

УДК 562:51.73

## НОВЫЙ ВИД РОДА PSYGMOPHYLLUM SCHIMPER ИЗ НИЖНЕЙ ПЕРМИ УРАЛА

© 2012 г. С. В. Наугольных

Геологический институт РАН

e-mail: naugolnykh@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.05.2011 г.

Принята к печати 21.07.2011 г.

Описан новый вид *Psygmoptyllum intermedium*, sp. nov., охарактеризованный как макроморфологическими, так и эпидермально-кутикулярными признаками. Установлены основные модусы внутривидовой (внутрипопуляционной и возрастной) изменчивости листьев этого вида. Предложена новая комбинация *Psygmoptyllum interruptepinnatum* (Kutorga) Naugolnykh comb. nov.

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение пермских флор Урала началось без малого 200 лет назад, однако планомерное исследование таксономического разнообразия этих флор остается по-прежнему актуальной задачей российской палеоботаники. Новые находки, сделанные в течение нескольких последних десятилетий, позволили, с одной стороны, очень существенно расширить таксономические списки высших растений пермского возраста из этого региона и, с другой стороны, свести в синонимику виды и роды, установленные на различных органах одних и тех же материнских растений, что помогло приблизить систематику некоторых групп позднепалеозойских споровых и голосеменных растений к уровню естественной или “ботанической” систематики.

Несмотря на то, что изучение микроструктурных признаков растений (особенно голосеменных) и макроморфологической изменчивости листьев и репродуктивных органов показало широкую вариативность морфологии высших растений перми Приуралья, встречаются случаи, когда высокое своеобразие морфологических и эпидермально-кутикулярных признаков какого-либо растительного остатка или группы остатков заставляют отнести их к новым видам или даже родам.

В настоящей работе описан новый вид *Psygmoptyllum intermedium* Naugolnykh sp. nov., общее строение листьев которого не сводимо к плану строения других близких видов рода *Psygmoptyllum* Schimper, известных из пермских отложений Ангарида и Субангарского экотонного пояса (Мейен, 1987): *P. expansum* (Brongniart) Schimper, *P. interruptepinnatum* (Kutorga) comb. nov., *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *P. incertum* Tschirkova.

Автор выражает свою искреннюю признательность директору Кунгурского историко-архитек-

турного и художественного музея-заповедника (Пермский край, г. Кунгур) С.М. Мушкалову и возглавляющей отдел природы этого музея Л.А. Долгих за большую организационную помощь в проведении полевых работ в 2004–2010 гг. на местонахождениях Чекарда-1 и Мазуевка и за содействие в изучении представительной коллекции растительных остатков из этих местонахождений, хранящейся в фондах Кунгурского музея, директору Красноуфимского краеведческого музея Л.А. Алексейчик и возглавляющей отдел природы этого музея В.И. Давыдовой за помощь в проведении полевых работ в 2009 г. на разрезе Александровское (Красноуфимский район Свердловской области), а также В.А. Красилову (Хайфинский университет, Израиль) за рецензирование рукописи и ценные замечания.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Растительные остатки, описанные в настоящей работе, представлены тремя основными типами сохранности: углефицированными фитолеймами (compressions), отпечатками (impressions) и ожелезненными фитолеймами. Первые два типа сохранности нередко встречаются в комбинированном виде: если углефицированная фитолейма частично выкрошена, на вмещающей породе сохраняется лишь отпечаток, и, наоборот, если растительный остаток представляет собой отпечаток, на нем иногда сохраняются небольшие фрагменты фитолеймы.

Углефицированные фитолеймы мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце. Полученные кутикулы были изучены в сканирующем электронном микроскопе Vega Tescan MV 2300 (Геологический институт РАН). На ожелезненных

фитолеймах микроструктурные признаки не сохранились.

Изученная коллекция хранится в Геологическом институте РАН (ГИН № 4856) и в Кунгурском историко-архитектурном и художественном музее-заповеднике (КМ №№ ККМ ИК 9461/11, 9590/10, 9655/9, 9590/12, 9590/13).

Стратиграфически изученные местонахождения относятся к урминской свите (артинский ярус, саргинский горизонт, разрез Урма-2) и к кошелевской свите (иренский горизонт, кунгурский ярус, разрезы Мазуевка, Чекарда-1 и Александровское). Вмещающие отложения представлены преимущественно зеленовато-серыми песчаниками с текстурами оползания, содержащими редкие остатки морских беспозвоночных (урминская свита), а также светло-охристыми, желтовато-серыми песчаниками, аргиллитами и, реже, мергелями с обильным растительным детритом (кошелевская свита). Ниже приведены точные данные о расположении изученных местонахождений:

(1) Урма-2. Свердловская область, Шалинский район, правый берег р. Сылва в 100–300 м ниже по течению от пос. Роща.

(2) Александровское. Свердловская область, Красноуфимский район, левый берег р. Зюрья, непосредственно выше моста (выше бывшей мельничной плотины), дорожная выемка шоссе Ачит-Александровское-Красноуфимск.

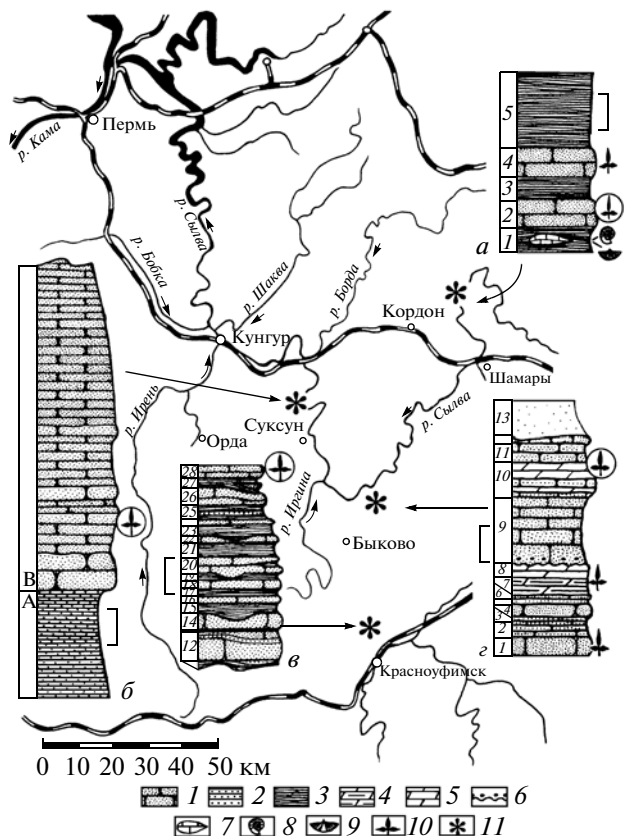
(3) Мазуевка. Пермский край, Кишертский район, левый берег р. Сылва между д. Мазуевка и д. Черный Яр.

(4) Чекарда-1. Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылва в 50 м ниже по течению от устья р. Чекарда.

Географическое расположение и стратиграфические колонки изученных местонахождений показаны на рис. 1.

## ТЕРМИНОЛОГИЯ

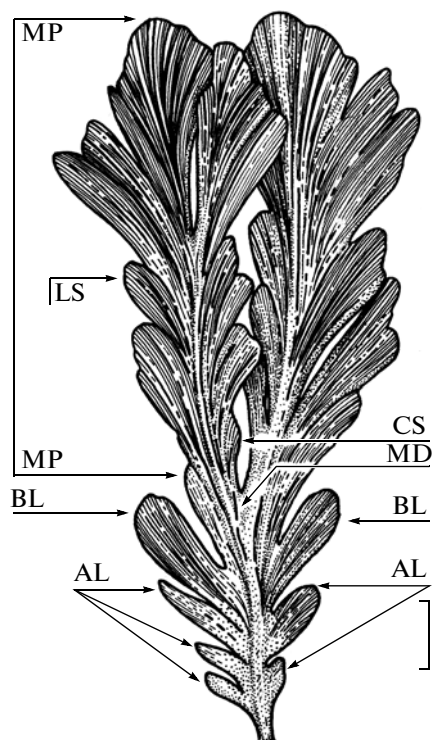
При описании листьев псигмофиллоидов, как и перистых листьев “птеридофиллов” (папоротников и птеридоспермов) с несколькими порядками рассечения листовой пластинки лишь в редких случаях можно установить, имеется в распоряжении исследователя целый лист или же только фрагмент более крупного листа, поскольку многие листья такого типа имели отчетливо фрактальное строение. Части таких листьев обычно повторяют своими общими очертаниями, а иногда и деталями строения, очертания целого листа. С одной стороны, эти свойства сложноперистых листьев играют положительную роль, поскольку, исходя из строения небольшой части листа, можно высказать предположение о строении всего



**Рис. 1.** Географическое расположение и стратиграфические колонки изученных местонахождений растительных остатков: а – Урма-2; б – Мазуевка; в – Александровское; з – Чекарда-1. Обозначения: 1 – песчаник; 2 – алевролит; 3 – аргиллит; 4 – глинистый мергель; 5 – мергель; 6 – плоскости размыва; 7 – карбонатные конкреции; 8 – уровни находок аммоноидей; 9 – уровни находок брахиопод; 10 – уровни сбора растительных остатков (уровни, на которых были найдены остатки *Psygmaophyllum intermedium* sp. nov., отмечены знаком трилистника, помещенным в круг); 11 – расположение изученных местонахождений. Длина масштабной линейки (для стратиграфических колонок) – 1 м.

листа в целом. Но, с другой стороны, это явление создает некоторую терминологическую неопределенность, особенно при описании фрагментарного материала.

Мне представляется, что пока и поскольку не доказано обратное, можно рассматривать в качестве целых или почти целых листьев те экземпляры, которые обнаруживают типологическую общность с целыми листьями других видов того же рода. В случае с *Psygmaophyllum intermedium* в качестве типологических моделей использовались хорошо сохранившиеся и практически целые листья видов *Psygmaophyllum expansum* (Наугольных, 1998, с. 74, рис. 29, В, С) и *P. cuneifolium* (Науголь-



**Рис. 2.** Терминологическая система описания морфологии листьев псигомфиллоидов. MP — перо первого порядка; LS — сегмент последнего порядка (перышко); CS — центральный синус рассечения; MD — место главной дихотомии; BL — базальные лопасти; AL — дополнительные лопасти. Длина масштабной линейки — 1 см.

ных, 1998, с. 81, рис. 37, А, С; с. 82, рис. 38, А, В, рис. 39, А, В).

В описательной морфологии сложных листьев (возможно, кладодиев) псигомфиллоидов различают следующие элементы (рис. 2):

(1) Черешок — часть рахиса ниже точки его главной (основной) дихотомии. В том случае, если эта часть облекается листовой пластинкой, лист рассматривается как бесчерешковый, с оттянутым основанием.

(2) Базальные лопасти — две лопасти, располагающиеся симметрично относительно друг друга на черешке ниже точки главной дихотомии рахиса. Обычно морфологически (формой или размером) отличаются от обычных лопастей или сегментов последнего порядка того же листа.

(3) Перья первого порядка (в некоторых работах, см., например, Бураго, 1976, 1982, рассматриваются как стержни первого порядка) — две условные “ветви”, обычно, облиственные, образующиеся после (и вследствие) главной дихотомии рахиса.

(4) Перья второго порядка — сегменты, являющиеся производными от ветвления перьев первого порядка.

(5) Перышки — сегменты последнего порядка, располагающиеся как на перьях первого порядка, так и на перьях второго порядка.

При фрагментарной сохранности листа, когда невозможно точно определить порядок перисто-сти, корректнее говорить о сегментах последнего, предпоследнего и пред-предпоследнего порядков.

Высока вероятность веточного (кладоидного) происхождения листовидных органов псигомфиллоидов. Под кладодиями понимаются фотосинтезирующие модифицированные побеги, функционально заменяющие листья (Большой ..., 1999).

С.В. Мейен высказывал осторожное предположение, что листья псигомфиллоидов могут быть филлодиями (Мейен, 1987, с. 244), т.е. расширяющимися черешками листьев (Хржановский, 1969), однако этому противоречит полное отсутствие у этих растений той части или ее рудиментов, которые могли бы быть гомологичными листовой пластинке *sensu stricto*.

В соответствии с установившейся терминологической традицией в описании псигомфиллоидов и до получения данных о строении проводящих тканей псигомфиллоидов автору представляется оправданным условно рассматривать эти листовидные органы в качестве листьев.

## СИСТЕМАТИКА

### ОТДЕЛ GINKGOPHYTA

### КЛАСС GINKGOOPSIDA

### ПОРЯДОК GINKGOALES

СЕМЕЙСТВО PSYGMOPHYLLACEAE ZALESSKY, 1937,  
EMEND. NAUGOLNYKH, 2007

Под *Psygmo-phyllum* Schimper, 1870, emend. Saporta, 1878

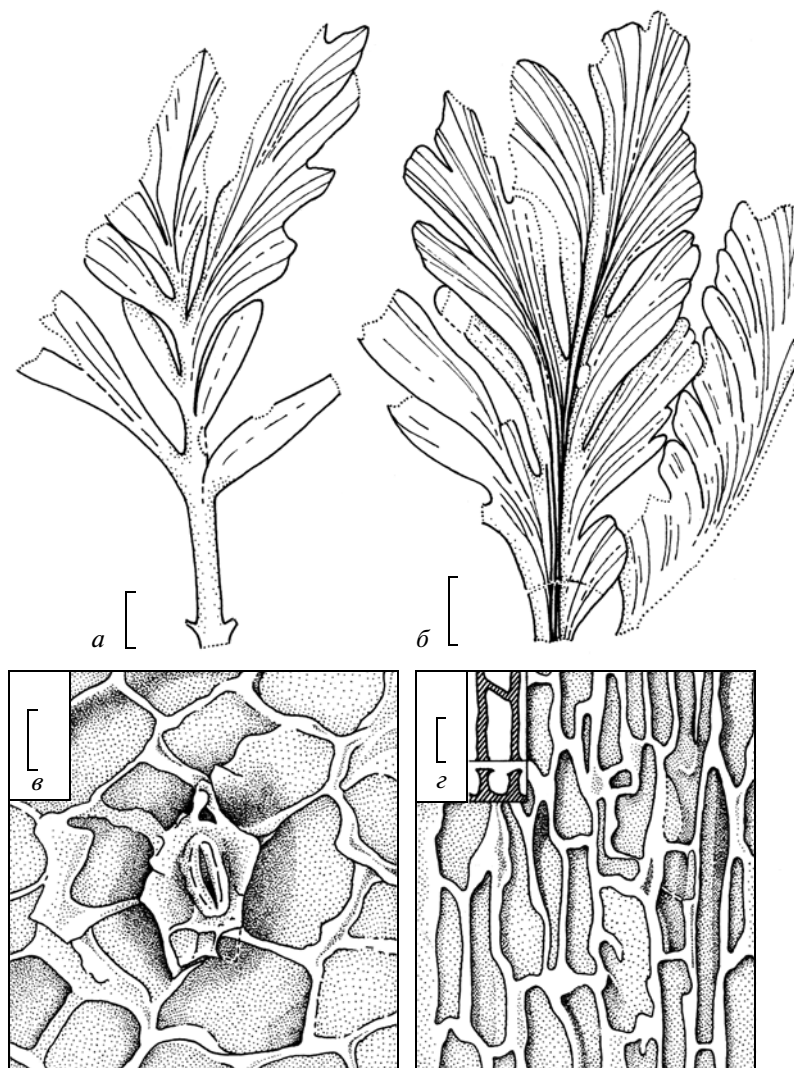
*Psygmo-phyllum intermedium* Naugolnykh, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–6; табл. X, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Название вида *intermedium* lam. — промежуточный, переходный, по промежуточному положению данного вида между видами *Psygmo-phyllum expansum* и *P. cuneifolium*.

Голотип — ГИН, № 4856/248, лист; Пермская обл., Суксунский р-н, д. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылва непосредственно ниже устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт (рис. 3, а, в, г; 4, в–д; табл. IX, фиг. 1; табл. X, фиг. 1–8).

**Diagnosis.** Leaves compound, with dichotomizing main rachis. Leaf lamina is dissected into lanceolate lobes connected by their bases. There are basal



**Рис. 3.** Строение листьев *Psymphyllum intermedium* sp. nov.: макроморфология (а, б) и эпидермально-кутикулярное строение (в, з); Пермский край, кошелевская свита, кунгурский ярус: а, в, з — голотип, ГИН, № 4856/248, Чекарда-1, слой 10; б — ККМ ИК 9461/11, Мазуевка. Длина масштабной линейки — 1 см (а, б), 10 мкм (в, з).

lobes and additional intercalating lobes located under place of main dichotomy of main rachis. Leaves are amphystomatic. Cuticles of both leaf sides are similar, but lower epidermis is thinner and it bears more stomata. Stomata are monocyclic, with lips-like thickenings on guard cells. Subsidiary cells are simple or bearing small papillae and ring-shaped thickenings.

**О п и с а н и е** (рис. 3–6). В коллекции имеется десять экземпляров, уверенно относимых к этому виду. Четыре из них представлены крупными фрагментами листьев или почти целыми хорошо развитыми листьями. Два экземпляра — почти полностью сохранившиеся молодые листья, еще один — фрагмент крупного, хорошо развитого листа с частично сохранившейся апикальной частью одной из главных “ветвей” (перьев первого

порядка). Три экземпляра представлены фрагментами перьев первого и второго порядков.

Голотип *Psymphyllum intermedium* представляет собой почти полностью сохранившийся лист (рис. 3, а; табл. IX, фиг. 1), с которого были получены препараты кутикулы (рис. 3, в, з; 4, в–д; табл. X).

Наблюдаемая длина листа составляет 100 мм, ширина — 55 мм. Лист черешковый. Длина черешка 48 мм при максимальной ширине 4 мм. Черешок покрыт тонкими продольными ребрами. Ширина черешка остается постоянной почти на всем его протяжении, и только к точке (месту) главной дихотомии листа уменьшается до 2.5 мм.

От точки главной дихотомии отходят два пера первого порядка. Угол расхождения перьев равен 35°. Перья слегка изогнуты в направлении к цен-

тральному (главному) синусу рассечения. Перья первого порядка несут слабо обособленные перья второго порядка и сегменты последнего порядка, которые хорошо выражены только в базальной части левого (по положению на рис. 3, *a*) пера, где наблюдаются два ланцетовидных перышка с несохранившимися верхушками. На остальных участках перьев первого порядка сегменты последнего порядка срастаются краями более чем на половину своей длины, формируя коалесцентную листовую пластинку с уникогерентным жилкованием. Можно сказать, что листовая пластинка двух перьев первого порядка надрезана на лопасти. Длина левого пера первого порядка составляет 45 мм, правого — 53 мм. Ширина — 16 мм и 15 мм соответственно. Угол прикрепления перышек к перьям первого порядка меняется в пределах от 25° в приверхушечной части перьев до 40° в базальной части перьев.

Ниже точки главной дихотомии к черешку прикрепляется пара хорошо развитых базальных лопастей, имеющих ланцетовидные очертания. Верхушка левой (рис. 3, *a*) базальной лопасти дихотомирует. Апексы базальных лопастей не сохранились, поэтому установить их полную длину не представляется возможным. Наблюдаемая длина левой базальной лопасти равна 32 мм при максимальной ширине 14 мм. Наблюдаемая длина правой базальной лопасти равна 24 мм при максимальной ширине 11 мм.

Между точкой главной дихотомии и основными базальными лопастями располагается пара дополнительных, интеркалирующих лопастей, сохранившихся полностью. Левая интеркалирующая лопасть имеет несколько меньшие размеры, чем правая, и расположена под более острым углом к черешку. Интеркалирующие лопасти имеют ланцетовидные очертания, с максимальной шириной, расположенной в верхней (дистальной) четверти листа. Длина левой интеркалирующей лопасти равна 13 мм при максимальной ширине 4 мм, длина правой 20 мм при максимальной ширине 6 мм. Левая интеркалирующая лопасть прикреплялась к черешку листа под углом 34°, правая под углом 48°.

У самого основания черешка расположены два симметричных выроста длиной 2 мм и шириной 1 мм, возможно, соответствующих местам прикрепления еще двух дополнительных лопастей, которые не сохранились.

Жилкование маскируется тонкой продольной ребристостью листовой пластинки, возможно, образованной тяжами гиподермальной ткани. В среднюю часть основания каждой лопасти и каждого перышка входит средняя жилка, от которой под углом 20°–25° отходят боковые жилки. Боковые жилки дихотомируют один или два раза. На

пять миллиметров ширины листовой пластинки в среднем приходятся 7–8 жилок.

Второй экземпляр из имеющейся выборки представляет собой фрагмент более крупного листа (рис. 3, *b*; табл. IX, фиг. 5). Сохранилось левое перо первого порядка с повторно дихотомирующим рахисом, а также часть правого пера первого порядка, очевидно, принадлежавшего тому же листу.

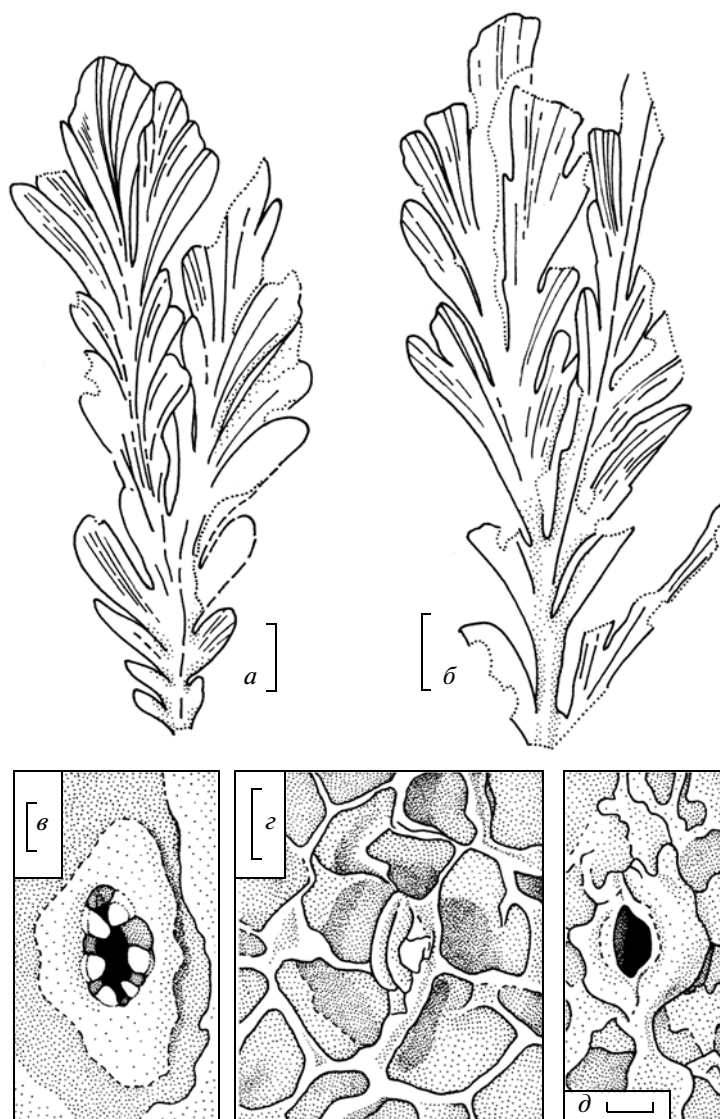
Угол расхождения перьев первого порядка от точки главной дихотомии точно установить невозможно, поскольку место соединения перьев не сохранилось, однако его можно определить, аппроксимируя направление рахисов перьев. Этот угол равен 35°, т. е. он полностью соответствует углу расхождения перьев первого порядка у голотипа. Наблюдаемая длина листа равна 96 мм, однако длина вместе с черешком должна была быть больше, по меньшей мере, на треть. Максимальная ширина левого пера первого порядка равна 54 мм. Таким образом, ширина всего листа должна была составлять 108 мм. Листовая пластинка этого экземпляра рассечена на лопасти, идентичные лопастям листовой пластинки голотипа, но несколько большего размера. Базископический край многих лопастей слегка выгибается в направлении к основанию пера и может нести дополнительные мелкие лопасти. Жилкование в целом близко жилкованию голотипа, однако за счет слабого развития средней жилки в сегментах последнего порядка оно от перистого переходит к веерообразному.

Как на голотипе, так и на других экземплярах имеющейся выборки сегменты последнего и предпоследнего порядков, расположенные на перьях первого порядка, заметно сильнее развиты с внешней стороны перьев, чем с внутренней, обращенной к центральному синусу рассечения листовой пластинки, образованному главной дихотомией рахиса.

Третий из наиболее полно сохранившихся экземпляров этого вида представляет собой практически целый лист (рис. 4, *a*; табл. IX, фиг. 3), но без черешка и с оборванной верхушкой правого пера первого порядка. Общая длина листа составляет 105 мм при ширине листа 45 мм. Угол расхождения перьев первого порядка равен 25°.

Строение этого листа в целом повторяет строение голотипа и второго экземпляра, подробно описанного выше, за одним важным исключением. У этого экземпляра ниже базальных лопастей расположены дополнительные лопасти (три с левой стороны и две с правой), размер которых постепенно уменьшается в направлении к основанию листа.

Морфологическое строение четвертого относительно полно сохранившегося экземпляра выборки (рис. 4, *b*; табл. IX, фиг. 2) также в общих чертах



**Рис. 4.** Строение листьев *Psysgmophyllum intermedium* sp. nov.: макроморфология (а, б) и эпидермально-кутикулярное строение (в–д), Пермский край, кошелевская свита, кунгурский ярус: а – ККМ ИК 9590/10, Мазуевка; б – ККМ ИК 9655/9, Мазуевка; в–д – голотип ГИН, № 4856/248, Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – 1 см (а, б), 10 мкм (в–д).

повторяет характеристику экземпляров, описанных выше. Наблюдаемая длина этого листа равна 96 мм при максимальной ширине 38 мм. Угол расхождения перьев первого порядка равен  $25^\circ$ .

К этому же виду были отнесены два ювенильных листа близкого строения, но с гораздо большим углом расхождения перьев первого порядка –  $68^\circ$  (рис. 5, а) и  $62^\circ$  (рис 5, б). Такое существенное различие между этим параметром у молодых и более развитых листьев ( $25^\circ$ – $35^\circ$ ), на мой взгляд, может объясняться постепенным изменением пропорций листовой пластинки по мере ее онтогенетического развития. Очевидно, в ходе своего роста листовая пластинка сильно вытягивалась в длину. При этом форма листа менялась от относительно

изометричной к сильно вытянутой, удлиненной, так что листовая пластинка могла быть вписана в равнобедренный треугольник с сильно оттянутой верхушкой, ориентированной к черешку листа. Существенное изменение морфологии листовой пластинки псигмофиллоидов в ходе ее онтогенетического развития на примере вида *Psysgmophyllum expansum* уже было установлено ранее (Naugolnykh, 2007, с. 135, рис. 10).

Длина более полно сохранившегося ювенильного листа равна 41 мм при максимальной ширине 40 мм. Базальные лопасти этого экземпляра еще не обособлены. На противоотпечатке апикальной части правого пера (рис. 6, б; табл. IX, фиг. 4) хорошо видно жилкование. От отчетливой



**Рис. 5.** Строение ювенильных листьев *Psigmophyllum intermedium* sp. nov., Свердловская обл.: *a* – ГИН, № 4856/249, Урма-2, урминская свита, артинский ярус; *б* – ГИН, № 4856/251, Александровское, кошелевская свита, кунгурский ярус. Длина масштабной линейки – 1 см.

средней жилки, входящей в сегменты последнего порядка, отходят боковые жилки. Угол отхождения боковых жилок в основании и средней части сегментов равен  $20^\circ$ ; в апикальной части сегментов он уменьшается до  $10^\circ$ . Боковые жилки в базальной части сегментов последнего порядка однократно дихотомизируют. Боковые жилки апикальной части сегментов простые.

Лопастные или прото-перышки (сегменты последнего порядка), расположенные в дистальных частях перьев первого порядка, достигают 16–17 мм длины при максимальной ширине 6 мм.

Наблюдаемая длина второго ювенильного экземпляра равна 95 мм, но, поскольку основание листа не сохранилось, длина листа при жизни растения (первоначальная длина) должна была превышать 100 мм. Благодаря тому, что левое перо

первого порядка сохранилось почти полностью, аналитическим путем можно установить первоначальную ширину листа, которая соответствовала 74–76 мм. Рахис перьев первого порядка несет тонкую продольную ребристость. Максимальная наблюдаемая ширина рахиса равна 4 мм.

Сегменты последнего порядка от ланцетовидных до лентовидных. В каждый сегмент из рахиса пера входит несколько жилок (обычно не более трех-четырех), из которых центральная (средняя) жилка более развита. От средней жилки отходят боковые жилки, однократно дихотомизирующие или простые.

Угол прикрепления сегментов последнего порядка к рахису пера первого порядка варьирует в пределах от  $25^\circ$  (у апикальных сегментов) до  $30^\circ$

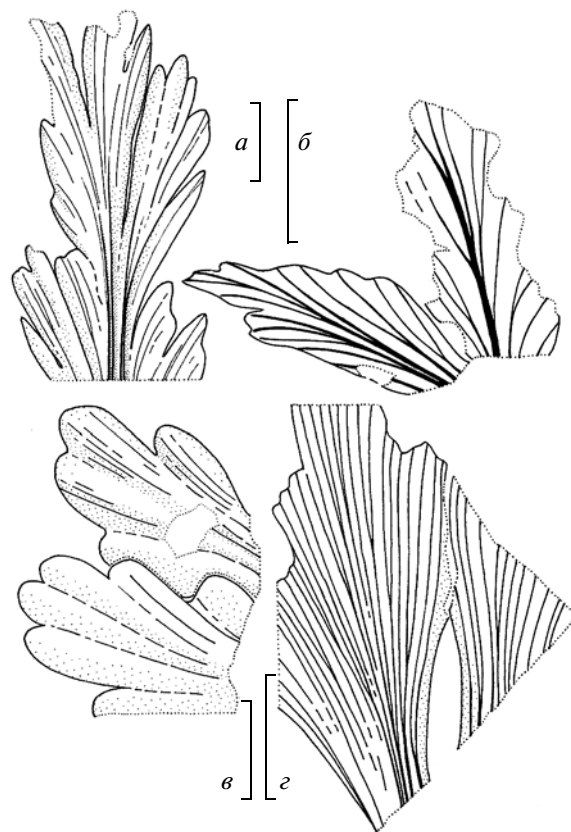
(у сегментов, прикрепляющихся к базальным или средним частям перьев первого порядка).

Помимо относительно целых экземпляров, в коллекции имеются фрагментарно сохранившиеся экземпляры, морфологические особенности которых заставляют отнести их к этому же виду.

Один из таких фрагментарных экземпляров представляет собой часть листа с сохранившимися черешком, главной дихотомией рахиса и правым пером первого порядка (табл. IX, фиг. 5; на фотографии изображена только апикальная часть пера последнего порядка). Общая длина листа равна 162 мм. Предполагаемая ширина листа, исходя из ширины правого пера первого порядка, должна была составлять 130 мм. Наблюдаемая длина черешка листа (до точки главной дихотомии рахиса) равна 38 мм при максимальной ширине черешка 6 мм, которая располагается у точки главной дихотомии. Угол расхождения перьев первого порядка равен  $52^\circ$ .

Длина правого (единственного сохранившегося) пера последнего порядка равна 128 мм при максимальной ширине 35 мм, располагающейся в апикальной части пера. Максимальная наблюдаемая ширина рахиса пера первого порядка равна 5 мм. От рахиса пера первого порядка отходят рахисы перьев второго порядка, расположенные только с внешней (по отношению к центральному синусу расщепления) стороны пера первого порядка. Угол прикрепления перьев второго порядка к рахису пера первого порядка имеет тенденцию к постепенному уменьшению в дистальном направлении. Он составляет  $40^\circ$ ,  $45^\circ$ ,  $35^\circ$  и  $28^\circ$  последовательно, в направлении от проксимальной части пера первого порядка к его верхушке. В апикальной части пера первого порядка, а также по внутренней стороне пера первого порядка, обращенной к главному синусу расщепления, располагаются перышки (сегменты последнего порядка), имеющие ланцетовидную форму и клиновидное основание. Размер перышек постепенно увеличивается в направлении к верхушке пера первого порядка и меняется от  $12 \times 3$  мм до  $25 \times 4$  мм. Перышки, расположенные на апикальных перьях второго порядка, почти полностью срастаются своими краями, формируя единую уникогерентную или коалесцентную листовую пластинку. Перышки прикрепляются к рахису под углом  $20^\circ$ . Жилкование преимущественно веерообразное, с элементами перистого. На 5 мм поперечного сечения перышка приходится 5 жилок.

У голотипа было изучено эпидермально-кутикулярное строение (рис. 3, в, г; 4, в–д; табл. X). Листья амфистоматные. Строение обеих сторон листа сходно, однако кутикула верхней стороны листа несколько более толстая, а нижняя сторона листа несет большее количество устьиц, расположенных более плотно относительно друг друга.



**Рис. 6.** Строение листьев *Psysgmophyllum intermedium* sp. nov.: строение пера последнего порядка (а), жилкование (б, г), строение двух соседних перышек (сегментов последнего порядка, в): а – ККМ ИК 9590/12, Мазуевка; б – ГИН, № 4856/250, Урма-2; в – ККМ ИК 9590/13, Мазуевка; г – ГИН, № 4856/253, Александровское. а, в – Пермский край, кошелевская свита, кунгурский ярус, б, г – Свердловская обл., урминская свита, артинский ярус (б), кошелевская свита, кунгурский ярус (г). Длина масштабной линейки – 1 см.

Покровные клетки эпидермы сгруппированы в участки двух типов. Участки первого типа (интеркостальные) образованы клетками относительно изометричных очертаний, как правило, пятиугольными, реже – четырех или шестиугольными. Антиклинальные стенки клеток прямые или слабоизогнутые. Средний размер клеток составляет  $15 \times 25$  мкм. Участки второго типа (костальные) образованы клетками удлиненных очертаний, размером  $10 \times 35$  мкм, иногда сильнее вытянутыми, размером до  $8 \times 45$  мкм. Размер клеток в пределах одного костального поля меняется закономерно. Иногда по внутреннему краю радиальных стенок покровных клеток эпидермы идут тонкие, но отчетливые выступы (“карнизы”; рис. 3, г, врезка слева вверху). Антиклинальные стенки клеток прямые, иногда слабо изогнутые.

Устьица располагаются в пределах интеркостальных участков эпидермы неравномерно, об-

разуя небольшие группы из двух-трех устьиц или ряды из четырех — пяти устьиц. В одном случае наблюдались близкорасположенные ряды устьиц (три отчетливых параллельных ряда), разделенные друг от друга рядами покровных клеток, с шириной каждого ряда в одну клетку. Устьица в пределах одного ряда ориентированы апертурами в одном направлении, вдоль ряда (предположительно, вдоль направления жилки).

Устьица моноциклические, актиноцитные (рис. 3, в; 4, в—д; табл. X, фиг. 1—5, 7). Средний размер устьиц (вместе с побочными клетками) равен  $55 \times 70$  мкм. Побочные клетки специализированные, их стенки сильнее кутинизированы по сравнению с обычными покровными клетками эпидермы. Количество побочных клеток в среднем колеблется от пяти до семи. Размер побочных клеток варьирует от  $10 \times 12$  мкм до  $15 \times 20$  мкм, причем побочные клетки разного размера могут наблюдаться у одного и того же устьица. Устьичные щели могут быть окружены кутиновым кольцом, образованным за счет усиления кутинизации проксимальной части периклинальных стенок побочных клеток (рис. 4, в; табл. X, фиг. 4). Проксимальные части периклинальной стенки побочных клеток обычно несут небольшие, но отчетливые папиллы (рис. 4, в; табл. X, фиг. 4). Зарывающие клетки снабжены губовидными утолщениями.

**Сравнение.** От наиболее близких видов *Psygmorephyllum expansum* и *P. interruptepinnatum* новый вид отличается более узкими развитыми листьями, узкими ланцетовидными сегментами последнего порядка, наличием дополнительных интеркалирующих лопастей, располагающихся ниже точки главной дихотомии; кроме того, от вида *Psygmorephyllum expansum* — отсутствием угловых шипиков на покровных клетках эпидермы, отсутствием кутиновых протуберанцев на побочных клетках устьиц, продольной ориентировкой апертур устьиц вдоль направления костальных рядов (вдоль направления жилок). От вида *Psygmorephyllum cuneifolium* новый вид отличается более широкими сегментами последнего порядка, имеющими ланцетовидную форму, в основание которых входит не одна, а несколько жилок, а также наличием дополнительных интеркалирующих лопастей, располагающихся на черешке. От вида *Psygmorephyllum incertum* (Zalessky, 1939) новый вид отличается более узкой формой развитых листьев, более широкими и длинными сегментами последнего порядка и существенно слабее развитыми перьями последнего (второго) порядка. Строение базальной части листа и эпидермально-кутикулярная характеристика вида *P. incertum* остаются неизвестными.

**Распространение.** Артинский и кунгурский ярусы Среднего Приуралья.

**Материал.** 10 экз.: четыре почти полностью сохранившихся развитых листа, два ювенильных листа, четыре фрагментарно сохранившихся листа из местонахождений Урма-2 и Александровское Свердловской области, Мазуевка и Чекарда-1 Пермского края.

*Psygmorephyllum interruptepinnatum* (Kutorga) Naugolnykh, comb. nov.

*Sphenopteris interrupte-pinnata*: Kutorga, 1838, с. 30—32, табл. VI, фиг. 1.

**Голотип.** Изображен С.С. Куторгой (Kutorga, 1838, табл. VI, фиг. 1); медистые песчаники Южного Приуралья.

**Diagnosis.** Leaves compound, with dichotomizing main rachis. The main rachis is thick, robust. Leaf lamina is dissected into decurrent pinnules with round to acute apices. There are basal lobes located under place of main dichotomy of main rachis. The basal lobes dissected to smaller lobes of second order.

**Сравнение.** От наиболее близкого вида *P. expansum* отличается разделением базальных лопастей на дополнительные лопасти второго порядка, а также наличием сегментов последнего порядка (перышек) с приостренными верхушками, расположенных на перьях первого порядка.

**Замечания.** Этот вид псигмофиллоидов исключительно редко цитируется палеоботаниками, несмотря на его подробное описание и качественное изображение в работе Куторги (Kutorga, 1838). Вопреки его очевидной близости виду *Psygmorephyllum expansum*, автору представляется целесообразным не синонимизировать эти виды, а сохранить их в качестве самостоятельных биномов в силу некоторого морфологического своеобразия *P. interruptepinnatum*. Принадлежность данного вида роду *Psygmorephyllum* не вызывает никаких сомнений, поскольку все важные признаки данного рода (дихотомия рахиса с образованием двух главных перьев, наличие хорошо выраженных базальных лопастей, расположенных ниже точки главной дихотомии рахиса) у *Psygmorephyllum interruptepinnatum* присутствуют.

О присутствии листьев, близких по морфологии листьям *P. interruptepinnatum*, в верхнем ротлингенде Европы высказывались В. и Р. Реми (Remy, Remy, 1978).

**Материал.** Голотип.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большой энциклопедический словарь. Биология / Ред. Гиляров М.С. М.: Большая Российская энциклопедия, 1999. 864 с.
- Бураго В.И. О флористических связях между западными и восточными частями Ангарида в перми // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 94—103.
- Бураго В.И. К морфологии листа рода *Psygmorephyllum* // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 128—136.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: Геос, 1998. 201 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 509).

Хржановский В.Г. Основы ботаники с практикумом. М.: Высшая школа, 1969. 576 с.

Kutorga S.S. Beitrag zur Kenntniss der organischen Überreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhange des Urals // Herausgegeben Miner. Ges. SPb. 1838. S. 24–34.

Naugolnykh S.V. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the early evolution of the ginkgophytes // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 8. P. 109–153.

Remy W., Remy R. Die Flora des Perms im Trompia-Tal und die Grenze Saxon / Thuring in den Alpen // Argumeta Palaeobot. 1978. Bd 5. S. 57–90.

Zalessky M.D. Végétaux permien du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontol. 1939. V. 5. P. 329–374.

#### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–6. *Psymphyllum intermedium* sp. nov., макроморфология: 1 – почти полностью сохранившийся лист, голотип ГИН, № 4856/248, Чекарда-1, слой 10; 2 – почти полностью сохранившийся лист с частично оборванным основанием, ККМ ИК 9655/9, Мазуевка; 3 – почти полностью сохранившийся лист с частично оборванной верхушкой правого пера первого порядка, ККМ ИК 9590/10, Мазуевка; 4 – два сегмента последнего порядка с хорошо сохранившимся жилкованием, ГИН, № 4856/250, Урма-2; 5 – перо первого порядка крупного хорошо развитого листа, ККМ ИК 9461/11, Мазуевка; 6 – апикальная часть крупного пера первого порядка, ГИН, № 4856/252, Александровское. 1–3, 5 – Пермский край, кошелевская свита, кунгурский ярус; 4, 6 – Свердловская обл., урминская свита, артинский ярус (4), кошелевская свита, кунгурский ярус (6). Длина масштабной линейки – 1 см.

#### Объяснение к таблице X

Фиг. 1–8. *Psymphyllum intermedium* sp. nov.; голотип, ГИН, № 4856/248, эпидермально-кутикулярное строение листьев; Пермский край, Чекарда-1, слой 10, кошелевская свита, кунгурский ярус; строение кутикулы верхней (адаксиальной) стороны листа (фиг. 4, 6) и нижней (абаксиальной) стороны листа (фиг. 1–3, 5, 7, 8): 1, 2, 5, 7 – устьица с закрытыми апертурами; 3 – устьице с открытой апертурой; 4 – устьице с кольцевидным утолщением побочных клеток и проксимальными папиллами, частично прикрывающими устьичную апертуру; 6 – относительно толстая кутикула верхней стороны листа с удлинёнными покровными клетками, принадлежавшими костальному ряду; 8 – относительно тонкая кутикула нижней стороны листа с удлинёнными покровными клетками, принадлежавшими костальному ряду. Длина масштабной линейки – 10 мкм.

### A New Species of *Psymphyllum* Schimper from the Lower Permian of the Urals

S. V. Naugolnykh

A new species, *Psymphyllum intermedium* Naugolnykh, sp. nov., is described based on macromorphological and epidermal and cuticular characters. The main patterns of the intraspecific (intrapopulational and age) variability of the *P. intermedium* leaves are established. A new combination, *Psymphyllum interruptepinnatum* (Kutorga) Naugolnykh, comb. nov., is proposed.

**Keywords:** gymnosperms, *Psymphyllum*, Permian, Urals.

