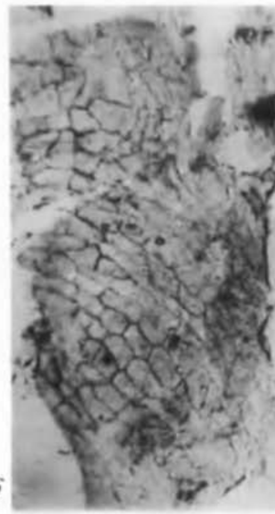




1

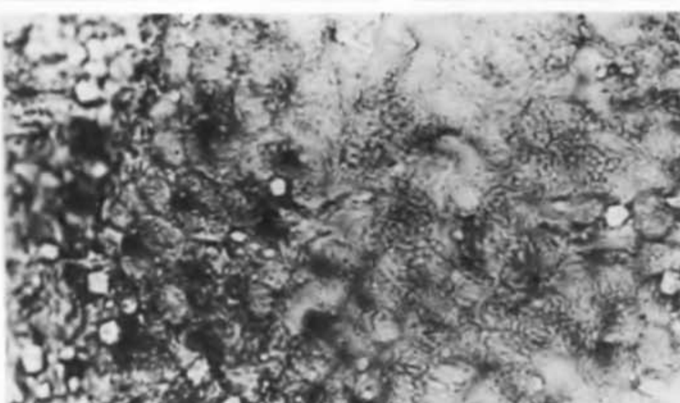
4

2



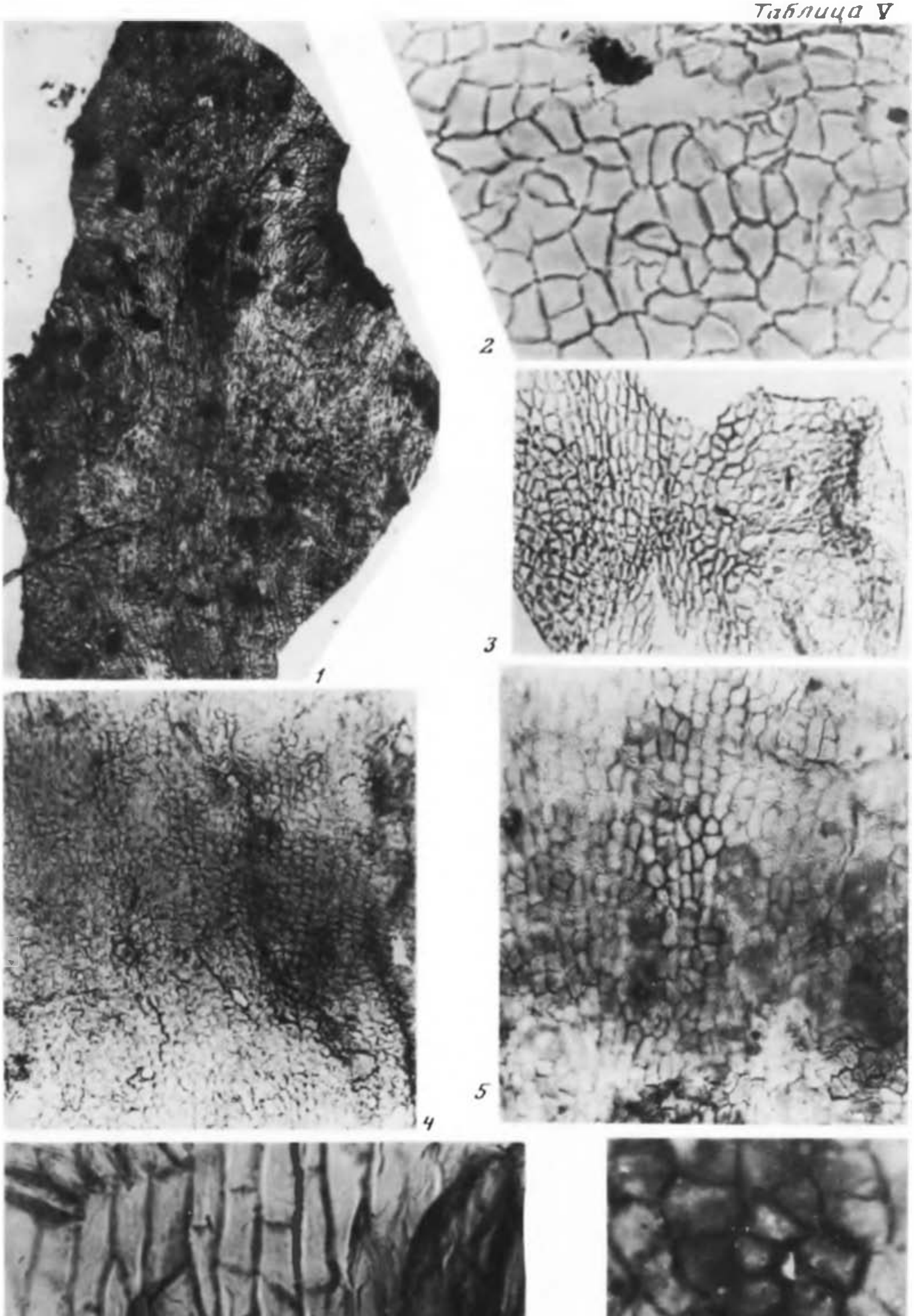
6

3



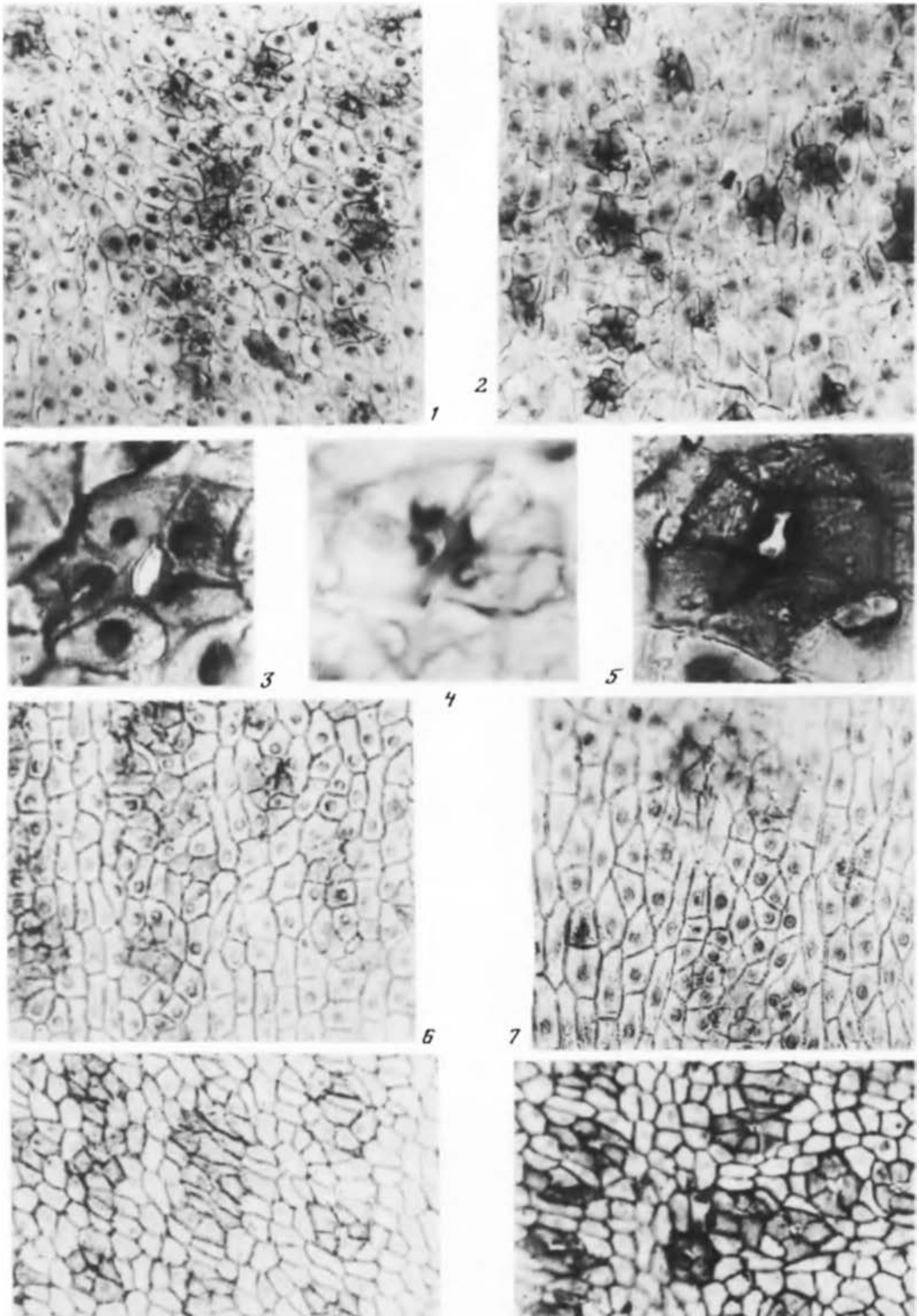
5

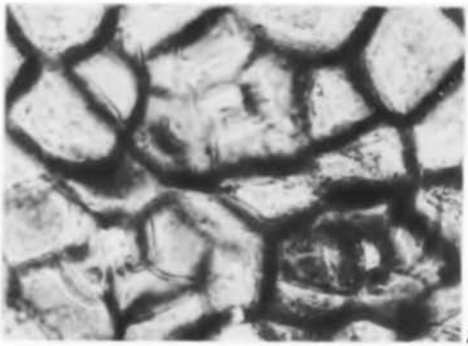
Таблица V



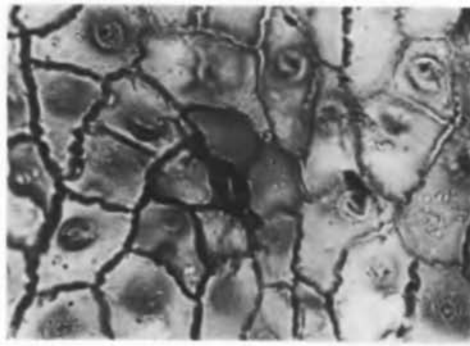
1 2 3 4 5 6 7

Таблица VI





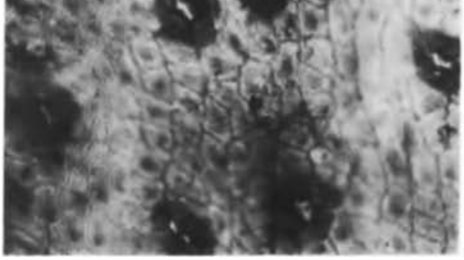
1



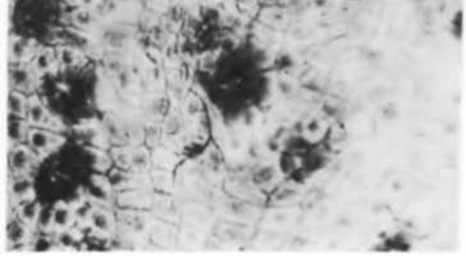
2

3

4



5



6

Таблица VIII

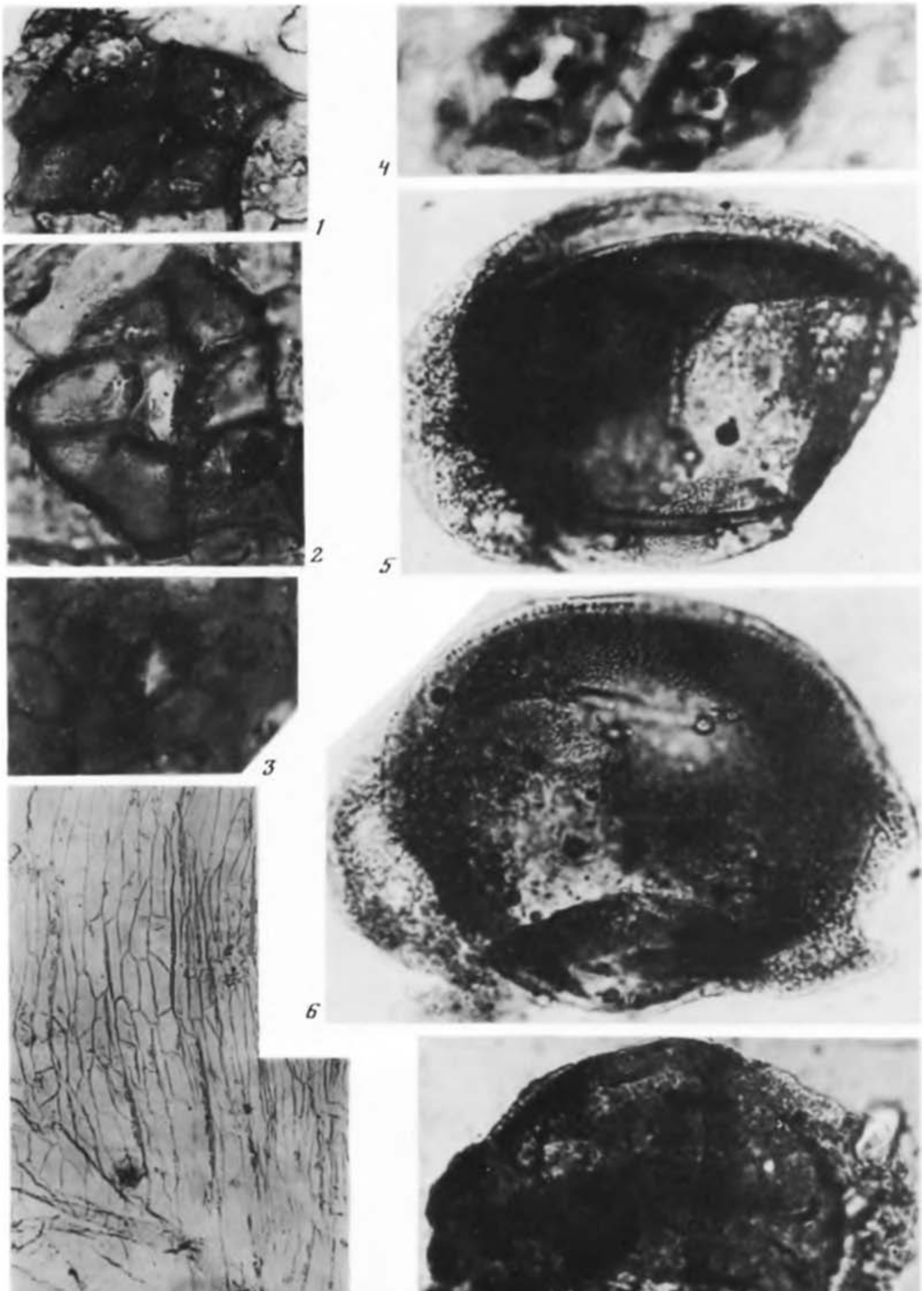


Таблица IX

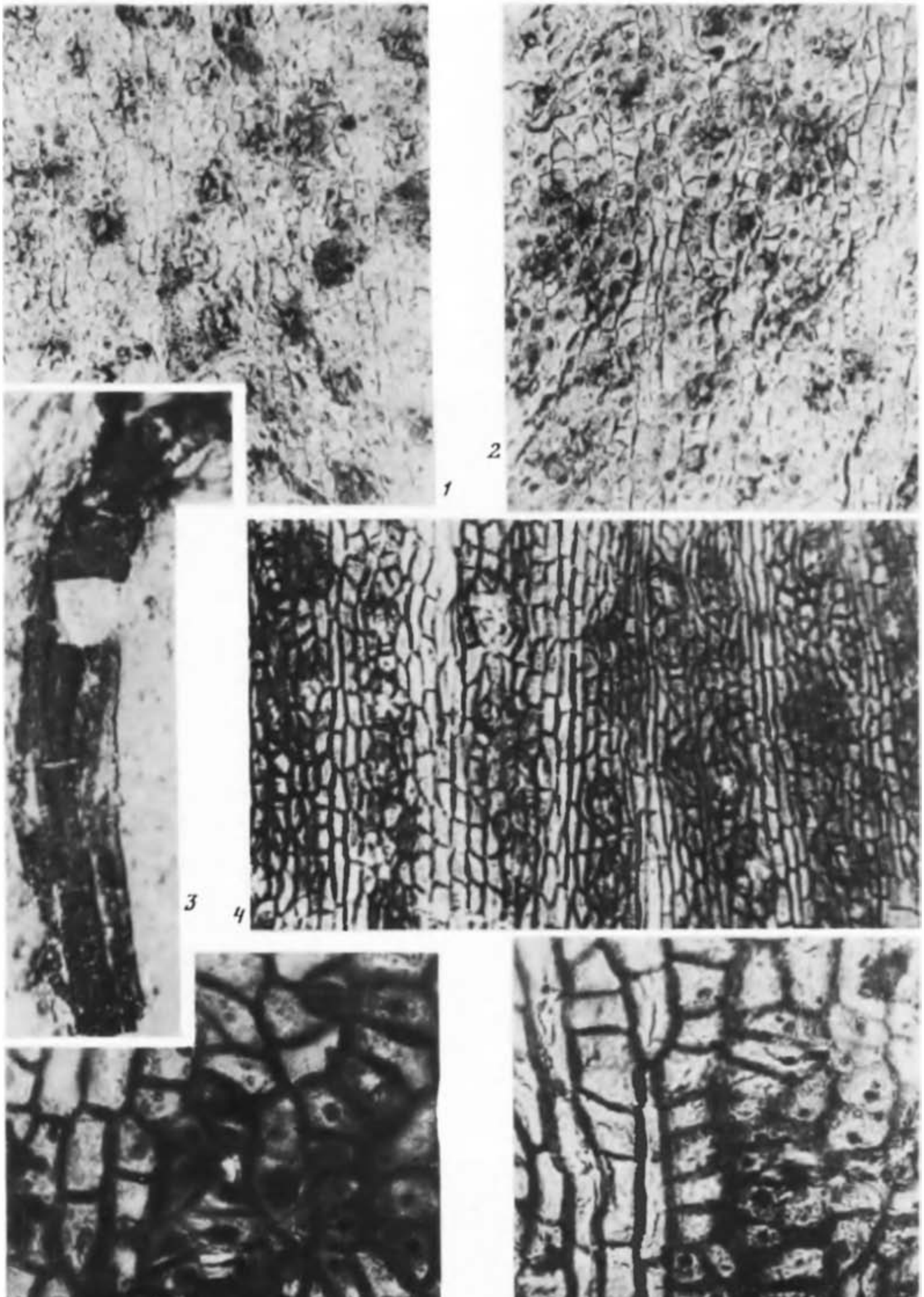
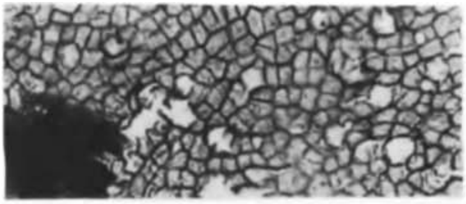
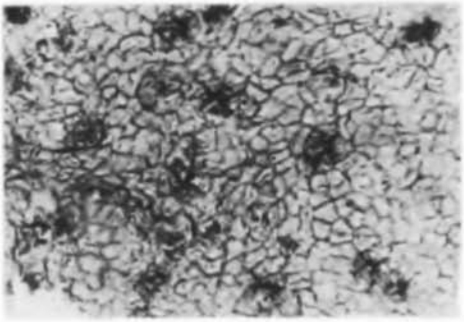


Таблица X

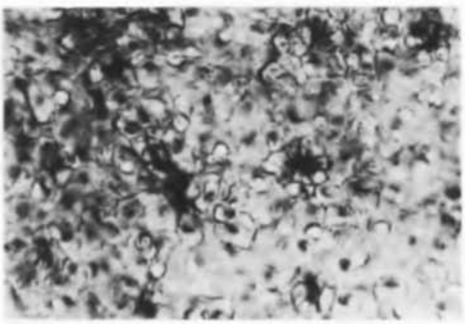


1



2

3

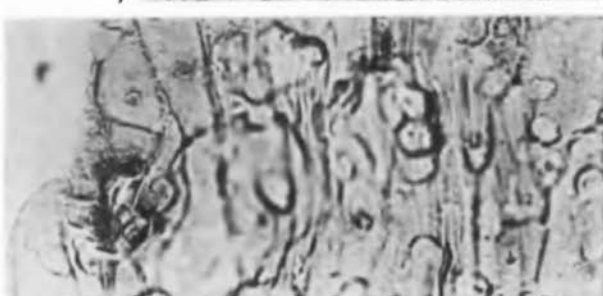


4

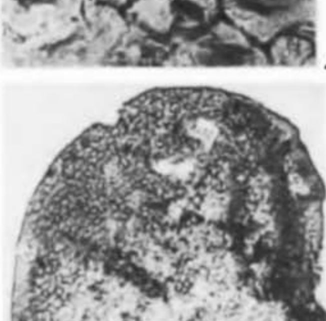
5

6

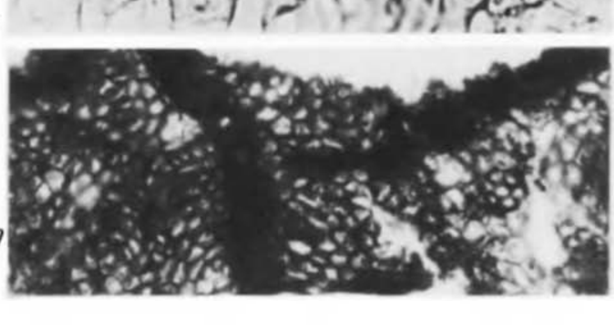
7



8



9



10

Таблица XI

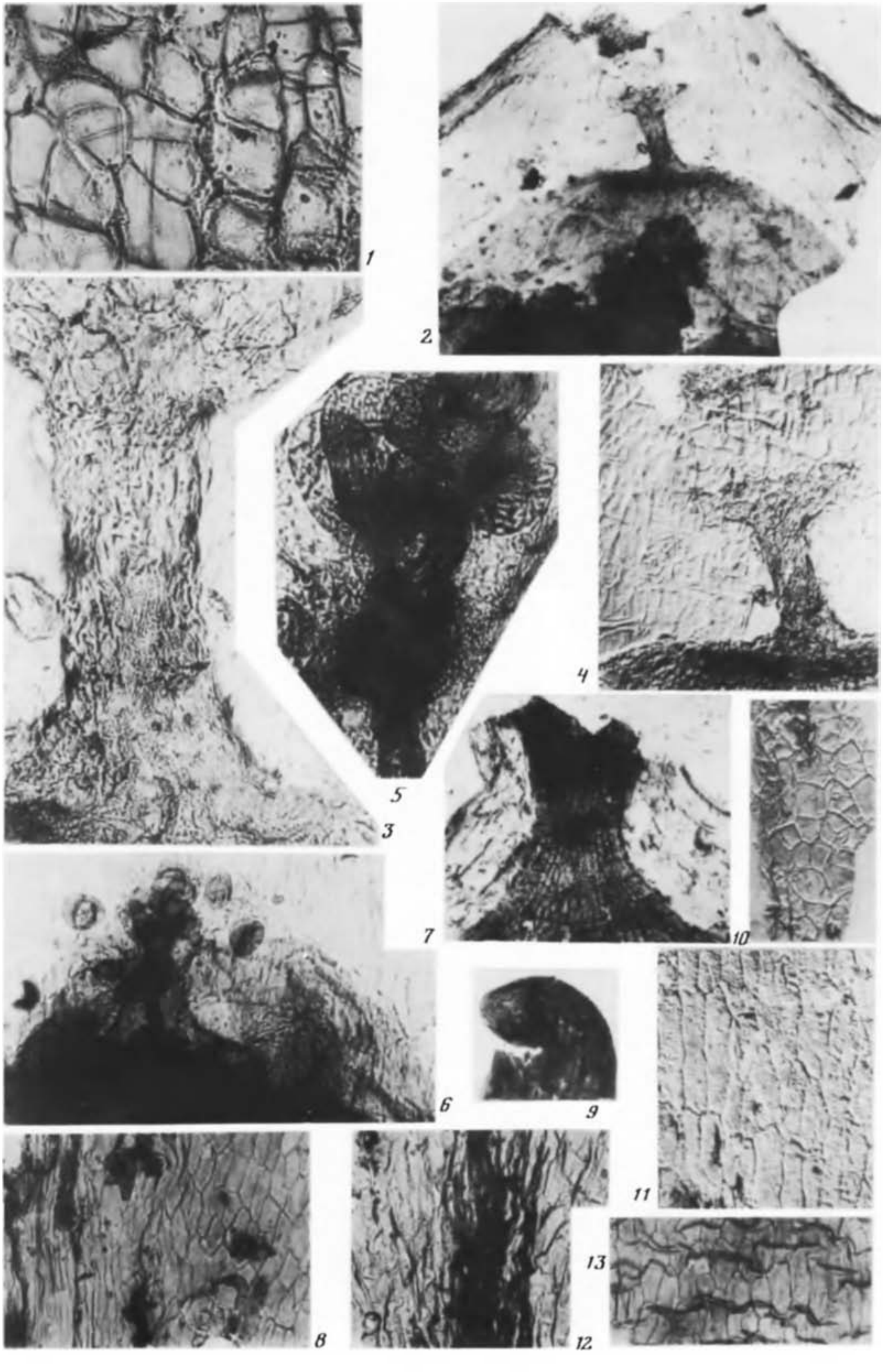


Таблица XII

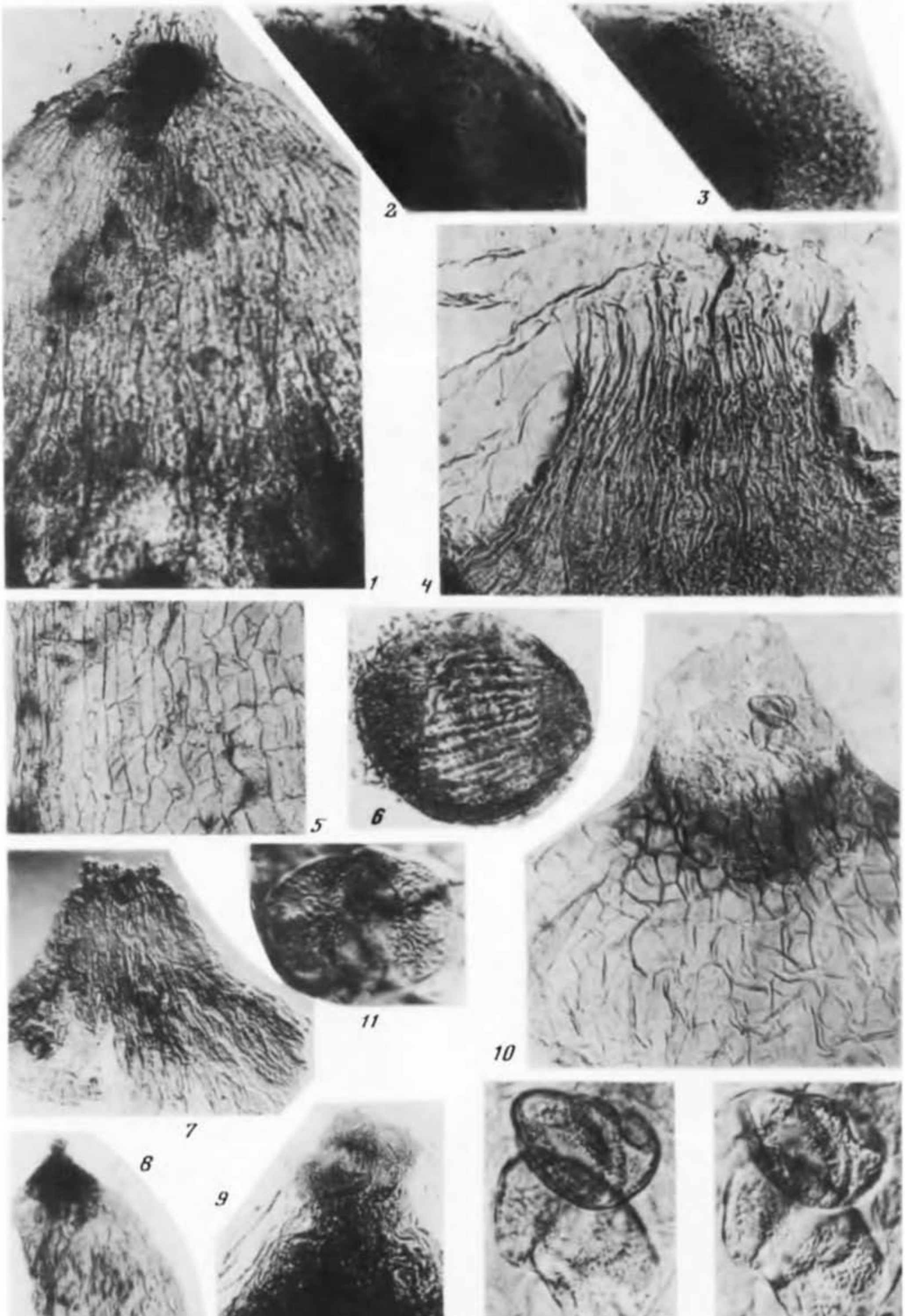


Таблица XIII

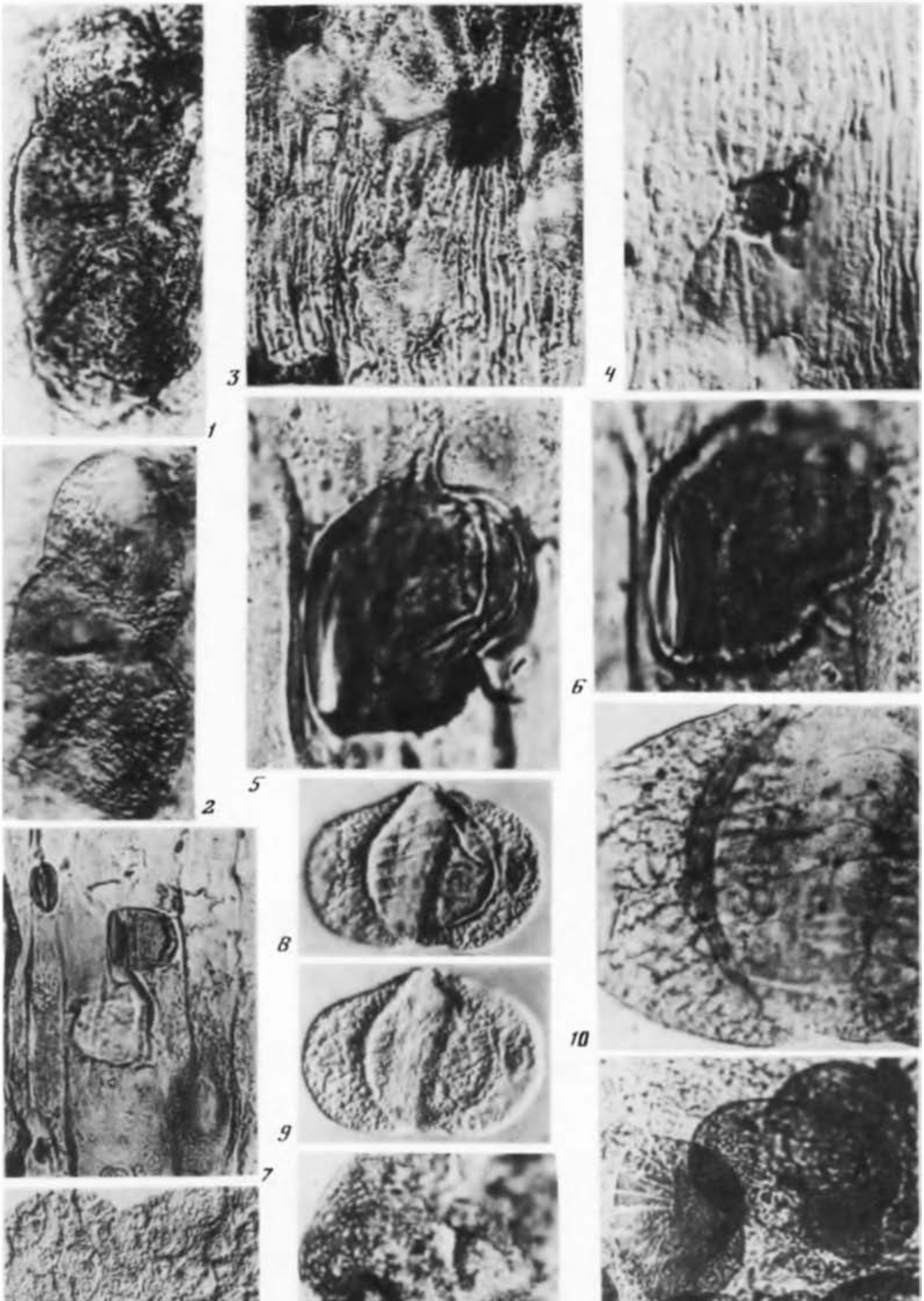


Таблица XIV

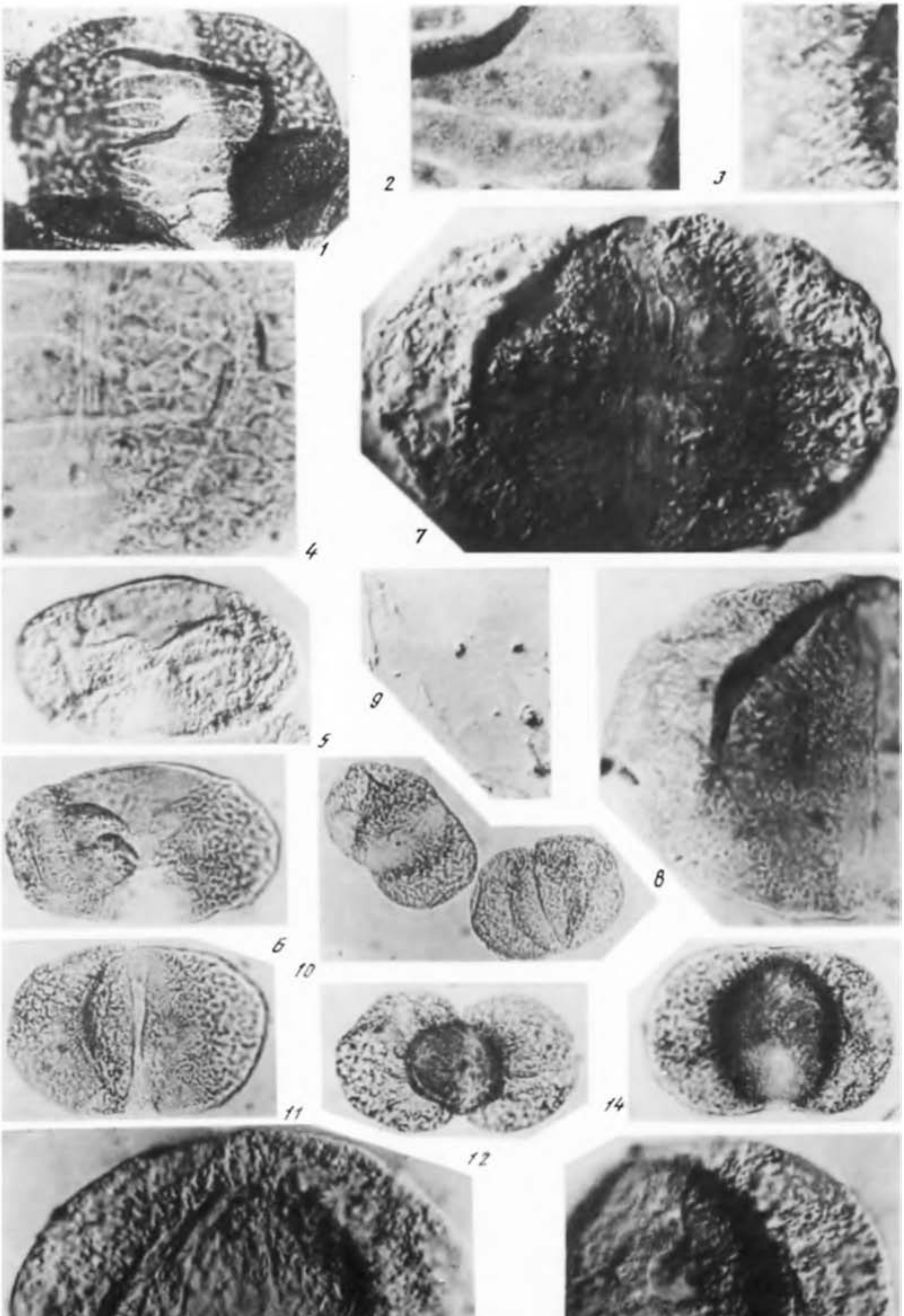
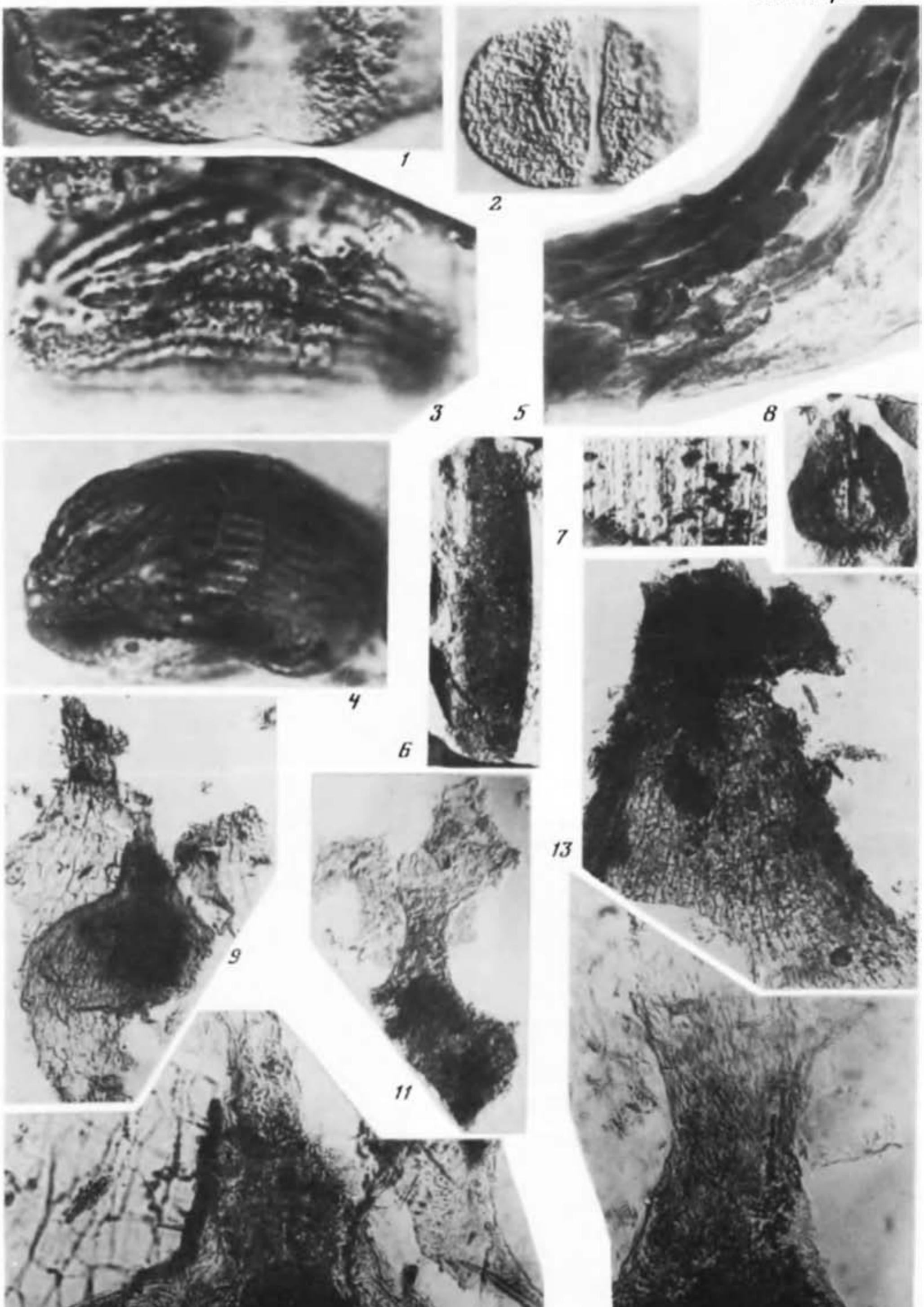
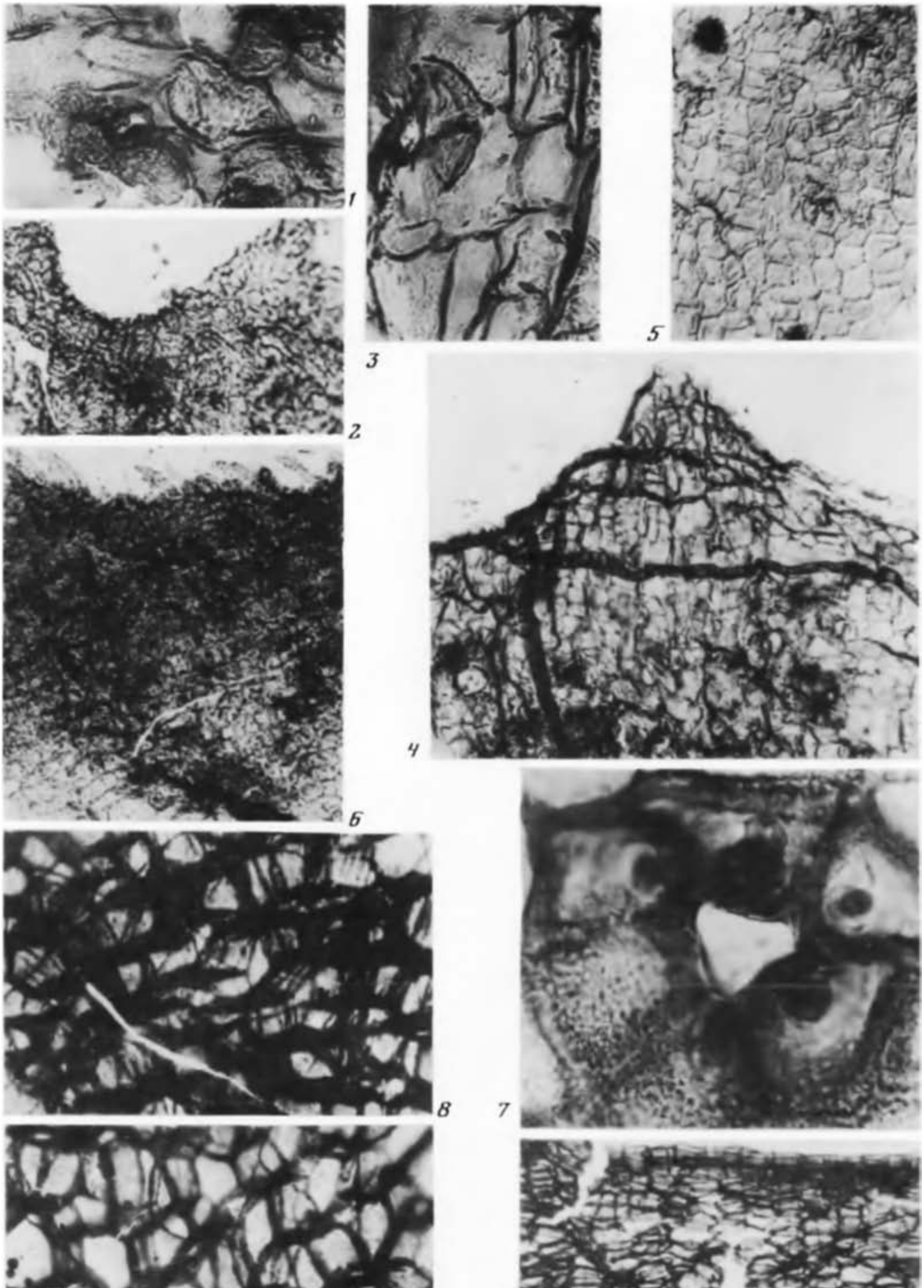


Таблица XV




1
3
5
2
4
6
8
7
9
10

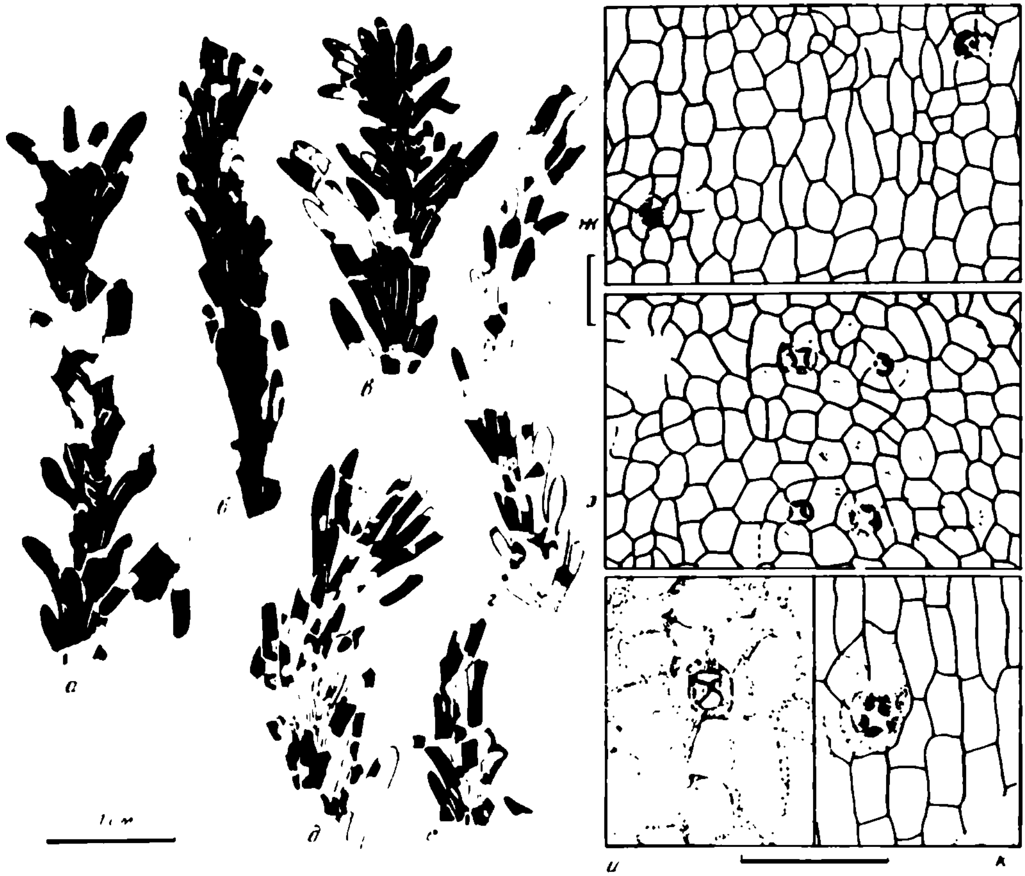


Рис. 76. Quadrocladus schweitzeri sp. nov.:

а — голотип N 3981/55-3; *б* — экз. N 3981/58-1; *в* — экз. N 3981/49а-14; *г* — экз. N 3981/66ж-68; *д* — экз N 3981/66в-10; *е* — экз. N 3981 64-1; *ж* — кутикула стороны II голотипа, преп. N 3981/55-3, пункт 2; *з* — кутикула стороны I, тот же преп., пункт 1; *и* — устьице на стороне II, тот же преп., пункт 3, *к* — устьице на стороне I, тот же преп., пункт 1; длина линейки — 100 мкм (*ж*—*к*); Исады

костью зубчиков, от этого вида и Q. borealis отсутствием (или редкостью) боковых укороченных побегов, от Q. borealis более крупными листьями, от Q. sibiricus значительно меньшим количеством устьиц, отсутствием септ.

Местонахождение. Исады (30 экз.).

Род Geinitzia Endlicher, 1847

Типовой вид — Geinitzia cretacea Endlicher, мел Центральной Европы. Гаррис (Harris, 1969, с. 249) указывает, что этот вид охватывает побеги, ранее описанные как Sedites rabenhorstii Geinitz.

Диагноз. (по Harris, 1979, с изменениями). Вегетативные побеги. Листорасположение спиральное, реже супротивное, но тогда листья располагаются в одной плоскости. Листья удлиненные (отношение длины к ширине 5:1 и более), дорсовентрально несколько уплощенные, отклоняющиеся от стебля. Через лист проходит одна жилка. У части видов основание листа черешковидное.

Geinitzia subangarica S. Meyen, sp. nov.

Рис. 77

Эпитет вида от Субангарской палеофлористической области.

Голотип — ГИН N 3765/95-3 (рис. 77, *б, л—н*); Луптюг.

Описание. Хотя в коллекции есть облиственные побеги, голотипом выбран изолированный лист, у которого лучше, чем у других экземпляров сохранилось эпидермальное строение. Листья линейные или лопатчатые, длиной до 12 мм и шириной 1—3,5 мм, с полукруглой или приостренной верхушкой, низбегающие, с отделяющим слоем в суженном основании (рис. 77, *г, ж*), линзовидные в сечении. Край листа ровный. При мацерации в толще мезофилла выявляются два сближенных смоляных хода, проходящих через большую часть листа (рис. 77,*и*).

Кутикула тонкая, трудно отделяется от мезофилла. Радиальные стенки обычно нечеткие. Покровные клетки у более широких листьев изометричные,

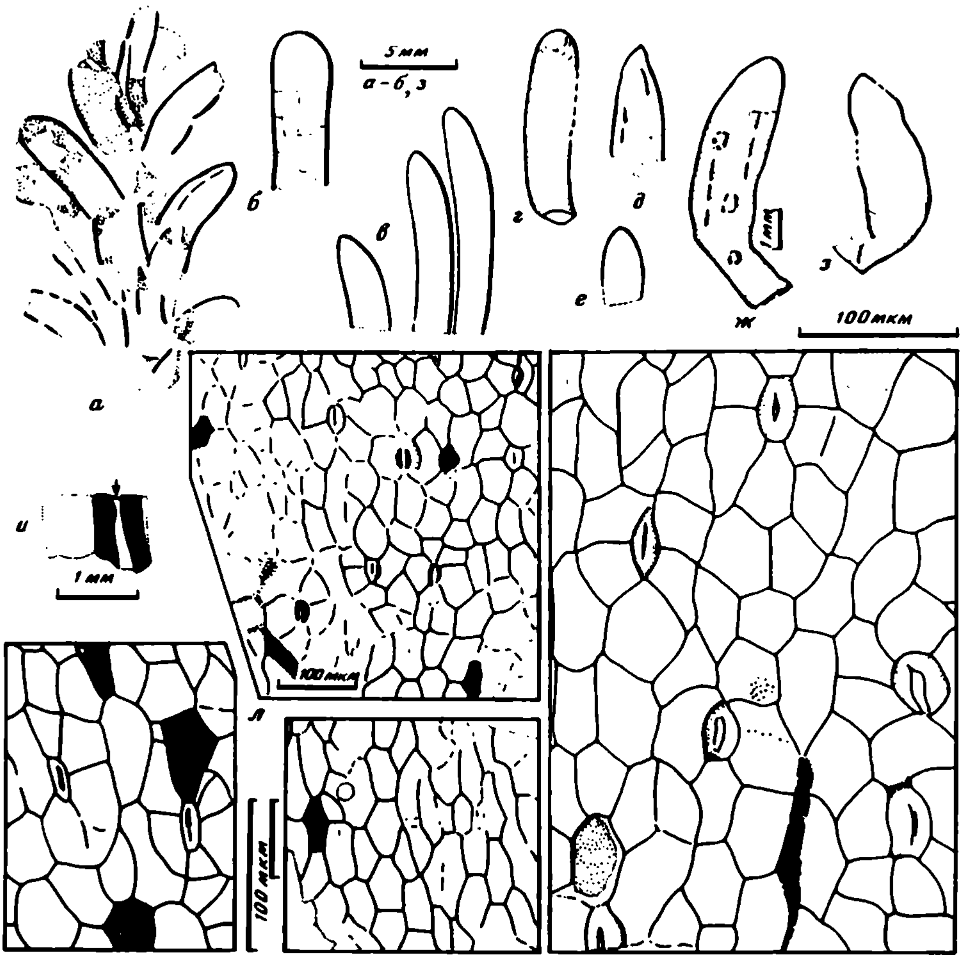


Рис. 77. Geinitzia subangarica sp. nov.:

а — экз. N 3765/95-11; *б* — голотип N 3765/95-3; *в* — экз. N 3765/86ж-9; *г* — экз. N 3765/85в-4; *д* — экз. N 3765/93з-32; *е* — экз. N 3765/93а-44; *ж* — экз. N 3765/93ж-48; *з* — экз. N 3765/93ж-36; *и* — фрагмент мацерированного листа со смоляными тяжами по обе стороны от оси листа (отмечена стрелкой), преп. N 3765/93е-50, пункт 4; *к* — часть эпидермы с устьицами и клетками с утолщенными периклинальными стенками, преп. N 3765/92л-12', пункт 1; *л, м* — эпидерма разных сторон голотипа, преп. N 3765/95-3, пункт 3; *н* — устьица голотипа, тот же преп., пункт 4; Луптюг складываются в изогональную структуру, у более вытянутых листьев образуют ровные ряды. Листья гипостомные. Устьица равномерно распределены, продольно ориентированы, неполнодицикличные. Устьичные ямки узкие. Венечные клетки латеральные, скобковидные. Проксимальные части побочных клеток слабо утолщены, нередко несут вздутия, имитирующие проксимальные папиллы. Изредка замыкающие клетки слабо погружены. Некоторые покровные клетки заполнены смолоподобным содержимым.

Сравнение. G. subangarica напоминает юрские хвойные, описанные как Camptophyllum schimperi Nath. (Florin, 1958), но отличается отсутствием устьичных полос. От Quadrocladus новый вид отличается гипостомностью листьев, продольно вытянутыми устьичными ямками и присутствием смоляных ходов. Систематическое положение вида неизвестно. Вместе с G. subangarica встречаются микростробилы, сходные с Dvinostrobus, причем других хвойных в этом месте не найдено.

Местонахождение. Луптюг (15 экз., в том числе 3 облиственных побега).

Geinitzia sp. SVM-1

Табл. XVI, фиг. 6; рис. 78

Описание. В коллекции имеется несколько облиственных побегов. С шести из них получены препараты кутикулы. Длина фрагментов до 5 см. Листья линейные, длиной до 25 мм, шириной 1,5-2 мм. Верхушка слабо приостренная. После окисления фитолеймы в мезофилле был виден темный тяж, соответствующий средней жилке. Кутикула тонкая, с большим трудом освобождается от мезофилла. Из-за этого, а также из-за коррозии кутикулы и нечеткости швов не удалось выявить основные черты эпидермального строения. Устьица почти не распознаются. Замыкающие клетки слабо погружены, продольно ориентированы и окружены 5—6 (?) побочными клетками. Местами видны ряды вытянутых клеток, частью с утолщенными периклинальными стенками, как у G. su-

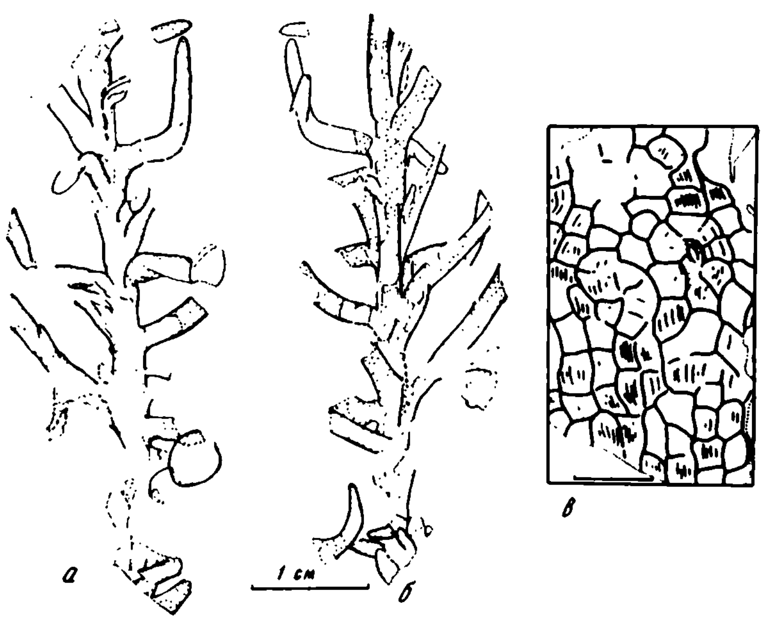


Рис. 78. Geinitzia sp. SVM-1 (см. табл. XVI, фиг. 6):

а – экз. N 3774/5-1 до изготовления трансфер-препарата; б — трансфер-препарат с того же экз.; в — кутикула, преп. N 3774/5-1, пункт 1; длина линейки 100 мкм; Вилель bangarica. На одном экземпляре край листа имеет длинные зубчики (табл. XVI, фиг. 6). К этому же виду, возможно, относятся многочисленные побеги из Исад (здесь не описываются), с которых не удалось получить препараты кутикулы.

Сравнение. Неполнота эпидермальной характеристики препятствует сравнению с другими хвойными. Заметим, что нельзя полностью исключать возможность того, что описанные растения принадлежат плауновидным, у которых также встречается мелкозубчатый край листа.

Местонахождения. Аристово (4 экз.), Исады (многочисленные побеги, кутикула не сохранилась, cf.), Виледь (2 экз.).

РАСТЕНИЯ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Род Arisada S. Meyen, gen. nov.

Родовое название — из названий двух местонахождений — Аристово и Исады.

Типовой вид — Arisada densa S. Meyen, sp. nov.

Диагноз. Сильно уплощенные вытянутые органы неизвестной морфологической категории, вдоль поверхности покрытые совмещенной системой клеток двух типов — более мелких изометричных с толстыми стенками и более крупных вытянутых с тонкими стенками.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Степень неопределенности систематического положения Arisada такова, что даже неизвестно, принадлежит ли этот род высшим или низшим растениям. По строению клеточной сети Arisada несколько напоминает печеночники.

Arisada densa S. Meyen, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 8—10; рис. 79

Эпитет вида от densa (лат.) — плотная.

Голотип — ГИН N 4552/394-1 (табл. XVI, фиг. 8; рис. 79]; Аристово

Описание. Вид представлен в коллекции большей частью фрагментами фитолеймы с хорошо видным под бинокуляром (особенно при смачивании образца) клеточным строением. Такие же фитолеймы получены при объемной мацерации. Об общей форме органа можно судить по голотипу. На породе отпечатался фрагмент линейного органа шириной 9 мм и длиной более 22 мм, верхушка повреждена, но, повидимому, была закругленной. Вдоль оси проходит широкая пологая впадина. На поверхности местами сохранилась фитолейма, которая уплотнена вдоль края. В двух участках по левому краю фитолейма завернута вовнутрь (рис. 79). и обтягивает тонкий слой породы. Из этого можно заключить, что, ткань, представленная фитолеймой, окружала или широкую полость, или несохранившиеся при захоронении внутренние ткани.

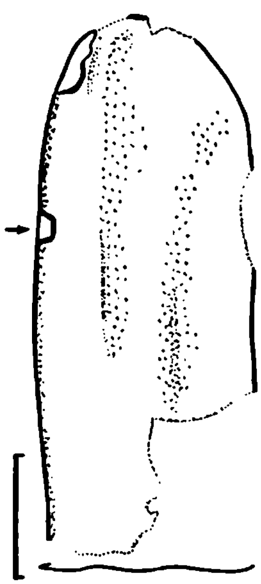


Рис. 79. Arisada densa sp. nov. голотип N 4552/394-1, внизу — вид в сечении в месте, показанном стрелкой; длина линейки 1 см; Аристово

Фитолейма сложена совмещенными системами полигональных клеток двух типов. Более мелкие клетки имеют плотные стенки, при захоронении часто скошенные и поэтому имеющие сдвоенный контур. Эти клетки изометричные, около 50 мкм в поперечнике. Местами они собраны в короткие ряды. У голотипа положенные набок стенки ребристые, так что создается впечатление, что клетки эти расположены в несколько слоев (табл. XVI, фиг. 8). Более крупные клетки шириной 30—50 мкм и длиной до 100 мкм и более, с тонкими стенками, вблизи края вытянуты косо по отношению к нему. Их ориентировка вдалеке от края менее определенна. Край утолщен, выстлан узкими прямоугольными клетками (табл. XVI, фиг. 10). Оба типа клеток в большинстве фрагментов расположены одним слоем каждый.

Местонахождения. Большое количество фрагментов в Аристове и (реже) в Исадах; препараты сделаны с 5 экз. из Аристова.

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

МЕСТО ТАТАРИНОВОЙ ФЛОРЫ В ОБЩЕЙ КАРТИНЕ ФЛОРОГЕНЕЗА НА РУБЕЖЕ ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ

Задача настоящей главы — попытаться выяснить происхождение татариновой флоры и дальнейшую судьбу составляющих ее растений, т.е. рассмотреть место татариновой флоры в общем флорогенезе Земли.

Хотя необходимость разделения растительного покрова на крупные фитохории, эволюционировавшие в значительной степени независимо, осознана уже давно, анализ основных этапов в эволюции растительного покрова и до сих пор иногда выполняется для Земли в целом. Именно такой смысл глобальных этапов развития растительного покрова безотносительно к фитохориям имеют широко вошедшие в литературу понятия палеофит, мезофит и кайнофит, противопоставлявшиеся понятиям палеозой, мезозой и кайнозой. Позже были предложены более дробные, переходные этапы, например постпалеофит (Мейен, 1969б) и эомезофит (Вахрамеев, 1970). Подобные понятия сохраняют свой смысл, когда речь идет об общем крупном членении истории всего растительного покрова.

При характеристике палеофита, мезофита и кайнофита нередко указываются наиболее крупные доминирующие таксоны. Приходится сталкиваться с утверждениями, что палеофит — время споровых растений, мезофит — голосеменных, а кайнофит — покрытосеменных. В действительности, из флор, традиционно считающихся палеофитными, споровые господствовали лишь в девонских, в карбоне и перми они доминировали лишь в некоторых ландшафтных обстановках. Вообще же для эпох усиленной флористической дифференциации суммарный перечень групп, населявших всю Землю, мало что дает.

С точки зрения традиционного представления о палеофитных и мезофитных флорах, татариновая флора может квалифицироваться как эомезофитная. В ней господствуют растения, которые получат широкое распространение в триасе. Часть растений татариновой флоры дала начало гинкговым и лептостробовым, доминантам мезозойской флоры.

Татариновая флора принадлежит Субангарской области (рис. 86; Мейен, 1980, 1981), точнее ее северо-западной части, которую можно назвать Восточно-Европейской провинцией. О происхождении татариновой флоры известно уже немало. Как уже говорилось, ее доминантами были Tatarina—Peltaspermopsis,

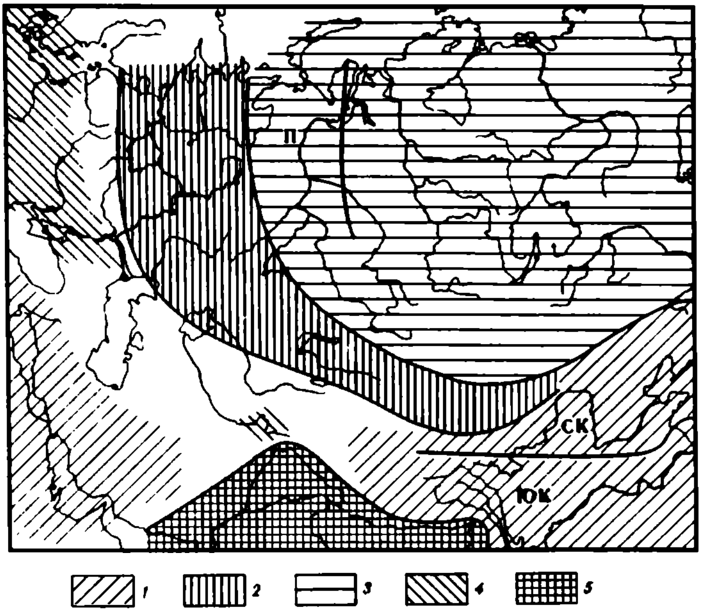


Рис. 80. Распределение типов флор в Евразии в конце ранней перми и в поздней перми:

1 — катазиатская флора; *2* — субангарская флора; *3* — ангарская флора; *4* — атлантическая флора; *5* — гондванская флора; *П* — Печорская провинция; *СК* — Северо-Катазиатская провинция; *ЮК* — Южно-Катазиатская провинция

Aequistomia, Quadrocladus, местами протосфагновые мхи и сульцивные кордаиты. Далекими предками Tatarina можно считать каллиптерид (Callipteris—Callipterianthus—Antunia). В начале перми это были наиболее обычные растения в Еврамерийской области от Северной Америки и Западной Европы до Западного Тянь-Шаня включительно (Масумов, 1980). По-видимому, каллиптериды населяли эту территорию в течение почти всей ранней перми, хотя состав их и менялся. Пельтоиды типа Peltaspermopsis в раннепермских флорах этой территории неизвестны. В лежащей севернее Субангарской флоре типичные пельтоиды найдены в Среднем Приуралье в кунгуре (Гоманьков, Мейен, 1979).

В казанских и нижнетатарских отложениях Субангарской области ассоциация Tatarina—Peltaspermopsis пока не встречена, есть находки фрагментов листьев типа Pursongia и фруктификаций типа Lopadiangium. Хорошие экземпляры типа Peltaspermopsis—Lopadiangium известны в Печорском Приуралье, где они ассоциируют с листьями Callipteris и Compsopteris. Можно полагать, что растения Tatarina—Peltaspermopsis сформировались в Субангарской области. На это указывает не только приуроченность к ней древнейших пельтоидов, но и широкое распространение именно в этой области пыльцы типа Protohaploxypinus—Vittatina, позже явно ассоциировавшей с Tatarina—Peltaspermopsis. Заметим, что если опираться на распространение такой пыльцы, а не макрофоссилий, то и более далекие предки Tatarina—Peltaspermopsis, возможно, окажутся приуроченными к районам, позже вошедшим в Субангарскую область. Пыльца типа Protohaploxypinus и Vittatina в карбоне встречается в наибольшем количестве в районах, прилегающих к Уралу (Чувашов, Дюпина, 1973).

Происхождение Cardiolepidaceae остается неизвестным. По-видимому, это семейство произошло от каких-то раннепермских пельтаспермовых. Древнейшие представители Phylladoderma и Nucicarpus известны в уфимских отложениях Татарии (Богов, 1973), Печорского Приуралья (данные Г.Г. Смоллер и С.В. Мейена) и Афганистана (Мейен, 1980, 1981), т.е. на западе Субангарской области и в

Печорской провинции. Подрод Aequistomia связан с более древними представителями Phylladoderma постепенным переходом. В нижнетатарских отложениях встречаются листья, переходные между обоими подродами. Поэтому происхождение Aequistomia можно считать местным.

Древнейшие достоверные Quadrocladus известны в нижнем цехштейне Западной Европы, сопоставляемом с верхами казанского яруса по конодонтам (Kozür, 1978), и в нижнеказанских отложениях Притиманья. Видимо, предки этого рода — раннепермские лебахиевые. По эпидермальным признакам он ближе всего к Ernestiodendron, который известен только в Еврамерийской области. Таким образом, и род Quadrocladus уходит корнями в Еврамерийскую область, но ближайшие предки видов, населявших Восточно-Европейскую провинцию, может быть, жили здесь же.

Мхи Protosphagnum и войновскиевые Cordaites clercii — Samaroprsis irregularis безусловно относятся к числу пришельцев из Ангарской области (Сибири или Печорского Приуралья), где эти растения широко распространены и значительно более разнообразны.

Из других растений татариновой флоры большинство, по-видимому, также генетически связано с еврамерийскими растениями, хотя ближайшие предки были субангарскими. Плауновидных Fasciostomia можно гипотетически связать с субангарскими и печорскими плауновидными типа Viatcheslavia—Signacularua, которые в свою очередь могли произойти только от экваториальных плауновидных. Членистостебельные и папоротники татариновой флоры известны лишь по вегетативным частям, так что судить об их предках невозможно. Растения Stiphorus—Glossophyllum неизвестны в более древних флорах, но раз речь идет о пельтаспермовых, можно допустить, что и Stiphorus—Glossophyllum имеют в конечном счете еврамерийское происхождение. Род Lepidopteris известен в более низких горизонтах верхней перми от Западной Европы до Памира. В татариновой флоре он редок и, очевидно, вошел в нее из более южных флор. Древнейшие представители Rhaphidopteris известны в нижней казани Русской платформы (Meyen, 1979). К возможным предкам Rhaphidopteris относятся растения Mauerites—Biarmopteris из кунгура Среднего Приуралья, которые близкородственны более древним еврамерийским каллиптеридам и Trichopitys (Meyen, 1982b).

Таким образом, хотя татариновая флора в целом имеет автохтонное происхождение, ее более глубокие корни уходят преимущественно в экваториальную еврамерийскую флору позднего карбона — начала ранней перми. К поясу с этой древней флорой, видимо, принадлежали окрестности Урала, составлявшие особую провинцию, в которой, как уже было сказано, рано появляются и распространяются некоторые типы миоспор, доминирующие в татариновой флоре.

При сравнении татариновой флоры с одновозрастными ей, будем исходить из стратиграфических сопоставлений, изложенных в главах 2 и 6 и отраженных на рис. 81. Условность принятых сопоставлений нами полностью осознается.

Если лишь одна флора, уверенно сопоставляемая с татариновой и также содержащая в качестве важного компонента растения типа Tatarina—Peltaspermopsis. Это флора зоны С Бекселла в Наньшане, где листья, морфологически неотличимые от Tatarina, но из-за отсутствия эпидермальной характеристики относимые к Pursongia, ассоциируют с пельтоидами (Дуранте, 1980). В наньшанекой флоре есть также хвойные, сходные с Quadrocladus, и листья с морфологическими признаками Aequistomia, но также и растения (Callipteris, Psygmophyllum, Sylvella и др.), отсутствующие в татариновой флоре и известные по периферии ангарской области (в Таймыро-Кузнецком округе и Дальневосточной провинции). Наньшаньскую флору можно отнести к особой провинции Субангарской области. В эту провинцию, видимо, входят и более западные районы Китая, о флоре которых сообщаются лишь скудные данные (Li, Yao, 1979, 1980; Yao, Ouyang, 1980), причем почти все растения оказываются общими с Кузбассом. Например, в районе Урумчи в Синьцзяне указываются Annularia lanceolata Radcz., Pecopteris anthriscifolia (Goepp.) Zall., Callipteris zeilleri Zal., Iniopteris sibirica Zal., Comia dentata Radcz., Compsopteris wongii (Halle) Zal., Rhipidopsis sp., Noeggerathiopsis minutifolia Radcz., N. batschatensis Radcz. Среди этих растений есть общие с Наньшанем. Типично субангарских растений здесь не указано, как и в других местонахождениях Северо-Западного Китая. Присутствие растений, общих с татариновой флорой, могло пройти мимо внимания китайских палеоботаников. Показательно, что листья из Наньшаня типа Pursongia они ошибочно отнесли к Zamiopteris (Gu, Zhi, 1974). В кратком перечне новых данных, касающихся наньшаньской флоры (Li, Yao, 1980, с. 5), не упоминаются растения, известные из татариновой флоры, а сама наньшаньская флора ошибочно рассматривается как типично ангарская. Заметим еще, что листья, внешне очень похожие на Pursongia, из верхнепермской флоры Пхетчабуна в Таиланде были определены как Glossopteris и Palaeovittaria (Kon'no, 1963).

Флора западноевропейского цехштейна (Атлантинского царства) известна преимущественно из нижнего цехштейна (медистых сланцев) и, следовательно, древнее татариновой. Тем не менее выдержанность доминирующих растений до верхов цехштейна (где остаются почти одни хвойные) и достаточно высокое единство палинологической характеристики цехштейна допускают сравнение обеих флор. Их доминанты резко различны. В цехштейне доминируют хвойные Pseudovoltzia и Ullmannia, местами в захоронениях довольно много Lepidopteris. Остальные растения редки. К числу общих родов с татариновой флорой относятся Quadrocladus и Lepidopteris, представленные разными видами. По письменному сообщению Г.-Й. Швайцера С.В. Мейену, Quadrocladus встречается в цехштейне очень редко, а в татариновой флоре он обычен. Распределение Lepidopteris в обеих флорах обратное. Роды Pseudovoltzia и Ullmannia практически отсутствуют в татариновой флоре. При объемной мацерации породы из Виледи был найден небольшой фрагмент хвойного, близкого к этим родам. Некоторые роды цехштейновой флоры, может быть, надо ревизовать. Так, папоротниковидные листья, отнесенные к Sphenopteris (Schweitzer, 1960b), имеют вильчатый рахис и напоминают как по этому, так и по другим морфологическим признакам Rhaphidopteris (Meyen, 1979b). Фруктификации, определенные как Schuetzia и отчасти Strobilites, могут оказаться пельтоидами пельтаспермовых.

Так или иначе, обе флоры существенно разные, если сравнивать макрофоссилии. Общность ассоциирующих миоспоровых комплексов выше. В цехштейне к числу доминант относится Lueckisporites, обычный и на Русской платформе. Предполагалось, что Lueckisporites — пыльца хвойных Pseudovoltzia, поскольку отношения доминирования обоих родов совпадают в разрезе (Visscher, 1971). Однако по материалам из Кузнецкого и Тунгусского бассейнов устанавливается принадлежность Lueckisporites к Quadrocladus (Meyen, 1981). Хвойные типа Pseudovoltzia обычно в казанских отложениях Русской платформы и практически отсутствуют в татарских. Пыльца Lueckisporites редка в казанских и обычна в татарских отложениях. В мальцевской серии Кузбасса пыльца Lueckisporites преобладает в палинологических комплексах пород с массовыми захоронениями побегов Quadrocladus. Остатков других хвойных в этих породах нет.

По-видимому, в Западной Европе пыльца Lueckisporites продуцировалась также хвойными с листвой Quadrocladus, но макроостатки этих растений редко попадали в захоронения по тафономическим причинам. Показательно, что в верхнепермском местонахождении Рабноу на Дарвазе (данные авторов, сборы В.И. Давыдова) среди макрофоссилий преобладают вайи Lepidopteris, остатки хвойных единичны и неопределимы из-за плохой сохранности. В то же время в комплексе миоспор много Lueckisporites. Очевидно, продуцировавшие эту пыльцу хвойные произрастали поблизости, но их побеги не попадали в захоронения. Так же могло обстоять дело и в Западной Европе, где много пыльцы Lueckisporites и мало побегов Quadrocladus. На Русской платформе и в Сибири те же растения, видимо, заселяли аккумулятивные низины.

Пермская флора Печорского Приуралья относится к Печорской провинции (Мейен, 1970). Мы не знаем, какая часть печорской серии относится к верхнетатарскому подъярусу. Судя по находкам сульцивных кордаитов в татариновой флоре, верхняя часть печорской серии, где много сульцивных кордаитов, хотя бы частью верхнетатарская. В печорской флоре преобладают кордаиты, папортники, обычны Callipteris, Compsopteris, Comia, Rhipidopsis, разнообразны мхи, нередки членистостебельные. В этом комплексе не найдены Quadrocladus и Lepidopteris, появляется Aequistomia и Pursongia (Tatarina?).

Ближе всего к татариновой флоре (и может быть прямо к ней отнесена) пока уникальная для Печорского Приуралья флора, отобранная Р.П. Сливковой из керна скважин Песчанка 171 и Кедровый Шор 137 (см. главу 5). Здесь найдены Tatarina, Aequistomia, Doliostomia и немногочисленные кордаиты. Распространение таких комплексов в Печорском Приуралье пока не прослежено. Вероятно, в позднетатарекое время татариновая флора распространилась в Печорском Приуралье, вытеснив флору, более близкую к центрально-ангарской.

Сходство татариновой флоры с заведомо верхнепермскими флорами угленосных отложений азиатской части Ангарской области (Сибирской и Дальневосточной провинций) заключается в присутствии в татариновой флоре сульцивных кордаитов (C. clercii) и ассоциирующих с ними чешуй (Crassinervia) и семян (Samaropsis irregularis). Эти растения доминируют во многих захоронениях Сибири и Монголии (Мейен, 1970; Дуранте, 1976). В сибирской флоре обычны протосфагновые мхи.

Судить о соотношении татариновой флоры с одновозрастными комплексами катазиатской флоры трудно из-за недостаточной определенности стратиграфических корреляций, а также из-за отсутствия данных об эпидермальном строении и органах размножениях тех катазиатских растений, которые особенно важны для сравнения обеих флор. Мы будем исходить из стратиграфической последовательности макрофоссилий и миоспор, которая дана для Китая (Yao, Ouyang, 1980). Там комплексы катазиатской флоры распределены по Северной и Южной подпровинциям с различной палеоботанической характеристикой верхов перми и разными уровнями смены палеофитных комплексов мезофитными. В Южной подпровинции вторая половина верхней перми отмечена сокращением флористических комплексов примерно на 30%, но удерживается катазиатский облик флоры. Доминируют катазиатские гигантоптериды (Gigantonoclea, Gigantopteris), членистостебельные (Lobatannularia, Annularia, Sphenophyllum) и растения с папоротниковидной листвой (Cladophlebis, Pecopteris, Rajahia, Neuropteridium, Fascipteris, Compsopteris, Otofolium). Отмечаются Taeniopteris, Rhipidopsis и Ullmannia cf. bronnii. В ассоциирующих палинологических комплексах пыльца голосеменных составляет менее 10%, но важно присутствие рода Vittatina. В целом южнокатазиатская флора не имеет почти ничего общего с татариновой.

В Северной подпровинции указаны Lobatannularia, Phyllotheca, Fascipteris, Callipteris, Oligocarpia, Pecopteris, Sphenopteris, Taeniopteris, Pterophyllum и Sphenobaiera, т.е. роды, чуждые татариновой флоре (кроме малозначащего формального рода Pecopteris). В этом списке 4 рода из 10 — споровые растения. В миоспоровых же комплексах голосеменные составляют до 80% (Lueckisporites, Taeniaesporites, Limitisporites, Illinites, Alisporites, Vitreisporites, Vittatina и др.) Общность миоспор с татариновой флорой существенно выше, чем макрофоссилий. Некоторые растения татариновой флоры, может быть, присутствуют в Северной Катазии, но фигурируют под иными названиями. Например, род

Yuania из верхов перми по облику листьев напоминает Phylladoderma, хотя помещен среди членистостебельных (Li, Yao, 1980). Растения, описанные как Pelourdea и Podozamites, также могут принадлежать Phylladoderma.

Приведенная флора Северной подпровинции сменяет гигантоптериевую флору в середине верхней перми. На том же уровне происходит смена доминант в миоспоровых комплексах. Видимо, в Северной Катазии произошел тот же процесс вытеснения местных растений выходцами из еврамерийской и субангарской флор, что и в Ангарской области. Применительно к Катазии этот процесс связывается с аридизацией.

Сходство татариновой флоры с гондванской исчерпывается формальными родами вроде Pecopteris, Samaropsis и Paracalamites. В Гондване до конца перми существовала глоссоптериевая флора с доминирующими глоссоптеридами (Arberiales). Они, может быть, проникали в очень небольшом количестве в Ангарскую область, но в татариновой флоре отсутствуют. Сравнение ассоциирующих миоспор затруднено высокой степенью параллелизма пыльцы, продуцировавшейся порядками Peltaspermales и Arberiales. С параллелизмом может быть связано сходство и других общих типов гондванских и субангарских миоспор (Мейен, 1981).

Татариновая флора имеет немало общего с пермотриасовыми флорами Сибири (из корвунчанской и путоранской серий Тунгусского бассейна и из мальцевской серии Кузбасса). Мы исходим из сопоставления разрезов, показанного на рис. 81 и поясненного в главе 5. К числу общих растений относятся Tatarina с ассоциирующими пельтоидами, растения из группы Stiphorus—Glossophyllum—Kirjamkenia, а также Lepidopteris и Quadrocladus. Листья Tatarina доминируют в отдельных захоронениях Сибири, a Quadrocladus — доминанта путоранской флоры и образует массовые захоронения в Кузбассе. Общих видов между сибирскими и татариновой флорами нет. Достаточно сильно отличаются и миоспоровые комплексы вмещающих пород.

При любом из обсуждающихся вариантов сопоставления разрезов Сибири и Русской платформы получается, что Tatarina и Quadrocladus появляются в Сибири позже, чем на западе Ангариды. Первые фазы проникновения татариновой флоры в Ангарскую область, возможно, отражены в появлении Tatarina, Aeuistomia и Doliostomia в Печорском Приуралье. Процесс разрушения барьеров, разделявших фитохории в поздней перми, резко усилился в раннем триасе, плевромейевые расселились почти по всему миру. В одной их группе споры были трехлучевыми, типа Densoisporites (Pleuromeia), а в другой — однолучевыми, типа Aratrisprites (Tomiostrobus, Cylostrobus, Skilliostrobus). Не исключена филогенетическая связь этих плауновидных с Fasciostomia из татариновой флоры. Некоторые отпечатки коры из татариновой флоры похожи на стволы Pleuromeia.

Вместе с плевромейевыми широко распространились и хвойные, продуцировавшие пыльцу Taeniaesporites и, возможно, являвшиеся потомками Quadrocladus.

Переход от мезофита к палеофиту для планеты в целом и отдельных фитохорий уже рассматривался в литературе (Добрускина, 1978, 1980; Мейен, 1981; Balme, 1970, 1979; Meyen, 1973; Visscher, 1973, 1974; Lele, 1976; Maheshwari, 1976; Yao, Ouyang, 1980). Мы кратко рассмотрим лишь судьбу потомков тех растений, которые известны в татариновой флоре. Протосфагновые мхи неизвестны в триасе, но порядок Sphagnales, известный с юры, филогенетически можно связать с Protosphagnum, самые поздние представители которого известны в татариновой флоре. О возможной связи плауновидных татариновой флоры с плевромейевыми уже говорилось. Хвойные Quadrocladus заселили Сибирь, но затем, видимо, вымерли, не оставив потомков. Правда, некотрые триасовые хвойные (типа Widdringtonites) сходны с Quadrocladus по эпидермальным признакам листьев. Растений, которых можно сблизить с Cardiolepidaceae, в триасе мы не знаем. Семейство Peltaspermaceae стало одним из важных компонентов триасовых флор Северного полушария, некоторые представители проникли в Гондвану (Lepidopteris, Bosea), где вошли в одни сообщества с Umkomasiaceae. От пельтаспермовых, возможно через растения, близкие к Stiphorus, произошли гинкговые. Эти же или иные пельтаспермовые дали начало и лептостробовым (чекановскиевым), определявшим облик бореальных и отчасти экваториальных флор в течение почти всего мезозоя. С растениями типа Rhaphidopteris можно связать происхождение умкомазиевых Гондваны и юрских экваториальных растений, относимых к Rhaphidopteris и Pachypteris.

Таким образом, группы растений, сформировавшихся в татариновой флоре, сыграли затем очень важную роль в мезозойском растительном покрове. Если наши предположения правильны, именно татариновая флора дала начало доминантам, с одной стороны, среднегондванской дикроидиевой флоры, а с другой — мезозойской гинкгово-чекановскиевой флоры Сибири. Напомним, что голосеменные типа Pachypteris—Rhaphidopteris (вместе с близкими родами Cycadopteris и Ctenopteris) играли немалую роль в верхнеюрских прибрежноморских флорах экваториального пояса (Долуденко, 1984).

Что касается других важных групп мезозойских флор, то связывать их происхождение с растениями татариновой флоры не приходится. В татариновой флоре пока не найдены достоверные цикадофиты, в ней очень мало папоротников, о судьбе хвойных уже говорилось. Таким образом, до наших дней из потомков татариновой флоры дожили лишь Ginkgo и сфагновые мхи, может быть печеночники.

ГЛАВА ПЯТАЯ
СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Как было показано в главе 2, время существования татариновой флоры на Русской платформе соответствует верхнетатарскому подъярусу (точнее, северодвинской свите Е.М. Люткевича). Наметить какую-либо возрастную дифференциацию флоры внутри этого интервала не удается. Хотя для любых двух местонахождений можно указать различия в составе их флористических комплексов, эти различия имеют примерно одинаковый характер и масштаб как для разновозрастных местонахождений, так и для заведомо одновозрастных (конечно, в пределах существующей детальности расчленения и сопоставления разрезов).

Единственным исключением, возможно, является местонахождение Александровка в южном Приуралье, в котором вместе с типичными представителями татариновой флоры найдены сульцивные кордаиты. В южном Приуралье кордаиты являются непременными компонентами казанских и нижнетатарских флористических комплексов, тогда как на большей части Русской платформы они исчезают еще в раннеказанское время (Мейен, 1969б, 1971). Впрочем, протомоносаккатная пыльца "кордаитового" типа в единичных экземплярах присутствует в спорово-пыльцевых комплексах вплоть до ветлужской серии (Кюнтцель, 1965). В остальных (кроме Александровки) известных нам верхнетатарских местонахождениях южного Приуралья кордаиты отсутствуют. Два из них (Вязовка и Черниговский), вероятно, синхронны Александровке, одно (Блюменталь) — моложе ее и одно (Новокульчумово) — старше. Можно предположить, что в начале позднетатарского времени сульцивные кордаиты в южном Приуралье еще "доживали" в виде отдельных реликтовых популяций, в затем (начиная с верхов северодвинского горизонта?) — окончательно исчезли с Русской платформы.

Стратиграфическое значение татариновой флоры, таким образом, определяется тем, что ею охарактеризован верхнетатарской подъярус в его стратотипическом

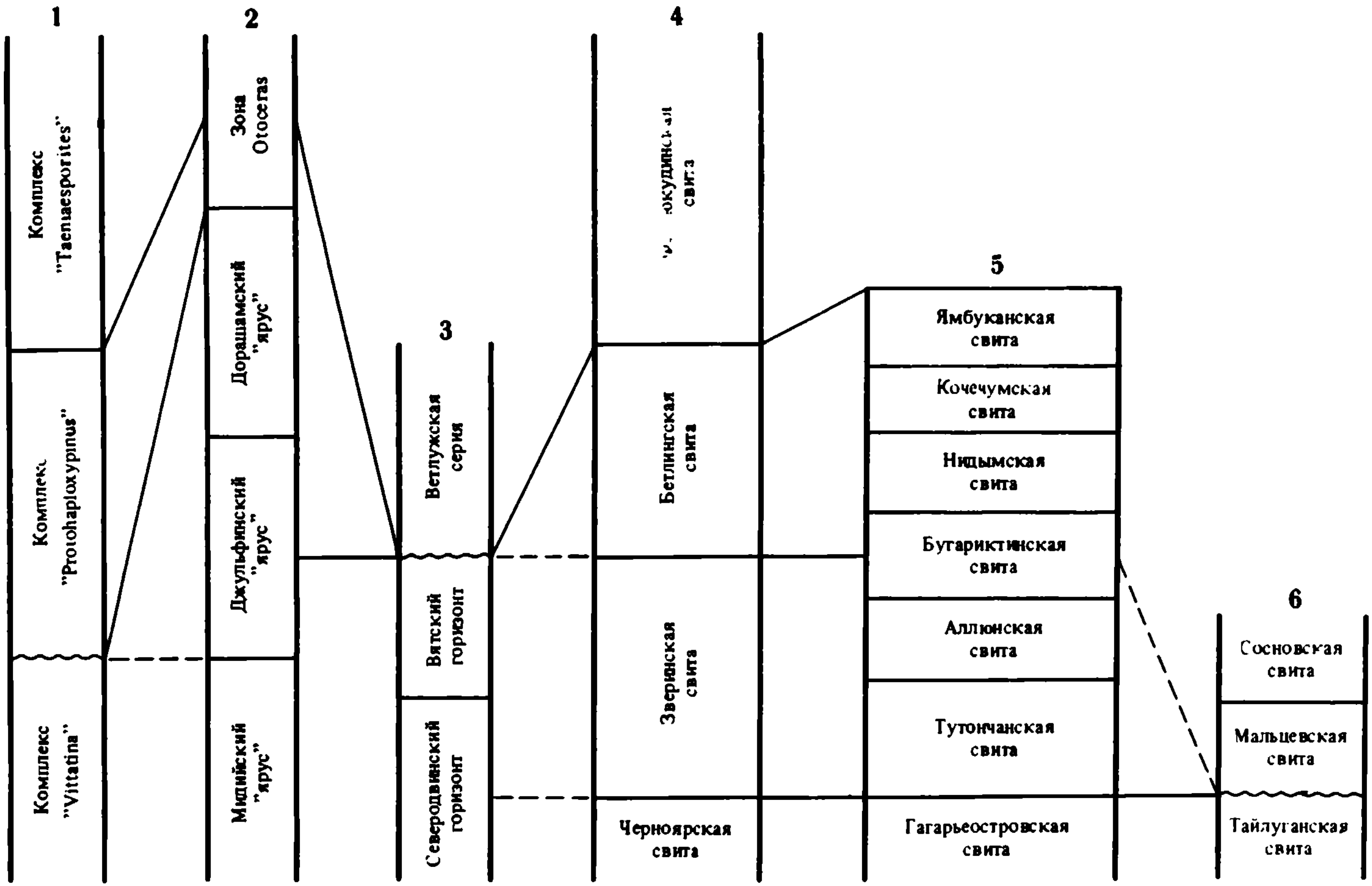


Рис. 81. Сопоставление основных сводных разрезов верхней части перми и низов триаса

1 — Гренландия, Кэп Стош (по Balme, 1979); *2* — Тетис (по Левену, 1980); *3* — Русская платформа; *4* — Центральный Таймыр (по Садовникову и др., 1981); *5* — Тунгусский бассейн (по Садовникову, 1981а); *6* — Кузбасс (по Добрускиной, 1980) районе, и обнаружение сходной флоры в отложениях других районов позволяет привязать их к стандартной шкале пермской системы. Это, несомненно, очень важно для решения проблемы границы перми и триаса и в первую очередь вопроса о соотношении кровли вятского горизонта с подошвой зоны Otoceras.

Мы, к сожалению, очень плохо знаем нижнетатарские флоры Русской платформы, что затрудняет выявление в других районах флористических последовательностей, гомотаксальных с последовательностью Русской платформы. Казанские комплексы отличаются от татариновой флоры достаточно сильно (Мейен, 1971; Meyen, 1982a). В них доминируют членистостебельные, осмундовые (?) папоротники, каллиптериды, Phylladoderma subgen. Phylladoderma, хвойные типа Walchia и Pseudovoltzia, Psygmophyllum, а такие характерные позднетатарские растения как Tatarina и Aequistomia отсутствуют. В спорово-пыльцевых комплексах это различие гораздо менее четкое (Молин, Колода; 1972; Кюнтцель, 1965): вниз по разрезу увеличивается количество спор и протомоносаккатной пыльцы кордаитов, исчезает пыльца Lueckisporites. Отличие татариновой флоры от вышележащих комплексов ветлужской серии очень резкое: из макроостатков в ветлужских комплексах встречаются почти исключительно остатки лепидофита Pleuromeia (Добрускина, 1980) (в нижней части ветлужской серии макроостатки растений вообще неизвестны), а спорово-пыльцевые комплексы характеризуются появлением родов Densoisporites, Lundbladispora, Kraeuselisporites и Ephedripites, резким сокращением численности или полным исчезновением Vittatina и Protohaploxypinus и увеличением количества Taeniaesporites и Cycadopites.

Флора, близкая к татариновой, известна в настоящее время в четырех регионах: Печорском бассейне, Средней Сибири (Тунгусский и Кузнецкий бассейны), в Наньшане и в восточной Гренландии (Кэп Стош). В Печорском бассейне остатки татариновой флоры найдены в местонахождениях Кедровый Шор и Песчанка (см. главу 2). Отложения, вмещающие эти остатки, представляют собой монотонную терригенную толщу, лишенную каких-либо органических остатков кроме флоры, поэтому их датировка возможна лишь на палеоботанической основе. Интересно, что вместе с татариновой флорой в этих местонахождениях встречены сульцивные кордаиты, т.е. в Печорском бассейне, так же как в Южном Приуралье, татариновая флора в течение некоторого времени сосуществовала с ними.

В Наньшане с татариновой флорой сближается флора зоны С Р. Бекселла, содержащая в числе прочих растений листья Pursongia и фруктификации типа Peltaspermopsis, а также редкие кордаиты. Нижележащая флора зоны В является типично катазиатской, а вышележащая (зоны D) еще плохо изучена, что затрудняет детальную корреляцию разрезов Русской платформы и Наньшаня и позволяет лишь датировать саму флору зоны С как нижнетатарско-северодвинскую (Дуранте, 1980).

В Тунгусском бассейне флора, сравнимая с татариновой, происходит из вулканогенной толщи, разделенной на ряд свит (см. рис. 81). В тутончанской свите здесь найдены Pursongia (=Tersiella), Glossophyllum и Stiphorus (=Leuthardtia). Stiphorus и Pursongia обнаружены и в аналогах или аллюнской, или бугариктинской свиты, откуда известны также Tatarina и Lopadiangium, а Pursongia, кроме того, — в отложениях более молодых, чем бугариктинская свита (Могучева, 1973; Могучева и др., 1980; Мейен, Гоманьков, 1980). С верхов бугариктинской до верхов ямбуканской свиты распространен род Quadrocladus; род Lepidopteris встречен в аналогах верхней части бугариктинской свиты и в кочечумской свите (Садовников, 1981a).

Вулнаногенные отложения в Тунгусском бассейне залегают на угленосной толще заведомо пермского возраста, содержащей обильную флору с доминирующими кордаитами, к которым местами добавляются многочисленные, но однообразные папоротники и членистостебельные. Традиционно возраст вулканогенных отложений считался триасовым (Могучева, 1973) на основании главным образом резкого изменения флоры на границе с угленосной толщей (кордаиты в вулканогенных отложениях отсутствуют). Этот вопрос, однако, решался без знания флоры из стратотипических верхнепермских разрезов Русской платформы. Сама по себе резкая смена флористических комплексов может ни о чем не свидетельствовать. Действительно, на Русской платформе смена флоры с кордаитами на татариновую происходит, по-видимому, где-то в северодвинском горизонте. В защиту триасового возраста вулканогенных отложений Тунгусского бассейна привлекаются также данные по одному флористическому комплексу из Верхоянья (Могучева, 1982), однако эти данные допускают и совсем иную, интерпретацию (Садовников и др., 1981).

Учитывая распространение отдельных родов растений, общих с татариновой флорой, в вулканогенной толще, можно предположить, что она целиком соответствует верхнетатарскому подъярусу, хотя не исключено, что какая-то ее часть соответствует перерыву между вятским горизонтом и ветлужской серией, который на Русской платформе носит региональный характер (Муравьев, 1977).

Такое сопоставление, однако, находится в противоречии с данными по фауне остракод, которая в вулканогенной толще Тунгусского бассейна имеет "смешанный" татарско-ветлужский облик (Обоницкая, 1970; Садовников, 1981а) и указывает, таким образом, на соответствие всей этой толщи "вятско-ветлужскому" перерыву.

Отложения более молодые, чем вулканогенная толща, по данным Г.Н. Садовникова (1981а, б; Садовников и др., 1981), присутствуют на Таймыре (марининская и фадьюкудинская свиты). Верхнетатарские элементы как микрофауны, так и флоры в них уже отсутствуют, но появляются остатки Pleuromeia. На этом же уровне или несколько ниже его в Западном Верхоянье появляются аммониты Tompophiceras и Otoceras, а в фадьюкудинской свите известны двустворки Claraia. Эти отложения, таким образом, можно считать аналогами ветлужской серии.

Фаунистические и флористические (с участием Tatarina и Quadrocladus — Мейен, Гоманьков, 1980; Meyen, 1981) ассоциации, близкие к верхней части вулканогенной толщи Тунгусского бассейна (Садовников, 1981б), характеризуют мальцевскую свиту Кузбасса, залегающую поверх угленосной толщи с кордаитами. На основании фауны конхострак мальцевскую свиту обычно сопоставляют с ветлужской серией, однако, учитывая все вышесказанное, можно скорее предположить, что она соответствует "вятско-ветлужскому" перерыву. Аналоги большей части верхнетатарского подъяруса Русской платформы в Кузбассе следует, таким образом, считать отсутствующими. Это противоречит, однако, палеомагнитным данным по угленосной толще Кузбасса, где выделяются все палеомагнитные зоны, известные на Русской платформе в татарском ярусе (Кириллов, 1971).

На Кэп Стоше в морских отложениях выделены три спорово-пыльцевых комплекса (Balme, 1979), по-видимому сменяющие друг друга вверх по разрезу. Нижний из них (комплекс "Vittatina") обнаруживает чрезвычайное сходство со спорово-пыльцевым комплексом верхнетатарского подъяруса Русской платформы. В нем резко преобладают Vittatina и Protohaploxypinus, очень мало спор, присутствуют Scutasporites и Lueckisporites virkkiae Potonié et Klaus, а пыльца, отнесенная к виду Florinites lubere Samoilovitch, судя по фотографиям, по крайней мере отчасти принадлежит роду Vesicaspora. Верхний комплекс ("Taeniaesporites") по преобладанию пыльцы Taeniaesporites noviaulensis Leschik и присутствию родов Lundbladispora, Densoisporites, Cycadopites, Ephedripites сходен с комплексами ветлужской серии. По-видимому, в интервале между комплексами "Vittatina" и "Taeniaesporites" распространен комплекс "Protohaploxypinus", по составу занимающий как бы промежуточное положение между ними. В нем встречаются почти все те формы, что и в комплексе "Taeniaesporites", но по численности доминирует пыльца Protohapoxypinus. Этот комплекс не находит себе аналогов на Русской платформе и по времени соответствует, очевидно, перерыву между вятским горизонтом и ветлужской серией.

В отложениях, содержащих комплексы "Protohaploxypinus" и "Taeniaesporites", распространена триасовая морская фауна — Otoceras, Glyptophiceras, Claraia (появляется на 12 м выше, чем комплекс "Taeniaesporites") и конодонты зоны Anchignathodus typicalis. Вместе с ней встречается и пермская фауна, которая, однако, скорее всего, является переотложенной (Teichert, Kummel, 1973). Отложения с комплексом "Vittatina" охарактеризованы пермской фауной, представленной в основном, брахиоподами и мшанками, а также конодонтами зоны Neogondolella rosenkrantzi и свитедельствующей о послегваделупском, но доджульфинском возрасте (Kozur, 1978; Balme, 1979). От вышележащих отложений зоны Otoceras эти отложения отделены перерывом, охватывающим в терминах тетической шкалы (Левен, 1980), вероятно, джульфинский и дорашамский "ярусы".

Спорово-пыльцевые комплексы, сходные с комплексами верхнетатарского подъяруса Русской платформы, известны из формации Чидру в Соляном Кряже (Balme, 1970; Гоманьков, 1983), соответствующей мидийскому и нижней части джульфинского "яруса" тетической шкалы (Левен, 1980). Выше формации Чидру залегает пачка Катваи, которая по фауне аммонитов имеет возраст, более поздний, чем зона Otoceras, и содержит спорово-пыльцевой комплекс, близкий к комплексу ветлужской серии.

Сопоставление верхнетатарского подъяруса с мидийским и нижней частью джульфинского "яруса" подтверждается также данными по палеомагнетизму. Так по предварительным данным Г.В. Котляр и ее соавторов (1982) по Закавказью джульфинский "ярус" считается аналогом татарского яруса. Более подробная схема сопоставления приводится в работе В.И. Давыдова и др. (1982), посвященной разрезу Восточного Памира. Согласно этой схеме граница нижнего и верхнего подъярусов татарского яруса (граница палеомагнитных зон R_1P и N_1P) соответствует подошве мидийского "яруса" в Тетисе и верхней части гваделупского "яруса" в Северной Америке. В составе мидийского и джульфинского "ярусов" (дорашамский "ярус" в исследовавшемся ими районе отсутствует) В.И. Давыдов и его соавторы выделяют 6 палеомагнитных зон, а в верхнетатарском подъярусе Русской платформы почему-то 5, хотя обычно их выделяется 4 (см. рис. 1). Однако в последнее время (Молостовский и др., 1979; Опорный разрез..., 1981) появились указания на наличие интервала обратной намагниченности внутри зоны N_2P, благодаря чему количество палеомагнитных зон в верхнетатарском подъярусе увеличивается до 6. Поэтому можно считать, что верхнетатарский подъярус соответствует мидийскому и джульфинскому (может быть, без какой-то верхней части) "ярусам" вместе взятым. Граница северодвинского и вятского горизонтов при этом попадает в верхнюю часть мидийского "яруса".

Сопоставлению верхнетатарского подъяруса с мидийским "ярусом" противоречат, однако, данные по чандалазской свите Южного Приморья. С одной стороны, по фауне эта свита соответствует мидийскому "ярусу" (Левен, 1980), но с другой в ее флористическом комплексе содержатся руфлории (В.И. Бураго, письменное сообщение), которые на Русской платформе не поднимаются выше нижнетатарского подъяруса, а по брахиоподам ее возраст оценивается даже как доказанский (Устрицкий, 1971; Грунт, Дмитриев, 1973).

Подводя итоги, следует отметить, что на Русской платформе между кровлей вятского горизонта и подошвой ветлужской серии существует перерыв, соответствующий, вероятно, верхней части джульфинского "яруса", всему дорашамскому "ярусу", а также нижней части зоны Otoceras. Чему отвечает верхнетатарский подъярус в непрерывном континентальном разрезе Тунгусского бассейна и Таймыра, остается не вполне ясным, однако наиболее вероятным кажется его сопоставление с низами вулканогенной толщи. Наши представления о корреляции разрезов Русской платформы, Кэп Стоша, Тетиса, Тунгусского бассейна, Таймыра и Кузнецкого бассейна иллюстрируются рисунком 81.

Дополнение. После сдачи монографии в печать были получены новые данные, касающиеся интерпретации фруктификаций войновскиевых, объема рода Quadrocladus и его соотношения с родами Steirophyllum и Ullmannia, строения фруктификаций и номенклатуры хвойных семейства Lebachiaceae, систематической принадлежности хвойных татариновой флоры и филогении ранних хвойных. Эти данные, а также обзор голосеменных татариновой флоры приводятся в следующих депонированных работах: Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. Геологический ин-т АН СССР. М., 1986. 140 с. Рукопись деп. в ВИНИТИ, N 3405—В—86; Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры. Геологический ин-т АН СССР. М., 1986. 54 с. Рукопись деп. в ВИНИТИ, N 4080—В86.

ЛИТЕРАТУРА

Белоусова З.Д. О границе между верхним и нижним подъярусами татарского яруса бассейна р. Вятки // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1963. I. 38, вып. 5. С. 34—37.

Богов А.В. Отложения уфимского яруса ТАССР по данным структурного бурения: Материалы по геологии востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1973. Вып. 5. С. 185—191.

Бороздина З.И., Олферьев А.Г. О принципах выделения вятского горизонта в разрезе татарского яруса юго-восточного борта Московской синеклизы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1970. N 1. С. 114—120.

Варюхина Л.М., Канев Г.П., Колода Н.А. и др. Биостратиграфические методы корреляции разнофациальных толщ верхней перми европейской части СССР. Сыктывкар, 1979. 44 с. (Коми фил. АН СССР. Сер. препринтов "Научные доклады". Вып. 52).

Варюхина Л.М., Канев Г.П., Колода Н.А. и др. Корреляция разнофациальных разрезов верхней перми севера европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. 160 с.

Вахрамеев В.А. Ботанико-географическая зональность в геологическом прошлом и эволюция растительного мира // Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. С. 332—343. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 208).

Геология СССР. Т. II: Архангельская, Вологодская области и Коми АССР. Ч. I. Геологическое описание. М.: Госгеолиздат, 1963. 1079 с.

Гоманьков А.В. Палеоботаническая характеристика верхнетатарского подъяруса Русской платформы: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. М., 1983.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. О представителях семейства Peltaspermaceae из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. 1979. N 2. С. 124—138.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. О соотношении комплексов растительных макро- и микрофоссилий в перми Ангариды // Палеонтол. журн. 1980. N 4. С. 114—122.

Грунт Т.А., Дмитриев В.Ю. Пермские брахиоподы Памира. М.: Наука, 1973. 211 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, Т. 136).

Давыдов В.И., Комиссарова Р.А. и др. О палеомагнитной характеристике верхнепермских отложений юго-восточного Памира // Докл. АН СССР. 1982. Т. 257, N 5. С. 1177—1181.

Добрускина Т.А. Род Scytophyllum (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 35—58. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 190).

Добрускина И.А. Роль пельтаспермовых птеридоспермов в позднепермских и триасовых флорах // Палеонтол. журн. 1975. N 4. С. 120—132.

Добрускина И.А. Соотношение в развитии флоры и фауны при переходе от палеозоя к мезозою // Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 127—139.

Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 163 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 346).

Долуденко М.П. Позднеюрские флоры Юго-Западной Евразии. М.: Наука, 1984. 112 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 390).

Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М.: Наука, 1976. 279 с. (Тр. Совмест. сов.-монг. геол. экспедиции; Вып. 19).

Дуранте М.В. О соотношении верхнепермской флоры Наньшаня с одновозрастными ангарскими флорами // Палеонтол. журн. 1980. N 1. С. 125—135.

Дюпина Г.В. К морфологии и стратиграфическому распространению стриатной пыльцы в пермских отлоениях Среднего Урала // Новые миоспоры, фораминиферы, остракоды и конодонты палеозоя и мезозоя Урала: Сб. по вопр. стратиграфии N 24. Свердловск, 1975. С. 28—55. (Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР; Вып. 119).

Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 46).

Залесский М.Д. Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук. 1930. N 9. С. 913—930.

Залесский М.Д. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук. 1933. N 8. С. 1213—1258.

Игнатьев В.И. Татарский ярус центральных и восточных областей Русской платформы. Ч. I. Стратиграфия. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1962. 334 с.

Кириллов В.М. Палеомагнито-стратиграфическое исследование угленосной толщи Кузбасса: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук, Иркутск, 1971.

Коньков Л.В. Флора верхнепермских отложений Оренбургского и южной части Башкирского Приуралья // Вопр. геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1967. Вып. 4, ч. 1. С. 21—26.

Коньков Л.В. Новые виды позднепермских растений Южного Приуралья // Вопр. геологии Урала и Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1972. Вып. 8, ч. 1. С. 37—44.

Котляр Г.В., Захаров Ю.Д., Кропачева Г.С. и др. Комплексное обоснование джульфинского яруса Тетической области // Палеонтология и детальная стратиграфическая корреляция: Тез. докл. 28-й сес. ВПО. Ташкент, 1982. Ч. 1. С. 36—37.

Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 364 с.

Красилов В.А. О классификации устьичных аппаратов // Палеонтол. журн. 1968. N 1. С. 102—109.

Красилов В.А. Мезозойская флора Буреи. М.: Наука, 1972а. 116 с.

Красилов В.А. О морфологии и систематике гинкговых и чекановскиевых // Палеонтол. журн. 1972б. N 1. С. 113—118.

Кулева Г.В. Верхнеказанские и татарские континентальные отложения юго-востока Русской платформы. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980. 161 с.

Кулева Г.В., Молин В.А., Твердохлебов В.П. Каталог местонахождений двустворчатых моллюсков и листоногих ракообразных в пермских и триасовых отложениях Оренбургского и Башкирского Приуралья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1967. 77 с.

Кюнтцель М.К. Палинологическая характеристика верхнепермских и нижнетриасовых отложений бассейна р. Ветлуги и Волго-Унжинского междуречья в пределах Костромской области // Сб. статей по геологии и гидрогеологии. М.: Недра, 1965. Вып. 4. С. 75—80.

Левен Э.Я. Объяснительная записка к стратиграфической шкале пермских отложений области Тетис. Л.: 1980. 51 с.

Люткевич Е.М. Стратиграфия верхней перми запада Северного края // Изв. Ленингр. геол.-гидрогеодез. треста, 1935. N 4(9). С. 6—16.

Люткевич Е.М. Пермские и триасовые отложения севера и северо-запада Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат, 1955. 237 с. (Тр. ВНИГРИ. Н.С.; Вып. 86).

Масумов А.С. Отенская (пермская) флора хр. Нарынтау (Срединный Тянь-Шань) и корреляция ее с флорами Сент-Этьена и Отена (Центральный Французский массив) // Узб. геол. журн. 1980. N 6. С. 41—50.

Мейен С.В. О классификации дисперсных кутикул // Палеонтол. журн. 1965а. N 4. С. 75—87.

Мейен С.В. О некоторых проблемах палеофлористики палеозоя // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1965б. Т. 40, вып. 3. С. 141—142.

Мейен С.В. О роде Zamiopteris Schmalhausen и его соотношении с некоторыми смежными родами // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969а. С. 85—104. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 190).

Мейен С.В. Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М., 1969б.

Мейен С.В. Пермские флоры // Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. С. 111—157. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 208).

Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 294—308. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 130).

Мейен С.В. Cardiolepidaceae — новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. 1977. N 3. С. 130—140.

Мейен С.В. Палеофлористика палеозоя // Стратиграфия в исследованиях Геологического института АН СССР. М.: Наука, 1980. С. 107—117.

Мейн С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.

Мейн С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982а. Т. 43. N 3. С. 303—323.

Мейн С.В. Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды // Палеонтол. журн. 1982б. N 2. С. 109—120.

Мейен С.В. Систематика пельтаспермовых и их место в филогении голосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 3—14.

Мейен С.В., Гоманьков А.В. Новые данные о систематике филладодерм и их географическом распространении // Докл. АН СССР. 1971. Т. 198, N 3. С. 182—185.

Мейен С.В., Гоманьков А.В. Пельтаспермовые птеридоспермы рода Tatarina // Палеонтол. журн. 1980. N 2. С. 116—132.

Мейен С.В., Мигдисова А.В. Эпидермальное исследование ангарских Callipteris и Compsopteris // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 59—84. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 190).

Мейен С.В., Твердохлебов В.П. О находке листостебельных мхов в пермских отложениях Южного Приуралья // Докл. АН СССР. 1966. Т. 166, N 4. С. 924—927.

Мишина Е.М. Расчленение татарских отложений Костромской области по остракодам // Сб. статей по геологии и гидрогеологии. Вып. 4. М.: Недра, 1965. С. 65—74.

Мишина Е.М. Граница верхней перми и нижнего триаса по остракодам // Изд. АН СССР. Сер. геол. 1969. N 5. С. 85—95.

Могучева Н.К. Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна. М.: Недра, 1973. 160 с. (Тр. СНИИГГИМС; Вып. 154).

Могучева Н.К. Граница перми и триаса в Тунгусской синеклизе // Границы крупных подразделений фанерозоя Сибири: (Сб.: науч. тр.). Новосибирск: 1982. С. 115—120.

Могучева Н.К., Лебедев В.М., Григорьева К.Н. и др. К корреляции триасовых вулканогенных образований Тунгусской синеклизы // Палеонтология и стратиграфия триаса Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 86—92. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 448).

Молин В.А., Колода Н.А. Верхнепермские спорово-пыльцевые комплексы севера Русской платформы. Л.: Наука, 1972. 100 с.

Молостовский Э.А. Некоторые данные о палеомагнетизме верхнепермских отложений Южного Приуралья // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Вып. 4, ч. 1. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1967. С. 3—10.

Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В Стратиграфия татарского яруса бассейна р. Сухоны // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1979. N 6. С. 31—38.

Муравьев И.С. О тектонических движениях на рубеже перми и триаса и их значение для стратиграфии пермских отложений Восточно-Европейской платформы // Материалы по стратиграфии верхней перми на территории СССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977. С. 3—24.

Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с. (Палеонтология СССР. Т. 12. Ч. 3. Вып. 2).

Нейбург М.Ф. Палеозойские мхи Ангариды // Congreso Geol. Intern. XX[a] Ses., México, 1959. Secc. VII — Paleontol., taxon. y evol. México, D.F., 1958. P. 97—106.

Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 104 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 19).

Нейбург М.Ф. Пермская флора Печорского бассейна. М.: Наука, 1965. Ч. III. 144 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 116).

Обоницкая Е.К. К вопросу о возрасте тунончанской свиты центральной части Тунгусской синеклизы // Учен. зап. НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. 1970. Вып. 31. С. 26—28.

Олферьев А.Г. О корреляции стратотипических разрезов верхнетатарского подъяруса // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1974. N 10. С. 123—132.

Опорный разрез татарского яруса реки Сухоны. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1981. 116 с.

Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолиздат, 1963. 743 с.

Пахтусова Н.А. К стратиграфии верхнепермских отложений севера Русской платформы // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Запада РСФСР. N 5. Л.: Недра, 1966. С. 30—86.

Путеводитель экскурсии по верхнепермским и триасовым континентальным образованиям юго-востока Русской платформы и Приуралья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1967. 148 с.

Радченко Г.П. Наземная флора: (Распространение ассоциаций, история развития и фитогеографическое районирование) // Стратиграфия СССР. Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 447—460.

Решения Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем верхнего докембрия и палеозоя Русской платформы (1962 г.). Л.: 1965. 78 с.

Садовников Г.Н. Корреляция и возраст вулканогенных образований Тунгусского бассейна, северного Прианабарья и Таймыра // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981а. N 9. С. 49—63.

Садовников Г.Н. Региональные стратиграфические подразделения верхней перми и нижнего триаса Сибирской платформы и сопредельных районов // Сов. геология. 1981б. N 6. С. 74—84.

Садовников Г.Н. Новые данные о морфологии и анатомии рода Kirjamkenia // Палеонтол. журн. 1983. N 4. С. 76—81.

Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф., Белозеров В.П. Переход от перми к триасу в континентальных отложениях Таймыра и Западного Верхоянья // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. N 5. С. 53—64.

Сальменова К.З. Особенности пермской флоры Южного Казахстана и ее связи с соседними флорами // Палеонтол. журн. 1979. N 4. С. 119—127.

Самойлович С.Р. Пыльца и споры из пермских отложений Чердынского и Актюбинского Приуралья // Палеоботанический сборник. М.; Л.: Гостоптехиздат, 1953. С. 5—92. (Тр. ВНИГРИ. Н.С.; Вып. 75).

Самылина В.А. Гинкговые и чекановскиевые (некоторые итоги и задачи исследований) // Палеонтол. журн. 1970. N 3. С. 114—123.

Сикстель Т.А. Флора поздней перми и раннего триаса в Южной Фергане // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент: Изд-во АН УзбССР, 1962. Кн. 1. С. 284—414.

Снигиревская Н.С. Анатомическое изучение остатков листьев (филлоидов) некоторых ликопсид в угольных почках Донбасса // Ботан. журн. 1958. Т. 43. N 1. С. 106—112.

Станиславский Ф.А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1976. 257 с.

Строк Н.И. Стратиграфия татарского яруса Московской синеклизы // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54, вып. 4. С. 67—78.

Строк Н.И., Буслович А.Л. Стратиграфия татарских отложений бассейна р. Сухоны // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54, вып. 6. С. 60—68.

Сухов М.В. Семена позднепалеозойских растений Средней Сибири. Л.: Недра, 1969. 264 с. (Тр. СНИИГГИМС; Вып. 64).

Твердохлебова Г.И. Каталог местонахождений тетрапод верхней перми Южного Приуралья и юго-востока Русской платформы. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1976. 88 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Устрицкий В.И. Биостратиграфия верхнего палеозоя Арктики. Л.: Недра, 1971. 279 с. (Тр. НИИГА; Т. 164).

Фефилова Л.А. Sporophyllites из верхнепермских отложений Северного Приуралья и его таксономическое положение // Биостратиграфия фанерозоя северо-востока европейской части

СССР. Сыктывкар: 1978а. С. 29—41. (Тр. Ин-та геологии Коми фил. АН СССР; Вып. 25).
Фефилова Л.А. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1978б. 119 с.
Форш Н.Н. О стратиграфическом расчленении и корреляции разрезов татарского яруса востока Русской платформы по комплексу литолого-стратиграфических, палеомагнитных и палеонтологических данных // Палеомагнитные стратиграфические исследования. Л.: Гостоптехиздат, 1963. С. 175—211. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 204).
Храмов А.Н. Палеомагнитное изучение разрезов верхней перми и нижнего триаса севера и востока Русской платформы // Палеомагнитные стратиграфические исследования. Л.: Гостоптехиздат, 1963. С. 145—174. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 204).
Чувашов Б.И., Дюпина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. М.: Наука, 1973. 208 с. (Тр. Ин-та геологии и геохимии УНЦ АН СССР; Вып. 105).
Шляков Р.Н. Печеночные мхи севера СССР. Вып. 2. Печеночники: гербертовые — геокаликсовые. Л.: Наука, 1979. 191 с.
Amalitzky V. Sur la découverte dans les dépôts permiens supérieurs du Nord de la Russie d'une flore Glossoptéridienne // C.r. Acad. Sci. St-Pétersbourg, 1901. P. 3.
Amalitzky V., Karpinsky A. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina // Изв. Рос. акад. наук, 1922. С. 1—12.
Arber E.A.N. Catalogue of the fossil plants of the Glossopteris flora in the Department of Geology, British Museum. L., 1905. 255 p.
Archangelsky S. Fossil Ginkgoales from the Tico flora, Santa Cruz province, Argentina // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., 1965. Vol. 10. N 5. P. 121—137.
Arnold C.A. Some cutinized seed membranes from the coalbearing rocks of Michigan // Bull. Torrey Bot. Club, 1948. Vol. 75. P. 131—146.
Balme B.E. Palynology of Permian and Triassic strata in the Salt Range and Surghar Range, West Pakistan // Univ. Kans. Dep. Geol. Spec. Publ., 1970. N 4. P. 305—453.
Balme B.E. Palynology of Permian-Triassic boundary beds at Kap Stosch, East Greenland//Medd. Grønland, 1979. Bd. 200. N 6. S. 1—46.
Barale G. Rhaphidopteris nouveau nom de genre de feuillage filicoide mésozoique // C.r. Acad. sci. D, 1972. Vol. 274. N 7. P. 1011—1014.
Barthel M., Haubold H. Zur Gattung Callipteris Brongniart. T. 1 // Schr.-R. Geol. Wiss., 1980. Bd. 16. S. 49—105.
Barthel M., Kozur H. Ein Callipteris-Vorkommen in Thüringer Wald. // Freiberg. Forschungsh. C, 1981. Bd. 363. S. 27—41.
Dilcher D.L. A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of Southeastern North America // Vegetation and vegetational history of Northern Latin America. Amsterdam etc., 1973. P. 39—59.
Dilcher D.L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev., 1974. Vol. 40. N 1. P. 1—157.
Doubinger J. Contribution a l'étude des flores autuno-stéphaniennes // Mém. Soc. géol. France. N.S., 1956. Vol. 35. N 1/2. P. 1—180.
Edwards W.N. The geographical distribution of past floras // Adv. Sci., 1955. Vol. 12. N 64. P. 165—176.
Florin R. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph Land // Palaeontographica B, 1936. Bd. 81. Lfg 1/4. S. 1—173. Bd. 82. Lfg 1/4. S. 1—72.
Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica B, 1938—1945. Bd. 85. Lfg 1/8. S. 1—729.
Florin R. The morphology of Trichopitys heteromorpha Saporta, a seed-plant of Palaeozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae // Acta Horti Berg., 1949. Bd. 15. N 5. S. 80—109.
Florin R. On Jurassic taxads and conifers from north-western Europe and eastern Greenland // Acta horti berg., 1958. Bd. 17. N 10. S. 257—402.
Foster C.B. Permian plant microfossils of the Blair Athol Coal measures, Baralaba Coal measures, and basal Rewan Formation of Queensland. Brisbane: 1979. 154 p. (Geol. Surv. Queensl., Publ. N 372).
Graham R. An anatomical study of the leaves of the Carboniferous arborescent lycopods // Ann. Bot., 1935. Vol. 49. N 195. P. 587—608.
Grauvogel-Stamm L. La flore du grés à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges de Nord (France): Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. Strassburg, 1978. 225 p. (Mém. Univ. L. Pasteur Inst. Géol.; N 50).
Gu Zhi. Paleozoic plants from China. Beijing: Sci. press, 1974. 277 p. In Chinese.
Halle T.G. On the sporangia of some Mesozoic ferns. — Ark. bot., 1921. Bd. 17. N 1. S. 1—28.
Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 2. — Medd. Grønland, 1932, Bd 85, N 3, s. 1—112.
Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 4. — Medd. Grønland, 1935, Bd 112. N 1. S. 1—176.
Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 5. — Medd. Grønland, 1937. Bd. 112. N 2. S. 1—114.
Harris T.M. Mesozoic seed cuticles. — Sven. bot. tidskr., 1954, bd 48. H. 2. S. 281—291.
Harris T.M. The seed of Caytonia // Paleobotanist, 1958—1960, vol. 7. N 2. P. 93—106.
Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. L.: Brit. Mus., 1964. 191 p.
Harris T.M. Naming a fossil conifer. — J. Sen memorial volume. Calcutta, 1969. P. 243—252.
Harris T.M. The Yorkshire Jurassic flora. V. Coniferales. L.: Brit. Mus., 1979. 166 p.
Harris T.M., Millington W., Miller J. The Yorkshire Jurassic flora. IV. Ginkgoales, Czekanowskiales. L.: Brit. Mus., 1974. 150 p.
Haubold H., Barthel M., Katzung G. et al. Die Lebewelt des Rotliegenden. Wittenburg; Lutherstadt; Ziemsen, 1982. 246 S.

Kerp J.H.F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. II. On the presence of the ovuliferous organ Autunia milleryensis (Renault) Krasser (Peltaspermaceae) in the Lower Permian of the Nahe area (FRG) and its relationship to Callipteris conferta (Sternbarg) Brongniart // Acta bot. neerl., 1982. Bd. 31. N 5/6. Blz. 417—427.

Klaus W. Sporen aus dem südalpinen Perm (Vergleichsstudie für die Gliederung nordalpiner Salzserien) // Jb. Geol. Bundesanst., 1963. Bd. 106. N 1. S. 229—364.

Kon'no E. Some Permian plants from Thailand // Jap. J. Geol. and Geogr., 1963. Vol. 34. N 2/4. P. 139—159.

Kozur H. Zur Bedeutung paläokölogischer Untersuchungen bei den Perm- und Trias-Conodonten // Schr.-R. geol. Wiss., 1978, N 10. S. 59—71.

Krasser F. Studie über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten. 2. // Denkschr. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1918. Bd. 94. S. 489—554.

Krausel R. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder-Osterreich und von Neuewelt bei Basel. — Palaeontographica B, 1943. Bd. 87. S. 59—93.

Kräusel R. Die Keuperflora von Neuewelt bei Basel. 1. Koniferen und andere Gymnospermen // Schweiz. paläontol. Abh., 1955, Bd. 71, N 2. S. 1—27.

Kräusel R., Schaarschmidt F. Die Keuperflora von Neuewelt bei Basel. IV. Pterophyllum und Taeniopteriden//Schweiz. paläontol. Abh., 1966. Bd. 84. S. 5—64.

Lacey W.S. Some new African Gondwana plants// Symp. on morphol. and stratigr. palaeobot. Lucknow, 1974. P. 34—41.

Lele K.M. Late Palaeozoic and Triassic floras of India and their relation to the floras of northern and southern hemispheres//Palaeobotanist, 1976. Vol. 23. N 2. P. 89—115.

Li Xingxue, Yao Zhaoqi. Carboniferous and Permian floral provinces in East Asia. Nanjing, 1979. 11 p.

Li Xingxue, Yao Zhaoqi. An outline of recent researches on the Cathaysia flora in Asia. Nanjing, 1980. 15 p.

Maheshwari H.K. Floristics of the Permian and Triassic Gondwanas of India//Palaeobotanist, 1976. Vol. 23. P. 145—160.

Maheshwari H.K., Meyen S.V. Cladostrobus and the systematics of Cordaitalean leaves//Lethaia, 1975. Vol. 8. N 2. P. 103—123.

Mamay S.H., Watt A.D. An ovuliferous callipteroid plant from the Hermit shale (Lower Permian) of the Grand Canyon, Arizona//Geol. Surv. Prof. Pap., 1971. N 750-C. P. 48—51.

Meyen S.V. Epidermisuntersuchungen an permischen Landpflanzen des Angaragebietes//Paläontol. Abh. B, 1970. Bd. 3. H. 3/4. S. 523—552.

Meyen S.V. The Permian-Triassic boundary and its relation to the Paleophyte-Mesophyte flora boundary//Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol., 1973. N 2. P. 662—667.

Meyen S.V. Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny// Palaeobotanist, 1976—1978. Vol. 25. P. 298—313.

Meyen S.V. Relation of Angara and Gondwana floras: a century of controversies//4th Intern. Gondwana symp., 1977, Calcutta. Delhi: Hindustan Publ. Corp., 1979a. P. 45—50.

Meyen S.V. Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in western Angaraland, USSR//Rev. Palaeobot. and Palynol., 1979b. Vol. 28. N 2. P. 191—201.

Meyen S.V. The North American Permian flora — an Angara palaeobotanist's first impression//IOP Newslett., 1979 c. N 10. P. 9—10.

Meyen S.V. Some true and alleged Permotriassic conifers of Siberia and Russian platform and their alliance//Palaeobotanist, 1981. Vol. 28/29. P. 161—176.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a review)//Biol. Mem., 1982a. Vol. 7. N 1. P. 1—109.

Meyen S.V. Trichopitys, Medullopteris and Autunia revisited. — IOP Newslett., 1982b. N 18. P. 4—6.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record//Bot. Rev., 1984. Vol. 50. N 1. P. 1—111.

Namboodiri K.K., Beck Ch.B. A comparative study of the primary vascular system of conifers// Amer. J. Bot., 1968. Vol. 55. N 4. P. 447—472.

Neuburg M.F. Permian true mosses of Angaraland// J. Palaeontol. Soc. Ind., 1958. Vol. 3. P. 22—29.

Oliver F.W. Foreign pollen in fossil seeds//New Phytol., 1915. Vol. 14. P. 220—222.

Pant D.D. The structure of some leaves and fructifications of the Glossopteris flora of Tanganyika// Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., 1958. Vol. 3. N 4. P. 127—175.

Pant D.D. The Plant of Glossopteris//J. Ind. Bot. Soc., 1977. Vol. 56. N 1. P. 1—23.

Pant D.D., Khare P.K. Epidermal structure and stomatal ontogeny in some eusporangiate ferns//Ann. Bot., 1969. Vol. 33. N 132. P. 795—805.

Pant D.D., Nautiyal D.D. Some seeds and sporangia of Glossopteris flora from Raniganj coalfield, India//Palaeontographica B, 1960. Bd. 107. Lfg 1/3. S. 41—64.

Pant D.D., Verma B.R. On the structure of leaves of Rhabdotaenia Pant from the Raniganj coalfield, India//Palaeontology, 1963. Vol. 6. N 2. P. 301—314.

Potter F.W., Dilcher D.L. Biostratigraphic analysis of Eocene clay deposits in Henry County, Tennessee//Biostratigraphy of fossil plants. Stroudsburg: Dowden, 1980. P. 211—225.

Radczenko G.P., Lyuber A.A., Mishina E.M. et al. Flora and faunal changes in non-marine facies at the Permian-Triassic boundary, USSR//Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol., 1973. N 2. P. 655—661.

Remy W. Beiträge zur Kenntniss der Rotliegendflora Thüringens. T. 1.//S.-Ber. Dt. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Math. und allgem. Naturwiss., 1953. N 1. S. 1—24.

Retallack G.J. Reconstructing Triassic vegetation of estern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland//Alcheringa, 1977. Vol. 1. N 3. P. 247—278.

Retallack G.J. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney basin//Bull. Geol. Surv. N.S. Wales, 1980. Vol. 26. P. 384—430.

Rigby J.F. Epidermal structure of Sphenopteris lobifolia Morris//Actas I congr. Argent. paleontol. y bioestratigr. Tucumán: 1975. Vol. 1. P. 439—444.

Roselt G. Untersuchungen zur Gattung Callipteris// Freiberg. Forschungsh. C, 1962. Bd. 131. S. 3—81.

Roselt G. Flöznahe Facies der Callipteris-Arten, ihre Fruktifikationen und ihre Bedeutung für die Grenzziehung Karbon/Perm//Биостратиграфия пограничных отложений карбона и перми. М.: Наука, 1980, с. 115—124.

Roselt G., Schneider W. Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation//Paläontol. Abh. B, 1969. Bd. 3. H. 1. S. 1—128.

Rothwell G.W. The Callistophytales (Pteridospermopsida): Reproductively sophisticated Palaeozoic gymnosperms//Rev. Palaeobot. and Palynol., 1981. Vol. 32. N 1. P. 103—121.

Sahni B. Foreign pollen in the ovules of Ginkgo and of fossil plants//New Phytol., 1915. Vol. 14. P. 149—151.

Scheuring B.W. "Protosaccate" Strukturen, ein weit verbreitetes Pollenmerkmal zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit//Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck, 1974. Bd. 4. N 2. S. 1—30.

Schopf J.M. Notes on plant tissue preservation and mineralization in a Permian deposit of peat from Antarctica//Amer. J. Sci., 1971. Vol. 271. P. 522—543.

Schweitzer H.-J. Die Makroflora des niederrheinischen Zechsteins//Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen, 1960a. Bd. 6. S. 1—46.

Schweitzer H.-J. Die Sphenopteriden des Zechsteins// Senckenberg. lethaea, 1960b. Bd. 41. N 1/6. S. 37—57.

Schweitzer H.-J. Der Weibliche Zapfen von Pseudovoltzia liebeana und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen//Palaeontographica B, 1963. Bd. 113. Lfg 1/4. S. 1—29.

Schweitzer H.-J. Die Räto-Jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 4//Palaeontographica B, 1977. Bd. 161. Lfg 1/4. S. 98—145.

Srivastava P.N. Studies in the Glossopteris flora of India. 4. Glossopteris, Gangamopteris and Palaeovittaria from the Raniganj Coalfield//Palaeobotanist, 1956. Vol. 5. N 1. P. 1—45.

Stace C.A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy//Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Bot., 1965. Vol. 4. N 1. P. 1—78.

Stidd B.M., Hall J.W. Callandrium callistophytoides, gen. et sp. nov., the probable pollen-bearing organ of the seed fern Callistophyton//Amer. J. Bot., 1970. Vol. 57. N 4. P. 394—403.

Surange K.R., Chandra Sh. Some male fructification of Glossopteridales//Palaeobotanist, 1972—1974. Vol. 21. N 2. P. 255—266.

Taylor T.N., Eggert D.A. On the structure and relationships of a new Pennsylvanian species of the seed Pachytesta//Palaeontology, 1969. Vol. 12. N 3. P. 382—387.

Teichert C., Kummel B. Permian-Triassic boundary in the Kap Stosch area, East Greenland//Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol. 1973. N 2. P. 269—285.

Thomas H.H. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa//Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1933. Vol. 222. P. 193—266.

Townrow J. The Peltaspermaceae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age//Palaeontology, 1960. Vol. 3. N 3. P. 333—361.

Townrow J. On some bisaccate pollen grains of Permian to Middle Jurassic age//Grana palynol., 1962. Bd. 3. N 2. S. 13—44.

Tralau H. Evolutionary trends in the genus Ginkgo// Lethaia, 1968. Vol. 1. N 1. P. 63—65, 92—101.

Ullrich H. Zur Stratigraphie und Paläontologie der marin beeinflußten Randfazies des Zechsteinbeckens in Ostthüringen und Sachsen//Freiberg. Forschungsh. C, 1964. Bd. 169. S. 1—163.

Visscher H. The Permian and Triassic of the Kingscurt outlier, Ireland. 1971. 114 p. (Geol. Surv. Jreland. Spec. Pap. N 1).

Visscher H. The Upper Permian of Western Europe — a palynological approach to chronostratigraphy// Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol., 1973. N 2. P. 200—219.

Visscher H. The impact of palynology on Permian and Triassic stratigraphy in Western Europe//Rev. Palaeobot. and Palynol., 1974. Vol. 17. N 1/2. P. 5—19.

Yao Zhaoqi, Ouyang Shu. On the Paleophyte-Mesophyte boundary. Nanjing, 1980. 9 p.

Zalessky M.D. Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux//Bul. Soc. géol. France, 1929. Vol. 29. N 3/5. P. 189—198.

Zalessky M.D. Flores permiennes de la plaine Russe, de l'Oural et du bassin de Kouznetsk et les corrélations des dépôts qui les continnent// Проблемы палеонтол., 1937, т. 2/3, с. 9—35.

Zalessky M.D., Tchirkova H.Th. Phytostratigraphische Untersuchungen im Bereich der Kohlenführenden Schichten der Permischen Becken von Kusnezk und von Minussinsk in Sibirien//Palaeontographica B. 1937. Bd. 82. Lfg 5/6. S. 172—203.

Zhao Xiuhu, Mo Zhuangguan, Zhang Sanzhen, Yao zhaoqi. Late Permian flora in Western Guizhou and Eastern Yunnan//In: Stratigraphy and palaeontology of the Upper Permian coal-bearing formations in Western Guizhou and Eastern Yunnan. Beijing: Sci. press, 1980. P. 70—122.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart: Fischer, 1959. 777 S.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Приняты сокращения: преп. — препарат, экз. — экземпляр, ДИК — фотографии, сделанные с дифференциальным интерференционным контрастом.

Пояснения к обозначениям экземпляров и препаратов: цифра в числителе — номер коллекции, в знаменателе первая цифра (иногда с буквой) — номер штуфа, вторая — номер экземпляра на штуфе, а для препаратов, приготовленных из продуктов объемной мацерации, — номер покровного стекла; в этом случае третья цифра — номер экземпляра; разные препараты с одного экземпляра обозначены буквами.

Таблица I

Фиг. 1—12. Pelliothallites tataricus sp. nov., Аристово.

1—6 — голотип, преп. N 4552/412-1: *1* — пересечение таллома в средней части, слева — край, справа — осевая зона, пункты 7—9, ×100; *2* — выводковые тела и ризоиды на осевой зоне таллома, пункт 16, ×100; *3* — деталь выводкового тела на фиг. 2, ×300; *4* — клетки у края, пункт 7, ×300; *5, 6* — осевая зона с ризоидами, пункты 17 и 14, ×100; *7, 8* — верхушка таллома с зачатками ризоидов, преп. N 4552/377-5-29, ×100, 300; *9* — фрагмент дихотомирующего таллома, преп. N 4552/412-3-2, пункты 2—3, ×10; *10* — группа выводковых тел, преп. N 4552/412-3-1, пункт 3, ×50; *11* — скопление темных зерен в клетках голотипа, преп. N 4552/412-1, пункт 21, ×300; *12* — ризоиды, преп. N 4552/377-7-1-С, пункт 2, ×100.

Фиг. 13—14. Створка коробочки печеночника (?), преп. N 4552/412-3-7, общий вид и структура стенки, ×300.

Таблица II

Фиг. 1, 2. Protosphagnum nervatum Neub.

1 — стеблеобъемлющее основание листа, преп. N 3774/3Б-12, ×30, Вилedь; *2* — парафиллий (?), преп. N 4552/41В, ×7, 6, Аристово.

Фиг. 3, 4. Rhizinigerites neuburgae sp. nov., Аристово,

1 — побег с остатками листьев и ризоидами, преп. N 4552/337-4-15, ×10; *2* — облиственный побег, преп. N 4552/337-4-1, ×10.

Фиг. 5—8. Muscites sp. SVM-1, Аристово.

5 — изолированный лист, преп. N 4552/366-3-3, ×100; *6* — то же, деталь клеточной сети, ×300; *7* — клеточная сеть у средней жилки, преп. N 4552/322-10-4, ×100; *8* — клеточная сеть в верхней части листа, преп. N 4552/322-10-1.

Фиг. 9. Muscites sp. SVM-2 (наверху) и SVM-3 (два листа внизу), преп. N 4552/322-10: экз. 8 (наверху), экз. 9, 10 — два листа внизу, ×10, Аристово.

Фиг. 10—13. Muscites sp. SVM-2, Аристово.

10 — край листа, преп. N 4552/322-10-8, ×300; *11* — часть листа без четкой группировки клеток, преп. N 4552/322-10-8, ×100; *12, 13* — часть листа с четкой группировкой клеток, преп. N 4552/412-2-3, ×100, 300.

Фиг. 14—18. Muscites sp. SVM-3, Аристово.

14 — край листа, изображенного на фиг. 9 справа внизу, преп. N 4552/322-10-9, ×300; *15* — тот же лист, край и средняя жилка, ×100; *16* — клетки в основании того же листа, ×300; *17* — изолированный лист, преп. 4552/322-1-26, ×100; *18* — край листа, преп. N 4552/525-1-2, ×300.

Таблица III

Фиг. 1—3. Fasciostomia delicata sp. nov., Аристово.

1 — устьице, преп. N 4552/322-2, пункт 1, ×1000; *2, 3* — голотип, преп. N 4552/421-4: *2* — сторона II вне устьичной полосы, видны одноклеточные волоски, пункт 3, ×100; *3* — устьичная полоса на стороне II, пункт 1, ×100.

Фиг. 4, 5. Fasciostomia sp. AVG-1, Аристово.

4 — фрагмент с двумя устьичными полосами, правая устьичная полоса (очень узкая) отсутствует в нижней части снимка, преп. N 4552/360A-1, пункт 1, ×100; *5* — фрагмент с двумя устьичными полосами, преп. N 4552/360A-7, пункт 1, ×100.

Фиг. 6. Мегаспора, Аристово. Внизу видны экваториальные зубчики, экз. N 4552/92-8, ×50.

Таблица IV

Фиг. 1—3. Fefilopteris pilosa sp. nov.

1, 2 — голотип, преп. N 4552/341, Аристово: *1* — эпидерма, с которой удалены все волоски, в верхней части снимка виден анастомоз, выраженный в клеточной структуре, пункт 1, ×100; 2 — устьице, в верхней части видно якоревидное утолщение замыкающих клеток, пункт 2, ×1000; *3* — отпечаток базальной части листа с фитолеймой, экз. N 3981/83a-1, ×2, Исады.

Фиг. 4. Pecopteris sp. ("Dvinopteridium edemskii"), экз. N 1863/21, ×2, Малая Каменная.

Фиг. 5, 6. Peltaspermopsis sp. AVG-1, Исады.

5 — верхняя эпидерма щитка, слева видны папиллы, преп. N 3981/49-2, пункт 1, ×300; *6* — нижняя эпидерма щитка, преп. N 3981/53-15, пункт 3, ×100.

Таблица V

Фиг. 1. Peltaspermopsis buevichiae (Gom. et S. Meyen) comb. nov., нижняя эпидерма щитка между семенными рубцами, преп. N 4552/285-2, пункт 2, ×50, Аристово.

Фиг. 2. Lopadiangium sp. AVG-1, эпидерма щитка с несколькими устьицами, преп. N 3773/1535-A, пункт 1, ×300, Вязовка.

Фиг. 3. Peltaspermopsis ? sp. AVG-3, эпидерма ножки с двумя устьицами (показаны стрелками), преп. N 3773/1649-C, пункт 1, ×100, Вязовка.

Фиг. 4. Peltaspermopsis sp. AVG-1, верхняя эпидерма щитка, преп. N 3981/120-5, пункт 1, ×100, Исады.

Фиг. 5. Peltaspermopsis ? sp. AVG-5, верхняя эпидерма щитка, преп. N 3765/85д-6, пункт 3, ×100, Луптюг.

Фиг. 6. Lopadiangium sp. AVG-1, эпидерма оси с двумя устьицами, преп. N 3773/1535a, пункт 1, ×300, Вязовка.

Фиг. 7. Tatarina olferievii mod. labiata, устьице на нижней стороне, преп. N 3773/1652a-2, пункт 3, ×300, Вязовка.

Таблица VI

Фиг. 1—9. Tatarina conspicua S. Meyen, Аристово (*1—5*), Луптюг (*6, 7*), Вязовка (*8, 9*).

1—2 — голотип, преп. N 4552/76-3a, ×100: *1* — верхняя эпидерма, пункт 2 (см. рис. 32); *2* — нижняя эпидерма, пункт 1 (см. рис. 33); *3—5* — голотип, устьица на верхней стороне, ×500: *3* — преп. N 4552/76-3б, пункт 2; *4* — преп. N 4552/76-3б, пункт 1; *5* — преп. N 4552/76-3a, пункт 9; *6—7* — T. conspicua mod. virgata, преп. N 3765/91-1, ×100: *6* — верхняя эпидерма, пункт 1 (см. рис. 36*а*); *7* — нижняя эпидерма, пункт 2 (см. рис. 36*б*); *8—9* — T. conspicua mod. glabra, преп. N 3773/1745-3; ×100: *8* — верхняя эпидерма, пункт 2; *9* — нижняя эпидерма, пункт 1.

Таблица VII

Фиг. 1. Tatarina olferievii S. Meyen, голотип, устьица на верхней эпидерме, преп. N 3765/93и-37б, ×300, Луптюг.

Фиг. 2. Tatarina conspicua mod. sinuosa, нижняя эпидерма, преп. N 3782/91, ×300, Титово.

Фиг. 3—4. Tatarina conspicua S. Meyen, кутикула катафима, преп. N 4552/260-1г, ×100; Аристово. *3* — нижняя эпидерма, пункт 1; *4* — верхняя эпидерма, пункт 2.

Фиг. 5—6. Tatarina pinnata S. Meyen et Gomankov, голотип, преп. N 4552/466, ×100, Аристово. *5* — верхняя эпидерма, пункт 2 (см. рис. 38*а*); *6* — нижняя эпидерма, видна дихотомирующая жилка, выраженная в клеточной структуре, пункт 1 (см. рис. 38*б*).

Таблица VIII

Фиг. 1—2. Tatarina conspicua S. Meyen, устьица, ×500.

1 — голотип, нижняя эпидерма, губовидная кутинизация побочных клеток, преп. N 4552/76-3б, пункт 3; *2* — верхняя эпидерма, колесовидная кутинизация побочных клеток, преп. N 3773/1661-1, пункт 1.

Фиг. 3. Tatarina mira sp. nov., устьице на нижней стороне, преп. N 4388/2-5, пункт 1, ×300, Мулино.

Фиг. 4. Tatarina pinnata S. Meyen et Gomankov, голотип, устьица на верхней эпидерме (ср. рис. 23*г*), преп. N 4552/466, пункт 3, ×300, Аристово.

Фиг. 5—8. Dvinostrobus sagittalis sp. nov., Аристово.

5—7 — пыльца из спорангиев, ×1000: *5* — голотип, преп. N 4552/494-1ж, пункт 1; *6* — преп. N 4552/164-1д, пункт 1; *7* — преп. N 3954/677-1Е, пункт 1; *8* — кутикула с оси микростробила, слева внизу — бесструктурный участок, преп. N 4552/262-1, пункт 1, ×100.

Таблица IX

Фиг. 1, 2. Tatarina mira sp. nov., голотип, преп. N 4388/62-1, ×100, Мулино.

1 — верхняя эпидерма, пункт 2 (см. рис. 39*а*); *2* — нижняя эпидерма, пункт 3 (см. рис. 39*б*).

Фиг. 3, 4. Sphenarion ? sp. AVG-1.

3 — фрагмент листа с верхушкой, экз. N 3765/13, ×10, Калиновка; *4* — кутикула листа, преп. N 3782/2С-58, пункт 1, ×100, Титово.

Фиг. 5, 6. Dvinostrobus sagittalis sp. nov., голотип, щиток микроспорофилла, преп. N 4552/494-1д, ×300, Аристово.

5 — нижняя эпидерма, пункт 1; *6* — верхняя эпидерма, пункт 2.

Таблица X

Фиг. 1—3. Stiphorus biseriatus S. Meyen, Титово.

1 — нижняя эпидерма, преп. N 3782/4В-9А, пункт 3, ×100; *2* — верхняя эпидерма с устьицами, преп. N 3782/2-10, пункт 3, ×100; *3* — то же, ребристость кутикулы вблизи устьиц, ×300.

Фиг. 4—8. Glossophyllum permiense sp. nov., Титово.

4 — верхняя эпидерма, преп. N 3782/273-8, пункт 2, ×100; *5* — то же устьице, ×300; *6* — нижняя эпидерма, преп. N 3782/274-8, пункт 3, ×300; *7* — верхняя эпидерма, преп. N 3782/273-3, пункт 2, ×300; *8* — ребристость кутикулы, преп. N 3782/41-19, пункт 2, ×300.

Фиг. 9, 10. Lepidopteris sp. SVM-1, Вязовка.

9 — кутикула отдельного перышка, преп. N 3773/1536-1в, пункт 1, ×50; *10* — кутикулярные складки, преп. N 3773/1536-1б, пункт 1, ×100 (см. рис. 35*в*).

Таблица XI

Фиг. 1—13. Salpingocarpus bicornutus sp. nov., Аристово (*1, 9*), Исады (*2—6, 13*), Титово (*7, 8, 10—12*).

1 — сдвоенные кутикулы интегумента вдоль сагиттальной щели, преп. N 4552/330-4, пункт 1, ×300; *2* — верхушка нуцеллюса с сальпинксом и разрушенной верхней частью мегаспоры (черная масса внизу), выше нуцеллюса — внутренняя кутикула интегумента, преп. N 3854/181-3, пункт 1, ×50 (см. рис. 47*м*); *3* — то же, сальпинкс на фоне сдвоенных внутренних кутикул интегумента, ДИК, ×100; *4* — то же, сальпинкс, ×300; *5, 6* — верхняя часть нуцеллюса с сальпинксом и облепившей его пыльцой Protohaploxypinus на фоне внутренней кутикулы интегумента, преп. N 3954/111-2, пункт 1, ×300, 100 (см. рис. 46*и*); *7* — верхушка семени с оборванными ушками, более толстая внутренняя кутикула интегумента окружена более тонкой внешней кутикулой, преп. N 3782/277В-2, пункт 2, ×50 (см. рис. 47*р*); *8* — внешняя кутикула вдоль края семени, тот же преп., пункт 1. ×100; *9* — верхушка рожка, преп. N 3954/970-1, ×100; *10* — сдвоенные внутренние кутикулы интегумента вдоль сагиттальной щели у края, голотип, преп. N 3782/10-17, пункт 20, ×100 (см. рис. 46*а—з*); *11* — внешняя кутикула, тот же преп., пункт 23, ДИК, ×100; *12* — то же, край, пункт 21, ×100; *13* — внутренняя кутикула интегумента с поперечными складками, преп. N 3981/55-17, пункт 1, ×100.

Таблица XII

Фиг. 1, 4, 5. Salpingocarpus variabilis sp. nov., Аристово (*1*), Луптюг (*4, 5*).

1 — нуцеллюс над мегаспоровой мембраной, сальпинкс, голотип, преп. N 4552/265-3, пункт 5, ×100 (см. рис. 48*п*); *4* — сальпинкс с размочаленным дистальным краем, преп. N 3765/86в-4, пункт 1, ×300 (см. рис. 48*в*); *5* — внешняя кутикула у края, преп. N 3765/926-7, пункт 1, ×100 (см. рис. 48*ж*).

Фиг. 6 — пыльца типа Vittatina, прилипшая к внутренней кутикуле S. variabilis, преп. N 3954/800а-2, пункт 3, ×500, Аристово.

Фиг. 7—9. Amphorispermum sp., семя с пыльцой Vesicaspora, принадлежащее Cardiolepidaceae (см. рис. 58*л—н*), Титово.

7 — внутренняя кутикула в микропиле, верхушка оборвана, преп. N 3782/277В-3, пункт 1, ×100, ДИК; *8* — верхняя часть нуцеллюса, преп. N 3782/277В-3А, пункт 8, ×50; *9* — то же, короткий сальпинкс и скопление пыльцы.

Фиг. 10—13. Salpingocarpus sp. SVM-4, семя с пыльцой Vitreisporites в микропиле, преп. N 3782/190А-2, пункт 1 (см. рис. 49*к—л*), Титово.

10 — верхушка нуцеллюса с сальпинксом, ×300; *11—13* — пыльца, ×1000 (*13* — ДИК).

Таблица XIII

Фиг. 1, 2. Amphorispermum sp., то же, что и на табл. XII, *фиг. 7—9*, пыльца Vesicaspora в экваториальном положении, пункт 8, ×1000, *2* — ДИК.

Фиг. 3, 4. Phylladoderma (Aequistomia) rastorguevii sp. nov., ребристость нижней кутикулы, Исады.
3 — преп. N 3954/167-6, пункт 1, ×300; *4* — голотип, преп. N 3981/64-3, пункт 1, ×300, ДИК

Фиг. 5—7. Doliostomia krassilovii sp. nov., Титово.
5, 6 — кутикула переднего дворика устьица и замыкающих клеток, вид сбоку, разная фокусировка, преп. N 3782/41-17, пункт 1, ×1000; *7* — устьица и трихоподий, преп. N 3782/288-5, пункт 1, ×300.

Фиг. 8—13. Permotheca striatifera sp. nov., Титово (*8—10*), Исады (*11—13*).
8—10. Пыльца из спорангия (см. рис. 63*ж*) с промежуточной протосаккатно-мешковой структурой, преп. N 3782/274a-8, пункт 2: *8* — проксимальная сторона с ребристостью, ×500, ДИК; *9* — дистальная сторона, ×500, ДИК; *10* — протосаккатно-мешковая структура, ×1170; *11—13* — голотип, преп. N 3981/60б-15 (см. рис. 63*а*): *11* — стенка спорангия (эндотеций или тапетум) после мацерации, пункт 3, ×100, ДИК; *12* — протосаккус, пункт 2, ×1000; *13* — часть пыльцевой массы на фоне эндотеция или тапетума, пункт 1, ×300.

Таблица XIV

Фиг. 1—4. Permotheca striatifera sp. nov., пыльца из спорангиев, Исады (*1—3*), Титово (*4*).
1, 2, 3 — преп. N 3954/417-1, пункт 1: *1* — общий вид зерна, ×500; *2* — структура ребер, ×1400; *3* — протосаккус, сфотографировано с открытой диафрагмой, ×1400; *4* — саккатная структура, тот же преп., что и на табл. XIII, *фиг. 8—10*, пункт 1, ×1400.

Фиг. 5—15. Permotheca vesicasporoides sp. nov., пыльца из спорангиев (*5—8, 10—15*) и кутикула спорангия с трихоподиями (*9*); Титово (*4*), Исады (*5—8, 10—15*), Аристово (*9*).
5 — голотип (см. рис. 64*а*), зерно с широким соединением протосаккусов, экваториальное положение, преп. N 3981/60б-17В, пункт 2, ×500, ДИК; *6* — голотип, зерно с узким соединением протосаккусов, экваториальное положение, преп. N 3981/60б-17А, пункт 3, ×500 (см. табл. XV, *фиг. 1*); *7* — дистальная сторона с отчетливой бороздой, смонтированы две фотографии с разным фокусом, преп. N 3854/265-1, пункт 1, ×1000, ДИК; *8* — то же зерно, протосаккус, ×1000; *9* — преп. N 4552/352-1, ×100, ДИК (см. рис. 64*в*); *10* — голотип, зерна, отличающиеся четкостью контура тела и борозды, перемычек между протосаккусами почти нет, преп. N 3981/60б-17А, пункт 1, ×300; *11* — тот же преп., пункт 2, ×500 (см. табл. XV, фиг. 2); *12* — диплоксипиноидное зерно, тот же преп., пункт 5, ×500; *13* — голотип, широкая перемычка между протосаккусами, преп. N 3981/60б-17В, пункт 1, ×1000, ДИК; *14* — голотип, зерно с узкими перемычками между протосаккусами, преп. N 3981/60б-17С, пункт 2, ×500; *15* — то же, ×1000, ДИК.

Таблица XV

Фиг. 1, 2. Permotheca vesicasporoides sp. nov., голотип, преп. N 3981/60б-17А (см. рис. 64*а*), Исады.
1 — то же зерно, что и на табл. XIV, *фиг. 6*, борозда в профиль, ×1000, ДИК; *2* — то же зерно, что и на табл. XIV, *фиг. 11*, ×100, ДИК.

Фиг. 3—5. Permotheca vittatinifera sp. nov., голотип. преп. N 4552/465-3, Аристово.
3, 4 — пыльца Vittatina, извлеченная из спорангиев, ×1000; *5* — стенка спорангия, ×100.

Фиг. 6, 7. Cordaites clercii Zal., Александровка.
6 — экз. N 3773/134б, ×1; *7* — сульцивное жилкование, экз. N 3773/1418а, ×10.

Фиг. 8. Samaropsis irregularis Neub., экз. N 3773/1292, ×3, Александровка.

Фиг. 9—12. Sashinia aristovensis S. Meyen, семя, Аристово.
9 — верхняя часть нуцеллюса на фоне внутренней кутикулы интегумента, преп. N 4552/92-1а, пункт 1, ×100; *10* — то же, сальпинкс и пыльца, ×300; *11, 12* — верхняя часть нуцеллюса (?) и внутренняя кутикула интегумента (?), преп. N 4552/346-3, пункт 1: *11* — ×100, ДИК; *12* — ×300.

Фиг. 13. Sashinia borealis S. Meyen, голотип (см. рис. 68*а*), преп. N 3774/16-8, пункт 4, ×100.

Таблица XVI

Фиг. 1—5. Sashinia aristovensis S. Meyen, Титово (*1—4*), Аристово (*5*).
1 — устьице на терминальной подушке, преп. N 3782/10-1, пункт 5, ×300; *2* — край семенного рубца, тот же преп., пункт 2, ×100 (см. рис. 67*г, д*); *3* — угловые кутикулярные шипы на терминальной подушке, тот же преп., пункт 6, ×300; *4* — верхушка терминальной подушки (см. рис. 67*а, в—д*); *5* — внешняя кутикула семени (?), преп. N 4552/346-3, пункт 2, ×100, ДИК.

Фиг. 6. Geinitzia sp. SVM-1, зубчатый край листа (см. рис. 67), преп. N 3774/5-1, пункт 3, ×100.

Фиг. 7. Quadrocladus dvinensis S. Meyen, устьице, папиллоподобные вздутия на внутренней стороне кутикулы побочных клеток, преп. N 3782/151-37, пункт 1, ×1000.

Фиг. 8—10. Arisada densa sp. nov., клеточная сеть (*8* — голотип).
8 — преп. N 4552/394-1, пункт 1, ×300; *9* — преп. N 4552/377-6-1, пункт 1, ×300; *10* — край фитолеймы, преп. N 4552/396-1-2, пункт 1, ×100, Аристово.

ОГЛАВЛЕНИЕ

CONTENTS

Chapter four

Chapter five

Алексей Владимирович Гоманьков
Сергей Викторович Мейен

ТАТАРИНОВАЯ ФЛОРА

(состав и распространение в поздней перми Евразии)

Труды, вып. 401

Утверждено к печати Ордена Трудового Красного Знамени Геологическим институтом Академии наук СССР

Редактор Я.А. Марголин
Редактор издательства Е.Ю. Федорова
Художественный редактор М.Л. Храмцов
Технические редакторы Г.А. Фетисова, О.В. Аредова
Корректор Г.В. Дубовицкая

Набор выполнен в издательстве на электронной фотонаборной системе

ИБ № 35019

Подписано к печати 16.09.86. Т – 15275
Формат 70Х100 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 14,3 + 1,3 вкл. Усл.кр.-отт. 15,8
Уч.-изд.л. 18,1. Тираж 650 экз. Тип. зак. 696
Цена 2р.70к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12