

УДК 561.43:551.736.3(470.314)

ФОРМАЛЬНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ДИСПЕРСНЫХ КУТИКУЛ ЛИСТЬЕВ ПТЕРИДОСПЕРМОВ (PELTASPERMACEAE) ИЗ ПЕРМСКИХ И ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2013 г. Е. В. Карасев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: karasev@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.04.2012 г.

Принята к печати 18.06.2012 г.

Предлагается формальная система классификации дисперсных кутикул листьев пельтаспермовых птеридоспермов. В основу формальной системы положены эпидермальные группы, установленные исходя из корреляции эпидермальных признаков и особенностей морфологии листьев пельтаспермовых.

DOI: 10.7868/S0031031X13030057

ВВЕДЕНИЕ

Растительные мезофоссилии, в частности, дисперсные кутикулы листьев, могут дать дополнительную информацию о систематическом составе палеофлористических комплексов и таксономическом разнообразии растительных сообществ прошлого. В некоторых случаях растительные мезофоссилии являются практически единственным источником палеоботанической информации, а при наличии макроостатков растений, дисперсные кутикулы могут служить дополнительным источником информации для определения параметров внешней среды (Kurschner, 1996; McElwain, Chaloner, 1996; Retallack, 2001). Систематически упорядоченные дисперсные кутикулы могут нести поисково-диагностическую функцию в случае, если позднее будут найдены листья со сходным эпидермальным строением, или использоваться для сравнения с подобными дисперсными кутикулами из других местонахождений. В перспективе дисперсные кутикулы листьев могут быть привлечены для сравнения палеофлористических комплексов из различных местонахождений.

Данные по дисперсным листовым кутикулам имеются в многочисленных отечественных и зарубежных работах (Мейен, 1965; Красилов, 1968; Roselt, Schneider, 1969; Oldham, 1976; Kovach, Dilcher, 1984; Kerp, Barthel, 1993; Upchurch, 1995; Гоманьков, 1997; Tewari, Agarwal, 2001; Pole, 2007 и др.).

К настоящему времени для дисперсных кутикул предложены несколько вариантов искусственных систем классификации. Наиболее известные из них – система С.В. Мейена (1965), в основу которой положены дисперсные кутикулы голосеменных растений, и система, которую создали Г. Розельт и В. Шнайдер (Roselt, Schneider, 1969),

главным образом, для дисперсных кутикул покрытосеменных, а затем усовершенствовали В. Ковач и Д. Дилчер (Kovach, Dilcher, 1984). Система Мейена основана на ограниченном числе используемых эпидермальных признаков, на основе которых образуется определенное число формальных таксонов. Система Розельта-Шнайдера разработана для таксонов крупных рангов (субтурмы, турмы), в ее основу положено подразделение по типу устьичных аппаратов и их расположению на листе. Подразделение на формальные таксоны родового и видового ранга предлагается осуществлять по конгрегационному принципу.

Предлагаемая формальная классификация по сравнению с классификацией Мейена (1965) не имеет ограничений числа выделяемых родов, по сравнению с классификацией Розельта-Шнайдера (Roselt, Schneider, 1969), учитывает специфичные типы устьиц, характерные для ископаемых голосеменных, что уменьшает вероятность потери важной информации о систематической принадлежности к таксонам более высокого ранга.

Мейен (Meyen, 1987; Мейен, 2009) указал главное различие между эвтаксонами и паратаксонами, заключающееся в том, что эвтаксоны могут выделяться по любым признакам целого организма. Выбор признаков зависит от исследователя и от имеющихся в его распоряжении технических средств. При выделении паратаксонов можно использовать лишь те признаки, которые сохранились на дисперсных частях. Таким образом, в диагнозах формальных таксонов не должны использоваться такие признаки, которые будет сложно, а часто невозможно, диагностировать в мезофоссилиях. Такими признаками являются особенности эпидермальной структуры в краевых зонах, черешках, в зоне срединной жилки и т.п.

В данной работе на основе обширного материала из пермо-триасовых отложений местонахождений Недуброво и Вязники предпринята попытка разработать формальную систему классификации для дисперсных кутикул пельтаспермовых птеридоспермов, которая отражала бы устойчивые эпидермальные типы внутри этой группы голосеменных.

Предлагаемая система наследует от формальной системы дисперсных кутикул Розельта и Шнайдера (Roselt, Schneider, 1969) принцип подразделения на турмы в зависимости от расположения устьиц по поверхности кутикулы листа.

К создаваемой системе дисперсных кутикул листьев пельтаспермовых предъявлялись следующие требования: (1) система должна быть удобной для сравнения сходных дисперсных кутикул из разных местонахождений; (2) система, по возможности, должна быть максимально связанной с морфологией листьев, способствуя реконструкции морфологии исходных объектов (листьев) и уточнению таксономического разнообразия.

Автор выражает свою искреннюю признательность С.В. Наугольных (ГИН РАН), Н.П. Маслово (ПИН РАН) и А.П. Расницыну (ПИН РАН) за ценные замечания и обсуждение данной работы, сотрудникам лаборатории палеоботаники ПИН РАН (С.А. Афонину, Н.В. Горденко и В.А. Красилову) и лаборатории артропод ПИН РАН (Д.В. Василенко) за помощь в сборе материала. Работа проведена в рамках реализации ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 годы, программы “Биоразнообразие”, а также гранта РФФИ № 11-05-01104.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Коллекция дисперсных кутикул представлена фрагментами фитолейм листьев, главным образом, пельтаспермовых и хвойных из местонахождений позднепермского возраста Вязники и Вязовка и пермо-триасового местонахождения Недуброво (Лозовский и др., 2001; Krassilov, Karasev, 2009; Benton et al., 2010). Сборы материала проводились сотрудниками лаборатории палеоботаники и лаборатории артропод ПИН РАН.

Фрагменты органов растений мацерировались по стандартной методике в смеси Шульце без добавления бертолетовой соли, затем промывались последовательно КОН и дистиллированной водой. Полученные фрагменты кутикул либо заключались в постоянные препараты с глицерин-желатином для изучения под световым микроскопом AXIOPLAN-2 (СМ), либо монтировались на предметные столики для изучения с помощью электронного сканирующего микроскопа SAM-SCAN (СЭМ). Коллекции № 4180 и 5160 хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Бориняка РАН.

Анализ эпидермальных признаков дисперсных кутикул проводился с использованием программы Delta Key (Dallwitz, 1980), биометрические исследования осуществлялись с помощью программы Image J (Sheffield, 2007).

ТЕРМИНОЛОГИЯ

В данной работе под дисперсными кутикулами листьев понимаются фрагменты фитолейм листьев с сохранившимися эпидермально-кутикулярными признаками, без выраженных морфологических признаков, пригодных для определения известного таксона или описания нового.

При описании эпидермального строения дисперсных кутикул нами использовалась общепринятая терминология, предложенная ранее (Stace, 1965; Красилов, 1968; Dilcher, 1974; Anderson, Anderson, 1989). Для описания особенностей строения устьиц пельтаспермовых использовались специальные термины, предложенные А.В. Гоманьковым и С.В. Мейеном (1986). Для описания структуры, имеющейся вокруг устьичной ямки с внешней стороны, применялся термин – кольцо Флорина, который в понимании Дж. Андерсон и Х. Андерсон (Anderson, Anderson, 1989) обозначает приподнятую кольцеобразную структуру, образованную папиллоносными периклиральными стенками побочных клеток.

Некоторые используемые термины требуют дополнительного пояснения. Контур устьиц, образованный тангенциальными (дистальными) стенками побочных клеток, считается правильным в случае, если ни одна из побочных клеток не выступает более, чем на половину своей длины по отношению к остальным побочным клеткам. Контур устьица считается неправильным в случае, если хотя бы одна побочная клетка выдается более, чем на половину своей длины из контура, образованного остальными побочными клетками. Ориентировка апертур устьиц указана по отношению к костальным и интеркостальным зонам, либо к краю листа, если дифференциация на зоны отсутствует.

ОСНОВАНИЕ И ПРИНЦИПЫ ФОРМАЛЬНОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Г. Апчарч (Upchurch, 1989) предложил весь комплекс дисперсных кутикул подразделить на три типа: 1) фрагменты кутикул листьев нижнего эпидермиса, характеризующиеся большим числом диагностических и важных для классификации признаков; 2) фрагменты кутикул листьев верхнего эпидермиса, которые, как правило, содержат меньшее число систематически важных признаков, устьица обычно малочисленны или отсутствуют; 3) фрагменты кутикул стеблей, черешков и рахисов. Для таких фрагментов харак-

Таблица 1. Эпидермальные признаки, используемые в диагнозах и описаниях родов в составе семейства Peltaspermataceae

Наименование рода	Тип листьев	Распространение устьиц по площади	Ориентировка апертур устьиц*	Тип устьичных аппаратов	Число побочных клеток	Замыкающие клетки
	амфистомный (А), амфигипостомный (АГ), гипостомный (Г)	беспорядочное (Б), рядами (Р), полосами (П), группами (Г)	беспорядочная (Б)	моноциклический (М), дициклический (Д)	максимум—минимум (мода)	погруженные (П), непогруженные (Н)
Callipteris (подрод Feonia)	А	Б	Б	М, Д	4–7(6)	П
Permophyllocladus	А	Б	Б	М, Д	4–7(6)	П
Lepidopteris	А	Б, Р	Б	М, Д	4–7(5, 6)	П
Scytophyllum	А, АГ	Б	Б	М, Д	4–7(5, 6)	П
Tatarina	А	Б, Р, П	Б	М, Д	3–7(4, 5)	П
Vjaznikopteris	А	Б, Г	Б	М, Д	4–6	П
Kirjamkenia	А	Б	Б	М, Д	4–7	П
Compsopteris	А	Б, П	Б	М, Д	–	П
Autunia	АГ, Г	?	Б	М, Д	–	Н

* – по отношению к костальным и интеркостальным зонам.

терны ряды сильно вытянутых покровных клеток, устьица обычно отсутствуют или редки.

Подразделение кутикул на эти категории и приоритетное использование дисперсных кутикул первого типа позволяет практически решить две проблемы, неизбежно возникающие при построении классификации: 1) отнесение кутикул к разным формальным группам, в случае находки верхней и нижней стороны кутикулы отдельно, особенно у гипостоматных листьев или листьев с различным строением верхней и нижней стороны; 2) проблема, связанная с различным строением эпидермиса в зависимости от частей листа.

Кутикулы второго и третьего типа можно использовать для выявления характерных эпидермальных признаков и диагностики морфотаксонов или относить к формальным таксонам, сопоставляя с кутикулами первого типа.

Предлагаемая новая турма Peltarimatae объединяет все дисперсные кутикулы листьев пельтаспермовых птеридоспермов. Для диагностики дисперсных кутикул пельтаспермовых необходим набор признаков, который позволит отличать эти кутикулы от дисперсных кутикул других групп растений. Диагноз семейства Peltaspermataceae, который приведен в работе Гоманькова и Мейена (1986), не содержит кутикулярно-эпидермальной характеристики. Очевидно, что из всего набора доступных кутикулярно-эпидермальных признаков невозможно выделить уникальный признак-маркер, который позволил бы надежно отнести дисперсные фрагменты листьев к пельтаспермо-

вым птеридоспермам. Впрочем, это касается и признаков морфологии листа. Отметим, что строение эпидермиса пельтаспермовых весьма характерно, но вместе с тем достаточно однообразно.

В настоящее время семейство Peltaspermataceae включает около 30 родов, основанных на листьях и побегах, из них почти две трети родов не имеют эпидермальной характеристики, в основном это таксоны, установленные по отпечаткам листьев (Thomas, 1933; Townrow, 1960; Гоманьков, Мейен, 1986; Taylor et al., 2006; Mesozoic Seed..., 2009). Характеристика десяти родов содержит эпидермальные признаки. Сопоставление эпидермальных признаков родов семейства Peltaspermataceae можно видеть на табл. 1. В таблице отмечены те признаки, которые могут быть полезными для установления родовой принадлежности дисперсных кутикул.

При условии доступности необходимых эпидермальных признаков по дисперсным кутикулам с достаточной степенью уверенности можно установить три рода листьев пельтаспермовых: *Tatarina* Meyen, *Vjaznikopteris* Naugolnykh, *Autunia* Krasser.

Род *Tatarina* можно определить при наличии достаточно крупного фрагмента кутикулы, где с уверенностью можно выделить зону вытянутых покровных клеток над средней жилкой. Род *Vjaznikopteris* – при условии сохранности крупных замыкающих клеток с бабочковидной кутикулизацией, а также характерного скопления устьиц в группы. Род *Autunia* – если удастся установить сте-

пень погруженности замыкающих клеток и при условии сохранности кутикулы двух сторон листа.

В остальных случаях эпидермальные признаки в диагнозах и описаниях родов, которые можно наблюдать на дисперсных кутикулах, не являются диагностическими для установления родов пельтаспермовых.

В результате анализа собранных данных выявлены характерные признаки, позволяющие увереннее диагностировать дисперсные кутикулы, принадлежащие листьям *Peltaspermales*, которые были использованы для составления диагноза новой турмы *Peltarimatae*. Представители остальных семейств, относимых к порядку *Peltaspermales* (*Angaropeltaceae*, *Umkomasiaceae*, *Trichopityaceae*), имеют листья с иным строением устьичных аппаратов, что позволяет отличить их от пельтаспермовых даже на дисперсных кутикулах.

Существует несколько дискуссионных родов, установленных по листьям, которые включены в порядок *Peltaspermales* без указания семейства. Например, род *Glenopteris* Sellards на основании морфологии листьев отнесен к порядку *Peltaspermales*. Эпидермальное строение подробно описано (Krings et al., 2005), строение устьичных аппаратов и очертания покровных клеток *Glenopteris* существенно отличается от типичного эпидермального строения пельтаспермовых.

Некоторые гинкговые в широком смысле имеют эпидермальное строение, сходное с пельтаспермовыми (Мейен, 1983; Naugolnykh, 2007). Так, семейство *Matatiellaceae* перенесено из порядка *Ginkgoales* в порядок *Peltaspermales*, в том числе из-за сходного эпидермального строения (Vomflour et al., 2011). В данной работе сделан упор на исследование эпидермального строения пельтаспермовых. В дальнейшем предстоит провести детальное сравнение эпидермального строения листьев представителей порядка *Ginkgoales* и *Peltaspermales*. В настоящий момент возможную принадлежность дисперсных кутикул к *Ginkgoales* предлагается указывать в замечаниях при описании.

Подразделение турмы *Peltarimatae* на субтурмы произведено, исходя из корреляции эпидермальных признаков и особенностей морфологии листа. Ключевыми признаками для подразделения на субтурмы являются: расположение устьиц по поверхности листа и наличие дифференциации покровных клеток на клетки устьичных и безустьичных зон.

В результате выделены три субтурмы: *Dispeltarae* с беспорядочным расположением устьиц, *Verspeltarae* с устьицами, располагающимися рядами, и *Taenpeltarae* с устьицами, располагающимися полосами.

Формальные таксоны более низкого ранга предполагается выделять путем анализа эпидер-

мального строения и объединения эвтаксонов листьев пельтаспермовых родового и видового уровня, неотличимых без использования морфологических признаков. На таблице 2 показано распределение эвтаксонов по предлагаемым формальным таксонам.

Эпидермальные характеристики видов пельтаспермовых, которые обнаружены в литературных источниках, сведены в дата-матрицу (рис. 1). Сравнение различных таксонов по большому числу признаков с помощью программы *IntKey* дало возможность выделить эпидермальные типы, не различимые на уровне дисперсных кутикул. Затем, на основе опыта таксономического взвешивания эпидермальных признаков для листьев с известной морфологией, проводилось их дальнейшее ранжирование. В результате были получены признаки родового и видового уровня, которые использовались в формальной системе.

Примеры признаков родового уровня: ориентировка апертур устьиц; очертание и ориентировка покровных клеток; преобладание устьиц с правильным или неправильным контуром; цикличность устьиц; кутинизация и степень погруженности замыкающих клеток.

Примеры признаков видового уровня: степень извилистости антиклинальных стенок; преобладающее число побочных клеток; степень кутинизации периклинальных побочных клеток по отношению к кутинизации покровных клеток; степень выраженности кольца Флорина; размер и выраженность папилл на периклинальных стенках побочных клеток.

При выделении нового паратаксона для предупреждения эффекта таксономической инфляции необходимо использовать эпидермальные типы, а не единичные дисперсные кутикулы. Кроме того, следует тщательно оценивать вес признаков, используемых для выделения новых паратаксонов. Выделение эпидермальных типов на основе выборки идентичных дисперсных кутикул позволяет избежать ошибочного установления расположения устьиц. Если размер дисперсных кутикул настолько мал, что не позволяет установить расположение устьиц, их стоит относить к турме с беспорядочно ориентированными относительно друг друга устьицами. Часто устьица на одной из сторон листа располагаются в определенном порядке, а на другой – беспорядочно. В этом случае дисперсные кутикулы предлагается относить к субтурме с упорядоченным расположением устьиц.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ТУРМА PELTARIMATAE KARASEV, TURMA NOV.

Д и а г н о з. Устьица актиноцитные, моноциклические, не полностью ди- или трициклические

Таблица 2. Распределение диагностических признаков и эвтаксонов в предлагаемой формальной системе дисперсных кутикул

Турма	Peltarimatae					
	Dispeltarae		Verspeltarae		Taenpeltarae	
Субтурма	Enotripeltacutis		Interpeltacutis		Segmenpeltacutis	
Род	E. communis		I. conformis		O. vulgaris	
Вид	E. rectus		E. nervus			
Расположение устьиц	беспорядочно		рядами		полосами	
Кост. и интеркост. зоны	не выражены		не выражены		выражены	
Очертания покровных клеток	полигональные		изогональные		полигональные	
Антиклинальные стенки	изогнутые		прямые		изогнутые	
Контуры устьиц	неправильные		правильные		неправильные	
Ориентировка апертур	доминирует одно или два направления				беспорядочная	
Эвтаксоны	Lepidopteris	Lepidopteris	Tatarina	Tatarina	Tatarina	Tatarina
	L. martinsii	L. heterolateralis	T. conspicua	T. conspicua	T. olferievii	T. olferievii
	L. archaica	Scytophyllum		T. conspicua	Tatarina meyenii [D]	Tatarina meyenii [D]
	L. haizeri	S. bashkiricum		T. olferievii	Tatarina conspicua	Tatarina conspicua
	L. evidens	S. nerviconfluens		T. mira	Kirjamkenia	Kirjamkenia
	L. callipterooides	S. karevae			K. lobata	K. lobata
	L. remota	S. papillosum		Callipteris? (Feonia)	Ustyugia	Ustyugia
	Permophyllocladus	Kirjamkenia		Callipteris? (Feonia) sp1	U. pinnata	U. pinnata
	P. polymorphus	K. chalyshvii			Callipteris (Feonia)	Callipteris (Feonia)
	Scytophyllum	K. pryadae			C. (F.) lepidopteroides	C. (F.) lepidopteroides
	S. apoldense	K. lobata			C. (F.) aequibilis	C. (F.) aequibilis
	Kirjamkenia	Tatarina			C. (F.) sadovnikovii	C. (F.) sadovnikovii
	K. synensis	T. lobata			Compsopteris	Compsopteris
		T. olferievii			C. adzvensis	C. adzvensis
		T. conspicua				
		Rhaphidopteris				
		R. antiqua				
		R. kiuntzeliae				
		Callipteris? (Feonia)				
		C? (F.) aequibilis				

Обозначения в квадратных скобках после видового названия: U, D — соответственно, верхняя и нижняя кутикула листа.

с полигональными или трапециевидными побочными клетками в числе от четырех до семи. Побочные клетки не погруженные. Периклиналильные стенки побочных клеток с проксимальными, дистальными или срединными папиллами или ровные. Антиклинальные стенки побочных клеток кутинизированы проксимально, звездообразно, дистально, колесовидно, либо не отличаются от стенок покровных клеток. Контур, образованный тангенциальными стенками побочных клеток неправильный, либо правильный многоугольный или округлый. Замыкающие клетки погруженные, бабочковидные, узкие бобовидные, с кутинизацией в виде полярных выростов или без нее.

Diagnosis. Stomata actinocytic, monocyclic, incompletely dicyclic or tricyclic with four to seven polygonal or trapezoidal subsidiary cells. Subsidiary cells not sunken. Periclinal walls of subsidiary cells with proximal, distal, or medial papillae or smooth. Cutinization of anticlinal walls of subsidiary cells proximal, starlike, distal, rotate, or similar to that of epidermal cells. Contour formed by tangential walls of subsidiary cells varying from irregular to rounded and convex. Guard cells narrow beanlike or butterfly-like shape, sunken with polar appendages or without them.

**СУБТУРМА DISPELTARAE KARASEV,
SUBTURMA NOV.**

Название от *disperse lat.* — рассеянные и от таксона *Peltaspermeae*.

Диагноз. Устьица разбросаны беспорядочно.

Diagnosis. Stomata scattered.

Родовой состав. *Aequapeltacutis gen. nov.*, *Enormipeltacutis gen. nov.*, *Tatarinopsis Gomankov, 1997.*

Замечания. Беспорядочное расположение устьиц встречается у большинства родов пельтаспермовых (табл. 2). Например, для листьев родов *Lepidopteris Shimper* и *Scytophyllum Bornemann* описано только беспорядочное расположение устьиц. Экземпляры с беспорядочно расположенными устьицами встречаются у каждого вида листьев родов *Tatarina* и *Kirjamkenia Prynada*. У видов *T. lobata Meyen* и *T. rinatata Karasev* устьица беспорядочно расположены на обеих сторонах листа, остальные виды рода *Tatarina* имеют беспорядочно расположенные устьица, как правило, на стороне с выраженной осевой зоной. Роды *Compsopteris Zalessky* и *Callipteris* (подрод *Feonia*) *Meyen et Megdissova* имеют беспорядочно расположенные устьица только внутри устьичных полос. Субтурма *Dispeltarae* по очертаниям покровных клеток, контуров устьичных аппаратов и степени выраженности костальных зон подразделена на три формальных рода: *Aequapeltacutis gen. nov.*, *Enormipeltacutis gen. nov.* и *Tatarinopsis Gomankov, 1997.* Род *Tatarinopsis* выделен по дисперсным кутикулам из казанских отложений местонахожде-

ния Шихово-Чирки. В составе рода были описаны два вида: типовой вид *T. superior Gomankov* и *T. inferior Gomankov*. Гоманьков (1997) отнес род *Tatarinopsis* к субтурме *Disanomoraе* турмы *Anomorimatae*, используя классификацию Розельта-Шнайдера (*Roselt, Schneider, 1969*). Принятое решение о переносе этого рода в турму *Peltarimatae* и субтурму *Dispeltarae* связано с несомненной близостью эпидермального строения кутикулы *Tatarinopsis* к пельтаспермовым, что также отмечено при первом описании рода (Гоманьков, 1997). Главным признаком, который отличает род *Tatarinopsis* от родов *Enormipeltacutis gen. nov.* и *Aequapeltacutis gen. nov.*, является щелевидная форма устьичных ямок.

Род Aequapeltacutis Karasev, gen. nov.

Название от *aequus lat.* — равный, таксона *Peltaspermeae* и *cutis lat.* — кутикула.

Типовой вид — *Aequapeltacutis rectus sp. nov.*

Диагноз. Дифференциация покровных клеток устьичных и безустьичных зон отсутствует. Покровные клетки изогональные, изодиаметрические. Антиклинальные стенки прямые.

Diagnosis. Differentiation of epidermal cells of stomatal and nonstomatal zones absent. Epidermal cells are isogonal and isodiametrical. Anticlinal walls straight.

Видовой состав: Типовой вид.

Замечания. Сходное с *Aequapeltacutis gen. nov.* эпидермальное строение обычно встречается у небольших по размеру листьев со слабо выраженным в эпидермальном строении жилкованием, реже у крупных языковидных листьев (табл. 2). Род *Aequapeltacutis gen. nov.* от наиболее близкого рода *Enormipeltacutis gen. nov.* отличается изогональными и изодиаметрическими покровными клетками с прямыми антиклинальными стенками и правильными контурами устьиц, а от рода *Tatarinopsis* изометричной или неправильной формой устьичной ямки.

Aequapeltacutis rectus Karasev, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Название вида *rectus lat.* — правильный.

Голотип — ПИН, № 4820/792, дисперсная кутикула листа; Вологодская обл., лев. берег р. Кичменга, близ д. Недуброво, местонахождение Недуброво; верхняя пермь—нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, недубровская пачка (табл. XIII, фиг. 1–5).

Diagnosis. Subsidiary cells are cutinized proximally or star-shaped. Periclinal walls with proximal papilla. Periclinal walls of subsidiary cells equally or less cutinized than those of ordinary epidermal cells.

Описание. Устьичные аппараты располагаются без видимого порядка (табл. XIII, фиг. 1).

Дата-матрица эпидермальных признаков листьев пельтаспермовых птеридоспермов

Таксоны/эпидермальные признаки	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	Н	О	П	Р	С	Т	У	Ф	Х	Ц	Ч	Ш	Ссылка на источник	
<i>Callipteris?</i> (<i>Feonia</i>) <i>aquilis</i>	1	1	2	1/2	1/2	3	2	2	1/2	1	2	4	1	1/2	2	2	2	2	2	3	2	1	1	1	Мейен, Мигдисова, 1969	
<i>Callipteris?</i> (<i>Feonia</i>) <i>lepidopteroides</i>	1	2	1	2	3/4	2	1	2	2	1/2	1	2	5	1	1/2	3/2	2	2	3	1	1	1	1	1	Мейен, Мигдисова, 1969	
<i>Callipteris?</i> (<i>Feonia</i>) <i>sadovnikovii</i>	1	2	2	2	1/4	2	1	2	2	1/2	1	2	4	1	1/2	1/4	2	3	3	2	1	1	1	1	Мейен, Мигдисова, 1969	
<i>Comptosia</i> <i>adzensis</i>	1	1	2	3/4	2	1	2	1	2	1/2	1	2	1	1	2/4	1/2	1	1	1	1	1	1	1	1	Zalesky, 1934; Мейен, Мигдисова, 1969	
<i>Kijamkenia</i> (<i>Maria</i>) <i>chalyshevii</i>	1	2	2	1	1	2	1	1/3	2	1/3	1	2	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	Добрускина, 1980; Садовников, 1983	
<i>Kijamkenia</i> (<i>Maria</i>) <i>ryunadae</i>	1	2	2	1	1	2	2	2/3	1	2	5	1	1	2	1	2	1	2	3	2	1	1	1	1	Добрускина, 1980; Садовников, 1983	
<i>Kijamkenia</i> (<i>Maria</i>) <i>synensis</i>	1	2	1	1	1	1/2	1/2	1/2	1	1	1	2	1/2	2	3	1	1	2	1/2	2	3	1	1	1	Добрускина, 1980; Садовников, 1983	
<i>Kijamkenia lobata</i>	1	1	2	1/3	3	2	1	2	2	1/2	1	2	5	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	Садовников, 1983	
<i>Lepidopteris africana</i>	1	2	2	1	2	1	2	1/2	1/2	1/2	3/1	2	4	1	1	1/2	1/3	2	3	3	2	2	2	2	Anderson, Anderson, 1989	
<i>Lepidopteris callipteroides</i>	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Retallack, 2002	
<i>Lepidopteris evidense</i>	1	1	1	1	3	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	1	1	1	1	1	Киричкова, Храмова, 1980	
<i>Lepidopteris haizeri</i>	2	2	1	1	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1/2	1	2	3	1/2	1	1	1	1	1	Добрускина, 1980	
<i>Lepidopteris heterolateralis</i>	2	2	2	1	3	1	1	1/2	2	1/2	3/1	1	1	1	1/2	1	2	3	3	1	1	1	1	1	Добрускина, 1980	
<i>Lepidopteris martinsii</i>	1	1	2	1	3	1	2	1	1/2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	3	1/2	1	1	1	2	Толпгов, 1960; Poort, Кетр, 1990	
<i>Lepidopteris microcellularis</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2	1/2	1	2	4	1	2	1	2	3	1	1	1	1	1	1	Добрускина, 1980	
<i>Lepidopteris ottonis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1/2	5	1/2	3/1	1	1	1	2	1/3	2	3	1	1	1	1	1	1	Киричкова, 2006	
<i>Lepidopteris remota</i>	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1/2	4/1	2	3	1	1	1	1	1	1	Добрускина, 1980	
<i>Lepidopteris strombergensis</i>	2	2	2	1	2	1	2	2/5	2/3	1	2	4	5	1	1	1	2/3	3	1	2	1	1	1	1	Anderson, Anderson, 1989	
<i>Pentaphragma</i> <i>strobiliferum</i>	1	1	2	1	3	1	2	1	2	1	1	1	1	1/2	1	1	2	3	1	2	1	1	1	2	Карасев, Красилов, 2007	
<i>Rhapidopteris antiqua</i>	1	1	1	1	1	1	2	1/2	4	2	1	1	1	1	3	1/2	1	1	3	1/2	1	1	1	1	Гоманьков, Мейен, 1986	
<i>Rhapidopteris kiuntzeliae</i>	1	1	2	1	1	1	2	1/2	1/2	2	1	3/1	3	1/2	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	Гоманьков, Мейен, 1986	
<i>Scytophyllum abramovii</i>	3	1	1	1	1	4	2	1	1	1	1	1	1	1/2	2/4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	Добрускина, 1969	
<i>Scytophyllum apoldense</i>	1	2	1	1	1	1	2	1	1	2	3	2	3	1	2	3	1	2	1	1	1	1	1	1	Добрускина, 1969	
<i>Scytophyllum bashkiricum</i>	1	2	1	1	2	2	2	3	1/3	2	1	2	2	1	1/3	2	1	2	2	1	1	1	1	1	Добрускина, 1969	
<i>Scytophyllum neuburgianum</i>	1	1	2	1	1	1	2	1	1/3	1	1	1	1	1/2	2/4	1	2	3	2	1	1	1	1	1	Добрускина, 1969	
<i>Scytophyllum papillosum</i>	1	2	1	3	1	1	2	2	1/3	1	1	1	1	1	2/4	1/3	2	3	1	1	1	1	1	1	Добрускина, 1969	
<i>Scytophyllum vulgare</i>	3	2	2	1	3	2	1	2	1/2	2	1	2	1	1	1	1	2	3	2	1	1	1	1	1	Киричкова, Храмова, 1980; Krassilov, 1995	
<i>Tatarina conspicua</i>	1	2	2	1	1/2	1/2	2	1	1/2	2/5	1/2	1	2	3	1	2	1/2	2/3	3	2	1	2	1	1	1	Гоманьков, Мейен, 1979, 1986
<i>Tatarina lobata</i>	1	2	1	1	3	1/2	1	2	2	1/2	3/1	1	1	1/2	3	2	2	3	2	1	2	1	2	1	1	Гоманьков, Мейен, 1986
<i>Tatarina meyerii</i>	1	2	2	1	2	2	1	2	1/2	1	2/3	5	1	1/3	2	2	2	3	2	1	1	1	1	1	1	Наугольных, 2006
<i>Tatarina mira</i>	1	2	1	2	3	2	1	1/2	2	1/2	1	2	4	1	1	2	2	3	2	1	2	1	2	1	1	Гоманьков, Мейен, 1986
<i>Tatarina offerievii</i>	1	2	2	1	1/2	1/4	2	1	2	1/2	1	2	4	1	1/3	2/3	4/1	2	2	1	2	2	1	2	1	Гоманьков, Мейен, 1986
<i>Tatarina rinatata</i>	1	2	2	1	1	1	1/2	3	2/3	6	1/2	1	2	1	1	2	2/3	3	3	1	1	1	1	1	1	Карасев, 2007
<i>Tatarina sadovnikovii</i>	1	2	2	1/2	1	1	3	2	1/2	3	2	1/2	3	1	1/2	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	Мейен, Гоманьков, 1980
<i>Ustyugia pinnata</i>	1	2	1	1/2	3	2	1	2	2	1/2	1	1/2	4	1	1	2	1/2	2	3	2	1	2	1	2	1	Гоманьков, 2008
<i>Vjaznikopteris rigida</i>	1	1	2	1	1	3	1	1	1/2	1/2	1	1	3	1	1/3	1/2	3	2	2	1	3	2	1	2	2	Наугольных, 2006

Дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные отсутствует. Апертуры устьиц ориентированы беспорядочно. Форма покровных клеток пяти–восьмиугольная (табл. XIII, фиг. 2). Антиклинальные стенки толстые, прямые или слабо изогнутые. Каждая периклиальная стенка с крупной срединной папиллой (табл. XIII, фиг. 3). Устьичные аппараты моноциклические, актиноцитные (табл. XIII, фиг. 4). Побочные клетки в количестве 4–7. Периклиальные стенки побочных клеток кутинизированы в той же степени, что и стенки покровных клеток (табл. XIII, фиг. 5), встречается звездообразный тип кутинизации. Периклиальные папиллы побочных клеток меньше в диаметре, чем таковые на покровных клетках, но имеют большую высоту (табл. XIII, фиг. 3). Контур, образованный дистальными стенками побочных клеток, правильный, округлый или многоугольный.

Материал. Четыре фрагмента кутикулы побегов из типового местонахождения.

Род *Enormipeltacutis* Karasev, gen. nov.

Название от *enormis* *lat.* – неправильный, таксона *Peltasperma* и *cutis* *lat.* – кутикула.

Типовой вид – *Enormipeltacutis communis* sp. nov.

Диагноз. Покровные клетки полигональные, ориентированы различно. Антиклинальные стенки изогнутые или извилистые.

Diagnosis. Ordinary epidermal cells polygonal, irregularly orientated. Anticlinal walls curved or sinusous.

Видовой состав: *E. communis* sp. nov., *E. nervus* sp. nov.

Сравнение. Сюда могут быть отнесены дисперсные кутикулы листьев большого числа таксонов с беспорядочным расположением устьиц и анизогональными клетками (табл. 2). Новый род отличается от рода *Aequapeltacutis* gen. nov. полигональными покровными клетками, изогнутыми или извилистыми антиклинальными стенками покровных клеток, а также устьицами с неправильным контуром, а от рода *Tatarinopsis* изометричной или неправильной формой устьичной ямки.

***Enormipeltacutis communis* Karasev, sp. nov.**

Табл. XIII, фиг. 6–9

Название вида *communis* *lat.* – обычный.

Голотип – ПИН, № 5160/160, дисперсная кутикула листа; Владимирская обл., Вязниковский р-н, прав. берег р. Клязьма, овраг между г. Вязники и Быковским карьером, местонахождение Соковка; татарский отдел, вятский ярус (табл. XIII, фиг. 6–8).

Diagnosis. Differentiation of ordinary cells of costal and intercostal zones absent. Anticlinal walls curved. Apertures irregularly oriented. Stomata outlines regular or irregular.

Описание. Устьица по поверхности располагаются беспорядочно (табл. XIII, фиг. 6). Апертуры устьиц имеют ориентировку в двух или одном преобладающем направлении. Дифференциация покровных клеток на клетки костальных и интеркостальных зон отсутствует. Покровные клетки полигональные, ориентированы различно (табл. XIII, фиг. 8–9). Периклиальные стенки

Рис. 1. Буквами (столбцы) и цифрами (строки) обозначены: А. Тип листьев (1 – амфистомные, 2 – почти гипостомные, 3 – гипостомные); Б. Топография эпидермиса верхней и нижней стороны: (1 – сходная, 2 – различная); В. Плотность распределения устьиц по площади листа (1 – сходная, 2 – различная); Г. Степень кутинизации сторон листа (1 – в равной степени, 2 – в разной степени); Д. Устьица расположены (1 – беспорядочно, 2 – упорядоченно); Е. Упорядоченные устьица расположены (1 – отчетливыми рядами, 2 – нечеткими полосами, 3 – нечеткими рядами, 4 – отчетливыми полосами); Е. Ориентация апертур устьиц (1 – продольная, 2 – поперечно-беспорядочная, 3 – беспорядочная, 4 – поперечная, 5 – продольно- беспорядочная); Ж. Дифференциация покровных клеток на костальные и интеркостальные (1 – отсутствует, 2 – присутствует); З. Очертания покровных клеток интеркостальных зон (неспециализированных) (1 – полигональные, 2 – изогональные, 3 – аморфные); И. Ориентировка покровных клеток (1 – отсутствует, 2 – различно, 3 – поперечная, 4 – продольная); Й. Периклиальные стенки покровных клеток (1 – гладкие, 2 – папиллозные, 3 – вздутые, 4 – волнистые, 5 – с трихомами, 6 – несут волоски); К. Антиклинальные стенки (1 – извилистые, 2 – прямые, 3 – изогнутые); Л. Кутикулярные шипы в узлах покровных клеток (1 – отсутствуют, 2 – имеются); М. Покровные клетки костальных зон (1 – сходны с клетками интеркостальных зон, 2 – продольно вытянуты, 3 – поперечно ориентированы); Н. Ширина костальных зон (1 – отсутствуют, 2 – шириной в 1–2 ряда клеток, 3 – шириной более чем 4 ряда клеток, 4 – шириной в 2–3 ряда клеток, 5 – шириной в 3–4 ряда клеток); О. Устьица (1 – актиноцитные, 2 – энциклоцитные, 3 – брахипаразитные); П. Количество циклов побочных клеток (1 – моноциклические, 2 – почти дициклические, 3 – амфициклические); Р. Кутинизация побочных клеток (1 – сходная с покровными клетками, 2 – звездообразная, 3 – дистальная, 4 – губовидная, 5 – колесовидная); С. Кутинизация периклиальных стенок (1 – сходная с покровными клетками, 2 – сильнее чем у покровных клеток, 3 – слабее чем у покровных клеток); Т. Периклиальные стенки (1 – гладкие, 2 – с проксимальными папиллами, 3 – с срединными папиллами, 4 – с дистальными папиллами); У. Периклиальные папиллы располагаются (1 – на половине побочных клеток, 2 – на каждой побочной клетке, 3 – на некоторых побочных клетках); Ф. Размер периклиальных папилл, по сравнению с покровными (1 – меньше, 2 – больше, 3 – сходный); Х. Кольцо Флорина (1 – выражено, 2 – не выражено); Ц. Замыкающие клетки тип (1 – погруженные, 2 – не погруженные); Ч. Кутинизированные гребни замыкающих клеток (1 – узкие, 2 – бобовидные, 3 – бабочковидные, 4 – клецидровидные); Ш. Полярные выросты (1 – с полярными выростами, 2 – без полярных выростов).

покровных клеток папиллозные, антиклинальные стенки прямые, изогнутые или извилистые. Устьица актиноцитные; моноциклические или почти дициклические. Периклинальные стенки побочных клеток с проксимальными папиллами (табл. XIII, фиг. 7). Кутинизация переклинальных стенок побочных клеток сильнее чем у покровных клеток. Замыкающие клетки погруженные.

Сравнение. От близкого вида *E. nervus* sp. nov. новый вид отличается отсутствием дифференциации покровных клеток на костальные и интеркостальные зоны.

Материал. Шесть дисперсных листовых кутикул.

***Enormipeltacutis nervus* Karasev, sp. nov.**

Табл. XIV, фиг. 1–4 (см. вклейку)

Название вида *nervus* *lat.* — жила.

Голотип— ПИН, № 5160/143, дисперсная кутикула листа; Владимирская обл., Вязниковский р-н, окрестности г. Вязники, местонахождение Балымотиха; татарский отдел, вятский ярус (табл. XIV, фиг. 1–4).

Diagnosis. Differentiation of ordinary cells of costal and intercostal zones present. Ordinary cells of costal zones are longitudinally elongated. Anticlinal walls curved. Aperture orientation with predominance of one or two directions. Outlines of stomata irregular.

Описание. Устьичные аппараты расположены неупорядоченно (табл. XIV, фиг. 1). Покровные клетки костальных и интеркостальных зон отчетливо дифференцированы. Клетки интеркостальных зон полигональные. Костальные зоны имеются, но выражены слабо, представляют собой два ряда вытянутых прямоугольных, реже многоугольных покровных клеток (табл. XIV, фиг. 2). Периклинальные стенки покровных клеток несут срединные папиллы. Антиклинальные стенки прямые или слабоизогнутые. Папиллы на периклинальных стенках в костальных зонах отсутствуют, либо развиты в меньшей степени, чем на покровных клетках интеркостальных зон (табл. XIV, фиг. 3). Устьичные аппараты моноциклические или неполно дициклические. Побочные клетки трапециевидные. Число побочных клеток от четырех до семи. Контур, образованный дистальными стенками побочных клеток, многоугольный или неправильный, диаметром около 60 мкм. Периклинальные стенки побочных клеток кутинизированы чуть сильнее стенок покровных клеток (табл. XIV, фиг. 4). Побочные клетки со срединными или проксимальными папиллами. Антиклинальные стенки побочных клеток прямые, утолщены проксимально. Кольцо Флорина не выражено. Замыкающие клетки бобовидные либо крупные крыловидные.

Материал. Шесть дисперсных листовых кутикул.

**СУБТУРМА VERSPELTARAE KARASEV,
SUBTURMA NOV.**

Название от *versus lat.* — ряд, линия, и таксона *Peltaspermeae*.

Диагноз. Устьица собраны в отчетливые ряды.

Diagnosis. Stomata in distinct rows.

Родовой состав. *Interpeltacutis* gen. nov., *Ordopeltacutis* gen. nov.

Замечания. Расположение устьиц рядами встречается у четырех родов и восьми видов листьев пельтаспермовых (табл. 2). По степени дифференциации покровных клеток на костальные и интеркостальные дисперсные кутикулы могут быть отнесены к двум родам: *Interpeltacutis* gen. nov. и *Ordopeltacutis* gen. nov., принадлежащим субтурме *Verspeltarae*.

Род *Interpeltacutis* Karasev, gen. nov.

Название от *inter lat.* — между, среди, таксона *Peltaspermeae* и *cutis lat.* — кутикула.

Типовой вид — *Interpeltacutis conformis* sp. nov.

Диагноз. Апертуры ориентированы беспорядочно. Покровные клетки устьичных и безустьичных зон слабо дифференцированы. Покровные клетки полигональные, ориентированы различно. Антиклинальные стенки прямые или изогнутые. Устьица актиноцитные, моноциклические, с неправильным контуром.

Diagnosis. Stomatal apertures irregularly orientated. Epidermal cells of stomatal and nonstomatal zones weakly differentiated. Ordinary epidermal cells polygonal, irregularly orientated. Anticlinal walls straight or curved. Stomata actinocytic and monocyclic; outlines irregular.

Замечания. К этому роду могут быть отнесены дисперсные кутикулы листьев трех родов *Tatarina*, *Kirjamkenia* и *Ustyugia* (табл. 2). От близкого рода *Ordopeltacutis* gen. nov. новый род отличается слабо выраженными устьичными и безустьичными зонами и полигональными покровными клетками в костальных зонах.

***Interpeltacutis conformis* Karasev, sp. nov.**

Табл. XIV, фиг. 5–7

Название вида *conformis lat.* — одинаковый.

Голотип — ПИН, № 4820/775, дисперсная кутикула листа; Вологодская обл., лев. берег р. Кичменга, близ д. Недуброво, местонахождение Недуброво; верхняя пермь—нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, недубровская пачка (табл. XIV, фиг. 5–7).

Diagnosis. Cutinization of periclinal walls of subsidiary cells is stronger than ordinary cells.

Описание. Устьичные аппараты расположены рядами (табл. XIV, фиг. 5). Покровные клетки костальных и интеркостальных зон не дифференцированы. Покровные клетки полигональные, почти квадратные или прямоугольные (табл. XIV, фиг. 6). Периклиналильные стенки большей части покровных клеток несут срединные папиллы. Антиклинальные стенки прямые или слабоизогнутые. Устьичные аппараты моноциклические или неполно дициклические. Побочные клетки трапециевидные. Число побочных клеток от четырех до пяти. Контур, образованный дистальными стенками побочных клеток, многоугольный или неправильный, диаметром около 50 мкм. Периклиналильные стенки побочных клеток кутинизированы сильнее стенок покровных клеток (табл. XIV, фиг. 7). Побочные клетки с проксимальными папиллами. Антиклинальные стенки побочных клеток прямые, утолщены проксимально. Кольцо Флорина не выражено.

Материал. Пять дисперсных листовых кутикул.

Род *Ordopeltacutis* Karasev, gen. nov.

Название рода от *ordo lat.* — ряд, таксона *Peltaspermaceae* и *cutis lat.* — кутикула.

Типовой вид. *Ordopeltacutis vulgaris* sp. nov.

Диагноз. Устьица по поверхности листа располагаются рядами. Апертуры ориентированы беспорядочно, с преобладанием одного или двух направлений. Покровные клетки костальных и интеркостальных зон дифференцированы. Неспециализированные покровные клетки полигональные, ориентированы различно. Антиклинальные стенки прямые или изогнутые или извилистые. Покровные клетки костальных зон продольно вытянуты. Устьица актиноцитные, моноциклические или почти дициклические.

Diagnosis. Stomata in distinct rows. Stomatal apertures irregularly orientated with one or two prevailing directions. Epidermal cells differentiated to costal and intercostal zones. Ordinary epidermal cells polygonal, irregularly orientated. Anticlinal walls straight, or curved, or sinuous. Epidermal cells in costal zones longitudinally elongated. Stomata actinocytic and monocyclic, or nearly dicyclic.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. К этому роду могут быть отнесены дисперсные кутикулы адаксиальной стороны листьев видов *Tatarina conspicua* и *T. (Pursongia) meyenii*.

***Ordopeltacutis vulgaris* Karasev, sp. nov.**

Название вида *vulgaris lat.* — обычный.

Голотип — ПИН, № 4820/758, дисперсная кутикула листа; Вологодская обл., лев. берег р. Кичменга, близ д. Недуброво, местонахождение

Недуброво; верхняя пермь — нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, недубровская пачка (рис. 2, *a-d*).

Diagnosis. Width of costal zones from two to four rows of cells.

Описание (рис. 2, *a-d*). Устьичные аппараты образуют хорошо прослеживаемые ряды (рис. 2, *a*). Апертуры устьиц ориентированы беспорядочно. Покровные клетки дифференцированы на костальные и интеркостальные зоны (рис. 2, *b*). Костальные зоны состоят из двух—трех рядов продольно вытянутых покровных клеток. Периклиналильные стенки покровных клеток с хорошо выраженными папиллами. Покровные клетки интеркостальных зон многоугольной (часто треугольной, либо прямоугольной) формы. Антиклинальные стенки прямые, слегка изогнутые, либо извилистые. Устьичные аппараты актиноцитные, моноциклические или неполно дициклические. Побочные клетки трапециевидные, в числе пяти, реже четырех или шести. Периклиналильные стенки побочных клеток часто кутинизированы сильнее покровных и обнаруживают тонкую радиальную струйчатость (рис. 2, *в*). Проксимальные папиллы развиты слабо, диаметр основания папилл 3—5 мкм, высота около 3 мкм (рис. 2, *г*). Антиклинальные стенки кутинизированы звездообразно. Контур, образованный дистальными стенками побочных клеток, округлый, четырехугольный либо неправильный. Кольца Флорина не выражены. Замыкающие клетки погруженные, узкие бобовидные, с полярными выростами (рис. 2, *д*).

Материал. Девять дисперсных кутикул листьев.

СУБТУРМА *TAENPELTARAE* KARASEV, SUBTURMA NOV.

Название от *taenia lat.* — лента и таксона *Peltaspermaceae*.

Диагноз. Устьица располагаются отчетливыми полосами.

Diagnosis. Stomata in distinct bands.

Родовой состав. *Segmenpeltacutis* gen. nov.

Замечания. Упорядоченные в полосы устьица характерны для достаточно крупных листьев пельгаспермовых птеридоспермовых, относимых к родам *Callipteris* (подрода *Feonia*), *Compsopteris*, *Tatarina*, *Ustyugia* *Gomankov* и *Kirjamkenia*. Степень отчетливости полос может быть различной, обычно устьичные полосы более отчетливы на нижней стороне листа (с выраженной осевой зоной). Внутри полос устьица могут располагаться беспорядочно или более или менее выраженными рядами, для большинства видов характерно беспорядочное расположение устьиц внутри полос. Более или менее отчетливые ряды устьиц известны у *Callipteris* (*Feonia*) sp. 1 (Мейен, Мигдисо-

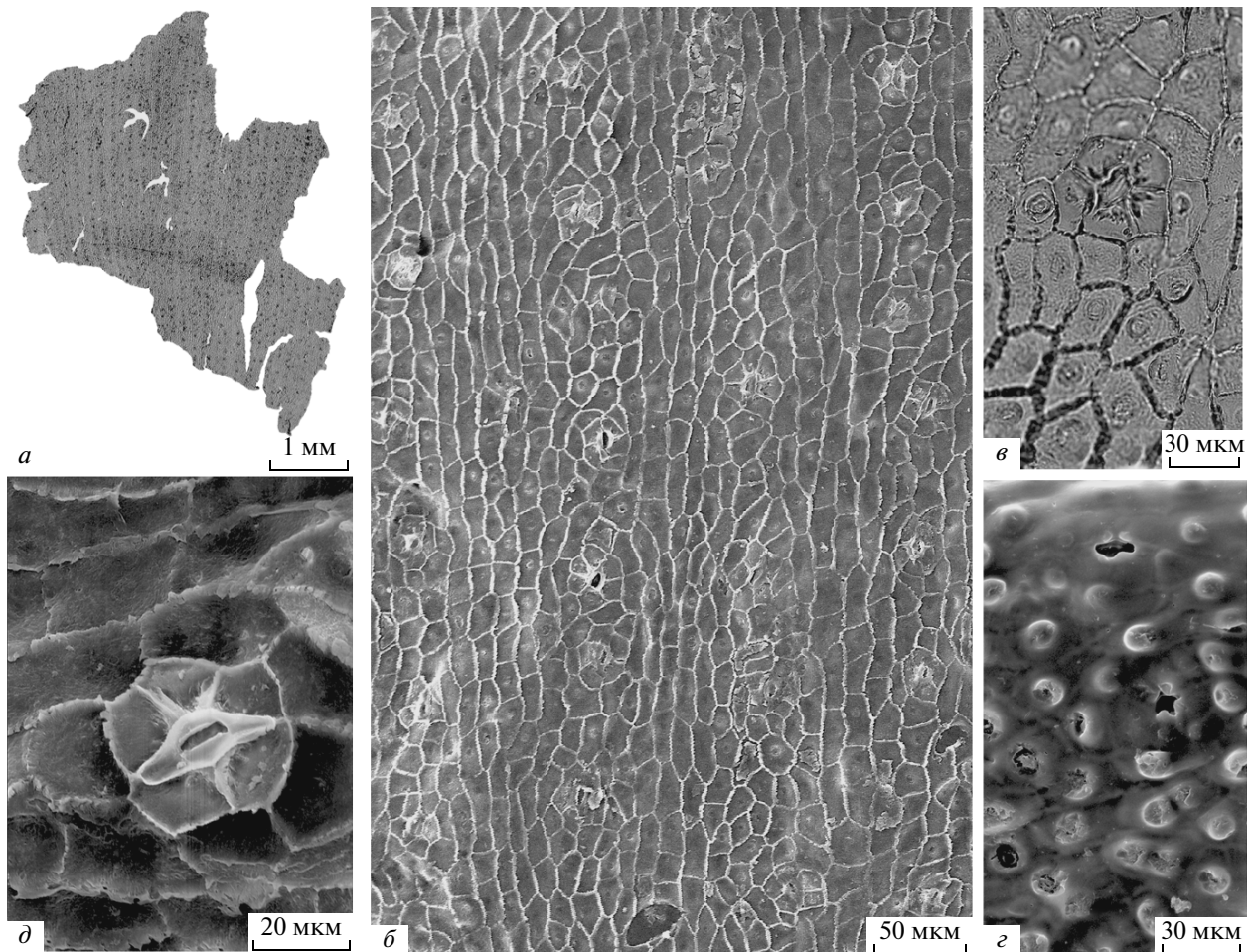


Рис. 2. *Ordopeltacutis vulgaris* gen. et sp. nov., дисперсная листовая кутикула, голотип ПИН, № 4820/758; Вологодская обл., лев. берег р. Кичменга, близ д. Недуброво, местонахождение Недуброво; верхняя пермь—нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, недубровская пачка: *a* — общий вид кутикулы листа, СМ; *б* — расположение устьичных аппаратов, СЭМ; *в* — устьичный аппарат, видна “звездообразная” кутинизация побочных клеток, СМ; *г* — внешняя поверхность кутикулы, видны отчетливые периклиальные папиллы, СЭМ; *д* — устьичный аппарат, видна кутинизация замыкающих клеток, СЭМ.

ва, 1969), короткие цепочки устьиц встречаются у видов *Tatarina olferievii*, *Ustyugia pinnata* (Meyen et Gomankov) Gomankov и *Kirjamkenia lobata*. Предлагаемый формальный род *Segmenpeltacutis* gen. nov. объединяет дисперсные кутикулы с беспорядочным расположением устьиц внутри полос. Вероятно, в дальнейшем будет целесообразно выделить формальный род для дисперсных кутикул с устьицами, упорядоченными в ряды внутри полос.

Род *Segmenpeltacutis* Karasev, gen. nov.

Название рода от *segmentum* *лат.* — полоса, таксона *Peltaspermaeae* и *cutis* *лат.* — кутикула.

Типовой вид. *Segmenpeltacutis pitispapilla* sp. nov.

Диагноз. Внутри полос устьица располагаются без видимого порядка. Апертуры ориентированы поперечно или продольно. Покровные

клетки костальных и интеркостальных зон дифференцированы. Неспециализированные покровные клетки полигональные, ориентированы различно. Антиклинальные стенки прямые или изогнутые. Покровные клетки костальных зон продольно вытянуты.

Diagnosis. Stomata are arranged irregularly within bands. Stomatal apertures obliquely or longitudinally orientated. Epidermal cells of costal and intercostal zones differentiated. Ordinary epidermal cells polygonal, varying in orientation. Anticlinal walls straight or curved. Epidermal cells in costal zones longitudinally elongated.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение и замечания. Дисперсные кутикулы, которые отнесены к формальному роду *Segmenpeltacutis*, могут принадлежать нескольким видам пельтаспермовых птеридоспермов, установленным по полным листьям (табл. 2). Для

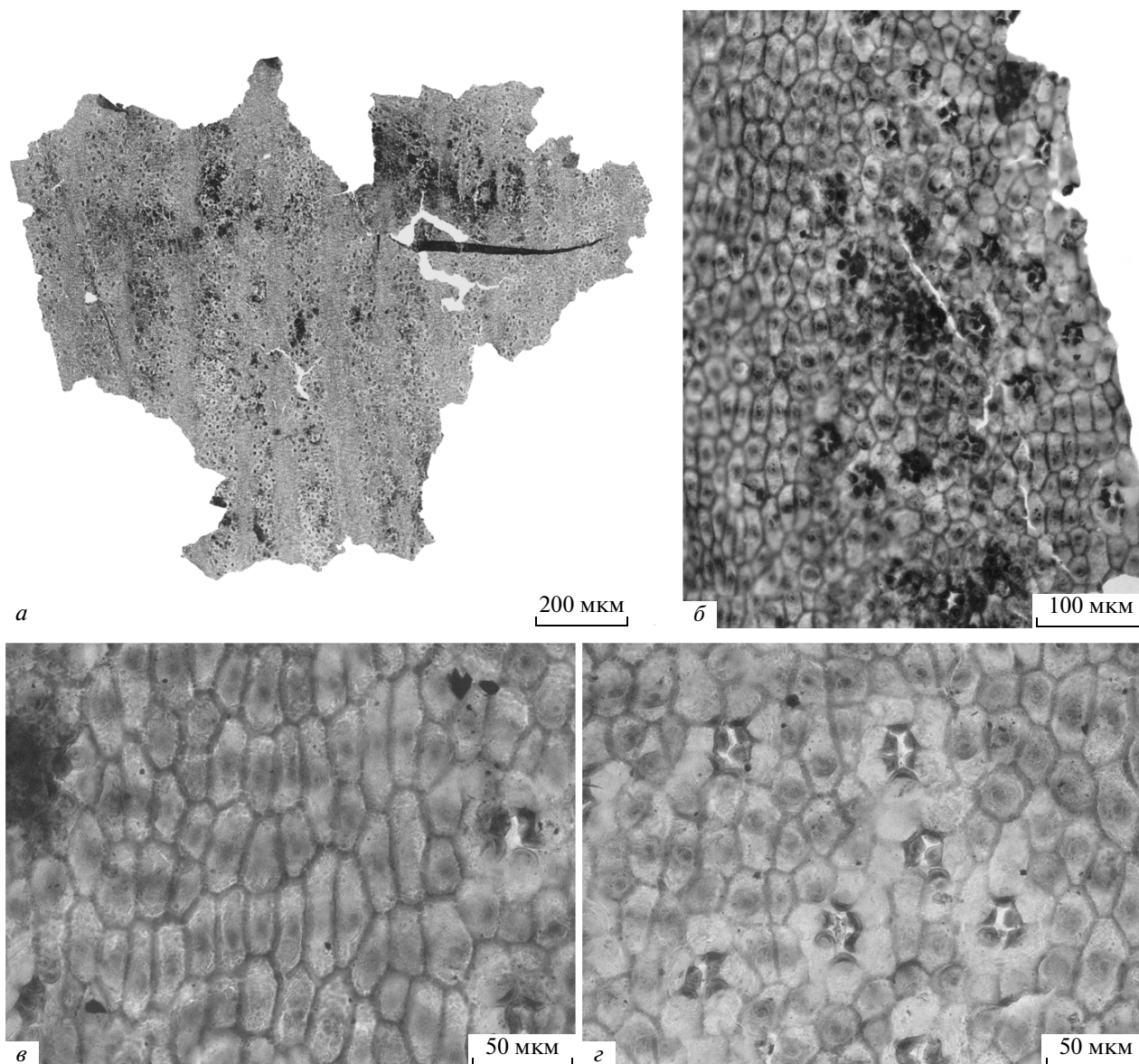


Рис. 3. *Segmenpeltacutis pitispapilla* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5160/141, СМ; Владимирская обл., Вязниковский р-н, окрестности г. Вязники, местонахождение Балымотиха; татарский отдел, вятский ярус: *a* – общий вид кутикулы листа; *b* – устьичная полоса; *c* – покровные клетки безустьичной полосы; *d* – моноциклические устьичные аппараты с крупными булавовидными папиллами на побочных клетках.

подразделения дисперсных кутикул на формальные виды внутри рода *Segmenpeltacutis* предлагается использовать такие признаки как ширина костальных зон, степень и характер кутинизации побочных клеток устьиц. Среди видов, установленных по целым листьям, ширина костальных зон варьирует от четырех-пяти рядов покровных клеток (около 100 мкм) до десяти и более рядов (около 200 мкм). Периклиальные стенки побочных клеток обычно кутинизированы сильнее или в той же степени, что и покровные, например, у *Kirjamkenia lobata*. В будущем, возможно, необходимо выделить формальный вид для дисперсных кутикул с узкими костальными зонами и устьица-

ми с более кутинизированными периклиальными стенками побочных клеток по сравнению со стенками покровных клеток.

Segmenpeltacutis pitispapilla Karasev, sp. nov.

Название вида от *pitis lam.* – голова, и *papilla lam.* – бугорок, папилла.

Голотип – ПИН, № 5160/141, крупный фрагмент кутикулы листа; Владимирская обл., Вязниковский р-н, окрестности г. Вязники, местонахождение Балымотиха; татарский отдел, вятский ярус (рис. 3, *a–d*).

Diagnosis (рис. 3, *a–d*). Width of costal zones more than ten cell rows. Cutinization of periclinal walls of subsidiary cells weaker than that of ordinary cells. Subsidiary cells with large proximal papillae on periclinal walls.

Описание. Дисперсные листовые кутикулы одной стороны листа, отмацерированные естественным образом. Устьичные аппараты собраны в отчетливые полосы, внутри полос устьица располагаются без видимого порядка, на расстоянии 50–100 мкм друг от друга (рис. 3, *a, б*). Ширина устьичных полос около 300 мкм. Покровные клетки устьичных зон многоугольные (шести-восьми-угольные), изогональные (рис. 3, *в*). Антиклинальные стенки прямые, редко слегка изогнутые, каждая периклиальная стенка покровной клетки несет булавовидную или небольшую сферическую папиллу. Размеры покровных клеток устьичных зон 27–40 мкм. Устьичные полосы разделены четко видимыми рядами костальных клеток, которые отличаются от интеркостальных более удлиненной формой и более выраженными папиллами на периклиальных стенках (рис. 3, *г*). Ширина безустьичных полос более десяти рядов покровных клеток (180–200 мкм). Устьичные аппараты моноциклические. Побочные клетки трапециевидные, в числе пять–шесть. Контур устьица, образованный дистальными антиклинальными стенками, неправильный. Периклиальные стенки побочных клеток менее кутиinizированы, чем стенки покровных, и с мощными проксимальными папиллами булавовидной формы. Проксимальные папиллы нависают над устьичной ямкой (рис. 3, *д*). Устьичная ямка округлой или эллиптической формы.

Замечания. Дисперсная кутикула, выбранная в качестве голотипа вида *S. pitisapilla*, по-видимому, принадлежит средней части достаточно крупного листа. Морфология костальных зон позволяет предположить, что жилкование листа было веерное, с дихотомически ветвящимися жилками. Возможно, что этот лист принадлежал представителю группы гинкгофитов, устьичные аппараты которых сходны с таковыми у листьев пельтаспермовых.

Материал. Две дисперсные кутикулы листьев, отмацерированные естественным образом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гоманьков А.В.* Дисперсные кутикулы из местонахождения Шихово-Чирки (Казанский ярус р. Вятки) // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 33–39.
- Гоманьков А.В.* Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Вopr. палеофлористики и систематики ископ. раст. (Чт. памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6). СПб.: БИН РАН, 2008. С. 42–60.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* О представителях семейства Peltaspermataceae из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 124–138.
- Гоманьков А.В., Мейен С.В.* Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 401).
- Добрускина И.А.* Род *Scytophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 35–58.
- Добрускина И.А.* Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 164 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 346).
- Карасев Е.В., Красилов В.А.* Позднепермские филлокладии нового рода *Pertmophylloclades* и проблемы эволюционной морфологии пельтаспермов // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 80–86.
- Киричкова А.И.* О типификации вида *Lepidopteris ottomnis* (Goppert) Schimper, 1869 (Pteridospermae, Sycadofilicales) // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2006. № 1. С. 1–15.
- Киричкова А.И., Храмова С.Н.* О некоторых птеридоспермовых из триасовых отложений Восточного Урала // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 3–18.
- Красилов В.А.* О классификации устьичных аппаратов // Палеонтол. журн. 1968. № 1. С. 102–109.
- Лозовский В.Р., Красилов В.А., Афонин С.А. и др.* О выделении новой пачки в составе вохминской свиты нижнего триаса Московской синеклизы // Бюлл. регион. межведомств. стратигр. комиссии по Центру и Югу Русской платформы. 2001. Вып. 3. С. 151–163.
- Мейен С.В.* О классификации дисперсных кутикул // Палеонтол. журн. 1965. № 4. С. 75–87.
- Мейен С.В.* Систематика пельтаспермовых и их место в филогении голосеменных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. № 3. С. 3–14.
- Мейен С.В.* Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к “Основам палеоботаники”). М.: ГЕОС, 2009. 108 с.
- Мейен С.В., Гоманьков А.В.* Пельтаспермовые птеридоспермы рода *Tatarina* // Палеонтол. журн. 1980. № 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).
- Наугольных С.В.* Вязниковская флора и природа пермо-триасового вымирания // Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. М.: ГЕОС, 2006. С. 83–89 (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 580).
- Садовников Г.Н.* Новые данные о морфологии и анатомии рода *Kirjamkenia* // Палеонтол. журн. 1983. № 4. С. 76–81.
- Anderson J.M., Anderson H.M.* Palaeoflora of southern Africa, II. Rotterdam: A.A. Balkema, 1989. 567 p.

- Benton M.J., Sennikov A.G., Newell A.J.* Murchison's first sighting of the Permian, at Vyazniki in 1841 // *Proc. Geol. Assoc.* 2010. V. 121. № 3. P. 313–318.
- Bomfleur B., Taylor E.L., Taylor T.N. et al.* Systematics and paleoecology of a new peltaspermealean seed fern from the Triassic polar vegetation of Gondwana // *Intern. J. Plant Sci.* 2011. V. 172. № 6. P. 807–835.
- Dallwitz M.J.* General system for coding taxonomic descriptions // *Taxon.* 1980. V. 29. № 1. P. 41–46.
- Dilcher D.* Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // *Bot. Rev.* 1974. V. 40. № 1. P. 1–157.
- Karasev E.V.* A new species of *Tatarina* S. Meyen and the problem of differentiation between some Late Permian peltasperms on the basis of epidermal characters // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 11. P. 1103–1107.
- Kerp J.H.F., Barthel M.* Problems of cuticular analysis of pteridosperms // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1993. V. 78. № 1–2. P. 1–18.
- Kovach W.L., Dilcher D.L.* Dispersed cuticles from the Eocene of North America // *Bot. J. Linn. Soc.* 1984. V. 88. № 1–2. P. 63–104.
- Krassilov V.A.* Scytophyllum and the origin of angiosperm leaf characters // *Paleontol. J.* 1995. V. 29. № 1A. P. 63–74.
- Krassilov V., Karasev E.* Paleofloristic evidence of climate change near and beyond the Permian-Triassic boundary // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2009. V. 284. № 3–4. P. 326–336.
- Krings M., Klavins S.D., DiMichele W.A. et al.* Epidermal anatomy of *Glenopteris splendens* Sellards nov. emend., an enigmatic seed plant from the Lower Permian of Kansas (U.S.A.) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2005. V. 136. № 3–4. P. 159–180.
- Kurschner W.M.* Leaf stomata as biosensors of palaeoatmospheric CO₂ levels // *LPP Contribution series №5. LPP Foundation Utrecht.* 1996. P. 153.
- McElwain J.C., Chaloner W.G.* The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change // *Palaios.* 1996. V. 11. № 4. P. 376–388.
- Meyen S.V.* Fundamentals of paleobotany. L., N.Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.
- Naugolnykh S.V.* Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 8. P. 815–859.
- Oldham T.C.B.* Flora of the Wealden plant debris beds of England // *Palaeontology.* 1976. V. 19. P. 437–502.
- Pole M.* Early Eocene dispersed cuticles and mangrove to rainforest vegetation at Strahan-Regatta point, Tasmania // *Palaeontol. electronica* 2007. V. 10. № 3. P. 66.
- Poort R.J., Kerp J.H.F.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspermum* Harris // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1990. V. 63. № 3–4. P. 197–225.
- Retallack G.J.* A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // *Nature.* 2001. V. 411. № 6835. P. 287–290.
- Retallack G.J.* *Lepidopteris callipteroides*, the earliest Triassic seed fern in the Sydney Basin, southeastern Australia // *Alcheringa.* 2002. V. 26. P. 475–599.
- Roselt G., Schneider W.* Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation // *Paläontol. Abh.* 1969. V. 1. S. 1–128.
- Sheffield J.B.* ImageJ, a useful tool for biological image processing and analysis // *Microsc. Microanal.* 2007. V. 13. P. 200–201.
- Stace C.A.* Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Bot.* 1965. V. 4. № 1. P. 1–78.
- Taylor E.L., Taylor T.N., Kerp H., Hermsen E.J.* Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries // *J. Torrey Bot. Soc.* 2006. V. 133. № 1. P. 62–82.
- Mesozoic seed ferns // *Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants* / Eds. Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Amsterdam: Acad. Press, 2009. P. 621–650.
- Tewari R., Agarwal A.* Distinctive stomatal structure from dispersed leaf cuticle of Sindhudurg Formation, Ratnagiri District, Maharashtra, India // *Current sci.* 2001. V. 81. № 12. P. 1638–1641.
- Thomas H.H.* On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // *Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 1933. V. 222. P. 193–265.
- Townrow J.A.* The Peltaspermeaceae, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // *Palaeontology.* 1960. V. 3. P. 333–361.
- Upchurch G.R.* Dispersed angiosperm cuticles // *Phytodebris: Notes for a Workshop on the Study of Fragmentary Plant Remains* / Eds. Tiffney B.H. Toronto, Paleobotanical Section, Botanical Society of America, 1989. P. 65–92.
- Upchurch G.R.* Dispersed angiosperm cuticles: Their history, preparation, and application to the rise of angiosperms in Cretaceous and Paleocene coals, southern western interior of North America // *Intern. J. Coal Geol.* 1995. V. 28. № 2–4. P. 161–227.
- Zalesky M.D.* Observations sur les végétaux Permien du bassin de la Petchora. I // *Bull. Acad. Sci. URSS.* 1934. № 2–3. P. 241–290.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–5. *Aequapeltacutis rectus* gen. et sp. nov., дисперсная листовая кутикула, голотип ПИН, № 4820/792; Вологодская обл., лев. берег р. Кичменга, близ д. Недуброво, местонахождение Недуброво; верхняя пермь–нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, недубровская пачка: 1 – общий вид; 2 – расположение устьичных аппаратов и очертания покровных клеток; 3 – внешняя поверхность кутикулы, видны отчетливые периклиальные папиллы и кольцо Флорина; 4, 5 – строение устьичных аппаратов.

Фиг. 6–9. *Enormipeltacutis communis* gen. et sp. nov., дисперсные листовые кутикулы; Владимирская обл., Вязниковский р-н, окрестности г. Вязники, местонахождение Балымотиха; татарский отдел, вятский ярус: 6–8 – голотип ПИН, № 5160/160: 6 – общий вид; 7 – строение устьичного аппарата, видна кутинизация побочных клеток; 8 – расположение устьичных аппаратов; 9 – экз. ПИН, № 5160/164, очертания покровных клеток.

Фиг. 1–2, 5–9 – СМ, фиг. 3, 4 – СЭМ.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–4. *Enormipeltacutis nervus* gen. et sp. nov., дисперсная листовая кутикула, голотип ПИН, № 5160/143; Владимирская обл., Вязниковский р-н, окрестности г. Вязники, местонахождение Балымотиха; татарский отдел, вятский ярус, СМ: 1 – общий вид; 2, 3 – расположение устьичных аппаратов и очертания покровных клеток, отсутствуют папиллы на периклиналильных стенках покровных клеток костальных зон; 4 – строение устьичных аппаратов, видна кутинизация побочных клеток.

Фиг. 5–7. *Interpeltacutis conformis* gen. et sp. nov., дисперсная кутикула листа, голотип ПИН, № 4820/775; Вологодская обл., лев. берег р. Кичменга, близ д. Недуброво, местонахождение Недуброво; верхняя пермь–нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, недубровская пачка, СМ: 5 – общий вид; 6 – расположение устьичных аппаратов; 7 – строение устьичных аппаратов.

Formal System of Dispersed Leaf Cuticles of Pteridosperms (Peltaspermaceae) from the Permian and Triassic of the Russian Platform

E. V. Karasev

A formal system of dispersed leaf cuticles of peltaspermaceous pteridosperms is proposed. It is based on the epidermal groups established on the basis of correlation between epidermal features and leaf morphology of peltasperms.

Keywords: dispersed cuticles, gymnosperms, Permian, Triassic, Russian Platform

Сдано в набор 14.01.2013 г.	Подписано к печати 26.03.2013 г.	Дата выхода в свет 20 нечетн.	Формат 60 × 88 ¹ / ₈
Цифровая печать	Усл. печ. л. 14.0 + 7 вкл.	Усл. кр.-отт. 2.7 тыс.	Уч.-изд. л. 14.5
	Тираж 187 экз.	Зак. 1224	Бум. л. 7.0
			Цена свободная

Учредитель: Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
 Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”
 Отпечатано в ППП “Типография “Наука”, 121099 Москва, Шубинский пер., 6

