

УДК 562:551.73

НОВЫЕ МУЖСКИЕ РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ ГОЛОСЕМЕННЫХ PERMOTHECA COLOVRATICA SP. NOV. ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ УРАЛА

© 2013 г. С. В. Наугольных

Геологический институт РАН

e-mail: naugolnykh@rambler.ru

Поступила в редакцию 06.02.2012 г.

Принята к печати 24.05.2012 г.

Из отложений верхней части кунгурского яруса (нижняя пермь, иренский горизонт, кошелевская свита) Среднего Приуралья и казанского яруса Южного Приуралья и Поволжья описан новый вид мужских репродуктивных органов *Permotheca colovratice* sp. nov. Эти репродуктивные органы представляют собой розетковидные синангии, состоящие из четырех спорангиев, срастающихся основаниями. На адаксиальной стороне синангиев в их центральной части располагается округлый диск прикрепления. Из спорангиев выделена пыльца, отнесенная к роду *Falcisporites* Leshik emend. Klaus. Проведен анализ типов пыльцы родов *Falcisporites*, *Alisporites* Daugherty emend. Nilsson и *Vesicaspora* Shemel emend. Wilson et Venkatachala, а также обсуждается тренд, имевший место в морфогенезе андрофоров *Permotheca* Zalesky.

DOI: 10.7868/S0031031X1301011X

Род *Permotheca* был установлен М.Д. Залесским (Zalesky, 1929) на материале из верхнеказанских отложений, обнаженных в разрезе Кулларово (Татарстан, р. Сардык), однако репродуктивные органы, также, скорее всего, относящиеся к этому роду, были изображены Залесским за десять лет до этого из верхнепермских отложений Кузнецкого бассейна, но без определения и описания (Залесский, 1918, табл. LIII, фиг. 8, 9). В работе 1918 г. Залесский не идентифицировал генеративную природу изображенного им остатка, указав лишь на внешнее сходство розетковидных органов с листьями членистостебельных (род *Annularia* Brongniart).

Изолированные синангии *Permotheca colovratice* sp. nov. впервые были обнаружены автором в местонахождении Чекарда-1 (Наугольных, 1992). По ассоциативным признакам они были первоначально отнесены к пельтаспермовым в широком смысле (Naugolnykh, Керр, 1996, табл. II, фиг. 5, 6; рис. 7, А, В), но без собственного видового названия и подробного описания.

В настоящей работе мужские репродуктивные органы *Permotheca colovratice* sp. nov. описаны под собственным видовым названием. Дана их макроморфологическая характеристика, приведены сведения о микроструктурном (эпидермально-кутикулярном) строении и типе пыльцы, сохранившейся *in situ*. Приведены соображения о возможных листьях того же материнского растения.

Автор выражает искреннюю признательность коллективу Кунгурского историко-архитектурного и художественного музея-заповедника и, в осо-

бенности, директору музея С.М. Мушкалову и возглавляющей Отдел природы этого музея Л.А. Долгих за помощь в организации полевых работ на разрезе Чекарда-1 в 2009 и 2010 гг., А.А. Сидорову (Геолого-минералогический музей Самарского государственного технического университета, г. Самара) за возможность изучить представительный образец репродуктивного органа *Permotheca colovratice* sp. nov. с синангиями, сохранившимися в естественном прикреплении к фертильному побегу, В.А. Цимбалу (г. Москва) за предоставленный для изучения образец *Permotheca colovratice* sp. nov. из местонахождения Чекарда-1. Автор глубоко признателен коллегам Е.В. Карасеву (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва) и В.А. Красилкову (Хайфинский университет, Израиль) за рецензирование рукописи и ряд ценных замечаний.

Настоящее исследование поддержано грантом РФФИ 11-05-92692-а.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описываемый в настоящей работе материал происходит из трех местонахождений растительных остатков пермского возраста. Первое местонахождение (Чекарда-1), откуда собрана основная часть изученной выборки, имеет кунгурский возраст и располагается в среднем течении р. Сылвы, в Суксунском р-не Пермского края (рис. 1). Местонахождение представляет собой относительно небольшое обнажение около 5 м высотой, распо-

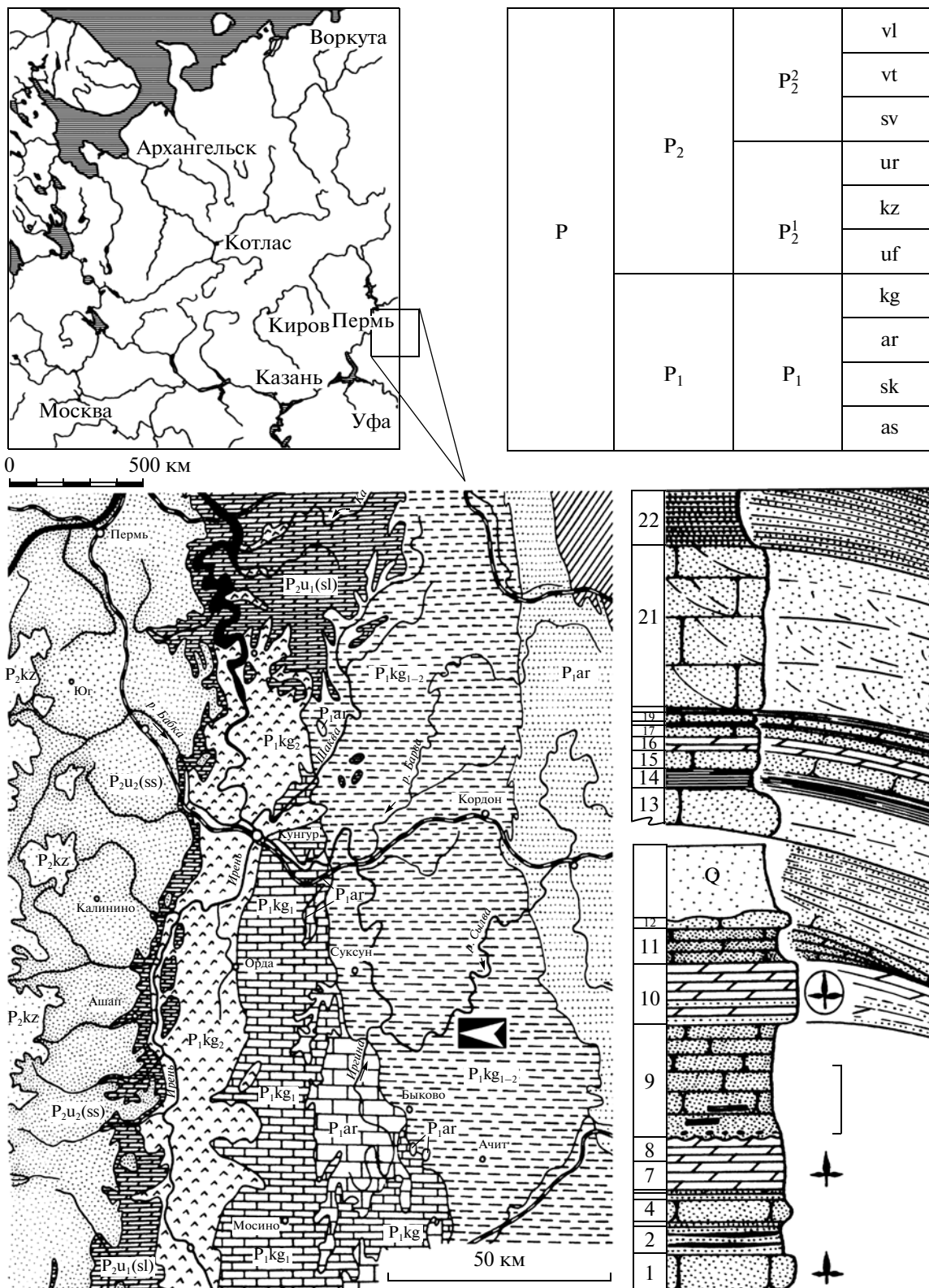


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое положение разреза Чекарда-1. Расположение местонахождения на геологической карте отмечено белой стрелкой; на стратиграфической колонке уровень находки голотипа отмечен знаком трилистника, заключенного в круг. Геологическая карта Приуралья дана по Д.В. Наливкину (1980), с изм. Расшифровка сокращений в названии ярусов на схеме: as – ассельский, sk – сакмарский, ar – артинский, kg – кунгурский, uf – уфимский, kz – казанский, ur – уржумский, sv – северодвинский, vt – вятский, vl – владимирский.

ложенное на левом берегу р. Сылвы непосредственно ниже по течению от устья р. Чекарды. В соответствии с установившейся среди геологов и палеонтологов традицией, основное местонахождение, располагающееся ниже по течению от устья р. Чекарды по левому берегу р. Сылвы, обозначается как Чекарда-1, а местонахождение, расположенное выше по течению от устья Чекарды обозначается как Чекарда-2 (см., например, Мейен, 1986; Меуен, 1997 и многие другие работы). Это местонахождение широко известно научной общественности и является, без какого-либо преувеличения, памятником природы мирового значения. Ему посвящена довольно обширная литература (подробнее см. Наугольных, 1998).

Второе местонахождение располагается в Куединском р-не Пермского края, в 1 км к северу от п. Куеда, в карьере, находящемся рядом с шоссе Пермь—Куеда, в 200 м к западу. Это местонахождение получило название Ключики и под этим названием фигурирует в стратиграфической и геологической литературе (Наугольных, 2009). Возраст местонахождения Ключики определяется как казанский. Разрез Ключики Куединского р-на нельзя путать с карьером Ключики Красноуфимского р-на Свердловской области, где обнажаются верхнеартинские отложения. Поэтому в настоящей работе, во избежание путаницы, автор цитирует куединское местонахождение как Куединские Ключики.

Таксономический состав флоры местонахождения Куединские Ключики включает папоротники *Pecopteris* cf. *anthriscifolia* (Goepfert) Zalesky, *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp.; хвощевидные *Phyllothesa* sp.; пельгаспермовые *Peltaspermum* sp. и новый вид рода *Compsopteris*, прегинкгофиты *Psygmo-phyllum expansum* (Brongniart) Schimper var. *cuneatum* Naugolnykh, *Psygmo-phyllum* sp., гинкгофиты *Rhipidopsis* cf. *ginkgoides* Schmalhausen, войновские (представленные стерильными ланцетовидными листьями *Ruflorea* sp. и чешуевидными брактями *Nephropsis* sp.), хвойные, предположительно принадлежащие новому роду и виду семейства *Bartheliaceae*, изолированные семена *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus* sp., *Sylvella* cf. *heteromorpha* Esaulova, а также мужские репродуктивные органы *Permotheca colovratca* sp. nov., *Permotheca* spp. (Наугольных, 2009). Исходя из общего таксономического состава растительных остатков, встречающихся в местонахождениях Чекарда-1 и Куединские Ключики, высока вероятность того, что андрофоры *Permotheca colovratca* sp. nov. принадлежали пельгаспермовым или прегинкгофитам, поскольку остальным группам растений, встречающимся в этих отложениях, свойственны мужские репродуктивные органы других типов.

Третье местонахождение, известное в литературе под названием Новый Кувак (по близлежащему

селу Новый Кувак), располагается в Шенталинском р-не Самарской области (подробнее см. Наугольных, Сидоров, 2011, 2012; Бухман, 2011). Таксономический состав новокувакской флоры включает представителей плауновидных *Signacularia* sp., папоротников *Pecopteris anthriscifolia* (Goepfert) Zalesky, *P. helenaeanae* Zalesky, *P. micropinnata* Fefilova, *Pecopteris* sp., *Sphenopteris* sp.; хвощевидных *Paracalamites frigidus* Neuburg, *Paracalamitina* cf. *striata* Zalesky emend. Naugolnykh, *Phyllothesa* sp.; пельгаспермовых *Compsopteris salicifolius* (Fischer) Naugolnykh, *Kuvakospermum pedatum* Naugolnykh et Sidorov, *Rhachiphyllum* (al. *Callipteris*) *wangenheimii* (Fischer) Naugolnykh, *Peltaspermum qualenii* Naugolnykh, прегинкгофитов *Psygmo-phyllum expansum* var. *cuneatum*, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Psygmo-phyllum* sp., гинкгофитов *Karkenias* sp., *Kerpia* sp., войновские (представленных женскими репродуктивными органами *Gaussia* sp., стерильными ланцетовидными листьями *Ruflorea* sp. и чешуевидными брактями *Nephropsis* sp.) и хвойных, а также изолированные семена *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus* sp., *Sylvella* cf. *heteromorpha* и мужские репродуктивные органы *Permotheca colovratca* sp. nov., *Permotheca* spp. (Наугольных, Сидоров, 2011, 2012; Бухман, 2011).

Возраст новокувакской флоры по палеоботаническим данным определяется как казанский.

Автор разделяет мнение В.Р. Лозовского с соавт. (2009) о необходимости сохранения деления пермской системы на два отдела, но с возможностью разделения верхнего отдела на два подотдела (рис. 1, схема справа вверху).

Имеющиеся в распоряжении автора экземпляры *Permotheca colovratca* sp. nov., включая голотип, представляют собой углефицированные фитолеймы (compressions), без какой-либо дополнительной минерализации, уплотненные вследствие диагенетического уплотнения содержащего их осадка. Фитолеймы мацерировались в концентрированной азотной кислоте с добавлением бертолетовой соли в течение семи суток. Затем, после промывки окисленных фитолейм дистиллированной водой, продукты окисления угля удалялись аммиаком. Отделившиеся кутикулы снова промывались дистиллированной водой, затем изучались с помощью оптического микроскопа Carl Zeiss AxioStar и электронного сканирующего микроскопа Vega Tescan MV 2300 в Геологическом институте РАН (ГИН РАН). Изученная коллекция хранится в лаборатории палеофлористики ГИН РАН, а также в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (Москва).

ТЕРМИНОЛОГИЯ

В статье принята традиционная морфологическая терминология, используемая для описания

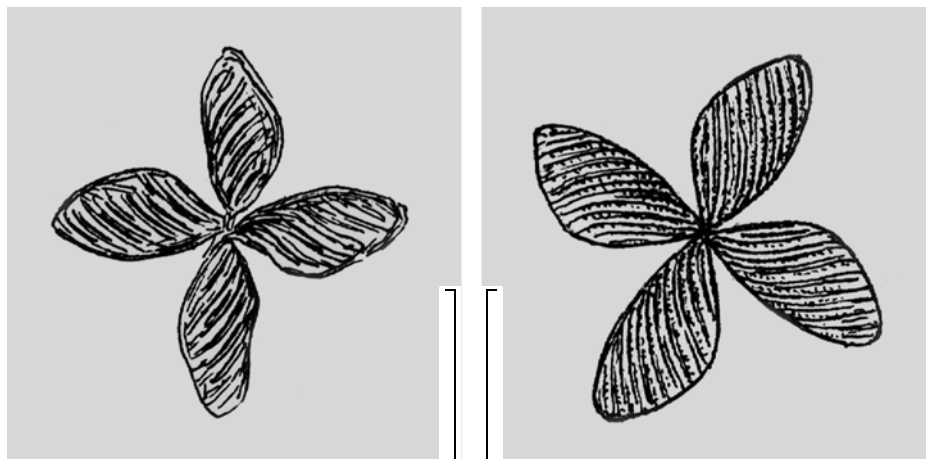


Рис. 2. *Permotheca colovratica* sp. nov., остатки мужских репродуктивных органов, из неопубликованных материалов М.Д. Залесского (подробнее см. Наугольных, 1998, с. 6). Местонахождение Чекарда-1, предположительно слой 10. Длина масштабной линейки – 2 мм.

мужских репродуктивных органов голосеменных. Тем не менее, вследствие неоднозначности трактовки ряда морфологических терминов, было принято решение добавить в статью терминологическую часть. Именно во избежание двояких трактовок, автор счел возможным специально пояснить ряд терминов, используемых в работе.

Андрофор (androphore) – любой мужской репродуктивный орган, несущий агрегированные или расположенные рыхло микроспорангии и, как правило, лишенный дополнительных специализированных стерильных придатков.

Синангий (synangium) – агрегированное собрание микроспорангиев, сросшихся своими основаниями, а иногда и боковыми стенками.

Спорангиофор (sporangiophore) – ножка (вырост), несущая спорангий.

Плацента (placenta) – осевая часть синангия, в которой расположен проводящий пучок.

Синангиофор (synangiophore) – в различной степени специализированный (обычно, черешковидный) вырост фертильной оси, к которому прикреплялся синангий.

ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

ОТДЕЛ GYMNOSPERMAE (PINOPHYTA)

КЛАСС GINKGOOPSIDA S.L.

ПОРЯДОК INCERTAE SEDIS

Род *Permotheca* Zalesky, 1929

Permotheca colovratica Naugolnykh, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1–10; табл. XV, фиг. 1, 5–8 (см. вклейку)

Permotheca sp.: Наугольных, 1992, с. 21, табл. IV, фиг. 4, 5; Naugolnykh, 1992, с. 69, рис. 2, С.

Permotheca disparis (Zalesky) Naugolnykh, in part: Наугольных, 1998, с. 95, рис. 54, В, G; 2007, с. 150–151, рис. 68, К.

Polliferous organs: Naugolnykh, Kerp, 1996, с. 42, табл. II, фиг. 5, 6; с. 57, рис. 8, С.

Название вида *colovratica* – от сходства формы синангиев с древнерусским громовым знаком (“коловоротом”), повторяющим индо-европейский символ вечного движения, или, иначе, соляренный знак.

Голотип – ГИН, № 4856/243, синангий из четырех спорангиев; Пермский край, Суксунский р-н, д. Чекарда (местонахождение Чекарда-1, слой 10), левый берег р. Сылвы непосредственно ниже устья р. Чекарды; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита, иренский горизонт (рис. 3, в; табл. XIV, фиг. 5).

Diagnosis. Microsporangiate (male) reproductive organs of gymnosperms, consist of four sporangia connected by their bases. Sporangia elliptic, with acute acuminate apex and cuneate base. Synangium adaxial surface bears small round disc of attachment with concentric circular scar in its central part. Sporangium wall consist of long cells of trapezoid shape arranged in spiral order in relation to long axis of sporangium. There are prolonged secretorial (resin) channels disposed along sporangium wall cells. In situ pollen are of Fal-cisporites-type.

Описание (рис. 2, 3, 4, а–д, ж, 5). Мужские микроспорангиатные репродуктивные органы, представляющие собой синангии, состоят из четырех спорангиев, сросшихся своими основаниями. Спорангии эллипсоидальные, с приостренной или слабо оттянутой верхушкой и клиновидным основанием. На адаксиальной поверхности синангия в его центральной части располагается небольшой, не всегда отчетливо выраженный диск прикрепления с имеющимся на нем округлым рубцом. Стенка спорангиев состоит из длинных покровных клеток трапециевидных очертаний. Эти клетки расположены по спирали в отношении продольной оси

спорангия, которая является, таким образом, осью их навивания. В мезофилле располагались длинные секреторные (смоляные) каналы, идущие вдоль направления продольных осей клеток или, реже, несколько косо в отношении рядов клеток. Такие секреторные каналы направлены прямо от основания спорангия к его верхушке. Спорангии, как правило, могут быть изогнуты слева направо, если смотреть на синангий с абаксиальной стороны, но встречаются синангии и с практически прямыми, неизогнутыми спорангиями. Спорангиофоры отсутствуют.

Голотипом был избран экземпляр, наиболее полно демонстрирующий все признаки, характерные для данного вида: наличие срастающихся основаниями четырех спорангиев, изогнутых в одном направлении относительно своей оси.

Поскольку голотип ориентирован к наблюдателю своей абаксиальной стороной, на нем хорошо виден прикрепительный диск с круглым рубцом, очевидно, образованным отделительной тканью. Сходные диски с рубцами известны и у других представителей рода *Permotheca* (см., например, Наугольных, 2007, рис. 68, J, табл. XXXIV, фиг. 2, 3, 4, 9). Длина спорангиев голотипа равна 3 мм, ширина — 1.5 мм. Диаметр прикрепительного диска составляет 0.4 мм, диаметр рубца прикрепления — 0.3 мм. Эллипс, в который может быть вписан этот синангий, имеет большую ось 6 мм и малую ось 5 мм. Максимальная ширина спорангиев голотипа располагается в их нижней трети. Таким образом, спорангии приобретают овоидный (яйцевидный или оватный) облик. Апикальные части спорангиев голотипа приострены и слегка оттянуты.

Второй экземпляр имеющейся выборки обладает несколько более крупными размерами (рис. 5; табл. XIV, фиг. 4, 8). Эллипс, в который может быть вписан синангий, имеет длину осей 9 × 4 мм. Длина спорангиев этого экземпляра составляет 5 мм при ширине 2 мм. Диск прикрепления на этом экземпляре не виден, поскольку синангий ориентирован к наблюдателю своей абаксиальной стороной. Спорангии этого экземпляра прямые, неизгибающиеся. В отличие от голотипа, они более вытянутые и слегка сближены по два.

Третий экземпляр выборки по своей морфологии занимает промежуточное положение между голотипом и вторым экземпляром (рис. 3, а, б; табл. XIV, фиг. 2). У него несколько более оттянутые верхушки спорангиев. Кроме этого, один из спорангиев (нижний по положению на рис. 3, а, б) имеет немного более крупные размеры, чем остальные спорангии этого синангия.

Четвертый экземпляр (табл. XIV, фиг. 1, 3; табл. XV, фиг. 7) близок по своему строению третьему экземпляру, но отличается несколько более вытянутыми спорангиями, что сближает его со вторым из описанных экземпляров.

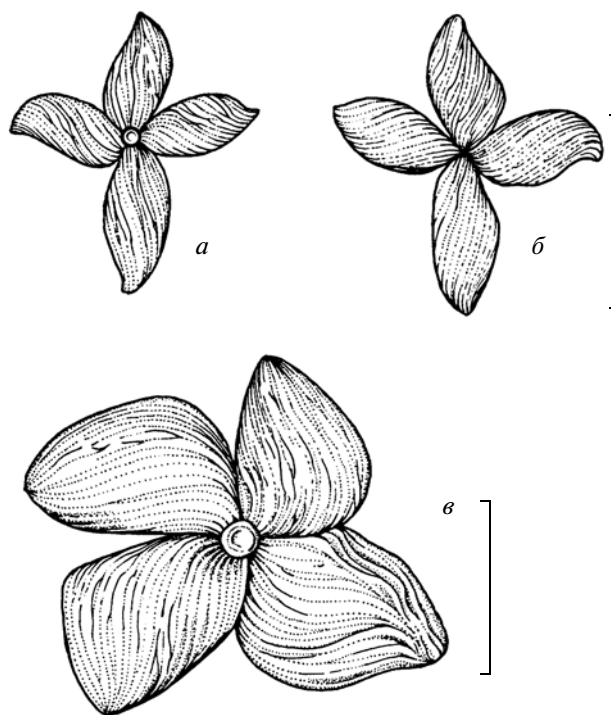
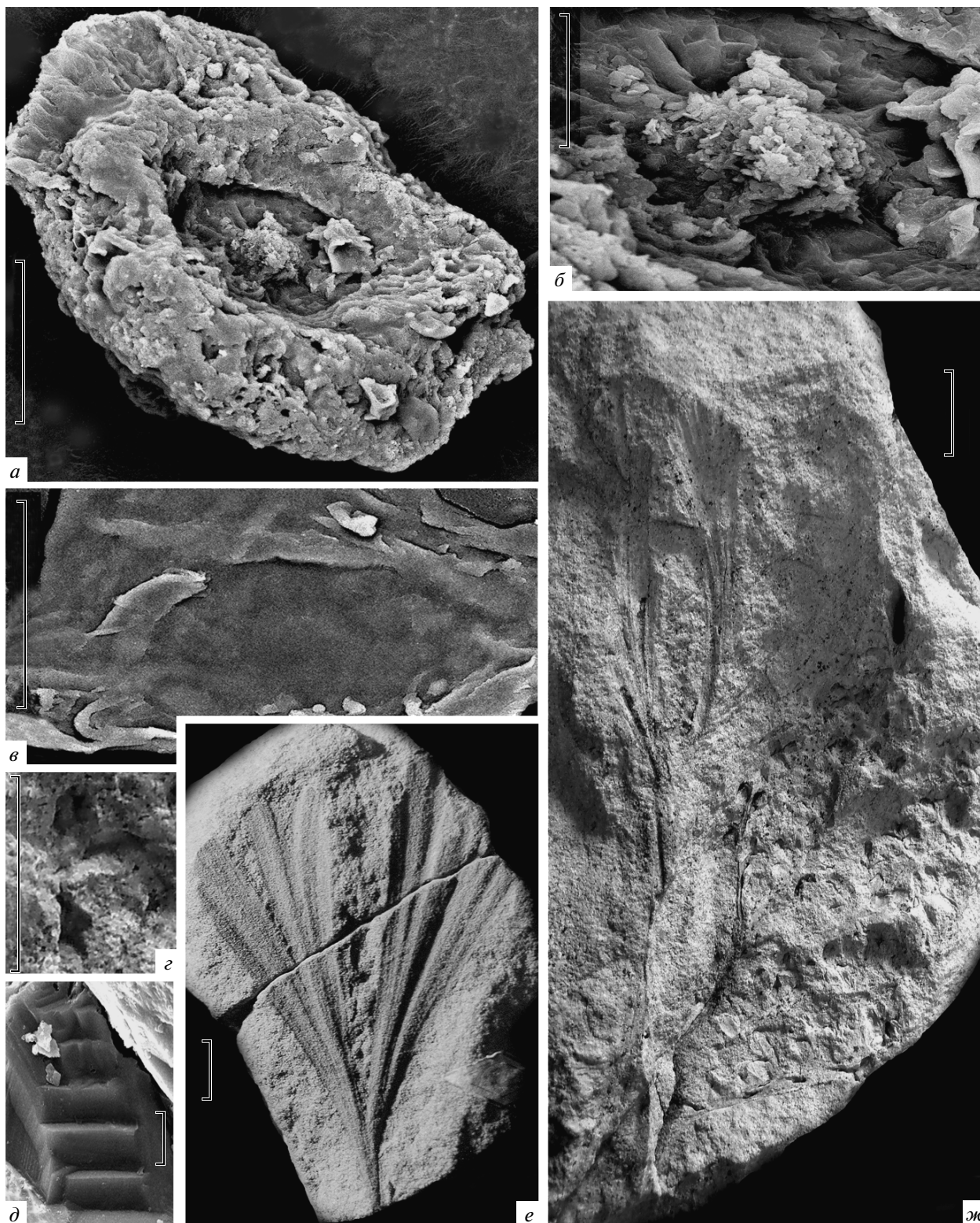


Рис. 3. *Permotheca colovratca* sp. nov., морфология мужских репродуктивных органов; генерализованные реконструкции по экземплярам: а — экз. № 3773(11)/144(89); б — экз. № 3773(11)/144a(89); в — № 4856/243 (голотип). Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки — 2 мм.

Общая форма синангиев *Permotheca colovratca* sp. nov., без сомнений, была образована вследствие их адаптации к распространению под действием ветра (анемохория) после отрыва синангия от синангиофора по отделительному слою прикрепительного диска. Аэродинамичная форма синангиев, напоминающих пропеллер, способствовала их разнесу и, как следствие, переносу пыльцы для оплодотворения максимального количества семязачатков других растений этого вида.

Еще два экземпляра, изображенные, но не описанные Залесским (см. здесь рис. 2), несмотря на некоторую схематичность рисунков, не оставляют сомнений в том, что они должны быть отнесены к этому же виду.

Помимо изолированных синангиев, к этому виду был отнесен представительный фрагмент фертильного побега с синангиями *Permotheca colovratca* sp. nov., сохранившимися в прикреплении (рис. 4, г, ж). Этот фертильный побег представляет собой ветвящийся андрофор, на повторно дихотмирующих ветвях которого располагаются синангии, каждый из которых состоит из четырех спорангиев. Основание андрофора очень близко подходит к побегу, несущему лист (возможно, кладодий; подробнее см. Наугольных, 2012) *Psyg-*



porphyllum expansum var. *suneatum*. К сожалению, место непосредственного контакта основания андрофора и побега, несущего лист *P. expansum* var. *suneatum*, не сохранилось. Листья *P. expansum* var. *suneatum* довольно часто встречаются в отложениях

верхней части уфимского яруса и, возможно, в отложениях казанского яруса (см. здесь рис. 4, *е*, а также: Наугольных, 2002, рис. 8, 9, табл. VI, фиг. 1, 2, табл. VII, фиг. 1). Листья этого варианта изредка встречаются и в кунгурском ярусе. Учитывая тес-

Рис. 4. *Permotheca colovratca* sp. nov., морфология мужских репродуктивных органов и ассоциирующих листьев, экз. № 4856/244 (а–в), экз. № 4856/247 (д), СЭМ: а – диск прикрепления, в центральной части виден бугорок, соответствующий рубчику выхода проводящих тканей, располагавшемуся на плаценте; б – детальное строение центральной части диска прикрепления; в – строение кутикулы; видны продольные складки и слабо развитые редкие мелкие папиллы; д – фрагмент трахеиды с лестничными утолщениями. Макроморфология: з – синангий с тремя сохранившимися микроспорангиями, экз. № ГГМ 1423-17/ФЛ-07986; е – отдельный лист *Psygmothallium expansum* (Brongniart) Schimper var. *cuneatum* Naugolnykh, экз. № ГГМ 469-13/ФЛ-02601; ж – андрофор *Permotheca colovratca* sp. nov. в сонахождении с листом *Psygmothallium expansum* (Brongniart) Schimper var. *cuneatum* Naugolnykh, экз. № ГГМ 1423-17/ФЛ-07986. Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (а–в, д), Новый Кувак (з, ж), г. Пермь, Мотовилихинский рудник (е). Длина масштабной линейки: а – 100 мкм; б – 20 мкм; в – 100 мкм; з – 0.8 см; д – 10 мкм; е, ж – 1 см.

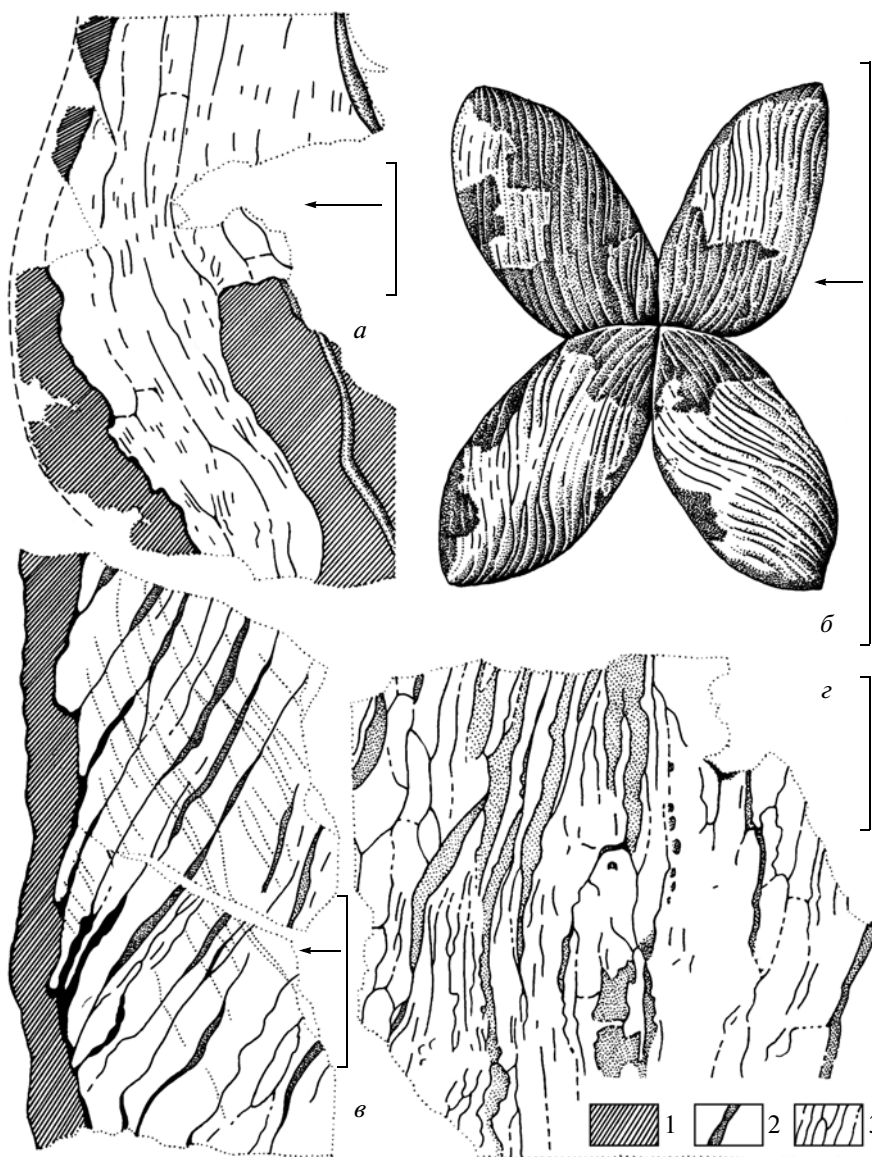


Рис. 5. *Permotheca colovratca* sp. nov., строение кутикулы и морфология синангия, экз. № 4856/244: а – кутикула нижней (базальной) части спорангия; б – макроморфология синангия, с которого были получены препараты кутикулы; в, д – кутикулы средней части спорангия. Условные обозначения: 1 – секреторные (смоляные) каналы; 2 – кутиновые ребра жесткости; 3 – очертания покровных клеток эпидермы. Местонахождение Чекарда-1, слой 10. Длина масштабной линейки – а, в, д – 100 мкм, б – 1 см.

ное сонахождение андрофора *Permotheca colovraticea* sp. nov. и побега с листом *Psugmophyllum expansum* var. *cuneatum* в местонахождении Новый Кувак, высока вероятность того, что эти органы могли принадлежать одному виду материнских растений.

У второго экземпляра выборки (экз. № 4856/244, рис. 4, в; 5; табл. XIV, фиг. 4, 6–10) было изучено эпидермально-кутикулярное строение. Получены кутикулы из базальной и средней частей спорангия.

Кутикулы адаксиальной и абаксиальной сторон спорангия очень сходны, но адаксиальная кутикула немного тоньше. Покровные клетки эпидермы удлиненные, располагающиеся правильными продольными рядами, ориентированными в спиральном направлении относительно оси спорангия, которая является осью навивания рядов покровных клеток. Длина клеток составляет от 60 до 90 мкм, изредка может немного превышать 100 мкм, при ширине в среднем около 20–30 мкм. Устьица отсутствуют. На отдельных участках эпидермы наблюдаются мелкие папиллы (рис. 4, в; 5, з), рассеянные по поверхности спорангия или, реже, образующие продольные ряды, причем размер папилл в одном ряду несколько увеличивается к середине ряда, а затем снова уменьшается. Продольные ряды клеток обычно разграничены плотными кутиновыми ребрами (ребрами жесткости), по всей видимости, с одной стороны, придававшими спорангию механическую прочность до момента созревания, но с другой стороны, возможно, способствовавшими раскрытию спорангия после его созревания. Между соседними ребрами жесткости располагались от трех до семи продольных рядов покровных клеток (рис. 5, з).

Ребра жесткости проходят вдоль всего спорангия от его основания до верхушки. Обычно они простые, но иногда могут бифуркировать до двух, реже трех раз. Ребра жесткости на спорангии хорошо видны макроскопически и при небольших увеличениях (табл. XIV, фиг. 4, 8). Ширина ребра жесткости обычно варьирует от 5 до 20 мкм.

В мезофилле стенки спорангиев располагались редкие продольные смоляные каналы. Изредка встречаются отдельные смолистые выделения, достигающие 250 мкм в длину при ширине до 100 мкм. В одном случае наблюдается смоляной канал, проходящий через такое секреторное тело. Диаметр смоляных каналов обычно равен 20–30 мкм, но встречаются и более тонкие, около 5 мкм в диаметре (табл. XV, фиг. 5). Самый длинный из наблюдаемых смоляных каналов превышает 200 мкм при диаметре всего 5–7 мкм. На отдельных участках абаксиальных кутикул наблюдаются мелкие перфорации, окруженные кутиновыми уплотнениями. Сходные перфорации ранее были

описаны у синангиев *Permotheca deodara* Naugolnykh (Наугольных, 2007, рис. 68, N).

Стенки спорангиев васкуляризованы. Проводящие элементы, состоявшие из лестничных трахейд (рис. 4, д), по всей видимости, располагались непосредственно под ребрами жесткости.

Из четвертого экземпляра выборки (табл. XIV, фиг. 1, 3; табл. XV, фиг. 7) были выделены пыльцевые зерна, сохранившиеся *in situ* (табл. XV, фиг. 1, 6, 8).

Пыльца от протомоносаккатной до протодисаккатной, с неребристым телом и отчетливым поперечным сулькусом. Размер пыльцевых зерен в среднем составляет 30×60 мкм. Протосаккус моносаккатных зерен разделен на две лопасти пыльцевого мешка, соединенные вблизи экватора пыльцевого зерна (два баллона, соединенных двумя латеральными субэкваториальными перемычками). Такие же перемычки присутствуют и у условно дисаккатных зерен. Таким образом, от монопротосаккатных пыльцевых зерен *Permotheca colovraticea* sp. nov. к протодисаккатным зернам существует плавный переход, обусловленный различной степенью развития перемычек между баллонами и степенью развития самих баллонов. Орнаментация воздушных мешков (протосаккуса) сетчатая. Ячейки сетки протосаккуса неправильных очертаний, в среднем размером около 2×3 мкм (табл. XV, фиг. 6, 8). Они полностью занимают весь объем мешка, несколько уменьшаясь в размерах по мере приближения к центральному телу пыльцевого зерна.

На одном из частично разрушенных пыльцевых зерен с прорванной спородермой хорошо видно строение стенки каппы (табл. XV, фиг. 6, слева), а также строение более тонкой стенки мешка, сложенной секзиной (табл. XV, фиг. 6, справа).

Сравнение. От типового вида *Permotheca sardykenis* Zalesky новый вид отличается отсутствием спорангиев булавовидной формы и меньшим числом спорангиев в синангии (у *P. sardykenis* количество спорангиев в синангии в среднем составляло шесть-семь, но могло превышать и десять); от вида *P. bifurcata* Naugolnykh новый вид отличается меньшим количеством спорангиев в синангии (у *P. bifurcata* — восемь-девять) и значительно более резким рельефом поверхности спорангия, образованным у *P. colovraticea* sp. nov. хорошо развитыми продольными ребрами жесткости; от *P. deodara* Naugolnykh, как и от *P. disparis* (Zalesky) Naugolnykh, новый вид отличается количеством спорангиев в синангии (у *P. deodara* — восемь-девять, у *P. disparis* — шесть-семь); от *P. fimbriata* (Zalesky) Naugolnykh новый вид отличается менее удлиненными и гораздо более широкими спорангиями, а также их существенно меньшим количеством в одном синангии (у *P. fimbriata* — четырнадцать-шестнадцать). От видов *P. striatifera*

S. Meyen et Gomankov, *P. vesicasporoides* S. Meyen, Esaulova et Gomankov и *P. (?) vittatinifera* S. Meyen новый вид отличается розетковидной формой синангиев и меньшим числом спорангиев в синангии.

З а м е ч а н и я. Пыльцевые зерна, очень сходные с инситной пылью *Permotheca colovratia* sp. nov., были извлечены из мужских репродуктивных органов *P. disparis* и описаны в работе В.А. Красиловой с соавторами (Krassilov et al., 1999).

В дисперсном состоянии пыльца близких морфологических типов обычно относится к родам *Falcisporites* Leshik emend. Klaus, *Alisporites* Daugherty emend. Nilsson и *Vesicaspora* Schemel emend. Wilson et Venkatachala (Jizba, 1962; Wilson, Venkatachala, 1963; Clarke, 1965; Jansonius, 1971; Millay, Taylor, 1974; Foster, 1979; Balme, 1995). В пермских отложениях Приуралья довольно часто встречается дисперсная пыльца (табл. XV, фиг. 2–4), сходная с пылью, обнаруженной в спорангиях *Permotheca colovratia* sp. nov.

Пыльца близких типов в дисперсном состоянии указывалась и изображалась из казанского яруса разреза Набережные Челны как *Alisporites nuthallensis* Clarke (Фаддеева, 1990, табл. XXI, фиг. 13). Этот же вид в той же работе был отмечен для перми Кузбасса (Фаддеева, 1990, табл. XXX, фиг. 5). Еще большее сходство с пылью *Permotheca colovratia* sp. nov. обнаруживают пыльцевые зерна, определенные как *Alisporites tenuicorpus* Balme (Фаддеева, 1990, табл. XXX, фиг. 4, 7) из верхнепермских отложений (ускатская и ленинская свиты) Кузбасса. Пыльца *A. tenuicorpus* ближе к пыльцевым зернам *Permotheca colovratia* sp. nov. за счет более изометричных пропорций, в отличие от заметного удлиненных зерен *A. nuthallensis*, хотя изучение пыльцы этого типа показывает, что пропорции пыльцевых зерен могут меняться довольно в широких пределах даже в одном микроспорангии.

Род *Alisporites* с типовым видом *A. orii* Daugherty был установлен из верхнетриасовых отложений Северной Америки. Пыльца этого типа считается характерной для пельгаспермовых в широком смысле (sensu Мейен, 1987), а также для преимущественно позднепалеозойских и мезозойских хвойных семейств *Ulmanniaceae*, *Voltziaceae* и *Podocarpaceae* (Balme, 1995). Одной из отличительных особенностей рода *Alisporites* является отсутствие хорошо выраженного сулькуса (обсуждение см. Ошуркова, 2003), который более свойствен роду *Falcisporites*.

Род *Falcisporites* с типовым видом *F. zapfei* (Potonie et Klaus) Leschik был описан на материале из верхнепермских отложений Австрии (Leschik, 1956).

Оба рода очень близки морфологически; они относятся к группе дисаккатных (=бисаккатных) атэниатных пыльцевых зерен. Третий близкий род *Vesicaspora*, но не с протодисаккатным, а с прото-

моносаккатным строением пыльцевых зерен, с типовым видом *V. wilsonii* Schemel был описан из верхнепермских отложений Северной Америки (Schemel, 1951), но также встречается и в верхнекаменноугольных (пенсильванских) отложениях (Hall, Stidd, 1971). Как первоначально предполагалось, пыльца этого рода принадлежала представителям каллистофитовых (Balme, 1995), однако сходные пыльцевые зерна, охарактеризованные как протомоносаккатные, были выделены из мужских репродуктивных органов *Permotheca vesicasporoides* (Гоманьков, Мейен, 1986). На фотографии пыльцевого зерна, изображенного на табл. XIV, фиг. 7 в работе А.В. Гоманькова и С.В. Мейена (1986), виден отчетливый сулькус, что отмечено и в подписи к этой фототаблице. По всей видимости, то же пыльцевое зерно, но снятое с другой глубиной резкости, определенное как *Vesicaspora*, с отчетливым сулькусом, хорошо видным на фотографии, было изображено Мейеном (Meyen, 1988; Мейен, 1992, табл. III, фиг. 1, 2) при характеристике репродуктивной сферы голосеменных с листьями *Phylladoderma* Zalesky (по современной номенклатуре семейство *Angaropeltaceae*). По мнению Б. Бальма (Balme, 1995, с. 214), эти пыльцевые зерна более справедливо было бы отнести к роду *Falcisporites*.

Пыльца рода *Alisporites* была обнаружена в мужских репродуктивных органах *Pterispermastrobis gimmanus* Remy, характерных для нижнепермских отложений Германии (Remy, 1954). Фруктификации *Pterispermastrobis* ассоциативно связаны с листьями и женскими репродуктивными органами пельгаспермового *Autunia conferta* (Sternberg) Kerр (Kerр, 1988).

Пыльцевые зерна, сходные с *Alisporites*, были выделены из спорангиев *Polytheca elongata* Pant et Nautiyal из пермских отложений Индии (Pant, Nautiyal, 1960). В самом общем плане эти репродуктивные органы сближались с порядком *Glossopteridales* (Balme, 1995), хотя их точное систематическое положение остается неизвестным. В некоторых случаях, как, например, для пыльцевых зерен, обнаруженных *in situ* в мужских репродуктивных органах *Lelestrobis pennatus* Srivastava из триасовых отложений Индии (Srivastava, 1984), показано, что пыльца одного растения могла быть отнесена как к роду *Falcisporites*, так и к роду *Alisporites*.

Пыльцевые зерна, относимые к *Falcisporites*, но также обнаруживающие много общего с родом *Alisporites*, были обнаружены в мужских фруктификациях *Pteruchus africanus* Thomas, относимых к користоспермовым (умкомазиевым) из триасовых отложений Южной Африки (Taylor, Taylor, 1987). Пыльца *Falcisporites* была встречена *in situ* и в микроспорангиях других видов *Pteruchus*: *P. dubius* Thomas, *P. indicus* Pant et Basu, *P. nidpurensis*

Srivastava, *P. petastatus* Townrow, *P. septentrionalis* Kirchner et Mueller (обзор см. Balme, 1995), большинство из которых известно из триасовых отложений Гондваны, за исключением вида *P. septentrionalis*, описанного из юрских отложений Германии (Kirchner, Mueller, 1992).

Дисперсные дисаккатные пыльцевые зерна, близкие по морфологии роду *Alisporites*, были извлечены в ходе мацерации женской фруктификации *Telemachus elongatus* Anderson emend. Yao, Taylor et Taylor из триасовых отложений Антарктиды (Yao et al., 1993).

Помимо родов *Alisporites*, *Falcisporites* и *Vesicaroa*, близкие по морфологии пыльцевые зерна изредка относятся и к другим, редко цитируемым в палеоботанической и палинологической литературе таксонам. Так, например, пыльцевое зерно, практически идентичное инсидентной пыльце *Perrmothesa colovratia* sp. nov., было изображено Г.П. Дюпиной (Чувазов, Дюпина, 1973, табл. XX, фиг. 6) под названием *Kosankeisporites* sp. из верхнекаменноугольных отложений бассейна р. Уфы (выше с. Шемахи), а другое зерно из верхнеартинских отложений бассейна р. Сылвы было определено как *Limitisporites monstruosus* (Luber et Waltz) Hart (Чувазов, Дюпина, 1973, табл. XXVII, фиг. 4). Двухмешковые модификации пыльцы *Perrmothesa colovratia* sp. nov. общей формой в боковой проекции внешне напоминают некоторые из зерен *Pipaseae* с нечетко выраженными границами щита (Кремп, 1967, табл. 12, фиг. 220).

Морфогенез. Морфогенетические закономерности в эволюции микроспорокладов (=андрофоров) рода *Perrmothesa* позволяют использовать эту группу растительных остатков для определения стратиграфических и латеральных (фациальных) границ региональных стратонов, прежде всего – свит, горизонтов и ярусов нижнего отдела пермской системы в Приуралье. Направление морфогенеза синангиев пермотек в пермском периоде проявилось в изменении архаичных радиально-симметричных розетковидных синангиев к более специализированным формам, охарактеризованным смещением спорангиев на абаксиальную сторону синангиев. В настоящее время стратиграфическое распространение видов пермотек в нижнем и верхнем отделах пермской системы выглядит следующим образом: кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита – *Perrmothesa disparis*, *P. fimbriata*; кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита – *Perrmothesa disparis*, *P. bifurcata*, *P. deodara*, *Perrmothesa colovratia* sp. nov.; уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита – *Perrmothesa* aff. *disparis*; уфимский ярус, шешминский горизонт, юговская свита – *Perrmothesa* aff. *sardykensis*; казанский ярус, нижнеказанский подъярус – *Perrmothesa sardykensis*. Распреде-

ление видов пермотек в отложениях верхнего отдела пермской системы требует уточнения.

Распространение. Кунгурский–казанский ярусы Приуралья.

Материал. Голотип и пять синтипов (три – из коллекции автора, два – изображенные М.Д. Залесским).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бухман Л.М. Таксономический состав ископаемой флоры из местонахождения Новый Кувак (казанский ярус, верхняя пермь; Самарская область) // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб.: Маматов, 2011. С. 15–22.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 401).
- Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас // Тр. Геолкома. 1918. Нов. сер. Вып. 174. 76 с.
- Кремп Г.О.У. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир, 1967. 412 с.
- Лозовский В.Р., Миних М.Г., Грунт Т.А. и др. Уфимский ярус восточно-европейской шкалы: статус, валидность, корреляционный потенциал // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 6. С. 46–58.
- Мейен С.В. Пермские хвойные Западной Ангариды. Деп. в ВИНТИ 21.03.86. М.: ГИН РАН, 1986. 140 с.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейен С.В. Голосеменные ангарской флоры // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. С. 120–147.
- Наливкин Д.В. (гл. ред.). Геологическая карта СССР. Масштаб 1 : 2500 000. Л.: ВСЕГЕИ, 1980.
- Наугольных С.В. Каллиптериды перми Приуралья: некоторые аспекты морфологии и систематики. Рукоп. деп. в ВИНТИ, № 2953-В92. М.: Геол. ин-т РАН, 1992, 47 с.
- Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998. 201 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 509).
- Наугольных С.В. Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геол. музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
- Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС, 2007. 322 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 524).
- Наугольных С.В. Разрез Ключики (уникальное местонахождение пермских рыб, тетрапод и флоры) // Геологические памятники Пермского края. Пермь: Книжная площадь, 2009. С. 188–191.
- Наугольных С.В. Новый вид рода *Psugmophyllum* Schimper из нижней перми Урала // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 98–107.
- Наугольных С.В., Сидоров А.А. Первая находка репродуктивного органа негератиофита в пермских отложениях России // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб.: Маматов, 2011. С. 65–69.

- Наугольных С.В., Сидоров А.А.* Новый представитель голосеменных порядка Peltaspermales из местонахождения Новый Кувак (казанский ярус; Самарская область) // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли. М.: ГЕОС, 2012. С. 71–78.
- Ошуркова М.В.* Морфология, классификация и описания форма-родов миоспор позднего палеозоя. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. 377 с.
- Фаддеева И.З.* Палиностратиграфия пермских отложений // Практич. палиностратигр. Л.: Недра, 1990. С. 59–80.
- Чувашов Б.И., Дюпина Г.В.* Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. М.: Наука, 1973. 208 с.
- Valme B.E.* Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 87. P. 81–323.
- Clarke R.F.A.* British Permian saccate and monosulcate miospores // Palaeontology. 1965. V. 8. № 2. P. 322–354.
- Foster C.B.* Permian plant microfossils of the Blair Athol coal measures, Baralaba coal measures, and basal Rewan Formation of Queensland // Publ. Geol. Surv. Queensl. 1979. V. 372. P. 1–244.
- Hall J.W., Stidd B.M.* Ontogeny of Vesicaspora, a Late Pennsylvanian pollen grain // Palaeontology. 1971. V. 14. P. 431–436.
- Jansonius J.* Emended diagnosis of Alisporites Daugherty 1941 // Pollen and Spores. 1971. V. 13. P. 349–357.
- Jizba K.M.M.* Late Paleozoic bisaccate pollen from the United States mid-continent area // J. Paleontol. 1962. V. 36. P. 871–887.
- Kerp H.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermales) and form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988. V. 54. P. 249–360.
- Kirchner M., Mueller A.* *Umkomasia franconica* n. sp. und *Pteruchus septentrionalis* n. sp., Fruktifikation von Thinnfeldia Ettingshausen // Palaeontogr. Abt. B. 1992. Bd 224. H. 1/2. S. 63–73.
- Krassilov V.A., Afonin S.A., Naugolnykh S.V.* Permotheca with in situ pollen grains from the Lower Permian of the Urals // Palaeobotanist. 1999. V. 48. P. 19–25.
- Leschik G.* Sporen aus dem Saltzton des Zechsteins von Neuhoef (bei Fulda) // Palaeontogr. Abt. B. 1956. Bd 100. S. 122–142.
- Meyen S.V.* Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. V. 96. P. 351–447.
- Meyen S.V.* Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of Gymnosperms / Ed. C.B. Beck. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1988. P. 338–381.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Morphological studies of Paleozoic saccate pollen // Palaeontogr. Abt. B. 1974. Bd 147. P. 75–99.
- Naugolnykh S.V.* Peltaspermales pteridosperms from the Lower Permian of the Middle Fore-Urals // Occas. publ. Earth Sci. Res. Inst. Univ. South Caroline. 1992. № 8B. P. 69–73.
- Naugolnykh S.V., Kerp H.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. V. 91. P. 35–62.
- Pant D.D., Nautiyal D.D.* Some seeds and sporangia of Glossopteris flora from the Raniganj Coalfield, India // Palaeontogr. Abt. B. 1960. Bd 107. P. 41–64.
- Remy W.* Beitrage zur Kenntnis der Rotliegendflora Thuringens. II // Deutsch. Akad. Wiss. Berlin Sitzungsber. Kl. Math. Allg. Naturwiss. 1954. S. 1–24.
- Schemel M.P.* Small spores of the Mystic coal of Iowa // Amer. Midland Natur. 1951. V. 46. P. 743–750.
- Srivastava S.C.* Lelethrobus: a new microsporangiate organ from the Triassic of Nidpur, India // Palaeobotanist. 1984. V. 32. № 1. P. 86–90.
- Taylor T.N., Taylor E.L.* The ultrastructure of fossil gymnosperm pollen // Soc. Bot. France, Actual. Bot. 1987. V. 134. № 2. P. 121–140.
- Wilson L.R., Venkatachala B.S.* A morphologic study and emendation of *Vesicaspora* Schemel, 1951 // Oklahoma Geol. Notes. 1963. V. 23. № 6. P. 142–152.
- Yao Z., Taylor T.N., Taylor E.L.* The Triassic seed cone *Telemachus* from Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1993. V. 78. P. 269–276.
- Zalessky M.D.* Sur des débris de nouvelles plantes permien-nes // Bull. Acad. sci. URSS. Cl. Sci. Phys.-Math. Ser. 7. 1929. № 6. P. 677–689.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–10. Морфология мужских репродуктивных органов *Permotheca colovratca* sp. nov.: 1 – строение синангия, левый спорангий частично оборван, экз. № 4856/247а; 2 – полностью сохранившийся синангий со слегка изогнутыми спорангиями, экз. № 3773(11)/144а(89); 3 – строение синангия; черной стрелкой отмечено место, откуда были извлечены пыльцевые зерна типа *Falcisporites*, экз. № 4856/247; 4 – отдельный спорангий; хорошо видны удлиненные клетки, нависающие по спирали относительно продольной оси спорангия, экз. № 4856/244; 5 – полностью сохранившийся синангий с сильно изогнутыми спорангиями, голотип № 4856/243; 6 – фрагмент кутикулы, белой стрелкой отмечен широкий продольный секреторный (смоляной) канал, экз. № 4856/244; 7 – фрагмент кутикулы, хорошо заметен узкий секреторный (смоляной) канал, идущий вдоль клеток, экз. № 4856/244; 8 – полностью сохранившийся синангий, в результате мацерации которого были получены препараты кутикул, изображенных на фиг. 6, 7, 9, 10 и рис. 4, а, в, г, экз. № 4856/244; 9 – кутикула из средней части спорангия, виден широкий секреторный (смоляной) канал (отмечен белыми стрелками), идущий косо по отношению к направлению расположения клеток стенки спорангия, экз. № 4856/244; 10 – фрагмент кутикулы, белой стрелкой отмечен продольный секреторный (смоляной) канал с меняющейся шириной, экз. № 4856/244.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (фиг. 2, 4–10), кунгурский ярус, нижняя пермь; Куединские Ключики (фиг. 1, 3), казанский ярус, верхняя пермь. Длина масштабной линейки – 1 см (фиг. 1–3, 5, 8), 1 мм (фиг. 4), 100 мкм (фиг. 6, 7, 9, 10).

Объяснение к таблице XV

Фиг. 1–8. Строение пыльцы, сохранившейся *in situ* в спорангиях *Permotheca colovratca* sp. nov., и однотипная дисперсная пыльца из пермских отложений Приуралья: 1 – пыльцевое зерно *Falcisporites*, извлеченное из микроспорангия *Permotheca colovratca* sp. nov., экз. № 4856/247; 2 – дисперсное пыльцевое зерно *Falcisporites* из кунгурского споро-пыльцевого спектра, препарат № 4856/290; 3, 4 – дисперсное пыльцевое зерно *Falcisporites* из кунгурского споро-пыльцевого спектра, фотографии одного и того же зерна с разной глубиной фокусировки; на фиг. 3 отчетливо виден сулькус, препарат № 4856/291; 5 – узкий смоляной канал в стенке спорангия *Permotheca colovratca* sp. nov., экз. № 4856/247; 6 – пыльцевое зерно *Falcisporites*, извлеченное из микроспорангия *Permotheca colovratca* sp. nov., поперечный срез; хорошо видно строение стенки каппы (слева) и части протосаккуса (справа), экз. № 4856/247; 7 – морфология синангия *Permotheca colovratca* sp. nov., из которого были извлечены пыльцевые зерна, экз. № 4856/247; 8 – пыльцевое зерно *Falcisporites* в спорангии *Permotheca colovratca* sp. nov. *in situ*, внутреннее строение протосаккуса, экз. № 4856/247.

Местонахождения: Чекарда-1, слой 10 (фиг. 3, 4), Крутая Катюшка (фиг. 2), кунгурский ярус, нижняя пермь; Куединские Ключики (фиг. 1, 5–8), казанский ярус, верхняя пермь. Длина масштабной линейки – 1 см (фиг. 7), 100 мкм (фиг. 5), 10 мкм (фиг. 1–4, 6, 8).

New Male Reproductive Organs of Gymnosperms *Permotheca colovratca* sp. nov. from the Lower Permian of the Ural Mountains

S. V. Naugolnykh

A new species of male gymnosperm reproductive organs, *Permotheca colovratca* sp. nov. from the upper part of the Kungurian Stage (Lower Permian, Irenian Horizon, Koshelevskian Formation) of the Middle Cis-Urals and from the Kazanian Stage of the southern Cis-Urals and Volga River Basin, is described. These organs are rosette-like synangiate aggregations of microsporangia consisting of four sporangia fused at their bases. The adaxial surface of the synangia has a disc of attachment. The *in situ* pollen grains are of *Falcisporites* type. The morphologically similar genera *Falcisporites* Leshik emend. Klaus, *Alisporites* Daugherty emend. Nilsson, and *Vesicaspora* Shemel emend. Wilson et Venkatachala are analyzed. The morphogenetic trend in the evolution of the androphores *Permotheca* is discussed.

Keywords: Gymnosperms, *Permotheca*, new taxa, Permian, Ural Mountains

